

Paisajes tafonómicos de restos de Aves en el sur de Patagonia continental

Aportes para la interpretación de conjuntos avifaunísticos en registros arqueológicos del Holoceno

Autor:

Cruz, Isabel

Tutor:

Borrero,

Luis

2003

Tesis presentada con el fin de cumplimentar con los requisitos finales para la obtención del título en Doctor de la Universidad de Buenos Aires en Antropología

Posgrado

47.923
10 JUN 2003
Agr. TESIS
10-1-21

Universidad de Buenos Aires
Facultad de Filosofía y Letras

TESIS DOCTORAL

***Paisajes tafonómicos de restos
de Aves en el sur de Patagonia
continental***

***Aportes para la interpretación de
conjuntos avifaunísticos en registros
arqueológicos del Holoceno***

Isabel Cruz

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE FILOSOFÍA Y LETRAS
Dirección de Bibliotecas

Director: Dr. Luis A. Borrero

Junio de 2003



INDICE

<i>Indice de Tablas y Figuras</i>	VIII
<i>Agradecimientos</i>	XII
<i>Dedicatoria</i>	XVII

PRIMERA PARTE. EL REGISTRO ÓSEO DE LAS AVES

Capítulo 1 - Presentación del problema y objetivo general	2
Los restos de aves en los sitios arqueológicos	2
La tafonomía de aves: fundamentación y antecedentes generales	5
Objetivo, alcances y límites	6
Contenidos	9
Capítulo 2 - Aspectos teórico-metodológicos	11
Tafonomía y paleoecología	12
Tafonomía y observaciones actuales	14
La Tafonomía en espacios amplios	17
Fundamentación	17
El paisaje	17
Antecedentes	19
Los paisajes tafonómicos	23
Las caracterizaciones <i>taxon-free</i>	26
Capítulo 3 - Antecedentes tafonómicos	28
Estudios tafonómicos sobre huesos de aves	28
Estudios en escalas espaciales amplias	29
Los procesos tafonómicos	31
Modificaciones y transporte por carnívoros	31
Meteorización	33
Huesos de aves y tafonomía	34
Representación de partes esqueléticas	34
Densidad mineral y densidad estructural	38
Propiedades hidrodinámicas	39
Secuencia de desarticulación	39
Capítulo 4 - El esqueleto de las Aves	43
Propiedades generales del esqueleto de las aves	43
Características esqueléticas de los grupos <i>taxon-free</i> de aves	45
Las aves voladoras	47
Las aves exclusivamente nadadoras	49
Las aves exclusivamente corredoras	51
El esqueleto de aves y mamíferos: diferencias tafonómicas	54

Capítulo 5 - Las comunidades de aves en el sur de Patagonia	57
Aves y unidades ambientales	60
La costa marina	60
La estepa	61
El bosque	63
Aspectos de la biología y ecología de algunas aves patagónicas	63
El pingüino de Magallanes	64
Los cormoranes	66
Las avutardas o cauquenes	69
El ñandú petiso o choique	72
Predadores y carroñeros	74
Los mamíferos	75
<i>El puma</i>	75
<i>Los zorros</i>	75
<i>Los félidos pequeños</i>	76
<i>El zorrino</i>	77
Las aves	78
<i>Las aves marinas</i>	78
<i>Las rapaces diurnas</i>	79
<i>Las rapaces nocturnas</i>	81
 Capítulo 6 - Implicaciones generales para el registro avifaunístico	 83
La depositación de huesos	83
Características de las comunidades de aves y depositación	83
Uso de hábitat y depositación de huesos	84
Depositación y tipo de concentración de los restos	86
Los factores de destrucción y preservación	87
Características anatómicas de las aves y preservación	87
La dispersión de restos	91
Destrucción por carnívoros	93
Meteorización y huesos de aves	94
Preservación y sepultamiento	95

SEGUNDA PARTE. LOS ESTUDIOS ACTUALÍSTICOS:

PAISAJES TAFONÓMICOS DE RESTOS DE AVES EN EL SUR DE PATAGONIA CONTINENTAL

Capítulo 7 - Metodología general de los estudios actualísticos	98
Objetivo de los trabajos de campo	98
Aspectos metodológicos	100
Las localidades relevadas	100
Las transectas	102
Tipos de hábitats considerados	104
El relevamiento	105
Las unidades de observación y análisis	105
Las variables del registro óseo	107

<i>Taxa o categorías taxon-free presentes</i>	107
<i>La representación de partes esqueléticas</i>	107
<i>Tipo de concentración de los restos</i>	108
<i>Articulación</i>	108
<i>Integridad de las carcasas</i>	108
<i>Enterramiento</i>	109
<i>Modificaciones óseas</i>	109
Capítulo 8 - La zona cordillerana: el noroeste de Santa Cruz	110
El Parque Nacional Perito Moreno	110
Características generales del área	110
Aspectos metodológicos	113
Las transectas	113
El relevamiento en el bosque de <i>Nothofagus spp.</i>	116
El relevamiento de los abrigos	117
El registro óseo actual	117
Resultados de las observaciones en las transectas	117
Resultados del relevamiento en los abrigos	128
Síntesis	129
La dinámica tafonómica	130
Los procesos tafonómicos	131
Distribución espacial	135
Densidad de huesos	137
Diversidad faunística	139
La representación de partes esqueléticas de aves	140
Capítulo 9 - La cuenca del río Gallegos: cursos medio e inferior	143
La cuenca del río Gallegos	143
Características generales del área	143
Aspectos metodológicos	145
Las transectas	145
El registro óseo actual	149
Resultados de las observaciones en las transectas	149
Síntesis	164
La dinámica tafonómica	165
Los procesos tafonómicos	166
Distribución espacial	172
Densidad de huesos	173
Diversidad faunística	174
La representación de partes esqueléticas de aves	175
Capítulo 10 - La costa marina en el sudeste de Santa Cruz	180
La Reserva Provincial de Cabo Vírgenes	180
Características generales del área	180
La colonia de nidificación de <i>Spheniscus magellanicus</i>	182
Aspectos metodológicos	183
Las transectas	183

El registro óseo actual	186
Resultados de las observaciones en las transectas	186
Síntesis	193
La dinámica tafonómica	195
Los procesos tafonómicos	196
Distribución espacial	201
Densidad de huesos	202
Diversidad faunística	203
La representación de partes esqueléticas de aves	204
Capítulo 11 - Costa marina y lagunas interiores en el noreste de Santa Cruz	209
Punta Medanosa	209
Características generales del área	209
Aspectos metodológicos	210
Las transectas	210
El registro óseo actual	214
Resultados de las observaciones en las transectas	214
Las carcasas de ñandú petiso	226
Síntesis	228
La dinámica tafonómica	229
Los procesos tafonómicos	230
Los pingüinos como actores tafonómicos	233
Distribución espacial	234
Densidad de restos	235
Diversidad faunística	236
La representación de partes esqueléticas de aves	237
Capítulo 12 - Paisajes tafonómicos de huesos de aves: aspectos generales	242
Huesos de aves y procesos tafonómicos en el sur de Patagonia	243
El relevamiento en las cuatro localidades	243
Importancia de los procesos tafonómicos	245
Densidad, distribución y diversidad faunística	248
Las densidades de huesos	248
<i>Las densidades de huesos en Patagonia y África</i>	248
<i>Variaciones en las densidades de huesos en Patagonia</i>	253
Distribución espacial de los huesos	255
Diversidad faunística	258
Implicaciones para el registro fósil	259
Patrones de representación de partes esqueléticas de aves	262
Implicaciones arqueológicas	266
Potencial de preservación	267
Implicaciones arqueológicas	274
El registro óseo de las colonias de nidificación de Spheniscidae	276
Propiedades de los restos y procesos tafonómicos	278
<i>Densidades de huesos y carcasas</i>	278
<i>Representación taxonómica</i>	279
<i>Representación de partes esqueléticas</i>	279
<i>Grado de articulación e integridad de las carcasas</i>	280

<i>Perfiles de meteorización</i>	281
<i>Enterramiento</i>	281
<i>Fracturas</i>	282
<i>Modificaciones por aves y zorros</i>	282
<i>El pisoteo de los pingüinos</i>	282
Implicaciones para el registro fósil	283
Conclusiones	284

TERCERA PARTE. ALCANCES Y PERSPECTIVAS

Capítulo 13 - Cambios climáticos del Holoceno y registro avifaunístico	287
Comunidades y cambio climático	288
Cambios en las distribuciones de algunas aves patagónicas	291
Los Rheiformes	292
Los cormoranes	295
Otros cambios ambientales y su importancia tafonómica	302
Los carnívoros	303
Las variaciones del paisaje	305
Capítulo 14 - La distribución holocénica de los Spheniscidae	308
El problema de la explotación prehistórica de los pingüinos	308
Los Spheniscidae y su sensibilidad a los cambios climáticos	310
Información fósil, histórica y arqueológica sobre los Spheniscidae	313
El registro fósil	313
Estimaciones de la distribución histórica en la costa atlántica	315
El registro arqueológico	316
<i>Costa atlántica de Santa Cruz</i>	317
<i>Costa del estrecho de Magallanes</i>	317
<i>Costa atlántica de Tierra del Fuego</i>	320
<i>Canal de Beagle y costa atlántica sur</i>	320
<i>Cabo de Hornos y Seno Grandi</i>	321
<i>Mar de Otway, Seno Skyring y Última Esperanza (Pacífico sur)</i>	321
<i>Costa del Pacífico</i>	321
Conclusión y perspectivas	322
Capítulo 15 - Una aplicación a casos arqueológicos	326
Los sitios arqueológicos del P. N. Perito Moreno	328
Hipótesis sobre el aprovechamiento de aves	328
Los ambientes del Holoceno y las aves	330
Los sitios arqueológicos	333
Consideraciones tafonómicas	334
El registro avifaunístico	338
<i>Cerro Casa de Piedra 5 (CCP 5)</i>	340
<i>Cerro Casa de Piedra 7 (CCP 7)</i>	341
<i>Alero Destacamento Guardaparques (ADG)</i>	343
<i>Alero Gorra de Vasco</i>	343
<i>Propiedades tafonómicas y modificaciones culturales</i>	344

Discusión	352
Los sitios arqueológicos de Cabo Blanco	354
El aprovechamiento de aves en el litoral atlántico	354
Los sitios arqueológicos	360
Consideraciones tafonómicas	362
El registro avifaunístico	367
<i>Cabo Blanco 1</i>	367
<i>Cabo Blanco 2</i>	372
<i>Propiedades tafonómicas y modificaciones culturales</i>	373
Discusión	380
Conclusiones	384
Capítulo 16 - Consideraciones finales y perspectivas	387
Lo que aprendimos	389
Lineamientos para futuras investigaciones	393
Palabras finales	398
Apéndice	400
Propiedades tafonómicas de los huesos de mamíferos en el P. N. Perito Moreno	400
Propiedades tafonómicas de los huesos de mamíferos en la cuenca del río Gallegos ...	404
Propiedades tafonómicas de los huesos de mamíferos en la R. P. Cabo Vírgenes	408
Propiedades tafonómicas de los huesos de mamíferos en Punta Medanosa	411
Bibliografía	414

INDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Tablas

Tabla 3.1. Secuencias de desarticulación de carcasas de <i>aves voladoras</i> .	41
Tabla 4.1. Comparación de las características esqueléticas de los tres grupos <i>taxon-free</i> de aves.	46
Tabla 4.2. Valores de densidad estructural para huesos de anátidos de los géneros <i>Anas</i> y <i>Aythya</i> . Tomado de Higgins (1999).	49
Tabla 4.3. Valores de densidad mineral para huesos de choique o ñandú petiso (<i>Pterocnemia pennata</i>). Tomado de Cruz y Elkin (2003).	53
Tabla 4.4. Valores de densidad estructural para partes esqueléticas de ñandú petiso, ranqueados de menor a mayor. Tomado de Cruz y Elkin (2003).	54
Tabla 5.1. Aves del sur de Patagonia continental, tamaños mediano a grande. Tomado de Canevari <i>et al.</i> 1991; Narosky y Yzuricta 1993 y Narosky y Babarskas 2000.	58
Tabla 5.2. Densidad promedio de avutardas en diversos hábitats de Patagonia (tomado de Manero 1999; Martín 1984 e Iriarte <i>et al.</i> 1991).	71
Tabla 6.1. <i>Ranking</i> de resistencia a los procesos tafonómicos en función de la densidad de elementos esqueléticos de aves voladoras y exclusivamente corredoras. Los valores de densidad fueron tomados de Higgins (1999) y Cruz y Elkin (2003), están ordenados de mayor a menor resistencia	89
Tabla 8.1. Características ambientales de los sectores muestreados por las transectas en el P. N. Perito Moreno.	114
Tabla 8.2. Características generales de las transectas en el P. N. Perito Moreno.	115
Tabla 8.3. Propiedades generales del registro de vertebrados (mamíferos y aves) relevado en las transectas en el P. N. Perito Moreno.	118
Tabla 8.4. Diferencias en la depositación de restos (cantidad total de huesos, densidad por m ² y cantidad de carcasas) en las transectas de hábitats terrestres y acuáticos en el P. N. Perito Moreno.	119
Tabla 8.5. Diversidad faunística general y en cada una de las transectas. MNE, porcentaje y cantidad de carcasas por categoría (mamíferos grandes, mamíferos pequeños y aves).	120
Tabla 8.6. Propiedades tafonómicas generales de los huesos de mamíferos y aves en el total de las transectas. No se consideran las carcasas.	121
Tabla 8.7. Restos de aves de las dos categorías <i>taxon-free</i> . Resultados por transecta y totales.	122
Tabla 8.8. Diferencias en la depositación de restos de aves (cantidad total y densidad por m ²) en las transectas de hábitats acuáticos y terrestres en el P. N. Perito Moreno.	123
Tabla 8.9. Propiedades de los huesos de <i>aves voladoras</i> en las transectas relacionadas con hábitats acuáticos del P.N. Perito Moreno.	124
Tabla 8.10. Propiedades de los huesos de <i>aves voladoras</i> en las transectas en hábitats terrestres del P.N. Perito Moreno.	124
Tabla 8.11. Propiedades de los huesos de <i>aves exclusivamente corredoras</i> en las transectas relacionadas con hábitats acuáticos del P.N. Perito Moreno.	125
Tabla 8.12. Propiedades de los huesos de <i>aves exclusivamente corredoras</i> en las transectas en hábitats terrestres del P.N. Perito Moreno.	125
Tabla 8.13. Propiedades tafonómicas de las carcasas de aves registradas en las transectas del P.N. Perito Moreno.	126
Tabla 8.14. Representación de partes esqueléticas (MNE) de <i>aves voladoras</i> y <i>exclusivamente corredoras</i> en el total de las transectas del P. N. Perito Moreno.	127
Tabla 8.15. Porcentajes de representación de unidades anatómicas de aves en el P.N. Perito Moreno.	127

Tabla 8.16. Restos óseos en madrigueras de carnívoros en el P. N. Perito Moreno. Valores de MNE por categoría de vertebrados.	128
Tabla 8.17. Propiedades tafonómicas generales de los huesos de mamíferos y aves en las madrigueras del P. N. Perito Moreno.	129
Tabla 9.1. Características ambientales de los sectores muestreados por las transectas en los cursos medio e inferior del río Gallegos.	145
Tabla 9.2. Características generales de las transectas en los cursos medio e inferior del río Gallegos.	148
Tabla 9.3. Propiedades generales del registro de vertebrados (mamíferos y aves) relevado en las transectas en los cursos medio e inferior del río Gallegos.	149
Tabla 9.4. Diferencias en la depositación de restos (cantidad total de huesos y densidad por m ² , cantidad de carcasas) en las transectas de hábitats acuáticos, terrestres y costeros en el río Gallegos.	150
Tabla 9.5. Diversidad faunística general y en cada una de las transectas. MNE, porcentaje y cantidad de carcasas por categoría (mamíferos grandes, mamíferos pequeños y aves).	151
Tabla 9.6. Propiedades tafonómicas generales de los huesos de mamíferos y aves en el total de las transectas del río Gallegos. No se consideran las carcasas.	152
Tabla 9.7. Restos de aves de las categorías <i>taxon-free</i> registradas. Resultados por transecta y totales.	154
Tabla 9.8. Diferencias en la depositación de restos de aves (cantidad total y densidad por m ²) en las transectas de hábitats acuáticos, terrestres y costeros en el río Gallegos.	154
Tabla 9.9. Diferencias en la depositación de restos de <i>aves voladoras</i> y <i>aves exclusivamente</i> corredoras por hábitat en el río Gallegos.	155
Tabla 9.10. Propiedades de los huesos de <i>aves voladoras</i> en las transectas en hábitats acuáticos del río Gallegos.	156
Tabla 9.11. Propiedades de los huesos de <i>aves voladoras</i> en las transectas en hábitats terrestres del río Gallegos.	157
Tabla 9.12. Propiedades de los huesos de <i>aves voladoras</i> en las transectas en hábitats costeros en el río Gallegos.	158
Tabla 9.13. Propiedades de los huesos de <i>aves exclusivamente</i> corredoras en las transectas en hábitats terrestres del río Gallegos.	159
Tabla 9.14. Propiedades de la carcasa de <i>ave exclusivamente nadadora</i> registrada en la transecta TCL, del río Gallegos.	160
Tabla 9.15. Representación de partes esqueléticas de aves (<i>voladoras</i> y <i>exclusivamente</i> corredoras) en el total de las transectas del río Gallegos.	161
Tabla 9.16. Porcentajes de representación de unidades anatómicas de aves en el río Gallegos.	161
Tabla 9.17. Detalle de las propiedades de las dos concentraciones de huesos de <i>ave exclusivamente</i> corredoras registradas en el valle del río Gallegos.	162
Tabla 9.18. Propiedades de la carcasa de <i>ave exclusivamente</i> corredora registrada en el valle del río Gallegos.	163
Tabla 10.1. Características ambientales de los sectores muestreados por las transectas en la Reserva Provincial Cabo Vírgenes.	185
Tabla 10.2. Características generales de las transectas en la Reserva Provincial Cabo Vírgenes.	185
Tabla 10.3. Propiedades generales del registro de vertebrados (mamíferos y aves) relevado en las transectas en la Reserva Provincial de Cabo Vírgenes.	186
Tabla 10.4. Diversidad faunística general y en cada una de las transectas. MNE, porcentaje con respecto al total y cantidad de carcasas por categoría (mamíferos grandes, mamíferos pequeños y aves).	187
Tabla 10.5. Propiedades tafonómicas generales de los huesos de mamíferos y aves en el total de las transectas del río Gallegos. No se consideran las carcasas.	188

Tabla 10.6. Restos de aves registrados en la Reserva Provincial Cabo Vírgenes. Resultados por transecta y totales.	189
Tabla 10.7. Propiedades de los huesos de <i>aves voladoras</i> en hábitats costeros de la Reserva Provincial de Cabo Vírgenes.	189
Tabla 10.8. Propiedades de los huesos de <i>aves exclusivamente nadadoras</i> en hábitats costeros de la Reserva Provincial de Cabo Vírgenes.	190
Tabla 10.9. Propiedades de las carcasas de aves registradas en la Reserva Provincial de Cabo Vírgenes.	191
Tabla 10.10. Representación de partes esqueléticas de aves. Valores de MNE para cada una de las categorías.	192
Tabla 10.11. Porcentajes de representación de unidades anatómicas de aves en la Reserva Provincial Cabo Vírgenes.	193
Tabla 11.1. Características ambientales de los sectores muestreados por las transectas en Punta Medanosa.	211
Tabla 11.2. Características generales de las transectas en Punta Medanosa.	213
Tabla 11.3. Propiedades generales del registro de vertebrados relevado en las transectas en Punta Medanosa.	214
Tabla 11.4. Diferencias en la depositación de restos (cantidad total de huesos, densidad por m ² y cantidad de carcasas) en las transectas de hábitats costeros y acuáticos en Punta Medanosa.	215
Tabla 11.5. Diversidad faunística general y en cada una de las transectas. MNE, porcentaje y cantidad de carcasas por categoría (mamíferos grandes, mamíferos pequeños y aves) en Punta Medanosa.	216
Tabla 11.6. Propiedades tafonómicas generales de los huesos de mamíferos y aves en el total de las transectas en Punta Medanosa. No se consideran las carcasas.	217
Tabla 11.7. Restos de las categorías <i>taxon-free</i> de aves. Resultados por transecta y totales.	218
Tabla 11.8. Diferencias en la depositación de restos de aves (cantidad total y densidad por m ²) en las transectas de hábitats costeros y terrestres en Punta Medanosa.	219
Tabla 11.9. Diferencias en la depositación de restos de <i>aves voladoras</i> , <i>exclusivamente nadadoras</i> y <i>exclusivamente corredoras</i> por hábitat en Punta Medanosa.	219
Tabla 11.10. Propiedades de los huesos de <i>aves voladoras</i> en hábitats costeros en Punta Medanosa.	220
Tabla 11.11. Propiedades de los huesos de <i>aves voladoras</i> en hábitats acuáticos de Punta Medanosa.	221
Tabla 11.12. Propiedades de los huesos de <i>aves exclusivamente nadadoras</i> en hábitats costeros de Punta Medanosa.	222
Tabla 11.13. Propiedades de los huesos de <i>aves exclusivamente corredoras</i> en hábitats costeros de Punta Medanosa.	223
Tabla 11.14. Propiedades de los huesos de <i>aves exclusivamente corredoras</i> en hábitats acuáticos de Punta Medanosa.	223
Tabla 11.15. Propiedades tafonómicas de las carcasas de aves registradas en las transectas de Punta Medanosa.	224
Tabla 11.16. Representación de partes esqueléticas de aves en el total de las transectas.	225
Tabla 11.17. Porcentajes de representación de unidades anatómicas de aves en Punta Medanosa.	226
Tabla 11.18. Propiedades de las carcasas de <i>aves exclusivamente corredoras</i> registradas en los relevamientos puntuales en Punta Medanosa.	227
Tabla 12.1. Síntesis de las características del relevamiento en las cuatro localidades.	243
Tabla 12.2. Valores de densidad de huesos (MNE/m ²) en las localidades patagónicas y en las Reservas de Fauna en África.	249
Tabla 12.3. Valores de densidad de huesos (MNE/m ²) en las localidades patagónicas y africanas.	251
Tabla 12.4. Densidad de huesos (incluye restos de mamíferos y aves) por tipo de hábitat en cada una de las localidades patagónicas.	253

Tabla 12.5. Densidad de huesos de aves por unidad ambiental general y en cada una de las localidades.	254
Tabla 12.6. Densidad de huesos de aves por tipo de hábitat en cada una de las localidades.	255
Tabla 12.7. Distribución de los restos de vertebrados (mamíferos y aves) por tipo de hábitat en cada una de las localidades. MNE por localidad y total, porcentaje total por tipo de hábitat.	255
Tabla 12.8. Valores de MNE y porcentajes de cada categoría <i>taxon-free</i> de aves por unidad ambiental (en cada localidad). Subtotales por categoría (MNE y %) y total general (MNE y %). Los subtotales (porcentajes) por categoría <i>taxon-free</i> son con respecto al total de los restos de aves.	256
Tabla 12.9. Valores de MNE y porcentajes de cada categoría <i>taxon-free</i> de aves por tipo de hábitat (en cada localidad). Subtotales por categoría (MNE y %) y total general (MNE y %). Los subtotales (porcentajes) por categoría <i>taxon-free</i> son con respecto al total de los restos de aves.	257
Tabla 12.10. Representación de mamíferos y aves en el registro óseo de las cuatro localidades santacruceñas. Todos los porcentajes se calcularon con respecto al MNE Total.	258
Tabla 12.11. Representación de unidades anatómicas de las tres categorías de aves en las cuatro localidades de Santa Cruz.	263
Tabla 12.12. Propiedades tafonómicas de los huesos de mamíferos grandes en las cuatro localidades de Santa Cruz.	269
Tabla 12.13. Propiedades tafonómicas de los huesos de <i>aves voladoras</i> en las cuatro localidades de Santa Cruz.	270
Tabla 12.14. Propiedades tafonómicas de los huesos de <i>aves exclusivamente corredoras</i> en las cuatro localidades de Santa Cruz.	271
Tabla 12.15. Propiedades tafonómicas de los huesos de <i>aves exclusivamente nadadoras</i> en las cuatro localidades de Santa Cruz.	272
Tabla 12.16. Características generales de las áreas de nidificación de <i>Spheniscus magellanicus</i> en la R. P. Cabo Vírgenes y Punta Medanosa, y de la zona muestreada en cada una de ellas.	277
Tabla 12.17. Propiedades tafonómicas de los restos Spheniscidae en las dos colonias de nidificación.	278
Tabla 13.1. Sitios arqueológicos de la Patagonia en los que se ha registrado la presencia de restos de Phalacrocoracidae. Detalle de las especies u otro nivel taxonómico determinado, número de especímenes identificados (NISP), número mínimo de individuos (MNI) y fechado de los depósitos.	296
Tabla 14.1. Registro arqueológico de Spheniscidae en Patagonia. Detalle de especies u otro nivel taxonómico determinado, número de especímenes identificados (NISP), número mínimo de individuos (MNI) representado en el registro óseo, presencia/ ausencia de juveniles y fechados de los depósitos.	318
Tabla 15.1. Patrones de vegetación en el P. N. Perito Moreno durante los últimos 7.000 años.	332
Tabla 15.2. Especímenes de aves recuperados en los sitios arqueológicos del P. N. Perito Moreno, su proveniencia estratigráfica y fechados.	338
Tabla 15.3. Propiedades de los huesos de aves del sitio CCP 5 (P. N. Perito Moreno, Santa Cruz).	340
Tabla 15.4. Propiedades de los huesos de aves del sitio CCP 7 (P. N. Perito Moreno, Santa Cruz).	341
Tabla 15.5. Propiedades de los restos óseos de aves en el sitio arqueológico ADG (P. N. Perito Moreno, Santa Cruz).	343
Tabla 15.6. Propiedades de los huesos de aves del sitio AGV (P. N. Perito Moreno, Santa Cruz).	343
Tabla 15.7. Propiedades tafonómicas y modificaciones culturales de los huesos de aves de los sitios arqueológicos del P. N. Perito Moreno (Santa Cruz).	344

Tabla 15.8. Representación de partes esqueléticas (MNE) de <i>aves voladoras</i> y <i>exclusivamente corredoras</i> en los sitios arqueológicos del P. N. Perito Moreno.	349
Tabla 15.9. Porcentajes de representación de unidades anatómicas de aves en los sitios arqueológicos del P.N. Perito Moreno.	349
Tabla 15.10. Comparación entre los perfiles de representación de partes esqueléticas de los sitios arqueológicos y de los conjuntos actuales.	350
Tabla 15.11. Restos de fauna del sitio Cabo Blanco 1 (modificado de Moreno <i>et al.</i> 1997 y 1998).	367
Tabla 15.12. Propiedades de los huesos de Spheniscidae del sitio Cabo Blanco 1 (Santa Cruz).	368
Tabla 15.13. Restos arqueofaunísticos de Cabo Blanco 2 (tomado de Castro <i>et al.</i> 2000).	372
Tabla 15.14. Propiedades de los huesos de Spheniscidae del sitio Cabo Blanco 2 (Santa Cruz).	373
Tabla 15.15. Propiedades tafonómicas y modificaciones culturales de los huesos de Spheniscidae de los sitios arqueológicos de Cabo Blanco (Santa Cruz).	374
Tabla 15.16. Comparación entre los perfiles de meteorización de <i>aves exclusivamente nadadoras</i> de los sitios arqueológicos de Cabo Blanco y los conjuntos actuales de la R. P. Cabo Vírgenes y de Punta Medanosá.	375
Tabla 15.17. Representación de partes esqueléticas de <i>aves exclusivamente nadadoras</i> en los sitios arqueológicos de Cabo Blanco. Se presenta el MNE por elemento	378
Tabla 15.18. Porcentajes de representación de unidades anatómicas de <i>aves exclusivamente nadadoras</i> en los sitios arqueológicos de Cabo Blanco.	378
Tabla 15.19. Comparación entre los perfiles de representación de partes esqueléticas de los sitios arqueológicos de Cabo Blanco y de los conjuntos actuales.	379
Tabla 15.20. Porcentajes de huellas de corte en huesos de Spheniscidae de sitios arqueológicos del sur de Patagonia. Modificado de Lanata <i>et al.</i> (1992) y Savanti (1994).	381

Figuras

Figura 7.1. Ubicación de las cuatro localidades en la provincia de Santa Cruz.	101
Figura 8.1. Parque Nacional Perito Moreno: Ubicación de transectas.	112
Figura 8.2. Laguna estacional, ubicada en el sector de morenas entre el Destacamento de Guardaparques y el lago Belgrano, en la que se efectuó la transecta LDG.	141
Figura 8.3. Concentración de huesos articulados de mamífero grande (<i>Lama guanicoe</i>) en la transecta LB 1.	141
Figura 8.4. Huesos de mamífero grande (<i>Lama guanicoe</i>) meteorizados en la transecta CV 1.	142
Figura 8.5. Concentración de huesos de <i>ave voladora</i> en la transecta LR.	142
Figura 9.1. Cuenca del río Gallegos: Ubicación de transectas.	146
Figura 9.2. Carcasa de mamífero pequeño (<i>Pseudalopex griseus</i>) en la transecta TMB 3.	177
Figura 9.3. Huesos largos de mamífero grande (<i>Lama guanicoe</i>) meteorizados y con líquenes en la transecta TMB 1.	177
Figura 9.4. Concentración de huesos de <i>ave voladora</i> en la transecta TPM 1.	178
Figura 9.5. Concentración de huesos de <i>ave exclusivamente corredora</i> en la transecta TTR.	178
Figura 9.6. Fémur de <i>ave exclusivamente corredora</i> (<i>Pterocnemia pennata</i>) fracturado, en la transecta TMB 2.	179
Figura 10.1. Pingüino de Magallanes bajo "matas verdes" (<i>Lepidophyllum cupresiforme</i>) en la R. P. Cabo Vírgenes.	206
Figura 10.2. Reserva Provincial Cabo Vírgenes: Ubicación de transectas.	184
Figura 10.3. Carcasa de <i>ave voladora</i> (<i>Phalacrocorax atriceps</i>) en la transecta TE.	206
Figura 10.4. Cuatro carcacas de juveniles de <i>ave exclusivamente nadadora</i> (<i>Spheniscus magellanicus</i>) en la transecta TDF 2.	207
Figura 10.5. Carcasa de <i>ave exclusivamente nadadora</i> "aplastada" en un nido de la transecta TDF 1.	207

Figura 10. 6. Carcasa de pingüino de Magallanes modificada por gaviotas cocineras (<i>Larus dominicanus</i>).	208
Figura 11.1. Punta Medanosa: Ubicación de transectas.	212
Figura 11.2. Pingüinos de Magallanes bajo los molles (<i>Schinus molle</i>) en Punta Medanosa.	239
Figura 11.3. Nidos de pingüinos de Magallanes en un sector de la transecta TSN 1.	239
Figura 11.4. Carcasa de ave exclusivamente corredora (<i>Pterocnemia pennata</i>) en hábitat costero cercano a transecta TSN 1.	240
Figura 11.5. Carcasa de pingüino de Magallanes con modificaciones efectuadas por aves.	240
Figura 11.6. Carcasa de ave exclusivamente corredora (<i>Pterocnemia pennata</i>) en hábitat terrestre cercano a transecta TLS.	241
Figura 12.1. Rangos de variación en las densidades de huesos en hábitats de Patagonia y Africa	252

AGRADECIMIENTOS

Gran parte de las investigaciones que se presentan en esta Tesis Doctoral se desarrollaron en el marco de una Beca de Perfeccionamiento Docente otorgada por FOMEC/Universidad Nacional de la Patagonia Austral. La misma fue complementada con una Beca otorgada por la Unidad Académica Río Gallegos de la UNPA. Sin estas becas hubiera sido imposible terminar este trabajo.

Mi interés por la tafonomía de aves surgió a partir de una pregunta que me formuló Teresa Civalero mientras excavábamos CCP 7, durante la campaña de 1994. Esta inquietud de Teresa fue el motor que me introdujo en el mundo de las aves. De la misma manera, tanto Carlos Aschero como Roberto Molinari me incentivaron para comenzar las investigaciones tafonómicas en el P. N. Perito Moreno, que fueron el inicio del trabajo que aquí se presenta. A los tres les debo un profundo agradecimiento.

Las investigaciones en la cuenca del río Gallegos se enmarcaron en el Proyecto “El Cuaternario en el río Gallegos: poblaciones humanas y paleoambientes” (UARG-UNPA 021/97). Los trabajos de campo a partir del año 1995 fueron efectuados en conjunto con Flavia Carballo Marina, Bettina Ercolano, Ana María Pérez Mazas, Elizabeth Mazzoni y Miriam Vázquez. Con ellas discutimos distintos aspectos de la dinámica del paisaje y de la formación del registro en la cuenca.

Los trabajos desarrollados en las otras localidades santacruceñas fueron posibles debido a la invitación de los investigadores que trabajan en la zona. Me refiero a Luis Borrero, que me invitó a efectuar los trabajos de campo en Cabo Vírgenes, los cuales se enmarcaron en el proyecto “Magallania 2”(CONICET PIP No. 4596). Además, Alicia Castro y Eduardo Moreno me invitaron a participar en la campaña del 2000 a Punta Medanosa, como parte del Proyecto “Estudio del aprovechamiento del litoral marítimo por cazadores-recolectores de Patagonia en el sector centro-sur de Chubut y norte de Santa Cruz (Rocas Coloradas - Bahía Laura)” PICT 98 04-04112. Para los tres mi agradecimiento, ya que sin el apoyo financiero de estos proyectos no hubiera sido posible llevar a cabo los trabajos de campo.

El análisis de los restos avifaunísticos de los sitios arqueológicos fue posible debido a que Carlos Aschero, Alicia Castro, Teresa Civalero, Rafael Goñi, Roberto Molinari y Eduardo Moreno me facilitaron el acceso a los mismos. Los materiales correspondientes a los sitios arqueológicos del P. N. Perito Moreno fueron analizados en el Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano; los correspondientes a los sitios de Cabo Blanco, en las instalaciones del Departamento Científico de Arqueología del Museo de La Plata.

Mariana De Nigris me facilitó los materiales correspondientes a la ampliación de las excavaciones de CCP 7, los relevó conmigo y me brindó todo su conocimiento en las charlas que tuvimos acerca del sitio, del conjunto arqueofaunístico y del aprovechamiento de las aves. Además, me permitió utilizar información inédita de su Tesis Doctoral. De la misma manera, mientras analizaba los huesos de pingüinos de Cabo Blanco, Eduardo Moreno me aportó su conocimiento sobre los sitios, las arqueofaunas de la región y la arqueología de la costa patagónica. Los dos dedicaron parte de su tiempo para ayudarme, por lo que les estoy sumamente agradecida.

Con Dolores Elkin me inicié en el análisis zooarqueológico y gracias a su interés, dedicación y generosidad decidí abordar esta disciplina en 1990. Mariana Mondini y Sebastián Muñoz fueron mis primeros compañeros tafonómicos; las "causas y azares" fueron la base sobre la que apoyé todo mi trabajo. Durante la campaña de 1995 al P. N. Los Glaciares, Fernanda "Poty" García dedicó parte de su tiempo para enseñarme cómo se efectuaban los relevamientos a partir de transectas. Sin estos aportes no hubiera podido generar este trabajo.

Luis Borrero llegó a ser mi director de Tesis en la última etapa de la investigación. Pero desde el comienzo de mi trabajo, en 1995, me brindó su aporte crítico, sus comentarios y sugerencias. Mientras escribía esta Tesis, me ofreció la posibilidad de contar con un ámbito de consulta y discusión a partir del cual mejoré mi trabajo. Sin embargo, creo que lo más importante es que su trabajo pionero en la tafonomía patagónica fue el marco dentro del cual muchos de nosotros aprendimos a abordar esta disciplina de forma creativa y rigurosa.

Muchos compañeros y amigos me ayudaron y alentaron a lo largo de todo el trabajo. El primero que quiero mencionar es Alejandro "Muñeco" Acosta, que me regaló la computadora con la que pude escribir esta Tesis. Mariana Mondini y Sebastián Muñoz leyeron muchos manuscritos preliminares y me aportaron críticas y comentarios. Con ellos, además, compartí muchas discusiones sobre algunas de las ideas que luego darían forma a esta Tesis. Bettina Ercolano y Elizabeth Mazzoni me ayudaron a entender varios aspectos de la dinámica geológica, geomorfológica y paleoambiental que sólo conocía por los libros. Pablo Fernández, Flor Savanti, Florencia Borella, Juan Belardi, Mariana De Nigris, Eduardo Moreno, el Muñeco Acosta, Ricardo Guichón, Mariana Carballido, Loli Elkin, María Marta Bianchi, Valeria Outes, Gustavo Villarrosa, Soledad Caracotche y todos los integrantes del grupo "Arqueología y Evolución", discutieron conmigo muchos temas tafonómicos, zooarqueológicos, paleoambientales y teóricos. Todo mi trabajo se enriqueció con estos aportes.

Jorge Noriega contestó gentilmente mis preguntas sobre el registro fósil de Spheniscidae y comentó el Capítulo de esta Tesis dedicado al tema. De la misma manera, Claudia Tambussi leyó y comentó algunos de mis manuscritos sobre tafonomía de aves. A ambos mi agradecimiento, ya

que aportaron su "visión paleontológica" para mejorar mi trabajo.

Durante los trabajos de campo en el P. N. Perito Moreno, los Guardaparques (APN) Silvina Aguado, Javier Mariatti, Adrián Falcone (y el Cacho) me brindaron hospitalidad, información y apoyo logístico. Don Pedro Pineda me brindó su amistad y su ayuda en la logística de los trabajos de campo. Con él y con Don Montiel, Manuel Paredes, Germán Milipillán y el Peto compartimos asados, charlas y su conocimiento sobre la zona y su fauna. En la R. P. Cabo Vírgenes, el Guardafauna Juan Carlos Sosa (Consejo Agrario Provincial, Santa Cruz) me brindó apoyo logístico durante los trabajos de campo y aportó información sobre la Reserva y su fauna. El Consejo Agrario Provincial facilitó el uso de las instalaciones en Cabo Vírgenes, brindando de esta manera un apoyo logístico fundamental para llevar adelante los trabajos de campo. Silvina Sturzenbaun, también del Consejo Agrario, facilitó todos los trámites relacionados con la Reserva.

Amigos e investigadores de distintas instituciones me ayudaron a conseguir bibliografía relacionada con el tema de investigación. Soledad Caracotche, Claudio Chehébar, Eduardo Ramilo y Gustavo Iglesias (Delegación Técnica Patagonia de la APN) me posibilitaron acceder a la biblioteca de la Delegación, en donde obtuve gran parte del material bibliográfico sobre la fauna patagónica. Mónica Mermoz, también de la Delegación Técnica Patagonia, me facilitó el *Mapa preliminar de vegetación del Parque Nacional Perito Moreno*. María Marta Bianchi, Valeria Outes, Gustavo Villarosa y Julieta Massaferró (PROGEB/CONICET) me acercaron sus trabajos y bibliografía sobre los cambios climáticos y ambientales desde fines del Pleistoceno. Esteban Frere y Patricia Gandini (U. A. Caleta Olivia-UNPA), me facilitaron bibliografía sobre las aves marinas, así como varios de sus trabajos en la costa de Patagonia. Claudia Tambussi, del Departamento de Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata, me facilitó varios de sus trabajos y bibliografía sobre paleontología, tafonomía y otros temas relacionados con las aves. María Virginia Mancini, del Laboratorio de Palinología de la Universidad de Mar del Plata, me envió sus trabajos y respondió a mis preguntas sobre los paleoambientes del P.N. Perito Moreno. La Fundación Patagonia Natural me facilitó el *Atlas de la distribución reproductiva de aves marinas en el litoral marino patagónico*, para que pudiera utilizarlo en esta Tesis. Daniel Quiroz (Universidad de Chile), me envió manuscritos e información inédita sobre el sitio LE 2, de Isla Morhuilla (Chile). Monona Manero (Consejo Agrario Provincial/UNPA) me facilitó bibliografía sobre las avutardas y otras aves patagónicas. De la misma manera, Adriana Ruggiero (ECOTONO/ UNCOMA) me permitió el acceso a su biblioteca. Sergio Caviglia (Instituto de Formación Docente de El Bolsón), Jorge Codignotto (UBA/CONICET), Viviana Malacalza (Universidad Nacional de la Patagonia "San Juan Bosco"), Mónica Salemme (CADIC/CONICET), y Andrzej Tatur (Instituto de Ecología, Academia Polaca de Ciencias), me

enviaron varios de sus trabajos sobre distintos temas tratados en esta Tesis.

Mariana Mondini y Sebastián Muñoz me enviaron bibliografía que necesitaba desde bibliotecas en distintos lugares del planeta. Pablo Fernández, Florencia Borella, Florencia Savanti y Vivian Scheinsohn me acercaron varios trabajos sobre tafonomía y osteología de las aves. Bettina Ercolano y Mary Palacios (Museo Regional Provincial "P. M. J. Molina") me facilitaron bibliografía sobre los cambios climáticos y ambientales en el sur de Patagonia. Todos ellos, así como Mariana De Nigris, María Gutiérrez, Juan Belardi y Jorge Noriega me avisaban cada vez que veían citado un trabajo sobre osteología, zooarqueología o algún otro tema que involucrara a las aves.

Adam Hadjuk me facilitó sus colecciones comparativas para efectuar la determinación taxonómica de algunos especímenes de los sitios del P. N. Perito Moreno. El Dr. Jorge Navas (Museo Bernardino Rivadavia) gentilmente efectuó la determinación de las plumas de CCP 5. Silvana Espinosa me ayudó en el relevamiento de los huesos actuales del Alero Destacamento Guardaparques. Daniel Gismondi confeccionó los mapas incluidos en la Tesis, la edición final de los mismos fue posible por el aporte de Elizabeth Mazzone. Bettina Ercolano, con mucha paciencia y dedicación, me ayudó con la figuras de la Tesis. Ricardo Guichón me auxilió con el gráfico del Capítulo 12. Para todos ellos mi agradecimiento.

Héctor Espina y el personal de la Estación Gobernador Gregores (INTA) facilitaron el ñandú con el cual fue posible obtener los valores de densidad mineral. Les debemos un gran agradecimiento, debido a que, como podrán apreciar los que lean esta Tesis, es muy difícil obtener un esqueleto completo a través de métodos no violentos. También agradezco al Dr. J. Zanchetta por permitimos utilizar las instalaciones del IDIM (Instituto de Investigaciones Metabólicas) y al personal de ese instituto por su asesoramiento y ayuda mientras efectuábamos la medición de los valores de densidad mineral.

Durante el proceso de gestación de una Tesis no sólo se necesita apoyo científico. Muchos amigos me alentaron y contuvieron desde la distancia. Bettina Ercolano se dedicó a alentarme, distraerme y "sacarme a pasear" cuando el nivel de saturación frente a la computadora se hacía insostenible. Mis hijos, Araucaria y Lautaro me apoyaron a lo largo de los distintos momentos de la investigación y de los problemas burocráticos que surgieron. Los dos son siempre motivo de alegría y de inspiración para todo lo que emprendo. Y mientras escribo estos agradecimientos, pienso permanentemente en mi abuela Elena, que me apoyó para dedicarme a la arqueología.

Nota: la ilustración de la tapa de esta Tesis es un fragmento de la litografía "Liberación" (1955), de M.C. Escher. La utilización de la misma me fue sugerida por mi hija Araucaria.

Para Araucaria y Lautaro

PRIMERA PARTE. EL REGISTRO ÓSEO DE LAS AVES

*“Despite their importance as a major group of vertebrates
(and the direct descendants of the dinosaurs), the
taphonomy of birds has received relatively little attention”
(Davis y Briggs 1998:3).*

Presentación del problema y objetivos generales

LOS RESTOS DE AVES EN LOS SITIOS ARQUEOLÓGICOS

Durante las últimas décadas la arqueología ha puesto gran énfasis en entender las relaciones dinámicas que existieron entre las poblaciones humanas y sus ambientes. Estas interacciones pueden involucrar aspectos del ambiente físico (como temperatura, precipitaciones u otras variables climáticas) o del biótico (como la distribución y abundancia de presas, la naturaleza de la competencia o la intensidad de la presión de los predadores).

Como contrapartida de este interés, desde fines de la década del '70 los huesos preservados en contextos arqueológicos comenzaron a ser sistemáticamente utilizados para analizar y discutir diversos aspectos de la ecología humana. En el marco de esta concepción, los restos de animales fueron considerados como una vía para plantear y corroborar hipótesis acerca de la movilidad, uso del espacio, amplitud de dieta, uso estacional de recursos y aprovechamiento de los distintos ambientes que pudieron haber constituido el rango de acción de una determinada población. Desde una perspectiva evolutiva, estas variables son indicadores sensibles que atestiguan gran parte de los cambios acaecidos a lo largo de la historia humana (Binford 1981; Blumenschine 1986; Stiner 1994; Stringer y Gamble 1993; entre otros)

Sin embargo, este interés en los restos de fauna no abarcó a todas las especies incluídas en los depósitos o a las potencialmente presentes en un ambiente dado. En líneas generales, las investigaciones arqueofaunísticas se centraron en las presas de mayor rendimiento económico, que usualmente son mamíferos de tamaño mediano a grande. *There exists, however, another dimension of the archaeofaunal record -small-game use- which provides unique information about the demographic conditions under which human predator-prey systems evolved* (Stiner et al. 2000:39).

Centrarse en las presas de mayor tamaño limita el alcance de la investigación en los temas mencionados anteriormente. Afortunadamente, durante los últimos años se han comenzado a incluir otros taxa en las investigaciones, entre ellos las aves. Las aves presentan diversas características que las convierten en instrumentos interesantes para analizar varios aspectos de la ecología humana. En primer lugar, constituyen un recurso que puede ser utilizado integralmente: su carne y sus huevos son un alimento importante, que contiene gran cantidad de proteínas y ácidos grasos. Por otro lado, sus plumas y huesos pueden ser utilizados como materia prima para la confección de diversos instrumentos (Lefèvre 1989a; Morales Muñoz 1993; Savanti 1994;

Scheinsohn 1998; Scheinsohn *et al.* 1992; entre otros). Las aves marinas, por ejemplo, pueden constituir un recurso económicamente rentable para los humanos debido a que el 98% de las especies del mundo nidifican en colonias, cuyo tamaño puede variar desde unas pocas parejas reproductivas hasta más de un millón de aves (Furnes y Monaghan 1987). Esto implica la disponibilidad de abundante carne y de gran cantidad de huevos, reunidos en un punto acotado del espacio y generalmente durante un momento predecible en el tiempo.

En segundo lugar, con los debidos recaudos, las aves son importantes *proxys* en la determinación de variables paleoecológicas (Emslie 1995; Gilbert *et al.* 1981; Lefèvre 1989a; Morales Muñoz 1993; Savanti 1994; Williams 1995; entre otros). Muchas aves están estrechamente asociadas a una comunidad vegetal o a un hábitat específico. La presencia de sus huesos en un depósito arqueológico puede ser una línea más en el análisis paleoambiental, que necesariamente debe integrar información de varios campos. Debido a que no todos los huesos de aves presentes en estos depósitos son producto de la predación humana, permiten abordar aspectos relacionados con la formación del registro arqueológico, así como el rango de especies presentes en un ambiente y su uso por los predadores no humanos.

Pero a pesar del interés de arqueólogos e investigadores de otras disciplinas en dilucidar aspectos relacionados con las condiciones de formación del registro de huesos de aves, se ha desarrollado muy poco trabajo acerca del tema. Por lo tanto, los interesados en conocer el papel de las aves en la subsistencia y otros aspectos de la ecología humana carecen de las herramientas interpretativas necesarias para analizar los conjuntos avifaunísticos presentes en los depósitos arqueológicos. El conocimiento que poseemos hasta el momento es insuficiente para determinar, por ejemplo, si los restos recuperados en depósitos arqueológicos son el resultado de las actividades de los cazadores humanos o de algún otro proceso que no los involucra. El problema es mayor en aquellos puntos del espacio en donde humanos y otras especies coinciden como agentes acumuladores de restos de vertebrados. Este es el caso de los abrigos rocosos, en los que muchos de los depósitos constituyen palimpsestos que registran tanto actividades humanas como las de cánidos, félidos, aves rapaces u otros animales que habitan o utilizan estos *loci* (Borrero y Martín 1996; Hockett 1996; Mondini 1995, 2000a, 2000b; Stiner 1994; Strauss 1982, 1990; entre otros).

Los estudios arqueofaunísticos han logrado un papel destacado en las investigaciones arqueológicas de Patagonia (Borella 2000; Cassiodoro *et al.* 2000; De Nigris 2000; Fernández 2000; Lanata *et al.* 1992; Mengoni Goñalons 1999; Miotti 1999; Miotti y Salemme 1999; Miotti *et al.* 1999; Moreno *et al.* 1997, 1998; Muñoz 1997, 1999; Muñoz y Belardi 1998; Salemme y Miotti 1998; como ejemplos de algunos casos recientes). Pero, acorde con lo que sucede en el

resto del mundo, también aquí la arqueología y tafonomía de vertebrados han tenido un importante sesgo hacia las presas de mayor tamaño, especialmente el guanaco.

Es muy poco lo que se sabe acerca de la utilización de las aves como recurso en Patagonia. Existen trabajos que exploran el tema en registros arqueológicos asociados a ambientes marinos (Estevez Escalera 1996; Lefèvre 1989a, 1989b, 1992, 1993-1994; 1997a, 1997b; Legoupil 1997; Moreno *et al.* 1998; Rasmussen *et al.* 1994; Savanti 1994; entre otros). Los depósitos más antiguos que atestiguan la explotación de aves marinas en la región tienen aproximadamente 6.000 años (Legoupil 1997; Rasmussen *et al.* 1994).

Sin embargo, no está claro el papel de las aves en la subsistencia humana en otros ambientes patagónicos, e incluso en el litoral marino de la porción continental de Argentina. Aunque hay aportes en este sentido (Fernández 2000, Miotti y Salemme 1999; Moreno *et al.* 1998; Salemme y Miotti 1998; Savanti 1994), la información presentada se ha centrado casi exclusivamente en el análisis de sitios específicos, y se ha avanzado poco en la propuesta de modelos más generales acerca del aprovechamiento de este recurso y de las características de su registro óseo. Como un ejemplo, es casi desconocido el papel de las aves en la subsistencia de las poblaciones humanas en la región cordillerana del sur de Patagonia, ya que por el momento no existe información arqueológica sobre el tema. Sin embargo, varios de los modelos existentes acerca de la subsistencia y movilidad de los cazadores-recolectores de esa zona las incluyen como uno de los recursos potenciales durante el Holoceno (Aschero *et al.* 1992-1993; Belardi *et al.* 1992; Borrero y Muñoz 1999; Goñi 1988; Herrera 1988; entre otros).

Por otro lado, con unas pocas excepciones (Moreno y Martinelli 1999; Muñoz y Savanti 1998; Savanti 1994), el escaso trabajo arqueofaunístico sobre aves en Patagonia se ha desarrollado en el marco de una total carencia de principios tafonómicos que permitan establecer la integridad de las muestras y comprender el contexto en el que los depósitos se formaron. Lo que sucede en Patagonia concuerda con la situación en el resto del mundo, donde también son muy escasas las investigaciones acerca de los procesos que afectan a los huesos de aves (Bickart 1984; Cruz y Savanti 1999; Davis y Briggs 1998; entre otros). Esta falta de principios tafonómicos específicos puede condicionar la calidad de las interpretaciones acerca del papel de la avifauna como presa de los cazadores humanos. *Thus, to infer the significance of birds in prehistoric diet, we must first understand the natural taphonomic effects on avian bones* (Higgins 1999:1450).

LA TAFONOMÍA DE AVES: FUNDAMENTACIÓN Y ANTECEDENTES GENERALES.

Los registros fósiles (*sensu* Lyman 1994a; que con este término abarca a los registros paleontológicos y arqueofaunísticos¹) constituyen evidencia adecuada para abordar temas de ecología humana del pasado -y de paleoecología en general- debido a que pueden ser considerados como *proxy* de los procesos que les dieron origen (Behrensmeyer 1993; Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Behrensmeyer y Hill 1980; Behrensmeyer y Hook 1992; Blumenschine 1986, 1989; Blumenschine y Marean 1993; Blumenschine *et al.* 1994; Gifford 1980; Gifford-Gonzalez 1991; Haynes 1980, 1989; Stiner 1991, 1994; Stiner *et al.* 2000). Pero para abordar temas de paleoecología a partir de restos óseos, es necesario contar con un cuerpo de principios tafonómicos que permitan entender las condiciones de formación de los registros que serán la base sobre la cual se apoyarán las interpretaciones.

El registro fósil es rico en información biológica y ecológica, pero la calidad de esta información es desigual e incompleta. Sin embargo, lo mismo puede decirse de muchos tipos de información neontológica (Behrensmeyer *et al.* 2000; Valentine y Jablonski 1993). La diferencia consiste en que, mientras que en los estudios neontológicos los sesgos de muestreo son impuestos por los mismos científicos, el sesgo en los fósiles ha sido producido por los procesos naturales, que han creado las distorsiones antes de que empiece la investigación (Behrensmeyer *et al.* 2000). Por lo tanto, uno de los objetivos de la tafonomía es entender estos procesos, de modo que los datos del registro fósil puedan ser evaluados correctamente y aplicados a temas paleoecológicos en general. En este sentido, la tafonomía es el estudio de los procesos de preservación y de la forma en que éstos afectan a la información que puede obtenerse a partir del registro fósil (Behrensmeyer y Kidwell 1988). En el caso específico de los restos de fauna incluidos en depósitos arqueológicos, acordamos con Blumenschine (1998:S93) en que [...] *taphonomic models can and must be applied for any zooarchaeological interpretation to be considered robust.*

A partir de la incorporación activa de los estudios arqueofaunísticos, la tafonomía comenzó a ser una parte integral de la investigación arqueológica (Andrews 1990; Behrensmeyer y Kidwell 1988; Behrensmeyer *et al.* 2000; Binford 1981; Blumenschine 1986, 1987, 1989; Bonnichsen 1989; Bonnichsen y Sorg 1989; Borrero 1988a, 1988b, 2000, 2001a, 2001b; Brain 1980; Bunn *et al.* 1991; Gifford 1981; Gifford-Gonzalez 1991; Lyman 1994a; Mengoni Goñalons 1988; entre otros).

¹ Esta definición tampoco considera que el grado de mineralización o la edad de los restos sean variables que permitan definir un fósil. Además de Lyman, otros autores adhieren a esta posición. Por ejemplo, Behrensmeyer *et al.* (2000:104), quienes plantean que [...] *A fossil is any nonliving, biologically generated trace or material that paleontologists study as part of the record of past life.*

Sin embargo, esto no puede extenderse a todos los grupos de vertebrados. A pesar de que las aves constituyen un importante grupo de presas para los humanos y que sus restos aparecen en muchos depósitos arqueológicos, las investigaciones tafonómicas que tienen por objetivo los huesos de aves son muy escasas (Bickart 1984; Cruz 2000a; Cruz y Savanti 1999; Davis y Briggs 1998; Lyman 1994a; Oliver y Graham 1994).

Gran parte de los intentos por comprender los procesos que regulan la formación de sus registros óseos han estado destinados a establecer el agente de depositación (Ericson 1987; Higgins 1999; Livingston 1989; Mourer-Chauviré 1983, 1993; Serjeantson *et al.* 1993). Otros aspectos, como la influencia de la meteorización, la destrucción por carnívoros, e incluso las investigaciones etnoarqueológicas acerca del uso humano de las aves, están menos documentados. Puede decirse que no existe un *corpus* de principios tafonómicos -similar al que existe para los mamíferos- que permita abordar los depósitos de huesos de aves. Entonces, aunque el registro arqueológico de las aves está siendo lenta pero sistemáticamente incorporado en los análisis de subsistencia de las poblaciones humanas, se carece de herramientas interpretativas que permitan una adecuada evaluación de los restos presentes en los depósitos.

El esqueleto de las aves difiere del de otros vertebrados en varios aspectos, especialmente los relacionados con la principal adaptación locomotriz del taxón, el vuelo (Bellairs y Jenkin 1960; Feduccia 1992; Gilbert *et al.* 1981). Muchas de estas propiedades de los huesos pueden ser tafonómicamente significativas. Por lo tanto, [...] *since birds are structurally quite different from mammals, the effects of various taphonomic factors on the preservability of avian skeletal material require separate examination* (Trapani 1998:477).

¿Qué clase de ambientes favorecen la preservación de huesos de aves? ¿Algunos hábitats particulares o lugares con condiciones específicas de sedimentación y enterramiento son mejores para preservar huesos de aves? ¿Cómo afectan la biología, anatomía y ecología de las aves su tafonomía? ¿De qué manera un registro fósil de aves refleja la composición y abundancia relativa de especies en la comunidad de la cuál proviene? ¿De qué forma las relaciones con otros organismos afectan la conformación de un registro fósil de aves?. Éstas son algunas de las preguntas que sería necesario contestar para comenzar a entender la dinámica de los registros fósiles de estos vertebrados.

OBJETIVO, ALCANCES Y LÍMITES

Como dijéramos, existe un amplio desconocimiento sobre los procesos que rigen la formación de los registros óseos de aves. Por lo tanto, son múltiples las líneas de investigación que aún hay que explorar al respecto. Nuestras investigaciones buscan cubrir este vacío de conocimiento, a

través del aporte de observaciones tafonómicas de huesos de aves en el sur de Patagonia continental.

Entonces, el principal objetivo de trabajo es *contribuir a la generación de instrumentos que permitan conocer y evaluar el registro óseo de aves en el sur de Patagonia, como un medio que podrá ser utilizado para comprender los conjuntos óseos derivados de la explotación de la avifauna por las poblaciones humanas prehistóricas.*

Para tal fin, se integrará información surgida de tres ejes diferentes. Por un lado, la implementación de estudios actualísticos en una escala espacial amplia, cuyo aspecto central será el relevamiento de los restos óseos de aves en diversos ambientes patagónicos. Por otro, la integración de la información tafonómica generada por otros investigadores, que pueda ser útil para entender el registro óseo de las aves. Esta información incluirá estudios específicos sobre huesos de aves, así como otros desarrollados en el marco general de la tafonomía de vertebrados. Por último, se considerarán aquellos aspectos de la biología y ecología de las comunidades de aves del sur de Patagonia que sean relevantes para comprender la conformación de sus registros óseos.

La decisión de integrar estos cuerpos de información se basó en la certeza que la interacción entre huesos y procesos tafonómicos está mediada por varios factores. En primer lugar, las propiedades específicas de los huesos de cada taxón. Hay una gran variabilidad en los esqueletos de los vertebrados, tanto con respecto a la clase de tejidos que los conforman, como en relación a la estructura del esqueleto mismo. El tamaño y diseño corporal, la morfología del esqueleto y la microestructura del tejido óseo son factores que influirán en la destrucción o preservación de los restos de cada taxón (Andrews 1990; Behrensmeyer 1978, 1991; Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Blumenschine 1987; Kidwell y Behrensmeyer 1988; Nicholson 1996; entre otros). Estas características particulares de cada grupo de vertebrados derivan de sus historias evolutivas y son fruto de la diversificación producida por las adaptaciones propias de cada uno de ellos. Por lo tanto, [...] *a bird skeleton is not nearly the same as, for instance, the skeleton of a reptile although the two are phylogenetically related* (Lyman 1994a:87).

En segundo lugar, otras características de los organismos -como el rango geográfico de cada especie, su abundancia, modo de vida y lugar en la cadena trófica-, tienen un papel importante determinando aspectos como la tasa de depositación de restos, los lugares en que los mismos serán más probablemente depositados, o el grado de reciclado a que estarán sometidos (Kowalewski 1997). Estos factores también son de suma importancia para la preservación/destrucción de los huesos de un grupo definido de organismos en un ambiente dado.

Por último, hay que considerar cuáles son los procesos tafonómicos que operan en un determinado sector del espacio. En diferentes lugares, tanto los procesos existentes como su

intensidad y las posibles combinaciones entre ellos, pueden tener características propias, generando, por ejemplo, modos tafonómicos específicos (Behrensmeier y Hook 1992). Es posible que la importancia de estos procesos varíe en función de los dos grupos de variables anteriores. Es decir que las propiedades intrínsecas de los huesos de cada grupo de organismos, así como los diferentes aspectos de su biología y ecología, influyan para que los procesos tafonómicos presentes en un lugar específico no los afecten de la misma manera. Entonces, nuestro trabajo está dirigido a entender la forma en que los factores enunciados -anatomía de los organismos, su biología y ecología, y los procesos tafonómicos de la región- interactúan para destruir o preservar los huesos de aves en el sur de Patagonia continental.

Las observaciones tafonómicas actuales que realizamos tuvieron como objetivo establecer las relaciones que existen entre procesos geocológicos y registros óseos contemporáneos. Su relevancia para interpretar registros fósiles no está dada simplemente porque las situaciones observadas constituyan un análogo directo de ese pasado. En cambio, deberá basarse en el entendimiento de aquellos aspectos fundamentales de la dinámica que rigen en el mundo moderno. De esta manera, la comprensión de los fenómenos actuales permitirá entender *el modo* en que los procesos pasados afectaron a los registros fósiles, aunque *el grado* debe determinarse en cada caso en función de las condiciones pasadas (Blumenschine 1986, 1987; Gifford 1981). Esto implica que la aplicabilidad de los principios surgidos de observaciones actuales dependerá también del grado en que se conozcan los ecosistemas y ambientes del pasado, a partir de líneas de evidencia independientes de la tafonómica.

Las características de las observaciones actuales presentadas aquí ponen límites precisos a su utilidad para interpretar registros fósiles que contengan restos de aves. En primer lugar, dado que fueron efectuadas en una escala espacial amplia (*ver* Capítulo 2) son útiles para modelar las características de grano grueso de los registros; lo que implica que la interpretación de depósitos específicos puede requerir de la profundización de algún aspecto tafonómico en una escala espacial más acotada.

En segundo lugar, para efectuar las observaciones, las aves patagónicas fueron divididas en tres categorías definidas a partir de una perspectiva *taxon-free* (*sensu* Damuth 1992). Estas categorías se definieron en función de la biomecánica de la locomoción y permiten relacionar las diferencias que existen entre los esqueletos de tres grupos de aves (*aves voladoras*, *aves exclusivamente corredoras* y *aves exclusivamente nadadoras*) con propiedades específicas de sus respectivos registros óseos. Dado que las categorías son amplias e incluyen aves que presentan diferencias con respecto a su tamaño y otras características anatómicas, es posible que no agoten toda la variabilidad posible en lo que respecta a la interacción entre huesos y procesos tafonómicos.

En tercer lugar, las localidades en las que se efectuaron las observaciones incluyen gran parte del abanico de habitats utilizados en tres unidades ambientales (*costa marina, estepa y bosque*) que presentan diferencias en lo que respecta a la avifauna. Se considera, entonces, que la muestra obtenida es representativa de las diferencias relevantes para interpretar el registro óseo de aves en el sur de Patagonia continental (ver Capítulos 5 y 7). Sin embargo, pueden no cubrir toda la variabilidad ambiental existente en el sur de Patagonia continental. Esto implica que si bien nuestros resultados pueden ser útiles para definir aspectos amplios de la tafonomía de huesos de aves, deberán afinarse y complementarse con estudios en cada localidad.

Por último, en este trabajo se analizarán sólo aquellos procesos tafonómicos que influyen sobre los huesos hasta el momento en que son cubiertos por sedimentos. Esto implica que un gran espectro de procesos, los diagenéticos, son dejados de lado. Estos procesos son importantes en la conformación última de los depósitos y deberán ser tenidos en cuenta al interpretar conjuntos fósiles específicos.

En este marco, los principios tafonómicos generados constituirán referentes amplios para analizar los conjuntos arqueofaunísticos que contengan restos de aves. Su principal aporte es que permiten comprender la dinámica implicada en la conformación de los registros óseos de estos vertebrados. Por lo tanto, constituyen las bases para el posterior desarrollo y profundización de la tafonomía de aves en la región.

CONTENIDOS

Para abordar este trabajo, se decidió presentar la información en tres cuerpos bien definidos: la Primera Parte presenta el problema de investigación y el conocimiento con que se contaba antes de nuestro trabajo. La Segunda Parte presenta las investigaciones actualísticas desarrolladas y los resultados generados. La Tercera Parte relaciona este conocimiento con la información ambiental del pasado para precisar el alcance de nuestras investigaciones para la interpretación de registro óseo del Holoceno que incluyan restos de aves. A continuación se presenta una síntesis más detallada de los contenidos de cada Parte.

Dentro de la *Primera Parte*, el Capítulo 2 es el dedicado a la fundamentación de diversos aspectos teórico-metodológicos. Estos aspectos incluyen la relación entre tafonomía y paleoecología, la forma de articular estudios actualísticos e interpretación de conjuntos fósiles, la elección de la escala espacial de las observaciones y la explicitación de las categorías *taxon-free* implementadas para efectuar las observaciones y el análisis. En el Capítulo 3 se presentan los fundamentos y antecedentes de la tafonomía de huesos de aves. En el Capítulo 4 se desarrolla brevemente cuál es la especificidad de la estructura de los huesos y de la composición del esqueleto de las aves en relación con su tafonomía. En el Capítulo 5 se presentan las comunidades

de aves de la región y se especifican algunos aspectos de la dinámica entre las mismas y sus predadores. Por último, en el Capítulo 6 se presentan y detallan las consideraciones que surgen del análisis de toda la información presentada en los Capítulos precedentes, que constituyen el *background* de las investigaciones desarrolladas por nosotros y que conforman el conjunto de expectativas que se busca contrastar, ampliar o afinar a partir de los resultados de las observaciones actuales.

La *Segunda Parte* está dedicada a las investigaciones actualísticas desarrolladas, presentando las regiones muestreadas, la metodología general implementada, las variables relevadas, las características particulares del muestreo en cada zona y los resultados en cada una de las unidades ambientales definidas. En el Capítulo 7 se fundamenta la elección de las áreas muestreadas y se presenta la metodología general de los trabajos de campo. En el Capítulo 8 se presentan los resultados y análisis de los estudios actualísticos en la zona cordillerana (Parque Nacional Perito Moreno). En el Capítulo 9, se detallan las investigaciones efectuadas en la cuenca del río Gallegos (cursos medio e inferior). En los Capítulos 10 y 11 se presentan los resultados del relevamiento de la costa marina, en el norte (Punta Medanosa) y sur (Reserva Provincial Cabo Vírgenes) de la provincia de Santa Cruz respectivamente. Por último, en el Capítulo 12 se discuten aquellos temas que permiten integrar los resultados obtenidos en todas las localidades, para dar lugar a enunciados tafonómicos más generales, que exceden el marco local desarrollado en los Capítulos anteriores.

Por último, en la *Tercera Parte* se precisarán los alcances para analizar los registros avifaunísticos del sur de Patagonia durante el Holoceno, se presentará una primera aplicación a casos arqueológicos y se definirán las perspectivas para futuras investigaciones. Por lo tanto, en el Capítulo 13 se discute brevemente la forma en que los cambios climáticos y ambientales acaecidos en la región durante los últimos miles de años se relacionan con variaciones en algunos aspectos de las comunidades de aves de Patagonia y la formación de su registro óseo. Como caso que ejemplifica las líneas de investigación a implementar para comprender la explotación de la avifauna por los cazadores holocénicos, en el Capítulo 14 se detalla el problema de los Spheniscidae, su distribución reciente y pasada, así como la influencia de la misma sobre la conformación de los registros arqueológicos. En el Capítulo 15 se presenta el análisis de conjuntos avifaunísticos de sitios arqueológicos en la costa marina y el ecotono estepa-bosque en el sur de Patagonia continental, con énfasis en sus propiedades tafonómicas. Por último, el Capítulo 16 está dedicado a una breve recapitulación del trabajo efectuado y a las perspectivas para futuras investigaciones sobre el tema.

Capítulo 2

Aspectos teórico-metodológicos

Los procesos tafonómicos que pueden establecer las condiciones de conservación y destrucción de huesos son varios (*ver Lyman 1994a para una síntesis*). El conjunto de procesos que opera en un sector específico del espacio está determinado por aquellos factores ambientales particulares que lo caracterizan. Además, la importancia relativa de uno u otro proceso sobre los restos óseos es variable según la escala, ya que así como los procesos ecológicos y ambientales varían según la escala en que se los considera (Stafford 1995; Stafford y Hajic 1992), es esperable que sus trazas en el registro fósil también lo hagan.

Systems are usually nested in space and time (Meentemeyer y Box 1987:21). Los procesos ecológicos y geológicos se expresan de forma diferente en el corto y el largo plazo, y estas diferencias se plasman de forma concordante en el espacio. Una forma adecuada de abordar esta diversidad es aprovechar la interrelación mencionada y encarar el análisis espacial desde distintas escalas (Meentemeyer y Box 1987). Desde el punto de vista de la tafonomía, esta interacción entre espacio y procesos geocológicos fue abordada con la incorporación de observaciones en escalas espaciales amplias (Behrensmeyer y Hill 1980; Blumenschine 1989; Borrero 2001b; Kidwell y Behrensmeyer 1988; entre otros). En la actualidad, las observaciones tafonómicas incluyen desde el relevamiento de carcasas individuales o depósitos en un sector específico del espacio, hasta la diversidad de restos incluidos en un paisaje, una región e incluso un continente (Bishop 1980; Behrensmeyer *et al.* 1992; Blumenschine 1989; Borrero 2001b; Kidwell y Behrensmeyer 1988; entre otros). Lo interesante de adoptar escalas mayores es que, si bien pueden resultar en la pérdida de detalle, a través de ellas es posible observar la aparición de propiedades que no son registradas en escalas menores (Meentemeyer y Box 1987).

Existe una estrecha relación entre escala y posibilidad de control de las variables bajo estudio. Las escalas más finas permiten mayor manipulación experimental del objeto o proceso bajo estudio, mientras que las áreas mayores son más difíciles de manipular. Marean (1995) ha planteado que la tafonomía actualística incluye dos perspectivas: la naturalista y la experimental. Dados los requerimientos de control que poseen experiencias y experimentos, la escala espacial en la que se efectúan es generalmente acotada (Andrews 1995; Briggs 1995; Marean *et al.* 1992; entre otros). En cambio, la tafonomía naturalística ha logrado incluir exitosamente las diversas escalas en las que los procesos geocológicos se expresan en el espacio, entre ellas el paisaje.

En nuestro caso, hemos optado por observaciones acordes con la perspectiva naturalista como el medio para conocer la variación que existe en diversos aspectos de la formación de los depósitos de huesos de aves derivados de la dinámica de las comunidades del sur de Patagonia. Dado este objetivo, consideramos que una escala de paisaje es la apropiada para explorar la relación entre procesos geocológicos y tafonómicos. Las escalas de paisaje, además, permiten abordar la variabilidad incluida en eventos que se expresan en intervalos temporales de magnitudes medias, por ejemplo, períodos interglaciares como el Holoceno (Delcourt y Delcourt 1991, 1992).

La elección y justificación de la escala remiten a las consideraciones teóricas a partir de las cuales se generan los objetivos de una investigación. En este Capítulo, entonces, se explicitarán los aspectos que constituyen la base teórico-metodológica de nuestro trabajo. El primer paso será presentar cuál es la concepción de la tafonomía a la cual adherimos. No hay total acuerdo entre los investigadores con respecto al alcance de la disciplina y su lugar en las investigaciones arqueológicas, paleoecológicas y paleontológicas, por lo que esta presentación es necesaria. Luego, se discutirá brevemente la forma en que se entienden las observaciones actuales como un medio para interpretar los conjuntos fósiles. Además, se presentarán consideraciones referentes a las investigaciones tafonómicas en escala espacial amplia. Por último, se presentan y fundamentan las categorías *taxon-free*, que fueron la base sobre la cuál se efectuaron tanto las observaciones como el análisis.

TAFONOMÍA Y PALEOECOLOGÍA

La paleoecología es el estudio de los individuos, poblaciones y comunidades de organismos que vivieron en el pasado, de sus interacciones y respuestas dinámicas a los ambientes cambiantes. Se interesa por los contextos biótico y abiótico de esos organismos y los efectos de estos contextos sobre la evolución de las poblaciones (Behrensmeyer y Hill 1980; Delcourt y Delcourt 1991; Pianka 1984; Wing *et al.* 1992). A pesar de que existen diferencias entre los estudios ecológicos modernos y la paleoecología, los resultados de los procesos ecológicos pueden ser inferidos a partir del registro fósil, en escalas temporales que van más allá del alcance de los datos neontológicos (Delcourt y Delcourt 1991; Valentine y Jablonski 1993; Wing *et al.* 1992).

El estudio de las comunidades del pasado y sus ambientes necesariamente se basa en el registro fósil. El registro fósil de animales y plantas sólo puede formarse si algunos de los restos orgánicos no son reciclados (Behrensmeyer y Hook 1992). A partir de los restos de un organismo es posible conocer algunos aspectos del ambiente (por ejemplo, en función de las inferencias dietarias efectuadas a partir de la morfología dentaria) o de otros integrantes de la comunidad

(por ejemplo, a través de trazas que son evidencia de predadores). Aunque los procesos que producen estas trazas pueden involucrar destrucción o pérdida de parte de la evidencia, también presentan información que es imprescindible para entender los aspectos más dinámicos del pasado.

Un ejemplo claro son los estudios implementados por Blumenshine y colaboradores para determinar la forma en que los procesos ecológicos, específicamente la competencia, dejan su firma en el registro óseo. Estos investigadores argumentan que [...] *bones are barometers of the level of competition between consumers of carcass tissues. The particular mix of skeletal parts, species, ages, the types and incidence of modification, and the spatial configuration of specimens in bone assemblages are informative about the level of competition, the identity of the competitors, and the strategic responses of carcass consumers to other competitors* (Blumenshine *et al.* 1994: 202).

La información sobre los ecosistemas del pasado está controlada en gran medida por las características tafonómicas de los conjuntos fósiles particulares y, en última instancia, por cualquier proceso en escala amplia que afecte estos atributos (Behrensmeyer y Hook 1992). Sin embargo, es posible abordar los ecosistemas pasados debido a que [...] *the portion of the living community that is preserved is not an ecologically random sample, but favors temporally persistent components* (Kidwell y Behrensmeyer 1988:5). Es decir que los procesos que gobiernan la destrucción o preservación de restos no son azarosos, sino que pueden ser determinados y evaluados. Es debido a esta estrecha relación entre procesos geocológicos y variables tafonómicas que la tafonomía tiene un rol necesario y positivo en los objetivos de la paleoecología.

Muchos autores caracterizan a la tafonomía como el estudio de los procesos que sesgan los registros óseos (Bonnichsen 1989; Lyman 1994a; entre otros). En líneas generales, plantean que el objetivo básico de la tafonomía es remover los sesgos que presentan los registros bajo estudio, para así poder conocer las comunidades originales de las que estos restos se derivaron. Este enfoque es el adoptado por muchos zooarqueólogos (*ver comentarios en Cruz et al.* 1993-1994 y Marean 1995; entre otros) y está fuertemente influenciado por las ideas de Schiffer (1996 [1987]).

Sin embargo, ésta no es la única concepción posible de la tafonomía. El énfasis en los sesgos, aunque técnicamente correcto, no es muy productivo metodológicamente (Gifford 1981). Centrarse en la pérdida de información y en la reconstrucción de la comunidad original no permite definir lo que es posible conocer a partir de los materiales conservados.

Un enfoque alternativo, entonces, es el que concibe a la disciplina desde su perspectiva más positiva y fructífera, es decir aquella que la relaciona con la paleoecología (Behrensmeyer 1991; Behrensmeyer y Hook 1992; Behrensmeyer y Kidwell 1985; Behrensmeyer *et al.* 2000;

Blumenschine 1986, 1987, 1989; Blumenschine y Marean 1993; Blumenschine *et al.* 1994; Cruz *et al.* 1993-1994; Gifford 1981; Gifford-Gonzalez 1991; Kidwell y Behrensmeyer 1988; Marean 1995; entre otros). Los procesos tafonómicos son esencialmente ecológicos por naturaleza y, por lo tanto, dejan trazas que constituyen evidencia paleoecológicamente relevante. Desde esta perspectiva, [...] *processes of preservation can be viewed as active forces which not only have affected their preserved record of biological evolution but which have the potential to directly influence biological evolution itself* (Behrensmeyer y Kidwell 1985:115).

En este marco, la tafonomía puede ser vista como el área de investigación que define, describe y sistematiza la naturaleza y los efectos de los procesos que actúan sobre los restos orgánicos después de la muerte (Gifford 1981). Debido a que la preservación está fuertemente afectada por las circunstancias anteriores a la muerte (por ejemplo; el tipo de hábitat involucrado), éstas pueden constituir parte de los estudios tafonómicos (Behrensmeyer y Kidwell 1985).

TAFONOMÍA Y OBSERVACIONES ACTUALES

La tafonomía incluye el análisis de conjuntos fósiles y actuales (Andrews 1995; Behrensmeyer y Kidwell 1985; Behrensmeyer *et al.* 2000; Briggs 1995; Gifford 1981; Gifford-González 1989a, 1991; Kidwell y Behrensmeyer 1988; Lyman 1994a; Stiner 1994; Olson 1980; entre otros). Las observaciones actuales son una herramienta que ha sido exitosamente utilizada en la generación de principios tafonómicos, por vías que son independientes de los registros fósiles bajo estudio.

Como se dijera, se ha planteado que la tafonomía actualística tiene un componente naturalista y uno experimental (Marean 1995). Aunque diferentes investigadores se han dedicado preferentemente a uno u otro, hay acuerdo general en que ambos componentes deben complementarse (Gifford-Gonzalez 1991; Behrensmeyer 1993a; Blumenschine *et al.* 1994; Briggs 1995; Marean 1995; entre otros). Mientras la experimentación permite establecer de forma controlada la relación entre procesos y trazas a partir de variables seleccionadas, el componente naturalista de la tafonomía brinda la posibilidad de conocer las condiciones variables en las que se conforman los registros óseos derivados de comunidades específicas, en ambientes concretos y a partir de interrelaciones particulares.

La interpretación de registros fósiles a partir de los resultados de observaciones actuales implica utilizar enunciados y principios basados en el *uniformismo metodológico* (Gifford 1981; Gifford-Gonzalez 1989a, 1991). Es decir que si bien es posible utilizar las observaciones actuales como un medio para conocer la forma en que procesos geocológicos y registros óseos se relacionan, no lo es pensar que las muestras óseas actuales son un análogo que permite interpretar directamente los fósiles. Esto es debido al dinamismo que involucran los procesos tafonómicos, el que puede resumirse en dos aspectos relevantes para este tema.

En primer lugar, las condiciones ecológicas y ambientales bajo las que los conjuntos fósiles se formaron no siempre son equiparables a las del presente, aún cuando muchos aspectos (como las especies existentes, la diversidad de hábitats, algunas variables climáticas o el predominio de geoformas particulares) puedan ser similares. Se ha destacado que, en América, los ambientes del Pleistoceno y de algunos momentos del Holoceno fueron diferentes de los actuales. Un ejemplo claro es el cambio en la heterogeneidad ambiental, ya que [...] *late Holocene faunas, and by inference environments, were more homogeneous than those of the late Pleistocene* (Graham *et al.* 1996:1604). A nivel global, las comunidades actuales de plantas tienen menos de 6.000-8.000 años de antigüedad (Delcourt y Delcourt 1991; Sauer 1988; Valentine y Jablonski 1993; entre otros); y en el sur de Patagonia, los patrones de vegetación de muchos ambientes de fines del Pleistoceno carecen de análogos actuales (Mancini 1998a; Páez *et al.* 1999; Prieto *et al.* 1998). La diversidad de mamíferos -por ejemplo, los carnívoros- existente a fines del Pleistoceno era mayor que la actual en la región patagónica (Borrero 2000; Borrero *et al.* 1997; McCulloch *et al.* 1997; entre otros), y entre las aves, las especies de Rheidae que actualmente son alopátricas en el cono sur de Sudamérica, pudieron ser simpátricas durante el Pleistoceno en el sur de Patagonia (Acosta Hospitaleche y Tambussi 2000; Salemme y Miotti 1998; Tambussi 1995; Tambussi y Tonni 1985). Por otro lado, se ha enfatizado la importancia de la acción antrópica de los últimos siglos como un importante factor de perturbación en muchos de los ecosistemas y ambientes actuales. Diversos casos a lo largo de la historia permiten afirmar que el impacto de la actividad humana es incluso anterior a ese lapso (Anderson 1984; Delcourt y Delcourt 1991; Sauer 1988; Steadman 1995; que presentan algunos ejemplos al respecto). Pero [...] *a uniformitarianistic approach does not necessarily mean that past biological communities have strict modern analogues in terms of their taxonomic composition, trophic levels represented or specific niches occupied* (Delcourt y Delcourt 1991:3).

En segundo lugar, el proceso de fosilización puede incluir lapsos prolongados y parte de las características de un conjunto fósil son el resultado de tiempos que exceden el relevado por los estudios actuales (Behrensmeyer 1993b; Briggs 1995). Los conjuntos actuales no siempre reflejan toda la gama de procesos que pueden ser significativos en la conformación de un depósito fósil. Sin embargo, muchos de los factores que determinan las condiciones bajo las que se preservarán algunos organismos -o partes de ellos- se definen en el momento de la muerte y/o en un corto lapso después de ella (Andrews 1990, 1995; Behrensmeyer 1991; Binford 1981; Blumenschine 1986; Briggs 1995; Haynes 1991; Lyman 1994a). A partir de esta última premisa, las observaciones tafonómicas actuales constituyen uno de los instrumentos que permiten establecer nexos entre procesos y ambientes específicos con los registros óseos resultantes, por vías que son independientes de los registros fósiles bajo estudio.

Teniendo presentes estas consideraciones, la opción metodológica más productiva es abordar las observaciones actuales como un medio para establecer la relación que existe entre procesos relevantes para comprender la formación de un registro fósil y los conjuntos óseos derivados de los mismos. Como plantean Blumenschine y colaboradores (1994:199) [...] *we are specifically concerned with that part of middle range research that documents the linkage between a modern process relevant to the formation of the archaeological, paleontological, or geological records, and the traces it produces*. En el caso de los restos de vertebrados, consideramos que lo que debería establecerse son los *mecanismos* por los cuales se preservan o destruyen los huesos y los *contextos* en los cuales existen variaciones al respecto.

Las observaciones actuales constituyen un instrumento adecuado para explorar el rango de variabilidad posible en lo que respecta a mecanismos y condiciones contextuales (Borrero 1989, 1990, 2001b; Cruz *et al.* 1993-1994; Gifford 1981; Gifford-González 1989b; entre otros). Esto implica considerar, por ejemplo, las variaciones que pudieran existir entre las comunidades de diferentes regiones, los patrones de mortalidad de las especies, las interacciones con los diferentes predadores, los ambientes de depositación, y la importancia de los factores atmosféricos, entre otros temas.

En el marco de esta concepción de los estudios actualísticos, los enfoques *taxon-free* (ver en este Capítulo "Las caracterizaciones *taxon-free*") cobran sentido como un medio apto para conocer y analizar las relaciones entre procesos y restos óseos, debido a que constituyen un instrumento metodológico que permite prescindir de las características de especies particulares y centrarse en aquellos aspectos generales que sean útiles para entender los registros fósiles.

Una última consideración a tener en cuenta para evaluar la aplicabilidad de las observaciones actuales es que [...] *many taphonomic processes that are primarily physical or chemical probably have changed little through the Phanerozoic* (Kidwell y Behrensmeyer 1988:11). Inversamente, [...] *biologically-mediated taphonomic processes have probably changed considerably with the evolution of different life styles (e.g., feeding adaptations, mobility, armoring) and ecosystem structures* (Kidwell y Behrensmeyer 1988:11). Esto implica que aquellos procesos mediados por factores y actores biológicos serán más dependientes del contexto que los otros. La causalidad en los sistemas biológicos es compleja (Gifford-González 1991). Por lo tanto, para poder utilizar los principios generados a partir de observaciones actuales que involucren procesos de este tipo, los mismos deberán complementarse de forma ineludible con la evaluación de variables ambientales derivadas de otras líneas de investigación. Los datos contextuales acotan la variedad y, por lo tanto, reducen la ambigüedad de las inferencias que puedan efectuarse a partir de los principios generados actualísticamente (Gifford-González 1991).

LA TAFONOMÍA EN ESPACIOS AMPLIOS.

Fundamentación

Dado que los cazadores-recolectores generalmente utilizan espacios mucho más amplios que los abarcados tradicionalmente por la arqueología, desde fines de la década de los '70 se han desarrollado investigaciones que procuran entender el registro arqueológico en escalas espaciales que abarcan ambientes heterogéneos, más acordes con la real utilización por parte de las poblaciones humanas. Los aportes iniciales de Binford (1980, 1983a, 1983b), Dunnell y Dancey (1983), Foley (1981) y Thomas (1975) fueron la base teórica y metodológica sobre la que se asentaron muchos trabajos que buscaban priorizar la recolección e interpretación de información en grandes espacios (*ver* Rossignol y Wansnider 1992, *para una revisión sobre el tema*).

Simultáneamente con estos cambios en la arqueología, varios investigadores efectuaron observaciones tafonómicas en grandes espacios. Los procesos tafonómicos afectan al registro fósil en un amplio rango de escalas espaciales y temporales, que abarcan desde la preservación diferencial de especies individuales debido a la morfología de sus partes duras, hasta la influencia de la bioerosión sobre la preservación de segmentos completos de ecosistemas a lo largo del Fanerozoico (Kidwell y Behrensmeyer 1988). Entonces, la necesidad de las investigaciones en espacios amplios fue planteada a partir de la falta de adecuación de los principios generados en escalas acotadas para comprender el registro en escalas mayores (Blumenschine 1989; Borrero 1988a, 2001b; entre otros).

El móvil principal de las investigaciones en espacios amplios fue relacionar los restos óseos con algunos de los procesos ecológicos (bióticos y abióticos) que les dieron origen, utilizando las características de los huesos y los ambientes en que estos se encontraban como una medida *proxy* de los procesos mencionados (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Blumenschine 1986, 1989; Borrero y Martín 1996; Bunn *et al.* 1991; Haynes 1980; Sept 1994; Tappen 1995, entre otros). A diferencia de lo que sucede en los estudios de escalas espaciales puntuales, el énfasis de las investigaciones en espacios amplios estuvo puesto en conocer la variabilidad que se deriva de la heterogeneidad propia de los paisajes o de otras escalas amplias.

El paisaje

Si consideramos al espacio como una estructura jerárquica, los procesos del paisaje se ubican entre los ecosistemas y las regiones (Risser 1990). Los ecosistemas son definidos como relativamente homogéneos, porque sus procesos internos están dirigidos por sus propias características. Las regiones, en cambio, son de dimensiones muy amplias y por eso involucran mucha más complejidad y heterogeneidad espacial. Por lo tanto, los procesos en escalas de

paisaje tiene su lugar en el nivel en el que los procesos naturales y humanos son consecuencias de las características de una porción de tierra compuesta por ecosistemas contrastantes, que es espacial y temporalmente heterogénea (Risser 1990).

En este sentido, el paisaje puede ser definido como [...] *a heterogeneous land area composed of a cluster of interacting components that is repeated in a similar format throughout* (Forman y Godrom 1986, en Risser 1987:4). Aunque las explicaciones de sus características pueden involucrar procesos en otras escalas espaciales, desde el punto de vista geográfico y ecológico el paisaje puede ser abordado en meso-escala. El dominio espacio-temporal de la meso-escala es una interfase entre ecología y paleoecología que abarca eventos ocurridos durante los 10.000 años del último intervalo interglaciar -el Holoceno-, así como espacios de entre 1-10.000 km² - que pueden abarcar cuencas de drenaje de segundo orden así como grandes mosaicos de paisajes- (Delcourt y Delcourt 1991, 1992; Hugget 1995). En meso-escalas, los paisajes están influenciados por el mismo macroclima, por características geomorfológicas y pedológicas similares, y por el mismo régimen de perturbación (Hugget 1995). Es decir que [...] *the meso-scale is the domain of ecologists interested in the development of landscape heterogeneity and the assembly of modern communities and ecosystems, which has occurred over the present interglacial interval* (Delcourt y Delcourt 1991:17).

En el plano arqueológico, las meso-escalas permiten comprender eventos como la colonización y poblamiento de una región (Dincauze 1987), y desde el punto de vista del registro óseo actual, son apropiadas para establecer la interacción entre tafonomía y otros estudios formacionales relacionados con propiedades geomorfológicas y ecológicas (Borrero 2001b).

Como dijimos anteriormente, los procesos ecológicos y sus trazas en el registro fósil se manifiestan en diferentes escalas. Al considerar las escalas mayores, es necesario tener en cuenta que los espacios amplios presentan diferentes grados de variación en muchas de sus propiedades y, en función de que la heterogeneidad espacial puede promover otros tipos de heterogeneidad (Meentemeyer y Box 1987), es esperable que también haya variaciones en las propiedades del registro óseo en distintos sectores del paisaje.

Estas consideraciones tienen efectos claros en las investigaciones tafonómicas. Entre ellos, implica la necesidad de ajustar la escala de observación, análisis e interpretación en función del tema de investigación. La escala tiene importantes consecuencias para entender los geoecosistemas, ya que la estructura, función y dinámica de un paisaje dependen de ella (Hugget 1995). *Si, como dijéramos, el objetivo es establecer cuáles son los mecanismos que promueven variabilidad en los conjuntos óseos e identificar los contextos en los cuáles la misma se produce, entonces el paisaje es la escala adecuada para las observaciones y el análisis.*

Los paisajes son áreas en las que los factores ecológicos están distribuidos de forma desigual (Stafford y Hajic 1992). Debido a que cada especie percibe el paisaje de forma diferente, lo que puede ser una parcela homogénea para una especie, puede constituir un ambiente sumamente heterogéneo para otra (Risser 1987). Esto implica que en una escala específica cada componente tendrá distinta resolución. *In any ecological or paleoecological study the organism or population being studied is most appropriately viewed in a context that includes its life span, life history strategy, recurrence interval and magnitude of disturbances and other environmental factors that affect it, and the spatial and temporal scale over which it operates in the environment and is affected by environmental change* (Delcourt y Delcourt 1991:17).

Aunque la especie parece ser la unidad biológica apropiada cuando se observa un único paisaje, la comparación de paisajes en diferentes regiones (o tiempos) requiere otras unidades funcionales, tales como “formas de vida” o grupos de especies vicariantes (Meentemeyer y Box 1987). El trabajo en escala de paisaje, por lo tanto, es compatible con los enfoques *taxon-free*, como el utilizado en este trabajo para efectuar el relevamiento y análisis.

Antecedentes

Las investigaciones tafonómicas en escala espacial amplia han sido efectuadas en diferentes lugares del mundo. Uno de los trabajos pioneros es el que comenzaron A. K. Behrensmeyer y su equipo en el Parque Nacional Amboseli (Kenia) en la década del '70, que proveyó el primer ejemplo de investigación tafonómica en una escala de paisaje. Dentro del marco general de la reconstrucción ambiental, este equipo se propuso efectuar observaciones actuales con el fin de evaluar el tipo de información que puede recuperarse de los conjuntos fósiles. La elección del lugar para efectuar el relevamiento se basó en criterios amplios, que incluían la similitud tectónica y geomorfológica del lugar con el ambiente determinado para Olduvai hace 1.500.000-1.800.000 años (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980). La metodología de muestreo implementada fue el relevamiento a partir de transectas en los distintos hábitats definidos. Esta metodología incluye la consideración del espécimen óseo como la unidad adecuada tanto para el relevamiento como para el análisis.

Partiendo del análisis de la distribución de huesos en los diferentes hábitats, uno de los objetivos fue la formulación de principios que permitiesen estimar la exactitud con que se pueden determinar la diversidad de especies y la estructura de la comunidad animal a través de los registros fósiles (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980). Posteriormente, introduciendo la variable temporal en el análisis, se evaluaron los cambios sufridos por la comunidad de mamíferos de Amboseli durante un lapso de 15 años, tanto en lo que respecta a la diversidad y representación

de especies, como en lo que atañe a la dinámica de las interacciones predador-presa (Behrensmeyer 1993b).

Además de sentar las bases de la tafonomía en escala espacial amplia, entre los logros de este trabajo de investigación se cuentan la definición de los estadios de meteorización para mamíferos (Behrensmeyer 1978), el principio que relaciona el tamaño corporal de los vertebrados con las posibilidades de representación en registro óseo (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980) y la confirmación de que muchas de las características de las comunidades de vertebrados, así como el cambio ecológico, pueden establecerse a través del registro óseo (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Behrensmeyer 1993b).

En la década de 1980, G. Haynes lleva a cabo investigaciones tafonómicas a partir de las que correlaciona los rasgos de los conjuntos óseos con la dinámica ecológica de las relaciones predador-presa. A partir de observaciones de aprovechamiento de carcasas de ungulados por lobos (*Canis lupus*), establece cuáles serán las características esperables en estos conjuntos, teniendo en cuenta las variaciones contextuales espaciales -como sitios de matanza o madrigueras-, las temporales -variaciones estacionales- y/o las motivacionales -como una mayor densidad de presas, elevados niveles metabólicos u otros factores ecológicos- (Haynes 1980).

Haynes (1988, 1991) también efectuó observaciones actuales destinadas a registrar la forma en que los procesos ambientales modernos -como el *stress* climático y las conductas variantes de los predadores- afectan a las poblaciones vivientes de elefantes, para luego correlacionarlos con sus efectos finales sobre los conjuntos óseos. El objetivo último de este trabajo fue generar instrumentos interpretativos que permitiesen analizar los sitios pleistocénicos caracterizados como sitios de matanza de Proboscídeos en América y el Viejo Mundo. Sus observaciones incluyen sitios que registran la muerte debido a la sequía severa, así como las producidas por matanzas en masa efectuadas para limitar la población de elefantes en el Parque Nacional Hwange (Zimbabwe). Haynes plantea que diferentes eventos de mortalidad crean distintos sitios de huesos de elefantes, por ejemplo, los derivados de eventos de mortalidad catastrófica y los que son resultado de muerte atricial.

Las observaciones actuales de Haynes cubren un área amplia, pero el relevamiento no se efectúa a partir de transectas. En concordancia con su objetivo último, que es generar instrumentos que le permitan interpretar sitios arqueológicos de características específicas, tanto la observación como el análisis tienen como unidad al conjunto óseo. Acorde con la utilización de esta unidad, el relevamiento se efectúa en lugares puntuales en el espacio, caracterizados como sitios de matanza o de mortalidad natural.

Uno de los aspectos más interesantes del trabajo de este investigador es la forma en que utiliza la conducta de los taxa actuales como un medio para modelar la conformación de los conjuntos

fósiles que poseen restos de animales extintos. Plantea que [...] *recent wild animals do not die and distribute their bones randomly in their ranges, and in fact the various places where they die, the differing reasons for their deaths, and the distinctions between deathsites in these ranges are characteristics that vary in patterned ways for reasons unique to each taxon* (Haynes 1995:10). Con el fin de abordar la conducta y ecología de mamuts y mastodontes, selecciona algunos parámetros biológicos específicos que le permitirán explorar aspectos referidos a estos temas a partir de consideraciones teóricas y por referencia a análogos vivientes. Es decir que su trabajo actualístico combina de forma efectiva dos grupos de variables: las que pertenecen a los conjuntos óseos y las de la conducta de animales modernos.

El trabajo realizado por R. Blumenschine (1986, 1987, 1989) continúa con el desarrollado por Haynes, ya que busca definir la forma en que las variables ecológicas -especialmente la competencia- se expresan en los huesos. Por otro lado, es metodológicamente similar al de Behrensmeyer (Blumenschine 1989). Considera que el punto de similitud entre los estudios efectuados por estos dos investigadores es que en ambos [...] *ecological information is sought in areally extensive bone scatters distributed on the surface of modern landscapes* (Blumenschine 1989:347).

Su abordaje de los estudios actualísticos implica invocar [...] *the rationale of ethnoarchaeology: as with ethnographic databases compiled by ethnographers, wildlife studies conducted by zoologists rarely provide archaeologists with the exact types and form of data that can be applied to the fossil record* (Blumenschine et al. 1994:209). Teniendo como objetivo general evaluar las oportunidades de carroñeo disponibles para los homínidos del Plio-Pleistoceno, considera al paisaje como la unidad apropiada para generar modelos acerca del uso de recursos. Desde esta perspectiva, busca establecer nexos entre los mecanismos que relacionan un proceso específico -la competencia por las carcasas- con sus trazas potencialmente preservables en los conjuntos óseos del paisaje. Sus observaciones le permiten formular un modelo que relaciona las partes esqueletarias presentes con condiciones ecológicas específicas de algunos ambientes africanos.

El relevamiento fue efectuado en el Parque Nacional Serengeti y el Cráter Ngorongoro (Tanzania). La elección se fundamenta en que [...] *the two ecosystems chosen for the study are ideally suited for revealing a wide range of scavenging opportunities and the characteristics of each* (Blumenschine 1986:15). Aunque considera que es importante que el sector elegido presente características comparables a las del pasado, su interés no es tanto muestrear un ambiente análogo al de Olduvai y Turkana durante el Plio-Pleistoceno, como conocer la dinámica del carroñeo moderno y su correlato en los huesos (Blumenschine 1986, 1987).

Las observaciones incluyeron el muestreo a partir de transectas (Blumenschine 1989) y el relevamiento de carcasas en diferentes puntos del paisaje (Blumenschine 1986, 1987). Durante el relevamiento en las transectas, la unidad de observación fue el espécimen, mientras que la carcasa fue la unidad en sus primeros trabajos (Blumenschine 1986, 1987). Es decir que, para cumplir su objetivo, cubre un espacio amplio constituido por diferentes hábitats, combinando las técnicas de muestreo implementadas por Behrensmeyer y por Haynes.

Continuando con la línea de investigación planteada por Blumenschine, otros investigadores se han centrado en explorar las variaciones de los paisajes óseos en diferentes tipos de ambientes. J. Sept (1994) ha realizado observaciones en planicies fluviales del río Ishasha (Zaire), particularmente en el bosque en galería. M. Tappen (1995) con sus investigaciones en la sabana de África central (Parque Nacional Virunga, Zaire) ha efectuado un aporte para la evaluación de la incidencia de condiciones climáticas más secas en las distribuciones óseas. Se ha reunido así un cuerpo de información importante, que surge de la comparación de varias reservas naturales africanas. Entre los resultados a destacar se encuentran la estimación de la densidad de huesos esperable a partir de muertes atricionales (Behrensmeyer 1991, Sept 1994), la determinación de la relación entre distintos elementos del paisaje (por ejemplo, grupos de árboles, márgenes de cuerpos de agua) y acumulación diferencial de huesos (Sept 1994, Tappen 1995), o las posibilidades de superposición entre huesos depositados por causas naturales y artefactos arqueológicos (Tappen 1995). El principal aporte, sin embargo, fue establecer que las observaciones en esta escala son un importante instrumento para dilucidar diversos temas en la ecología de los homínidos y los registros óseos que de ella se derivan. Como plantea Behrensmeyer (1993a:402), *taphonomic study of animal and plants remains in modern ecosystems is changing the way paleobiologists and paleoanthropologists interpret the fossil record.*

Entre las investigaciones tafonómicas que integran resultados en una escala espacial que excede el paisaje, se encuentra el trabajo efectuado por L. Borrero y colaboradores en el sur de Sudamérica. Con un enfoque verdaderamente regional, las investigaciones comenzaron en Tierra del Fuego (Borrero 1988b, 1989, 1990, 2001c), para luego extenderse a diversas localidades en Patagonia continental, tanto en Argentina como en Chile (Borrero 2000, 2001b; Borrero y Martín 1996; Borrero *et al.* 1991; entre otros).

A partir de observaciones en diversas escalas (espaciales y temporales), el objetivo fue conformar un *corpus* de información tafonómica que constituyese un instrumento para comprender el rango de procesos potenciales que afectan al registro arqueológico en la escala regional de análisis requerida por algunos problemas arqueológicos (Borrero 1988a, 1988b, 2000, 2001a, 2001b). La tafonomía regional combina información actual y fósil y utiliza como

universo de muestreo el definido por el problema arqueológico (Borrero 2000). *A regional approach to taphonomy can aid in distinguishing differences in depositional and preservational properties* (Borrero 2001a:243). Dada la diversidad de escalas que se combinan, el relevamiento se efectúa a partir de metodologías diversas. Esto implica que las observaciones actuales se efectúan tanto a partir de transectas como por el relevamiento de lugares puntuales, que pueden incluir madrigueras de carnívoros, acumulaciones de carcasas o lugares de matanza. Acorde con esta diversidad, las unidades de observación incluyen al espécimen y la carcasa, así como los conjuntos de lugares específicos.

Los paisajes tafonómicos

En este trabajo hemos elegido al paisaje como la escala espacial adecuada para cumplir con los objetivos de la investigación. Como afirma Blumenschine (1989:347), *this "landscape taphonomic" approach, where the landscape is the basic unit of analysis, is distinguished from more common taphonomic studies of such spatially discrete, higher-density assemblages as single carcass scatters, or those created at carnivore dens or humans camp sites.*

Planteamos que el paisaje, como porción de tierra que presenta un importante grado de heterogeneidad en varios aspectos, permite abordar la variabilidad que surge de las diferencias en los procesos tafonómicos en diferentes sectores del espacio. Es decir que, dada la heterogeneidad ecológica que abarcan, los paisajes constituyen el espacio adecuado para documentar la diversidad posible en los conjuntos de huesos, tanto en lo que respecta a los mecanismos como en lo referente a los contextos. Por otro lado, al considerar las situaciones diversas en las que puede presentarse el registro óseo, también es posible establecer cuáles son los patrones regulares a través de los que se expresan los procesos tafonómicos. Entonces, estos dos aspectos -diversidad y regularidad- pueden ser abordados y comprendidos de forma más completa en escalas de paisaje.

Blumenschine, quien propuso inicialmente el término "*taphonomic landscape*", se centra en las relaciones predador-presa como la fuente principal de carcasas disponibles a través de un paisaje. Esta relación es sólo una entre los procesos ecológicos que tienen como resultado una distribución definida de huesos en diferentes lugares de un espacio, ya que es posible plantear que otros aspectos, como la estructura de la comunidad, la diversidad de especies y el uso que las mismas hacen de los diferentes hábitats, también inciden en la producción de un paisaje óseo (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Behrensmeyer 1993b). Es por eso que, [...] *aunque el trabajo de Behrensmeyer no utilizó la denominación "Paisaje tafonómico", su planteo es inteligible en esos términos* (Borrero 2000:184). Cada uno de estos investigadores tiene un

problema específico de investigación, ambos han elegido el relevamiento en escala de paisaje como el medio adecuado para recabar la información relevante para resolverlo.

Estos dos investigadores subrayaron la importancia de los procesos biológicos en la distribución de restos en el paisaje. Sin embargo, Behrensmeyer también enfatizó el papel que al respecto posee la meteorización. Como sucede con los procesos bióticos, los procesos abióticos también varían a través del espacio y dejan su impronta de forma diferencial en los conjuntos óseos. En este caso, la relación estaría dada entre un componente biótico (los restos orgánicos) y uno abiótico (factores atmosféricos, climáticos, etc). Behrensmeyer (1978) destacó la influencia de las condiciones microambientales en las tasas de meteorización. Este y otros estudios (Borrero 2001c; Tappen 1994) permitieron establecer que, en función de variables ecológicas específicas, este proceso presenta diferentes tasas e importancia en diversos ambientes actuales. Por otro lado, a partir de las observaciones en escala de paisaje fue posible establecer que, aunque las tasas pueden variar, el patrón de modificaciones óseas producido por la meteorización es constante. Es esta regularidad la que fundamenta la aplicabilidad de los estadios de meteorización en situaciones diferentes (tanto geográfica como temporalmente) de aquellas a partir de las cuales fueron establecidos.

En este marco, entonces, *un paisaje tafonómico es un modelo generado a partir de observaciones actuales, que permite dar cuenta de la variabilidad de los conjuntos óseos en función de los procesos geoecológicos propios de un espacio heterogéneo*. En nuestro caso, consideramos que el relevamiento en escala de paisaje permite explorar la variabilidad que puede esperarse en los conjuntos de huesos de aves en función de la variación de factores tafonómicos que dependen de variables ambientales específicas. Estas variables ambientales son las que establecen, por un lado, las diferencias en las comunidades de aves que se presentan en el Capítulo 5 y, por el otro, las consiguientes diferencias en la dinámica ecológica que promueven la depositación y el reciclado de huesos. El relevamiento en escala de paisaje, además, permite establecer cuáles son los patrones regulares propios de los procesos, que se expresarán independientemente de las diferentes condiciones ambientales incluidas en el paisaje.

Como dijéramos, concebimos a los estudios actualísticos como un medio para entender la relación entre procesos geoecológicos y conjuntos de huesos que son contemporáneos. De acuerdo con lo que plantean otros investigadores (Blumenschine 1986; Gifford 1981, 1989a; Gifford-González 1991), entendemos que, para aplicar lo que aprendimos a través de esta relación en el presente a la interpretación de los conjuntos fósiles, es necesario que se comprendan las condiciones pasadas por vías independientes de la tafonómica.

En principio, consideramos que la analogía es necesaria para utilizar los resultados de gran parte de los estudios actualísticos. Sin embargo, es el objetivo de la investigación el que define el

grado de similitud requerido entre análogos. Esto implica que algunos temas precisan de análogos más estrechos, como en el caso del trabajo de Blumenschine y su objetivo de definir el nicho carroñero para homínidos del Plio-Pleistoceno. Aunque este investigador destaca que uno de los aportes más importantes de sus estudios actualísticos consiste en entender la dinámica del carroñeo moderno y la forma en que éste se expresa en los huesos (Blumenschine 1986, 1987, 1989), su aplicación de los principios derivados del estudio actualístico se relaciona con aspectos del contexto conductual y ecológico (*sensu* Gifford-González 1991), por lo que la cadena inferencial necesita estar garantizada por analogías más fuertes.

Para otros objetivos, el nivel de similitud que se necesita es variable y puede estar basado en consideraciones amplias (por ejemplo, tectónicas y geomorfológicas gruesas, como plantea Behrensmeyer). *Este es también el caso de nuestro trabajo, enmarcado en unidades ambientales amplias (costa marina, estepa, bosque), cuya definición estuvo basada principalmente en consideraciones avifaunísticas. Por otro lado, nuestro trabajo se basa en el entendimiento que la utilización de categorías taxon-free es un medio que permite que los resultados de las observaciones actuales tengan el grado de generalidad necesario para aplicarse de forma confiable en situaciones diferentes de aquellas en las que fueron generadas.*

El concepto de paisaje tafonómico no es el único que se ha generado en el marco de la tafonomía en espacios amplios. Los *modos tafonómicos* son ocurrencias fósiles que resultan de similares procesos físicos, químicos y biológicos, reflejando así ambientes o circunstancias definidas por criterios sedimentológicos o biológicos (Behrensmeyer 1988; Behrensmeyer y Hook 1992). Los modos tafonómicos dan cuenta de una porción homogénea del espacio, establecida como el contexto ambiental en el que se produce el patrón recurrente de preservación. Se han propuesto diferentes modos tafonómicos, ejemplos de los cuales son los que caracterizan a los ambientes de costa marina, los fluviales, o los lacustres, entre otros (Behrensmeyer y Hook 1992).

El grado de heterogeneidad espacial no es la única diferencia que existe entre ambos conceptos, ya que el tiempo que ambos implican también es distinto. Los modos expresan el tiempo geológico de formación de un conjunto fósil, en un contexto que los preserva de forma característica. Para definirlos se ha combinado información actual y fósil (Behrensmeyer y Hook 1992). En cambio, los paisajes tafonómicos surgen de observaciones actuales y, por lo tanto, suponen un tiempo ecológico que no necesariamente se corresponde con la formación de los depósitos fósiles (Blumenschine 1989; Lanata y Cruz 2000).

Tanto los modos tafonómicos como los paisajes tafonómicos característicos de una región, pueden integrarse a la *tafonomía regional*, ya que constituyen instrumentos aptos para establecer

algunos de los factores de distorsión que pueden afectar a los conjuntos arqueofaunísticos, tanto en lo que respecta a las modificaciones posibles como en cuanto a la forma en que estos factores se distribuyen en el espacio.

LAS CARACTERIZACIONES *TAXON-FREE*

Un punto de importancia es la forma de abordar a los organismos que constituyen las comunidades del pasado a partir del conocimiento generado en relación a las comunidades y organismos actuales. La paleoecología requiere que se comparen comunidades en términos de propiedades biológicas generales que no dependan sustancialmente de circunstancias históricas específicas y de los taxa que las constituyeron. Por lo tanto, es necesario caracterizar a las comunidades en términos que sean independientes de estas condiciones particulares, a través de un abordaje *taxon-free* (Damuth 1992). La caracterización *taxon-free* de una comunidad no intenta ser una descripción completa, sino que ignorando algunas características únicas, permite efectuar comparaciones entre comunidades y/o organismos de diferentes ambientes o tiempos.

Este abordaje puede implementarse a partir de caracteres a nivel de la comunidad -por ejemplo, la riqueza o la diversidad de especies-, o a través de la agregación de las características de las especies -tales como distribuciones de especies de acuerdo al tipo locomotor, preferencias alimentarias, uso de hábitat, o tamaño corporal. Un ejemplo clásico de la utilidad de los enfoques *taxon-free* son las categorías de tamaño corporal de mamíferos empleadas por los analistas de arqueofaunas para discutir las estrategias de obtención de carne (Brain 1981). Estas categorías de tamaño también son aprovechadas por Blumenschine (1987) para efectuar sus observaciones actuales en Serengeti y Ngorongoro.

La biomecánica de la locomoción ha sido extensamente estudiada entre los vertebrados, ya que es informativa acerca de diferentes aspectos, tanto de la ecología de los organismos como de la estructura de hábitat de un ambiente (Damuth 1992). En el caso de las aves, la forma de locomoción condiciona la conformación de sus esqueletos, que varía de acuerdo a la adaptación predominante. Esto ha sido establecido por varios autores (Bellairs y Jenkin 1966; Livingston 1989; Higgins 1999; Kooyman y Ponganis 1990; Williams 1995) y es la base a partir de la cual se puede agrupar a las aves del sur de Patagonia desde una perspectiva *taxon-free*, según las características esqueléticas relacionadas con la mecánica de la locomoción.

En nuestro trabajo, la primera de las categorías es la de las *aves voladoras* (incluye varias Familias del taxón, como Phalacrocoracidae, Anatidae, Laridae, etc.). Esta categoría abarca especies que cubren un amplio rango de tamaños corporales y de variación anatómica, dentro del marco general del esqueleto básico de las aves. En el caso de Patagonia, la anatomía de muchas de las aves incluidas en esta categoría está también influenciada por aspectos independientes de la

locomoción, e incluso por modos de locomoción alternativos. Ejemplos claros son las aves acuáticas (como *Chloephaga spp.* y otros Anatidae) y aves marinas como *Phalacrocorax spp.*, que utilizan recurrentemente la natación y el buceo. Sin embargo, en sus esqueletos predominan los rasgos relacionados con el vuelo. Es decir, presentan un gran desarrollo de las extremidades anteriores, poseen un esternón provisto de quilla, gran cantidad de elementos están neumatizados y las paredes corticales de los huesos largos son delgadas (Bellairs y Jenkin 1966; Gilbert *et al.* 1981; Higgins 1999). Entonces, aunque esta categoría es muy amplia, consideramos que expresa las similitudes básicas que existen en los esqueletos de las aves incluídas en ella. Por lo tanto, permite efectuar una comparación -significativa desde el punto de vista tafonómico- con las otras dos categorías propuestas.

La segunda categoría es la de las *aves exclusivamente corredoras*, que en Patagonia actualmente sólo incluye a *Pterocnemia pennata*, del grupo de los Ratites. Sin embargo, varios registros fósiles del Pleistoceno Tardío y comienzos del Holoceno en la región incluyen otra especie de Rheidae: el ñandú común (*Rhea americana*) (Salemme y Miotti 1998; Tambussi y Tonni 1984, 1985; entre otros). Existe una especie extinta, *Rhea fossilis*, que como el ñandú común posee una anatomía similar a la del choique (Tambussi 1995). Por otro lado, muchas de las características anatómicas de los Rheidae son compartidas por el resto de los Ratites, por lo que dentro de esta categoría se puede incorporar al avestruz (*Struthio camelus*), los kiwis (*Apteryx sp.*), los casuarios (*Casuarius sp.*) y el emú (*Dromaius novaehollandiae*).

Por último, la tercera categoría es la de las *aves exclusivamente nadadoras*, que abarca a todos los integrantes de la Familia Spheniscidae. Esta Familia está conformada por especies distribuídas en todo el hemisferio sur, incluyendo el sur de África, la costa del Perú, de Nueva Zelanda y Australia, la Patagonia y la Antártida. Las aves marinas pueden dividirse en las que son buenas voladoras -los tipos aéreos- y las que son buenas nadadoras bajo el agua. *These two specialisations are to some extent mutually exclusive, since the long or broad wings necessary for economic flight hinder underwater swimming, for which short narrow wings which can be used as flippers are necessary* (Furnes y Monaghan 1987:26). Los pingüinos representan el extremo de esta dicotomía, siendo las más especializadas para el buceo entre todas las aves (Williams 1995).

Si bien esta categorización *taxon-free* de las aves se efectuó para interpretar un caso específico, también es útil para entender situaciones diferentes de la patagónica. Por lo tanto, con los debidos ajustes, los principios derivados de las observaciones en Patagonia pueden ser útiles para interpretar registros de otros lugares del mundo que incluyan aves asimilables a las categorías aquí presentadas.

Capítulo 3

Antecedentes tafonómicos

LOS ESTUDIOS TAFONÓMICOS SOBRE RESTOS DE AVES

Las investigaciones dedicadas a la tafonomía de restos de aves no han sido tan exhaustivas como las dedicadas a los mamíferos, ni contemplan tanta variabilidad de casos en lo que respecta a las especies, las condiciones ecológicas y los ambientes involucrados. Dentro de estos límites, se han efectuado estudios actualísticos -tanto experimentales como observaciones naturalísticas (*sensu* Marean 1995)- que involucran especies de aves que cubren un variado espectro de tamaños corporales. Esta variable es importante porque se ha demostrado que procesos tafonómicos como la meteorización, la acción de carnívoros o el pisoteo varían según el tamaño corporal de los animales implicados (Andrews 1990; Behrensmeyer 1978, 1991; Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Blumenschine 1987). Las aves exhiben un menor rango de diferencias osteológicas en relación a otros vertebrados (Bellairs y Jenkin 1960), pero presentan gran variabilidad con respecto al tamaño. Por lo tanto, este es un factor que debe ser considerado al analizar la importancia de los procesos tafonómicos sobre sus huesos.

Entre los temas más discutidos en la tafonomía de aves, se encuentran la relación entre representación de partes esqueléticas/agente acumulador y la secuencia de desarticulación de carcasas, aspectos que también han sido extensamente discutidos para los mamíferos. La importancia de otros procesos tafonómicos en la conformación de los depósitos de huesos de aves todavía no ha sido establecida, ni se ha explorado el grado en que los mismos afectan el conocimiento que poseemos sobre las interacciones que involucraban a las aves con sus predadores -humanos y no humanos-, con los cambios ambientales acaecidos a lo largo de su historia evolutiva o incluso su lugar en el marco de comunidades específicas.

Los estudios tafonómicos sobre huesos actuales de aves se han efectuado en ambientes templados (Belardi 1999; Bickart 1984; Emslie 1995; Muñoz y Savanti 1998; Oliver y Graham 1994; Serjeantson *et al.* 1993) y cálidos (Davis y Briggs 1998, Jehl 1988), en los que existen diferencias en lo que respecta a los predadores y carroñeros, la importancia de los factores climáticos y la diversidad de especies de aves consideradas. Estos trabajos conforman un *background* que es necesario considerar al encarar nuevas investigaciones sobre el tema.

En este Capítulo, por lo tanto, se presentan las investigaciones sobre tafonomía de aves desarrolladas por otros investigadores. Dado que nuestra propia investigación se centra en el análisis de los restos de aves en una escala espacial amplia, en primer lugar se presentarán los

trabajos que, aunque con objetivos diferentes a los nuestros, han abordado el tema desde esa perspectiva. Luego, se presenta el estado de avance de las investigaciones acerca de procesos tafonómicos específicos y sus consecuencias sobre los huesos de aves. Por último, se analizan aquellos aspectos tafonómicos que tienen que ver con la especificidad de los huesos y la anatomía de las aves.

ESTUDIOS EN ESCALAS ESPACIALES AMPLIAS

La tafonomía de vertebrados incluye el desarrollo de estudios en diversas escalas espaciales. Pero las investigaciones dedicadas a los restos de aves se han centrado en el análisis de procesos en lugares puntuales del espacio. Varios de los más importantes trabajos iniciales sobre el tema son estudios dedicados a la formación de depósitos en abrigos rocosos (Ericson 1987; Livingston 1989; Mourer-Chauviré 1983, 1993; entre otros). De igual manera, gran parte de las observaciones actuales se implementaron en lugares acotados del espacio, tanto los estudios experimentales (Bickart 1984; Davis y Briggs 1998), como las observaciones naturalistas en nidos y apostaderos de rapaces (Bochenski *et al.* 1998, 1999; Collins *et al.* 2000; Stewart *et al.* 1999; entre otros).

En el marco de la tafonomía de vertebrados, los trabajos que evalúan la distribución y densidad de huesos en un paisaje se han centrado en los mamíferos de tamaños mediano a grande (Behrensmeyer 1991, 1993; Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Bunn *et al.* 1991; Blumenschine 1989; Sept 1994; Tappen 1995). Si bien no se han efectuado este tipo de estudios para establecer los mecanismos que rigen la distribución de huesos de aves, hay varios trabajos cuya escala espacial excede el sitio. Estos son el efectuado por Emslie (1995) en varias colonias de nidificación de pingüinos *Pygoscelis* spp. en la Antártida, las observaciones de Muñoz y Savanti (1998) en Tierra del Fuego (Argentina), las de Belardi (1999) en las cuencas de los ríos Gallegos y Coyle (Santa Cruz, Argentina) y las efectuadas por Jehl (1988) en un lago salino de California (USA).

El trabajo tafonómico de Emslie (1995) se enmarca en investigaciones paleoecológicas destinadas a establecer la relación entre fluctuaciones climáticas y la distribución cambiante de diversas especies de Pygoscelidos. Debido a que la localización de las colonias de diferentes especies de estos pingüinos se relaciona con características específicas del ambiente terrestre y marino, constituyen un excelente *proxy* ambiental, y como tal han sido utilizadas por diversos investigadores como un instrumento para evaluar cambios climáticos en diversas escalas temporales (Fraser y Trivelpiece 1996; Tatur *et al.* 1997; Williams 1995; entre otros).

Por lo tanto, entre los objetivos de investigación de Emslie se encuentra el de establecer algunas propiedades tafonómicas que permitan caracterizar los depósitos fósiles de estas aves.

Desde el punto de vista metodológico, sus observaciones incluyen el relevamiento en transectas en “roquerías”¹ actuales, así como excavaciones en zonas de nidificación abandonadas. Las propiedades de los conjuntos óseos que releva -la representación de partes esqueléticas, la estructura de edad y la determinación taxonómica- son diagnósticas de la presencia de colonias de nidificación (Emslie 1995). Utiliza las densidades registradas en colonias actuales como un medio para establecer la tasa de depositación promedio y de esta manera evaluar cuánto tiempo representan los depósitos superficiales de huesos en colonias abandonadas. Sus estudios tafonómicos actuales, por lo tanto, son un instrumento que le permitirá analizar la ubicación de zonas de nidificación del pasado y relacionarlas con los cambios climáticos y ambientales. Dado que este relevamiento constituye el único estudio tafonómico sobre huesos de Spheniscidae, sus conclusiones serán analizadas en detalle al presentar las que hemos desarrollado en el sur de Patagonia continental (ver Capítulos 10, 11 y 12).

Muñoz y Savanti (1998) efectúan observaciones actuales destinadas a establecer las características de los huesos de aves en diferentes sectores del espacio. Su trabajo se enmarca en las investigaciones destinadas a conformar una tafonomía regional (*sensu* Borrero 1988a) en el norte de la isla Grande de Tierra del Fuego. Por lo tanto, su objetivo es establecer aquellos factores que pueden afectar a los huesos de aves de los registros arqueológicos de la región. En relación con el aspecto espacial de sus observaciones, entre sus objetivos se encontraba determinar lugares con mayor o menor expectativa de depositación de huesos de aves, así como discriminar los lugares en los que los restos pueden presentarse como concentraciones o aislados.

A través de la implementación de transectas, Muñoz y Savanti analizan las propiedades tafonómicas de los restos de aves registradas. Para efectuar sus observaciones, estos investigadores utilizan dos categorías basadas en consideraciones esqueléticas: “Spheniscidae” y “Otras especies” (dentro de la cual incluyeron todas las aves voladoras de la zona muestreada). Uno de sus intereses es determinar la representación de partes esqueléticas de aves, y sus resultados muestran el predominio de los huesos de las extremidades anteriores de las aves voladoras. Además, estos investigadores determinan las diferencias espaciales que existen en la importancia de la acción de carnívoros, de la meteorización y de las posibilidades de enterramiento de los restos de aves en función de las características ambientales de los distintos sectores. En función de sus observaciones, plantean una serie de estadios de meteorización que se detallan más adelante en este mismo Capítulo (ver “Meteorización”).

También sobre la base de estudios actualísticos en escala espacial amplia, Belardi (1999) analiza la representación de partes esqueléticas de *Pterocnemia pennata* en conjuntos naturales

¹ Los pingüinos Pygoscelidos delimitan la ubicación de sus nidos con rocas, por lo que las áreas de nidificación son denominadas comúnmente “roquerías”.

del sur de Patagonia. Como en el caso de Muñoz y Savanti, este trabajo también tiene como fin ser un aporte para la tafonomía regional del sur de Patagonia. A partir de observaciones en transectas, implementadas en el marco de estudios de impacto ambiental, establece que los elementos más recurrentemente representados son aquellos correspondientes a la porción distal de las extremidades posteriores. Según este investigador, este patrón es producto de la acción conjunta de la meteorización y de los carnívoros de la región, como los procesos tafonómicos más importantes.

Las observaciones de Jehl tuvieron como objetivo establecer la relación que existe entre la diversidad de especies de aves presentes en un lugar determinado y el registro óseo actual que de ellas se deriva, como un medio para entender la forma en que se expresa la diversidad de especies en los registros fósiles. Para ello, efectúa el relevamiento de todas las carcadas de aves en las márgenes de un lago salino de California. Al comparar la diversidad de aves con los resultados de sus observaciones, confirmó que en el registro óseo esta variable es relativamente alta (32% de las especies que habitan en la localidad), aunque no totalmente representativa de la comunidad local. En las carcadas, la diversidad [...] *results mainly from high mortality among the rare and out-of-range species, which are attracted by open-water habitats but are unaware of the lakes' high salinity* (Jehl 1988:98). Su conclusión es que las avifaunas fósiles relacionadas con cuerpos de agua altamente salinos estarán dominadas por unas pocas especies que toleran la salinidad, pero la diversidad aumentará debido a la presencia de muchas especies no tolerantes que sucumben rápidamente.

Como puede verse, los objetivos de estos estudios son variados y se han desarrollado en el marco de escala espaciales diferentes, aunque el común denominador es que en todas ellas las observaciones abarcan sectores mayores que el sitio. Ninguno de estos estudios, sin embargo, sitúa la discusión en el contexto de los resultados obtenidos para otros grupos de vertebrados.

LOS PROCESOS TAFONÓMICOS

Modificaciones y transporte por carnívoros

En el marco general de la tafonomía de vertebrados, se ha planteado que las carcadas de animales de tamaño corporal pequeño son rápidamente destruídas por los predadores y carroñeros (Behrensmeyer 1991; Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Behrensmeyer *et al.* 2000; Blumenschine 1987). En el caso de las aves, varios autores han discutido estas modificaciones y todos ellos acuerdan en que los carnívoros son importantes actores influyendo en la destrucción y transporte de sus huesos (Bickart 1984; Davis y Briggs 1998; Muñoz y Savanti 1998; Oliver y Graham 1994).

El tamaño de las carcasas de aves puede afectar su preservación en el lugar de muerte, ya que los carroñeros tienden a consumir en el sitio las carcasas más pequeñas, dejando muy pocos restos (Bickart 1984). Por otro lado, las carcasas de todas las presas pequeñas son más fácilmente transportables. Bickart (1984) y Oliver y Graham (1994) registraron el transporte de carcasas de aves completas y de porciones de las mismas por pequeños carnívoros (mapaches, zorros gris y colorado, perros domésticos).

Un aspecto a considerar es que los distintos tipos de carnívoros pueden afectar a los restos de aves de forma diferente (Davis y Briggs 1998; Oliver y Graham 1994). Por ejemplo, [...] *avian and mammalian scavengers attacked bird carcasses in very different manners, producing distinctly different disarticulation patterns* (Oliver y Graham 1994:243). Estas diferencias se extienden a los daños producidos, la localización de las modificaciones y a la posibilidad de transportar las carcasas o partes esqueléticas.

En las observaciones efectuadas por Oliver y Graham, los mamíferos concentraron su acción sobre las extremidades posteriores de las aves. Esta elección de partes anatómicas puede deberse a que accedieron a la carcasa una vez que ésta había sido carroñeada por aves. Otra característica del carroñeo por mamíferos es la posibilidad de total remoción de la carcasa, lo que no ocurre cuando los carroñeros son aves (Oliver y Graham 1994). Con respecto a la morfología de los daños, los producidos por mamíferos carnívoros no se diferencian de los observados en huesos de mamíferos por otros autores (Bickart 1984).

Muñoz y Savanti plantean que, en Tierra del Fuego, la acción de los zorros es un factor que promueve la desaparición de elementos y carcasas de aves. De hecho, en sus muestreos detectaron que [...] *las zonas en que se observa mayor acción de carnívoros son las mismas en las que se encontraron menor proporción de carcasas de aves disponibles* (Muñoz y Savanti 1998:115).

Por su parte, las aves pueden ser importantes carroñeros, pero en general producen menor cantidad de fracturas y desaparición de elementos óseos que los mamíferos (Oliver y Graham 1994). Se ha detectado que el daño que las aves carroñeras efectúan en los huesos tienen localizaciones definidas. En muchos de estos casos, los daños se restringen al esternón y coracoides (Oliver y Graham 1994; Serjeantson *et al.* 1993). En las observaciones efectuadas por estos autores, la mayor parte de las modificaciones producidas por aves fueron en los tejidos blandos.

Gran parte de los elementos en conjuntos óseos producidos por águilas doradas no presentaron modificaciones en su superficie, lo cual refleja el hecho de que el águila remueve la carne de los huesos sin romperlos (Bochenski *et al.* 1999). En la mayoría de los casos, las superficies de los huesos no presentaban modificaciones y aquellas pocas que estaban dañadas presentaban

orificios, grietas y bordes agudos. En este caso, [...] *the survival of particular elements probably depends to some extent on their mechanical properties* (Bochenski et al. 1999:37). Un patrón similar fue registrado en un apostadero actual de águilas pescadoras (*Haliaeetus* spp.) (Stewart et al. 1999). Entre los huesos de aves, los del esqueleto axial presentaban mayor integridad, reflejando que posiblemente fueron descartados sin ingerir. Además, la representación relativamente similar de los elementos proximales y distales de las extremidades anteriores y posteriores puede indicar que las mismas no fueron completamente consumidas y digeridas (Stewart et al. 1999).

Como síntesis, puede decirse que los autores que han efectuado observaciones sobre la forma en que los carnívoros modifican los huesos y carcasas de aves acuerdan en que existen diferencias según se trate de predadores mamíferos o aves. Los mamíferos generalmente producen muchas modificaciones y destrucción, mientras que pueden transportar los restos fuera del sitio de muerte. En cambio, en general las aves carnívoras tienen una menor capacidad de modificación de los huesos, y si ocurre transporte, el mismo es de carne, vísceras o partes anatómicas segmentadas. En el caso de las grandes rapaces, como las águilas mencionadas, la posibilidad de transporte y de modificaciones -principalmente debido a el proceso de digestión de los restos- es más probable.

Meteorización

La meteorización ha sido definida como [...] *the process by which the original microscopic organic and inorganic components of bone are separated from each other and destroyed by physical and chemical agents operating on the bone in situ, either on the surface or within the soil zone* (Behrensmeyer 1978:153), y es uno de los más importantes procesos que promueven la destrucción de los huesos de vertebrados depositados sobre la superficie terrestre (Lyman 1994a). Sin embargo, es uno de los que han sido menos explorados en la tafonomía de aves.

Behrensmeyer estableció los estadios de destrucción que se suceden en huesos de mamíferos de más de 5 kg en la sabana africana. Su importancia también ha sido estimada en otros ambientes (Borrero 2001c; Tappen 1994), así como en los huesos de mamíferos de menor tamaño (Andrews 1991). Los huesos de diferentes taxa, por ejemplo bóvidos y equinos, presentan diferentes tasas de meteorización en un mismo ambiente (Gifford 1981). De la misma manera, [...] *bones of birds, reptiles and fish also differ from mammals in weathering features, and each group will eventually require separate study* (Behrensmeyer 1978:153).

Behrensmeyer (1978) plantea que la tasa de meteorización puede ser mayor para los huesos más pequeños una vez que alcanzan el estadio 3, resultando en su eliminación de los conjuntos de superficie. Sus estimaciones son para mamíferos pequeños, pero pueden extenderse como

hipótesis para los huesos de aves. Esta posibilidad debe considerarse, debido a que los resultados de las observaciones acerca de la meteorización en huesos de aves no son concluyentes. Bickart (1984) plantea que sus experimentos muestran escasa incidencia de la meteorización luego de un año de exposición, pero cita los resultados de otros investigadores que dan cuenta de la total desaparición de carcasas debido a este proceso en el lapso de tres semanas.

En función de sus observaciones actuales en Tierra del Fuego, Muñoz y Savanti (1998) formulan los siguientes estadios de meteorización para huesos de aves: estadio 1) el hueso presenta agrietamientos longitudinales cortos y poco profundos; estadio 2) agrietamientos destacados, quebraduras, porosidad de la superficie; estadio 3) cuando existen agrietamientos pronunciados, descascaramiento de las capas externas del hueso, alisado de epífisis; estadio 4) hueso astillado, deshecho. La ausencia de rasgos denotando meteorización se categoriza como estadio 0.

A partir del perfil de meteorización de huesos de aves derivado de los resultados de las transectas, plantean que es posible que el predominio de los estadios más bajos pueda deberse a la fragilidad de estos huesos, que por lo tanto, serían destruidos antes de alcanzar los estadios de meteorización más avanzados.

HUESOS DE AVES Y TAFONOMÍA

Representación de partes esqueléticas

Los patrones de representación de partes esqueléticas han sido extensamente estudiados para los restos de mamíferos. La relevancia de estos patrones para establecer el agente involucrado en la formación de un conjunto ha sido discutida por varios autores (Bartram 1993; Binford 1984; Bunn 1993; Grayson 1989; Lyman 1994b; Marean y Frey 1997; Marean *et al.* 1992; Metcalfe y Jones 1988; O'Connell 1993; O'Connell *et al.* 1988, entre otros); y en general todos acuerdan en que no constituyen, en sí mismos, un instrumento adecuado para este fin. Dada la multiplicidad de procesos intervinientes en la formación de un depósito, no siempre es posible establecer si los patrones presentes son producto del transporte, procesamiento, consumo o alguna otra actividad humana, o si los mismos fueron producidos por la acción conjunta de varios procesos tafonómicos -químicos, físicos, geológicos y biológicos-. Por otro lado, la variabilidad presente en cualquier actividad humana se expresa también en diferentes registros óseos, muchos de los cuales no poseen una firma específica. En síntesis, las investigaciones sobre estos perfiles en huesos de mamíferos han dejado claro que el grado de equifinalidad posible es muy alto. Dada esta ambigüedad, los patrones de representación de partes esqueléticas no pueden considerarse un indicador claro de los actores y procesos involucrados, por lo que es poco aconsejable que se

efectúen afirmaciones sobre la conducta humana utilizando exclusivamente estos perfiles anatómicos.

Varios autores han discutido el tema de la representación de partes esqueléticas de aves (Ericson 1987; Livingston 1989; Mourer-Chauviré 1983, 1993; Serjeantson *et al.* 1992), pero esta discusión se ha desarrollado independientemente de la discusión más amplia para los mamíferos. Las aves poseen una anatomía claramente diferente a la de los mamíferos, por lo que los factores que inciden en sus perfiles de representación de partes esqueléticas no necesariamente son los mismos que para los de otros vertebrados. Las investigaciones efectuadas para los mamíferos pudieron haber sido una guía en lo que respecta a los aspectos teórico-metodológicos a considerar. Sin embargo, no se ha aprovechado esta experiencia, y la evaluación de la representación de partes esqueléticas en depósitos de huesos de aves ha sido tan normativa como las primeras interpretaciones de partes esqueléticas de mamíferos.

Mourer-Chauviré (1983) considera que la representación de partes esqueléticas en abrigos rocosos es un instrumento que permite identificar el agente acumulador, discriminando aquellos restos generados por la acción de aves rapaces de los resultantes del descarte humano. Los que han sido depositados por rapaces presentan una particular representación de partes esqueléticas², que varía según el tamaño de las presas y los predadores implicados. En cambio, en algunos abrigos rocosos con restos arqueológicos, Mourer-Chauviré registra un perfil diferente. En estos conjuntos predominan los segmentos proximales de huesos de ambas extremidades (húmeros y fémures), así como un pequeño número de metacarpos y tarsometatarsos, en los que observó huellas de corte. Desafortunadamente, sus estimaciones están basadas en el análisis de registros fósiles, careciendo por lo tanto de controles actuales que permitan garantizar sus inferencias. Pero un aporte importante de sus investigaciones es que se introduce la variable *tamaño de las presas*, como uno de los factores que también puede condicionar cuáles serán los elementos que se preserven.

El trabajo de Ericson (1987) ha sido la base para las posteriores investigaciones acerca de la representación de partes esqueléticas de aves y su relación con los actores involucrados en los mismos. Para establecer si existen diferencias en los perfiles de elementos de aves, analiza tres muestras naturales -dos modernas y una prehistórica- y los conjuntos avifaunísticos de gran cantidad de sitios arqueológicos del norte de Europa. A partir del análisis estadístico de los datos,

² Esta representación incluye un gran predominio de restos de los segmentos distales de las extremidades anteriores y posteriores (metacarpianos y tarsometatarsianos) para las presas de tamaño mediano. Cuando aumenta el tamaño de la presa en relación con el tamaño del predador, la representación de partes esqueléticas es diferente. Los huesos más abundantes son también los tarsometatarsos, la porción distal de los tibiotarsos y las extremidades superiores de los coracoides, escápulas y proximal de húmeros.

su conclusión es que [...] *two kinds of extreme ratios of wing bones in samples of bird remains can be postulated. (1) Natural bone ratio -a result of all those decomposition factors which act in nature without any human involvement. Wing bones are in the majority. (2) Anthropogenous bone ratio -arises by interaction between human treatment of the killed birds (slaughtering, butchering, etc.) and natural decomposition factors. Wing bones are highly under-represented* (Ericson 1987:73).

Sus resultados han sido puestos en tela de juicio por Livingston (1989), quien encuentra que tanto en conjuntos naturales como arqueológicos existe una similar representación de partes esqueléticas. Esta autora propuso que la estructura ósea y la anatomía funcional son los factores que en última instancia influyen en la conformación de los patrones de representación de partes esqueléticas de aves, independientemente del agente causal responsable de la acumulación. Las diferencias anatómicas tienen correlatos en la constitución del esqueleto y, por lo tanto, pueden ocasionar diferencias en el potencial de preservación de huesos correspondientes a diferentes planes corporales (Livingston 1989).

Serjeantson y colaboradores (1993) efectúan observaciones actuales en una colonia de nidificación de *Puffinus puffinus*, en un área protegida en la que no hay predadores mamíferos (Gales, UK). El objetivo fue estimar el impacto de la predación de gaviotas *Larus marinus* sobre las carcasas, los daños y trazas que esta predación produce y sus implicaciones para la representación de partes esqueléticas. El resultado de estos estudios es concordante con lo propuesto por Ericson, es decir que en los conjuntos naturales predominan los elementos de las extremidades anteriores. Sin embargo, también presentan el análisis de dos depósitos arqueológicos, en los que la representación de partes esqueléticas no puede ser relacionada con las propuestas de Ericson. Por lo tanto, concluyen que [...] *in our present state of understanding of bird bone taphonomy, anatomical distribution alone cannot provide an answer to whether bones were accumulated by humans or other animals* (Serjeantson et al. 1993:199).

Emslie (1995), a partir de las investigaciones ya mencionadas, establece que los huesos de ambas extremidades de los pingüinos son los más representados, tanto en los conjuntos de superficie como en los obtenidos en excavaciones. Como dijimos, Muñoz y Savanti (1998) establecen el predominio de las extremidades anteriores en conjuntos de huesos de aves en Tierra del Fuego, mientras que Belardi (1999) observa que los elementos más recurrentemente representados de *Pterocnemia pennata* en conjuntos naturales del sur de Patagonia son aquellos correspondientes a la porción distal de las extremidades posteriores.

En una síntesis reciente, Bovy (2002) presenta los resultados del análisis de conjuntos avifaunísticos de varios sitios arqueológicos de la costa noroeste de Norteamérica. En todos ellos existe un marcado predominio de las extremidades anteriores por sobre los elementos

correspondientes a otras unidades anatómicas. Utilizando los valores de densidad estructural de Higgins (1999), establece que esta propiedad no es una variable determinante en la conformación de este perfil, desestimando así la afirmación de Livingston al respecto.

Se han definido los patrones de representación de partes esqueléticas de aves en los conjuntos generados por diversas rapaces. Bochenski y colaboradores (1999) efectuaron estudios en los conjuntos resultantes de restos alimentarios de águilas doradas (*Aquila chrysaetos*) en Finlandia. En estos conjuntos registraron el predominio general de elementos de las alas. También determinaron que el elemento más abundante del esqueleto axial es el esternón. Los elementos más numerosos fueron coracoides, escápula, húmero y esternón. Las diáfisis de huesos largos fueron escasas, y los extremos proximales y distales se registraron en la misma frecuencia. Los elementos proximales del esqueleto (húmero, fémur, escápula, coracoides y tibiotarso) son más abundantes que los distales (ulna, radio, carpometacarpo, tarsometatarso) (Bochenski *et al.* 1999). Estos resultados son consistentes con los obtenidos para águilas imperiales (*Aquila heliaca*). Pero son diferentes a los registrados en bolos de regurgitación de varias especies, incluyendo las mismas águilas doradas.

Entre los restos recuperados en un apostadero actual de águilas pescadoras (*Haliaeetus spp.*) en África, los restos de aves más representados fueron los correspondientes a ambas extremidades, mientras que el esqueleto axial y la porción distal de las extremidades posteriores estuvieron poco representados (Stewart *et al.* 1999). Este perfil es similar al reportado para acumulaciones de águilas doradas (*Aquila chrysaetos*) en Inglaterra y Suecia (Bramwell *et al.* 1987; en Stewart *et al.* 1999). Los huesos de aves en el conjunto de lago Turkana presentaron una escasa proporción de huesos completos, los huesos del cráneo estaban completamente ausentes, y los elementos que presentaban mayor proporción de huesos completos fueron el húmero, la ulna, el fémur, tibiotarso. *Very few studies exist on bird bone loss in raptor accumulations* (Stewart *et al.* 1999:495). Sin embargo, estos investigadores plantean que [...] *all profiles agreed on high representation of wing elements, especially the humerus, and a paucity of smaller extremity bones, characteristics that appear to be distinctive of concentrations of bird bones accumulated by raptors* (Stewart *et al.* 1999:495).

En estudios de restos faunísticos en nidos actuales de cóndores de California (*Gymnogyps californianus*) se registró el predominio de huesos de mamíferos de diferentes tamaños (ganado vacuno y ovino, ciervos, lagomorfos y roedores), que constituyen el principal alimento de los cóndores. Los huesos de aves fueron escasos -entre ellos restos de los cóndores mismos- y los elementos que predominaron fueron húmero y tibiotarso (Collins *et al.* 2000).

Además, se han estudiado las modificaciones que sufren los huesos de aves digeridos por rapaces. Bochenski y colaboradores (1998) analizaron bolos de regurgitación de *Falco rusticolus*

en Finlandia. Determinaron que, en general, se preservan muy pocos huesos completos. Además, que los restos del esqueleto axial fueron muy escasos, mientras que los huesos largos (especialmente el tibiatarso) fueron los más representados.

Los estudios de restos de aves rapaces permitieron establecer varias regularidades. En primer lugar, que los conjuntos conformados por restos no comidos de rapaces presentan un perfil de partes esqueléticas diferente de la registrada en bolos de regurgitación. En segundo lugar, que la supervivencia de diferentes partes esqueléticas depende tanto de la especie predatoria implicada como de las propiedades de los huesos de las presas (Bochenski *et al.* 1998).

En síntesis, la representación de partes esqueléticas de aves es el resultado de un conjunto complejo de procesos, que varía en función de gran número de variables (tamaño de las presas, tipo de predatorio implicado, si constituyen restos de comida o son restos regurgitados, etc.). Incluso, tal como ha planteado Bovy (2002) al respecto, la variabilidad se extiende a los conjuntos generados por actividades humanas, ya que pueden existir diferencias en función del tipo de aprovechamiento implicado.

Densidad mineral y densidad estructural

Un aspecto importante de las investigaciones tafonómicas de vertebrados ha sido establecer la forma en que las propiedades intrínsecas de los huesos y carcasas influyen en su preservación frente a los procesos tafonómicos. Una de las propiedades más estudiadas es la densidad mineral ósea, definida como la cantidad de contenido mineral de un hueso -o porción de él- por unidad de volumen (Elkin 1995). El tema de la densidad mineral ha sido ampliamente debatido durante los últimos años (Butler y Chatters 1994; Elkin 1995; Elkin y Zanchetta 1991; Kreutzer 1992; Lam *et al.* 1998, 1999; Lyman 1984, 1994a; Lyman *et al.* 1992; Pavao y Stahl 1999; Stahl 1999). En arqueología, estos valores se han utilizado para evaluar si la representación de partes esqueléticas de los diversos taxa es producto de las estrategias de explotación, consumo y descarte de los humanos o si es el resultado de la atrición mediada por la densidad. Por lo tanto, los valores densitométricos han constituido un medio para evaluar si las herramientas interpretativas implementadas por los arqueólogos constituyen un medio válido para discutir diversos aspectos de la ecología de las poblaciones humanas.

Como en otros aspectos de la tafonomía y zooarqueología de vertebrados, las investigaciones densitométricas se han centrado en los huesos de mamíferos de diferente tamaño y plan corporal (Lyman 1994; entre otros). La excepción es el trabajo de Butler y Chatters (1994), dedicado a los salmónidos. A pesar de que varios autores han planteado que la densidad es una propiedad que debe influir marcadamente en la preservación de los huesos de aves (Bochenski *et al.* 1999; Higgins 1999; Livingston 1989; Muñoz y Savanti 1998), no se han efectuado mediciones de esta

variable en sus huesos. La excepción son las efectuadas recientemente para *Pterocnemia pennata*, el ñandú petiso (Cruz y Elkin 2003). Sin embargo, la anatomía particular de estas aves no es representativa de la principal adaptación locomotriz de las aves, el vuelo. Dados los requerimientos que el vuelo plantea al esqueleto (ver Capítulo 4), es esperable que la distribución de los valores de densidad mineral en los distintos elementos de las aves voladoras sea muy diferente a la de otros vertebrados, e incluso a la determinada para el ñandú petiso.

Higgins (1999) ha calculado los valores de densidad estructural para algunos elementos de dos géneros de aves voladoras. Aunque diferentes de los de densidad mineral, estos valores pueden constituir una medida para evaluar la resistencia de los distintos elementos frente a la acción de los procesos tafonómicos. Los valores de densidad mineral y estructural son presentados y discutidos más ampliamente en los Capítulos 4 y 6.

Propiedades hidrodinámicas

Trapani (1998) efectuó experimentos destinados a establecer cuáles son los factores que controlan la conducta hidrodinámica de los huesos de aves, con el fin de poder comparar estos resultados con los de otros vertebrados. Por *conducta hidrodinámica* entiende el comportamiento de los huesos bajo la acción de la corriente de agua, incluyendo el potencial que presentan para el transporte y la dispersión. Entre sus resultados, determinó que las carcacas parciales y los elementos articulados de aves exhiben mayor potencial de transporte que los elementos desarticulados. Esto es debido a que, si bien un mayor peso hace que los elementos sean menos transportables, una mayor superficie y altura contribuyen para que tengan mayores probabilidades de ser transportados.

Usualmente la orientación de los huesos en un conjunto fósil se considera diagnóstica para estimar el grado de transporte acuático, ya que los huesos transportados por la corriente generalmente se ubican paralelos a la acción de la misma. Sin embargo, los resultados de Trapani contradicen esta afirmación, ya que en su experimento los huesos de aves resultaron orientados en varias direcciones. Su conclusión es que, cuando los huesos son tan pequeños como los de las aves utilizadas en el experimento (*Columba livia*), la orientación que estos presentan no es un medio para identificar la acción del transporte fluvial.

Secuencia de desarticulación

Como dijéramos, otro de los temas al que se le ha prestado especial atención en la tafonomía de aves es la secuencia de desarticulación. Este interés ha sido importante en los estudios tafonómicos de otros vertebrados (Blumenschine 1987; Borrero 1988b; Haynes 1980; Hill 1980; Lyman 1994a; entre otros), y se vincula con el hecho de que la representación de partes

esqueletarias, utilizada frecuentemente para efectuar inferencias acerca del comportamiento humano, puede estar relacionada con esta secuencia. Si bien la desarticulación en sí misma no implica la destrucción o desaparición de los elementos, aumenta la vulnerabilidad de los huesos frente a la acción de otros procesos. A partir de los estudios de mamíferos, se ha establecido que existen regularidades en la desarticulación de carcasas. Dada la particular conformación anatómica de las aves, las secuencias obtenidas para los mamíferos no necesariamente son informativas acerca de este proceso en sus restos.

Varios autores han discutido la secuencia de desarticulación de aves voladoras a partir de observaciones actuales de carcasas de diferentes especies y tamaños (Bickart 1984; Davis y Briggs 1998; Oliver y Graham 1994; Serjeantson *et al.* 1993). En la Tabla 3.1. se sintetizan las secuencias establecidas por todos ellos. En ella puede verse que, aunque las secuencias propuestas no son idénticas, existen puntos que permiten plantear un patrón común. Este patrón incluye la desarticulación temprana de las extremidades posteriores, la desarticulación tardía de la cintura escapular, tendencia a que las articulaciones proximales de las alas se desarticulen antes que las distales, y desarticulación completa de las extremidades posteriores antes que se desarticulen las anteriores.

Cada uno de los autores mencionados en la Tabla efectúa aportes para comprender esta secuencia. A partir de experiencias desarrolladas en un sitio cercano a un curso de agua (Maryland, USA), Bickart (1984:534) es el primero en plantear que [...] *there is a distinctive pattern of disarticulation for the avian skeleton*. Este patrón incluye la desarticulación inicial de la caja torácica, la desarticulación de las extremidades posteriores antes que las anteriores, y la desarticulación de la porción distal de las extremidades anteriores antes que se produzca la desarticulación total de la extremidad.

Oliver y Graham (1994) efectúan observaciones naturalísticas aprovechando el entrapamiento de más de doscientos individuos de *Fulica americana* en un cuerpo de agua congelado (Illinois, USA). En función de sus observaciones, establecen que la desarticulación depende tanto de la anatomía del animal (por ejemplo, la fortaleza de sus articulaciones y la masa muscular), como del agente de desarticulación (carroñeros, microorganismos, pisoteo, etc). Observaron que la importancia relativa de las características anatómicas y los agentes de

Tabla 3.1. Secuencias de desarticulación de carcasas de aves voladoras.

Bickart (1984)	Serjeanson et al. (1993)	Oliver y Graham (1994)	Davis y Briggs (1998)
las costillas se desarticulan del esternón	desarticulación de las costillas	la unidad cabeza-cervicales se desarticula de las vértebras torácicas.	el cráneo y las cervicales como unidad se separan del tórax
las extremidades posteriores se desarticulan del tronco	desarticulación de las vértebras cervicales	el cráneo se separa de las cervicales	el fémur se separa del sinsacro
desarticulación de las vértebras	las extremidades posteriores desde el fémur se desarticulan del tronco	el esternón y las alas como unidad se separan del tronco	la cintura escapular y las extremidades anteriores como unidad se separan del tórax
desarticulación de la cintura escapular	la cabeza se separa del tronco	se separan el esternón y el coracoides	las vértebras torácicas se desarticulan, causando que el tórax se separe del sinsacro
la porción proximal de las alas se desarticula antes que la distal	las extremidades anteriores, el esternón, la fúrcula, la escápula y el coracoides permanecen como unidad durante largo tiempo	las extremidades posteriores se separan del tronco	las costillas se separan de las vértebras torácicas, las que a su vez se separan entre sí
		las vértebras torácicas se separan del sinsacro	se desarticulan las extremidades posteriores
		el coracoides se separa del húmero	los elementos de las extremidades anteriores y la cintura escapular se desarticulan entre sí
		la unidad tarsometatarso-falanges se separa de la porción proximal de la extremidad posterior	
		las falanges se desarticulan del tarsometatarso	
		el tibiatarso y el fémur se desarticulan	
		el húmero se desarticula de la porción distal de las alas	
		radio y ulna se desarticulan del carpometacarpo y las falanges	

desarticulación pueden variar a través del tiempo. De esta manera, los agentes bióticos implicados pueden ser más importantes en los estadios tempranos de la desarticulación, mientras que la anatomía es el factor que predomina en los estadios posteriores (Oliver y Graham 1994). Según estos investigadores, la secuencia de desarticulación puede variar según la especie considerada, el tipo de ambientes de depositación, las condiciones climáticas prevalecientes y por la presencia/ausencia de predadores y carroñeros.

Davis y Briggs (1998) efectúan una serie de experiencias dedicadas a explorar los procesos tafonómicos que afectan a los restos de aves en localidades subtropicales (Florida, USA). Allí, los carroñeros fueron los principales agentes de desarticulación y el patrón de desarticulación fue común para todos los taxa de aves utilizados. Esta secuencia coincide en líneas generales con la propuesta por Oliver y Graham, aunque la tasa de desarticulación fue mucho más rápida en este ambiente subtropical.

Por último, a través de observaciones actuales en la colonia de nidificación de *Puffinus puffinus* en Gales (UK) mencionada anteriormente, Serjeantson *et al.* (1993) establecen la secuencia de desarticulación a partir de la consideración de los huesos que más frecuentemente se encontraban articulados. Dado que en la isla en la que efectúan las observaciones no existen mamíferos carnívoros, la desarticulación de las carcadas es atribuída a la gaviota *Larus marinus*.

Capítulo 4

El esqueleto de las Aves

En este Capítulo, nos detendremos en aquellos aspectos del esqueleto de las aves que son relevantes para entender la forma en que son afectados por los procesos tafonómicos. Existe una gran variabilidad en los esqueletos de los vertebrados, tanto con respecto a la clase de tejidos que los conforman, como en relación a la estructura del esqueleto mismo. *Bones have a function in the body of an organism, and that function dictates the taphonomic strength of the bone; that is, a bone's anatomical function determines the bone's mechanical properties, and the mechanical properties of a bone in turn mediate the effects of taphonomic processes on the bone* (Lyman 1994a:82; subrayado en el original).

Las aves, en líneas generales, tienen un esqueleto particularmente influenciado por el vuelo. Los rasgos que se derivan de esta adaptación pueden tener gran importancia desde el punto de vista tafonómico. Por lo tanto, en primer lugar presentaremos las características generales del esqueleto de las aves y de la estructura específica de sus huesos. Luego, detallaremos los aspectos propios de los esqueletos de las aves que constituyen cada uno de los grupos *taxon-free* definidos en Capítulos anteriores, así como las diferencias existentes que pueden tener consecuencias tafonómicas. Por último, expondremos brevemente las diferencias y similitudes entre huesos de mamíferos y aves, en relación con su resistencia frente a los procesos tafonómicos.

PROPIEDADES GENERALES DEL ESQUELETO DE LAS AVES

Las aves heredaron el esqueleto básico de sus antepasados reptiles (Bellairs y Jenkin 1960; Gilbert *et al.* 1981). Pero, a diferencia de reptiles y mamíferos, han sido capaces de desarrollar varios métodos de locomoción diferentes, entre los que se cuenta el vuelo. El modo de locomoción plantea constricciones anatómicas y muchos aspectos corporales de las aves reflejan los especiales requerimientos que demanda el vuelo. Entre aquellos requerimientos que tienen correlatos importantes en el esqueleto se cuentan una reducción general del peso, la obtención de mayor rigidez corporal y una mayor resistencia para sobrellevar el *stress* que implica el vuelo (Bellairs y Jenkin 1960; Feduccia 1992).

La disminución general del peso del esqueleto como un todo se ha logrado a través de la neumatización, es decir la presencia de cavidades neumáticas o sacos aéreos en distintas partes del esqueleto (Bellairs y Jenkin 1960; Feduccia 1992, Higgins 1999; Trappani 1998). Esta es la característica más distintiva y mejor conocida de los huesos de aves. Se ha sugerido que la

neumatización es una adaptación al vuelo, pero esta relación no es simple ya que también está asociada con la regulación de la temperatura (Bellairs y Jenkin 1960; Higgins 1999).

En las aves, muchos de los huesos del cráneo -y a menudo del esqueleto post-craneano- son huecos y contienen sacos de aire (Bellairs y Jenkin 1960). En el esqueleto post-craneano, la pneumatización se produce generalmente en las cavidades de los huesos largos, la cintura pélvica y las vértebras. Puede identificarse por la presencia de poros neumáticos, forámenes o fosas. (Higgins 1999).

El grado de pneumatización varía entre taxa; es mínimo en las aves más pequeñas mientras que involucra la mayoría de los huesos de las aves grandes y activamente voladoras, como los albatros (*Diomedea*) y las águilas (*Aquila*). En las aves pequeñas, la escasa pneumatización se explica porque la disminución del peso obtenida por este medio sería comparativamente pequeña, debido a que la relación entre el volumen de las cavidades y la superficie del hueso es baja (Bellairs y Jenkin 1960). En los huesos grandes, en cambio, la pneumatización es más ventajosa, debido a que la relación entre volumen de las cavidades y superficie es relativamente mayor, especialmente si las paredes de los huesos son delgadas. Por otro lado, los huesos de animales grandes están sujetos a mayor *stress* que aquellos de animales pequeños y el aumento en diámetro asociado con la pneumatización permite el incremento de la fuerza con un máximo de economía de material (Bellairs y Jenkin 1960).

Los huesos de las aves buceadoras tampoco están muy pneumatizados y sus esqueletos reflejan el equilibrio entre los requerimientos del vuelo y del buceo (Gilbert *et al.* 1981). Por ejemplo, sólo el húmero, el esternón y el centro de unas pocas vértebras cervicales de los cormoranes (*Phalacrocorax* spp.) están pneumatizados (Higgins 1999), mientras que los huesos de los pingüinos (Spheniscidae) no presentan pneumatización (Kooyman y Ponganis 1990; Williams 1995).

Otro aspecto de la reducción del peso esquelético es la presencia de propiedades microestructurales características de los huesos de aves, entre las que se cuentan la existencia de hueso *sandwich* y paredes corticales muy finas (Gilbert *et al.* 1981; Higgins 1999). *Sandwich-bone construction is characterized by an inner and an outer layer of bone separated by small perpendicular columns of bony spicules. Birds typically have many flat, bar-like bones composing the braincase, palate, sternal plates and ends of long bones composed of sandwich-bone* (Higgins 1999:1450).

A diferencia de otros tetrápodos, las paredes corticales de los huesos de aves son delgadas. En las aves más grandes, los huesos largos tienen paredes corticales más delgadas en relación a su diámetro. Como estos huesos también tienen diámetros mayores en proporción con su tamaño corporal, son más fuertes (Higgins 1999).

Un factor importante, que influye en el peso, es la disminución en el tamaño y la cantidad de partes corporales. En relación con otros vertebrados, el cráneo de las aves se ha reducido, ha perdido las mandíbulas y los dientes. Otro ejemplo de reducción de partes esqueléticas es el que involucra la mano de las aves. En este caso, la mano con cinco dedos de otros vertebrados se reduce a tres dedos en las aves, cada uno de ellos con pocas falanges (Feduccia 1992).

La reducción de partes anatómicas también se ha obtenido a través de la fusión de muchos elementos en una única estructura (Bellairs y Jenkins 1960; Feduccia 1992; Higgins 1999; Trappani 1999). Esta reducción no sólo redundante en una disminución del peso, sino que permite que el cuerpo de las aves tenga una mayor rigidez. Esta rigidez es una de las formas por medio de las cuales se ha logrado paliar el *stress* propio del vuelo. Un ejemplo claro es la extensa fusión de los elementos vertebrales. Las vértebras lumbares, sacras y caudales anteriores se han fusionado, conformando una única estructura denominada sinsacro. Las vértebras caudales posteriores también se han fusionado entre sí, conformando el pigostilo. Otro ejemplo es la fusión de las clavículas, conformando la fúrcula. Un aspecto de gran importancia por sus consecuencias tafonómicas es que la fusión de elementos incrementa la fortaleza de las porciones anatómicas individuales (Higgins 1999).

En síntesis, en función de las necesidades que plantea el vuelo, las aves han desarrollado un esqueleto más liviano y rígido, con menor cantidad de elementos individuales que el de otros vertebrados. Además, también la microestructura y la morfología de los huesos han sufrido modificaciones. Todos estos aspectos tienen particulares implicaciones para la tafonomía de huesos de aves y, como veremos en Capítulos posteriores, permiten predecir que los procesos tafonómicos no los afectarán de la misma manera que a los de otros vertebrados, por ejemplo los mamíferos.

CARACTERÍSTICAS ESQUELETARIAS DE LOS GRUPOS *TAXON-FREE* DE AVES

Si bien todas las aves poseen el mismo plan corporal básico, los diferentes estilos de vida han promovido el desarrollo de variaciones alrededor del tema central. Por lo tanto, aunque en líneas generales el rango de diferencias osteológicas que presentan no es grande -a pesar de la extensa radiación adaptativa que han sufrido-, existen variaciones en el esqueleto en función de varios aspectos de sus adaptaciones específicas (Bellairs y Jenkin 1960).

Tabla 4.1. – Comparación de las características esqueléticas de los tres grupos *taxon-free* de aves.

Parte anatómica	Aves voladoras	Aves exclusivamente nadadoras	Aves exclusivamente corredoras
<i>Extremidades anteriores</i>	altamente desarrolladas, brazo y antebrazo poseen huesos neummatizados, y aptos para resistir el <i>stress</i> del vuelo	adaptadas a la natación, planas, compactas y fuertes. Escasa flexibilidad en las articulaciones	poco desarrolladas
<i>Extremidades posteriores</i>	muy especializadas, menos robustas que las extremidades anteriores	menos robustas que las extremidades anteriores,	gran desarrollo y robustez, especialmente de la porción distal
<i>Cintura escapular</i>	fuerte, escápula muy neummatizada, coracoides es hueco pero es el hueso más fuerte de esta cintura	fuerte, con una escápula muy desarrollada	la cintura escapular está reducida, los tres huesos están fusionados
<i>Cintura pélvica</i>	la fusión de pelvis y sinsacro les otorga gran rigidez y robustez	muy robusta, especialmente el sinsacro	muy robusta, especialmente el sinsacro
<i>Esqueleto axial</i>	cráneo y vértebras poseen paredes muy delgadas y están muy neummatizados. El esternón presenta una quilla muy fuerte y desarrollada.	esternón muy desarrollado, con quilla prominente	cráneo y vértebras poseen paredes muy delgadas y están muy neummatizados. El esternón no posee quilla
<i>Microestructura ósea</i>	huesos neummatizados, paredes corticales delgadas	huesos no neummatizados y densos, los de las ext. anteriores son aplanados y sin cavidades internas	algunos huesos neummatizados, ext. post. con médula ósea y paredes más gruesas
<i>Densidad ósea</i>	Valores más altos corresponden a huesos de extremidades anteriores y cintura escapular (húmero y coracoides), los más bajos a los de las extremidades posteriores (fémur y tarsometatarso).	No se han efectuado mediciones	Valores más altos corresponden a huesos de las ext. post. (fibula, tibiotarso, fémur, tarsometatarso, falanges), los más bajos al esqueleto axial (cráneo, vértebras y costillas)

En principio, los diferentes modos de locomoción plantean requerimientos distintos al esqueleto. El modo de locomoción de las aves es un aspecto que determina fuertemente la estructura de su esqueleto (Livingston 1989), lo cual nos ha permitido caracterizar diferentes grupos de aves patagónicas desde una perspectiva *taxon-free* (ver Capítulo 2). A continuación, entonces, esbozaremos cuáles son las diferencias esqueléticas más significativas, desde el punto de vista tafonómico, que existen entre los tres grupos de aves. Las características de cada uno de estos grupos están resumidas en la Tabla 4.1.

Las aves voladoras.

Como dijéramos anteriormente, las *aves voladoras* poseen dos métodos de locomoción diferentes: caminar y volar, por lo que las extremidades anteriores y posteriores muestran una completa división del trabajo (Bellairs y Jenkin 1960). Muchas de ellas, incluso, también son capaces de nadar, por lo que su anatomía refleja los requerimientos conjuntos de los tres modos de locomoción. Sin embargo, tal como hemos planteado en el Capítulo 2 (ver "Las caracterizaciones *taxon-free*"), en su anatomía predominan los rasgos relacionados con el vuelo.

Las extremidades anteriores de las aves han sufrido una transformación importante, debido a su papel central en el vuelo. Las alas están sustentadas principalmente por los huesos del brazo y antebrazo, lo que establece una diferencia con las de otros vertebrados. Los murciélagos, por ejemplo, poseen alas que, en líneas generales, están sustentadas por los huesos de la mano (Bellairs y Jenkin 1960).

En general, las proporciones relativas de los segmentos del ala son variables. En algunas aves fuertemente voladoras, el antebrazo y la mano son más largos que el húmero, mientras que en otras como el albatros, sucede lo opuesto (Bellairs y Jenkin 1960). Todos los huesos de las extremidades anteriores son fuertes, y están neumatizados. El húmero es un hueso robusto, con paredes corticales delgadas y muy neumatizado. La ulna es el hueso más robusto del antebrazo. El carpometacarpo es una estructura compuesta, formada por la fusión de algunos de los carpianos distales con tres de los metacarpos. Los dígitos segundo y cuarto generalmente poseen sólo una o dos falanges, mientras que el dígito tercero tiene dos o tres (Bellairs y Jenkin 1960; Feduccia 1992).

El vuelo de las aves no sólo afecta a sus extremidades. El batir de las alas requiere de grandes músculos, que deben estar solidamente adheridos al esqueleto. Con este fin, las *aves voladoras* han desarrollado grandes esternones carenados (es decir, que poseen quillas) (Bellairs y Jenkin 1960; Feduccia 1992; Gilbert *et al.* 1982). La presencia de quillas bien desarrolladas provee la superficie necesaria para que se adhieran estos grandes músculos y aumenta considerablemente la resistencia del esternón. El tamaño de la quilla es un índice del poder de las alas, por lo que es extremadamente grande en las aves eminentemente voladoras y rudimentaria en las no voladoras. Dado que la morfología del esternón varía considerablemente entre especies, tiene gran valor como caracter diagnóstico para la identificación taxonómica (Bellairs y Jenkin 1960).

Otras porciones anatómicas que han sufrido transformaciones en función del vuelo son ambas cinturas articulares, que se han convertido en poderosos sistemas aptos para resistir el *stress* y para sostener el cuerpo tanto en el aire como en tierra. En las aves adultas, los tres huesos pélvicos se unen, y el ilium generalmente se fusiona con el sinsacro. Como dijéramos

anteriormente, el sinsacro está formado por las vértebras torácicas posteriores, las lumbares, las sacras y las caudales anteriores, que se han fusionado. Esta unión de pelvis y sinsacro constituye una masa rígida, que sostiene todo el peso del ave cuando está en tierra (Bellairs y Jenkin 1960; Feduccia 1992).

La cintura escapular está solidamente construida y bien osificada. Su fortaleza se relaciona con el hecho de que está expuesta a una gran compresión durante el vuelo, cuando todo el peso del ave está suspendido de las alas. Con respecto a las características de los huesos que conforman esta cintura, la escápula es muy larga, plana y se extiende por encima de las costillas (Feduccia 1992). Este hueso es uno de los que están más frecuentemente neumatizados en las distintas especies de aves (Bellairs y Jenkin 1960). Como dijéramos, las clavículas se han fusionado ventralmente, dando origen a la fúrcula. Por último, el coracoides -que articula con el esternón- es el hueso más robusto de esta cintura. Es hueco y está invadido por los sacos aéreos claviculares (Feduccia 1992).

Con respecto a las extremidades posteriores, en general el fémur es robusto y corto. Los tarsianos proximales están unidos con la porción distal de la tibia, formando el tibiatarso. La fibula está reducida a una estrecha astilla, que generalmente tiene dos tercios del largo del tibiatarso. Los tarsianos distales están fusionados con los metatarsos, constituyendo el tarsometatarso. El pie de las aves está altamente especializado. En la mayoría de las aves, el pie tiene cuatro dígitos, los últimos tres articulan con la troclea del tarsometatarso y poseen tres, cuatro y cinco falanges respectivamente (Bellairs y Jenkin 1960)

Los huesos de las *aves voladoras* son más neumáticos y presentan paredes más delgadas que los de las aves corredoras o las buceadoras (Bellairs y Jenkin 1966; Higgins 1999; Livingston 1989). La cavidad de un hueso neumatizado tiene mayor volumen y una proporción relativamente menor de tejido óseo que uno no neumatizado. *At the same time, its greater circumference will give it a greater resistance to bending strains, despite the thinness of its wall. Additional strength may be obtained by the development of internal struts running across the bone cavity* (Bellairs y Jenkin 1960).

Una propiedad intrínseca de los huesos, importante desde el punto de vista tafonómico, es la densidad mineral ósea. En capítulos anteriores definimos esta propiedad y planteamos que tanto la obtención de valores de densidad mineral como la discusión de su papel en la representación de partes esqueléticas han estado centradas en los huesos de mamíferos. Este es un aspecto importante que deberá ser desarrollado en el marco de los estudios tafonómicos de huesos de aves.

Sin embargo, si bien no se han efectuado mediciones de densidad mineral para *aves voladoras*, Higgins (1999) ha obtenido valores de densidad estructural, entendida como la

relación que existe entre la masa y el volumen de un hueso (Lyman 1994a). Sus cálculos fueron para cinco elementos esqueléticos correspondientes a 13 especies de Anátidos integrantes de los géneros *Anas* y *Aythya*.

Tabla 4.2. – Valores de densidad mineral para huesos de anátidos de los géneros *Anas* y *Aythya*. Tomado de Higgins (1999).

Elemento	Densidad estructural	
Húmero	<i>Anas</i>	0,680
	<i>Aythya</i>	0,933
Tibiotarso	<i>Anas</i>	0,717
	<i>Aythya</i>	1,018
Tarsometatarso	<i>Anas</i>	0,416
	<i>Aythya</i>	0,780
Fémur	<i>Anas</i>	0,476
	<i>Aythya</i>	0,822
Coracoides	<i>Anas</i>	0,760
	<i>Aythya</i>	0,842

Los elementos medidos fueron el coracoides, el fémur, el húmero, el tarsometatarso y el tibiotarso y los valores obtenidos son presentados en la Tabla 4.2. A partir de ellos se puede afirmar que fémures y tarsometatarsos son los de menor densidad estructural entre los huesos medidos de ambos géneros, mientras que coracoides, húmero y tibiotarso presentan los valores más altos, pero con puestos diferentes en cada uno de los géneros.

Las aves exclusivamente nadadoras

Las especies pertenecientes a la Familia Spheniscidae son las más especializadas para el buceo entre todas las aves (Kooyman y Ponganis 1990; Simpson 1976; Williams 1995). A pesar de esto, los esqueletos de los pingüinos están evolutivamente diseñados para volar. Esto se relaciona con que [...] *their mode of propulsion underwater is "flying" but in a medium so dense that lift to overcome body mass is of little consequence except when porpoising or leaping onto an icefoot* (Kooyman y Ponganis 1990:229).

Sus esqueletos están constituidos por huesos sólidos y carentes de neumatización, con lo cual reducen la flotabilidad. *The absence of pneumatized bones also eliminates an airspace that during rapid descents and ascents of deep dives could be a liability when pressure equilibration between internal gas spaces and the external pressure is essential* (Butler y Jones 1982, en Kooyman y Ponganis 1990:229).

Las extremidades anteriores han sufrido varias transformaciones a partir de la anatomía y fisiología básica del ala clásica de las *aves voladoras*. En los pingüinos, las extremidades anteriores son cortas, macizas, estrechas, y aplanadas dorso-ventralmente; además presentan una gran reducción en la movilidad de las articulaciones (Bellairs y Jenkin 1960; Kooyman y Ponganis 1990; Louw 1992; Simpson 1976; Williams 1995). Gran parte de estas adaptaciones son comunes a todas las especies de pingüinos (Louw 1992).

Las aletas de los pingüinos tienen múltiples funciones: propulsión en el agua, termoregulación, arma de defensa, protección de las crías y equilibrio durante la locomoción bípeda (Louw 1992). Pero a pesar de estas múltiples funciones, son fundamentalmente un órgano de propulsión bajo el agua. Los huesos de la aleta están diseñados para la movilidad en la articulación proximal, pero la porción desde el codo hacia abajo es la parte menos móvil del esqueleto (Louw 1992). El húmero de los pingüinos es un hueso grueso pero achatado, con una cabeza maciza que presenta una profunda fosa; radio y ulna son bastante rectos, marcadamente aplanados y robustos. El número de dígitos se ha reducido considerablemente (Louw 1992).

La aleta es relativamente corta en relación con el tamaño corporal. Como necesita tener un largo mínimo para una propulsión efectiva, el ancho y por lo tanto la forma general, varían entre especies. Los pingüinos que viven en ambientes fríos tienen aletas más estrechas (para prevenir la pérdida de calor) que los que viven en regiones cálidas (Louw 1992).

Las extremidades posteriores de los pingüinos también son relativamente cortas, con un tarsometatarso característico, que es proporcionalmente más corto que el de las *aves voladoras* y que posee metatarsianos deficientemente fusionados (Bellairs y Jenkin 1968; Fordyce y Jones 1990; Kooyman y Ponganis 1990; Simpson 1976; Williams 1995).

El hueso torácico más elaborado es el esternón. En las *aves voladoras*, como vimos, el desarrollo de este hueso está relacionado con los requerimientos del vuelo. Los pingüinos requieren de estos grandes músculos para desplazarse bajo el agua, por lo que también poseen esternones con quillas prominentes. Con respecto a la cintura escapular, un aspecto en el que los pingüinos se diferencian de las *aves voladoras* es en la morfología de la escápula, que es característicamente ancha y chata (Bellairs y Jenkin 1960).

La propiedad más destacada de los huesos de pingüinos es la falta de neumatización. Como dijéramos, sus huesos son mucho más densos que los de otras aves. Los de las extremidades anteriores son extremadamente planos, por lo cual, si se efectúa un corte transversal puede apreciarse que no poseen cavidades internas. En cambio, los huesos de las extremidades posteriores son similares a los de otras aves en un corte transversal.

Por el momento no se han efectuado mediciones de densidad mineral ni de densidad estructural para huesos de pingüinos, por lo que no se cuenta con estas variables para evaluar si la falta de

neumatización deriva en valores de densidad mayores que los correspondientes a las *aves voladoras*. Por otro lado, tampoco se puede establecer si existen diferencias importantes entre las partes esqueléticas de los mismos pingüinos, que puedan redundar en una representación diferencial.

Las aves exclusivamente corredoras.

El único integrante actual de este grupo *taxon-free* en Patagonia es el choique o ñandú petiso. Su esqueleto presenta características particulares, algunas de las cuales comparte con el resto de los integrantes del grupo de los Ratites. Los Ratites descienden de los carenados, aves que han perdido la habilidad de volar. Sin embargo, varios caracteres en la estructura de las alas, cola y cerebro sugieren que sus ancestros estuvieron adaptados al vuelo. Esto también se expresa en su esqueleto, ya que varios Ratites presentan huesos bastante neumatizados -fémur, vértebras, costillas, esternón y coracoides contienen espacios aéreos (*air spaces*)- (Bellairs y Jenkin 1960).

La carencia de vuelo condiciona fuertemente toda su anatomía, afectando no sólo a las extremidades sino también otras partes anatómicas, como su esternón carente de quilla (Bellairs y Jenkin 1968; Hopkins y Constantinescu 1995; Sarasqueta 1990). *The sternum or breast plate, is a bilaterally-symmetrical structure that forms the front of the thoracic cavity. It is very strong, broad, bowl-shaped bone convexed on the outside surface and concaved on the inside surface* (Hopkins y Constantinescu 1995:36). En los Rheidos, las dos mitades del esternón se fusionan gradualmente a medida que el ave crece (Hopkins y Constantinescu 1995)

Uno de los aspectos característicos de los Ratites es la constitución de sus extremidades. La estructura de las alas es similar en todos ellos, pero el tamaño varía dramáticamente. Avestruces y ñandúes tienen grandes alas, cuyas más importantes funciones son equilibrio, termoregulación, intimidación y rituales de apareamiento (Hopkins y Constantinescu 1995). El tamaño de las alas en los ñandúes está dado fundamentalmente por el tamaño de las plumas remeras, ya que los huesos del brazo y antebrazo presentan escaso desarrollo.

En los Ratites, la cintura escapular y el miembro anterior están reducidos y la clavícula está reducida o no existe (Bellairs y Jenkin 1960). Específicamente en los Rheidae, los tres huesos de la cintura escapular -es decir, la escápula, la clavícula y el coracoides- están fusionados. Además, no poseen fúrcula (Hopkins y Constantinescu 1995).

En contraste con el escaso desarrollo de los huesos de los miembros anteriores, las extremidades posteriores están muy desarrolladas, lo que les permiten correr velozmente (Sarasqueta 1990). Las extremidades posteriores de los Rheidos son fuertes, especialmente la porción distal -tibiatarso, tarsometatarso y dígitos-, en la que los huesos presentan paredes gruesas y un canal central que posee médula. Por el contrario, el fémur es un hueso neumatizado,

corto, con un gran diámetro (Hopkins y Constantinescu 1995). Con respecto al pie, en los Rheidos el halux (dígito primero) está ausente y tienen sólo tres dedos (Bellairs y Jenkin 1960). En síntesis, la estructura anatómica de los miembros anteriores y posteriores es marcadamente diferente, con un importante desarrollo de las extremidades posteriores en función de su adaptación corredora.

Los Ratites se encuentran entre los vertebrados que poseen el mayor número de vértebras (Hopkins y Constantinescu 1995). Los Rheidae tienen 15 vértebras cervicales y 10 vértebras torácicas. La primera, segunda, sexta, séptima y octavas vértebras torácicas están articuladas con costillas. Las tres últimas vértebras torácicas, todas las lumbares y sacras, así como algunas de las caudales, se fusionan para formar el sinsacro (Hopkins y Constantinescu 1995).

Los ñandúes poseen 9 pares de costillas que se originan en las vértebras torácicas, denominadas costillas vertebrales; y 3 pares de costillas esternales, que se originan en el esternón (Hopkins y Constantinescu 1995). Además, sus costillas pueden clasificarse como costillas completas o flotantes. Las completas están constituidas por una costilla vertebral y una esternal unidas por un cartilago. Las costillas flotantes son costillas vertebrales que no están unidas a una esternal y cuyo extremo, por lo tanto, está libre.

Se cuenta con valores de densidad mineral ósea del ñandú petiso, cuya obtención ha iniciado la discusión de este aspecto de la estructura ósea en las aves patagónicas (Cruz y Elkin 2003). Los resultados obtenidos se presentan en la Tabla 4.3., en la que se especifican los valores por parte esquelética o porción de la misma. Los trabajos efectuados para mamíferos permitieron establecer que existen diferencias en los valores de densidad de mineral de un mismo hueso (Lyman 1994a; para una discusión al respecto). Por lo tanto, para evaluar este aspecto en los huesos de choique, se efectuaron mediciones por separado en diáfisis y epífisis de los huesos largos. Como puede apreciarse en la Tabla 4.3., hay dos medidas para las vértebras cervicales y tres para las costillas. En el primer caso, se distingue entre las primeras, que presentan un menor tamaño relativo, y el resto de las cervicales. Los valores de las costillas corresponden a los distintos tipos que presentan estas aves. En las extremidades posteriores, las falanges medidas corresponden al dígito 3.

El ranking de partes esqueléticas según su densidad estructural (Tabla 4.4.) permite observar que las epífisis de los huesos largos presentan una menor densidad mineral ósea que la diáfisis correspondiente. Las diferencias que existen entre las extremidades anteriores y las posteriores del choique se reflejan en las correspondientes densidades minerales, ya que los valores de las diáfisis de los elementos de las extremidades posteriores (fémur, tibiotarso, tarsometatarso y fibula) son consistentemente más altos que los correspondientes a los de las extremidades

anteriores (diáfisis del húmero, radio, ulna, carpometacarpo). Como se dijera, estos valores pueden explicarse en función de la adaptación locomotora de estas aves.

Tabla 4.3. – Valores de densidad mineral para huesos de choique o ñandú petiso (*Pterocnemia pennata*). Tomado de Cruz y Elkin (2003).

Elemento	Densidad mineral
Cráneo	0,31
Mandíbula	0,86
Primera Cervical	0,20
Última Cervical	0,61
Vértebra torácica	0,58
Costilla vertebral	0,35
Costilla esternal	0,16
Costilla vertebral flotante	0,79
Escápula	0,54
Coracoides	0,56
Esternón	0,69
Húmero px	0,70
Húmero diaf	0,81
Húmero ds	0,26
Radio	0,55
Ulna	0,54
Carpometacarpo	0,49
Pelvis	0,95
Fémur px	0,34
Fémur diaf	1,20
Fémur ds	0,44
Tibiotarso px	0,54
Tibiotarso diaf	1,24
Tibiotarso ds	0,44
Tarsometatarso px	0,42
Tarsometatarso diaf	1,09
Tarsometatarso ds	0,54
Fíbula px	0,73
Fíbula diáfisis	1,33
1 ^{ra} falange posterior	0,88
2 ^{da} falange posterior	1,20
3 ^{ra} falange posterior	0,51
4 ^{ta} falange posterior	0,41

Tabla 4.4. – Valores de densidad mineral para partes esqueléticas de ñandú petiso, ranqueados de menor a mayor. Tomado de Cruz y Elkin (2003).

Elemento	Densidad mineral
Costilla esternal	0,16
Primera Cervical	0,20
Húmero ds	0,26
Cráneo	0,31
Fémur px	0,34
Costilla vertebral	0,35
4 ^a falange posterior	0,41
Tarsometatarso px	0,42
Fémur ds – Tibiatarso ds	0,44
Carpometacarpo	0,49
3 ^a falange posterior	0,51
Tarsometatarso ds - Escápula - Tibiatarso px - Ulna	0,54
Radio	0,55
Coracoides	0,56
Vértebra	0,58
Última Cervical	0,61
Esternón	0,69
Húmero px	0,70
Fibula px	0,73
Costilla vertebral flotante	0,79
Húmero diaf -	0,81
Mandíbula	0,86
1 ^a falange posterior	0,88
Pelvis/sinsacro	0,95
Tarsometatarso diaf	1,09
Fémur diaf - 2 ^{da} falange posterior	1,20
Tibiatarso diaf	1,24
Fibula diaf	1,33

EL ESQUELETO DE AVES Y MAMÍFEROS: DIFERENCIAS TAFONÓMICAS

Como vimos, el esqueleto de las aves difiere del de otros vertebrados. En función de su cercanía filogenética, se asemeja bastante al de los reptiles, por lo que las principales diferencias se establecen con los esqueletos de mamíferos. Estas diferencias incluyen varios caracteres del esqueleto craneano y postcraneano, así como de la microestructura ósea de cada taxón (Bellairs y Jenkin 1966; Gilbert *et al.* 1981; Feduccia 1992; Higgins 1999).

Las aves poseen un menor número total de huesos que los mamíferos y los reptiles, debido a que muchos de ellos se han fusionado conformando una única estructura. Esta fusión de elementos permite una robustez que los elementos individuales no poseían y que generan diferencias con partes esqueléticas equivalentes de mamíferos. En las aves adultas, los tres huesos pélvicos se unen y el ilium generalmente se fusiona con el sinsacro. Aunque los huesos

pélvicos son a menudo muy delgados, la cintura pélvica y el sinsacro constituyen una masa rígida (Bellairs y Jenkin, 1960). Esto permite explicar el alto valor de densidad estructural de la pelvis/sinsacro de *Pterocnemia pennata*, mucho mayor que el obtenido para la pelvis de los camélidos sudamericanos, según lo establecido por Elkin (1995).

Otra diferencia importante en la estructura de los esqueletos es que en las aves (de los tres grupos *taxon-free*) existe una clara diferenciación entre la conformación de las extremidades anteriores y las posteriores; mientras que las extremidades de algunos mamíferos no presentan una diferencia tan grande. La diferencia entre los valores de densidad mineral de los miembros anteriores y posteriores de *Pterocnemia pennata* refleja la división de trabajo entre ambas extremidades que es característica de todas las aves.

Sin embargo, si bien es esperable que esta diferenciación en los valores de densidad mineral de las extremidades sea común a todas las aves, se espera una relación invertida tanto para las *voladoras* como para las *estrictamente nadadoras*. Es decir, los valores de densidad mineral serán más altos en las extremidades anteriores de estos dos grupos de aves. En cambio, los valores obtenidos para los elementos de ambas extremidades de los camélidos sudamericanos son similares, lo cual se corresponde con el hecho de que tienen un papel semejante en la locomoción (Cruz y Elkin 2003).

Por otro lado, la estructura de los huesos es diferente en mamíferos y aves. *The thickness of the walls of bird bones tends to be less, relative to a bone's diameter, than in mammals* (Lyman 1994a). Aunque los huesos largos más importantes de las extremidades de las aves son huecos, esto los hace más fuertes. Los huesos de las extremidades posteriores de un ave, por ejemplo, a menudo son más pesadas que los mismos de un mamífero o reptil de similar tamaño (www.earthlife.net/birds/anatomy.html).

En los huesos largos de aves -así como en los de los mamíferos- existen diferencias en la estructura de las epífisis y las diáfisis, lo cual es visible en los respectivos valores de densidad mineral, más bajos para las epífisis. Esto ha sido ampliamente debatido, debido a las importantes consecuencias que tiene para la cuantificación de conjuntos arqueofaunísticos (Cruz y Elkin 2003; Kreutzer 1992; Lam *et al.* 1998, 1999; Stahl 1999).

En contraste con lo que sucede con los huesos de mamíferos, las epífisis de los huesos largos en desarrollo de las aves son cartilaginosas y, con excepción del metatarso proximal y la tibia, no tienen otro centro de osificación (Bellairs y Jenkin 1960; Higgins 1999). Esta es la causa de las diferencias en la dureza relativa entre las porciones de un mismo hueso y por lo tanto es lo que puede promover la preservación diferencial de epífisis y diáfisis. Las mediciones de densidad estructural de *Pterocnemia pennata* son concordantes con lo planteado, ya que se observa esta

marcada diferencia incluso en los elementos correspondientes a las extremidades posteriores, caracterizadas por una gran robustez.

Otra importante diferencia tiene que ver con la estructura ósea de ambos grupos de vertebrados. [...] *Cancellous bone is only found in the epiphyses and flat bones of birds. Lamellation is also indistinct in bird bone. Histological observation of a thin section through a pigeon femur shaft revealed an outer and inner essentially non-vascular lamellar layer around a poorly-developed reticular layer, containing unorganised vascular canals, similar to that described by Enlow and Brown (1957) for the mourning dove. Mammal bone contains a greater amount of cancellous bone, which is highly vascularized and "spongy". The compact bone comprises vascular bone, either primary vascular (a term which includes laminar and woven bone) and Haversian bone (remodelled bone, containing secondary osteons, commonly found in large mammals bone). The vascular surfaces of mammal bone may render it more open to invasion by micro-organisms, particularly fungi, than the more compact outer periosteal surfaces of bird bones (Nicholson 1996:526).*

Capítulo 5

Las comunidades de aves en el sur de Patagonia

En el primer Capítulo planteamos que, además de las propiedades específicas de los huesos, otras características de los organismos son de suma importancia para la preservación/destrucción de sus restos en un ambiente dado. Aspectos como el rango geográfico de cada especie, su densidad poblacional, modo de vida, y lugar en la cadena trófica, son importantes factores determinando la tasa de depositación de restos, los lugares en que los mismos serán más probablemente depositados, o el grado de reciclado a que estarán sometidos. Es decir que la biología y ecología de los organismos involucrados no puede dejarse de lado al evaluar la forma en que los distintos procesos tafonómicos afectan a sus huesos (Haynes 1995).

Existen diferencias entre las comunidades de aves de las diferentes unidades ambientales que definimos para el sur de Patagonia continental, entre ellas las especies presentes. Aunque varias especies de aves patagónicas son generalistas y pueden utilizar una gran variedad de hábitats, muchas otras tienen una distribución restringida a un hábitat específico. En la Tabla 5.1. se presentan las especies más comunes de aves de tamaño mediano a grande del sur de Patagonia continental. En esta Tabla se detallan el nombre científico y el común de cada especie, así como el hábitat que comúnmente utilizan. Aunque [...] *seabirds perceived discontinuities in the pelagic environment as habitat boundaries* (Fraser y Trivelpiece 1996:257), sólo se explicitan los hábitats en el continente debido a que son los relevantes desde el punto de vista de los estudios tafonómicos que aquí se presentan. En el caso de gran parte de las aves marinas la utilización de estos hábitats continentales se restringe al período de nidificación y cría.

Dado que hemos optado por una perspectiva *taxon-free*, las especies que integran las comunidades de cada ambiente tienen menor importancia que otras variables. Desde el punto de vista tafonómico, tal como ha sido estipulado para otros vertebrados (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980), las variables de mayor importancia son la biomasa de aves presente en cada ambiente, la abundancia, la tasa de mortalidad, el uso de hábitat para la alimentación y reproducción y las interacciones con los predadores y carroñeros. En este sentido, existen importantes diferencias entre las comunidades de diferentes ambientes patagónicos.

Entonces, en este Capítulo nos dedicaremos a caracterizar las comunidades de aves de la costa marina, la estepa y el bosque andino-patagónico del sur de Patagonia continental. Además, se presentarán varias aves características de la región, que constituyen ejemplos de las categorías

Tabla 5.1. Aves del sur de Patagonia continental, tamaños mediano a grande. Tomado de Canevari *et al.* 1991; Narosky y Yzurieta 1993 y Narosky y Babarskas 2000.

Nombre científico	Nombre común	Hábitat
Familia Spheniscidae		
<i>Spheniscus magellanicus</i>	pingüino de Magallanes	costa del mar (nidificación)
<i>Eudyptes chrysocome</i>	pingüino de penacho amarillo	costa del mar (nidificación)
Familia Rheidae		
<i>Pterocnemia pennata</i>	ñandú petiso o choique	estepas arbustivas y herbáceas
Familia Tinamidae		
<i>Eudromia elegans</i>	martineta común	estepas arbustivas y herbáceas
<i>Tinamotis ingoulfii</i>	quiula patagónica	estepas arbustivas
Familia Podicipedidae		
<i>Podiceps rolland</i>	macá común	ambientes acuáticos, agua dulce o salada
<i>P. occipitalis</i>	macá plateado	ambientes acuáticos, agua dulce o salada
<i>P. gallardoii</i>	macá tobiano	lagunas con vegetación flotante
<i>P. major</i>	macá grande o huala	ríos, lagos, lagunas, costa de mar
<i>Podilymbus podiceps</i>	macá pico grueso	ambientes acuáticos, agua dulce o salada
Familia Diomedidae		
<i>Diomedea melanophrys</i>	albatros ceja negra	mar austral
Familia Procellariidae		
<i>Macronectes giganteus</i>	petrel gigante	playas del mar austral
<i>Procellaria aequinoctialis</i>	petrel barba blanca	playas del mar austral
<i>Puffinus griseus</i>	pardela oscura	playas del mar austral
<i>Puffinus gravis</i>	pardela cabeza negra	playas del mar austral
<i>Daption capensis</i>	petrel damero	playas del mar austral
<i>Fulmarus glacialisoides</i>	petrel plateado	playas del mar austral
Familia Phalacrocoracidae		
<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	biguá	ambientes acuáticos, incluso costas de mar
<i>P. gaimardi</i>	cormorán gris	costas de mar
<i>P. magellanicus</i>	cormorán roquero	costas de mar
<i>P. atriceps</i>	cormorán imperial	costas de mar
Familia Ardeidae		
<i>Egretta alba</i>	garza blanca	ambientes acuáticos, incluso costas de mar
<i>E. thula</i>	garcita blanca	ambientes acuáticos
<i>Bubulcus ibis</i>	garcita bueyera	ambientes acuáticos
<i>Nycticorax nycticorax</i>	garza bruja	ambientes acuáticos, incluso costas de mar
Familia Threskiornithidae		
<i>Theristicus melanopsis</i>	bandurria austral	sabanas, bosques abiertos, bañados
Familia Phoenicopteridae		
<i>Phoenicopeterus chilensis</i>	flamenco austral	cuerpos de agua salobres, costa del mar
Familia Anatidae		
<i>Coscoroba coscoroba</i>	coscoroba	lagunas someras, costa de mar
<i>Cygnus melancoryphus</i>	cisne cuello negro	cuerpos de agua mayores, dulces o salados
<i>Chloephaga picta</i>	cauquén común	humedales y costa de mar
<i>C. poliocephala</i>	cauquén real	humedales del bosque andino patagónico
<i>C. rubidiceps</i>	cauquén colorado	pastizales y mallines
<i>Anas specularis</i>	pato de anteojos	lagunas del bosque andino patagónico
<i>A. sibilatrix</i>	pato overo	humedales y costa del mar
<i>A. georgica</i>	pato maicero	humedales de agua dulce
<i>A. flavirostris</i>	pato barcino	humedales y costa del mar
<i>A. platalea</i>	pato cuchara	humedales con vegetación densa
<i>A. cyanoptera</i>	pato colorado	humedales con vegetación densa
<i>A. versicolor</i>	pato capuchino	cuerpos de agua poco profundos
<i>Tachyeres patachonicus</i>	quetro volador	costa marina, cuerpos de agua dulce
<i>Oxyura ferruginea</i>	pato zambullidor grande	lagunas andino patagónicas

 Capítulo 5. Las comunidades de aves en el sur de Patagonia

	<i>O. vittata</i>	pato zambullidor chico	humedales con vegetación densa
Familia Cathartidae			
	<i>Vultur gryphus</i>	cóndor andino	diversos ambientes cordilleranos
	<i>Cathartes aura</i>	jote cabeza colorada	estepas arbustivas
Familia Accipitridae			
	<i>Geranoetus melanoleucus</i>	águila mora	estepas arbustivas, cercanías bosque
	<i>Accipiter bicolor</i>	esparvero variado	bosque andino patagónico
	<i>Circus cinereus</i>	gavilán ceniciento	humedales, estepas arbustivas
	<i>Buteo polyosoma</i>	aguilucho común	estepas arbustivas, cercanías bosque
	<i>B. ventralis</i>	aguilucho cola rojiza	bosque andino patagónico
Familia Falconidae			
	<i>Falco peregrinus</i>	halcón peregrino	estepas y costas del mar
	<i>F. femoralis</i>	halcón plumizo	estepas arbustivas y arboledas
	<i>F. sparverius</i>	halconcito colorado	estepas arbustivas y arboledas
	<i>Polyborus albogularis</i>	matamico blanco	bosque andino patagónico y cercanías
	<i>P. plancus</i>	carancho	cosmopolita
	<i>Milvago chimango</i>	chimango	cosmopolita
Familia Rallidae			
	<i>Rallus sanguinolentus</i>	gallineta común	vegetación densa de lagunas y bañados
	<i>Fulica armillata</i>	gallareta ligas rojas	lagunas, bañados, arroyos
	<i>F. leucoptera</i>	gallareta chica	lagunas, bañados, arroyos
	<i>F. rufifrons</i>	gallareta escudete rojo	lagunas con vegetación densa
	<i>Porphyriops melanops</i>	pollona pintada	lagunas, bañados, arroyos
Familia Haematopodidae			
	<i>Haematopus palliatus</i>	ostrero común	costas del mar, playas de arena o rodados
	<i>H. leucopodus</i>	ostrero austral	costas del mar, lagunas en estepa
	<i>H. ater</i>	ostrero negro	costas de mar, principalmente rocosas
Familia Scolopacidae			
	<i>Numenius phaeopus</i>	playero trinador	costas del mar
	<i>Limosa haemastica</i>	becasa de mar	ambientes acuáticos y costas del mar
Familia Stercorariidae			
	<i>Catharacta chilensis</i>	eskúa común	costas del mar
Familia Laridae			
	<i>Larus dominicanus</i>	gaviota cocinera	costas del mar, lagos, cercanías de
	<i>L. scoresbii</i>	gaviota gris	poblados
	<i>L. atlanticus</i>	gaviota cangrejera	costas del mar
	<i>L. maculipennis</i>	gaviota capucho gris	costas del mar
			ambientes acuáticos, costas del mar
Familia Sternidae			
	<i>Sterna hirundinacea</i>	gaviotín sudamericano	costas del mar
	<i>S. sandvicensis</i>	gaviotín pico amarillo	costas del mar
	<i>S. maxima</i>	gaviotín real	costas del mar
Familia Tytonidae			
	<i>Tyto alba</i>	lechuza de campanario	cosmopolita
Familia Strigidae			
	<i>Bubo virginianus</i>	ñacurutú	estepas arbustivas, bosque, acantilados
	<i>Athene cunicularia</i>	lechucita vizcachera	estepas arbustivas
	<i>Strix rufipes</i>	lechuzata bataraz	bosque andino patagónico
	<i>Asio flammeus</i>	lechuzón de campo	estepas herbáceas
Familia Alcedinidae			
	<i>Ceryle torquata</i>	martín pescador grande	ambientes acuáticos
Familia Picidae			
	<i>Campephilus magellanicus</i>	carpintero gigante	bosque andino patagónico

taxon-free propuestas. Muchas de las variables importantes, como mortalidad y uso de hábitat, sólo son referibles a especies particulares, por lo que a pesar del enfoque *taxon-free* la única manera de relacionar estos aspectos de la biología de las aves con el registro óseo es a través de la información específica. Se incluirán aquellos aspectos considerados de relevancia para entender los estudios actualísticos que hemos efectuado. Esta información también es valiosa para comprender el papel de las aves de los distintos ambientes patagónicos como presas de los cazadores humanos. Por último, se explicitarán aquellos aspectos de las interacciones de los carnívoros patagónicos con las aves que son necesarios para comprender los registros óseos, tanto actuales como del pasado.

AVES Y UNIDADES AMBIENTALES

La costa marina

La costa argentina desde Bahía Blanca hasta el canal de Beagle es uno de los segmentos costeros más largos y relativamente mejor conservados del mundo (Yorio 1998). La alta productividad de las aguas costeras de Patagonia sustenta una notable diversidad de seres vivos, entre los cuales se cuentan grandes concentraciones de aves y mamíferos coloniales, así como sitios de relevancia internacional para el descanso y alimentación de aves migratorias. Las aves marinas y costeras conforman un grupo de gran importancia ecológica, por su distribución geográfica, diversidad y biomasa (Yorio *et al.* 1998).

La totalidad de la costa argentina es considerada un humedal, constituido por extensiones de aguas dulces y salobres de régimen natural, tanto marinas como estuarinas, con una profundidad menor de seis metros durante la marea baja (Yorio 1998). Gran parte de las localidades en esta costa presentan grandes concentraciones de aves, que se relacionan con la dinámica de estos humedales.

En líneas generales, las aves marinas dependen estrechamente de la productividad de las aguas de las que se nutren (Boersma *et al.* 1990; Furnes y Monaghan 1987). Esta productividad, a su vez, depende de las condiciones climáticas y ambientales prevalecientes en un determinado lapso, que son las que determinan los patrones de circulación, la temperatura y el contenido mineral del océano.

En la zona subantártica relacionada con América del Sur, que incluye Cabo de Hornos, Islas Malvinas, y gran parte de Patagonia, el contenido de fosfatos y nitratos del agua es alto comparado con el de aguas de equivalente latitud en el norte, por lo que constituye un ambiente especialmente apto para albergar una gran biomasa de aves (Ingmanson y Wallace 1995; Murphy 1936). Por otro lado, las aves marinas también dependen de las condiciones específicas de tierra

para reproducirse, por lo que sus distribuciones reflejan, entre otros aspectos, la yuxtaposición de los hábitats de alimentación y reproducción apropiados (Fraser y Trivelpiece 1996; Furnes y Monaghan 1987).

Algunas aves marinas de Patagonia viven permanentemente en la zona costera, buscan alimentos en ellas o en el mar. Este es el caso de las diversas especies de playeros, los cormoranes, los ostreros y las gaviotas. Otras aves marinas, como los albatros, petreles y pingüinos, sólo utilizan las costas durante el período de nidificación y pasan el resto de su vida en alta mar (Canevari *et al.* 1991; Yorio *et al.* 1998; entre otros).

El 98% de las aves marinas del mundo nidifican en colonias, cuyo tamaño puede variar desde unas pocas parejas reproductivas hasta más de un millón de aves (Furnes y Monaghan 1987). Una colonia es [...] *toda agrupación reproductora de aves que interactúan en forma regular, cuyos nidos se encuentran próximos entre sí y sus territorios son utilizados únicamente para la reproducción* (Burger 1985; en Gandini *et al.* 1998:16). Los individuos que integran una colonia generalmente se alimentan fuera del área de nidificación (Kharitonov y Siegel-Causey 1988). Gran parte de las aves marinas del litoral patagónico son coloniales, y en el caso del sur de Patagonia continental, especies como el pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) y los cormoranes imperiales (*Phalacrocorax atriceps*) nidifican en colonias que involucran gran cantidad de individuos (Albrieu y Navarro 1997a; Albrieu y Navarro 1997b; Gandini *et al.* 1996; Malacalza 1984a, 1984b; 1998; entre otros).

Los períodos de nidificación varían entre especies, existiendo incluso variaciones geográficas en el patrón temporal de reproducción de una misma especie. Además, el grado de sensibilidad frente a la presencia humana, la accesibilidad y la distribución de nidos en el terreno también pueden diferir entre colonias (Gandini *et al.* 1998).

En la costa, muchas veces la nidificación se produce en colonias mixtas, lo que trae aparejada la existencia de varias interacciones ecológicas. Entre las especies que frecuentemente se reproducen en estas colonias, las gaviotas cumplen un importante papel en las relaciones interespecíficas, tanto en condiciones naturales como bajo el efecto de disturbios (Yorio y Quintana 1996).

La estepa

La avifauna de las estepas de Patagonia Andina y Extrandina es muy diferente a la de la costa marina en cuanto a diversidad y biomasa (Canevari *et al.* 1991; Fjeldsá 1988; Vuilleumier 1993, 1995, 1998). En Patagonia, la estepa es relativamente pobre en especies de aves si se la compara con regiones de tamaño similar en otros lugares del mundo. A pesar de esto, la avifauna es taxonómicamente variada y ecológicamente compleja (Vuilleumier 1993, 1995).

La diversidad de especies en las estepas de Patagonia decrece de norte a sur, de acuerdo con un gradiente de diversidad decreciente de vegetación. Dentro de la región, por lo tanto, las estepas abiertas de Santa Cruz son las que poseen una menor diversidad de aves (Vuilleumier 1995).

La baja productividad del ambiente y la baja diversidad estructural de los hábitats hacen de la Patagonia un lugar con baja biomasa de vertebrados terrestres, tanto mamíferos (Redford y Eisenberg 1992) como aves (Canevari *et al.* 1991). Las condiciones de aridez, acentuadas por los fuertes vientos secos y el frío invernal, constituyen factores limitantes para el desarrollo de la vida. Para evitar ese problema, gran cantidad de aves migran hacia el norte en otoño. Muchas de las especies pasan el invierno en las praderas de la llanura pampeana o en las costas marinas, de clima más moderado (Canevari *et al.* 1991; Fjeldsá 1988). La baja productividad influye para que no existan aves de hábitos coloniales, por lo que en ningún momento del año se produce la gran concentración de aves distintiva de las costas patagónicas. Por el contrario, en líneas generales la nidificación de las aves de la estepa es característicamente dispersa y localizada en lugares específicos del paisaje -especialmente en humedales y pastizales-.

Entre las aves más comunes de la estepa se encuentran los tinámidos (Tinamidae) y el ñandú petiso o choique (*Pterocnemia pennata*). Los tinámidos han sufrido la caza intensiva y en el sur de Patagonia evitan las mesetas, por lo que actualmente están restringidos a estepas arbustivas (Fjeldsá 1988). Los ñandúes, en cambio, aunque han sufrido la misma presión de caza, tienen una distribución que incluye mayor cantidad de hábitats, desde la costa del mar hasta el ecotono estepa-bosque.

En este ambiente en el que predomina la aridez, los humedales son lugares especialmente aptos para las aves. Particularmente los "mallines" o "vegas", muy comunes en Patagonia. Estos se forman en zonas donde el suelo carece de un drenaje superficial definido, por lo que se producen acumulaciones de agua en niveles superficiales o subsuperficiales. En general, los suelos resultantes presentan una alta concentración de material arcilloso, lo que da origen al desarrollo de una vegetación propia de áreas anegadas -fundamentalmente juncáceas y ciperáceas, acompañadas de algunas gramíneas- (Iglesias y Pérez 1998).

Los mallines constituyen un microhábitat de gran importancia para las aves acuáticas, algunas de las cuales están directamente asociadas a los mismos (Iglesias y Pérez 1998; Martín 1984). Un ejemplo claro son las avutardas o cauquenes (*Chloephaga* spp.), que se cuentan entre las aves más comunes de la estepa patagónica (Fjeldsá 1988; Garay *et al.* 1991). [...] *many birds of Andean wetlands may actually have benefited from cattle rearing since the clearing of massive reed-marshes has created more open shallow water* (Fjeldsá 1988:94). Entre ellas, la avutarda o cauquén común (*Chloephaga picta*), cuyo aumento poblacional fue observado desde comienzos de siglo (Crawshay 1907, en Martín 1984).

Entre los humedales de Patagonia se destacan varios lagos y lagunas santacruceños (Iglesias y Pérez 1998). Hay que considerar, sin embargo, que no todos los cuerpos de agua son aptos para la proliferación de avifauna, ya que los lagos de origen glaciario son oligotróficos y por ello pobres en seres vivos. Por lo tanto, las aves son más abundantes en pequeñas lagunas eutrofizadas (Canevari *et al.* 1991; Garay *et al.* 1991).

El bosque

Contrariamente a lo predicho por la teoría de biodiversidad de aves, en Patagonia la diversidad de especies es menor en el bosque de *Nothofagus* que en la estepa (Vuilleumier 1985, 1998). Abundan las especies endémicas, pero la diversidad es baja. Como sucede con la avifauna de la estepa, la diversidad de especies en este ambiente decrece progresivamente de norte a sur, con los valores menores en el bosque Subantártico (Vuilleumier 1985).

En este bosque, algunas especies de aves están estrictamente restringidas a los sectores más densos y no se aventuran a lugares con vegetación más abierta. Otras especies ocupan tanto el bosque denso como otros tipos de vegetación más abiertos, entre ellos el matorral. *The greatest diversity is found in parklands and openings within the forest* (Vuilleumier 1985:263). Dentro del bosque hay muy pocas aves, que suelen desplazarse en bandadas multiespecíficas. El porcentaje de aves migratorias es muy alto, y muchas hacen desplazamientos altitudinales, especialmente en invierno cuando se trasladan a lugares menos duros (Canevari *et al.* 1991). Gran parte de las especies son Passeriformes u otras aves de tamaño pequeño, por lo que no se encuentran entre las incluidas en el marco de interés de esta Tesis.

En los cuerpos de agua del bosque andino patagónico pueden encontrarse varias especies de anátidos, que se separan en parejas durante la época de cría y nidifican en el suelo, en juncales y pastizales. En el ecotono -transición entre el bosque y la estepa- se encuentran especies de ambos ambientes, por ejemplo, los cauquenes (Canevari *et al.* 1991).

ASPECTOS DE LA BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA DE ALGUNAS AVES PATAGÓNICAS

Varias aves patagónicas son de especial interés en función de su potencial importancia como presas de los cazadores holocénicos. Entre ellas hemos elegido algunas que constituyen ejemplos de las tres categorías *taxon-free* definidas. En primer lugar, los Spheniscidae (*aves exclusivamente nadadoras*), especialmente los pingüinos de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*), única especie de la Familia que actualmente nidifica en la costa atlántica continental. Entre las *aves voladoras* se han elegido dos taxa: los cormoranes (*Phalacrocorax spp.*), aves características de la costa marina y algunos lagos de la región, y las avutardas o cauquenes (*Chloephaga spp.*), que se cuentan entre las aves acuáticas más abundantes en la

estepa y ecotono de bosque en Patagonia. Por último, el choique o ñandú petiso (*Pterocnemia pennata*), el ave estrictamente corredora considerada en la categorización.

Estas aves tienen en común un tamaño de mediano a grande, así como una importante abundancia en los ambientes en donde se las encuentra. Por otro lado, se cuenta con gran cantidad de información sobre diversos aspectos de su biología y de las interacciones ecológicas con los predadores de la zona. Estos aspectos pueden ser relacionados con el registro óseo, por lo que son de sumo interés desde el punto de vista tafonómico.

El pingüino de Magallanes

La Familia Spheniscidae es un grupo de aves no voladoras, pelágicas, ampliamente distribuidas en el hemisferio sur. Comprende 17 especies, todas ellas altamente especializadas y adaptadas principalmente para una existencia marina. Su distribución actual incluye la Antártida y círculo subantártico, así como gran parte de las aguas templadas hasta el trópico, pero la mayoría de las especies se concentran entre los 45° y 60° LS (Cooper *et al.* 1997; Williams 1995). Los Spheniscidae constituyen el 80% de la biomasa total de aves marinas en los océanos del sur (Williams 1995).

En la actualidad, sólo el pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) nidifica en la costa atlántica de Patagonia continental (Frere *et al.* 1998). Durante la primavera y el verano estos pingüinos se encuentran en tierra, donde conforman colonias en las que se reproducen, crían sus pichones y cambian su plumaje anualmente (Frere, Gandini y Boersma 1996).

El tamaño de las colonias varía de menos de 200 a aproximadamente 200.000 parejas reproductivas (Gandini *et al.* 1996). Existe muy poca información sobre la variación del tamaño de las colonias a través del tiempo. Varias colonias de pingüinos de Magallanes de península Valdés (Chubut) se encuentran en expansión (Bertelotti *et al.* 1995). Entre ellas, la colonia de Caleta Valdés comenzó a conformarse a principios de los '60 a partir de unas pocas parejas y continuó creciendo durante los '70 y '80, llegando a un máximo de 26.000 parejas reproductivas. En cambio, en la colonia de Punta Tombo disminuyó el número de pingüinos desde 1987, mientras que durante el mismo período, la población de Cabo Vírgenes ha permanecido estable (Gandini *et al.* 1996).

La localización de las colonias parece ser bastante estable y si bien no existen datos que indiquen su ubicación en el largo plazo, en Santa Cruz y Tierra del Fuego han estado presentes por más de 20 años en los lugares actuales (Gandini *et al.* 1996). Con respecto a la densidad promedio de nidos, en la colonia de Cabo Dos Bahías (Santa Cruz) es de 7,56 nidos/100 m² (Frere, Gandini y Lichtschein. 1996), mientras que en la colonia de Cabo Vírgenes es de 17 nidos/100 m² (Frere, Gandini y Boersma 1996).

La nidada de estos pingüinos es de dos huevos, que son incubados por ambos padres. La eclosión de los huevos no es simultánea, sino que existe un intervalo de tiempo entre el nacimiento de los dos pichones (Frere, Gandini y Boersma. 1996). Finalizado el período de cría, los pichones emprenden la migración, independizándose de los padres. Posteriormente los adultos comienzan el proceso anual de muda de plumaje, finalizado el cual comienza su etapa migratoria. La migración es hacia el norte, alcanzando como límite más septentrional las costas del sur de Brasil, en función de los movimientos estacionales hacia el norte realizados por varias especies de peces que conforman la mayoría de su dieta (Frere, Gandini y Lichtschein. 1996).

Los pingüinos utilizan arbustos o excavan madrigueras para nidificar (Capurro *et al.* 1988). La cobertura vegetal y la altura de la vegetación son dos variables relacionadas con la selección de un sitio para la reproducción. En la colonia de Cabo Vírgenes, en aquellos sectores donde la altura de las matas no supera la altura de un pingüino (aproximadamente 70 cm) no se hallan nidos (Gandini *et al.* 1997). Nidificar en lugares cubiertos es una estrategia contra la depredación reconocida en distintos grupos de aves, aunque también existen evidencias que la vegetación puede facilitar el ocultamiento y llegada al nido de los predadores terrestres (Gandini *et al.* 1997).

Las observaciones en varias colonias de pingüinos permitieron establecer que la predación es más alta durante la incubación y primera semana después de la eclosión de los huevos (Frere *et al.* 1992). Además de la concentración temporal de las tasas más altas de predación, la localización espacial del nido dentro de la colonia puede ser un factor condicionando su incidencia. La predación no es homogénea, sino que es significativamente mayor en el área periférica cercana al mar (Frere *et al.* 1992). También hay diferencias con respecto al acceso de los predadores a los diferentes sectores de la colonia. Mientras que en el área central se observaron sólo signos de predación por aves, en el área periférica hubo evidencia tanto de predación por aves como por mamíferos (Frere *et al.* 1992). *An adult penguin in nest presents a formidable defense to most predators. Although some predators (armadillos and gulls) can take eggs and chicks while adults are present, predation is more likely to occur when nests are unattended* (Stokes y Boersma 1998:46).

Otra variable incidiendo sobre la tasa de depredación es el clima. En los días tormentosos o ventosos la depredación sobre pingüinos aumenta, dado que los adultos pueden estar distraídos u orientados en alguna dirección particular, facilitando el acceso a las aves predatoras. En temporadas reproductivas con condiciones climáticas extremas la deserción de individuos de sus nidos es mayor, resultando en tasas de depredación significativamente más altas (Gandini *et al.* 1997). Esto coincide con lo observado en la colonia de Punta Tombo, en donde los individuos pueden verse forzados a dejar sus huevos y/o pichones sin protección en respuesta a demandas energéticas. Se han encontrado evidencias similares para otras especies de aves marinas, en las

que las condiciones climáticas extremas como el calor, el frío o los vientos excesivos pueden causar la falla en la reproducción (Gandini *et al.* 1997).

Las fallas reproductivas en colonias de aves marinas, y por lo tanto el aumento de la mortalidad de pichones, pueden ser causadas por diversos factores: 1) severas condiciones climáticas, 2) predación o 3) cambios en la disponibilidad de alimentos. En Cabo Vírgenes las condiciones climáticas extremas resultaron en una alta deserción de los nidos y mortalidad de pichones (Frere *et al.* 1998).

La perturbación por humanos y animales domésticos también causa mortalidad de adultos y baja el éxito reproductivo (Gandini *et al.* 1996). Los perros a veces matan adultos y tanto perros como gatos comen huevos y pequeños pollitos. Observaciones en la ría de Puerto Deseado permitieron establecer que los pingüinos son más sensitivos a la presencia humana durante el período de cría (Gandini y Frere 1998a).

La dieta del pingüino de Magallanes muestra una marcada variación a lo largo de su distribución en la costa de la Patagonia argentina, que respondería básicamente a la distribución de las especies de presas a lo largo de la plataforma marítima (Frere, Gandini y Lichtschein. 1996). La variación latitudinal en la dieta sugiere un comportamiento de alimentación del tipo oportunista y poco selectivo; cuando un pingüino encuentra un cardumen de presas invierte la mayor parte del esfuerzo en esa presa (Frere, Gandini y Lichtschein. 1996).

Los cormoranes

Los Phalacrocoracidae comprenden aproximadamente 30 especies en todo el mundo (Siegel-Causey 1988). En la costa atlántica de Patagonia son aves comunes en islas y acantilados, tanto sobre la costa del mar como en rías y estuarios (Frere y Gandini 1998; Gandini y Frere 1998a, 1998b). Allí emplazan sus apostaderos de descanso y lugares de nidificación, en los que pueden permanecer todo el año o sólo durante la estación de cría.

Las especies que actualmente nidifican en la costa del sur de Patagonia continental son el cormorán imperial (*Phalacrocorax atriceps*) y el real (*P. albiventer*), que para algunos autores constituyen una única especie (*ver* Rasmussen 1991 y Siegel-Causey 1988). Además, el biguá o cormorán del neotrópico (*P. olivaceus*), el cormorán gris (*P. gaimardi*) y el cormorán roquero o de cuello negro (*P. magellanicus*) (Albrieu y Navarro 1997b; Arrighi y Navarro 1998; Arrighi y Navarro 1998; Frere y Gandini 1998; Gandini y Frere 1998b).

Todos estos cormoranes son sumamente pertinaces en la localización de sus colonias y durante la época reproductiva se concentran formando colonias compactas, que generalmente presentan una distribución uniforme de los nidos (Albrieu y Navarro 1997b; Arrighi y Navarro 1998; Malacalza 1984a). Con algunas variaciones, el apareamiento empieza en septiembre y en

octubre se produce la postura de los huevos. A partir de ese momento las aves permanecen de forma continua en los nidos, aumentando su agresividad en defensa del territorio (Malacalza 1984b).

Las colonias de cormoranes pueden estar constituidas por gran cantidad de aves. Por ejemplo, la colonia de cormoranes reales de Punta León (Chubut) tiene aproximadamente 2.600 parejas reproductivas (Malacalza y Navas 1996; Quintana y Yorio 1998), mientras que en la de Punta Tombo se han registrado unas 4.000 parejas reproductivas (Kury y Gochfeld 1975). En Santa Cruz, la colonia de cormoranes imperiales en isla Deseada cuenta con aproximadamente 7.900 individuos (Albrieu y Ferrari 1995). Las colonias de otras especies de cormoranes generalmente están integradas por una menor cantidad de aves. Por ejemplo el biguá, cuya colonia más numerosa en la ría Deseado posee 153 nidos activos, cada uno de los cuales implica una pareja reproductiva (Albrieu y Navarro 1997b). El cormorán gris, en la misma ría, posee colonias con alrededor de 150-170 nidos activos (Albrieu y Navarro 1997b).

La elección de un lugar para emplazar la colonia tiene que ver con la existencia de las características apropiadas para cada especie. Estas características se relacionan, en primer lugar, con la disponibilidad de alimentos durante el período de nidificación y cría. *For seabirds, in addition to the availability of suitable nest sites, there must be dependably productive areas within the range of feeding flights. Moreover, the location of a breeding colony depends not only on the presence of highly productive areas but also on its stability* (Kharitonov y Siegel-Causey 1988:249). En segundo lugar, es necesario que existan condiciones que permitan el adecuado emplazamiento de los nidos. Por ejemplo, los cormoranes imperiales no nidifican en las islas existentes en la ría Deseado debido a la topografía abrupta y la abundante vegetación que existe en ellas, condiciones que no son apropiadas para la instalación de esta especie (Albrieu y Navarro 1997b).

El cormorán imperial y el real nidifican directamente sobre el suelo, en nidos que son contruidos con guano, algas, palos, plumas, huesos, restos de pichones y elementos derivados de la actividad humana. Los nidos presentan forma de conos truncados bajos, con la parte superior ahuecada, en la cual son colocados los huevos (Arrighi y Navarro 1998; Malacalza 1984b). Dentro del área de nidificación, la distribución de los nidos es uniforme, con una distancia promedio de aproximadamente 79 cm entre nidos (Malacalza 1984b). Una excepción la constituye la población de *P. atriceps* del lago Nahuel Huapi, ya que allí los nidos están ubicados en un paredón rocoso (Rasmussen *et al.* 1993).

El biguá emplaza sus nidos en la parte superior de arbustos y matas, conformando colonias irregulares, generalmente en asociación con pingüinos de Magallanes (Albrieu y Navarro 1997b;

Gandini y Frere 1998a; Malacalza y Navas 1996). Sus nidos son de forma circular y están contruídos con ramitas, algas y plumas.

El cormorán de cuello negro nidifica en colonias generalmente pequeñas, en áreas de acantilados y elevaciones rocosas (Malacalza 1995). Muchas veces comparte las zonas de nidificación de otras aves, conformando colonias mixtas especialmente con *P. albiventer*, *P. atriceps* y *P. gaimardi*. Las colonias de cormorán gris también son pequeñas y los nidos se emplazan en acantilados (Frere y Gandini 1998a). El cormorán de cuello negro o roquero y el cormorán gris tienen requerimientos de hábitat similares y pueden nidificar de manera contigua en el mismo acantilado, sus nidos no se encuentran entremezclados sino que los límites entre las colonias de una y otra especie están claramente marcados (Albrieu y Navarro 1997b)

Dentro del área de nidificación, la disposición de los nidos es uniforme y la densidad de nidos generalmente es alta. En isla Deseada (estuario del río Gallegos, Santa Cruz) la zona de nidificación del cormorán imperial abarca 1915 m², con una densidad aproximada de 2,6 nidos/m² (Albrieu y Ferrari 1995; Albrieu y Navarro 1997a; Arrighi y Navarro 1998), en la isla Leones (Santa Cruz) es de 1,72 nidos/m² (Albrieu y Navarro 1997a). En las colonias de Chubut, la densidad de nidos de *P. albiventer* también es alta: en Punta León fluctúa entre 2,36 nidos/m² (Malacalza 1984a) y 1,8/m² (Quintana y Yorio 1998) según la temporada. En Punta Tombo la densidad es de 2,39 nidos/m², y en Punta Lobería de 2,35 nidos/m² (Malacalza 1984a). *Excessive concentration of nests is limited by territorial mechanisms that regulate the density of colonies* (Kharitonov y Siegel-Causey 1988)

El número más frecuente de huevos de los cormoranes es de 3 por nido, las primeras eclosiones generalmente se producen en la última semana de noviembre y se prolongan durante todo diciembre. En varias colonias se han detectado altos porcentajes de pérdida de huevos (Arrighi y Navarro 1998; Malacalza 1984b, 1998). La mortalidad de pichones también es alta, y en algunos años ha llegado hasta el 90%. En general, alcanza el 50% entre los pichones de 25-60 días de edad (Arrighi y Navarro 1998; Malacalza 1984b; Malacalza y Navas 1996)

Como dijéramos, las causas de mortalidad de las aves marinas son diversas. Las condiciones climáticas adversas, particularmente lluvias y bajas temperatura, juegan un rol importante en la pérdida de huevos y de pichones durante sus primeros días de vida. La disponibilidad de alimentos, así como la experiencia relativa de los padres para obtenerlo, también pueden determinar el número de huevos puestos y la mortalidad de los pichones. Otras causas de mortalidad son el aplastamiento de huevos y pichones en los nidos. La predación por parte de gaviotas cocineras no es significativa, en general es oportunista y usualmente localizada en la periferia de las colonias (Malacalza y Navas 1996; Quintana y Yorio 1998). La suma de todos

estos factores produce una alta mortalidad, y sólo una pequeña fracción de los huevos puestos llegará a producir adultos (Malacalza y Navas 1996)

Los cormoranes adultos raramente mueren en las áreas de nidificación (Emslie y Morgan 1994). Sin embargo, pueden ocurrir eventos de gran mortalidad causados por la ingestión de la neurotoxina producida por el protozoo conocido como "marea roja" (Emslie y Morgan 1994; Furnes y Monaghan 1987), por enfermedades y por la pérdida de las fuentes de alimentos.

A diferencia de lo que sucede en las áreas de nidificación de pingüinos de Magallanes, no se han detectado diferencias en los parámetros reproductivos en diferentes sectores del área de nidificación. Esto sugiere que, independientemente de su ubicación, los nidos son afectados de la misma manera por los parámetros de mortalidad (Arrighi y Navarro 1998; Malacalza 1984b; Malacalza y Navas 1996)

Como dijéramos, en muchas oportunidades los cormoranes conforman colonias mixtas con otras aves. Un factor que promueve la formación de colonias mixtas es la defensa contra predadores (Kharitonov y Siegel-Causey 1988). Muchas aves que predan sobre huevos y pichones nidifican en estas colonias y en la costa patagónica el caso más importante es el de las gaviotas cocineras (Frere y Gandini 1998a; Malacalza y Navas 1996; Quintana y Yorio 1998). Sin embargo, estas gaviotas no afectan el éxito reproductivo de los cormoranes de forma significativa.

Un último aspecto a destacar es que, si bien en la provincia de Santa Cruz los cormoranes habitan exclusivamente ambientes marinos, en otros lugares de Patagonia existen colonias en lagos cordilleranos. Este es el caso de *P. atriceps* en los lagos Nahuel Huapi (Río Negro) (Rasmussen *et al.* 1993) y Vintter (Chubut) (Rasmussen *et al.* 1992), y el de la colonia de *P. magellanicus* en lago Fagnano (Tierra del Fuego) (Malacalza 1995).

Las avutardas o cauquenes

Son aves acuáticas del grupo de los Tadornini, cuya distribución está restringida a Sudamérica (Summers y Mc Adam 1993). Las avutardas son endémicas de los Andes y Patagonia (Vuilleumier 1994). Aunque anatómicamente son muy similares a los gansos, las avutardas están más emparentadas con los patos, con los que comparten muchas características físicas y conductuales. Una importante diferencia con los gansos es que son menos gregarias. Además, son aves bastante agresivas y durante la época de nidificación y cría defienden grandes territorios (Summers y Mc Adam 1993).

Las especies que pueden avistarse en Patagonia continental son cuatro: la avutarda o cauquén común (*Chloephaga picta*), el cauquén real (*C. poliocephala*), el cauquén colorado (*C. rubidiceps*) y la caranca (*C. hybrida*). En función de estimaciones de poblaciones de aves en el

sur de Patagonia, es posible sostener que *Chloephaga picta* es una de las aves más comunes y características de la zona, además de ser una de las presas más frecuentes de los predadores locales (Fjeldså 1988; Garay *et al.* 1991; Oliva 1993; Vuilleumier 1994). Debido a que ha sido considerada competidora del ganado por las pasturas, se la ha estudiado en profundidad, y actualmente se cuenta con importante información acerca de diversos aspectos de su biología y ecología (Martín 1984; Vuilleumier 1994).

La avutarda común presenta una alta densidad poblacional en relación a otras aves continentales de Patagonia, y su área de distribución no ha sido afectada por el incremento del pastoreo desde fines del siglo pasado (Martín 1984). Lo mismo puede sostenerse para el cauquén real, habitante de áreas boscosas a lo largo de la cordillera (Summers y Mc Adam 1993; Vuilleumier 1994). En cambio, la avutarda de cabeza colorada ha disminuido tanto su área de distribución como su población, debido a la considerable destrucción de su hábitat -los pastizales altos- (Fjeldså 1988; Vuilleumier 1994) y a la caza excesiva (Martín 1984). La caranca es la avutarda típica de la costa marina, aunque es rara en Santa Cruz, en donde habita preferentemente la zona intermareal de las costas rocosas sin acantilados (Oliva 1993; Summers y Mc Adam 1993).

El hábitat de la avutarda común está constituido casi exclusivamente por mallines o vegas ligadas a espejos de agua de mediana a baja profundidad, en planicies de ríos y lagunas pantanosas en las tierras bajas y cercanías de lagos en las elevaciones. También se la encuentra en zonas muy modificadas tales como pasturas artificiales o cultivos (Martín 1984; Fjeldså 1988; Summers 1983).

Esta avutarda es un ave migratoria, cuya zona de cría se extiende a lo largo de la cordillera y precordillera desde Neuquén hasta Tierra del Fuego. En la actualidad, una pequeña proporción de las poblaciones de Tierra del Fuego y de la zona cordillerana desde el NO de Santa Cruz permanecen en la región todo el año debido a que, en función de las modificaciones de hábitat causadas por el pastoreo desde fines del siglo pasado, existe un aumento en la disponibilidad de alimento durante la época invernal (Howard 1969, en Martín 1984). El resto migra entre abril y mayo hacia su zona de invernada en el norte de Patagonia y sur de la provincia de Buenos Aires, donde permanece hasta agosto, fecha que varía anualmente en función de las condiciones climáticas (Summers y Mc Adam 1993).

La época de cría se extiende desde fines de septiembre hasta fines de abril. Los machos establecen su territorio a lo largo de pequeños hilos de agua o alrededor de lagunas. El tamaño del territorio varía de acuerdo al hábitat. La distancia media entre nidadas es de 350-330 m, con los nidos en el suelo, frecuentemente en medio de matas de coirón (Martín 1984). Los nidos son muy difíciles de localizar y por lo general se ubican a pocos metros del agua, hasta unos 400 m de

distancia de la misma (Summers y Mc Adam 1993). El pico de la única postura anual se produce a mediados de octubre y la incubación dura aproximadamente 30-32 días. El pico de nacimientos es a mediados de noviembre.

Tabla 5.2. Densidad promedio de avutardas en diversos hábitats de Patagonia (tomado de Manero 1999; Martín 1984 e Iriarte *et al.* 1991).

Provincia/localidad	Tipo de hábitat	avutarda/km ²
T. del Fuego	vega	146
	coironal	5,2
	mata negra	1,3
	bosque de ñire	0
	murtillar	33
Río Negro	mallín-precordillera	50
	mallín-meseta	16
Santa Cruz	vega	200
Torres del Paine	lagos y lagunas	5,3

La densidad poblacional de las avutardas ha sido estimada a través de censos periódicos, efectuados por avistaje directo o por conteo de heces, métodos que han producido resultados similares (Martín 1984). En la Tabla 5.2. se presentan los valores de densidad obtenidos en distintas regiones de Patagonia. Es importante tener en cuenta que la avutarda común ha aumentado su número como consecuencia de la modificación del hábitat mencionada anteriormente y de la disminución de la incidencia de sus predadores. Este aumento en el número fue observado desde principios de siglo (Crawshay 1907, en Martín 1984). Un lugar en el que actualmente pueden observarse grandes números de avutardas son los alrededores de los asentamientos humanos, en donde abundan las fuentes de agua y el pasto verde (Summers y Mc Adams 1993). Como en estos lugares no se produce la nidificación, no operan los mecanismos territoriales de los machos, por lo que son posibles estas altas concentraciones de aves.

En otros lugares, en cambio, las densidades son menores. Por ejemplo, en los valles que constituyen uno de los principales hábitats de las avutardas, la población está constituida por parejas reproductivas o familias, espaciadas en sus territorios (Summers y Mc Adam 1993). Las pequeñas lagunas también son muy utilizadas, cada pareja utiliza aproximadamente entre 400-600 m de margen de estos cuerpos de agua. Al finalizar la estación de cría, las aves se dispersan de sus territorios de nidificación, por lo que la población generalmente está bastante homogéneamente distribuida (Summers 1983).

The factor, or factors, which regulate bird populations are still not fully understood, though density dependent mortality of the young is believed to be important. Most mortality occurs at the egg (due to predators) and gosling stages (Summers 1983:543). Como para otras aves, las

principales causas de mortalidad son la predación, los factores climáticos y las enfermedades (Summers 1983; Summers y Mc Adam 1993).

La supervivencia de adultos de avutardas comunes es generalmente alta. Summers (1983) determinó que la tasa de supervivencia anual de adultos reproductivos es del 82%, con una expectativa de vida de 5 años. Con respecto al éxito reproductivo, la mortalidad de pichones y juveniles es alta y se producen entre 2,1 y 1,8 juveniles por pareja reproductiva por año (Summers y Mc Adams 1993).

Los efectos de la predación sobre la demografía de estas aves aún no es muy conocida. Entre los posibles predadores de huevos, pichones y juveniles se encuentran las gaviotas cocineras, los gatos y perros domésticos, los zorros patagónicos y aves predatoras como halcones y caranchos (Martín 1984; Summers y Mc Adam 1993). Los humanos constituyen uno de los más importantes factores de mortalidad, ya sea por la caza de adultos y juveniles como por la recolección de huevos.

El ñandú petiso o choique

El ñandú petiso o choique (*Pterocnemia pennata*) es una de las dos especies del Orden Rheiformes, que incluye además al ñandú común (*Rhea americana*). Los ñandúes son los únicos Ratites americanos (Jory 1975). Los Ratites son aves no voladoras, que comparten varias características ecológicas y de comportamiento. Debido a que no vuelan, todas carecen de músculos pectorales y de quilla en el esternón. Además, anidan en el suelo y la incubación y cría de los pichones recae sobre los machos (Drenowatz *et al.* 1995; Sarasqueta 1990).

Este ñandú habita la Patagonia de Argentina y Chile, hasta el estrecho de Magallanes (Jory 1975). Debido a su importante rendimiento económico, se lo cría como animal de granja (Sales *et al.* 1996, 1997), por lo cual se ha reunido gran cantidad de información acerca de sus hábitos reproductivos, su conducta alimentaria y su organización social. Sin embargo, todavía es poco lo que se sabe acerca del estado de las poblaciones silvestres y la forma en que los cambios de hábitat están afectando su demografía en Patagonia.

Hasta comienzos del siglo XX, el choique era muy abundante en Patagonia continental (Jory 1975). Sin embargo, varios autores suponen que, debido a la caza furtiva, la recolección de huevos y la alteración de su hábitat, ha habido una drástica disminución en su número (De Lucca 1996; Jory 1975; Sarasqueta 1990). El choique es un ave de gran tamaño, de aproximadamente 27 kg y que puede rendir un peso total de carne de 8,95 kg por individuo (Sales *et al.* 1996). Además, pueden utilizarse sus huevos, piel y plumas (Sales *et al.* 1996; Sales *et al.* 1997; Sarasqueta 1990). Esta posibilidad de gran rendimiento económico es una de las causas de su caza indiscriminada.

Por otro lado, la destrucción de hábitat es un factor importante en la disminución de las poblaciones en Patagonia. El sobre y subpastoreo que afecta la región, otros fenómenos como la erupción del volcán Hudson, las escasas precipitaciones y los inviernos rigurosos de los últimos años probablemente hayan impactado negativamente sobre las poblaciones de choiques del sur patagónico (De Lucca 1996). En la actualidad sólo se encuentran concentraciones numerosas en áreas aisladas, y debido a la protección que se ha implementado a partir de la década del '70, en algunos lugares como Magallanes (Chile) su número ha comenzado a aumentar (Jory 1975).

Dado que estas aves no migran, deben ser capaces de soportar las bajas temperaturas y los cortos días invernales, la escasez o mala calidad de alimento. Para lograr esto, los ñandúes ocupan prácticamente todas las horas de vigilia en verano alimentándose y hacia fines de esta estación han acumulado una gruesa capa de grasa (Jory 1975). Durante el invierno pueden sobrevivir fácilmente, a menos que haya una gruesa cubierta de nieve o hielo que impida a las aves alcanzar su alimento.

A fines de otoño se inicia la conducta reproductiva de ambos sexos y cada macho conforma su harem (Sarasqueta 1990). Al finalizar la época reproductiva, los grupos se dispersan. En Patagonia, la puesta se inicia aproximadamente a fines de agosto y continúa hasta mediados de octubre, la incubación se prolonga durante unos 43 días en los meses de septiembre y octubre. El promedio de huevos por nido es de 18,6 (Sarasqueta 1990).

Los machos seleccionan determinados lugares para construir los nidos, por lo cual el patrón de distribución en el espacio de los nidos es regular. Por ejemplo, prefieren la porción superior de las laderas, siempre en relación con aguadas permanentes, y con una altura vegetal superior a los 30 cm. Los nidos se construyen sobre suelos blandos y reparados de los vientos. Son hoyos de aproximadamente 1 m de diámetro, sobre los cuales se construye una cubierta de paja, ramas, pasto, plumas, y alrededor de los cuales se construye un reborde de tierra que aumenta la profundidad del nido (Sarasqueta 1990). No se cuenta con datos sobre la densidad espacial de nidos de *Pterocnemia pennata*; sin embargo, para *Rhea americana* se ha calculado una densidad de 0,01 nido/ha (Reboreda y Fernández 1999).

Son muy pocos los datos precisos sobre mortalidad de pichones, juveniles y adultos. Para Bruning (1974; en Jory 1975) sólo sobreviven entre 5-10% de los pichones de ñandú petiso. Reboreda y Fernández (1999) han estimado una mortalidad de adultos de ñandú común de aproximadamente 1,7 %, sin poder determinar la causa de muerte debido a la carencia de marcas de carnívoros en las carcasas. Por otro lado, estos mismos autores estiman una mortalidad de pichones del 72,8%. Como en otras aves, el principal control poblacional es sobre huevos y pichones.

En el sur de Patagonia -a 45 km de Punta Arenas- durante inviernos severos la mortalidad de ñandúes puede llegar a ser alta. Así, de una población estimada entre 200 a 300 aves en la primavera de 1975 se encontraron aproximadamente 50 aves muertas después del derretimiento de la cubierta de nieve, luego de un invierno que fue particularmente crudo (Jory 1975).

Actualmente, el principal predador de los ñandúes es el hombre. Otros predadores son el puma y, en menor medida, los gatos silvestres (*Felis pajeros* y *O. geoffroyii*), los zorros (*P. griseus* y *P. culpaeus*) y aves rapaces que predan sobre los charitos (Sarasqueta 1990). Los pichones o charitos son los más expuestos a la predación, entre ellos por *Polyborus plancus*. Como ocurre con otras especies de aves, otras causas de mortalidad son las enfermedades y las fuertes lluvias.

PREDADORES Y CARROÑEROS DE LAS AVES PATAGÓNICAS

La importancia de la depredación por carnívoros es variable, pero en líneas generales tiene una incidencia menor en la mortalidad de las aves consideradas. Varios autores han destacado que la proporción de aves en la dieta de carnívoros patagónicos como el puma (*Felis concolor*), los zorros (*Pseudalopex griseus* y *P. culpaeus*), los pequeños félidos (*Oncifelis geoffroyi* y *Felis guigna*) o los zorrinos (*Conepatus humboldtii* y *C. chinga*) es pequeña (Iriarte *et al.* 1991; Jaksic *et al.* 1980; Jaksic *et al.* 1983; Johnson y Franklin 1993, 1994a, 1994b; Manfredi *et al.* 2000; Rau *et al.* 1991; Redford y Eisemberg 1992; Travaini *et al.* 1998a; Zapata *et al.* 2001). Lo mismo puede afirmarse de las aves marinas de la región, que generalmente se centran en huevos y pichones (Bertellotti y Yorío 1999; Furnes y Monaghan 1987; Malacalza 1984b, 1987, 1995; Yorío *et al.* 1998; entre otros). Entre las rapaces diurnas, algunas aves como el carancho (*Polyborus plancus*), el chimango (*Milvago chimango*) y el águila mora (*Geranoaetus melanoleucus*) son predadoras de huevos de aves y, en menor medida, de las aves mismas (Hiraldo *et al.* 1995; Martín 1984; Iriarte *et al.* 1990a). De la misma manera, también las rapaces nocturnas presentan escasos porcentajes de aves en sus dietas y, cuando lo hacen, las mismas son generalmente Passeriformes (Iriarte *et al.* 1990a; Jaksic y Yañez 1980; Trejo y Grigera 1998).

Un aspecto importante a tener en cuenta es que gran parte de los predadores patagónicos han variado sus hábitos alimentarios desde la introducción de la liebre (*Lepus europaeus*) y el conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*) a fines del siglo XIX (Bellati 2000b; Hiraldo *et al.* 1995, Iriarte *et al.* 1990a; Jaksic 1997; Pavez *et al.* 1992; Travaini *et al.* 1998a; Trejo y Grigera 1998; entre otros). Muchos de estos predadores continuaron cazando especies autóctonas durante largo tiempo, ignorando las especies introducidas. Esto ha sido atribuido a la falta de ajuste de la conducta frente a esta nueva presa (Pavez *et al.* 1992). Sin embargo, en las últimas décadas gran

parte de los predadores han incorporado a los lagomorfos, que actualmente constituyen uno de los items más importantes en las dietas de muchos de ellos.

Los mamíferos

El puma (*Felis concolor*). — Como puede esperarse de su amplia distribución, el puma ocupa diversos hábitats y consume una gran variedad de presas (Iriarte *et al.* 1990b, 1991). Si bien no existen estimaciones poblacionales, su presencia se ha hecho bastante conspicua en la última década. Por lo tanto, puede considerarse que está aumentando sus números en relación a años anteriores (no en relación a su población original) (Bellati 2000a).

Los hábitos alimentarios del puma varían con la latitud y sus patrones de selección de presas están influenciados por la disponibilidad y vulnerabilidad de las presas, las características del hábitat y la potencial competencia con otros predadores (Iriarte *et al.* 1990b). Los pumas sólo consumen carroña que ellos mismos han producido, exclusivamente en el caso de escasez de presas. Cuando ésto ocurre, arrastran la carcasa y la esconden, cubriéndola parcialmente con hojas, pasto, tierra y nieve (Bellati 2000a).

The ability of the puma to adapt to such a wide range of habitats and prey makes it one of the most adaptable and generalist mammalian carnivores. Few other carnivore or mammalian species range from tropical and temperate rain forests to desert environs nor have such varied diets. Puma predatory habits must therefore depend on a wide range of geographically variable and often interrelated ecological conditions (Iriarte *et al.* 1990b:188).

En el sur de Patagonia es un depredador especialista en ungulados, que oportunísticamente incluye presas alternativas como liebres y aves (Bellati 2000a; Rau *et al.* 1991; Iriarte *et al.* 1991). El análisis de muestras fecales de pumas de Torres del Paine (Chile) permitió determinar que las especies de mamíferos constituyen el 92% de la dieta, mientras que las aves constituyen el restante 8% -incluyendo ñandúes, Anseriformes y Passeriformes-. Si bien no se registraron variaciones estacionales en la representación de especies, se detectaron diferencias anuales en el consumo de aves. Por ejemplo, en 1982-83, período en que la población de guanacos fue menor, las aves estuvieron más representadas (22%). Además, en zonas de menor densidad de guanacos se registró una mayor importancia de las aves en la dieta de los pumas (Iriarte *et al.* 1991). Las aves y los reptiles sólo se registraron raramente en la dieta de los pumas de Norteamérica, mientras que constituyeron más del 5% en Sudamérica y América Central (Iriarte *et al.* 1990b).

Los zorros (*Pseudalopex griseus* y *P. culpaeus*).— Estos cánidos tienen una dieta amplia, que incluye guanacos, ganado ovino y vacuno, liebres, conejos, roedores, insectos y aves (Jaksic *et al.* 1980; Jaksic 1997; Johnson y Franklin 1994a, 1994b). Ambas especies son oportunistas y presentan gran plasticidad trófica en sus dietas (Johnson y Franklin 1994a). Aunque son

simpátricos, sus rangos de acción no se superponen y son capaces de adaptarse a un amplio *continuum* de hábitats, que incluye desde estepas y praderas hasta bosques (Johnson y Franklin 1994a, 1994b). Debido a su mayor tamaño, el zorro colorado tiene necesidades metabólicas mayores, y debe restringirse a zonas con suficientes recursos, mientras que el zorro gris puede persistir en áreas de hábitats menos óptimos para presas mayores (Johnson 1992; Johnson y Franklin 1994b).

En el P.N. Torres del Paine (Chile) carroñean guanacos, ganado ovino y bovino (Johnson y Franklin 1994a), y en otros sectores de Patagonia, se ha comprobado que el zorro colorado es capaz de cazar ovejas (Bellati 1984). En la dieta del zorro gris, los mamíferos constituyen el 90% de las presas entre los vertebrados. La liebre europea es la presa más común, siguiéndole en importancia el guanaco y roedores del género *Akodon*. Consume coleópteros en gran cantidad durante la primavera y el verano, y calafate durante el verano y otoño (Johnson 1992; Johnson y Franklin 1994a, 1994b). En la dieta del zorro colorado, la liebre europea es también la presa más común, seguida por los roedores, mientras que los coleópteros y calafates constituyen sólo una muy pequeña proporción (Johnson y Franklin 1994a, 1994b). En las últimas décadas ambos zorros han incrementado la cantidad de liebres y conejos en sus dietas, lo cuál coincide con lo reportado para otros predadores patagónicos (Pavez *et al.* 1992).

Las dietas de ambos zorros son significativamente diferentes (Johnson y Franklin 1994a). Aunque ambos predan esencialmente sobre las mismas especies de vertebrados, exhiben un patrón de selección de presas diferente, en función de la variación en las proporciones de cada categoría de presa en sus dietas (Jaksic *et al.* 1980; Johnson y Franklin 1994a). La diferencia entre ambos es fundamental en el uso de liebre europea y la cantidad de carroñeo de ungulados (Johnson y Franklin 1994a). El carroñeo de guanacos, ovejas y vacunos es mucho más importante en los zorros grises (20% de la dieta), mientras que es menor en el zorro colorado (5%). Los zorros grises son más omnívoros, ingiriendo mayor proporción de coleópteros y plantas que el zorro colorado (Johnson y Franklin 1994a).

Con respecto a las aves, sus restos fueron más comunes en las heces de ambos cánidos durante la primavera y el verano, cuando las aves acuáticas (*Anatidae*) son más abundantes y vulnerables debido a la nidificación y la cría. Las aves constituyen el 6,4% de la dieta del zorro gris y el 6,9% de la del zorro colorado (Johnson y Franklin 1994a).

Los félidos pequeños (*Oncifelis geoffroyi* y *Felis guigna*).— A pesar de su amplia distribución y su posible importancia económica, es muy poco lo que se sabe sobre estos félidos (Jaksic 1997; Johnson y Franklin 1993; Redford y Eisenberg 1992). En líneas generales, todos los pequeños félidos patagónicos se alimentan de vertebrados, y sus presas principales son pequeños roedores y aves (por ejemplo, del género *Nothura*) (Redford y Eisenberg 1992).

El gato guigna (*Felis guigna*) habita los bosques del sur de los Andes. Aunque se ha reportado que en Chile es localmente abundante, existe poca información sobre la demografía de este félido. Con respecto a su dieta, se alimenta principalmente de pequeños roedores y de aves (Redford y Eisemberg 1992).

El gato montés (*Oncifelis geoffroyi*) habita áreas con una gran densidad de árboles y arbustos, en las que existen acantilados y formaciones rocosas (Jaksic 1997; Johnson y Franklin 1993). El uso de estos hábitats se relaciona con la disponibilidad de presas y con la búsqueda de seguridad frente a la predación potencial -se ha documentado el acoso y matanza de gatos monteses por *P. culpaeus*, mientras que los perros y pumas son predadores potenciales- (Johnson y Franklin 1993). De hábitos principalmente nocturnos, diversos aspectos de su ecología y estructura social son similares a las de otras especies de pequeños gatos. Como otras especies de félidos, los vertebrados constituyen el 100% de su dieta, y los cambios estacionales en la misma seguramente reflejan la disponibilidad de presas (Johnson y Franklin 1993).

Estudios efectuados en el pastizal serrano (Argentina) permitieron determinar que los micromamíferos son el principal componente de su dieta (59% del total de items hallados), seguidos por aves (27%) y, en menor proporción, macromamíferos (8%, principalmente liebres) (Manfredi *et al.* 2000). Se han detectado variaciones anuales y estacionales en la proporción en que cada uno de estos items constituye la dieta, el otoño resultó ser la estación con mayor consumo de aves. En síntesis, los micromamíferos constituyen la porción más importante de la dieta, mientras que aves y macromamíferos son de menor importancia (Manfredi *et al.* 2000).

En Torres del Paine (Chile) la dieta de este félido es menos diversa. A partir del análisis de heces recolectadas bajo madrigueras emplazadas en árboles, se determinó que los mamíferos constituyen el 93% de la dieta, siendo las liebres el item principal (Jaksic 1997; Johnson y Franklin 1993).

El zorrino (*Conepatus humboldtii*).— La distribución de este zorrino abarca el sur de Sudamérica, desde el Estrecho de Magallanes hasta Río Negro en la Argentina y regiones adyacentes en Chile, en donde utiliza principalmente hábitats de pastizales (Redford y Eisemberg 1992). Tiene una dieta amplia que incluye frutas, carroña e insectos (Zapata *et al.* 2001). Son predadores omnívoros y oportunistas, que se alimentan de presas de fácil captura. Aunque la anatomía de los *Conepatus* está diseñada para alimentarse de insectos (Travaini *et al.* 1998b), a partir de estudios de materias fecales se ha determinado que los vertebrados obtenidos a partir del carroñeo (liebres, ovejas, armadillos y choique) constituyen una parte importante de su dieta. Las aves y sus huevos ocupan un lugar ocasional dentro de ella (Zapata *et al.* 2001).

Las aves

Las aves marinas.— Entre las aves que predan sobre otras aves, las gaviotas tienen un importante papel debido al incremento demográfico que han tenido en Patagonia durante las últimas décadas. La mayoría de las gaviotas del género *Larus* utilizan un amplio rango de hábitats para alimentarse, usan diversos métodos de alimentación y una gran variedad de presas, incluyendo en muchos casos alimentos derivados de la actividad humana (Bertellotti y Yorio 1999; Furnes y Monaghan 1987; Gandini y Frere 1998a; Yorio *et al.* 1998).

La gaviota cocinera (*Larus dominicanus*) está ampliamente distribuida en todo el hemisferio sur, y en Argentina nidifica en una amplia variedad de hábitats a lo largo de la costa del mar y en humedales continentales (Bertellotti y Yorio 1999; Gandini y Frere 1998a; Malacalza 1987; Yorio *et al.* 1998). En la actualidad ha incrementado su distribución y abundancia en todo el hemisferio sur. En Argentina nidifican en grandes colonias, generalmente cerca de otras especies de aves marinas. Frecuentemente conforman colonias mixtas, dentro de las cuales pueden ser la especie nidificante más abundante (Bertellotti y Yorio 1999; Yorio *et al.* 1998).

Son generalistas alimentarias y se cuentan entre las aves que predan sobre huevos y pichones de varias especies patagónicas, entre ellas *Spheniscus magellanicus* (huevos y juveniles), *Phalacrocorax atriceps* (huevos y juveniles), *Sterna maxima* y *S. eurygnatha* (huevos), y *Haematopus ater* (huevos) (Albrieu y Navarro 1997b; Bertellotti y Yorio 1999; Yorio *et al.* 1998). Además, su conducta alimentaria oportunista les permite también incluir otros tipos de presas de los hábitats costeros, como basura e insectos (Bertellotti y Yorio 1999).

A partir de estudios efectuados en diversas localidades de la costa patagónica se determinó que la cantidad de huevos y pichones detectados en la dieta de estas gaviotas es variable y generalmente baja (Bertellotti y Yorio 1999; Kury y Gochfeld 1975; Quintana y Yorio 1998). Estos estudios muestran que sólo unos pocos individuos de gaviotas cocineras son reponsables de gran parte de la predación de huevos de varias aves patagónicas (Bertellotti y Yorio 1999).

Otras gaviotas, como la gris (*Larus scoresbii*), carroñean fundamentalmente dentro de las colonias de pinípedos, pingüinos de Magallanes y cormoranes imperiales. Nunca fueron vistas robando huevos de los nidos de pingüinos, aunque se las observó alimentándose de huevos robados por otros predadores (Yorio *et al.* 1996). El petrel gigante (*Macronectes giganteus*) es otro de los predadores de aves marinas en la costa patagónica. En Chubut se ha registrado la predación de cormoranes imperiales adultos por este petrel, de los que consume sólo parte de las vísceras comenzando por la cloaca (Punta y Herrera 1995). Aparentemente, la predación por petreles gigantes es frecuente en localidades subantárticas, en las que pingüinos y pequeños petreles son capturados (Punta y Herrera 1995). También las eskúas (*Catharacta chilensis*) pueden predar sobre huevos y pichones de las aves marinas, especialmente pingüinos.

Las rapaces diurnas.— *A pesar de su valor ecológico y a que más de veinte especies de rapaces se distribuyen en las estepas patagónicas argentinas, el conocimiento de estas aves en la región es pobre* (Bellati 2000b:207). Las poblaciones de algunas especies de rapaces pueden haber sido afectadas negativamente por las modificaciones ocasionadas por la ganadería iniciada hacia fines del siglo XIX. Otras, sin embargo, han sido francamente beneficiadas por la presencia de abundante carroña agropecuaria y por la introducción de especies como la liebre y el conejo europeo (Bellati 2000b).

Muchas de estas rapaces son oportunistas, y la inclusión de una especie en la dieta se corresponde con su abundancia (Hiraldo *et al.* 1995; Iriarte *et al.* 1990; Jaksic 1997; Jiménez y Jaksic 1990; Pavez *et al.* 1992; Schlatter *et al.* 1980). Gran parte de estas rapaces predan fundamentalmente sobre micromamíferos y los lagomorfos introducidos. A partir de estudios efectuados en egagrópilas de varias rapaces chilenas, se determinó que la inclusión de las presas no mamíferos (entre ellas, las aves) en sus respectivas dietas tenían un alto grado de variación estacional (Jaksic 1997). Sólo unas pocas rapaces diurnas, como por ejemplo el gavilán ceniciento (*Circus cinereus*), predan principalmente sobre aves (Iriarte *et al.* 1990).

Cuando hay pocos recursos alimentarios, las rapaces convergen sobre las pocas presas disponibles. Al aumentar la diversidad y abundancia de las presas, las rapaces divergen porque pueden explotar presas más diversas (Jaksic 1997). Las diferencias que existen en la selección de las presas por las rapaces patagónicas se relaciona con la clase de tamaño sobre las que cada una de ellas preda (Schlatter *et al.* 1980).

A partir de estudios efectuados en la Patagonia argentina, puede afirmarse que las rapaces diurnas más observadas fueron las carroñeras y/o cazadoras oportunistas, entre las que se cuentan los chimangos (*Milvago chimango*) y caranchos (*Polyborus plancus*) (Bellati 2000b). Ambas especies poseen una distribución amplia, ocupan ambientes muy variados y sus preferencias alimentarias se orientan hacia la carroña, aunque pueden cazar animales muy pequeños. El chimango es la especie más común, siendo entre 5-8 veces más abundante que el carancho (Bellati 2000b; Travaini *et al.* 1998a). Las dietas de estas aves incluyen insectos, moluscos terrestres o acuáticos, reptiles, pequeños roedores, liebres, conejos, crías de oveja y huevos de otras aves.

En estudios efectuados en el norte de Patagonia, las rapaces fueron los principales consumidores de liebre europea (Travaini *et al.* 1998a). Según estos autores, todas las rapaces observadas, incluso los chimangos, fueron capaces de abrir una carcasa intacta de liebre, así como comerla completamente. Sin embargo, ninguna de las especies de rapaces observadas fue

capaz de levantar las carcasas intactas de liebre¹, por lo que necesariamente las aves se alimentaron en el lugar o las desmembraron (Travaini *et al.* 1998a). Los chimangos se alimentaron principalmente de músculos (el 54% de las veces), los caranchos consumieron vísceras y músculos (el 43% de las veces). Las vísceras pueden ser consideradas como un alimento valioso para ser transportado hasta el nido (Travaini *et al.* 1998a).

Una de las mayores rapaces de Patagonia es el águila mora (*Geranoaetus melanoleucus*), de amplia distribución en Sudamérica (Hiraldo *et al.* 1995; Jaksic 1997; Jiménez y Jaksic 1990). Habita ambientes con topografía montañosa y con vegetación baja y dispersa de tipo de matorral, ubicando sus nidos preferentemente en acantilados (Hiraldo *et al.* 1995; Jiménez y Jaksic 1990). Las águilas moras han incrementado su población, tanto en Chile como en Argentina, debido tanto a la reciente deforestación como al incremento en las poblaciones de lagomorfos, que constituyen una de sus presas principales (Hiraldo *et al.* 1995; Pavez *et al.* 1992).

Su dieta está constituida fundamentalmente por mamíferos (Hiraldo *et al.* 1995; Iriarte *et al.* 1990a; Pavez *et al.* 1992; Schlatter *et al.* 1980) y presenta variaciones latitudinales. Los micromamíferos son más consumidos en regiones de mayor latitud (Jiménez y Jaksic 1990). En general, las aves constituyen una de las presas de menor importancia, tanto en el norte de la Patagonia argentina (Hiraldo *et al.* 1995) como en Chile (Jiménez y Jaksic 1989, 1990; Pavez *et al.* 1992). *Birds accounted for some 12% of total prey and were among the largest birds on the study site* (Jiménez y Jaksic 1989). Entre las aves que constituyen sus presas se encuentran especies de diversos tamaños, desde Passeriformes hasta aves de tamaño mediano y grande. Se determinó que las aves son más frecuentes en la dieta de las águilas moras de las planicies que en la de las montañas (Hiraldo *et al.* 1995). La estación de cría es un momento del año durante el cual las aves también son abundantes en la dieta (Pavez *et al.* 1992).

Este papel secundario de las aves en la dieta es también característico de otras rapaces patagónicas. La dieta del gavián mixto (*Parabuteo unicinctus*), por ejemplo, está constituida principalmente por mamíferos de tamaño pequeño (roedores) y mediano (lagomorfos), y en segundo lugar por aves de tamaño mediano (varios Ordenes) (Jiménez y Jaksic 1993a).

Con respecto a las carroñeras obligadas, éstas pueden incluir restos de aves como parte de su dieta (Travaini *et al.* 1998a). Entre ellas, el cóndor tiene una distribución amplia en Sudamérica, a lo largo de la cordillera de los Andes. En el sur de Patagonia, esta ave se alimenta principalmente de carroña de guanaco, huemul, liebres y ganado doméstico. Varios autores han planteado que los cóndores no transportan huesos, debido a la necesidad de carretear para levantar vuelo. Sin embargo, estudios efectuados en nidos de cóndor californiano (Collins *et al.*

¹ el peso promedio estimado de las liebres fue de 3.060 ± 987 gr.

2000) han mostrado que esta especie los transporta para facilitar el aprovechamiento de calcio por sus pichones.

Las rapaces nocturnas.— La estructura trófica de las rapaces nocturnas varía según gradientes latitudinales. En general, las lechuzas cambian su nicho trófico en forma oportunista, es decir, como respuesta a diferencias en el perfil local (tamaño y abundancia) de presas (Jaksic 1997). Muchas de las modificaciones de hábitat producidas por la actividad humana benefician a estas rapaces. Por ejemplo, como parte de planes de manejo destinados a reducir el impacto de los roedores y lagomorfos en las Regiones VII, VIII y X de Chile, se planteó la implantación de sectores raleados de vegetación. El raleo favoreció la detección de presas y la maniobrabilidad por parte de las lechuzas, a la vez que aumentaba la vulnerabilidad de roedores y conejos. Esto permitió el aumento en los niveles poblacionales de rapaces (Jaksic 1997).

Tanto el ñacurutú (*Bubo virginianus*) como la lechuza de campanario (*Tyto alba*) predan fundamentalmente sobre pequeños mamíferos (Iriarte *et al.* 1990a; Jaksic y Yañez 1980). Ninguna de estas dos aves predaron sobre los roedores en proporción con su disponibilidad, las especies cazadas correspondían en mayor porcentaje a las presentes en hábitats de bosque y arbustos. La aparente selectividad de presas puede resultar del grado de actividad nocturna que presentan los roedores, lo que hace que algunas especies estén más disponibles para las rapaces nocturnas (Iriarte *et al.* 1990a). Parece probable que algunas de las diferencias observadas en la dieta de estas dos rapaces estuvieran relacionadas con la utilización diferencial del hábitat de caza y del tiempo de actividad. También, el mayor tamaño del ñacurutú le permitiría explotar items de mayor tamaño (por ejemplo, conejos) que no están disponibles como presas para la lechuza del campanario, de tamaño relativamente menor (Jaksic y Yañez 1980).

En el norte de Patagonia, el ñacurutú preda fundamentalmente sobre pequeños roedores (Trejo y Grigera 1998) y presenta variaciones estacionales en su dieta. Dado que los roedores presentes en la dieta tienen sus menores niveles poblacionales durante el invierno, es durante esta estación que *B. virginianus* presenta mayor amplitud de nicho alimentario (Trejo y Grigera 1998).

Bubo virginianus preda sobre casi todas las especies de micromamíferos disponibles, y cuanto más al sur, mayor es la proporción de insectos en la dieta y menor la de aves (Jaksic 1997).

A partir del análisis de egagrópilas de caburé grande (*Glaucidium nanum*) se determinó que las aves fueron las presas más consumidas, seguidas por los micromamíferos (Jiménez y Jaksic 1993b). Entre las aves, las más consumidas son los Passeriformes (Jiménez y Jaksic 1993b).

Otra rapaz nocturna de amplia distribución en Patagonia, la lechucita vizcachera (*Athene cunicularia*) varía su dieta en función de la disponibilidad de presas. Cuando la densidad de micromamíferos baja, se comporta como omnívoro, consumiendo tanto vertebrados como

invertebrados. En la medida en que la abundancia de micromamíferos aumenta, esta lechuza cambia su dieta de omnívora a estrictamente carnívora (Jaksic 1997).

Capítulo 6

Implicaciones generales para el registro avifaunístico

La preservación depende de mecanismos y condiciones que operan en diferentes escalas y que incluyen aspectos que abarcan desde la depositación de los restos hasta el destino final de los cuerpos sedimentarios mayores (Behrensmeyer *et al.* 2000). En función de los límites que hemos planteado a nuestra investigación (*ver* Capítulo 1), nuestro interés se centra en dos de estos aspectos: la depositación de huesos *-the supply side of the equation* (Behrensmeyer *et al.* 2000:107)- y los factores que inciden en la destrucción o preservación de los restos antes de que los mismos sean cubiertos por sedimentos *-the nature of the pre-burial environment* (Behrensmeyer *et al.* 2000:107)-.

En los Capítulos anteriores presentamos diferentes cuerpos de información que consideramos relevantes para entender la dinámica tafonómica de los huesos de aves en el sur de Patagonia continental. Por otro lado, existen principios de la tafonomía general de vertebrados que, si bien no fueron generados para las aves, pueden ser útiles para un primer acercamiento a los depósitos de huesos de este taxón. Además, las diversas investigaciones tafonómicas desarrolladas en Patagonia constituyen un *background* apropiado para generar expectativas acerca de los procesos que afectan a los huesos de aves de la región.

Entonces, en este Capítulo combinaremos la información de los Capítulos anteriores con la derivada de las investigaciones tafonómicas y presentaremos las expectativas con las que abordamos los estudios actualísticos. Este conjunto de expectativas será puesto a prueba, ampliado y/o afinado a partir de los resultados de las observaciones actuales realizadas por nosotros, así como por las que en el futuro efectúen otros investigadores.

Los objetivos de nuestra investigación y la escala espacial en la que la misma se plantea son concordantes con un abordaje amplio de los procesos tafonómicos. Por lo tanto, si bien de la información presentada anteriormente pueden derivarse expectativas que apunten a aspectos en escalas finas, las mismas no serán consideradas en esta instancia de la investigación.

LA DEPOSITACIÓN DE HUESOS

Características de las comunidades de aves y depositación

Behrensmeyer y Dechant-Boaz (1980:75) plantean que [...] *the number of bones of a species which accumulate in an environment depends initially on the population size and annual death*

rate of that species. Por lo tanto, independientemente de los factores que luego puedan destruir o preservar los restos, es esperable una mayor depositación de huesos en los ambientes en los que existen poblaciones numerosas, que al mismo tiempo posean altas tasas de mortalidad.

En el sur de Patagonia esto ocurre en la costa del mar, en donde las aves marinas constituyen el grupo de mayor importancia en lo que se refiere a diversidad de especies, cantidad de individuos, e incluso biomasa. Durante el período de nidificación y cría hay grandes concentraciones de aves y aunque la mortalidad de adultos de aves marinas es generalmente baja (Furnes y Monaghan 1987), la de pichones y juveniles es muy alta (*ver* Capítulo 5).

Cuando nos alejamos de la costa, estas variables presentan valores marcadamente menores, ya que como dijéramos en el Capítulo 5, la avifauna es menos diversa, menos abundante y más dispersa. El extremo de esta disminución en la diversidad y cantidad de biomasa se encuentra en el bosque, en donde la avifauna está integrada por muy pocas aves de tamaño mediano a grande, muy dispersas y que además se distribuyen preferentemente en algunos sectores específicos, por ejemplo, los humedales.

Por lo tanto, en lo que respecta a la depositación de huesos de aves en el sur de Patagonia continental, se puede esperar un gradiente que incluye una mayor cantidad en la costa del mar, y que disminuye a medida que nos alejamos de ella, con los valores más bajos en el bosque.

Uso de hábitat y depositación de huesos

En principio, las interpretaciones paleoecológicas parten del supuesto que los animales usualmente morirán donde vivieron y que los restos óseos no serán completamente dispersados y distribuidos al azar, sino que presentan un patrón consistente para cada grupo de organismos (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Haynes 1995). Las diferencias en el patrón de distribución espacial de los huesos deberían reflejar diferencias en las distribuciones de los organismos de interés, así como de los agentes de depositación y dispersión de sus restos (Tappen 1995).

Existen tres tipos básicos de distribución espacial reconocidos por los ecólogos: al azar, uniforme y agrupado, que pueden ser útiles para un primer acercamiento a las distribuciones de huesos en un paisaje (Tappen 1995). *For living organisms, random distributions usually imply either environmental homogeneity or nonselective spatial patterns, while clumping implies environmental heterogeneity, with more favorable and less favorable areas; uniform distributions are thought to indicate competition between individuals* (Tappen 1995:233). En una escala espacial amplia, que incluye las tres unidades ambientales en el sur de Patagonia continental, puede plantearse una distribución agrupada de los restos de aves, que se concentrarán fundamentalmente en la costa marina. Es decir que, en esta escala, la distribución

de huesos refleja la heterogeneidad ambiental significativa desde el punto de vista de la ecología de las aves patagónicas.

En una escala espacial menor, dentro de cada una de las unidades ambientales, también existirán diferencias en la depositación debido a que los distintos sectores de un paisaje no son igualmente aptos para ser utilizados por las aves. Behrensmeyer y Dechant-Boaz (1980) plantean que el registro óseo actual de algunos taxa de vertebrados presenta una alta correspondencia con la preferencia de hábitat de cada uno de ellos. Un ejemplo de la relación entre el uso de hábitat y la cantidad, distribución y concentración de restos, es el que plantean las aves marinas.

Como viéramos, en la costa patagónica hay una alta mortalidad de juveniles y pichones. La muerte de estos individuos se concentra en los lugares de nidificación, debido a que los pichones de muchas aves marinas son altriciales y nidícolas¹ (Kharitonov y Siegel-Causey 1988). Por otro lado, varias de las especies de aves marinas de Patagonia son filopátricas². En conjunto, la recurrencia en el uso de un mismo lugar para nidificar y la alta mortalidad de pichones y juveniles en la zona de nidificación promoverán la conformación de extensos depósitos de huesos y carcasas en sectores específicos del espacio.

Otro ejemplo, relevante para entender la distribución de huesos en la estepa y el bosque andino-patagónico, es el de las aves acuáticas. En general, es esperable que la mayor mortalidad de las especies que dependen estrechamente del agua se produzca en cercanías de cuerpos de agua (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980), por lo cual es posible que su registro óseo se agrupe en esos sectores del paisaje. De hecho [...] *organisms living in or near aquatic habitats are more consistently represented in the fossil record than are those from terrestrial habitats* (Delcourt y Delcourt 1991:10).

En el caso específico de las aves acuáticas de la estepa y el bosque patagónico, su distribución debería reflejarse en la concentración de sus restos en las cercanías de los humedales, en los que transcurren sus actividades de alimentación y procreación. Dado que no todos los cuerpos de agua son aptos para la proliferación de avifauna, las características que éstos presenten serán también un factor importante en la distribución de huesos.

Los lagos de origen glaciario son poco productivos y por ello pobres en seres vivos. Este es el caso de los grandes lagos oligotróficos de la Patagonia Andina (Modenutti *et al.* 1998) y, en general, las aves son más abundantes en pequeñas lagunas eutrofizadas (Canevari *et al.* 1991). Dentro de esta tendencia general, habrá variaciones en función del tamaño y otras características del cuerpo de agua que favorezcan la presencia de aves (Garay *et al.* 1991), siendo las cercanías

¹ Altriciales: que dependen fuertemente del cuidado de sus padres. Nidícolas: que permanecen permanentemente en el nido hasta que se independizan.

² Filopátricas: que retornan recurrentemente a su lugar de nacimiento para nidificar.

de los mallines y lagunas poco profundas y de menor tamaño los que tengan mayor probabilidad de tener asociado un registro óseo de aves (Cruz 2000a).

Por otro lado, es necesario considerar que muchas aves acuáticas de la región (por ejemplo, los cauquenes y otros Anatidae, *ver* Capítulo 5) nidifican de forma espaciada en el espacio, con cada pareja ocupando un territorio determinado. Estos dos aspectos -características de los cuerpos de agua y hábitos de nidificación de las aves- deberían redundar en una distribución agrupada de los huesos, con mayor concentración en los humedales, pero con una densidad que si bien puede ser relativamente más alta que la de otros sectores, no alcanzará nunca los parámetros de la costa del mar.

Las zonas de nidificación de rapaces (diurnas y nocturnas) constituyen puntos del paisaje en donde es esperable mayor concentración de restos de aves. En este caso, no sólo en relación con la depositación de huesos de las rapaces mismas, sino por la acumulación de los restos de sus presas (Andrews 1990). Varias rapaces patagónicas predan sobre aves de tamaño mediano a grande o carroñean sus restos. Si bien el lugar que estas aves tienen en la dieta de las rapaces no es muy importante (*ver* Capítulo 5), es esperable que sus restos se acumulen en los lugares de nidificación, que en muchos casos se ubican en abrigos rocosos o acantilados.

Depositación y tipo de concentración de los restos

Un correlato de la depositación son los tipos de concentración de restos esperables en distintos sectores de un paisaje, e incluso en las diferentes unidades ambientales. Esto implica, por ejemplo, que en algunos lugares los registros estarán conformados preferentemente por huesos aislados, mientras que en otros se formarán grandes acumulaciones de restos. Según lo que planteamos en los acápite anteriores, es posible establecer que en el sur de Patagonia continental están dadas las condiciones para que exista variabilidad con respecto a este tema.

Si consideramos la depositación de huesos de aves en la escala espacial amplia mencionada, lo esperable es que existan diferencias marcadas en los tipos de concentración que pueden esperarse en la costa marina, la estepa y el bosque. En la costa marina predominarán las concentraciones, constituídas por huesos y carcasas de muchos individuos. Esto no implica que las grandes concentraciones sean la única forma en que los restos se presentan en este ambiente, ya que en algunos sectores es posible que la depositación sea nula, o que predominen los huesos aislados y las pequeñas concentraciones. Pero, en concordancia con la abundante biomasa que se concentra en la estrecha franja costera, los restos tenderán a acumularse en grandes concentraciones localizadas en sectores específicos del espacio, relacionados con colonias de nidificación y zonas de alimentación de grandes cantidades de aves.

En la estepa las concentraciones serán más escasas, generalmente serán pequeñas y predominarán los huesos aislados. Dadas las características de la avifauna (ver Capítulo 5), en general las concentraciones estarán conformadas por los restos de uno o de unos pocos individuos, y pueden corresponder a sitios de matanza o lugares de cría de carnívoros. Por último, en el bosque es esperable que los escasos huesos se presenten aislados o en concentraciones que representen un único individuo. Tanto en la estepa como en el bosque, en lugares específicos del paisaje se registrarán restos de varios individuos coincidiendo en un mismo *locus*. Este sería el caso de abrigos rocosos u otros puntos del espacio utilizado recurrentemente por predadores y carroñeros como lugares de cría, a los que transportarán carcasas y/o partes anatómicas.

En síntesis, lo esperable es un gradiente en el tipo concentración de los restos, con preponderancia de grandes concentraciones en la costa marina y el predominio de los huesos aislados y las concentraciones pequeñas en la estepa y el bosque.

LOS FACTORES DE DESTRUCCIÓN Y PRESERVACIÓN

Como planteamos, nos centraremos en aquellos procesos que tienen lugar antes de que los restos sean cubiertos por sedimentos *-the pre-burial environment-*. El interés que presentan los conjuntos de superficie se relaciona con el hecho de que es en la interface aire/suelo donde se concentra la mayor cantidad de pérdida de restos de vertebrados terrestres (Lyman 1994a). Por lo tanto, la destrucción que se produce antes de que los restos sean cubiertos por sedimentos determina en gran medida cuál será la porción de los mismos que será preservada. Por otro lado, [...] *taphonomic effects are cumulative, and what happens early in a taphonomic history can influence what happens later in that history* (Lyman 1994a:137). Es decir que los procesos de interés aquí serán los que definan un amplio espectro de propiedades de los conjuntos fósiles.

Características anatómicas de las aves y preservación

Uno de los primeros aspectos a tener en cuenta para evaluar la incidencia de los procesos tafonómicos sobre los huesos de aves, es su tamaño corporal. En el caso patagónico estamos considerando las aves de tamaño mediano a grande. Sin embargo, la mayoría de ellas son microvertebrados, es decir pesan menos de 5kg (Andrews 1990; Behrensmeyer 1991). Por ejemplo, los pingüinos de Magallanes tienen un peso promedio de 3,6 kg las hembras y 4 kg los machos (Frere *et al.* 1998). Las avutardas comunes tienen pesos entre 2,8-3,7 kg (Martín 1984). La excepción es el ñandú petiso, que tiene un peso promedio de 27 kg (Sales *et al.* 1996). Como ocurre en el caso de otros microvertebrados, el tamaño corporal de las aves puede afectar la resistencia de sus huesos a los procesos tafonómicos (Bickart 1984; Cruz y Savanti 1999).

El principio que establece que los vertebrados de menor tamaño tienen menos probabilidades de estar representados en el registro óseo (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980) es comunmente aceptado. Los huesos más pequeños tienen mayores posibilidades de ser destruidos por carnívoros y carroñeros (Andrews 1990; Behrensmeyer 1987; Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Bickart 1984; Blumenschine 1987; Lyman 1994a; entre otros), están sujetos a tasas de meteorización más rápidas (Behrensmeyer 1978), es más probable que se fragmenten o se entierren debido al pisoteo y pueden no ser registrados durante el relevamiento (Behrensmeyer 1991; Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Sept 1994; entre otros).

Otras características de los huesos de aves, discutidas en el Capítulo 4, también permiten predecir un comportamiento tafonómico específico. En general, la neumatización y el hecho de que muchos huesos largos presentan paredes corticales delgadas pueden ser factores que aumenten las probabilidades de una rápida destrucción. Vimos que la neumatización es mayor en los huesos de las aves de mayor tamaño. Dado que en nuestro caso estamos considerando aves de tamaño mediano a grande, la neumatización puede tener influencia en la interacción de huesos de aves voladoras y procesos tafonómicos de destrucción mecánica como la acción de carnívoros y el pisoteo.

A pesar de no ser un ave voladora, el ñandú petiso -como otros Ratites- presenta varios huesos bastante neumatizados. El fémur, las vértebras, las costillas, el esternón y el coracoides de estas aves contienen espacios aéreos, por lo que su preservación también estará influenciada por esta característica. Además del tamaño, el grado de neumatización se relaciona con otros aspectos de la biología de las aves. En el Capítulo 4 planteamos que es menor en las aves buceadoras; y que en el caso extremo de los pingüinos -que han perdido la capacidad de volar- es inexistente. El ejemplo que dimos es el de los cormoranes (*Phalacrocorax* spp.), que sólo presentan neumatización en el húmero, el esternón y el centro de unas pocas vértebras cervicales. Es decir que, si esta propiedad tiene algún grado de influencia en la preservación de los huesos de aves, existirán diferencias en las tres categorías *taxon-free* definidas para las aves patagónicas.

Otro aspecto del esqueleto de las aves que puede tener gran importancia por sus consecuencias tafonómicas es la fusión de elementos, ya que incrementa la fortaleza de las porciones anatómicas individuales (Higgins 1999). Como vimos en el Capítulo 4, el mejor ejemplo es el sinsacro, que en unión con la pelvis constituye una masa rígida. Confirmando esta afirmación, la unión de sinsacro/pelvis del ñandú petiso presenta un alto valor de densidad mineral (Cruz y Elkin 2003), lo cual es posible que redunde en mayores probabilidades de preservación con respecto a otras partes anatómicas de menor valor densitométrico. La obtención de valores de densidad para el sinsacro de aves de los otros grupos *taxon-free* permitirá establecer si esta es una característica general para todas las aves.

La menor cantidad de elementos puede ser una propiedad que a simple vista carece de importancia tafonómica. Sin embargo, los huesos desaparecidos o fusionados como una adaptación para el vuelo son [...] *specializations that affect dispersal relative to bones of other taxa* (Trapani 1998: 481). Esta afirmación de Trapani hace referencia específicamente al transporte acuático (*ver* Capítulo 3), lo cual es sumamente relevante para el caso patagónico por la gran diversidad de aves marinas y acuáticas existente en la región. Debido a que es esperable que muchas de ellas mueran en el hábitat que frecuentemente utilizan, es factible que el agua sea un importante factor de dispersión de los huesos.

Otro aspecto a considerar son las propiedades intrínsecas de las diferentes partes esqueléticas de las aves, ya que en función de ellas, algunos elementos óseos serán más resistentes a los procesos tafonómicos. A partir de la determinación de la densidad estructural de varios elementos de aves voladoras efectuada por Higgins (1999) y de densidad mineral por Cruz y Elkin (2003) para el ñandú petiso, es posible establecer un *ranking* de resistencia. Por lo tanto, es factible estimar la forma en que la densidad puede incidir en la preservación de partes esqueléticas (Tabla 6.1.).

Tabla 6.1. - *Ranking* de resistencia a los procesos tafonómicos en función de la densidad de elementos esqueléticos de *aves voladoras* y *exclusivamente corredoras*. Los valores de densidad fueron tomados de Higgins (1999) y Cruz y Elkin (2003), están ordenados de mayor a menor resistencia.

	Aves voladoras		Aves excl. corredoras
Ranking	<i>Anas sp.</i>	<i>Aythya sp.</i>	<i>Pterocnemia sp.</i>
1	Coracoides	Tibiotarso	Tibiotarso
2	Tibiotarso	Húmero	Fémur
3	Húmero	Coracoides	Tarsometatarso
4	Fémur	Fémur	Húmero
5	Tarsometatarso	Tarsometatarso	Coracoides

Los elementos elegidos para efectuar la comparación son los cinco cuyo valor fuera calculado por Higgins. Un aspecto que se destaca al evaluar la Tabla 6.1. es que, mientras en el caso del ñandú petiso los elementos con mayor densidad son los de las extremidades posteriores, en las aves voladoras estos son los que presentan valores menores. La excepción es el tibiotarso, que tiene puestos altos en todos los casos. Contrariamente a lo que sucede en el caso de las aves voladoras, los huesos de las extremidades anteriores y cintura escapular del ñandú petiso se ubican en los últimos puestos del ranking. Este *ranking* permite afirmar que la resistencia de los huesos *aves voladoras* y de *aves exclusivamente corredoras* a los procesos tafonómicos

mediados por la densidad será diferente. Por lo tanto, en un mismo contexto, los huesos que tienen mayores probabilidades de conservarse son diferentes para cada grupo de aves.

Es posible que los diferentes puestos en el *ranking* sean producto de las diferencias en las propiedades consideradas (densidad estructural y densidad mineral). Sin embargo, constituyen una hipótesis que podrá ser contrastada a partir de dos líneas de evidencia. En primer lugar, los resultados de los trabajos de campo, que brindarán una medida empírica de la preservación de los distintos elementos de los grupos *taxon-free* de aves. En segundo lugar, la obtención de valores de densidad mineral para *aves voladoras* y *exclusivamente nadadoras*, lo cual garantizará la comparabilidad y permitirá construir *rankings* significativos desde el punto de vista de la preservación de los elementos correspondientes a diferentes grupos de aves.

Un último aspecto a considerar son las diferencias que existen en la estructura ósea de aves y mamíferos, que a su vez pueden promover diferencias en la conservación de sus huesos. Por ejemplo, en función de los respectivos valores de densidad mineral se ha planteado que las secuencias de destrucción de huesos de camélidos y de Rheidae son diferentes (Fernández *et al.* 2001). Dado que estas secuencias no están referidas a la acción de un único proceso tafonómico, sino que se relacionan con la resistencia propia de los huesos de cada taxón, constituyen un marco amplio para generar expectativas con respecto a la preservación bajo condiciones tafonómicas diferentes.

Por otro lado, en función de las diferencias que existen entre aves y mamíferos en la distribución de tejido esponjoso y de grasa en sus esqueletos (*ver* Capítulo 4), es esperable una destrucción diferencial de sus huesos. La presencia de tejido esponjoso en las epífisis de mamíferos hace que sean más proclives a la destrucción por hongos o microorganismos que los de aves (Nicholson 1996). Además, las epífisis de los huesos largos de los mamíferos son más atractivas para los carnívoros (Binford 1981; Nicholson 1996; entre otros) y por lo tanto están más expuestas a la destrucción por mascado que las de aves. Esta destrucción diferencial afectará partes esqueléticas específicas de cada taxón y, como plantea Nicholson (1996:526), [...] *there may be some indication that bird bones, particularly the limb bones may in some cases survive better than similar-sized mammal bones.*

En un contexto específico, un mismo actor tafonómico puede producir diferentes daños y modificaciones en los esqueletos de aves y mamíferos. Por lo tanto, al comparar el grado de modificación que puede esperarse sobre huesos de ungulados y aves en Patagonia continental, es más factible la destrucción total de carcasas o partes anatómicas completas de las aves debido a su tamaño corporal pequeño.

Entonces, según el contexto, en algunos casos la destrucción será mayor para los huesos de mamíferos debido a la distribución y cantidad de grasa que presentan. En otros casos, será mayor la destrucción de los restos de aves, debido a su tamaño corporal pequeño.

La dispersión de restos

Luego de la depositación de una carcasa comienzan una serie de procesos que dispersan los restos. *Bone patches from single individuals usually get dispersed, creating several smaller patches and several isolated finds* (Tappen 1995:233). Para que se inicie el proceso de dispersión, es necesario que se produzca la desarticulación de los huesos.

La secuencia de desarticulación de aves voladoras ha sido tratada por varios autores. Como planteamos en el Capítulo 3, si bien la desarticulación en sí misma no implica la destrucción o desaparición de los elementos, aumenta la vulnerabilidad de los huesos frente a la acción de otros procesos. Por lo tanto, esta secuencia será uno de los factores que determinen cuáles serán las partes esqueléticas que pueden ser más fácilmente removidas, transportadas y destruidas por los procesos tafonómicos. A partir de las secuencias de desarticulación presentadas en el Capítulo 3, es posible establecer que las extremidades posteriores son las que primero se desarticulan de las carcasas, mientras que la cintura escapular y las extremidades anteriores se desarticulan tardíamente. Al combinar el lugar en la secuencia de desarticulación con el *ranking* de resistencia de partes esqueléticas presentado en Tabla 6.1., es posible plantear que en las carcasas de *aves voladoras*, las extremidades posteriores serán afectadas por los procesos tafonómicos al iniciarse el proceso de desarticulación, por lo que es factible que se dispersen y destruyan antes que otros segmentos anatómicos. Lo opuesto ocurre con las extremidades anteriores, que se desarticulan tardíamente y tienen puestos altos en el *ranking*.

Otro factor que influye sobre la forma en que los restos se desarticularán es la cantidad de carcasas presentes en un determinado *locus*. Esta cantidad puede incluso determinar diferencias entre el patrón de desarticulación y la secuencia esperable para un determinado taxón (Todd 1983a; en Lyman 1994a). Esto es debido a que una gran cantidad de carcasas puede crear un [...] *distinctly different taphonomic micro-climate than that which would operate on a single carcass in the same setting* (Todd 1983a; en Lyman 1994a:146). Esta afirmación, aunque planteada para la desarticulación de carcasas de mamíferos de tamaño mediano a grande, puede ser una expectativa significativa en términos de la depositación diferencial de carcasas de aves planteada arriba para el sur de Patagonia continental.

The degree of scattering of skeletal parts of a carcass also depends on the taphonomic processes and agents of scattering or bone transport that act upon the parts (Lyman 1994a:162). Los predadores y carroñeros pueden ser importantes agentes de dispersión. Como

vimos en el Capítulo 3, varios autores han observado que existen diferencias entre la capacidad de transporte de mamíferos y aves. En general, las aves consumen tejidos blandos y, por lo tanto, en muchos casos el transporte se restringe a ellos. En el Capítulo 5 (ver "Las rapaces diurnas"), vimos que las rapaces de Patagonia no son capaces de elevarse transportando la carcasa de una liebre (Travaini *et al.* 1998a), cuyo peso es asimilable al de las aves patagónicas consideradas. Este factor reforzaría lo observado por Bickart (1984) y Oliver y Graham (1994) en el hemisferio norte y permitiría afirmar que, si hubiese transporte por parte de rapaces, el mismo sería exclusivamente de segmentos anatómicos.

En cambio, los mamíferos son capaces de transportar presas del tamaño de gran parte de las aves patagónicas consideradas. Por lo tanto, como fuera registrado en los estudios tafonómicos presentados en el Capítulo 3, son importantes agentes de dispersión de huesos y carcasas fuera del lugar de muerte de las aves. *After death, skeletons tend to be consumed and/or dispersed more rapidly at kill sites. Depending on the subsequent availability of fresh carcasses to scavengers, skeletons may remain relatively complete until they are no longer a worthwhile food resource. At kill sites, the area of bone scatter is typically large (hundreds of square meters), but this depends on the types and numbers of carnivores, and on the interest of scavengers over a period of several years after a kill* (Behrensmeyer 1987:429).

Varios estudios tafonómicos, tanto en Patagonia (Borrero y Martín 1996; Martín 1998) como en la Puna (Mondini 1995, 2000b; 2001), han planteado que el transporte de partes hacia madrigueras en abrigos rocosos es una de las modificaciones fundamentales que producen los zorros. Los pumas también pueden transportar huesos, pero son muy pocos los restos de vertebrados pequeños que llegan a estos *loci*, ya que es esperable que destruyan los huesos de las presas de menor tamaño (Martín y Borrero 1997). Por lo tanto, podemos plantear que aunque es esperable una importante destrucción de huesos de aves por zorros y pumas en los sitios de matanza, los primeros tendrán un papel más importante en la dispersión de sus restos debido a su menor capacidad de destrucción.

Otro proceso que puede causar la dispersión de huesos es el pisoteo. Este proceso produce distintos tipos de modificaciones, especialmente fracturas y marcas que pueden ser diagnósticas (Fiorrillo 1989). El pisoteo de guanacos es un proceso importante en el sur de Patagonia (Borrero 1990) y, actualmente, el producido por animales domésticos (especialmente ovejas) y por humanos también pueden contribuir en la dispersión de huesos. Sin embargo, es necesario monitorear la forma en que afecta a los huesos de aves, ya que es posible que debido a las características de los mismos, su efecto sea principalmente destructivo.

Destrucción por carnívoros

Behrensmeyer y Dechant-Boaz (1980) plantean que uno de los más importantes factores sesgando la representación de animales pequeños en los conjuntos de superficie es una destrucción inicial más completa por los predadores y carroñeros. Específicamente en el caso de las aves, vimos en el Capítulo 3 que los carnívoros son importantes agentes de destrucción de sus restos.

Muchos de los modelos sobre modificaciones producidas por carnívoros fueron generados en ecosistemas diferentes a los patagónicos (Binford 1981; Binford y Bertram 1977; Blumenschine 1986, 1987; Blumenschine y Marean 1993; Blumenschine *et al.* 1994; Brain 1981; Haynes 1980; Marean *et al.* 1992; Stiner 1991, 1992, 1994; entre otros). Debido a las características específicas de los predadores y las condiciones ecológicas particulares de Patagonia, estos modelos no siempre son útiles para entender la forma en que los carnívoros de la región pueden modificar los conjuntos óseos.

Los modelos africanos o los del hemisferio norte están basados en la acción de carnívoros de gran tamaño, que poseen una gran capacidad de destrucción de los huesos y que en muchos casos cazan en grupo. Estas condiciones son totalmente diferentes a las del cono sur de Sudamérica, tal como se ha expresado en repetidas oportunidades (Borrero 1989, 1990, 2000b; Mondini 2001). En Patagonia, los carnívoros son de tamaño mediano a pequeño, en líneas generales tienen menor capacidad de destrucción que los carnívoros del hemisferio norte, no procesan los huesos con la misma intensidad con que lo hacen algunos carnívoros africanos y en general cazan solitarios o en pareja. Como plantea Borrero (2000:186) [...] *el pequeño tamaño y la baja densidad de los depredadores de Fuego-Patagonia en relación a otras áreas del mundo en que se estudió el carroñeo, son esenciales para explicar su baja incidencia sobre la composición e integridad de las acumulaciones faunísticas.*

Si a estas características le sumamos las condiciones generales de baja competencia existentes, podríamos plantear que la importancia de estos actores tafonómicos en la destrucción de huesos es baja. Pero este planteo, efectuado en función del tamaño y estructura de los huesos de ungulados, no necesariamente está operando en todas las clases de tamaños de las presas. Es posible que las presas de menor tamaño corporal sean aprovechadas de forma más completa por los carnívoros patagónicos, lo que redundaría en una mayor destrucción de sus huesos. Un aspecto a considerar es que las investigaciones tafonómicas se han centrado en los zorros y pumas, por lo que el papel de otros pequeños carnívoros patagónicos (por ejemplo, zorrinos y pequeños félidos) aún debe determinarse.

Mondini (2000b) plantea que los zorros generan modificaciones óseas predominantemente leves, pero por debajo de cierto tamaño corporal la destrucción de huesos que producen puede ser

grande, como puede verse en sus excrementos. Si estas consideraciones, efectuadas para los zorros de la Puna, pueden extenderse al caso patagónico, entonces sería esperable que los restos de aves sean depositados principalmente como excrementos (Cruz 2000a).

Las letrinas de zorros no tienen una localización espacial tan restringida como la de otros sitios generados por ellos (Martín 1998), por lo que los excrementos pueden ser una fuente de distribución de restos de aves en distintos lugares del paisaje. Es posible extender esta afirmación a los pumas y plantear que, dado el tamaño de las aves, es factible que los conjuntos escatológicos constituyan una de las vías más importantes para reconocer su consumo por estos félidos. Efectivamente, a partir del análisis de excrementos se ha determinado el papel de las aves en su dieta (Iriarte *et al.* 1991). En síntesis, planteamos que, en general, la acción de los carnívoros patagónicos en lo que respecta a las presas pequeñas será altamente destructiva.

Además del tamaño de las presas, las condiciones ecológicas específicas son las que determinan el grado en que las carcasas de vertebrados son afectadas por los carnívoros (Blumenschine 1986, 1987; Hayden 1980; entre otros). La competencia no es un factor de importancia en el sur de Patagonia. Sin embargo, en determinados sectores puede haber variaciones en la disponibilidad de presas y carcasas durante algunos momentos del año, lo que determinará un mayor o menor aprovechamiento por parte de los carnívoros y el grado de destrucción de los huesos. Borrero y Martín (1996:194) plantean que [...] *en Fuego-Patagonia no parece haber un vertebrado que dañe las carcasas de forma intensiva, por lo que la identificación de porcentajes altos de marcas en un contexto fósil sólo puede significar condiciones de stress alimenticio*. La variación en estas condiciones también puede ser un factor que determine la inclusión de aves en la dieta de los carnívoros (*ver* Capítulo 5), así como una destrucción más intensiva por la necesidad de aprovechar de forma completa cada presa cazada o cada carcasa encontrada.

Meteorización y huesos de aves

El segundo proceso citado por Behrensmeyer y Dechant-Boaz (1980) como causa posible del sesgo por tamaño, la incidencia de la meteorización, es poco conocido para los huesos de aves. Las observaciones de Muñoz y Savanti (1998) en la costa marina de Tierra del Fuego indican que la meteorización no tiene el papel principal en la destrucción y desaparición de huesos de aves, sino que este proceso queda en segundo plano luego de la actividad de carnívoros. En el Capítulo 3 planteamos que Behrensmeyer (1978) propone que las tasas de meteorización son más altas en los huesos de vertebrados pequeños, promoviendo su desaparición de los conjuntos de superficie. Entonces, esta puede ser la explicación de lo registrado por Muñoz y Savanti y es una expectativa para el sur de Patagonia continental.

Sin embargo, existen variables ambientales que determinan diferencias en la acción de la meteorización. Una de ellas es la vegetación, que actúa como protección con respecto a los factores climáticos y atmosféricos que originan la destrucción por este proceso. En el caso que nos ocupa -y considerando nuevamente la escala espacial amplia- es posible pensar que en el bosque la acción de la meteorización será menor que en la estepa y la costa marina. Esto ha sido planteado por Tappen (1994) y Borrero (2001c), y es concordante con lo planteado por Behrensmeyer (1978). En cambio, en los paisajes en los que predominan la vegetación baja y abierta, la acción de este proceso será mayor. Por lo tanto, los conjuntos de huesos de la estepa y costa marina que se encuentren en sectores que reúnan estas condiciones se verán más afectados por este proceso. En síntesis, en función de este proceso, es esperable una mayor conservación de los huesos en el bosque, mientras que en la estepa y la costa marina, la mejor preservación se restringirá a los sectores de vegetación alta y más densa.

Preservación y sepultamiento

Burial refers to the covering of faunal remains with sediments, which can be either mineralogical or biological (Lyman 1994a:406). En muchos casos, la preservación de restos depende de que sean cubiertos por sedimentos en un plazo limitado de tiempo. Para el caso específico de los huesos de aves, Bickart (1984) plantea que los ambientes que permiten esperar una mejor preservación son los que cuentan con escasos carroñeros y altas tasas de sedimentación.

Debido a la gran depositación de restos vegetales, el bosque es la unidad ambiental en la que la cobertura de los huesos y carcasas puede ser más rápida, pero dado que la biomasa animal existente en esta unidad ambiental es muy baja, son pocos los huesos que serán depositados naturalmente. En la costa marina y la estepa, las tasas de sedimentación serán diferentes entre hábitats e incluso, entre sectores de un mismo hábitat. Es decir que serán más dependientes de las condiciones microambientales particulares imperantes en diferentes zonas. Estas grandes unidades, por lo tanto, no son significativas para establecer las posibilidades que tienen los huesos para ser cubiertos por sedimentos.

En principio, existe una mayor probabilidad de cobertura por sedimentos en aquellos sectores en los que predomine la acumulación o en los que el contexto permita la preservación hasta que los huesos sean cubiertos. Inversamente, en los sectores en los que predominan la erosión y las tasas de sedimentación muy lentas, la destrucción de los huesos ocurrirá antes de que puedan ser sepultados.

Los sectores costeros en los que predominen los sedimentos finos, las márgenes de lagos u otros cuerpos de agua, las planicies de inundación y los ambientes eólicos como las dunas son los

sectores en los que existen mayores posibilidades de enterramiento de huesos (Behrensmeyer y Hook 1992; Butzer 1982; Lyman 1994a; Waters 1992).

**SEGUNDA PARTE. LOS ESTUDIOS ACTUALÍSTICOS:
PAISAJES TAFONÓMICOS DE RESTOS DE AVES
EN EL SUR DE PATAGONIA CONTINENTAL**

"[...] I have suggested that ecological and anatomical characteristics of the species still extant with which ancient man interacted were enduring objects for which uniformitarian assumptions might be securely warranted"
(Binford 1981:28).

*"Patterns in mammoth and mastodont bone assemblages must be defined by careful study of the fossils themselves; however, the **meaning** of these patterns can best be determined by actual observations of the proboscidean behavior involved in the creation of analogous bone accumulations"* (Haynes 1991:11; subrayado en el original).

Metodología general de los estudios actualísticos

Como vimos en el Capítulo 2, las observaciones efectuadas por varios investigadores sentaron las bases metodológicas de la tafonomía en espacios amplios (Behrensmeier 1978, Behrensmeier y Dechant-Boaz 1980; Blumenschine 1986, 1989; Borrero 1988b, 2000, 2001a, 2001b, 2001c; Borrero y Martín 1996; Borrero *et al.* 1991; Bunn *et al.* 1991; Haynes 1980, 1988, 1991; Sept 1994; Tappen 1995; entre otros).

Las investigaciones que hemos desarrollado en el sur de Patagonia continental, por lo tanto, siguen los lineamientos generales propuestos por los autores mencionados. La metodología implementada para relevar el registro óseo actual en superficie combina las estrategias de muestreo utilizadas por ellos. Por un lado, se plantearon transectas en distintos sectores del paisaje en cada una de las localidades. Por otro, se efectuaron observaciones puntuales en lugares no muestreados por las transectas, que presentaban un interés específico y cuyos datos complementan los obtenidos en las transectas. Las particularidades de nuestro trabajo en lo que respecta al taxón de interés -las Aves- y a las localidades en las que se efectuó el relevamiento, hacen necesario explicitar los aspectos específicos que guiaron las observaciones.

En este Capítulo, por lo tanto, se presentan detalladamente los objetivos de las observaciones actuales, así como todos los aspectos relacionados con la elección de los ambientes muestreados, la metodología general de los trabajos de campo y las variables utilizadas para efectuar los relevamientos. Aquí plantearemos los aspectos generales sobre estos puntos, mientras que los específicos están incluidos en el Capítulo correspondiente a cada una de las localidades. Esto implica que la ubicación y características propias de cada localidad de muestreo, así como las particularidades de las transectas y otros relevamientos efectuados en cada una de ellas, se detallan en el Capítulo correspondiente.

OBJETIVOS DE LOS TRABAJOS DE CAMPO

El objetivo general de los trabajos de campo fue *obtener muestras que permitiesen establecer las relaciones que existen entre procesos geoecológicos y registros óseos contemporáneos en el sur de Patagonia continental en una escala espacial amplia*. De este objetivo general se derivan otros más específicos, que se detallan a continuación.

En Capítulos anteriores planteamos que tanto los mecanismos que generan variabilidad en los conjuntos de huesos, como los contextos en los que la misma se produce, se distribuyen de forma

heterogénea en el espacio. La primera heterogeneidad es la que existe entre las tres grandes unidades ambientales que propusimos y que definimos como relevantes en función de las diferencias entre sus comunidades de aves. Por otro lado, estos ambientes no son uniformes y al considerar un paisaje en cada uno de ellos, vemos que presentan diversidad de hábitats aptos para la avifauna. Entonces, dos de los objetivos específicos fueron:

1) *obtener muestras en localidades que representasen estas tres unidades ambientales: la costa marina, la estepa y el bosque andino-patagónico (o su ecotono con la estepa).*

2) *en cada localidad, relevar los diferentes sectores del paisaje que pudiesen constituir hábitats diferenciados para las aves.*

Planteamos, además, que la especificidad de la conformación anatómica -y por lo tanto esqueletaria- de las aves puede tener consecuencias tafonómicas diferentes de las que los mismos procesos promueven en los huesos de mamíferos (ver Capítulos 4 y 6). Dadas las diferencias anatómicas que existen entre las aves que constituyen los grupos *taxon-free* que propusimos, es posible que existan diferencias en lo que respecta a lo tafonómico. Por lo tanto, las muestras obtenidas deberían permitir:

3) *comparar la forma en que los procesos tafonómicos afectan a los restos de diferentes grupos de vertebrados, específicamente mamíferos y aves.*

4) *comparar los registros óseos de los diferentes grupos taxon-free de aves de Patagonia.*

Desde el punto de vista tafonómico, otras variables relevantes son las relacionadas con la depositación, distribución y destrucción/preservación de los huesos en los diferentes ambientes, así como en los distintos hábitats dentro de un paisaje. En función de esta afirmación, se plantearon los siguientes objetivos:

5) *estimar los factores que inciden en la depositación de huesos en las diferentes unidades ambientales y en diferentes sectores del paisaje en cada una de ellas.*

6) *relacionar la mortalidad con aspectos específicos de la biología y ecología de las aves, y su distribución en el paisaje de cada una de las localidades.*

7) *conocer los procesos tafonómicos operantes y evaluar su importancia en la conformación del registro óseo de las aves.*

Todos estos objetivos están dirigidos a conocer la naturaleza y la dinámica (*sensu* Cruz *et al.* 1993-94) de los conjuntos de huesos de aves en el sur de Patagonia continental. Lo esperado es que este conocimiento constituya la base para el desarrollo de la tafonomía de aves en la región. Los resultados conformarán instrumentos analíticos que permitirán -entre otras cosas- estimar la historia tafonómica de los conjuntos de huesos, asegurar la comparabilidad de los mismos,

garantizar su integridad (*sensu* Binford 1981) y, como consecuencia, evaluar el rol de estos vertebrados en la subsistencia de las poblaciones humanas prehistóricas.

ASPECTOS METODOLOGICOS

Las localidades relevadas

Dados los objetivos planteados, el relevamiento se efectuó en función de criterios que permitieron cubrir un espectro amplio de variabilidad a partir de consideraciones principalmente avifaunísticas, que a su vez combinaron criterios vegetacionales y geomorfológicos.

En conjunto, las localidades abarcan sectores de la costa marina, de estepa y de ecotono estepa/bosque. Cada una de las localidades relevadas posee una amplia gama de hábitats apropiados para las aves. Es por eso que consideramos que la muestra obtenida es representativa de las diferencias en grano grueso que pueden ser relevantes para interpretar el registro óseo de aves en el sur de Patagonia continental. En la Figura 7.1. puede apreciarse la ubicación de cada una de las localidades en la provincia de Santa Cruz.

En el Capítulo 5 planteamos que las aves de la región se concentran fundamentalmente en hábitats costeros. Por lo tanto, dos de las localidades elegidas corresponden a la zona costera: la primera en la Reserva Provincial Cabo Virgenes y la segunda en Punta Medanosa, ubicadas respectivamente en el sur y norte de la Provincia de Santa Cruz. La costa en ambos sectores presenta diferencias en lo que respecta a aspectos geomorfológicos, pedológicos y ecológicos (Borrelli *et al.* 1987). Además, si bien algunas de las especies de aves presentes en ambas localidades son las mismas, la costa norte de Santa Cruz presenta una mayor variabilidad ambiental y en conexión, una mayor variedad de especies de aves (Gandini y Frere 1998b).

Otra de las localidades relevadas es la cuenca del río Gallegos, en sus cursos medio e inferior. El Gallegos es uno de los grandes ríos del sur de Patagonia continental y está asociado a un paisaje característico en la región. Por lo tanto, consideramos que las observaciones en esta cuenca también pueden ser pertinentes para entender los conjuntos de huesos de otras cuencas fluviales de la región que estén asociadas a ambientes de estepa xérica.

La última localidad es el Parque Nacional Perito Moreno, en la porción noroeste de Santa Cruz. Presenta un paisaje glaciario y está caracterizada por una diversidad de rasgos geomorfológicos propios de la Patagonia Andina. Una de las características principales de la región Andina es la presencia de una serie de profundos lagos de origen glaciario, que se extiende entre los 39° S y los 54° S (Modenutti *et al.* 1998). Entonces, los resultados obtenidos en este

Figura 7.1. – Ubicación de las cuatro localidades en la provincia de Santa Cruz.



Parque pueden ser un referente amplio para entender también los procesos tafonómicos en ambientes relacionados con cuencas lacustres similares.

En todas las localidades, la fisonomía vegetal predominante es la estepa (Borrelli *et al.* 1987; Cuadra y Oliva 1996; León *et al.* 1998; Oliva *et al.* 2001a), por lo que este ambiente fue ampliamente muestreado. Sin embargo, hay diferencias entre localidades. En Cabo Virgenes la vegetación corresponde a una estepa magallánica, en este caso una estepa gramínea húmeda. En Punta Medanosa predomina una estepa arbustiva generalmente muy rala, del tipo de los eriales. El valle del río Gallegos se caracteriza por presentar una estepa gramínea de características xéricas y, por último, en el Parque Nacional Perito Moreno existen estepas gramíneas de buena cobertura.

El ecotono estepa-bosque y el bosque andino patagónico fueron relevados en el Parque Nacional Perito Moreno. Allí, la vegetación se adapta al gradiente altitudinal, con faldeos cubiertos por bosques en los que predominan los *Nothofagus spp.*, fondos de valles con praderas húmedas (mallines) y bosques bajos.

Las transectas

Continuando con la metodología implementada por varios investigadores (Behrensmeier 1993a; Behrensmeier y Dechant-Boaz 1980; Blumenschine 1989; Borrero *et al.* 1991; Sept 1994; Tappen 1995), la técnica de muestreo elegida para efectuar las observaciones en el campo fue la realización de transectas lineales en diferentes sectores del paisaje. En algunas de las localidades se efectuaron, además, observaciones en puntos específicos del espacio que, si bien no presentaban particularidades ambientales, tenían interés desde el punto de vista tafonómico debido a sus características en lo que respecta a la depositación de huesos. Ejemplos de estos casos son algunos abrigos rocosos, así como lugares en donde se registraron carcasas o concentraciones de restos de ñandú petiso, debido a lo infrecuente de su presencia.

En todos los casos, el muestreo fue efectuado a pie. *Foot survey of this kind is labour-intensive, and covers much less total area than the "drive by" sampling techniques used in the Amboseli and Serengeti open country landscape taphonomy studies, where a bone spotter rode on a vehicle searching for bones with binoculars* (Sept 1994:221). Sin embargo, tal como establece Sept para el valle de Ishasha, aunque brinda una menor cobertura areal, el muestreo a pie permite un registro más efectivo de los huesos superficiales.

Además, se tuvo en cuenta que [...] *the bone density estimates based on foot survey data are likely to be more accurate and less biased towards the elements of large individuals than those based on more remote census techniques* (Sept 1994:221). Dado que en nuestro caso el objetivo

central fue relevar los restos de aves, que presentan menor tamaño que los ungulados y demás vertebrados de tamaño mediano a grande relevados en otros estudios, esta consideración fue de particular importancia.

En cada una de las localidades elegidas, las transectas se emplazaron en diferentes sectores, buscando maximizar la variabilidad que permitiera cubrir el espectro de hábitats utilizados por los distintos grupos de aves. El largo de las transectas fue determinado, en líneas generales, por alguna característica natural -tanto topográfica como vegetacional-. Las transectas se finalizaron al registrarse algún cambio en el paisaje o cuando algún accidente natural -río, cañadón- o un rasgo antrópico -camino, alambrado, cercanía a un lugar poblado- impedía continuar el relevamiento.

Cada transecta fue dividida en muestreos de 100 m de largo y el ancho fluctuó entre 5-10 m, según la localidad y las posibilidades que cada una brindase para un relevamiento eficaz. El ancho de las transectas se aclara en el Capítulo correspondiente a cada localidad. En algunas ocasiones, el hábitat de interés abarcó una superficie menor a la del correspondiente muestreo, por lo que se respetó el criterio de homogeneidad ambiental y se finalizó el relevamiento antes de cubrir los metros cuadrados estipulados. La división en muestreos dentro de cada transecta tuvo fines operativos, ya que facilitó el relevamiento. Además, se consideró que podía constituir un instrumento para evaluar, en los casos en que fuera necesario, cambios significativos en la depositación de huesos dentro de cada una de las transectas.

La vegetación fue uno de los criterios que se tuvieron en cuenta al considerar la localización de las transectas, no sólo debido a que es una de las variables que pueden definir un hábitat apropiado para las aves, sino porque es un importante factor limitando la visibilidad. Por ejemplo, en la Reserva Provincial de Cabo Vírgenes gran parte del sector de interés presenta una cobertura vegetal del 100%, constituida por matas de hasta 1 m de altura. Por lo tanto, las decisiones para emplazar las transectas conjugaron las posibilidades operativas con la necesidad de relevar los diferentes hábitats disponibles para las aves (*ver* Capítulo 10).

Por otro lado, algunos rasgos geomorfológicos (como terrazas fluviales o lacustres, morenas y planicies) también fueron considerados al evaluar la ubicación de las transectas, ya que en muchos casos delimitan hábitats específicos para las aves. Es necesario aclarar que consideramos que unidades geológicas o geomorfológicas mayores, como las unidades de paisaje definidas en el río Gallegos (Cruz *et al.* 2000), no son significativas para los estudios tafonómicos que encaramos, debido a que incluyen mucha heterogeneidad. En el caso del relevamiento en esa localidad, iniciamos el registro en función de esa segmentación del paisaje. Durante los trabajos de campo iniciales establecimos que las geoformas particulares -y no las unidades de paisaje-

eran la unidad significativa en muchos casos y que, en otros, una misma geoforma (por ejemplo, las terrazas fluviales) presentaba sectores altamente diferenciados desde el punto de vista ecológico y tafonómico. Es por eso que el relevamiento en la cuenca del río Gallegos, así como en las otras localidades, se efectuó finalmente en función de la definición de hábitats. Un hábitat es el lugar en que vive un organismo (Begon *et al.* 1999; Pianka 1984). En nuestro caso, los hábitats fueron definidos combinando los rasgos geomorfológicos con el tipo de vegetación, y fundamentalmente, por la presencia de aves. Esta presencia fue establecida a partir del avistaje directo y por el registro de rastros de su uso, como pisadas o excrementos. En varios casos, además, se contó con información de pobladores de la zona (guardaparques, trabajadores rurales) y la de científicos especialistas en aves que trabajan en el área.

Tipos de hábitats considerados

En cada una de las unidades ambientales establecidas existen numerosos hábitats diferenciados, cada uno de los cuáles puede albergar avifauna específica. Los hábitats pueden ser definidos en varias escalas espaciales, que abarcan desde la geográfica hasta la microambiental (Wiens 1986; Orians y Wittemberger 1991; Bergin 1992; *en* Stokes y Boersma 1998). En función de posibilitar la comparación entre localidades, en nuestro caso decidimos agrupar los diferentes hábitats en tres tipos amplios, que son: acuáticos, terrestres y costeros.

Consideramos como hábitats acuáticos a todos aquellos relacionados con cuerpos de agua (en aquellos sectores que posean una profundidad de hasta 6 metros) y otros humedales (Davison y Canevari 1998), en este caso restringidos al ámbito continental. Los humedales considerados en esta categoría de hábitat son sectores que periódica o estacionalmente se saturan o cubren de agua, pueden tener vegetación hidrófila y suelos hídricos. Incluyen mallines o vegas, planicies de inundación, charcas, lagunas y lagos, márgenes de ríos, deltas, y otros hábitats que cumplan con los criterios enumerados. Las aves que predominan son las acuáticas como cauquenes, patos, gallaretas, macáes, etc., aunque otras aves de hábitos eminentemente terrestres, como los ñandúes, también se congregan en sus alrededores.

Los hábitats terrestres son aquellos que albergan aves exclusivamente terrestres, incluyen una serie de fisonomías vegetales y están asociados a rasgos geomorfológicos variados. En el sur de Patagonia continental, estos hábitats son fundamentalmente estepas y pastizales no relacionados con humedales. Las aves características son el ñandú y los tinámidos.

Con respecto al criterio para establecer los hábitats costeros, operativamente consideramos que están definidos por la presencia de organismos que en su mayoría provienen del mar, con solamente algunos habitantes terrestres, según lo propuesto por Bennett y Humphries (1978).

Estos hábitats incluyen las dunas, estuarios, marismas, bancos de grava, acantilados costeros y planicies mareales (Bennett y Humphries 1978; Carleton Ray y Hayden 1992). Las aves marinas y costeras son un grupo numeroso, dentro del cual se cuentan pingüinos, cormoranes, gaviotas, eskúas, playeros, etc.

EL RELEVAMIENTO

En todos los casos, se efectuó una búsqueda cuidadosa e intensiva de huesos. El relevamiento fue efectuado por un único observador, con excepción de la localidad Río Gallegos, en donde los observadores fueron dos. Excepto en esta última localidad, cada transecta fue recorrida dos veces, para garantizar que las estimaciones de densidad y de representación de los taxa de menor tamaño fuesen realistas. Se registraron datos contextuales y del registro óseo. Los datos contextuales incluyeron: tipo de sustrato, tipo de vegetación predominante en el ambiente, porcentaje de cobertura vegetal, fauna avistada, rastros de fauna (huellas, excrementos, plumas, etc.) y visibilidad. La visibilidad fue evaluada en relación al registro óseo actual, a partir de una escala nominal que abarca categorías como *muy buena*, *buena*, *regular* y *mala*. Esta escala no se relaciona únicamente con el porcentaje de cobertura vegetal, ya que en algunos casos (mallines y otros humedales, praderas, etc.), aunque la cubierta fuese del 100%, las características de la vegetación resultan en una visibilidad muy buena en lo que respecta a los huesos actuales. Por lo tanto, fue la combinación entre cobertura y características de la vegetación lo que determinó la visibilidad en un hábitat específico.

Durante el relevamiento en las transectas, cada hueso fue examinado individualmente y dejado en su lugar. Las variables relacionadas con el registro óseo que se relevaron fueron las siguientes: taxa (o categorías *taxon-free*) y partes esqueletarias presentes, tipo de concentración de los restos, articulación, integridad de las carcasas, estadio de meteorización, grado de enterramiento y modificaciones óseas presentes (fracturas, daños de predadores, etc.).

Las unidades de observación y análisis

Tanto durante el relevamiento como en el análisis de la información generada actualísticamente, se privilegiaron algunas de las unidades utilizadas comunmente por los zooarqueólogos. También en este caso -como en el de las técnicas de muestreo implementadas- se siguieron fundamentalmente los lineamientos establecidos por otros investigadores dedicados a la tafonomía en espacios amplios. De todos modos, es necesario presentar y fundamentar brevemente la elección de estas unidades.

Durante el relevamiento se utilizaron fundamentalmente dos unidades: el NISP (*Number of Identified Specimens*) y el MNE (*Minimal Number of Elements*). Otra unidad, el MNI (*Minimal Number of Individuals*), sólo fue calculada en unas pocas oportunidades. A pesar de que el MNI es frecuentemente utilizado en el análisis zooarqueológico, no es de utilidad para evaluar las propiedades tafonómicas que constituyen nuestro objetivo, salvo en los casos que se especifican más adelante. Debido a que la estrategia de relevamiento no contemplaba la recolección de los restos, en todos los casos el cálculo de estas unidades se efectuó en el campo.

El NISP es la unidad mínima de observación y análisis (Lyman 1994b; Mengoni Goñalons 1988, 1999). *Specimens can, but need not be skeletal elements and are observational units* (Lyman 1994b:39). Su cálculo por transecta es el producto del conteo de todos los especímenes registrados en ella, considerando todos los elementos completos y las porciones de elementos identificables en algún nivel taxonómico o asignables a alguna de las categorías *taxon-free*.

Lyman (1994b) considera que el MNE es una unidad analítica más que observacional, debido a que para su cálculo, el analista usa un conjunto de criterios a partir de los cuales los especímenes son considerados como independientes o no. *Skeletal elements are "anatomical organs" that may be represented by fragments or whole bones and are represented, partially or completely, respectively, by archaeological specimens. In other words, a complete femur recovered from a site is a specimen, an observational unit, and a skeletal element. A fragment of a femur such as the distal end is a specimen, an observational unit, and represents but is phenomenologically not, technically, a skeletal element* (Lyman 1994b).

En nuestro caso, el cálculo del MNE se basó en consideraciones referidas al grado de integridad de los elementos, las porciones anatómicas presentes, el tamaño, la proximidad y la posibilidad de ensamblaje. A partir de la evaluación en el campo, consideramos que los especímenes en diferentes transectas provenían de diferentes individuos (tal como lo hacen Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Blumenschine 1989; Sept 1994) y por lo tanto, de diferentes elementos. Dentro de una misma transecta, por razones operativas, sólo se pudo determinar que dos especímenes correspondían a un mismo elemento dentro de un rango de proximidad espacial razonable, lo cual resulta en una posible sobreestimación de los elementos presentes en cada transecta.

Como se dijera, el MNI sólo se utilizó en unas pocas situaciones, fundamentalmente como un medio para establecer si en una concentración de huesos estaban representados uno o más individuos (sin especificar cuantos). Los casos en que se efectuó el cálculo de la cantidad de individuos representados fueron las pequeñas concentraciones, registradas en contextos ambientales en los que predominaban los huesos aislados. Se tomó esta decisión debido a que en

contextos de gran acumulación de huesos, como los sectores de costa, es operativamente imposible el cálculo de esta unidad en el campo. Además, dado que optamos por considerar al elemento como la unidad relevante para el análisis (tal como lo hacen Blumenshine 1989; Sept 1994; Tappen 1995), la cantidad de individuos tiene una utilidad acotada al caso de las concentraciones que hemos mencionado arriba.

Las variables del registro óseo

Taxa o categorías *taxon-free* presentes.— Para efectuar el relevamiento de los huesos de aves se utilizaron las categorías *taxon-free* presentadas en el Capítulo 2. De todos modos, cuando fue posible se efectuó la determinación taxonómica correspondiente. Una aclaración necesaria se relaciona con el tamaño de las aves consideradas. Este proyecto tiene por objetivo estudiar el registro óseo de aquellas aves que pudieran haber tenido un interés económico para las poblaciones humanas del pasado. Por lo tanto, las observaciones se centraron en aquellos taxa de tamaño mediano a grande, tal como ha sido determinado por Lefevre (1989) para las aves patagónicas.

Para el registro de los huesos de mamíferos también se efectuó la determinación taxonómica hasta el nivel en que la misma fuese posible. Sin embargo, las categorías que constituyeron la base para comparar con los restos de aves fueron dos: “mamíferos pequeños”, para aquellos de menos de 5 kg, y “mamíferos grandes” para los de peso mayor. Se consideró como “mamíferos grandes” al guanaco, el huemul, el zorro colorado, el puma, los mamíferos marinos (pinnípedos y cetáceos), el ganado ovino y otros animales domésticos presentes en la región. Entre los “mamíferos pequeños” se incluye a los zorros grises, los armadillos, las “maras” o liebres patagónicas, los zorrinos, la liebre europea y otros roedores.

La representación de partes esqueléticas.— Según Behrensmeyer (1991:302), [...] *the frequencies of occurrence of different elements in bone assemblages provide evidence for taphonomic history*. Por lo tanto, esta variable fue considerada de gran importancia, lo que se relaciona con la elección del MNE como una de las medidas de abundancia relevadas.

La determinación anatómica de cada espécimen óseo fue efectuada definiendo elementos anatómicos individuales en todos aquellos casos en los que fue posible. En los que no lo fue, se efectuó la determinación remitiendo a alguna porción esquelética más amplia, como “hueso largo”, “extremidad” o “esqueleto axial”.

Para efectuar la comparación en la representación de las distintas partes esqueléticas de aves, los elementos fueron agrupados en las siguientes unidades anatómicas: a) *extremidades anteriores*: húmero, radio, ulna, carpometacarpo, falanges anteriores; b) *cintura escapular*:

escápula, coracoides, fúrcula; c) *extremidades posteriores*: fémur, tibiatarso, fibula, rótula, tarsometatarso, falanges posteriores; d) *cintura pélvica*: pelvis y sinsacro; y e) *esqueleto axial*: cráneo, mandíbula, vértebras, costillas y esternón.

Tipo de concentración de los restos.— La forma en que los restos se presentan en diferentes ambientes, o en diferentes sectores de un paisaje, puede ser un indicador importante de los procesos tafonómicos que operan en ellos. La concentración de los restos permite establecer las formas posibles de distribución en el espacio y su correlato ecológico (Tappen 1995).

Para relevar esta variable, se consideraron dos categorías: *huesos aislados*, que son aquellos hallazgos de huesos únicos, y *concentraciones*. Tal como ha señalado Tappen (1995), el concepto de concentración sufre los mismos problemas que el de “sitio” en arqueología, porque en muchos casos la distribución de restos es casi continua en el espacio. En nuestro caso, definimos que una concentración es un sector de mayor acumulación de huesos (conformada por cinco o más especímenes) rodeado por un área en la que no se registran restos. Es decir que una concentración puede estar constituida por restos de un único o varios individuos (de la misma o de diferentes especies).

Articulación.— Esta variable incide en la formación de acumulaciones, ya que la dispersión comienza al desarticularse las carcasas. Los huesos aislados actúan como partículas sedimentarias, con un potencial de transporte altamente variable según su forma y tamaño (Gifford 1981). La secuencia y tasa de desarticulación después de la muerte varían entre especies y son una función de la estructura y tamaño corporal (Behrensmeyer 1991). También es importante la incidencia de las condiciones ambientales en estos procesos. Por ejemplo, la preservación de huesos articulados puede indicar rápido enterramiento o circunstancias tales como anoxia, además de transporte y acumulación por predadores (Behrensmeyer 1991; Binford 1981; Gifford 1981).

Para el relevamiento, esta variable fue dividida en dos categorías. La primera es *huesos no articulados*, que incluye elementos o porciones de elementos completamente desarticulados. La segunda es *huesos articulados*, que son aquellos que [...] *retain their exact anatomical positions relative to one another* (Behrensmeyer 1991:302). Se consideraron dentro de esta categoría todos aquellos casos en los que dos o más huesos se encuentran articulados.

Integridad de las carcasas.— Esta variable es otra medida del proceso de desarticulación, en este caso, no entre porciones anatómicas, sino de una carcasa. Se relevó el grado de integridad de las mismas, a partir de la división de esta variable en dos categorías. Las *carcasas completas* comprenden todos los casos en los que se registró entre el 100 y el 75% de la carcasa, mientras que *carcasas parciales* abarca aquellos casos de representación de menos del 75%. En todos los

casos, se consideró como carcasa a aquellas porciones anatómicas en las que predominaba la presencia de tejidos blandos y en las que la exposición de los huesos era mínima.

Enterramiento.— Fue definido según lo establecido por Behrensmeyer y Dechant-Boaz (1980), considerando que un hueso se encontraba enterrado cuando el 50% o más de su superficie estaban cubiertos por sedimentos.

Modificaciones óseas.— Se hace referencia a cualquier forma de alteración en los huesos, incluyendo astillado, marcas superficiales, abrasión, pulido o fragmentación. Estas modificaciones son el producto de la interacción del hueso con alguna clase de fuerza destructiva, tanto biológica como física o química. Están determinadas por las propiedades de los huesos y por la intensidad relativa de la acción del proceso destructivo (Binford 1981; Gifford 1981).

Se relevaron las siguientes modificaciones óseas: estadios de meteorización, fracturas, daños de carnívoros y marcas superficiales indeterminadas. En este último caso, se procedió a la descripción morfológica de las mismas.

Con respecto a la *meteorización*, dado que los estadios propuestos por Behrensmeyer (1978) son para mamíferos de más de 5 kg de peso, se consideró que no son apropiados para evaluar este proceso en huesos de aves. Por lo tanto, se utilizaron los propuestos para aves de la costa de Tierra del Fuego (Muñoz y Savanti 1998), que fueron detallados en el Capítulo 3.

Los criterios morfológicos para definir los *daños de carnívoros* son los determinados por Binford (1981). También se relevaron las modificaciones producidas por raíces y por pisoteo. Cuando los rasgos no eran claramente asignables a algún agente específico, la modificación fue considerada como marca indeterminada y se procedió a su descripción.

Capítulo 8

La zona cordillerana en el noroeste de Santa Cruz

En la década del '80 comenzaron las investigaciones arqueológicas en el Parque Nacional Perito Moreno (Aschero 1981-82, 1996; Aschero *et al.* 1992-93; Aschero *et al.* 1992; entre otros), dirigidas por el Lic. Carlos Aschero. En función de preguntas específicas sobre la tafonomía de aves y un interés más amplio por diversos aspectos de la tafonomía de vertebrados y su relevancia para comprender la formación de los conjuntos arqueofaunísticos de los sitios en abrigos rocosos que estaban siendo excavados (Cruz 1995b), el Parque Nacional Perito Moreno fue la localidad en la que se iniciaron las investigaciones que se presentan aquí. Además de participar en las campañas arqueológicas desde 1992, se efectuaron observaciones exclusivamente tafonómicas durante marzo/abril y noviembre de 1995, febrero de 1996 y abril de 1998 (Cruz 1995a, 1996, 1998).

Entonces, este Capítulo está dedicado a los resultados de las investigaciones tafonómicas efectuadas en este sector de la zona cordillerana de Santa Cruz. Primero se presentarán las características del área de investigación y aquellos aspectos metodológicos no incluidos en el Capítulo 7. Luego, los resultados obtenidos y, finalmente, se plantearán la discusión y las conclusiones generales acerca de la dinámica tafonómica de la localidad.

EL PARQUE NACIONAL PERITO MORENO

Características generales del área

El Parque Nacional Perito Moreno (47° 40' S - 72° 30' O) abarca una superficie de 115.000 ha. Se ubica en la porción sur de la cordillera de los Andes, en el NO de Santa Cruz. Presenta un paisaje modelado principalmente por procesos glaciares y actualmente hay ocho lagos de este origen: los lagos Belgrano, Volcán, Península, Mogote, Azara y Nansen, de vertiente pacífica a través del río Carrera, y Burmeister, de vertiente atlántica a través del río Robles. El nivel trófico de estos lagos, al igual que el de otros lagos cordilleranos, es oligotrófico a ultraoligotrófico (Mermoz 1998; Modenutti *et al.* 1998). Otro cuerpo de agua permanente es la laguna Robles, que ha sido señalada como un lugar de importancia para la nidificación de avifauna acuática (Iglesias y Pérez 1998). Esta laguna tiene alimentación freática y de deshielo, presenta vegetación acuática sumergida y está rodeada por pastizales de coirón dulce (Mermoz 1998). En el Parque también hay otros cuerpos de agua semipermanentes y transitorios, de diferentes tamaños y

duración. En total, los cuerpos de agua constituyen el 10,64% de su superficie (Mermoz 1998). La ubicación de varios de estos lagos y lagunas puede apreciarse en la Figura 8.1.

El clima de la región es templado-frío a frío en verano (pocas veces se exceden los 15°C) y glacial durante el invierno (hasta -30°C). Las precipitaciones (200-300 mm) aumentan de este a oeste (Cuadra 1995; Cuadra y Oliva 1996), por lo que la vegetación varía de esteparia a bosques densos de *Nothofagus sp.* en la misma dirección. El clima y la altura promedio (830 m.s.n.m.) determinan la poca diversidad de especies arbóreas presentes (Borelli *et al.* 1987; Cuadra y Oliva 1996; Mermoz 1998), fundamentalmente lenga (*N. pumilio*), ñire (*N. antarctica*) y guindo (*N. betuloides*). El límite altitudinal del bosque se encuentra a los 1.000-1.250 m.s.n.m., variando según la orientación de las laderas (Serret 1993). El tipo de vegetación predominante es el constituido por estepas, pastizales y mallines, que abarcan un 34,58% de la superficie del Parque, mientras que el bosque constituye el 21,96% y los matorrales el 4,17% (Mermoz 1998).

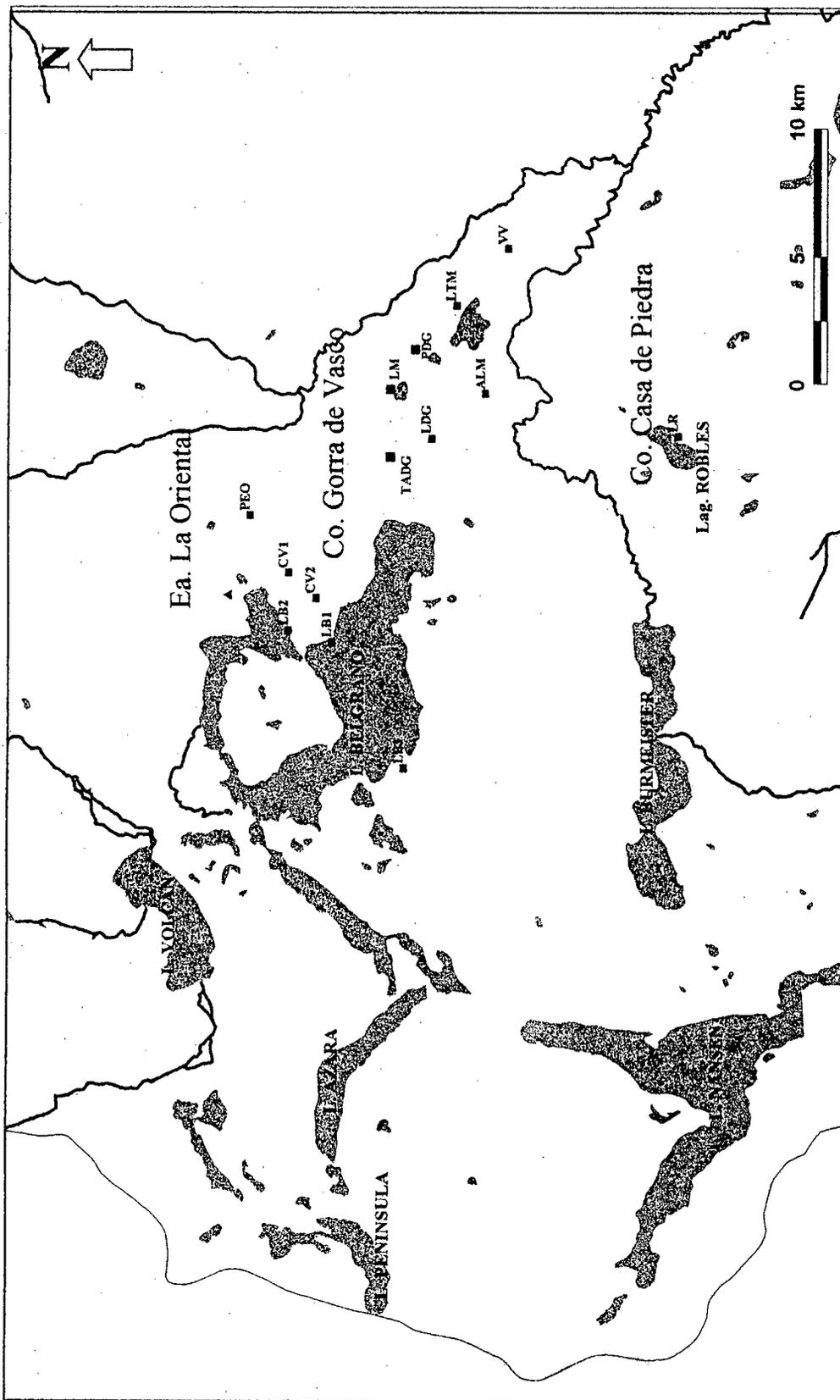
Con respecto a la avifauna, se combinan los elementos característicos de la estepa y el bosque andino-patagónico presentados en el Capítulo 5. Aunque en general predominan los grandes lagos oligotróficos, algunos cuerpos de agua -como la laguna Robles- constituyen humedales que presentan características apropiadas para la nidificación de algunas aves acuáticas, entre ellas especies endémicas, raras y amenazadas (Iglesias y Perez 1998).

A pesar de que este Parque Nacional fue declarado área protegida durante la primera mitad del siglo XX, se continuaron las actividades de ganadería ovina dentro de sus límites. El ganado se ha ido retirando por etapas de distintos sectores del Parque, hasta que a mediados de la década de 1990 sólo quedaron algunos animales destinados al consumo interno de los pobladores. Dos de las más rápidas consecuencias del retiro del ganado fueron cambios en la vegetación y el acceso de los guanacos a zonas antes destinadas a las ovejas.

Aunque se ha destacado que en Patagonia la población de guanacos ha disminuído en función del desarrollo de las actividades económicas (Rabinovich *et al.* 1987; Roig 1991; entre otros), este Parque Nacional cuenta con una población numerosa. Como sucede en toda Patagonia, los hábitats usualmente utilizados por los guanacos son zonas con aguadas permanentes, con anfractuosidades en el terreno, con profundas gargantas y cañadones que ofrecen refugio, buenas vías de escape y abundante pastizal. Aunque prefieren los espacios de vegetación abierta, se los encuentra en un espectro de fisonomías vegetales más amplio (Rabinovich *et al.* 1987). Dentro del Parque, uno de los sectores en los que se congregan es el comprendido por la península Belgrano, el istmo y áreas aledañas en la costa del lago, así como el sector conocido como Campo del Vasco.

Dada la condición de área protegida, los predadores no se encuentran amenazados y actualmente es posible avistar zorros y pumas, así como registrar sus rastros: pisadas,

Figura 8.1. - Parque Nacional Perito Moreno: Ubicación de transectas.



LB: lago Belgrano; LR: laguna Robles; LDG: lagunas estacionales detrás de alero Destacamento Guardaparques; LM: laguna estacional morenas frente al Destacamento Guardaparques; LTM: laguna Co. Tres Morros; PDG: planicie Destacamento Guardaparques; VV: planicie Vuelta del Valle; CV: Campo del Vasco; PEO: planicie Ea. La Oriental; ALM: planicie alero La Mesita; TADG: transecta alero Destacamento Guardaparques.

excrementos, “rascadas” o “arañadas” de los pumas, así como restos de las matanzas de guanacos que efectúan en diferentes sectores del Parque (Cruz 1996; Guardaparques S. Aguado, A. Falcone y J. Mariatti, comunicación personal; observaciones personales durante los trabajos de campo de los años 1992, 1994, 1995, 1996 y 1998). Además, en varios aleros rocosos se han registrado madrigueras y letrinas actuales de zorros (Cruz 2000a, 2000b).

Uno de los cérvidos patagónicos, el huemul (*Hippocamelus bisulcus*), habita la franja de borde del bosque de lenga, los matorrales post-incendios y matorrales periglaciares correspondientes a un estado sucesional de lugares deglaciados cercanos a los hielos continentales (Serret 2001). Dadas las condiciones de intangibilidad del sector oeste del P. N. Perito Moreno, y la continuidad con territorios chilenos en los que la presencia del huemul es abundante, se ha determinado que es un área de gran valor para la conservación de éste cérvido (Serret 1993). En concordancia, la población del Parque está constituida por 100 individuos y es el núcleo de mayor tamaño dentro de la Argentina (Serret 2001).

Por último, entre los mamíferos pequeños comunes en la zona se incluyen incluyen los zorrinos, los chinchillones (*Lagidium wolffsohni*) -roedores endémicos del este de Chile y sudoeste de Argentina-, las liebres europeas y otros roedores.

ASPECTOS METODOLÓGICOS

Las transectas

Se efectuaron transectas en relación con cuerpos de agua (uno de los lagos de origen glaciario y varias lagunas), en planicies glaciarias, en terrazas de origen lacustre y en morenas. Estas transectas cubrieron sectores de estepa, de ecotono bosque-estepa y de bosque de *Nothofagus sp.* La ubicación de las transectas puede observarse en la Figura 8.1. Además se realizaron observaciones en abrigos rocosos. En la Tabla 8.1. se detallan las características ambientales del espacio muestreado por cada transecta.

Los humedales fueron ampliamente relevados debido a que constituyen hábitats aptos para las aves acuáticas. Las transectas LB se efectuaron en las márgenes del lago Belgrano, uno de los grandes lagos de origen glaciario. La transecta LB1 se planteó sobre varios tramos de la playa actual del lago, desde el Co. Gorra de Vasco hasta el istmo de la península Belgrano. Esta transecta no se efectuó de forma continua debido a que en algunos sectores la costa es un acantilado que cae a pique sobre el lago. La transecta LB2 se emplazó desde el istmo hacia la Ea. La Oriental. En esta transecta hubo mayor continuidad debido a las características de la costa, que de todos modos fue inaccesible en algunos sectores. La transecta LB3 se efectuó en la

margen del lago correspondiente al llamado Lote 9, frente a la isla Guanacos. El ancho de todas estas transectas fue de 10 m.

Tabla 8.1. - Características ambientales de los sectores muestreados por las transectas en el P. N. Perito Moreno.

Transecta	Unidad ambiental	Hábitat	Vegetación ⁽¹⁾	Fauna ⁽²⁾
LB1	ecotono estepa-bosque	acuático	estepa de coirón bosquetes de lenga	guanacos, puma, liebres, aves acuáticas
LB2	ecotono estepa-bosque	acuático	estepa de mata torcida bosquetes de lenga	guanacos, liebres, aves acuáticas
LB3	bosque	acuático	mallín, matorral de ñire bosque de lenga	zorros, liebres, aves acuáticas, rapaces
LR	estepa	acuático	pastizal de coirón dulce	aves acuáticas, ñandúes, liebres
LDG	estepa	acuático	estepa de mata torcida	aves acuáticas, liebres, zorros
LM	estepa	acuático	estepa de mata torcida	ñandúes, liebres, aves acuáticas, zorros, guanacos
LTM	estepa	acuático	estepa de mata torcida	ñandúes, liebres, zorros, aves acuáticas
PDG	estepa	terrestre	estepa herbácea	ñandúes, liebres, guanacos, zorros
VV	estepa	terrestre	estepa de mata torcida	ñandúes, aves acuáticas, zorros
CV1	estepa	terrestre	estepa de mata torcida	guanacos, puma, liebres, zorros, cóndores
CV2	estepa	terrestre	estepa de mata torcida	guanacos, puma, liebres, zorros, cóndores, aves acuáticas
PEO	estepa	terrestre	estepa de mata torcida	ñandúes, zorros, liebres
ALM	estepa	terrestre	estepa de mata torcida	ñandúes, aves acuáticas, liebres
TADG	estepa	terrestre	estepa herbácea	zorros, rapaces

LB: Lago Belgrano; LR: Laguna Robles; LDG: lagunas estacionales detrás del Alero Destacamento Guardaparques; LM: laguna estacional en morenas frente al Destacamento Guardaparques; LTM: laguna estacional frente al Co. Tres Morros; PDG: planicie Destacamento Guardaparques; VV: planicie Vuelta del Valle; CV: campo del Vasco; PEO: planicie Ea. La Oriental; ALM: planicie Alero La Mesita, TADG: transecta Alero Destacamento Guardaparques.

⁽¹⁾ tipo de vegetación del sector. Tomado de Mermoz (1998). ⁽²⁾ en función de avistaje directo o del registro de huellas, excrementos o nidos.

La transecta LR (laguna Roble) cubrió gran parte del perímetro de la laguna, sobre una franja de guijarros carente de vegetación. La transecta LDG se efectuó bordeando una pequeña laguna estacional, ubicada en el sector de morenas que se encuentra entre el Destacamento de Guardaparques y el lago Belgrano (Figura 8.2.). La transecta LM se emplazó en otra laguna

entre morenas, esta vez en las que se ubican entre el Destacamento y la meseta del Águila. La transecta LTM se efectuó en la laguna estacional frente al Co. Tres Morros, en el sector oriental del Parque. Estas transectas cubrieron un espacio de 10 m de ancho, el largo fue variable en función del tamaño del cuerpo de agua.

También se muestrearon sectores que permitieron evaluar hábitats exclusivos del ñandú petiso y otras aves terrestres. En la planicie glaciaria sobre la que se emplaza el camino de entrada al Parque se plantearon transectas en tres sectores diferentes: la transecta PDG (planicie Destacamento Guardaparques) frente al Destacamento de Guardaparques, la transecta ALM (alero La Mesita), desde un pequeño alero de arenisca conocido como La Mesita, y por último, la transecta VV se efectuó en el sector conocido como Vuelta del Valle. En el Campo del Vasco se efectuaron dos transectas paralelas hasta el lago Belgrano, cubriendo las terrazas correspondientes a antiguos niveles de este lago (González 1992). Por último, en la planicie cercana a la Estancia La Oriental se emplazó la transecta PEO (planicie Ea. La Oriental), en un sector de estepa frecuentado por los ñandúes.

Tabla 8.2. - Características generales de las transectas en el P. N. Perito Moreno.

Transecta	Sup. cubierta	Sustrato ⁽¹⁾	%CV ⁽¹⁾	Tipo de vegetación ⁽¹⁾	Visibilidad ⁽²⁾
LB1	20.000 m ²	gravas	0	-	muy buena
LB2	14.000 m ²	limo, gravas	0	-	muy buena
LB3	9.000 m ²	limo-arcilloso	0	-	muy buena
LR	57.000 m ²	gravas	0	-	muy buena
LDG	6.000 m ²	limo-arcilloso	100	pastos cortos	muy buena
LM	8.000 m ²	limo-arcilloso	40	pastos cortos	muy buena
LTM	8.000 m ²	limo-arcilloso	30	coirones	muy buena
PDG	10.000 m ²	arena y gravas	60	pastos	bucna
VV	30.000 m ²	arena y gravas	60	coirones, mallín	regular a buena
CV1	15.000 m ²	arena y gravas	50	coirones, arbustos	regular a buena
CV2	15.000 m ²	arena y gravas	50	coirones, arbustos	regular a buena
PEO	15.000 m ²	arena y gravas	50	coirones	regular a buena
ALM	5.000 m ²	arena y gravas	30	coirones	buena
TADG	1.400 m ²	guano consolidado	0	-	muy buena
Total	213.400 m ²	-	-	-	-

LB: Lago Belgrano; LR: Laguna Robles; LDG: lagunas estacionales detrás del Alero Destacamento Guardaparques; LM: laguna estacional en morenas frente al Destacamento Guardaparques; LTM: laguna estacional frente al Co. Tres Morros; PDG: planicie Destacamento Guardaparques; VV: planicie Vuelta del Valle; CV: campo del Vasco; PEO: planicie Ea. La Oriental; ALM: planicie Alero La Mesita, TADG: transecta Alero Destacamento Guardaparques.

⁽¹⁾ sólo en la zona muestreada; ⁽²⁾ considerada en relación al registro óseo; % CV = porcentaje de cubierta vegetal.

Debido a que durante las primeras observaciones se detectó que los abrigos rocosos eran lugares de mayor densidad de restos (Cruz 1995a, 1999a), se decidió relevar algunos para incluirlos en la discusión. Por lo tanto, se efectuaron observaciones puntuales y una transecta. Esta última fue emplazada en el Alero Destacamento Guardaparques (TADG), uno de los sitios

arqueológicos del Parque (Goñi 1988), relevando todos los restos óseos en la superficie a lo largo de 140 m, en el área fuera del sector de excavaciones. Esta transecta cubrió un ancho de 10 m.

En la Tabla 8.2. se resumen las características generales de los sectores muestreados, incluyendo la superficie abarcada por cada transecta, varios aspectos relacionados con el ambiente de depositación de los huesos (sustrato, porcentaje de cobertura vegetal, tipo de vegetación predominante en la transecta) y las condiciones para que se efectuasen las observaciones (visibilidad).

El relevamiento en el bosque de *Nothofagus spp.*

Como se dijera en el acápite anterior, varias de las transectas que se reportan aquí se efectuaron en la unidad ambiental bosque, cubriendo zonas de ecotono estepa-bosque.

Durante los trabajos de campo efectuados en noviembre de 1995 y febrero de 1996 se llevó a cabo el relevamiento en varios sectores de bosque de *Nothofagus spp.* comprendidos entre los lagos Belgrano, Azara y Nansen (Cruz 1996, 1999a). Este relevamiento fue generalmente asistemático, aunque en algunos casos se plantearon transectas. Además de la intención de conocer el registro óseo en este ambiente, uno de los objetivos planteados para el sector fue establecer las características tafonómicas de los huesos y carcasas de huemul, en una zona que se ha establecido como su habitat (Serret 1993). La búsqueda fue infructuosa, y el único resto de huemul fue un asta o "volteo", registrado en cercanías del lago Azara mientras se transitaba para llegar al campamento (Cruz 1996). En general, este relevamiento fue muy dificultoso debido a la vegetación, que planteaba grandes problemas para definir las transectas, para transitar por el espacio definido y, principalmente, debido a que la visibilidad era prácticamente nula. Por otro lado, durante el desarrollo de estas observaciones no se avistó fauna, con excepción de algunos Passeriformes.

Con respecto al registro óseo general y de aves en particular, dentro del bosque no fue posible detectar ningún tipo de resto (carcasas o huesos). Esto puede deberse tanto a problemas de visibilidad, como a la escasez de fauna dentro de los límites del bosque. Pudo determinarse que los cursos de agua, muchas veces estacionales, constituían sectores acotados en los que la visibilidad posibilitaba el relevamiento de huesos, aunque los resultados fueron pobres (Cruz 1996, 1999a).

En función de estos resultados y de la dificultad de plantear el relevamiento sistemático del bosque, se tomó la decisión de efectuar las transectas en zonas de ecotono o borde de bosque, que permitiesen obtener resultados comparables con los obtenidos en otros sectores de la localidad. Entonces, las transectas que se presentan aquí se emplazaron en aquellos sectores del bosque y su ecotono aptos para efectuar el muestreo de forma similar al planteado en la estepa.

El relevamiento de los abrigos

Se efectuaron observaciones puntuales en dos abrigos rocosos, en los que se registraron madrigueras de carnívoros. La primera madriguera, en el Alero Destacamento Guardaparques, es de zorro colorado (Guardaparque C. Zoratti, comunicación personal 1992; Guardaparque J. Mariatti, comunicación personal 1995), y se encuentra aproximadamente a 120 metros de las excavaciones arqueológicas. Fue relevada por primera vez en febrero de 1992, momento durante el cual se recolectaron todos los huesos superficiales. En 1995 fue visitada nuevamente y se comprobó su reutilización. En abril de 1998 se registró que la oquedad en la cual se encontraba la madriguera había sido colmatada con material de derrumbe de la visera del alero.

La segunda madriguera se registró en un pequeño afloramiento de arenisca con un estrato de *Ostrea maxima*, conocido como Alero de los Fósiles, ubicado en el sector este del Parque y cerca del camino de acceso al mismo. La madriguera estaba emplazada en una pequeña oquedad, que presenta una boca de 0,70 x 0,45 x 0,50 cm. El relevamiento se llevó a cabo en marzo de 1995. Si bien estas dos madrigueras constituyen una muestra pequeña, permiten establecer una comparación preliminar con las madrigueras relevadas en otros sectores del sur de Patagonia (Martin 1998) en lo que respecta a la representación de huesos de aves (Cruz 2000a).

EL REGISTRO ÓSEO ACTUAL

Resultados de las observaciones en las transectas

Las características generales del registro óseo relevado se presentan en la Tabla 8.3. En ella se consignan el tipo de concentración de los restos predominante en cada transecta y la cantidad de carcasas registradas en ellas. Además, los valores de NISP, MNE y la densidad por m² para cada transecta y en el total de ellas.

Como puede verse en la Tabla, el tipo de hallazgo predominante fueron los huesos aislados. Las excepciones son las transectas LB1, ALM y TADG, en donde predominaron las concentraciones de huesos.

La transecta LB1 se efectuó en un sector en el que abundan los guanacos y que además constituye el territorio de caza de un puma y su cría (Guardaparque A. Falcone y Sr. Manuel Paredes, comunicación personal 1998; observaciones personales durante abril de 1998). Fuera de transecta se registraron numerosas carcasas de guanacos con evidencias de predación por pumas. Todo el sector de matanza se ubica en las terrazas que marcan antiguos niveles del lago Belgrano, y la transecta fue ubicada en la playa actual, de dimensiones acotadas. En función de los restos de numerosas matanzas efectuadas por estos predadores, abundan los huesos y carcasas desde las

cercanías de la madriguera en el Co. Gorra de Vasco hasta la margen del lago. En la playa actual se concentra una gran cantidad de huesos a lo largo del espacio muestreado (Figura 8.3.).

En la transecta TADG, efectuada en un abrigo rocoso, también los carnívoros (zorros colorados y águilas moras) son los principales acumuladores, a lo que se suma la muerte natural de animales que buscan refugio durante el invierno. En estas dos transectas -LB1 y TADG- las concentraciones están constituidas por restos de varios individuos. La transecta ALM plantea un caso particular, ya que las concentraciones son pequeñas y están separadas entre sí por espacios amplios sin restos o con escasos huesos aislados. Además, a diferencia de lo que ocurre en los otros dos casos, están conformadas por los restos de un único individuo.

Tabla 8.3. - Propiedades generales del registro de vertebrados (mamíferos y aves) relevado en las transectas en el P. N. Perito Moreno.

Transecta	Tipo de concentración ⁽¹⁾	Cantidad de carcasas	NISP total ⁽²⁾	MNE total ⁽²⁾	Densidad (MNE/m ²)
LB1	concentraciones	-	1102	1042	0,052
LB2	huesos aislados	-	547	472	0,034
LB3	huesos aislados	-	3	3	0,0003
LR	huesos aislados	2	50	49	0,0008
LDG	huesos aislados	-	24	22	0,0036
LM	huesos aislados	-	50	45	0,0056
LTM	huesos aislados	1	16	16	0,002
PDG	-	-	-	-	-
VV	huesos aislados	1	20	20	0,0006
CV1	huesos aislados	-	50	43	0,0028
CV2	huesos aislados	-	42	39	0,0026
PEO	huesos aislados	-	15	11	0,001
ALM	concentraciones	-	68	59	0,012
TADG	concentración	8	232	214	0,15
Total	-	12	2219	2035	0,009

LB: Lago Belgrano; LR: Laguna Robles; LDG: lagunas estacionales detrás del Alero Destacamento Guardaparques; LM: laguna estacional en morenas frente al Destacamento Guardaparques; LTM: laguna estacional frente al Co. Tres Morros; PDG: planicie Destacamento Guardaparques; VV: planicie Vuelta del Valle; CV: campo del Vasco; PEO: planicie Ea. La Oriental; ALM: planicie Alero La Mesita, TADG: transecta Alero Destacamento Guardaparques.

⁽¹⁾ solo se consigna el tipo de concentración predominante; ⁽²⁾ incluye todos los taxa registrados, no se consideran carcasas.

La mayor cantidad de restos se registró en tres de las transectas: LB1, LB2 y TADG. Esta concentración de los restos se relaciona con el uso de hábitat de los animales -tanto herbívoros como carnívoros- mencionado anteriormente. En las demás transectas la cantidad de restos es marcadamente menor, tanto en términos absolutos como en lo que respecta a la densidad por metro cuadrado. Las carcasas registradas en las transectas también son muy pocas y la mayor cantidad se concentra en la transecta efectuada en el abrigo rocoso (TADG).

En conjunto, los restos fueron más numerosos en los hábitats acuáticos (transectas LB1, LB2, LB3, LR, LDG, LM, LTM), en donde se registraron el 81% de los huesos. En cambio, en los hábitats terrestres los restos fueron más escasos y constituyeron el 19% del total. Esta menor cantidad de huesos en los hábitats terrestres puede apreciarse, por ejemplo, en la transecta PDG, en la que no se registraron ni huesos ni carcasas. Sólo en la transecta efectuada en el abrigo rocoso (TADG) se registraron una gran cantidad y alta densidad de restos.

Tabla 8.4. Diferencias en la depositación de restos (cantidad total de huesos, densidad por m² y cantidad de carcasas) en las transectas de hábitats terrestres y acuáticos en el P. N. Perito Moreno.

Tipo de hábitat	Superficie muestreada	MNE total	Densidad (MNE/m ²)	Cantidad de carcasas
Acuáticos	122.000 m ²	1649	0,013	3
Terrestres	91.400 m ²	386	0,004	9
Total	213.400 m ²	2035	0,009	12

En la Tabla 8.4. pueden apreciarse las superficies muestreadas en el conjunto de los hábitats acuáticos y de los hábitats terrestres, el MNE total relevado en cada uno y las densidades por m². A pesar de que existen diferencias en el total de m² cubiertos por las transectas en los dos tipos de hábitats, este factor no es el que determina la menor cantidad de huesos. Las diferencias en el registro óseo relevado representan diferencias en la cantidad de huesos por tipo de hábitat, tal como lo evidencia la densidad por metro cuadrado y la reiteración de este patrón detectada en las observaciones asistemáticas efectuadas (Cruz 1999a). Sin embargo, es necesaria una aclaración: a pesar de que en los hábitats terrestres la cantidad total es menor que en los acuáticos, en el abrigo rocoso (transecta TADG) la densidad de huesos y la cantidad de carcasas son las más altas registradas en todas las transectas del P. N. Perito Moreno (ver Tabla 8.3).

Con respecto a la representación taxonómica, en la Tabla 8.5. se discriminan los restos de mamíferos -pequeños y grandes- y aves registrados en cada una y en el total de las transectas. Puede verse que tanto los huesos de mamíferos pequeños como los de aves constituyen una porción pequeña de los restos relevados. Los huesos de mamíferos grandes constituyen el 93% de los restos, y predominaron tanto en el total de las transectas como en la mayoría de ellas. La excepción es la transecta LR, en la que estuvieron representados por un único espécimen.

Por su parte, los restos de aves también fueron escasos, con un porcentaje bajo (3,6 %) en relación al total de los restos registrados. En la transecta LR constituyen el taxón predominante, y presentaron un alto porcentaje en la transecta LTM. Sin embargo, en las demás transectas sus huesos fueron muy pocos. En este caso, la escasez de restos es acorde con las pocas aves que se avistan en los diferentes sectores del Parque. Es necesario aclarar que no se registraron grandes

variaciones al respecto en ninguna de las estaciones en que efectuamos trabajos de campo (verano, otoño y primavera). Sólo en la laguna Robles hay una mayor cantidad de aves, especialmente durante la primavera/verano, lo que se expresa de manera concordante en los restos óseos.

En la Tabla 8.5. puede verse que la cantidad de carcasas por categoría de vertebrado no continúa con el patrón establecido para los huesos, ya que es escasa para todas ellas, incluidos los mamíferos grandes. Sin embargo, es necesario aclarar que fuera de transecta se registraron numerosas carcasas de guanacos y algunas de animales domésticos, especialmente ovejas (Cruz 1995a, 1996, 1998, 1999a), mientras que las de mamíferos pequeños y aves fueron escasas en todos los casos.

Tabla 8.5. - Diversidad faunística general y en cada una de las transectas. MNE, porcentaje y cantidad de carcasas por categoría (mamíferos grandes, mamíferos pequeños y aves).

Transecta	MNEt	Mamíferos pequeños			Mamíferos grandes			Aves		
		MNE	%	Carc	MNE	%	Carc	MNE	%	Carc
LB1	1042	10	1	-	1027	98,5	-	5	0,5	-
LB2	472	3	0,6	-	459	97,3	-	10	2,1	-
LB3	3	-	-	-	3	100	-	-	-	-
LR	49	-	-	-	1	2	-	48	98	2
LDG	22	-	-	-	22	100	-	-	-	-
LM	45	1	2	-	42	93,5	-	2	4,5	-
LTM	16	-	-	-	9	56,3	1	7	43,7	-
PDG	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
VV	20	-	-	-	20	100	1	-	-	-
CV1	43	2	4,5	-	41	95,5	-	-	-	-
CV2	39	6	15,5	-	33	84,5	-	-	-	-
PEO	11	-	-	-	11	100	-	-	-	-
ALM	59	12	20,5	-	46	78	-	1	1,5	-
TADG	214	35	16,3	4	178	83,2	4	1	0,5	-
Total	2035	69	3,4	4	1892	93	6	74	3,6	2

LB: Lago Belgrano; LR: Laguna Robles; LDG: lagunas estacionales detrás del Alero Destacamento Guardaparques; LM: laguna estacional en morenas frente al Destacamento Guardaparques; LTM: laguna estacional frente al Co. Tres Morros; PDG: planicie Destacamento Guardaparques; VV: planicie Vuelta del Valle; CV: campo del Vasco; PEO: planicie Ea. La Oriental; ALM: planicie Alero La Mesita, TADG: transecta Alero Destacamento Guardaparques.

MNEt = MNE de todos los taxa de la transecta; Carc = cantidad de carcasas registradas.

En la Tabla 8.6. se presentan las propiedades tafonómicas generales de los restos de mamíferos (grandes y pequeños) y aves en el total de las transectas. La información en esta Tabla permite una apreciación general del registro óseo relevado en la localidad. Los valores de MNE correspondientes a las variables tafonómicas para los mamíferos, que constituyen la base a partir de la cual se calcularon los valores incluidos en esta Tabla, se presentan en el Apéndice (Tablas

A.1. a A.7.). El detalle de las variables para las aves se presenta más adelante, en este mismo Capítulo.

Tabla 8.6. - Propiedades tafonómicas generales de los huesos de mamíferos y aves en el total de las transectas. No se consideran las carcasas.

Variables		Mamíferos grandes	Mamíferos pequeños	Aves
Articulación	Desarticulados	65,5%	76,8%	62,5%
	Articulados	34,5%	23,2%	37,5%
Tipo de concentración	Huesos aislados	26%	34,8%	58%
	Concentraciones	74%	65,2%	42%
Meteorización	No meteorizados	29,5%	52%	60%
	Estadio 1	26,4%	10%	36%
	Estadio 2	18,7%	4,5%	3%
	Estadio 3	18,4%	-	-
	Estadio 4	4%	7,5%	1%
	Estadio 5	0,4%	-	-
	No determinado	2,6%	26%	-
Fracturas	Huesos fracturados	34,8%	14,5%	18%
	Huesos no fracturados	65,2%	85,5%	82%
Modificaciones por carnívoros	Presencia	8%	-	4%
	Ausencia	92%	100%	96%
Con líquenes y/o musgo	Presencia	4%	4,3%	-
	Ausencia	96%	95,7%	100%
Enterramiento	Huesos enterrados	8%	-	-
	Huesos no enterrados	92%	100%	100%

Puede verse que en todas las categorías predominan los huesos desarticulados, aunque los articulados constituyen un porcentaje alto de los restos. La cantidad de huesos desarticulados es levemente mayor entre los de mamíferos pequeños, mientras que es similar en los de mamíferos grandes y aves. En cambio, hay diferencias en lo que respecta al tipo de concentración de los huesos de mamíferos y aves. Mientras que los restos de mamíferos, tanto pequeños como grandes, se presentaron predominantemente en concentraciones, un mayor porcentaje de los de aves fueron registrados aislados.

Los patrones de meteorización de huesos de mamíferos grandes, por un lado, y de aves y mamíferos pequeños, por el otro, son marcadamente diferentes. Mientras que hay un neto predominio de huesos no meteorizados o levemente meteorizados entre los de aves y mamíferos pequeños, los de mamíferos grandes presentan un espectro más amplio de estadios, alcanzando los más altos (Figura 8.4.).

Con respecto a las modificaciones óseas, para todas las categorías predominan los huesos sin fracturas ni daños atribuibles a la acción de carnívoros. No se registraron marcas de carnívoros en los huesos de mamíferos pequeños y en las otras categorías estas modificaciones estuvieron presentes en un porcentaje pequeño de casos.

La presencia de líquenes y musgo fue detectada en un porcentaje muy bajo de los huesos de ambas categorías de mamíferos, mientras que no fue registrada en los huesos de aves. Por último, en el total de los casos los huesos cubiertos por sedimentos fueron muy pocos. Aquellos que lo estaban correspondieron a restos de mamíferos grandes.

Dentro de este marco general de propiedades del registro de vertebrados, en las Tablas siguientes se presentarán con mayor detalle las características del registro óseo de aves.

Tabla 8.7. - Restos de aves de las dos categorías *taxon-free*. Resultados por transecta y totales.

Transecta	MNEt Aves	Aves voladoras			Aves excl. corredoras		
		MNE	%	Carcas	MNE	%	Carcas
LB1	5	5	100	-	-	-	-
LB2	10	10	100	-	-	-	-
LB3	-	-	-	-	-	-	-
LR	48	46	96	1	2	4	1
LDG	-	-	-	-	-	-	-
LM	2	2	100	-	-	-	-
LTM	7	7	100	-	-	-	-
PDG	-	-	-	-	-	-	-
VV	-	-	-	-	-	-	-
CV1	-	-	-	-	-	-	-
CV2	-	-	-	-	-	-	-
PEO	-	-	-	-	-	-	-
ALM	1	1	100	-	-	-	-
TADG	1	-	-	-	1	100	-
Total	74	71	96	1	3	4	1

LB: Lago Belgrano; LR: Laguna Robles; LDG: lagunas estacionales detrás del Alero Destacamento Guardaparques; LM: laguna estacional en morenas frente al Destacamento Guardaparques; LTM: laguna estacional frente al Co. Tres Morros; PDG: planicie Destacamento Guardaparques; VV: planicie Vuelta del Valle; CV: campo del Vasco; PEO: planicie Ea. La Oriental; ALM: planicie Alero La Mesita, TADG: transecta Alero Destacamento Guardaparques.
MNEt aves = MNE de todos los restos de aves.

Al considerar la representación de *aves voladoras* y *aves exclusivamente corredoras* (las dos categorías *taxon-free* de aves presentes en el P. N. Perito Moreno) en la Tabla 8.7., puede verse que hay un predominio general de restos de *aves voladoras*. Los restos de *aves exclusivamente corredoras* son muy pocos, a pesar de que se buscó muestrear sectores caracterizados previamente como hábitats de estas aves. Esta caracterización se efectuó al realizar los relevamientos asistemáticos, durante los cuales se observaron restos de *aves exclusivamente corredoras* y cáscaras de sus huevos en varios sectores del Parque (Cruz 1995a, 1999a). Estos sectores, en los que frecuentemente se avistan individuos o grupos de estas aves (Guardaparques S. Aguado y J. Mariatti, comunicación personal 1995; observaciones personales 1995 y 1996),

fueron muestreados posteriormente por las transectas. Es necesario aclarar que también en los relevamientos asistemáticos los restos observados fueron muy pocos.

Con respecto a la distribución de los huesos de aves (Tabla 8.8.), se repite el patrón de mayor representación en los hábitats acuáticos detectado para el registro general de vertebrados. Puede verse que los huesos de *aves voladoras* estuvieron representados preferentemente en las transectas efectuadas en este tipo de hábitat (LB1, LB2, LR, LTM), mientras que en hábitats terrestres fueron escasos o inexistentes. Los restos de *aves exclusivamente corredoras* estuvieron escasamente representados en todas las transectas, aún en aquellos sectores que específicamente constituyen hábitats frecuentados por estas aves.

Tabla 8.8. - Diferencias en la depositación de restos de aves (cantidad total y densidad por m²) en las transectas de hábitats acuáticos y terrestres en el P. N. Perito Moreno.

Tipo de hábitat	Superficie muestreada	MNE total	Densidad (MNE/m ²)	Cantidad de carcasas
Acuáticos	122.000 m ²	72	0,0006	2
Terrestres	91.400 m ²	2	0,00001	-
Total	213.400 m ²	74	0,0003	2

Para relacionar la distribución y composición de los conjuntos óseos con la acción de los procesos tafonómicos, en las Tablas siguientes se presentan los resultados para las variables tafonómicas, por categoría *taxon-free* en cada uno de los hábitats.

En la Tabla 8.9. se presentan las variables tafonómicas para los huesos de *aves voladoras* en hábitats acuáticos, presentando los valores por transecta, así como los valores y porcentaje totales. En el total de las transectas predominaron los huesos desarticulados y aislados, aunque hay un importante porcentaje (41,4%) de huesos que fueron registrados en concentraciones. La mayoría de los huesos en concentraciones corresponden a la transecta LR, que es la que presentó la mayor cantidad de restos de aves en el total de las transectas. En general, estas concentraciones corresponden a los restos de un único individuo (Figura 8.5.).

Todos los huesos de *aves voladoras* en hábitats acuáticos estaban frescos o levemente meteorizados. No se registraron huesos meteorizados por encima del estadio 2, los que constituyen un porcentaje muy bajo (4%) del total. Sólo el 17% de los huesos estaba fracturado, y las modificaciones producidas por carnívoros fueron muy pocas. No se registraron huesos con presencia de líquenes/musgo adheridos a su superficie y ninguno estaba cubierto por sedimentos.

En la Tabla 8.10. se presentan los mismos resultados para los restos de *aves voladoras* registrados en hábitats terrestres. La muestra en este caso está constituida por un único espécimen, en la transecta ALM. Este espécimen se registró desarticulado y aislado, en estadio 4

Capítulo 8. La zona cordillerana en el noroeste de Santa Cruz

de meteorización, sin fracturas ni marcas atribuibles a carnívoros. Tampoco presentaba líquenes/musgo, y no estaba cubierto por sedimentos.

Tabla 8.9. - Propiedades de los huesos de *aves voladoras* en las transectas relacionadas con hábitats acuáticos del P.N. Perito Moreno.

Variables		LB1	LB2	LB3	LR	LDG	LM	LTM	Total	% ⁽¹⁾
Articulación	Desarticulados	5	4	-	32	-	2	-	43	61,4
	Articulados	-	6	-	14	-	-	7	27	38,6
Tipo de concentración	Huesos aislados	2	9	-	21	-	2	7	41	58,6
	Concentraciones	3	1	-	25	-	-	0	29	41,4
Meteorización	No meteorizados	-	8	-	26	-	1	7	42	60
	Estadio 1	4	1	-	20	-	-	-	25	36
	Estadio 2	1	1	-	-	-	1	-	3	4
	Estadio 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Estadio 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Estadio 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	No determinado	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fracturas	Fracturados	2	1	-	8	-	1	-	12	17
	No fracturados	3	9	-	38	-	1	7	58	83
Modificaciones por carnívoros	Presencia	-	-	-	1	-	-	3	4	6
	Ausencia	5	10	-	45	-	2	4	66	94
Con líquenes y/o musgo	Presencia	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ausencia	5	10	-	46	-	2	7	70	100
Enterramiento	Enterrados	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	No enterrados	5	10	-	46	-	2	7	70	100

LB: Lago Belgrano; LR: Laguna Robles; LDG: lagunas estacionales detrás del Alero Destacamento Guardaparques; LM: laguna estacional en morenas frente al Destacamento Guardaparques; LTM: laguna estacional frente al Co. Tres Morros. ⁽¹⁾ el porcentaje corresponde al total de los restos en todas las transectas.

Tabla 8.10. - Propiedades de los huesos de *aves voladoras* en las transectas en hábitats terrestres del P.N. Perito Moreno.

Variables		PDG	VV	CV1	CV2	PEO	ALM	TADG	Total	%
Articulación	Desarticulados	-	-	-	-	-	1	-	1	100
	Articulados	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Tipo de concentración	Huesos aislados	-	-	-	-	-	1	-	1	100
	Concentraciones	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Meteorización	No meteorizados	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Estadio 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Estadio 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Estadio 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Estadio 4	-	-	-	-	-	1	-	1	100
	Estadio 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	No determinado	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fracturas	Fracturados	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	No fracturados	-	-	-	-	-	1	-	1	100
Modificaciones por carnívoros	Presencia	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ausencia	-	-	-	-	-	1	-	1	100
Con líquenes y/o musgo	Presencia	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ausencia	-	-	-	-	-	1	-	1	100
Enterramiento	Enterrados	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	No enterrados	-	-	-	-	-	1	-	1	100

PDG: planicie Destacamento Guardaparques; VV: planicie Vuelta del Valle; CV: campo del Vasco; PEO: planicie Ea. La Oriental; ALM: planicie Alero La Mesita, TADG: transecta Alero Destacamento Guardaparques.

Capítulo 8. La zona cordillerana en el noroeste de Santa Cruz

Tabla 8.11. - Propiedades de los huesos de *aves exclusivamente corredoras* en las transectas relacionadas con hábitats acuáticos del P.N. Perito Moreno.

Variables		LB1	LB2	LB3	LR	LR	LDG	LM	LTM	Total	%
Articulación	Desarticulados				2					2	100
	Articulados				-					-	-
Tipo de concentración	Huesos aislados				2					2	100
	Concentraciones				-					-	-
Meteorización	No meteorizados				1					1	50
	Estadio 1				1					1	50
	Estadio 2				-					-	-
	Estadio 3				-					-	-
	Estadio 4				-					-	-
	Estadio 5				-					-	-
	No determinado				-					-	-
Fracturas	Fracturados				1					1	50
	No fracturados				1					1	50
Modificaciones por carnívoros	Presencia				-					-	-
	Ausencia				2					2	100
Con líquenes y/o musgo	Presencia				-					-	-
	Ausencia				2					2	100
Enterramiento	Enterrados				-					-	-
	No enterrados				2					2	100

LB: Lago Belgrano; LR: Laguna Robles; LDG: lagunas estacionales detrás del Alero Destacamento Guardaparques; LM: laguna estacional en morenas frente al Destacamento Guardaparques; LTM: laguna estacional frente al Co. Tres Morros.

Tabla 8.12. - Propiedades de los huesos de *aves exclusivamente corredoras* en las transectas en hábitats terrestres del P.N. Perito Moreno.

Variables		PDG	VV	CV1	CV2	PEO	ALM	TADG	Total	%
Articulación	Desarticulados	-	-	-	-	-	-	1	1	100
	Articulados							-	-	-
Tipo de concentración	Huesos aislados	-	-	-	-	-	-	1	1	100
	Concentraciones							-	-	-
Meteorización	No meteorizados	-	-	-	-	-	-	1	-	100
	Estadio 1							-	-	-
	Estadio 2							-	-	-
	Estadio 3							-	-	-
	Estadio 4							-	1	-
	Estadio 5							-	-	-
	No determinado							-	-	-
Fracturas	Fracturados	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	No fracturados							1	1	100
Modificaciones por carnívoros	Presencia	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ausencia							1	1	100
Con líquenes y/o musgo	Presencia	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ausencia							1	1	100
Enterramiento	Enterrados	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	No enterrados							1	1	100

PDG: planicie Destacamento Guardaparques; VV: planicie Vuelta del Valle; CV: campo del Vasco; PEO: planicie Ea. La Oriental; ALM: planicie Alero La Mesita, TADG: transecta Alero Destacamento Guardaparques.

Las Tabla 8.11. y 8.12. están dedicadas a las propiedades tafonómicas de los huesos de *aves exclusivamente corredoras*, la primera presentando los valores correspondientes a los huesos registrados en hábitats acuáticos y la segunda en los hábitats terrestres.

Como dijéramos anteriormente, la muestra de este grupo *taxon-free* es muy pequeña y los huesos registrados en ambos tipos de hábitat presentan características similares. Los tres especímenes registrados fueron huesos desarticulados, aislados, estaban frescos o levemente meteorizados, no presentaban evidencia de la acción de carnívoros, no tenían líquenes/musgo cubriendo su superficie, y ninguno de ellos estaba enterrado. Con respecto a las fracturas, en los hábitats acuáticos un espécimen estaba fracturado, mientras que el restante y el registrado en hábitat terrestre no lo estaba.

Con respecto a las carcasas registradas, sólo fueron dos y sus propiedades se presentan en la Tabla 8.13. Ambas carcasas corresponden a la transecta LR, una de ellas es de *ave exclusivamente corredora* y la otra de *ave voladora*, un juvenil de Anatidae.

Tabla 8.13. - Propiedades tafonómicas de las carcasas de aves registradas en las transectas del P.N. Perito Moreno.

Variables		Aves voladoras	Aves excl. corredoras
Integridad	Completa	1	-
	Parcial	-	1
Tipo de concentración	Aisladas	1	1
	Concentraciones	-	-
Meteorización	Meteorizados	-	-
	No meteorizados	1	1
Fracturas	Fracturadas	-	1
	No fracturadas	1	-
Modificaciones por carnívoros	Presencia	-	-
	Ausencia	1	1
Enterramiento	Enterrados	-	-
	No enterrados	1	1

Ambas carcasas fueron registradas aisladas, la de *ave voladora* fue una carcasa completa y la de *ave estrictamente corredora*, una carcasa parcial constituida por las extremidades posteriores. Debido a que en ambas estaban presentes los tejidos blandos correspondientes, no se registraron huesos expuestos. Ninguna de ellas presentaba modificaciones asignables a carnívoros, ni estaba cubierta por sedimentos.

En las Tablas 8.14. y 8.15. se muestra la representación de partes esqueléticas registrada para ambas categorías *taxon-free*. En la primera de estas Tablas se presentan los datos correspondientes a los elementos en cada una de las unidades anatómicas (estipuladas en el Capítulo 7) y en la segunda Tabla, los porcentajes para cada unidad anatómica por categoría *taxon-free*.

Tabla 8.14. - Representación de partes esqueléticas (MNE) de *aves voladoras* y *exclusivamente corredoras* en el total de las transectas del P. N. Perito Moreno.

Partes esqueléticas	Elemento	Aves voladoras	Aves exclusivamente corredoras
Ext. Anteriores	húmero	12	-
	radio	12	-
	ulna	5	-
	carpometacarpo	5	-
	falanges anteriores	2	-
Cintura Escapular	escápula	2	-
	coracoides	6	-
	fúrcula	2	-
Ext. Posteriores	fémur	1	-
	tibiatarso	6	1
	fíbula	-	-
	rótula	-	-
	tarsometatarso	2	2
	falanges posteriores	-	-
Esqueleto Axial	cráneo	2	-
	mandíbula	-	-
	vértebras	9	-
	costillas	1	-
	esternón	1	-
Cintura Pélvica	pelvis	-	-
	sinsacro	1	-

Tabla 8.15. - Porcentajes de representación de unidades anatómicas de aves en el P.N. Perito Moreno.

Unidades anatómicas	Aves voladoras	Aves exclusivamente corredoras
Ext. Anteriores	52,2%	-
Cintura Escapular	14,5%	-
Ext. Posteriores	13%	100%
Esqueleto Axial	18,8%	-
Cintura Pélvica	1,5%	-

Puede verse que hay una gran diferencia en la representación de los elementos correspondientes a cada categoría de aves. Los elementos que integran las extremidades posteriores son los únicos representados en la categoría *aves exclusivamente corredoras*, mientras que hay una gran diversidad de elementos en la categoría *aves voladoras*. Seguramente esta gran diferencia se relaciona con el tamaño de las muestras correspondientes a cada una de las categorías. De todos modos, se confirma la tendencia registrada en las observaciones asistemáticas efectuadas en el Parque (Cruz 1999a; Cruz y Elkin 2003), en las que aunque se registraron huesos correspondientes a otras unidades anatómicas, también predominaron los elementos de las extremidades posteriores. De la misma manera, la carcasa parcial de esta categoría *taxon-free* registrada en la transecta LR está constituida por ambas extremidades posteriores.

En cambio, si bien entre los especímenes de *aves voladoras* hay una gran diversidad, también puede observarse un neto predominio de los correspondientes a las extremidades anteriores. En orden de representación decreciente, se registraron también elementos del esqueleto axial, seguido por la cintura escapular y las extremidades posteriores, mientras que la unidad anatómica menos representada fue la cintura escapular.

Resultados del relevamiento en los abrigos

Luego de haber presentado los resultados de las transectas, a continuación informaremos los obtenidos a partir de las observaciones efectuadas en madrigueras de carnívoros en abrigos rocosos. En la Tabla 8.16. se detalla la representación por categoría taxonómica, estipulando la cantidad de huesos de mamíferos grandes, mamíferos pequeños y *aves voladoras* en cada una de las madrigueras. No se registraron restos de *aves exclusivamente corredoras*.

Tabla 8.16. - Restos óseos en madrigueras de carnívoros en el P. N. Perito Moreno. Valores de MNE por categoría de vertebrados.

Abrigo	Mamíferos grandes	Mamíferos pequeños	Aves voladoras
ADG (1992)	14	9	3
ADG (1995)	-	12	-
AF	4	6	2
Total	18	27	5

ADG = alero Destacamento Guardaparques; AF = alero de los Fósiles.

En las madrigueras de ambos abrigos predominaron los restos de mamíferos por sobre los de aves. Entre los huesos de mamíferos, hubo mayor representación de los correspondientes a mamíferos pequeños, aunque en el conjunto relevado en el ADG durante 1992 predominaron los restos de mamíferos grandes.

Las propiedades tafonómicas de los restos en las madrigueras se presentan en la Tabla 8.17. Las madrigueras constituyen lugares acotados, en donde los restos conforman concentraciones (en el sentido estipulado en el Capítulo 7), por lo cual la variable "tipo de concentración de los restos" no está incluida. En esta Tabla puede verse que, aunque hubo un alto porcentaje de huesos de mamíferos pequeños articulados, la mayoría de los huesos de todas las categorías se encontraban desarticulados. Los perfiles de meteorización siguen la tendencia general establecida para los restos de las transectas. Es decir que en los huesos de mamíferos grandes se cumple el patrón de mayor diversidad de estadios representados y presencia de estadios más altos. Asimismo, todos los restos de mamíferos pequeños y de aves fueron huesos frescos o no meteorizados.

Además, hubo mayor cantidad de huesos fracturados entre los de mamíferos grandes. Este porcentaje es menor en los huesos de mamíferos pequeños y más bajo aún entre los de aves. Se registraron modificaciones atribuibles a carnívoros en los huesos de mamíferos, especialmente en los de mamíferos grandes. Un muy bajo porcentaje de huesos de mamíferos grandes presentaba parte de su superficie cubierta por líquenes/musgo y sólo unos pocos huesos de mamíferos pequeños fueron registraros enterrados, mientras que el resto y los correspondientes a las otras categorías no lo estaban.

Tabla 8.17. - Propiedades tafonómicas generales de los huesos de mamíferos y aves en las madrigueras del P. N. Perito Moreno.

Variables		Mamíferos grandes	Mamíferos pequeños	Aves
Articulación	Desarticulados	89%	33,3%	100%
	Articulados	11%	66,7%	-
Meteorización	No meteorizados	39%	100%	100%
	Estadio 1	33,3%	-	-
	Estadio 2	5,5%	-	-
	Estadio 3	22,2%	-	-
	Estadio 4	-	-	-
	Estadio 5	-	-	-
	No determinado	-	-	-
Fracturas	Huesos fracturados	50%	44%	20%
	Huesos no fracturados	50%	56%	80%
Modificaciones por carnívoros	Presencia	44,5%	3,7%	-
	Ausencia	55,5%	96,3%	100%
Con líquenes y/o musgo	Presencia	5,5%	-	-
	Ausencia	94,5%	100%	100%
Enterramiento	Huesos enterrados	-	18,5%	-
	Huesos no enterrados	100%	81,5%	100%

Síntesis

El registro óseo de vertebrados del P. N. Perito Moreno está constituido fundamentalmente por huesos de mamíferos grandes, mientras que los mamíferos pequeños y las aves están menos representados. En general la densidad de huesos por unidad de superficie es baja y, a pesar de que la mayor cantidad de restos se concentra en hábitats acuáticos, el valor más alto se registró en la transecta efectuada en el abrigo rocoso.

Existen diferencias entre las propiedades tafonómicas de los restos de mamíferos y aves. Los huesos de mamíferos grandes se registraron principalmente en concentraciones y desarticulados. Sus perfiles de meteorización muestran un amplio rango de estadios, incluyendo los más altos. Además, presentan muy pocas modificaciones producidas por carnívoros, pocos especímenes con presencia de líquenes/musgo en su superficie y muy pocos enterrados. La cantidad de

modificaciones por carnívoros es mayor en las madrigueras que en los restos registrados en transectas.

Los restos de mamíferos pequeños también se presentan fundamentalmente en concentraciones y desarticulados. Un alto porcentaje de los huesos están frescos o levemente meteorizados. Por otro lado, presentan escasas modificaciones asignables a carnívoros, baja proporción de huesos fracturados, pocos especímenes con la superficie cubierta por líquenes o musgo y ningún hueso enterrado.

Contrariamente a lo que fuera registrado para los huesos de mamíferos, la mayor parte de los huesos de aves estuvieron aislados y desarticulados. El perfil de meteorización se asemeja al de los mamíferos pequeños, con gran cantidad de huesos frescos o levemente meteorizados y un ínfimo porcentaje en estadios más altos. Se detectó muy poca evidencia de la acción de carnívoros, un porcentaje bajo fracturado y ningún espécimen con líquenes/musgo en su superficie. Por último, ninguno de estos huesos estaba sepultado.

En esta localidad sólo se registraron dos de las categorías *taxon-free* planteadas: *aves voladoras* y *aves exclusivamente corredoras*. Los huesos de *aves voladoras* fueron los que predominaron y se registraron casi exclusivamente en hábitats acuáticos. En cambio, los correspondientes a *aves exclusivamente corredoras* fueron muy escasos y se registraron tanto en hábitats terrestres como acuáticos. Estas categorías presentan propiedades tafonómicas similares, aunque se diferencian en la representación de partes esqueléticas. Mientras que entre los huesos de *aves exclusivamente corredoras* se registraron aquellos correspondientes a las extremidades posteriores, entre los de *aves voladoras* hay una mayor representación de las extremidades anteriores, así como una mayor diversidad de partes anatómicas.

LA DINÁMICA TAFONÓMICA

El relevamiento del registro óseo actual en esta localidad tuvo como objetivo determinar la dinámica tafonómica imperante en la estepa cordillerana y su ecotono con el bosque, especialmente en lo que respecta a los huesos de aves. Como se planteó anteriormente (ver Capítulos 1 y 6), nuestro interés se centra en la depositación y la preservación/destrucción de restos antes de que los mismos sean cubiertos por sedimentos. Por lo tanto, a continuación analizaremos la forma en que estos dos aspectos se combinan, para establecer la dinámica tafonómica que determina las propiedades del registro óseo de superficie en el P. N. Perito Moreno. Aquí se presentarán los aspectos particulares que permitan entender la forma en que los procesos definen las características del registro, mientras que las implicaciones generales se discutirán en el Capítulo 12, en conjunto con las otras localidades.

Al evaluar varias propiedades de los restos de vertebrados, puede verse que son consistentemente similares en las dos unidades ambientales. Es decir que los restos de cada una de las categorías consideradas (mamíferos grandes, mamíferos pequeños y aves) presentan patrones semejantes de modificaciones óseas y otras variables tafonómicas tanto en la estepa como en el ecotono estepa-bosque. Estos patrones se mantienen incluso en los conjuntos relevados en las madrigueras. Las diferencias que existen entre ambientes y hábitats se relacionan fundamentalmente con la cantidad de restos y su distribución en el espacio.

Al considerar específicamente el registro óseo de las aves, vimos que está constituido predominantemente por huesos de *aves voladoras*. Los restos de *aves exclusivamente corredoras* son muy escasos, lo que limita la discusión de varios aspectos de su tafonomía considerando exclusivamente la muestra de esta localidad. De todos modos, se considera que, aunque pequeña, esta muestra permite una primera apreciación de las diferencias que existen en los registros óseos de ambas categorías *taxon-free*. Por ejemplo, las relacionadas con la depositación de huesos, la importancia de algunos procesos tafonómicos en la conformación de los conjuntos de huesos de cada categoría, así como la representación de partes esqueléticas.

Los procesos tafonómicos

Como fuera planteado en el Capítulo 2, los procesos que promueven la destrucción y preservación tienen un rol fundamental en definir un paisaje óseo. Behrensmeyer y Dechant-Boaz (1980) establecieron que la acción de carnívoros y la meteorización son los procesos tafonómicos más importantes que determinan la desaparición de los restos de vertebrados pequeños en los conjuntos de superficie. Como esto es especialmente relevante para los huesos de aves, en primer lugar será analizada la forma en que estos dos procesos se expresan en el P. N. Perito Moreno, para luego establecer el papel que otros procesos tafonómicos pudieran tener en la conformación del registro óseo. En la discusión también se analizará la importancia de estos procesos sobre los restos de mamíferos, para tener un marco comparativo a partir del cual será posible evaluarlos más ajustadamente en los huesos de aves.

Las transectas efectuadas en esta localidad estuvieron destinadas principalmente a muestrear los hábitats de las aves. Sin embargo, algunas de ellas coincidieron con sectores recurrentemente utilizados por los carnívoros, por lo que constituyen espacios especialmente aptos para comprender la forma en que las modificaciones producidas por estos actores tafonómicos influyen sobre los restos de aves en distintos puntos de un paisaje.

La transecta LBI cubrió un sector que los pumas utilizan frecuentemente para cazar, especialmente guanacos. Gran parte de los huesos de mamíferos grandes presentes en esta transecta (*ver* Tabla 8.5.) son producto de diferentes episodios de matanza. Los pumas cazan al

acecho, y saltan sobre sus presas mordiendo la parte superior del cuello, la cabeza y los hombros. Generalmente consumen sólo parte de las presas, especialmente algunas vísceras y la carne de los cuartos traseros (Bellati 2000a). Las características de la predación de este felino promueven que, en los sitios de matanza, la destrucción de los huesos sea poca, las carcasas posean un alto grado de integridad y que se formen concentraciones que incluyen gran cantidad de huesos. En las carcasas, las marcas que señalan la predación de este felino se localizan especialmente en las vértebras cervicales, en la pelvis y el fémur (Martín y Borrero 1997).

Las numerosas carcasas de guanacos registradas fuera de transecta, todas ellas cerca del sector relevado en la margen del lago Belgrano, tenían un alto grado de integridad y presentaban las marcas mencionadas así como otras ubicadas en las porciones distales de varias costillas. Aunque en la transecta fueron comunes los excrementos de puma y se registraron recurrentemente huellas frescas que atestiguaban su paso hacia el sector de matanza, los numerosos huesos registrados no presentaban indicadores que permitieran inferir la acción de este carnívoro. La única particularidad, desde el punto de vista del registro óseo, es la gran cantidad de huesos acumulados, inusual en otros sectores en los que también abundan los guanacos.

Para analizar correctamente este tema con respecto a los restos de aves, es necesario considerar que, en el sur de Patagonia, el puma se especializa en la caza de ungulados. Tal como se menciona en el Capítulo 5, la inclusión de las aves en su dieta es escasa y sólo aumenta al disminuir la oferta de guanacos. Por otro lado, la depredación de los pumas deja disponibles carcasas con un alto grado de integridad para ser aprovechadas por zorros y aves carroñeras. Entonces, si consideramos que este sector del P. N. Perito Moreno es uno de los de mayor abundancia de guanacos y que además las aves son escasas, no es esperable que éstas constituyan una fuente de alimento importante para los predadores y carroñeros. Las aves serán presas ocasionales y por lo tanto, los carnívoros no tendrán el rol principal en la depositación de sus restos en este sector del ecotono estepa-bosque.

Los restos registrados en los abrigos rocosos (transecta TADG y relevamientos puntuales) también son producto de la acumulación por carnívoros. En este caso no se trata de un sitio de matanza, sino que en los abrigos funcionan lugares de cría de cánidos y rapaces. Tanto en la transecta como en las madrigueras se registraron restos de aves, pero predominaron los correspondientes a los mamíferos, especialmente los de tamaño pequeño. La acumulación de huesos por águilas ha sido investigada en el hemisferio norte (Hockett 1995; Stewart *et al.* 1999; entre otros). Uno de los rasgos característicos de la predación por estas aves es que a menudo decapitan sus presas antes de llevar las carcasas a los nidos o apostaderos de alimentación (Brain 1981; Hockett 1995). En este alero, pudo registrarse una carcasa de juvenil de liebre, recientemente decapitada. Dada la existencia de nidos activos de águilas moras, es muy factible

que esta carcasa corresponda a una presa de estas rapaces. En el Capítulo 5 se determinó que, a partir de su introducción, las liebres europeas constituyen uno de los más importantes ítems en la dieta de los carnívoros patagónicos. En las dos madrigueras de cánidos relevadas, esto se refleja en la gran representación de sus restos, incluidos dentro de la categoría mamíferos pequeños. Esta gran representación contrasta con los pocos restos relevados en las otras transectas (*ver* Tabla 8.5). A partir de estas afirmaciones, es posible plantear que los huesos de vertebrados pequeños están escasamente representados en los lugares de matanza, generalmente emplazados en los hábitats que utilizan frecuentemente, mientras que son más abundantes en los sectores protegidos que constituyen hábitats de sus predadores. En el Capítulo 6 planteamos que son muy escasos los restos de presas pequeñas que llegan a los lugares de cría de los pumas (Martín y Borrero 1997). Por lo tanto, en ese mismo Capítulo estipulamos que, de existir transporte de carcasas o unidades anatómicas de aves, el mismo será efectuado principalmente por los zorros. Esta acción de transporte y acumulación de restos de vertebrados pequeños por los zorros queda atestiguada en los conjuntos en abrigos rocosos relevados en el P. N. Perito Moreno.

Las investigaciones tafonómicas realizadas en Patagonia permitieron determinar que los carnívoros de la región, tanto en función de sus hábitos como predadores como por su tamaño y limitada capacidad para destruir huesos, generalmente no afectan significativamente los conjuntos de ungulados (Borrero 1989, 1990, 2000; *ver* Capítulo 6). Sin embargo, las aves constituyen un tipo especial de presas y en el caso que fueran cazadas y/o consumidas por los carnívoros, la destrucción de sus huesos será más completa (Bickart 1984; Cruz 2000a; Cruz y Savanti 1999; Muñoz y Savanti 1998; Oliver y Graham 1994). Esta gran destrucción inicial se relaciona con su tamaño corporal pequeño, así como con la particular estructura de sus huesos, que están neummatizados y poseen paredes corticales delgadas que facilitan la destrucción (Higgins 1999). Es postulable que los huesos que sobreviven a esta destrucción generalmente presentan pocas modificaciones asignables a carnívoros, debido a que la acción de los mismos estuvo centrada en los elementos que resultaron destruidos (Cruz 2000a).

Los huesos de aves registrados en las transectas del P. N. Perito Moreno se adecuan a este planteo. Son muy escasos, lo que se relaciona con las características de la avifauna de la localidad y con el lugar que tienen en la dieta de predadores y carroñeros. Por otro lado, presentan mínima evidencia de la acción de carnívoros, lo que sería concordante con una gran destrucción inicial de gran parte de los elementos y escasas modificaciones en los que sobreviven. Además, se registraron restos de aves en las madrigueras de zorros relevadas, lo que permite plantear que el transporte de algunas partes es un factor que influye en la distribución de huesos de aves en el paisaje, concentrando los pocos restos que quedan de la predación en lugares específicos del espacio. Aunque los restos de aves son pocos en las madrigueras actuales, el

predominio de los restos de vertebrados pequeños en general permite pensar que, en ausencia de las presas introducidas a partir de la colonización europea, la cantidad de restos de aves puede ser mayor en estos *loci*.

La acción de los factores atmosféricos es otro factor fundamental en la destrucción de huesos en la superficie. En el P. N. Perito Moreno este proceso es importante, sobre todo en las planicies en donde los huesos tienen menor protección frente a la acción del viento y la insolación. El perfil de meteorización que presentan los huesos de aves permite establecer que son destruidos mucho más rápidamente que los huesos de mamíferos grandes. Fueron pocos los huesos de aves registrados en los estadios más altos de meteorización, mientras que los de mamíferos grandes presentaron un amplio rango de estadios. Sin embargo, aún no es clara la forma en que los huesos de aves se comportan en relación a la meteorización (*ver* Capítulos 3 y 6).

Al analizar el registro de huesos de aves en relación con este proceso hay que tener en cuenta dos aspectos. En primer lugar, es posible que muchos de estos huesos sean destruidos o sepultados antes de evidenciar la acción de la meteorización. Se ha planteado que [...] *a more likely outcome for small mammal bone is that it will either be stepped on and broken beyond recognition or simply be blown away by wind. If protected in some way, either by vegetation or by falling into holes in the ground, small mammal bones quickly become buried and protected in this way from weathering* (Andrews 1990:10), afirmación que puede extenderse a los huesos de aves. En segundo lugar, el factor determinante puede ser el tamaño, ya que tal como plantea Behrensmeyer (1978), las tasas de meteorización pueden ser más altas para los huesos de vertebrados pequeños. En el P.N. Perito Moreno, los perfiles de meteorización de los huesos de aves y de mamíferos pequeños concuerdan con esta última afirmación, y es posible que la rápida meteorización facilite una posterior destrucción por procesos tafonómicos mecánicos, como el pisoteo, la abrasión o la acción de las olas en las márgenes de los cuerpos de agua.

Al relacionar el grado de meteorización presente en los huesos de aves con otras variables tafonómicas, se refuerza la idea de una rápida destrucción. Cuando muere un animal, sus restos se depositan en un punto acotado del espacio, lo cual implica que allí se concentrarán varias decenas de huesos. Cuanto mayor sea el tiempo de exposición, mayor será la destrucción y la dispersión, lo cual disminuirá la cantidad de huesos en ese punto del espacio. El hecho que los huesos de aves poco meteorizados se presenten predominantemente aislados y desarticulados implica que la destrucción y/o la dispersión ocurren más rápidamente que en los restos de mamíferos, que fueron registrados predominantemente en concentraciones.

Esta menor duración de los huesos de aves en superficie es respaldada también por la falta de especímenes en los que se hubiera detectado la presencia de líquenes/musgo. En cambio, aunque en porcentaje pequeño, se registraron huesos de las dos categorías de mamíferos con presencia de

líquenes/musgo. La colonización de los huesos por estos organismos depende en gran medida de las condiciones microambientales (Borella 1998a; 2000b), y si bien no se ha estimado el tiempo que demanda su crecimiento sobre huesos en Patagonia continental, en principio es necesario que los mismos se establezcan en un determinado sector. En Tierra del Fuego, el crecimiento de líquenes/musgo sobre huesos de cetáceos involucra décadas (Borella 2000b). En el P. N. Perito Moreno, consideramos que lo más factible es que, en aquellos sectores aptos para la proliferación de líquenes/musgo, los huesos de aves desaparezcan antes de que pueda ocurrir la colonización.

El enterramiento es otro de los procesos que impiden que los restos permanezcan en la superficie, aunque promoviendo la conservación (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Lyman 1994a). La posibilidad de enterramiento está dada por el tipo de sustrato, así como por la forma, tamaño y densidad de los huesos (Borrero 1990). Sustratos como los limos, arcillas y arenas de muchos de los cuerpos de aguas patagónicas son propicios para el enterramiento, no así las costas de guijarros o de afloramientos rocosos. En las transectas realizadas se encontraron ambos tipos de sustratos (*ver* Tabla 8.2.). Son los cuerpos de agua transitorios, de menor tamaño, los que presentan mayores oportunidades de enterramiento. Sin embargo, en ninguna de las transectas efectuadas en ellos se observaron huesos de aves en algún estadio intermedio que condujese a este proceso (Tabla 8.6.). En los relevamientos efectuados en los abrigos rocosos tampoco se detectaron huesos de aves cubiertos por sedimentos (Tabla 8.17.), aunque sí los hubo de mamíferos pequeños. En cambio, se registraron huesos de mamíferos grandes sepultados en once del total de las transectas efectuadas. Esto implica que se conservan el tiempo suficiente como para ser cubiertos por sedimentos, aún en sectores en los que los huesos de aves y de mamíferos pequeños no sobreviven lo suficiente como para ser enterrados.

En síntesis, los carnívoros pueden tener un papel importante depositando restos de aves, pero fundamentalmente son agentes de destrucción de los mismos. Este rol es compartido con la meteorización, que destruye aquellos huesos que sobreviven a la acción de carnívoros. Como fuera detectado en Amboseli (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980), estas son las dos principales causas de la rápida desaparición de huesos de vertebrados pequeños en el P.N. Perito Moreno.

Distribución espacial

Los resultados en las transectas muestran que existe variabilidad en la distribución espacial de los restos. Estas diferencias en la distribución no se relacionan con las unidades ambientales (estepa y ecotono estepa-bosque), sino con los hábitats que son comunes a ambas. Los huesos de mamíferos y de aves son más abundantes en los hábitats acuáticos en conjunto (*ver* Tabla 8.4.), mientras que en los hábitats terrestres fueron escasos, excepto en el abrigo rocoso. Esta

distribución agrupada de los restos puede deberse tanto a los hábitos de los organismos implicados, como a la acción de los agentes de dispersión y destrucción de sus restos.

Behrensmeyer y Dechant-Boaz (1980) plantearon que el registro óseo de muchas especies se correlaciona con el uso de hábitat de las mismas en un ambiente determinado. Al analizar los restos del P. N. Perito Moreno, vemos que esta afirmación se cumple para el registro de mamíferos grandes. El ejemplo claro es la transecta LB1, efectuada en un sector en el que se combinan la abundancia de guanacos y el territorio de caza del puma. El papel de los carnívoros como agentes que promueven la depositación de huesos de mamíferos grandes es importante, debido a que muchos de los restos se acumulan en los sitios de matanza incluidos en el hábitat de las presas.

Al considerar los vertebrados de menor tamaño, esta relación entre uso de hábitat y depositación es más compleja. En el caso de los mamíferos pequeños, su registro óseo no es concordante con la abundancia y distribución de las especies que constituyen la categoría. Planteamos anteriormente que a pesar del frecuente avistaje (por ejemplo, de liebres), sus restos sólo constituyen un porcentaje menor del total relevado. Aunque es posible pensar que en las planicies de la estepa que constituyen el hábitat característico de las liebres hay recurrentes eventos de predación, son escasos los restos que lo atestiguan. En cambio, una gran cantidad de huesos de mamíferos pequeños fue registrada en los abrigos rocosos. Tal como se dijera anteriormente, el registro óseo de mamíferos pequeños, por lo tanto, refleja fundamentalmente los hábitos de los carnívoros, que tienden a acumular sus restos en lugares puntuales del espacio.

Con respecto a los restos de aves, para entender su distribución es necesario tener en cuenta las características de la avifauna de la localidad. A pesar de que las más importantes diferencias en la distribución del registro de vertebrados en general se relacionan con el tipo de hábitat involucrado, este no es el caso cuando se considera solamente los restos de aves. Estos últimos son más abundantes en las transectas efectuadas en hábitats acuáticos de la estepa, mientras que casi no están representados en la unidad ambiental bosque y ecotono. Esta representación es acorde con las características de la avifauna, presentadas en el Capítulo 5. Allí se planteaba que el bosque y su ecotono constituyen la unidad ambiental con menor diversidad y biomasa de aves en la región, por lo que es esperable que la depositación de sus huesos sea menor que en las otras unidades ambientales.

En la estepa, en cambio, hay mayor cantidad de restos de aves, especialmente en hábitats acuáticos. Behrensmeyer y Dechant-Boaz (1980) plantearon que, en general, la mortalidad de las especies que dependen estrechamente del agua estará espacialmente concentrada alrededor de los cuerpos de agua. En el caso de las aves acuáticas, su distribución debería reflejarse en la concentración de sus huesos en las cercanías de los humedales, en los que transcurren sus

actividades de alimentación y procreación. Como planteamos en el Capítulo 6, no todos los cuerpos de agua son aptos para la proliferación de avifauna. El lago Belgrano, como otros cuerpos de agua de origen glaciario, es poco productivo y se observan muy pocas aves en las playas, mallines y otros humedales asociados. Las aves son más abundantes en la laguna Robles, que como se dijera, tiene características apropiadas para la nidificación de aves acuáticas. Esta mayor abundancia tiene su expresión en el conjunto óseo relevado en la transecta LR, que fue la que presentó mayor cantidad de huesos de aves. Otros cuerpos de agua relevados, pequeños y estacionales, presentan menor cantidad de restos, lo que es acorde con la escasa o nula presencia de aves que en ellos se avistan.

En hábitats terrestres, los restos son menos aún y se acumulan principalmente en el alero Destacamento Guardaparques. La mayor depositación en los abrigos rocosos no sólo fue detectada a partir de la transecta TADG efectuada en este alero, sino que observaciones asistemáticas de otros abrigos -algunos de los cuáles también son sitios arqueológicos- permitieron constatar que esto ocurre en gran parte de los mismos (Cruz 1999a, 2000b; observaciones personales 1996). En los abrigos rocosos, la mayor depositación y las condiciones de resguardo permiten una conservación más prolongada, con una distribución más acorde con los hábitos de los predadores que con los de las presas.

Al considerar la relación entre uso de hábitat y distribución de huesos de aves, es necesario discriminar entre los restos de *aves voladoras* y los de *aves exclusivamente corredoras*. Los huesos de *aves voladoras* son más abundantes en los humedales, coincidiendo con que las aves acuáticas tienen mayor presencia en ellos. Es decir que el uso de hábitat de estas aves (incluidas en la categoría *aves voladoras*) tiene su correlato en el registro óseo de superficie. En cambio, a pesar del frecuente avistaje de ñandúes (*aves exclusivamente corredoras*) en hábitats terrestres, sus restos son muy escasos. En este caso, no hay relación entre uso de hábitat y registro óseo.

En esta localidad, la intensidad de los procesos tafonómicos determina que los huesos de aves tengan un corto tiempo de permanencia en superficie y por lo tanto, su distribución está acotada a aquellos sectores en los que esta acción se atenúa -como los abrigos rocosos- o en los que la depositación es más frecuente y por lo tanto, es posible registrar los restos de muertes más recientes -algunos hábitats acuáticos-. Como resultado, hay una distribución agrupada de sus restos, que se concentrarán en los puntos del paisaje mencionados.

Densidad de huesos

Una de las propiedades más destacadas del registro óseo relevado en esta localidad es su baja densidad por unidad de superficie. Sin embargo, la densidad general es mayor que la esperada en ecosistemas africanos, en los que las evaluaciones de densidad de huesos en ambientes modernos

han proporcionado estimaciones acerca de las concentraciones esperables de huesos derivados de muertes naturales, con valores de $0,0023/m^2$ para animales de más de 15 kg de peso (Behrensmeyer 1991; Sept 1994). Las clases de tamaño consideradas para establecer la densidad en el P. N. Perito Moreno incluyen también restos de vertebrados pequeños. Sin embargo, las densidades registradas son variables, y en varias transectas superan los valores africanos (ver Tabla 8.3.).

Este tema será desarrollado con mayor profundidad en el Capítulo 12, pero es posible adelantar que consideramos que el principal factor promoviendo esta diferencia son las características de los carnívoros de la región y su actividad como actores tafonómicos, mencionada en el Capítulo 6. Allí planteamos que en Patagonia los carnívoros son de tamaño mediano a pequeño, tienen poca capacidad para procesar los huesos y en general cazan solitarios o en pareja. Asimismo, exceptuando condiciones específicas (ver Borrero y Martín 1996), la baja competencia imperante propicia una mayor conservación de los restos óseos en relación con la acción de los carnívoros. En esta localidad, los carnívoros funcionan como agentes de depositación y acumulación de huesos de mamíferos grandes, promoviendo la existencia de mayores densidades que las registradas en África. La depositación y acumulación se producen en sectores específicos del espacio, que coinciden con los sitios de matanza (transectas LB1 y LB2) y lugares de cría (transecta TADG, observaciones puntuales en ADG y AF). En relación con los vertebrados de menor tamaño, en cambio, los carnívoros son una de las principales causas de desaparición de sus huesos.

Específicamente en el caso de las aves, el principal factor que opera para producir estas bajas densidades de huesos es la demografía de las avifauna de la región. En segunda instancia, las características de las aves como presas pequeñas y de huesos frágiles inciden en la destrucción inicial de gran parte de los restos. A través de experimentos en el campo, Bickart (1984) estableció que la principal causa de desaparición de restos de aves de un potencial registro fósil en su lugar de muerte, es la acción de transporte de predadores y carroñeros. Sin embargo, actualmente en Patagonia esta acción de transporte no se expresa como la acumulación y preservación de restos de aves en las madrigueras, ya que ni en las madrigueras relevadas en el P. N. Perito Moreno ni en otros sectores de Patagonia (Martín 1998), los restos de aves fueron los preponderantes. De todos modos, puede haber sido un factor importante antes de la introducción de liebres y conejos europeos, debido a la posibilidad de mayor presencia de las aves en la dieta de los carnívoros. Por último, la acción de la meteorización puede ser un factor importante para la rápida destrucción de huesos de los vertebrados de menor tamaño, entre ellos las aves.

Diversidad faunística

Hay diferencias en la representación de los distintos vertebrados en el registro óseo de esta localidad. Establecimos que predominan los restos de mamíferos, que estuvieron representados tanto en el ecotono estepa-bosque como en la estepa. Pero dentro de este taxón, existen diferencias en función del tamaño. Los mamíferos grandes fueron los más abundantes tanto en hábitats terrestres como acuáticos. En cambio los mamíferos pequeños, a pesar de su abundancia, están poco representados en ambos tipos de hábitats. Se observa una mayor representación en la transecta efectuada en el abrigo rocoso, así como en las madrigueras. El sesgo de representación en relación con el tamaño corporal pequeño planteado por varios autores (Behrensmeyer 1991; Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Blumenschine 1987), se observa en los restos de los mamíferos del P. N. Perito Moreno.

La escasa representación de las aves se relaciona, como dijéramos, con las características de la avifauna. Sin embargo, hay que distinguir entre las dos categorías *taxon-free*. Mientras las *aves voladoras* están relativamente bien representadas, el registro óseo de las *aves exclusivamente corredoras* no refleja su abundancia en los diferentes hábitats que ocupan. En este caso, el sesgo es inverso al detectado entre los restos de mamíferos. El ñandú (*ave exclusivamente corredora*) es el ave de mayor tamaño de la región y sin embargo es la menos representada en el registro óseo. Desafortunadamente, no existen estimaciones de la abundancia relativa de las distintas especies de aves en Patagonia en general, ni en el P.N. Perito Moreno en particular. Por lo tanto, no es posible establecer si esta diferencia en la representación en el registro óseo obedece a este aspecto, a la existencia de tasas de mortalidad diferentes o a la acción de algún proceso tafonómico o combinación de ellos que actúa selectivamente sobre los restos de *aves exclusivamente corredoras*.

Sin embargo, es posible pensar que debido a su mayor tamaño y la rapidez de desplazamiento de la que son capaces, las *aves exclusivamente corredoras* serán presas menos frecuentes para los carnívoros locales. Tal como se ha planteado para el ñandú común, los más expuestos a la predación son los pichones y juveniles (*ver* Capítulo 5). Por otro lado, bajo condiciones de abundancia de guanacos, las aves en general no constituyen una presa buscada por los pumas. Asimismo, en función de la gran cantidad de carroña disponible por las matanzas de los pumas y la abundancia de liebres, los ñandúes no constituyen presas frecuentes de los zorros o rapaces.

En síntesis, el registro óseo del P. N. Perito Moreno refleja algunos aspectos de la comunidad de vertebrados, especialmente la abundancia de los mamíferos grandes (como el guanaco) y la escasez de las *aves voladoras*.

La representación de partes esqueléticas de aves

Dado que la biomecánica de la locomoción promueve diferencias en los esqueletos de las aves, en el Capítulo 3 se planteó como hipótesis que esta afirmación tendrá consecuencias en la representación de partes esqueléticas de los distintos grupos *taxon-free* de aves. El registro óseo de aves en el P. N. Perito Moreno permite comenzar esta discusión. Como vimos, varios autores han planteado que en acumulaciones naturales de huesos de aves generalmente predominan los elementos de las extremidades anteriores y cintura escapular. Las *aves voladoras* estuvieron representadas por huesos correspondientes a casi todas las unidades anatómicas, pero el resultado general es acorde con lo esperado a partir de los resultados obtenidos por otros investigadores. Además, esta mayor representación de las extremidades anteriores se adecua a la expectativa de mayor resistencia a los procesos tafonómicos debido a la mayor densidad estructural (Higgins 1999; ver Capítulo 6).

En cambio, cuando comenzamos las observaciones en el P.N. Perito Moreno, no se contaba con expectativas para las *aves exclusivamente corredoras*. A partir de las observaciones asistemáticas efectuadas durante los primeros trabajos de campo en 1995 y 1996, planteamos que esta categoría estaba representada mayoritariamente por elementos correspondientes a las extremidades posteriores (Cruz 1999a). Los resultados de las transectas confirman esta afirmación, ya que la única unidad anatómica representada de estas aves fueron las extremidades posteriores. Por otro lado, este resultado es concordante con los correspondientes valores de densidad mineral ósea, que se cuentan entre los más altos obtenidos para los ñandúes (Cruz y Elkin 2003). Esto implica que, frente a la acción de los procesos tafonómicos, estos elementos serán los que posean mayor resistencia y por lo tanto, mayores tiempos de supervivencia.



Figura 8.2. Laguna estacional, ubicada en el sector de morenas entre el Destacamento de Guardaparques y el lago Belgrano, en la que se efectuó la transecta LDG.

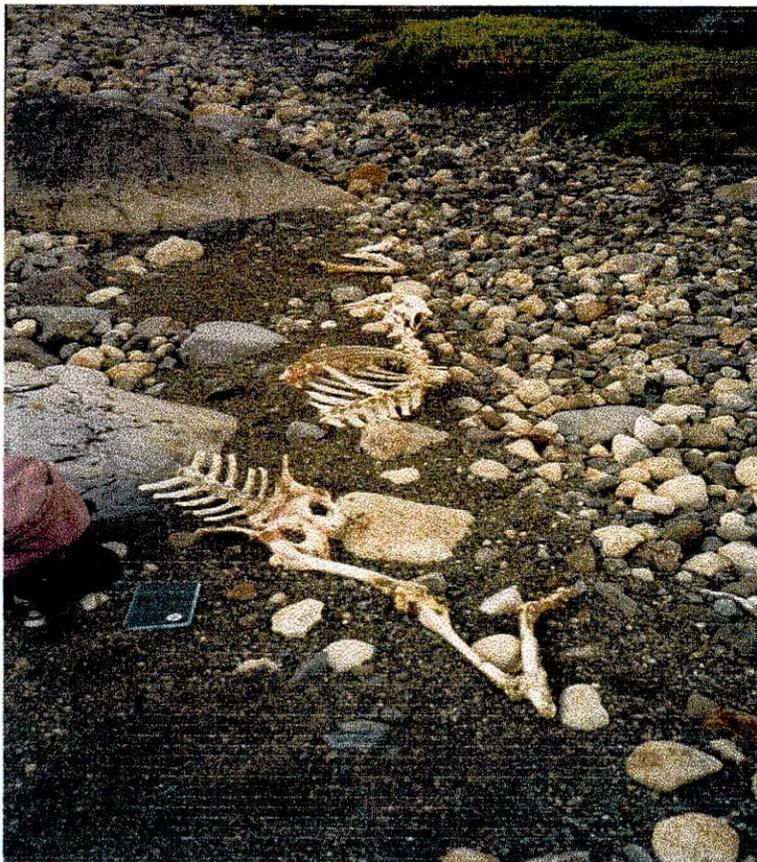


Figura 8.3.
Concentración de
huesos articulados de
mamífero grande
(*Lama guanicoe*) en la
transecta LB 1.



Figura 8.4. Huesos de mamífero grande (*Lama guanicoe*) meteorizados y con líquenes en la transecta CV 1.



Figura 8.5. Concentración de huesos de *ave voladora* en la transecta LR.

La cuenca del río Gallegos: cursos medio e inferior

Las investigaciones en la cuenca del río Gallegos se llevaron a cabo en el marco del Proyecto “El Cuaternario en el río Gallegos: poblaciones humanas y paleoambientes” (UARG-UNPA 021/97), dirigido por los Drs. L.A. Borrero y H. Corbella (Carballo Marina *et al.* 1996-1998). Sin embargo, las observaciones tafonómicas se iniciaron en 1995, y las numerosas jornadas en el campo fueron la base sobre la cual se planteó el relevamiento a partir de transectas efectuado durante los meses de febrero y marzo de 1998, en conjunto con Flavia Carballo Marina.

En este Capítulo se presentan los resultados de las investigaciones tafonómicas en los cursos medio e inferior del río Gallegos, efectuadas en el marco del proyecto mencionado. Luego de caracterizar brevemente a la cuenca, se plantearán las particularidades en lo que respecta al relevamiento, incluyendo la descripción de las zonas relevadas. Posteriormente, se presentan los resultados de las observaciones y, como en el Capítulo precedente, las mismas se interpretan a la luz de las consideraciones establecidas en Capítulos anteriores.

LA CUENCA DEL RÍO GALLEGOS

Características generales del área

Esta cuenca se localiza en el sur de la provincia de Santa Cruz (Argentina), entre los 51°18'-52°27' S. El río presenta un diseño meandroso, cubre aproximadamente 300 km en sentido oeste-este y su valle alcanza hasta 14 km de ancho y un nivel de profundización de hasta 120 m en su desembocadura (Ercolano *et al.* 1998; Mazzoni 2001). Las cabeceras se ubican en la cordillera de los Andes, desconectadas del campo de hielos permanentes de Patagonia Sur, por lo que actualmente la cuenca presenta un régimen pluvio-nival (Ferrari Bono 1990; Servicios Públicos 1993).

La morfología actual muestra que el río Gallegos fue afectado por los avances glaciares del Pleistoceno, así como por sucesivos períodos de actividad volcánica que tuvieron lugar desde fines del Plioceno. Esto último se expresa en numerosos sectores, en los que distintas coladas han producido cambios en la dirección del curso (Cruz *et al.* 2000). El rasgo geomórfico más importante es un sistema de terrazas escalonadas y asimétricas, compuesto por cinco niveles principales (Mazzoni *et al.* 1998). El río desemboca en un amplio estuario que penetra unos 30 km en el continente, hacia donde llegan también las aguas del río Chico.

Las observaciones se efectuaron en los cursos medio e inferior del río, que fueron definidos operativamente desde Ea. Bellavista hasta la desembocadura (Cruz *et al.* 2000). En este sector el paisaje predominante es el de mesetas (Mazzoni y Vázquez 1999), tanto las relacionadas con el sistema de terrazas como las basálticas. El clima corresponde al tipo Frío Semiárido de Meseta (Cuadra 1995), que presenta una temperatura la zona presenta una media anual de 5°C y precipitaciones promedio de 200-300 mm anuales. Vegetacionalmente la zona corresponde al Distrito Magallánico. Específicamente en la cuenca del río Gallegos, existe una estepa graminosa xérica de *Festuca gracilima*, con un estrato de pequeñas gramíneas, graminoides y hierbas (León *et al.* 1998). En general, la cobertura vegetal varía entre 50-80% (Borelli *et al.* 1987).

En esta porción de la cuenca del río Gallegos hay un gran desarrollo de la ganadería ovina, lo que ha provocado el desplazamiento de varias especies silvestres, que además han sido cazadas de forma intensa. Esto es particularmente grave en el caso de las poblaciones de guanaco y de ñandú petiso, que se han visto sumamente afectadas. A pesar de ello, es posible avistar individuos o grupos de ambas especies mientras se transita por los caminos de la zona. Entre las especies silvestres, una de las más comunes es el zorro gris. Este cánido, a pesar de la intensa caza de la que ha sido objeto, es frecuente en contextos peridomésticos y en zonas en las que puede obtener carroña fresca. Otros mamíferos pequeños, como liebres y armadillos también son recurrentemente avistados en toda la zona relevada.

Inversamente a lo que sucede con algunas de las especies enumeradas, en los humedales de las terrazas más jóvenes del río y en los “bajos sin salida” se congrega gran cantidad de avifauna acuática (Mazzoni 2001). Como mencionamos en el Capítulo 5, la proliferación de los establecimientos ganaderos ha aumentado la cantidad de pequeños cuerpos de agua apropiados para especies como *C. picta* y otras aves acuáticas. Otra ave común es la bandurria austral (*Theristicus melanopis*) y una importante colonia de esta especie nidifica en el curso medio del río (Frere, Gandini y Holik 1992).

Como en otros sectores de la costa patagónica, las aves marinas constituyen un grupo de gran importancia. En la isla Deseada, ubicada en la desembocadura del estuario, hay colonias de nidificación de varias especies: pingüino de Magallanes, cormorán imperial, gaviota cocinera, así como garzas brujas (*Nycticorax nycticorax*), bandurrias australes, eskúas y patos crestones (*Lophoneta specularioides*) (Albrieu y Ferrari 1995, Arrighi y Navarro 1998; Frere y Gandini 1998). Muchas de estas aves se alimentan o tienen apostaderos no reproductivos en las costas del río o en las del mar adyacentes al estuario.

ASPECTOS METODOLÓGICOS

Las transectas

En esta localidad se efectuaron 18 transectas, cubriendo un total de 371.000 m². Las transectas se emplazaron en diferentes sectores del valle, muestreando zonas de estepa y de la costa marina (Figura 9.1.). En el marco de estas dos unidades ambientales, las transectas cubrieron hábitats terrestres, acuáticos y costeros. En la Tabla 9.1. se presentan las características ambientales de los sectores en los que se plantearon las transectas.

Tabla 9.1. - Características ambientales de los sectores muestreados por las transectas en los cursos medio e inferior del río Gallegos.

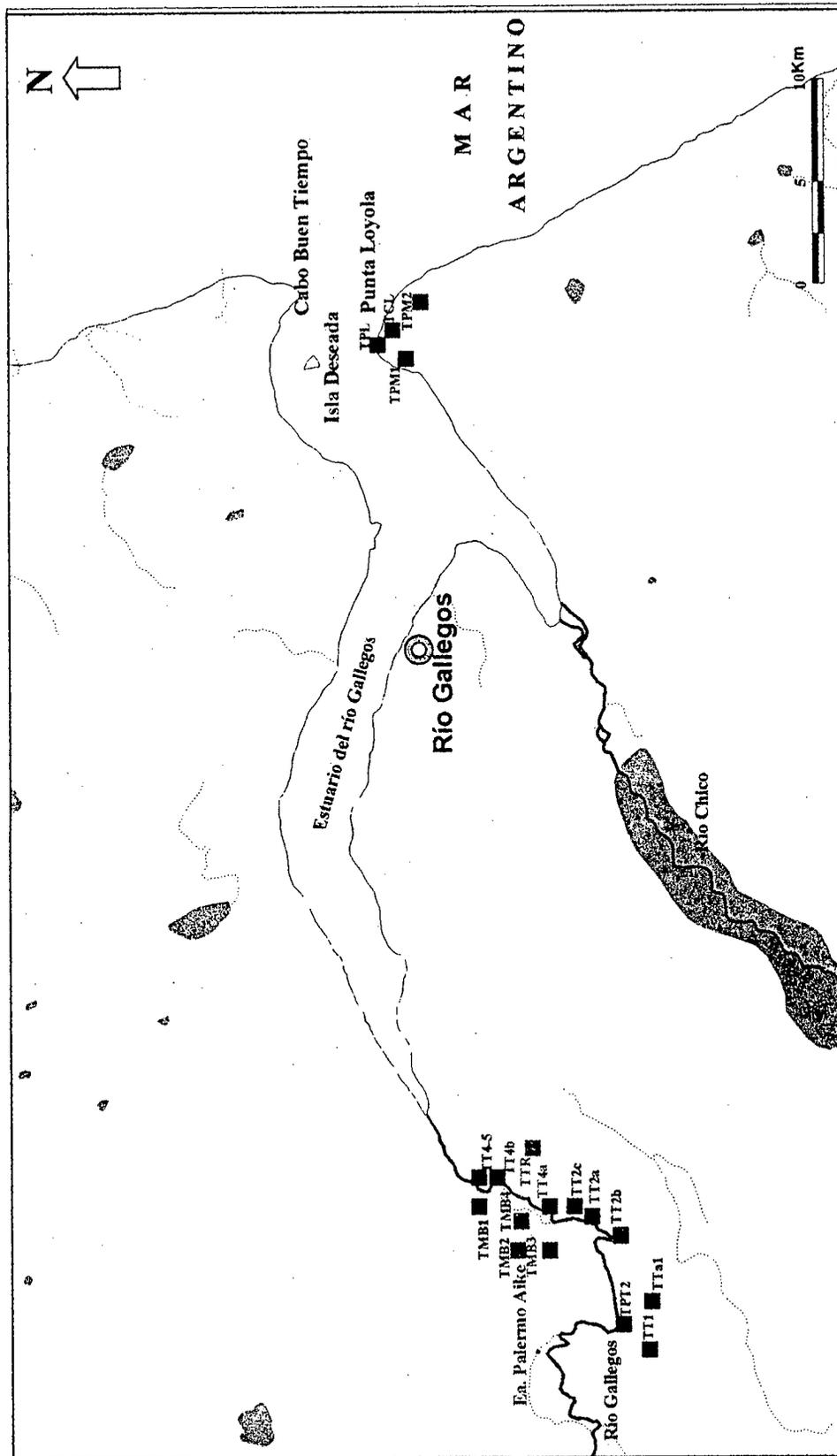
Transecta	Unidad ambiental	Hábitat	Vegetación ⁽¹⁾	Fauna ⁽²⁾
TT1	estepa	terrestre	estepa xérica	ñandúes
TTa1	estepa	terrestre	estepa xérica	ñandúes, zorros grises
TT2a	estepa	terrestre	estepa xérica	cauquenes, ñandúes
TT2b	estepa	terrestre	estepa xérica	ñandúes, zorros grises
TT2c	estepa	terrestre	estepa xérica	ñandúes
TT4a	estepa	acuático	estepa xérica	aves acuáticas, zorros grises
TT4b	estepa	acuático	estepa xérica	cauquenes, ñandúes, aves acuáticas
TT4-5	estepa	acuático	estepa xérica	cauquenes, ñandúes
TPT2	estepa	terrestre	estepa xérica	ñandúes
TTR	estepa	acuático/ terrestre	estepa xérica	aves acuáticas, gaviotas, zorros grises, ñandúes
TMB1	estepa	terrestre	estepa xérica	ñandúes, zorros grises
TMB2	estepa	terrestre	estepa xérica	ñandúes
TMB3	estepa	terrestre	estepa xérica	ñandúes
TMB4	estepa	terrestre	estepa xérica	ñandúes, zorros grises
TPL	costa marina	costero	estepa xérica	aves marinas, zorros grises, pinnípedos
TCL	costa marina	costero	estepa xérica	aves marinas y costeras, zorros
TPM1	costa marina	costero	estepa xérica	aves marinas y costeras, zorros, liebres
TPM2	costa marina	costero	estepa xérica	aves marinas y costeras, liebres

TT1: transecta Terraza 1; TTa1: transecta ladera Terraza 1; TT2: transecta Terraza 2; TT4: transecta Terraza 4; TPT2: transecta pedimento Terraza 2; TTR: transecta transversal; TMB: transecta meseta basáltica; TPL: transecta playa; TCL: transecta cordón litoral; TPM: transecta planicie mareal.

⁽¹⁾ tomado de León *et al.* (1998). ⁽²⁾ en función de avistaje directo o del registro de huellas, excrementos o nidos.

Debido a que el rasgo geomorfológico más importante del valle es el sistema de terrazas, gran parte de las transectas estuvieron destinadas a muestrearlas. La Terraza 1 es la más antigua y constituye el nivel más elevado de la zona de estudio. Su relieve es una superficie horizontal a

Figura 9.1. - Cuenca del río Gallegos: Ubicación de transectas.



TT1: transecta Terraza 1; TTa1: transecta ladera Terraza 1; TT2: transecta Terraza 2; TT4: transecta Terraza 4; TPT2: transecta pedimento Terraza 2; TTR: transecta transversal; TMB: transecta meseta basáltica; TPL: transecta playa; TCL: transecta cordón litoral; TPM: transecta planicie marea.

subhorizontal, con laderas fuertemente empinadas. Presenta suelos pobremente desarrollados, con escaso contenido de materia orgánica y cobertura vegetal discontinua de gramíneas y subarbustos. Está afectada por intensos procesos de desertificación, que favorecen el desarrollo de pavimentos de erosión y acumulaciones eólicas (Mazzoni *et al.* 1998). En esta terraza se efectuaron dos transectas: la TT1 (transecta Terraza 1) que cubrió la superficie de la terraza, y la TTA1 (transecta ladera Terraza 1), en las laderas de la misma. En ambas predominó la buena visibilidad, incluso arqueológica, ya que se registró una alta tasa de hallazgos de artefactos líticos.

En la Terraza 2, que es la de mayor extensión areal, se efectuaron las transectas TT2 (transecta Terraza 2) en distintos sectores de la misma y la transecta TPT2 (transecta pedimento Terraza 2). Esta terraza está constituida por gravas fluvio-glaciales y “rodados patagónicos”, entre los que se intercalan niveles arenosos y limo-arcillosos (Mazzoni *et al.* 1998).

En posiciones topográficas intermedias del valle existen niveles de terrazas discontinuos y de escasa amplitud (Mazzoni *et al.* 1998). Su cobertura vegetal está integrada por una asociación de arbustos y gramíneas. En la planicie de inundación y en los niveles inferiores de terrazas se ha detectado la presencia de mallines (Mazzoni y Vázquez 1999). Las transectas TT4 (transecta Terraza 4) y TT4-5 (transecta Terrazas 4 y 5) se efectuaron en las terrazas más jóvenes del valle. La terraza 4 presenta sedimentos de planicie de inundación, cuyo tamaño varía entre arenas finas y arcilla (Mazzoni *et al.* 1998). Es un sector altamente vegetado, en donde predominan los pastos cortos y la buena visibilidad. La última transecta en las terrazas es la TTR (transecta transversal), que se efectuó perpendicular al río, cubriendo todas las terrazas del valle desde la planicie de inundación actual hasta la Terraza 1.

También se efectuaron transectas en una de las mesetas basálticas. Estas mesetas están definidas por mantos basálticos de reducida extensión, que integran el amplio campo tectónico-volcánico de edad Plio-Pleistocena que se extiende hacia el oeste y el sudoeste de la ciudad de Río Gallegos. Son efusiones de tipo fisural, a las que se asocian conos lávicos (Corbella *et al.* 1990). Estas coladas poseen una superficie irregular y una cubierta eólico-cinerítica en la que se han desarrollado suelos poco profundos con vegetación esteparia (Ercolano *et al.* 1998). El afloramiento mayor se encuentra en la zona de Güer-Aike, en donde se emplazaron varias transectas: las transectas TMB1 y TMB2 (transecta Meseta Basáltica) en la superficie de la colada basáltica, mientras que las TMB3 y TMB4 se efectuaron en dos sectores de las laderas de la misma.

En la costa marina se efectuaron varias transectas en Punta Loyola, sobre la margen sur del estuario. Esta es una costa de acreción de régimen macromareal, formada por una alternancia de cordones litorales y paleoalbéferas (Codignoto 1990). Presenta un relieve sumamente ondulado,

con cotas que no superan los 10 m. Sobre las planicies de mareas, constituidas por sedimentos finos limo-arcillosos, existe una cobertura vegetal de mata verde (*Lepidophyllum cupressiforme*), indicadora de un ambiente húmedo y salino (Ercolano *et al.* 1998). En la zona de planicies mareales se efectuaron las transectas TPM1 y TPM2 (transectas Planicie Mareal).

Los cordones litorales, constituidos fundamentalmente por gravas de elevada permeabilidad, están prácticamente desprovistos de vegetación. Sobre el cordón litoral más cercano a la playa actual se efectuó la transecta TCL (transecta Cordón Litoral). Por último, en la playa actual, se emplazó la transecta TPL (transecta playa).

Tabla 9.2. - Características generales de las transectas en los cursos medio e inferior del río Gallegos.

Transecta	Sup. cubierta	Sustrato ⁽¹⁾	% CV ⁽¹⁾	Tipo de vegetación ⁽¹⁾	Visibilidad ⁽²⁾
TT1	20.000 m ²	gravo-arenoso	0-60%	en cojin	buena
TTa1	20.000 m ²	arena, arcillo-arenoso	60-80%	coirones	regular a buena
TT2a	20.000 m ²	gravo-arenoso	10-30%	coirones	buena
TT2b	20.000 m ²	gravo-arenoso	10-90%	coirones	buena
TT2c	37.000 m ²	gravo-arenoso	50-70%	en cojin	regular a buena
TT4a	10.000 m ²	arcillo-arenoso	30-60%	pastos cortos	regular a buena
TT4b	15.000 m ²	arcillo-arenoso	0-100%	pastos cortos	buena
TT4-5	19.000 m ²	arcillo-arenoso	80-100%	pastos cortos	buena
TPT2	20.000 m ²	arcillo-arenoso	50-70%	cojin	buena
TTR	20.000 m ²	arcillo-arenoso, gravas	50-100%	pastos cortos	variable
TMB1	37.000 m ²	gravo-arenoso	30-80%	coirones	regular a buena
TMB2	23.000 m ²	gravo-arenoso	40-100%	coirones	regular a buena
TMB3	10.000 m ²	gravo-arenoso	80-100%	coirones	regular
TMB4	20.000 m ²	gravo-arenoso	20-100%	coirones	regular
TPL	20.000 m ²	arena, gravas	0-10%	pastos aislados	muy buena
TCL	20.000 m ²	gravas	0%	-	muy buena
TPM1	20.000 m ²	arena, grava y limo-arcilloso	0-100%	pastos cortos, arbustos	regular
TPM2	20.000 m ²	arena, grava y limo-arcilloso	0-100%	pastos cortos, arbustos	buena
Total	371.000 m ²	-	-	-	-

TT1: transecta Terraza 1; TTa1: transecta ladera Terraza 1; TT2: transecta Terraza 2; TT4: transecta Terraza 4; TPT2: transecta pedimento Terraza 2; TTR: transecta transversal; TMB: transecta meseta basáltica; TPL: transecta playa; TCL: transecta cordón litoral; TPM: transecta planicie mareal.

⁽¹⁾ sólo en la zona muestreada. ⁽²⁾ considerada en relación al registro óseo. % CV = porcentaje de cubierta vegetal.

Todas estas transectas tuvieron un ancho de 10 m, excepto la transecta TPL que tuvo 20 m de ancho debido a que el relevamiento fue efectuado por cuatro observadores. Las características de las transectas se presentan en la Tabla 9.2., que incluye la superficie de cada transecta, las condiciones del ambiente de depositación (sustrato, porcentaje de cobertura vegetal, tipo de vegetación en el espacio comprendido dentro de las transectas) y la visibilidad determinada.

Como planteamos anteriormente, la tafonomía de *Pterocnemia pennata* presenta un interés especial que para la arqueología sudamericana. Por lo tanto, se aprovecharon todas las oportunidades para recabar información relacionada con los restos de estas aves, incluidas en la categoría de las *exclusivamente corredoras*. En esta localidad se observó una única carcasa reciente de la especie -ubicada fuera de transecta- y se procedió a su relevamiento con el fin de que constituyese un aporte para entender la dinámica tafonómica de sus restos en ambientes patagónicos. Esta carcasa fue registrada al efectuar la transecta TT4b, y se ubicaba en el pedimento de la Terraza 2.

EL REGISTRO ÓSEO ACTUAL

Resultados de las observaciones en las transectas

En la Tabla 9.3. se presentan las propiedades generales del registro óseo relevado en los cursos medio e inferior del río Gallegos, incluyendo el tipo predominante de concentración de los restos, la cantidad de carcasas registradas, el NISP y el MNE total (de todos los taxa) y, por último, la densidad por metro cuadrado.

Tabla 9.3. - Propiedades generales del registro de vertebrados (mamíferos y aves) relevado en las transectas en los cursos medio e inferior del río Gallegos.

Transecta	Tipo de concentración ⁽¹⁾	Cantidad de carcasas	NISP total ⁽²⁾	MNE total ⁽²⁾	Densidad (MNE/m ²)
TT1	huesos aislados	-	1	1	0,00005
TTa1	huesos aislados	-	10	10	0,0005
TT2a	huesos aislados	-	2	2	0,0001
TT2b	concentración	-	13	10	0,0005
TT2c	huesos aislados	-	2	2	0,00005
TT4a	concentración	-	13	13	0,0013
TT4b	huesos aislados	-	25	8	0,0005
TT4-5	huesos aislados	-	24	23	0,0012
TPT2	huesos aislados	-	9	7	0,00035
TTR	concentraciones	-	59	52	0,0026
TMB1	huesos aislados	-	49	31	0,0008
TMB2	huesos aislados	-	7	7	0,0003
TMB3	concentración	1	14	10	0,001
TMB4	huesos aislados	-	41	40	0,002
TPL	huesos aislados	-	3	3	0,0001
TCL	huesos aislados	1	51	33	0,0016
TPM1	concentraciones	-	35	30	0,0015
TPM2	huesos aislados	-	19	13	0,00065
Total	-	2	377	295	0,0008

TT1: transecta Terraza 1; TTa1: transecta ladera Terraza 1; TT2: transecta Terraza 2; TT4: transecta Terraza 4; TPT2: transecta pedimento Terraza 2; TTR: transecta transversal; TMB: transecta meseta basáltica; TPL: transecta playa; TCL: transecta cordón litoral; TPM: transecta planicie mareal. ⁽¹⁾ solo se consigna el tipo de concentración predominante. ⁽²⁾ incluye todos los taxa registrados, no se consideran carcasas.

Al considerar el conjunto de las transectas, puede verse que predominaron los huesos aislados, aunque en algunas de ellas el tipo característico de concentración de los restos fueron las concentraciones. Estas transectas son: TT2b, TTR, TMB3 y TPM1, ubicadas en diferentes sectores del valle. En todos los casos, las concentraciones correspondieron a los restos de uno o unos pocos individuos, estuvieron constituidas por pocos huesos y rodeadas por espacios amplios sin huesos.

Las carcasas registradas fueron muy pocas, en la Tabla 9.3. sólo se presentan las correspondientes a mamíferos y aves, ya que en la costa marina se registraron carcasas de peces que no son reportadas aquí. Las carcasas de la Tabla correspondieron a un zorro gris en la transecta TMB 3 (Figura 9.2.) y a un pingüino de Magallanes en la transecta TCL.

También los huesos fueron muy pocos en el total de las transectas, a pesar de la gran superficie relevada. Tanto los valores de NISP y MNE, como la densidad por unidad de superficie son muy bajos en general y en cada una de las transectas.

En esta localidad, el relevamiento en habitats terrestres fue el que cubrió una mayor superficie, en habitats costeros y acuáticos las superficies muestreadas por las transectas fueron menores. Esta diferencia obedece al predominio de habitats terrestres en el sector considerado de esta cuenca. Estos habitats son característicos de las unidades de paisaje que tienen mayor extensión en los cursos medio e inferior de río Gallegos (Ercolano *et al.* 1998; Mazzoni *et al.* 1998), que además son representativas del ambiente extracordillerano de Patagonia (Mazzoni 2001). A pesar de esto, la densidad de restos fue mayor en habitats acuáticos y costeros, como puede verse en Tabla 9.4.

Tabla 9.4. Diferencias en la depositación de restos (cantidad total de huesos y densidad por m², cantidad de carcasas) en las transectas de habitats acuáticos, terrestres y costeros en el río Gallegos.

Tipo de hábitat	Superficie muestreada	MNE total	Densidad (MNE/m ²)	Cantidad de carcasas
Acuático	51.000 m ²	76	0,0015	-
Terrestre	240.000 m ²	140	0,0006	1
Costero	80.000 m ²	79	0,001	1 ⁽¹⁾
Total	371.000 m ²	295	0,0008	2

⁽¹⁾ no se consignan las carcasas de peces.

En esta Tabla se presentan la superficie muestreada en cada tipo de habitat, la cantidad de huesos (MNE) y de carcasas así como la densidad por metro cuadrado. La transecta TTR, que se planteó perpendicular al río, cubrió tanto habitats acuáticos (característicos de la planicie de inundación y las terrazas más jóvenes) como terrestres en las Terrazas 1 y 2. Por lo tanto, para

incluir esta Transecta en los distintos tipos de hábitat, se tuvo en cuenta que hasta el Muestreo 7 inclusive se cubrieron predominantemente hábitats acuáticos, mientras que los restantes correspondieron fundamentalmente a los hábitats terrestres.

En la Tabla 9.5. se presenta la diversidad taxonómica registrada, discriminando entre los restos de mamíferos -pequeños y grandes- y aves. Puede verse que predominaron los restos de mamíferos grandes; los de aves también tienen un porcentaje alto de representación, mientras que la menor cantidad corresponde a los mamíferos pequeños. Al igual que en el P. N. Perito Moreno, la escasa representación de los mamíferos pequeños contrasta con el frecuente avistaje de liebres y zorros grises. Estos últimos, incluso, fueron mucho más comunes en esta localidad que en el Parque Nacional.

Tabla 9.5. - Diversidad faunística general y en cada una de las transectas. MNE, porcentaje y cantidad de carcasas por categoría (mamíferos grandes, mamíferos pequeños y aves).

Transecta	MNEt ⁽¹⁾	Mamíferos pequeños			Mamíferos grandes			Aves		
		MNE	%	Carc	MNE	%	Carc	MNE	%	Carc
TT1	1	-	-	-	1	100	-	-	-	-
TTa1	10	-	-	-	10	100	-	-	-	-
TT2a	2	-	-	-	-	-	-	2	100	-
TT2b	10	-	-	-	9	90	-	1	10	-
TT2c	2	-	-	-	2	100	-	-	-	-
TT4a	13	-	-	-	-	-	-	13	100	-
TT4b	8	-	-	-	4	50	-	4	50	-
TT4-5	23	-	-	-	23	100	-	-	-	-
TPT2	7	-	-	-	6	86	-	1	14	-
TTR	52	-	-	-	-	-	-	52	100	-
TMB1	31	-	-	-	28	90	-	3	10	-
TMB2	7	-	-	-	6	86	-	1	14	-
TMB3	10	-	-	1	9	90	-	1	10	-
TMB4	40	1	2,5	-	15	40	-	23	60	-
TPL	3	-	-	-	3	100	-	-	-	-
TCL	33	-	-	-	20	61	-	12	36	1
TPM1	30	14	46	-	8	27	-	8	27	-
TPM2	13	-	-	-	13	100	-	-	-	-
Total	295	15	5	1	157	53,5	-	121	41,5	1

TT1: transecta Terraza 1; TTa1: transecta ladera Terraza 1; TT2: transecta Terraza 2; TT4: transecta Terraza 4; TPT2: transecta pedimento Terraza 2; TTR: transecta transversal; TMB: transecta meseta basáltica; TPL: transecta playa; TCL: transecta cordón litoral; TPM: transecta planicie mareal. MNEt = MNE de todos los taxa de la transecta. Carc = cantidad de carcasas registradas. ⁽¹⁾ MNE total de las transectas, que incluye los especímenes de peces.

Los restos de mamíferos grandes estuvieron representados en la mayoría de las transectas, las excepciones son las transectas TT2a, TT4a y TTR. En estas transectas, los huesos registrados correspondieron en todos los casos a las aves. No se observaron huesos de aves en varias transectas, y los registrados se localizaron preferentemente en sectores relacionados con hábitats

acuáticos y costeros. Los mamíferos pequeños sólo estuvieron representados en dos de las transectas, en la que tuvieron mayor representación fue en la transecta TPM1, en la costa marina.

En la Tabla 9.6. se presentan las propiedades tafonómicas de todo el registro relevado en el total de las transectas. Los datos de MNE correspondientes a las variables tafonómicas por categoría de mamíferos y para cada una de las transectas, que constituyen la base a partir de la cual se calcularon los valores presentados en esta Tabla, se presentan en el Apéndice (Tablas A.8. a A.14.). El detalle de las propiedades tafonómicas en los restos de aves se presenta más adelante en este mismo Capítulo.

Tabla 9.6. - Propiedades tafonómicas generales de los huesos de mamíferos y aves en el total de las transectas del río Gallegos. No se consideran las carcasas.

Variables		Mamíferos grandes	Mamíferos pequeños	Aves
Articulación	Desarticulados	100%	66,6%	79%
	Articulados	-	33,4%	21%
Tipo de concentración	Huesos aislados	85%	27%	27%
	Concentraciones	15%	73%	73%
Meteorización	No meteorizados	1%	100%	23%
	Estadio 1	8,5%	-	64%
	Estadio 2	26,5%	-	13%
	Estadio 3	50%	-	-
	Estadio 4	11%	-	-
	Estadio 5	0,5%	-	-
	No determinado	2,5%	-	-
Fracturas	Huesos fracturados	72%	53%	26%
	Huesos no fracturados	28%	47%	74%
Modificaciones por carnívoros	Presencia	2%	-	4%
	Ausencia	98%	100%	96%
Con líquenes y/o musgo	Presencia	38%	-	2%
	Ausencia	62%	100%	98%
Enterramiento	Huesos enterrados	27%	-	7%
	Huesos no enterrados	73%	100%	93%

Puede verse que en todos los casos predominaron los huesos desarticulados, aunque esta propiedad es más destacada entre los de mamíferos grandes. En cambio, si bien un porcentaje alto de los huesos de mamíferos pequeños y de aves estaba desarticulado, muchos de ellos todavía se encontraban articulados.

Además, existen diferencias con respecto al tipo de concentración de los restos. Hay un alto porcentaje de huesos de mamíferos grandes aislados, sólo se registraron unas pocas concentraciones conformadas por muy pocos huesos en el total de las transectas. En cambio, los huesos de aves y de mamíferos pequeños fueron registrados predominantemente en concentraciones. En todos los casos, las concentraciones corresponden a los huesos de uno o unos pocos individuos.

Los patrones de meteorización de los huesos de las tres categorías son marcadamente diferentes. Los huesos de mamíferos grandes presentan un patrón que incluye los estadios más altos de meteorización, con predominio de los estadios 2 y 3 (Figura 9.3.). En cambio, todos los huesos de mamíferos pequeños registrados estuvieron frescos, mientras que entre los huesos de aves predominan los no meteorizados o levemente meteorizados.

Otra diferencia en las propiedades de los huesos de aves y de mamíferos (grandes y pequeños) se relaciona con la cantidad que presentan fracturas. Mientras un alto porcentaje de huesos de mamíferos está fracturado, las fracturas son escasas entre los huesos de aves.

En todos los casos las modificaciones asignables a carnívoros son pocas. El mayor porcentaje correspondió a las presentes en los huesos de aves, mientras que en los de mamíferos grandes estas modificaciones no superan el 2% de los casos y son inexistentes en los huesos de mamíferos pequeños.

Otro aspecto a considerar es que mientras un importante porcentaje de huesos de mamíferos grandes presenta la totalidad o parte de su superficie cubierta por líquenes, sólo se registra un pequeño porcentaje entre los huesos de aves, y es nulo en los huesos de mamíferos pequeños. Por último, puede observarse que también existen diferencias con respecto a la cantidad de huesos cubiertos por sedimentos. La mayor cantidad de huesos sepultados corresponde a los de mamíferos grandes, en segundo lugar a los de aves, mientras que ninguno de los huesos de mamíferos pequeños lo estaba.

Dado que ya se ha presentado la información destinada a evaluar las propiedades generales del registro de vertebrados en esta localidad, las Tablas siguientes estarán dedicadas al registro de aves. En esta localidad se registraron restos de las tres categorías *taxon-free*. Sin embargo, los restos de *aves exclusivamente nadadoras* se restringen a una única carcasa de pingüino de Magallanes, por lo que la discusión general estará orientada a los restos de *aves voladoras* y *aves exclusivamente corredoras*. En la Tabla 9.7. se presentan los valores de MNE, el porcentaje con respecto al total de los restos de aves y la cantidad de carcasas para cada una de las categorías *taxon-free*.

En esta Tabla puede apreciarse que los restos de *aves voladoras* fueron los que predominaron en el total de las transectas. Sin embargo, en varias de ellas (TT2b, TPT2, TMB1, TMB2, TMB3), los únicos huesos de aves registrados correspondieron a la categoría *aves exclusivamente corredoras*. La única carcasa de ave registrada fue la de *ave exclusivamente nadadora* mencionada anteriormente. Esta carencia de carcasas también fue detectada en los relevamientos asistemáticos efectuados en la cuenca durante los inicios de las investigaciones.

Cada una de las categorías *taxon-free* fue registrada en un número pequeño de transectas, que generalmente no son coincidentes. Las dos excepciones son las transectas TTR y TMB4. En el

primer caso, esta coincidencia se explica porque la transecta se planteó perpendicular al río, muestreando todo el sistema de terrazas, y por lo tanto, incluyendo hábitats aptos para ambas categorías de aves.

Tabla 9.7. - Restos de aves de las categorías *taxon-free* registradas. Resultados por transecta y totales.

Transecta	MNEt Aves	Aves voladoras			Aves excl. corredoras			Aves excl. nadadoras		
		MNE	%	Carc	MNE	%	Carc	MNE	%	Carc
TT1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TTa1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TT2a	2	2	100	-	-	-	-	-	-	-
TT2b	1	-	-	-	1	100	-	-	-	-
TT2c	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TT4a	13	13	100	-	-	-	-	-	-	-
TT4b	4	4	100	-	-	-	-	-	-	-
TT4-5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TPT2	1	-	-	-	1	100	-	-	-	-
TTR	52	29	56	-	23	44	-	-	-	-
TMB1	3	-	-	-	3	100	-	-	-	-
TMB2	1	-	-	-	1	100	-	-	-	-
TMB3	1	-	-	-	1	100	-	-	-	-
TMB4	23	8	33,4	-	15	66,6	-	-	-	-
TPL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TCL	12	12	100	-	-	-	-	-	-	1
TPM1	8	8	100	-	-	-	-	-	-	-
TPM2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total	121	76	63	-	45	37	-	-	-	1

TT1: transecta Terraza 1; TTa1: transecta ladera Terraza 1; TT2: transecta Terraza 2; TT4: transecta Terraza 4; TPT2: transecta pedimento Terraza 2; TTR: transecta transversal; TMB: transecta meseta basáltica; TPL: transecta playa; TCL: transecta cordón litoral; TPM: transecta planicie mareal. MNEt aves = MNE de todos los restos de aves.

Para evaluar la relación que existe entre tipo de hábitat y registro óseo de aves, en la Tabla 9.8. se presenta la cantidad de huesos y carcasas registrados por tipo de hábitat, así como la densidad por unidad de superficie en cada uno de ellos.

Tabla 9.8. - Diferencias en la depositación de restos de aves (cantidad total y densidad por m²) en las transectas de hábitats acuáticos, terrestres y costeros en el río Gallegos.

Tipo de hábitat	Superficie muestreada	MNE total	Densidad (MNE/m ²)	Cantidad de carcasas
Acuático	51.000 m ²	46	0,001	-
Terrestre	240.000 m ²	55	0,0002	-
Costero	80.000 m ²	20	0,00025	1
Total	371.000 m ²	121	0,00033	1

Aunque las transectas que cubrieron hábitats terrestres son las que abarcan una mayor superficie, la densidad de huesos en el total de las mismas es menor que en los hábitats acuáticos y similar a la de los hábitats costeros. Las transectas efectuadas en hábitats acuáticos cubrieron una superficie menor, pero en conjunto representan el sector con mayor densidad de restos de aves.

Sin embargo, existen diferencias en la distribución de los huesos de cada categoría *taxon-free* por tipo de hábitat. En la Tabla 9.9. puede apreciarse que los huesos de aves voladoras se registraron preferentemente en las transectas correspondientes a los hábitats acuáticos y costeros, mientras que los de aves exclusivamente corredoras sólo fueron registrados en hábitats terrestres.

Tabla 9.9. - Diferencias en la depositación de restos de *aves voladoras* y *aves exclusivamente corredoras* por hábitat en el río Gallegos.

Tipo de hábitat	MNE total	Aves voladoras	Aves excl. corredoras
Acuático	46	46	-
Terrestre	55	10	45
Costero	20	20	-
Total	121	76	45

En las Tablas siguientes se presentan las propiedades tafonómicas de cada categoría *taxon-free* por hábitat, discriminando los resultados en cada una de las transectas incluidas en el mismo. La Tabla 9.10. está dedicada a las propiedades de los huesos de *aves voladoras* en las transectas realizadas en hábitats acuáticos, en dónde se registró la mayor parte de sus restos. Varias de las propiedades del registro de aves voladoras coinciden con las del registro de general aves (ver Tabla 9.6.). Por ejemplo, en este tipo de hábitat predominaron los huesos desarticulados, aunque un alto porcentaje fue registrado en pequeñas concentraciones. También predominaron los huesos que estaban frescos o levemente meteorizados, y los que no presentaban fracturas ni líquenes/musgo en su superficie. Los huesos que presentaban modificaciones asignables a carnívoros, o que estaban enterrados sólo constituyeron un mínimo porcentaje de los registrados.

En la Tabla 9.11. se presentan estas mismas variables, esta vez para los restos de *aves voladoras* registrados en hábitats terrestres. Los restos en éstos hábitats son menos que los observados en ambientes acuáticos, y se distribuyeron en dos transectas: TT2a y TMB4. También aquí predominaron los restos desarticulados. En cambio, el total de los restos de *aves voladoras* en hábitats terrestres se encontraron aislados, lo cual plantea una diferencia con lo observado en hábitats acuáticos.

Al considerar el perfil de meteorización detectado en hábitats terrestres, puede verse que, aún en el marco de la tendencia establecida para el registro de aves en general, existe una diferencia. No se detectaron huesos frescos, es decir aquellos que no presentan indicadores de la acción de meteorización, sino que en todos los casos se hallaban levemente meteorizados. Por otro lado, ninguno de los huesos estaba fracturado, presentaba modificaciones asignables a carnívoros, presentaba líquenes/musgo en su superficie o se hallaba cubierto por sedimentos.

Tabla 9.10. - Propiedades de los huesos de *aves voladoras* en las transectas en hábitats acuáticos del río Gallegos.

VARIABLES		TT4a	TT4b	TT4-5	TTR	Total	% ⁽¹⁾
Grado de articulación	Desarticulados	4	4	-	25	33	72
	Articulados	9	-		4	13	28
Tipo de concentración	Huesos aislados	1	4	-	3	8	17
	Concentraciones	12	-		26	38	83
Meteorización	No meteorizados	1	2	-	14	17	37
	Estadio 1	12	2		13	27	59
	Estadio 2	-	-		2	2	4
	Estadio 3	-	-		-	-	-
	Estadio 4	-	-		-	-	-
	Estadio 5	-	-		-	-	-
	No determinado	-	-		-	-	-
Fracturas	Fracturados	2	3	-	10	15	33
	No fracturados	11	1		19	31	67
Modificaciones por carnívoros	Presencia	-	-	-	1	1	2
	Ausencia	13	4		28	45	98
Con líquenes y/o musgo	Presencia	-	-	-	-	-	-
	Ausencia	13	4		29	46	10
Enterramiento	Enterrados	-	-	-	4	4	9
	No enterrados	13	4		25	42	91

TT4: transecta Terraza 4; TT4-5: transecta Terrazas 4 y 5; TTR: transecta transversal.

⁽¹⁾ el porcentaje corresponde al total de los restos.

Tabla 9.11. - Propiedades de los huesos de aves voladoras en las transectas en hábitats terrestres del río Gallegos.

Variables	TT1	TTa1	TT2a	TT2b	TT2c	TPT2	TMB1	TMB2	TMB3	TMB4	Total	%
Grado de articulación	-	-	2	-	-	-	-	-	-	1	3	30
Articulados	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	7	70
Tipo de concentración	-	-	2	-	-	-	-	-	-	8	10	100
Concentraciones	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Meteorización	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
No meteorizados	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Estadio 1	-	-	2	-	-	-	-	-	-	7	9	90
Estadio 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	10
Estadio 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Estadio 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Estadio 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
No determinado	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fracturas	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fracturados	-	-	2	-	-	-	-	-	-	8	10	100
No fracturados	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Modificaciones por camivoros	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Presencia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ausencia	-	-	2	-	-	-	-	-	-	8	10	100
Con líquenes y/o musgo	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Presencia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ausencia	-	-	2	-	-	-	-	-	-	8	10	100
Enterramiento	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Enterrados	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
No enterrados	-	-	2	-	-	-	-	-	-	8	10	100

TT1: transecta Terraza 1; TTa1: transecta ladera Terraza 1; TT2: transecta Terraza 2; TPT2: transecta pedimento Terraza 2; TTR: transecta transversal; TMB: transecta meseta basáltica.

(¹) el porcentaje corresponde al total de los restos de la categoría en todas las transectas.

En la Tabla 9.12 se analizan las propiedades tafonómicas de los huesos de *aves voladoras* registrados en hábitats costeros. Esta fue la única categoría de la cual se registraron huesos en la unidad ambiental costa marina, debido a que las *aves exclusivamente nadadoras* sólo estuvieron representadas por la carcasa mencionada y no se registraron restos de *aves exclusivamente corredoras*.

Puede verse que aquí también predominaron los huesos desarticulados, aunque se registraron huesos articulados en un porcentaje similar al detectado en hábitats acuáticos. Los huesos aislados representan el 60% de los registrados, y el porcentaje restante fue hallado en una concentración (Figura 9.4.). Hubo porcentajes similares de huesos frescos (que predominaron) y levemente meteorizados, escasos huesos presentaban fracturas, mientras que no se detectaron especímenes con modificaciones producidas por carnívoros, con líquenes/musgo o enterrados.

Tabla 9.12. - Propiedades de los huesos de *aves voladoras* en las transectas en hábitats costeros en el río Gallegos.

Variables		TPL	TCL	TPM1	TPM2	Total	%
Grado de articulación	Desarticulados	-	7	8	-	15	75
	Articulados	-	5	-	-	5	25
Tipo de concentración	Huesos aislados	-	12	-	-	12	60
	Concentraciones	-	-	8	-	8	40
Meteorización	No meteorizados	-	3	6	-	9	45
	Estadio 1	-	9	2	-	11	55
	Estadio 2	-	-	-	-	-	-
	Estadio 3	-	-	-	-	-	-
	Estadio 4	-	-	-	-	-	-
	Estadio 5	-	-	-	-	-	-
	No determinado	-	-	-	-	-	-
Fracturas	Fracturados	-	-	3	-	3	15
	No fracturados	-	12	5	-	17	85
Modificaciones por carnívoros	Presencia	-	-	-	-	-	-
	Ausencia	-	12	8	-	20	100
Con líquenes y/o musgo	Presencia	-	-	-	-	-	-
	Ausencia	-	12	8	-	20	100
Enterramiento	Enterrados	-	-	-	-	-	-
	No enterrados	-	12	8	-	20	100

TPL: transecta playa; TCL: transecta cordón litoral; TPM: transecta planicie mareal.

⁽¹⁾ el porcentaje corresponde al total de los restos en todas las transectas.

En la Tabla 9.13. se analizan las propiedades tafonómicas de los huesos de *aves exclusivamente corredoras* registrados en hábitats terrestres. No se registraron restos en hábitats costeros ni acuáticos, aún cuando las transectas efectuadas en estos tipos de hábitat se encuentran dentro del rango de distribución de la especie incluida en esta categoría. El total de los huesos de *aves exclusivamente corredoras* estaba desarticulado, y la mayoría de ellos conformaba concentraciones (Figura 9.5.), aunque también se registraron algunos huesos aislados.

Tabla 9.13. - Propiedades de los huesos de aves exclusivamente corredoras en las transectas en hábitats terrestres del río Gallegos.

Variables	TT1	TT1a	TT1a	TT2a	TT2b	TT2c	TTR	TPT2	TMB1	TMB2	TMB3	TMB4	Total	%
Grado de articulación	-	-	-	-	1	-	23	1	2	1	1	16	45	100
Articulados	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Huesos aislados	-	-	-	-	-	-	2	-	-	1	-	-	3	7
Concentraciones	-	-	-	-	1	-	21	1	2	-	1	16	42	93
Meteorización	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	2	4
No meteorizados	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Estadio 1	-	-	-	-	1	-	15	-	2	-	-	12	30	67
Estadio 2	-	-	-	-	-	-	6	1	-	1	1	4	13	29
Estadio 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Estadio 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Estadio 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
No determinado	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fracturas	-	-	-	-	-	-	10	1	1	1	-	1	14	32
Fracturados	-	-	-	-	1	-	13	-	1	-	1	15	31	69
No fracturados	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Modificaciones por carnívoros	-	-	-	-	1	-	1	-	1	1	-	-	4	9
Presencia	-	-	-	-	-	-	22	1	1	-	1	16	41	91
Ausencia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Con líquenes y/o musgo	-	-	-	-	1	-	23	1	2	1	-	3	3	7
Presencia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	42	93
Ausencia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Enterramiento	-	-	-	-	1	-	3	-	-	-	-	-	4	9
Enterrados	-	-	-	-	-	-	20	1	2	1	1	16	41	91
No enterrados	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

TT1: transecta Terraza 1; TT1a: transecta ladera Terraza 1; TT2: transecta Terraza 2; TPT2: transecta pedimento Terraza 2; TTR: transecta transversal; TMB: transecta meseta basáltica.

(1) el porcentaje corresponde al total de los restos en todas las transectas.

Tal como se registrara entre los huesos de *aves voladoras* en hábitats terrestres, los huesos levemente meteorizados constituyen el mayor porcentaje en esta categoría. Más del 30% de los huesos de *aves exclusivamente corredoras* estuvieron fracturados (Figura 9.6.), las modificaciones asignables a carnívoros no alcanzan el 10% de los especímenes, y también son bajos los porcentajes de huesos que presentaban líquenes/musgo y que estaban cubiertos por sedimentos. De todos modos, con respecto a estas últimas variables, los valores para las *aves exclusivamente corredoras* son más altos que en los huesos de *aves voladoras* en el mismo tipo de hábitat.

En la Tabla 9.14. se presentan las propiedades tafonómicas de la carcasa de ave registrada, que como se dijera, es el único resto de la categoría *aves exclusivamente nadadoras* observado en esta localidad.

Tabla 9.14. - Propiedades de la carcasa de ave *exclusivamente nadadora* registrada en la transecta TCL, del río Gallegos.

Variables		Aves excl. nadadoras
Integridad	Completa	1
	Parcial	-
Tipo de concentración	Aisladas	1
	Concentraciones	-
Meteorización	Meteorizados	-
	No meteorizados	-
	No corresponde	1
Fracturas	Fracturadas	1
	No fracturadas	-
Modificaciones por carnívoros	Presencia	-
	Ausencia	1
Enterramiento	Enterrados	-
	No enterrados	1

Esta carcasa de *Spheniscus magellanicus*, registrada en la Transecta TCL, estaba completa (más del 75%) y aislada de otros restos. Debido a la presencia de tejidos blandos y plumas, ningún hueso estaba expuesto. No presentaba modificaciones debidas a la acción de carnívoros, y tampoco estaba cubierta por sedimentos.

Las dos Tablas siguientes están dedicadas a la información relativa a la representación de partes esqueléticas de aves (*voladoras* y *exclusivamente corredoras*) en esta localidad. En Tabla 9.15. se presenta el MNE por parte esquelética de las unidades anatómicas definidas en el Capítulo 7. En la Tabla 9.16. se presentan los porcentajes por unidad anatómica.

El perfil de representación de las *aves voladoras* incluye varias unidades anatómicas, cada una de ellas representada por diversos elementos. La única unidad anatómica que no está presente es la cintura pélvica. En la Tabla 9.16. puede verse que para esta categoría *taxon-free*

predominan los elementos de las extremidades anteriores, que en conjunto con los correspondientes a la cintura escapular, constituyen casi el 60% de los restos representados. El esqueleto axial fue la unidad que tuvo el segundo lugar en abundancia, y las extremidades posteriores las menos representadas.

Tabla 9.15. - Representación de partes esqueléticas de aves (*voladoras y exclusivamente corredoras*) en el total de las transectas del río Gallegos.

Unidad anatómica	Elemento	Aves voladoras	Aves excl. corredoras
Ext. Anteriores	húmero	12	-
	radio	6	-
	ulna	3	-
	carpometacarpo	1	-
	falanges anteriores	2	-
Cintura Escapular	escápula	6	1
	coracoides	10	-
	fúrcula	3	-
Ext. Posteriores	fémur	3	5
	tibiatarso	5	5
	fíbula	1	4
	rótula	-	-
	tarsometatarso	2	5
	falanges posteriores	1	4
Esqueleto Axial	cráneo	1	-
	mandíbula	1	-
	vértebras	8	18
	costillas	5	2
	esternón	4	-
Cintura Pélvica	pelvis	-	1
	sínsacro	-	-
	huesos largos indet	2	-
	MNE total	76	45

Tabla 9.16. - Porcentajes de representación de unidades anatómicas de aves en el río Gallegos.

Unidad anatómica	Aves voladoras	Aves exclusivamente corredoras
Ext. Anteriores	31,5%	-
Cintura Escapular	25%	2,25%
Ext. Posteriores	16%	51%
Esqueleto Axial	25%	44,5%
Cintura Pélvica	-	2,25%

El patrón de representación de los restos de *aves exclusivamente corredoras* es diferente. Mientras las extremidades anteriores y la cintura escapular estuvieron ausentes o representadas por un único espécimen, predominaron los elementos de las extremidades posteriores y del esqueleto axial, mientras que la cintura pélvica estuvo representada por sólo un fragmento.

En los resultados que presentamos aquí, la gran cantidad de elementos correspondientes al esqueleto axial se debe a su predominio en dos concentraciones, una en la transecta TTR y la otra en la transecta TMB4. En función de maximizar la información recabada sobre los restos de *aves exclusivamente corredoras*, que es escasa en las otras localidades muestreadas, y dado el interés que presenta el tema de la representación de elementos, en la Tabla 9.17. se detallan varias propiedades tafonómicas de los huesos incluidos en estas concentraciones. Esta información, en conjunto con la de los restos en las transectas y la de la carcasa relevada, permitirá una discusión más profunda del perfil de partes esqueléticas de estas aves.

Tabla 9.17. - Detalle de las propiedades de las dos concentraciones de huesos de *ave exclusivamente corredoras* registradas en el valle del río Gallegos.

	Concentración 1	Concentración 2
MNE	21	16
Ext. Anteriores	-	-
Cintura Escapular	5%	-
Ext. Posteriores	43%	37,5%
Esqueleto Axial	47%	56,2%
Cintura Pélvica	5%	6,3%
Fracturados	48%	6%
No fracturados	52%	94%
Estadio 0	9,5%	-
Estadio 1	71,5%	75%
Estadio 2	19%	25%
Enterrados	14%	25%
No enterrados	86%	75%
Con líquenes	-	25%
Sin líquenes	100%	75%
Fusionados	62%	81%
No fusionados	14%	12,5%
No determinado	24%	6,5%
Modificaciones por carnívoros	1 <i>puncture</i> en esternón	-

Ambas concentraciones estaban conformadas por los restos de un único individuo. En las dos, algunos de los huesos de las extremidades posteriores no estaban fusionados, por lo que se estima que corresponden a restos de juveniles. Como planteamos en el Capítulo 5, los juveniles son los más expuestos a la predación y su mortalidad es más alta que la de adultos, tal como sucede en el caso de otras aves.

La Concentración 1 fue registrada en el último Muestreo de la transecta TTR, correspondiente al nivel de terraza más antiguo. En esta concentración predominaron los elementos del esqueleto axial (Tabla 9.17.), que estaba representado por dos costillas, un fragmento de esternón y siete vértebras cervicales. Las extremidades posteriores, que son la segunda unidad anatómica más representada, incluía los dos fémures, los dos tibiataresos con sus fibulas, los dos tarsometatarsos

y una única primera falange. Un alto porcentaje de los huesos de esta concentración presentaba el estadio 1 de meteorización y casi el 50% presentaba alguna fractura. La acción de los carnívoros está evidenciada por el *puncture* registrado en el esternón. Ninguno de los especímenes presentaba líquenes/musgo en su superficie.

La Concentración 2 fue relevada en la transecta TMB4, que bordeó la meseta basáltica de Güer-Aike. En esta concentración también fueron más abundantes los elementos correspondientes al esqueleto axial, en este caso representado únicamente por nueve vértebras cervicales. Los elementos presentes de las extremidades posteriores fueron los dos fémures, un tibiatarso, un tarsometatarso y las dos fibulas. La cintura pélvica estuvo representada por un fragmento de la pelvis. Más del 70% de los especímenes estaba en estadio 1 de meteorización, no se registraron huesos frescos y varios presentaban líquenes/musgo. Muy pocos de estos especímenes presentaban fracturas, y no se registraron modificaciones que pudieran atribuirse claramente a la acción de carnívoros.

Tabla 9.18. - Propiedades de la carcasa de *ave exclusivamente corredora* registrada en el valle del río Gallegos.

Variables		Aves excl. corredoras
Integridad	Completa	-
	Parcial	1
Tipo de concentración	Aisladas	1
	Concentraciones	-
Meteorización	Meteorizados	-
	No meteorizados	1
	No determinado	-
Fracturas	Fracturadas	1
	No fracturadas	-
Modificaciones por carnívoros	Presencia	1
	Ausencia	-
Enterramiento	Enterrados	-
	No enterrados	1

Como dijéramos, la única carcasa correspondiente a esta categoría *taxon-free* fue detectada al efectuar una de las transectas en las Terrazas más jóvenes del río. La misma, sin embargo, estaba ubicada en un sector correspondiente al pedimento de la Terraza 2, en una cárcava que exponía sedimentos correspondientes al Terciario.

Esta carcasa de ñandú petiso presentaba una integridad de alrededor del 50%, correspondiendo por lo tanto a una carcasa parcial según fuera definido en el Capítulo 7. Al momento del relevamiento, no se registraban ni el cráneo ni las extremidades anteriores. Además, faltaba una de las extremidades posteriores y gran parte de las costillas se encontraban fragmentadas y presentaban marcas producidas por carnívoros. Las vértebras cervicales estaban

articuladas, y el esternón estaba parcialmente cubierto por tejido blando y presentaba plumas. Ninguno de los huesos expuestos presentaba evidencia de efectos de meteorización.

Síntesis

El registro óseo en los cursos medio e inferior del río Gallegos se caracteriza por la baja densidad general de huesos, que es relativamente mayor en hábitats acuáticos y costeros. En las dos unidades ambientales relevadas (estepa y costa marina) preponderaron los huesos aislados, aunque en algunas transectas se registraron pequeñas concentraciones constituidas por restos de uno o muy pocos individuos.

En esta localidad predominaron los huesos de mamíferos grandes. Sin embargo, se registró un alto porcentaje de huesos de aves, que constituyen más del cuarenta por ciento de los restos. En cambio, los mamíferos pequeños estuvieron muy poco representados. Los huesos de mamíferos y aves difieren en sus respectivas propiedades tafonómicas, aunque hay mayor similitud entre los registros de mamíferos pequeños y aves. Un aspecto común a las tres categorías es la escasez de carcasas.

Los restos de mamíferos grandes registrados fueron en todos los casos huesos desarticulados, que en general se encontraban aislados. El perfil de meteorización de esta categoría incluye todos los estadios, con mayor representación de los más altos. Un gran porcentaje de estos huesos estaba fracturado, las marcas asignables a carnívoros fueron escasas y se detectó una gran cantidad de especímenes con parte o la totalidad de su superficie cubierta por líquenes/musgo. Es la categoría con mayor porcentaje de huesos enterrados.

La categoría mamíferos pequeños es la que presentó el mayor porcentaje de especímenes articulados y en concentraciones. Con respecto a las modificaciones, todos los huesos estaban frescos o no meteorizados, un alto porcentaje de ellos estaba fracturado, no se registraron daños atribuibles a carnívoros, ni especímenes con líquenes/musgo. Por último, ningún espécimen estaba cubierto por sedimentos.

Por su parte, los restos de aves se caracterizaron por el predominio de huesos desarticulados y en concentraciones. Su perfil de meteorización incluye huesos frescos y levemente meteorizados, y es la categoría con menor porcentaje de huesos fracturados. Las modificaciones por carnívoros fueron pocas, así como los especímenes con líquenes/musgo en su superficie y los enterrados.

En esta localidad se registraron restos de las tres categorías *taxon-free* de aves, pero las *aves exclusivamente nadadoras* sólo estuvieron representadas por una carcasa en hábitats costeros. Los huesos de las otras dos categorías tienen una distribución diferente en el paisaje, ya que los de *aves voladoras*, que fueron los más abundantes, se registraron especialmente en hábitats acuáticos, mientras que todos los de *aves exclusivamente corredoras* se localizaron en hábitats

terrestres. Estas categorías también difieren en otras propiedades tafonómicas, especialmente en la representación de partes esqueléticas.

Los restos de *aves voladoras* variaban el tipo de concentración de los restos según el hábitat, ya que en hábitats acuáticos y costeros predominaron o fueron muy abundantes los huesos en concentraciones, mientras que en los terrestres todos los huesos estaban aislados. Aun en el marco de la tendencia general registrada para el taxón, también se registraron diferencias en los perfiles de meteorización, ya que en los hábitats terrestres no se registraron huesos frescos. Los especímenes con modificaciones atribuibles a carnívoros, que presentaban líquenes/musgo en su superficie o huesos enterrados se registraron en hábitats acuáticos.

Todos los huesos de *aves exclusivamente corredoras* se registraron desarticulados y la mayoría en pequeñas concentraciones. Presentaron un perfil de meteorización en el que predominaban los huesos levemente meteorizados, como en el caso de los huesos de *aves voladoras* localizados en el mismo hábitat. Se registraron bajos porcentajes de huesos con marcas de carnívoros, especímenes cubiertos por líquenes/musgos y el mismo porcentaje de huesos enterrados que los de aves voladoras en hábitats acuáticos.

Con respecto a la representación de partes esqueléticas de *aves voladoras*, las extremidades anteriores y la cintura escapular constituyen más de la mitad de los huesos registrados. La cintura pélvica no estuvo representada, mientras que las extremidades posteriores fueron la unidad anatómica menos registrada. La muestra de restos de *aves exclusivamente corredoras* en esta localidad es mayor que la del P. N. Perito Moreno, lo que permite un mejor panorama de la representación de elementos. También aquí las extremidades anteriores estuvieron ausentes, la cintura escapular representada por un único espécimen, y muy pocos correspondientes a la cintura pélvica. Predominaron los huesos de las extremidades posteriores, aunque hubo una gran representación del esqueleto axial.

LA DINÁMICA TAFONÓMICA

En esta localidad se buscó entender cuáles son los principales aspectos que determinan la dinámica tafonómica en paisajes fluviales relacionados con ambientes de estepa xérica como el presente en esta porción de la cuenca del río Gallegos. Dadas las características del área y al hecho de que hay gran cantidad de establecimientos ganaderos, las condiciones que rigen la depositación y la destrucción/preservación de los restos son diferentes a las registradas en el P. N. Perito Moreno.

Contrariamente a lo esperado, los huesos de aves representan una proporción importante del total de restos relevados. Además, la muestra correspondiente a las *aves exclusivamente corredoras* es la mayor de las cuatro localidades relevadas, lo que constituye un aporte

importante que permitirá discutir temas como la representación de partes esqueléticas y la secuencia de destrucción.

Los procesos tafonómicos

Esta porción de la cuenca del río Gallegos está profundamente afectada por más de un siglo de desarrollo de la ganadería ovina, que constituye una de las principales actividades económicas de la zona. Desde el punto de vista de la vegetación, los pastizales que conforman el ecosistema predominante parecen extraordinariamente estables y han resistido muchos años de pastoreo a altas cargas sin modificarse de forma aparente (Oliva, Noy-Meir y Cibils 2001). Sin embargo, estos autores enfatizan que en donde hubo cambios, la capacidad de recuperación es muy lenta.

La fauna también ha sufrido perturbaciones, principalmente por la introducción de especies foráneas, tanto domésticas como silvestres. Herbívoros y carnívoros autóctonos han sido afectados en lo que respecta a su distribución y abundancia, lo que tiene consecuencias en la formación del registro óseo. Por ejemplo, la acción de los pumas en este sector es marcadamente menor que en la zona cordillerana (von Thungen 1987). Inversamente, se ha observado el aumento de la distribución y abundancia de los zorros colorados hacia el este en toda la Patagonia (Manero 2001).

En esta localidad no fue posible relevar sectores específicos en los que la actividad de los carnívoros sobre los restos óseos pudiese observarse en detalle, debido a que no se detectaron madrigueras o lugares de matanza. Por lo tanto, la estimación de la importancia de estos actores tafonómicos estará basada en las modificaciones registradas en los huesos de las transectas. A partir de investigaciones sobre las características de la predación y su impacto sobre la cría de ganado (Bellati 1984; Manero 2001; Travaini *et al.* 2000), se estima que los zorros colorados son importantes agentes de depositación y modificación de los restos de vertebrados en este sector de la cuenca del río Gallegos. También los zorros grises, comunmente avistados durante todo el trabajo de campo, cuya acción se centra especialmente en la predación de vertebrados pequeños y en el carroñeo (*ver* Capítulo 5).

Dada la importancia del ganado ovino y la facilidad que el mismo presenta como presa de los zorros colorados de esta zona de Patagonia, junto a la liebre europea constituye uno de los más importantes ítems en sus dietas (Manero 2001). Por lo tanto, podría esperarse que fuera posible detectar la depositación de restos de ovinos y liebres en todo el espacio muestreado. Sin embargo, los huesos correspondientes a estos animales (incluidos en las categorías "mamíferos grandes" y mamíferos pequeños" respectivamente) fueron muy escasos. En el caso de las liebres u otros vertebrados pequeños, es posible plantear que la gran destrucción que generalmente acompaña a

la predación de presas de este tamaño promueve la desaparición de sus restos de los conjuntos de superficie.

Sin embargo, este no es el caso de los ovinos. Una explicación para entender la escasez de sus restos se relaciona con el emplazamiento de las transectas. Tanto a nivel regional como a escala predial existen diferencias en el grado de depredación. Es decir que tanto en una región como en un determinado establecimiento, hay sectores en los que los zorros cazan más y otros en los que cazan menos (Manero 2001). De la misma forma, la acumulación activa de huesos que realizan en los lugares de cría se efectúa en lugares específicos del espacio (Martín 1998). Entonces, es posible que las transectas se plantearan en sectores en los que la depositación y acumulación de restos debida a estos carnívoros es mínima.

Independientemente de los factores responsables de generar los conjuntos de huesos en superficie, a partir de las propiedades tafonómicas detectadas puede plantearse que tanto la depositación como la historia tafonómica de los restos de los distintos vertebrados es diferente. En el caso de los mamíferos grandes, las propiedades tafonómicas están indicando una baja tasa de depositación e historias tafonómicas largas, mientras que los huesos de mamíferos pequeños y aves son producto de depositaciones más recientes y de un tiempo corto de permanencia en la superficie terrestre.

Aunque los restos de los mamíferos grandes son los que poseen una distribución más homogénea en el espacio muestreado -estuvieron presentes en la mayoría de las transectas- los huesos atribuibles a esta categoría son muy pocos, están muy dispersos y en general muy modificados. Existen pocas variaciones con respecto a estas propiedades a lo largo del espacio muestreado.

En principio, esta homogeneidad es relacionable con una baja tasa de depositación de restos, ya que una tasa alta genera expectativas de mayor variabilidad en las propiedades del registro óseo. Por ejemplo, en el tipo de concentración y grado de articulación de los restos presentes en un determinado paisaje. Con una tasa alta, estas variables deberían reflejar eventos que representen los diferentes tiempos transcurridos desde el momento de la depositación. Bajo estas condiciones, deberían registrarse mayor cantidad de carcasas y las mismas deberían presentar grados de integridad variados. Además, debería haber mayor cantidad de concentraciones, constituidas por números variables de huesos, y por último, también tendrían que observarse huesos aislados. Por otro lado, deberían registrarse unidades anatómicas que presentasen diferentes grados de articulación y desarticulación de los especímenes que las constituyen. Estas expectativas no son acordes con los resultados de las observaciones de restos de mamíferos grandes en el río Gallegos.

En primer lugar, en las transectas no se registraron carcasas asignables a esta categoría, y durante las observaciones asistemáticas sólo se observaron unas pocas correspondientes a ovejas. Los huesos de mamíferos grandes se registraron predominantemente aislados, las excepciones son las tres concentraciones -todas ellas constituidas por muy pocos huesos-, en una de las transectas en la Terraza 2 y en dos de las transectas efectuadas en la Meseta Basáltica (ver Tabla A.9. en el Apéndice). Este predominio de huesos aislados y pequeñas concentraciones puede indicar tanto un largo tiempo de exposición como una gran intensidad de los procesos tafonómicos, que en ese caso estarían promoviendo la destrucción y dispersión de los restos en un plazo corto. Las restantes propiedades tafonómicas de estos huesos, sin embargo, permiten afirmar que este registro es el resultado de largos tiempos de exposición, que promueven la desarticulación completa y la dispersión antes del enterramiento o destrucción total.

En segundo lugar, todos los huesos registrados de esta categoría fueron especímenes desarticulados. Las tasas de desarticulación varían en función de las condiciones ambientales (Behrensmeyer 1991). Dadas las características de los carnívoros patagónicos, no es esperable que desarticulen rápidamente las carcasas de mayor tamaño. Entonces, en función de la escasa intervención de predadores y carroñeros, el proceso de desarticulación debe ser un resultado a más largo plazo, en el que tienen importancia otros factores ambientales. En ambientes fríos, las tasas de desarticulación de vertebrados son más lentas (Borrero 1988b; Davis y Briggs 1998; Lyman 1994a), lo que es otro argumento en favor de largos tiempos relativos de exposición.

En tercer lugar, todas las modificaciones registradas apoyan la existencia de largos tiempos desde la depositación. El perfil de meteorización de los huesos de mamíferos grandes refleja el predominio de huesos que han estado expuestos por un prolongado período, ya que mientras sólo un 1% de los huesos no presentaban indicios de meteorización, la mitad de los restos fue registrada en estadio 3. Las observaciones efectuadas por Borrero en Tierra del Fuego permitieron establecer que se requieren por lo menos 7 años para que algunos huesos de guanaco lleguen al estadio 3 de meteorización (Borrero 2001c).

Además, un alto porcentaje (más del 70%) de los huesos presentaba fracturas, lo que puede ser un efecto de la misma meteorización o del hecho que los estadios más avanzados promueven o facilitan la fractura por procesos mecánicos. Casi el 40% de los huesos de esta categoría presentaba líquenes/musgo en su superficie. Como se planteó en el Capítulo anterior, además de la existencia de condiciones microambientales apropiadas, la presencia de estos organismos implica la exposición del hueso durante un tiempo prolongado, con lo cual se estaría apoyando una larga permanencia en superficie.

Por último, la mayoría de los huesos enterrados, es decir, aquellos que presentan el 50% o más de su superficie cubierta, son de mamíferos grandes. En esta porción de la cuenca del río

Gallegos la importancia de la erosión está atestiguada por la presencia de pavimentos de erosión, de suelos poco desarrollados y la existencia de “bajos sin salida” cuyo origen es la erosión hidroéolica (Ercolano *et al.* 1998; Mazzoni 2001; Mazzoni *et al.* 1998; Mazzoni y Vázquez 1999). Como gran parte de los restos fueron relevados en sectores en los que predominan la erosión y las baja tasas de depositación de sedimentos, la cobertura de los huesos sólo es posible luego de un largo tiempo.

En síntesis, las propiedades de los restos de mamíferos grandes en esta cuenca permiten afirmar que este registro es el resultado de bajas tasas de depositación y del largo tiempo de exposición en la superficie terrestre. Estos huesos son poco afectados por la acción de carnívoros, su destrucción es un resultado a más largo plazo y es causada principalmente por meteorización.

Las características de los huesos de mamíferos grandes contrastan profundamente con las presentes en los restos de mamíferos pequeños y aves, que en general están indicando tiempos cortos de exposición y depositaciones más recientes. Más del 70% de los restos de ambas categorías de vertebrados pequeños fueron registrados conformando concentraciones y parte de los mismos (entre el 20-30%) se encontraban articulados en el momento del muestreo. Como dijéramos, estas propiedades son acordes con un menor tiempo transcurrido desde el momento de la depositación. Pero a pesar de ello, en el total de las transectas los huesos de aves y de mamíferos pequeños son más escasos que los de mamíferos grandes, demostrando que su destrucción es mayor y más rápida.

Dado que la destrucción de los huesos de una carcasa aumenta con el tiempo, cuanto menor el tiempo desde la depositación, mayor será la expectativa de que puedan observarse gran parte de los huesos que inicialmente la constituían. A pesar de que se estima que los huesos de vertebrados pequeños registrados en la cuenca del río Gallegos corresponden a eventos de depositación recientes, los restos son muy pocos. Por lo tanto, la destrucción tiene que ser rápida y muy grande. Los vertebrados de menor tamaño son las presas principales de los carnívoros de esta localidad, y como se ha planteado para Patagonia en general (*ver* Capítulos 5 y 6), su destrucción inicial por predadores y carroñeros es más importante.

Los perfiles de meteorización de aves y mamíferos pequeños también están mostrando trayectorias tafonómicas diferentes a las de los mamíferos grandes. La meteorización es un proceso histórico, por lo tanto implica el paso del tiempo tafonómico, con los estadios de meteorización representando un punto a lo largo del proceso continuo de deterioro del hueso (Lyman 1994a). En general, la destrucción producida por meteorización es un proceso a más largo plazo que la acción de carnívoros, pero todavía no se han establecido las tasas para los vertebrados pequeños. En esta localidad, los huesos de los animales pequeños presentan perfiles en los que predominan los huesos frescos o levemente meteorizados, es decir, una alta proporción

en estadios 0 y 1. Estos perfiles sesgados hacia los estadios más bajos indican una exposición menos prolongada, acorde con una tasa más alta de depositación de huesos. Por otro lado, la falta de especímenes en los estadios más altos indica una rápida destrucción por este proceso.

Otra línea de evidencia, que apoya los datos de meteorización en cuanto al tiempo de exposición, es la ausencia líquenes/musgo en los huesos de mamíferos pequeños y el escaso porcentaje de especímenes de aves que los presentaba. Lo mismo puede plantearse de los escasos huesos de vertebrados pequeños que presentaban parte de su superficie cubierta por sedimentos. En un ambiente como éste, en donde las situaciones en las que predomina la erosión son muchas, es más probable que estos huesos se destruyan antes de que sea posible su sepultamiento.

Resumiendo, en los sectores relevados en el río Gallegos, la acción conjunta de los carnívoros y la meteorización es responsable de la desaparición de los huesos de vertebrados pequeños en el corto plazo, promoviendo su escasez en los conjuntos de superficie a pesar de que las tasas de depositación de sus restos son más altas que las de vertebrados de mayor tamaño.

Con respecto a los restos de aves, en esta localidad se registraron huesos de dos de las categorías *taxon-free* definidas, por lo que es necesario evaluar si existen diferencias entre ambas en lo que respecta a sus propiedades tafonómicas y lo que las mismas significan en términos de la depositación y destrucción/preservación de sus restos.

El marco para esta discusión es la tendencia general planteada para los vertebrados pequeños. Sin embargo, las diferencias anatómicas y ecológicas que existen entre ambas categorías *taxon-free* de aves deben influir para que existan diferencias en las propiedades tafonómicas de sus restos. La muestra de huesos de *aves exclusivamente corredoras* obtenida en el río Gallegos es mayor que la del P. N. Perito Moreno, por lo que permite una evaluación más exhaustiva de sus propiedades tafonómicas.

Como plantearamos en el Capítulo anterior, debido a su capacidad para la carrera y a su mayor tamaño corporal, los ñandúes (incluidos en las *aves exclusivamente corredoras*) no son presas fácilmente accesibles para los predadores patagónicos. Por lo tanto, la importancia de los mismos como agente de depositación será menor que en el caso de las diversas especies incluídas en la categoría *aves voladoras*. En la cuenca del río Gallegos, la muestra ósea de *aves exclusivamente corredoras* es menor que la de *aves voladoras*, lo que seguramente es el resultado de esta diferencia en la importancia de la predación como factor de depositación.

La evidencia de la acción de carnívoros en el registro de ambas categorías es escaso, siendo menor entre los restos de *aves voladoras*. En el Capítulo anterior planteamos que este bajo porcentaje puede significar que la acción de los carnívoros es más importante en las partes anatómicas destruídas, por lo que su expresión en las sobrevivientes es muy baja. En las concentraciones de *aves exclusivamente corredoras* registradas y presentadas en la Tabla 9.17.

los restos relevados corresponden a juveniles, que como dijéramos son las presas más fáciles para los carnívoros. Sin embargo, las marcas son muy pocas, sólo el *puncture* registrado en la concentración 1. Si bien es posible que la desaparición de algunas o todas las partes esqueléticas faltantes en las concentraciones o en la carcasa registrada se deban a la acción de carnívoros, las modificaciones claramente asignables a estos actores son muy escasas y su ausencia no necesariamente significa que no hayan tenido algún rol en la desarticulación, destrucción o transporte.

Los perfiles de meteorización de ambas categorías *taxon-free* presentan ligeras diferencias, ya que mientras predominan los huesos frescos entre los de *aves voladoras*, hay mayor cantidad de huesos levemente meteorizados de *aves exclusivamente corredoras*. La particularidad de cada uno de estos perfiles se relaciona con la depositación de los restos, que es menor para las *aves exclusivamente corredoras*. Pero, además, es factible que las tasas de meteorización de los huesos de las dos categorías de aves también sean distintas, en función del tamaño corporal de las especies incluídas en ellas. Anteriormente planteamos que el peso de las aves incluídas en ambas categorías es marcadamente diferente (*ver* Capítulo 6, “Características anatómicas de las aves y preservación”), por lo que se estima que la importancia de los procesos tafonómicos será también diferente. En este caso, de acuerdo con lo planteado por Behrensmeier (1978), las tasas de meteorización serían más altas para los huesos de *aves voladoras*.

Otra diferencia entre los registros de ambas categorías de aves se relaciona con la cantidad de huesos articulados de cada una de ellas. Mientras que se registraron huesos articulados de *aves voladoras* en los tres tipos de hábitats, sólo se observaron huesos desarticulados de *aves exclusivamente corredoras*. Las mayores tasas de meteorización de los huesos de *aves voladoras* promueven que se deterioren más rápidamente, aún cuando el tiempo transcurrido desde la depositación no sea suficiente como para que se produzca la desarticulación total. En cambio, en función de su tamaño, los restos de *aves exclusivamente corredoras* alcanzan el estadio 1 de meteorización mientras o después que se produce la desarticulación.

Un 7% de los huesos de *aves exclusivamente corredoras* presentaba líquenes/musgo en su superficie, variable que también indica un mayor tiempo de exposición. En hábitats terrestres no se registraron huesos de *aves voladoras* cubiertos por sedimentos, mientras que un 9% de los de *aves exclusivamente corredoras* si lo estaba. Esta propiedad es otra que apoya la idea de que los huesos de estas aves pueden perdurar en la superficie el tiempo suficiente como para que las bajas tasas de sedimentación permitan que se inicie el sepultamiento.

Distribución espacial

La distribución general de restos no presenta marcadas diferencias entre las dos unidades ambientales relevadas. En cambio, varía entre hábitats y, como en la zona cordillerana, hay mayor cantidad de restos por unidad de espacio en las transectas en hábitats acuáticos. Esta mayor abundancia en los humedales se relaciona con la importante representación de las aves acuáticas, cuya mortandad -expresada en la depositación de restos de *aves voladoras*- se concentra en los hábitats que utilizan más frecuentemente.

Varias de las transectas efectuadas en esta localidad muestrearon la costa marina. Una de las expectativas que planteamos en el Capítulo 6 es que en esta unidad ambiental la depositación de restos sería mayor que en los hábitats continentales, en función de la mayor diversidad y biomasa de vertebrados, especialmente aves. Sin embargo, contrariamente a lo esperado, en los hábitats costeros relacionados con el estuario del río Gallegos la densidad general de huesos presenta valores similares a los de hábitats acuáticos en el interior del continente.

Debido a la cercanía de colonias de nidificación, ubicadas en isla Deseada (*ver* Figura 9.1.), se esperaba una mayor depositación de huesos y carcasas de aves marinas. Pero cuando se consideran únicamente los huesos de aves, la densidad ósea en la costa del estuario del río Gallegos es aún menor y es asimilable a la presente en hábitats terrestres. Por lo tanto, si la depositación de restos en las zonas de nidificación es mayor que en otros sectores, este es un fenómeno altamente acotado, ya que en zonas aledañas, en las que las aves pueden alimentarse o tener apostaderos no reproductivos, la densidad de restos es similar al “ruido de fondo” general.

Los hábitats terrestres fueron los más relevados, y tal como se esperaba (*ver* Capítulo 6), fueron los que presentaron menor cantidad y densidad de huesos. En ellos los huesos están muy expuestos a la acción de los procesos tafonómicos que promueven su destrucción antes de que existan posibilidades de ser cubiertos por sedimentos. Es decir que consideramos que, independientemente de la depositación, que puede ser alta o baja, son los procesos de destrucción los que están generando esta escasez de restos.

Uno de los procesos más importantes en estos hábitats es la acción de la meteorización, particularmente en la superficie de las terrazas, en donde predomina la erosión eólica (Mazzoni y Vázquez 1999). La formación de pavimento del desierto (Mazzoni *et al.* 1998) es un indicador de bajo potencial de enterramiento, que promueve largos tiempos de exposición y reexposición de huesos y materiales arqueológicos (Cruz *et al.* 2000; Ercolano *et al.* 2000; observaciones personales 1995, 1996, 1998). Las laderas de estas terrazas y la parte basal de la pendiente son posibles zonas de acumulación, tanto de sedimentos como de huesos y de material arqueológico (Cruz *et al.* 2000). Pero por otro lado, existen más altas posibilidades de enterramiento debido a

la remoción en masa (especialmente reptación) y los procesos eólicos y fluviales. Todos estos procesos, ya sea por destrucción o por sepultamiento, son importantes factores que limitan la observación de huesos en los lugares en los que son depositados, por lo que la distribución de los mismos en superficie depende de su importancia e intensidad.

Cuando se considera el registro óseo de cada una de las categorías de vertebrados, puede apreciarse que presentan una distribución espacial diferente de sus huesos. Como dijimos anteriormente, los huesos de mamíferos grandes son los que tienen una distribución más homogénea en el paisaje, lo que es concordante con el hecho que el ganado ovino (incluido en esta categoría) es abundante en gran parte de los sectores muestreados. Aunque el registro óseo no refleja esta abundancia, su presencia y la de las otras especies que integran esta categoría está atestiguada por el registro óseo en los hábitats de la estepa y la costa marina.

Los huesos de mamíferos pequeños fueron muy escasos, lo cual no permite establecer ningún patrón en relación con los hábitats presentes en la cuenca y su uso por los vertebrados que constituyen la categoría. En cambio, los huesos de aves fueron registrados en hábitats específicos, que pueden ser asociados con los sectores más utilizados por ellas. Los de las *aves voladoras* se localizaron preferentemente en hábitats costeros y acuáticos (especialmente en la planicie de inundación actual y las terrazas más jóvenes del río). Los huesos de *aves exclusivamente corredoras* se registraron en una localización restringida, en hábitats terrestres (los sectores de estepa relacionados con las mesetas basálticas). Por lo tanto, puede decirse que en el caso de los huesos de las aves, su distribución en el paisaje refleja el uso de hábitat de las especies que integran cada una de las categorías *taxon-free*.

Densidad de huesos

Una propiedad general para todo el registro óseo relevado es que, aunque la presencia de huesos no es uniforme a lo largo del paisaje, existe una baja densidad general de huesos en todas las transectas (ver Tabla 9.3). Hay sectores en los que esta densidad es muy baja o nula, como en las transectas en hábitats terrestres de las terrazas más antiguas (TT1, Tta1; TT2a, TT2b, TT2c, TPT2), otros tienen mayor densidad relativa de huesos, fundamentalmente las transectas de la costa marina y los hábitats acuáticos.

A pesar de que se buscó cubrir gran variabilidad en los sectores muestreados, ninguno de ellos permitió evaluar si, por la acción de algún proceso tafonómico, se generan mayores densidades de huesos en *loci* específicos. Por ejemplo, estimar si los carnívoros generan acumulaciones en los lugares en que efectúan las matanzas. Este registro tampoco refleja grandes eventos de mortalidad, como los que ocurren por *stress* durante estaciones en las que predominan factores climáticos extremos, como fuertes nevadas. Durante las prospecciones efectuadas luego de la

gran nevada del año 1995, se pudo observar que la mortandad de ovejas se concentraba especialmente en lugares específicos. La localización de estos lugares varía según las zonas, y es más frecuente en aquellos sectores que brindan algún tipo de refugio -como laderas con exposición al sol, reparos en cañadones- así como en aquellos que les impiden el paso -sectores de alambrados y esquineros-, en los que la mortalidad es por inanición (Sturzenbaum y Borelli 2001). Cuando se llevaron a cabo las transectas en el año 1998, varios de los lugares en los que las mismas se emplazaron cubrían sectores con estas características. Sin embargo, no se detectaron restos que pudieran atribuirse a eventos de mortalidad asignables a esta causa¹.

Otra característica general del registro óseo son las pocas carcasas registradas tanto cuando se efectuó el muestreo en las transectas como cuando se llevaron a cabo las primeras observaciones asistemáticas. Esta baja cantidad de carcasas es concordante con la escasez de fauna autóctona de mamíferos en toda el área. Sin embargo, no parece ser acorde con la importante presencia de ganado ovino, lo cual debe relacionarse con las razones expuestas anteriormente (*ver* "Los procesos tafonómicos").

Aunque la densidad general de huesos en el río Gallegos es muy baja, estos resultados no se apartan de los obtenidos en otros lugares del mundo. A partir de investigaciones en otra cuenca fluvial, el río Ishasha (Zaire), se determinó que en el 70% de las muestras tomadas en los diferentes hábitats no existían huesos en la superficie (Sept 1994), y que los valores de densidad más altos se encuentran en sectores cercanos al agua, tanto en Ishasha como en otras regiones africanas (Sept 1994:Tabla 6).

En el río Gallegos, si sólo se tienen en cuenta los huesos de aves (Tabla 9.8.), aunque la densidad es mayor en los hábitats acuáticos, es similar en hábitats terrestres y costeros. Dadas las características de las dos unidades ambientales relevadas en esta localidad, la expectativa era que hubiese una mayor depositación de huesos de aves en el sector de costa marina. Sin embargo, a pesar de que en isla Deseada nidifican gran cantidad de aves y de que el sector está incluido dentro del área de distribución de varias especies de aves terrestres, acuáticas, costeras y marinas, los restos en los hábitats costeros no fueron tan abundantes como en los acuáticos del interior.

Diversidad faunística

Todas las categorías de vertebrados están representadas, aunque el registro óseo no da cuenta de la abundancia de varias de las especies presentes en la localidad. El registro de mamíferos es escaso en general, pero como en el P. N. Perito Moreno, los mamíferos pequeños son los más escasos y el registro no refleja ni su abundancia ni su distribución.

¹ Es posible que los dueños de los establecimientos hayan efectuado algún tipo de limpieza al respecto.

En el caso de las aves, tanto las *voladoras* como las *exclusivamente corredoras* están bien representadas. Como dijéramos, el registro óseo de *aves exclusivamente corredoras* es el más numeroso, más completo y variado de las cuatro localidades muestreadas. En cambio, las *aves exclusivamente nadadoras* están escasamente representadas, ya que el único resto correspondiente a la categoría es la carcasa presentada en la Tabla 9.18. La porción de costa muestreada en relación al estuario del río Gallegos está cercana a dos colonias de nidificación de *Spheniscus magellanicus*, una en la isla Deseada y la otra en la Reserva Provincial de Cabo Virgenes. El estuario está incluido en el área de alimentación de estos pingüinos durante la época de nidificación y cría. El registro óseo no da cuenta de la presencia de estas aves, ni del posible transporte y acumulación de carcasas de aves muertas por la acción del agua, tal como ha sido detectado en otros sectores de la costa patagónica (Gandini *et al.* 1994).

La representación de partes esqueléticas de aves

La representación de partes esqueléticas de las aves es una de las variables que registra la marcada diferencia que existe entre las categorías *taxon-free* en lo que respecta a su registro óseo. Los elementos y unidades anatómicas más representados difieren entre ellas, y esta diferencia puede ser relacionada con la forma en que la locomoción se expresa en el esqueleto, tal como planteáramos en los Capítulos 2, 4 y 6.

Entre los restos correspondientes a las *aves voladoras* predominaron los elementos de las extremidades anteriores y cintura escapular, lo cual no se aparta de lo establecido en el P. N. Perito Moreno. En cambio, la diversidad presente en los elementos de las *aves exclusivamente corredoras* es marcadamente mayor que en las otras localidades, lo que puede atribuirse al tamaño de la muestra. Si bien predominaron las extremidades posteriores de esta categoría *taxon-free*, también hubo una alta representación de elementos del esqueleto axial, especialmente vértebras cervicales. Otros elementos del esqueleto axial y ambas cinturas estuvieron representadas, aunque en menor proporción.

Por otro lado, se registraron tanto huesos aislados como concentraciones de huesos y una carcasa. Si se considera que carcasas, concentraciones y huesos aislados forman parte de un *continuum* de desarticulación, dispersión y destrucción, entonces su análisis será un medio para establecer la secuencia de destrucción de partes esqueléticas.

Cuando se excluyen las dos concentraciones presentadas en la Tabla 9.17., el registro óseo de las *aves exclusivamente corredoras* en las transectas del río Gallegos está constituido exclusivamente por huesos aislados, todos ellos elementos pertenecientes a las extremidades posteriores. Estos huesos dispersos y desasociados pueden ser el resultado de un amplio rango de posibles historias tafonómicas. Pero lo importante aquí es que constituyen la etapa final de la

secuencia de dispersión y destrucción, y el hecho que todos ellos sean elementos de las extremidades posteriores es concordante con el ranking de resistencia de partes esqueléticas basado en los valores de densidad mineral y presentado en el Capítulo 6 (ver Tabla 6.1.).

Las concentraciones, también registradas en las transectas, muestran una alta representación de estas extremidades, junto al predominio de elementos del esqueleto axial -especialmente vértebras cervicales-, y la presencia de especímenes fragmentados correspondientes a las cinturas escapular y pélvica. Estas concentraciones están constituidas por los huesos de un único individuo, y constituyen un estadio intermedio en la secuencia, ya que los huesos están desarticulados pero aún asociados.

La carcasa registrada representa el estadio en que los huesos aún están articulados. Sin embargo, varias unidades anatómicas ya se habían desarticulado y desaparecido. Los elementos sobrevivientes y aún articulados fueron los correspondientes al esqueleto axial, las extremidades posteriores y la cintura pélvica.

Una característica común a los diferentes tipos de concentración y de articulación de los restos es la rápida desaparición del cráneo y de las extremidades anteriores, que no están presentes en ninguno de los casos analizados. De las cinturas, la escapular es la que desaparece más rápidamente, ya que sólo fue detectada una escápula en la Concentración 1 (Tablas 9.15. y 9.17.). En cambio, en ambas concentraciones y en la carcasa están presentes porciones de la cintura pélvica. Por último, las extremidades posteriores están presentes en todos los tipos de concentración de restos. Sin embargo, la cantidad y variedad de elementos correspondientes a estas extremidades es variable y disminuye notablemente entre los huesos aislados registrados en transecta, entre los que sólo se cuentan tibiatarso, tarsometatarsos y falanges.

Estos resultados son avalados por las observaciones efectuadas en las cuencas del Gallegos y del Coyle por Belardi (1999), ya que también se registró el predominio de las extremidades posteriores (especialmente la porción distal), la ausencia de las extremidades anteriores, y la baja representación del esqueleto axial y cintura pélvica.



Figura 9.2. Carcasa de mamífero pequeño (*Pseudalopex griseus*) en la transecta TMB 3.



Figura 9.3. Huesos de mamífero grande (*Lama guanicoe*) meteorizados y con líquenes/musgo en la transecta TMB 1.



Figura 9.4. Concentración de huesos de *ave voladora* (detalle) en la transecta TPM 1.



Figura 9.5. Concentración de huesos de *ave exclusivamente corredora* (*Pterocnemia pennata*) en la transecta TTR.



Figura 9.6. Fémur de ave exclusivamente corredora (*Pterocnemia pennata*) fracturado, en la transecta TMB 2.

Capítulo 10

La costa marina en el sudeste de Santa Cruz

Las observaciones en la Reserva Provincial de Cabo Vírgenes se enmarcaron en el Proyecto "Magallania 2" (CONICET PIP No. 4596), dirigido por el Dr. L. Borrero. Este proyecto incluyó diversos aspectos tafonómicos dentro de sus objetivos de investigación, entre ellos los que aquí se presentan. En esta localidad, los trabajos de campo se efectuaron en marzo/abril de 1999 (Cruz 1999b).

Aunque se relevaron los restos de todos los vertebrados, el interés principal fue la colonia de nidificación de pingüinos de Magallanes. En primer lugar, por el escaso conocimiento sobre la tafonomía de sus huesos. En segundo lugar, porque la agregación de aves nidificantes presenta un caso particular para la depositación y preservación de huesos.

En este Capítulo, entonces, se establecen las particularidades ambientales en la Reserva Provincial de Cabo Vírgenes y la forma en que las mismas influyeron en el relevamiento. Debido a la importancia de la colonia de nidificación de pingüino de Magallanes, se presentan brevemente algunos aspectos de su dinámica, importantes para la interpretación tafonómica y arqueológica. Luego se presentan los resultados de las observaciones y, por último, las mismas son discutidas en función de establecer las características tafonómicas propias de la localidad.

LA RESERVA PROVINCIAL DE CABO VÍRGENES

Características generales del área

La Reserva Provincial de Cabo Vírgenes fue creada en el año 1986, a través de la Ley Provincial N° 1806 (Luque 1995). Está emplazada en el extremo sureste del continente (52° 22' S, 68° 24' O), en cercanías del estrecho de Magallanes. La zona es una punta de acreción triangular, cuyo origen es la constante depositación de sedimentos litorales, así como el transporte y modelado por la acción de las olas (Uribe y Zamora 1981). El relieve general es de llanura de origen glaciario, con alturas entre 50-200 m.s.n.m. Específicamente en el área del Cabo Vírgenes, hay dunas en toda la franja costera (Cuadra y Oliva 1995; Oliva, González, Rial y Livraghi 2001).

La línea de costa más antigua del estrecho de Magallanes se encuentra representada actualmente por un acantilado abandonado, con sucesivas líneas de costa tangentes al mismo (Codignotto 1990). Estas líneas de costa representan el desplazamiento durante el Cuaternario, y

actualmente pueden apreciarse en sectores en los que se alternan barras litorales y marismas dispuestas aproximadamente paralelas entre sí y con respecto al estrecho de Magallanes (Uribe y Zamora 1981).

El extremo sudeste del continente constituye un área ecológica con características propias. Predominan los suelos de textura franco-arenosa a franco, con abundante cantidad de materia orgánica, que son ligeramente ácidos a levemente alcalinos y presentan carbonatos (Borrelli *et al.* 1987). El tipo predominante de vegetación es una estepa gramínea con manchones de estepa gramínea-subarborescente (Cuadra y Oliva 1995; León *et al.* 1998; Oliva, González, Rial y Livraghi 2001). En las marismas predominan los arbustos de mata verde (*Lepidophyllum cupressiforme*), que en algunos sectores conforman una cubierta casi continua de vegetación.

Con respecto al clima, la localidad presenta temperaturas medias anuales entre 6-5° C, y precipitaciones de entre 200-400 mm anuales. La cercanía al estrecho de Magallanes y el efecto oceánico general le imprimen características de mayor humedad (Cuadra y Oliva 1996).

La Reserva Provincial de Cabo Vírgenes constituye un espacio particular debido a sus características ambientales, que presentan condiciones favorables para el desarrollo y asentamiento de variadas especies de fauna. Consecuentemente, dentro de sus límites se protegen varias especies silvestres, entre ellas muchas aves nidificantes (Frere y Gandini 1998). Por ejemplo, en las paredes de roca sedimentaria del acantilado más antiguo nidifican cormoranes roqueros o de cuello negro y bandurrias australes. Este acantilado también es utilizado por los cormoranes imperiales como apostadero no reproductivo. Hacia el sur del Cabo Vírgenes se emplaza el área de nidificación de los pingüinos de Magallanes, que alberga la mayor de las 22 colonias de esta especie en Santa Cruz (Gandini *et al.* 1996). Aproximadamente 1.000 m al norte de la Punta Dungeness hay una colonia de gaviotas cocineras, que ubican sus nidos sobre una de las barras litorales (Frere y Gandini 1998). Otras de las especies nidificantes son el cauquén común, el pato crestón (*Anas specularioides*), el águila mora, el carancho y el ñacurutú (*Bubo magellanicus*). Aunque la Reserva está incluida en el área de distribución del ñandú petiso o choique, durante los trabajos de campo no fueron avistados dentro de sus límites. Sin embargo, es posible observar individuos o grupos de la especie a lo largo de todo el trayecto desde la ciudad de Río Gallegos.

Entre los mamíferos terrestres que protege la Reserva se cuentan los guanacos, frecuentes en las áreas aledañas al camino que une con Río Gallegos. Las liebres, los armadillos y los zorros grises son los más avistados, estos últimos especialmente en la playa actual. A partir de la creación de la Reserva, no hay ganado dentro de ella. Sin embargo, las ovejas son abundantes en las estancias vecinas.

En la zona norte de la Reserva hay un bosque de las algas conocidas como “cachiyuyos” (*Macrocystis pyrifera*), que forman verdaderos bosques acuáticos de gran extensión a lo largo de la costa (De Haro 1998). Estos bosques de algas tienen gran importancia desde el punto de vista biogeográfico y ecológico, ya que constituyen las regiones de más alta producción primaria neta del mar. Debido a ello, este ecosistema intermareal presenta una enorme biodiversidad. Entre de los mamíferos marinos que frecuentan la zona de forma estable se cuentan los lobos marinos de un pelo (*Otaria flavescens*) y los delfines australes (*Lagenorhynchus australis*). De forma esporádica, pueden avistarse ballenas francas australes (*Eubalaena australis*), toninas overas (*Cephalorhynchus commersonii*) y orcas (*Orcinus orca*) (De Haro 1998).

La colonia de nidificación de *Spheniscus magellanicus*

El área de nidificación de los pingüinos de Magallanes ocupa una superficie de aproximadamente 47 ha, y la colonia cuenta con unos 180.000 individuos reproductivos, siendo la segunda en tamaño en toda la Argentina (Frere, Gandini y Boersma 1996). Durante los últimos años la colonia de Cabo Virgenes ha mostrado una gran estabilidad, tanto en el número de parejas reproductivas y densidad de nidos activos, como en el área que abarca la zona de nidificación (Frere, Gandini y Boersma 1996). Como planteamos en el Capítulo 5, los pingüinos pueden emplazar sus nidos bajo diversos tipos de arbustos o excavarlos directamente en el sustrato (Figura 10.1.). En Cabo Virgenes, dadas las características del sedimento del área de nidificación, la mayoría de los nidos se ubican bajo las matas verdes (Frere, Gandini y Boersma 1996).

El período de nidificación y cría comienza en septiembre y se extiende hasta febrero-marzo, cuando los juveniles independizados finalizan el cambio de plumaje y comienzan su primera migración hacia el norte. Debido a las condiciones climáticas, los pingüinos de Cabo Virgenes tienen un margen de tiempo menor para iniciar su temporada de reproducción respecto de aquellas colonias ubicadas a latitudes menores. Completan su ciclo reproductivo en un período más acotado y reducido en relación al de las colonias del norte, existiendo una gran sincronización en los tiempos de postura y eclosión de los huevos (Frere, Gandini y Boersma 1996).

En el Atlántico sur, los pingüinos de Magallanes exhiben una alta variabilidad en su éxito reproductivo, lo cual ha sido adjudicado fundamentalmente a dos causas. Por un lado, [...] *this variability is caused by yearly differences in food availability* (Boersma et al. 1990:16). La baja disponibilidad de alimentos puede ser un resultado de la escasez de presas o de la localización de las especies de presas lejos de la zona de nidificación. La segunda causa de fallas en el éxito reproductivo de la especie son las condiciones climáticas extremas. Varias especies de aves

marinas pueden sufrir fallas en la reproducción en relación con condiciones climáticas extremas como el calor, el frío o vientos excesivos (Gandini, Frere y Boersma 1997). *At Cabo Virgenes, the most important component of the observed variation [in reproductive success] was differences in nest desertion rate during incubation in those years with extreme weather conditions* (Frere, Gandini y Boersma 1998:208). La mayor mortalidad se registró en años con fuertes lluvias durante noviembre y diciembre, lo que causó que algunos nidos se inundasen y se ahogasen los pichones. Además, durante momentos de condiciones climáticas extremas, la cantidad de individuos que desertan de sus nidos -tanto en Cabo Virgenes como en Punta Tombo- es mayor, lo que resulta en tasas de depredación significativamente más altas (Frere, Gandini y Boersma 1998). Aunque la mortalidad de pichones en la colonia es muy alta, hay una gran supervivencia de los adultos (Frere, Gandini y Boersma 1992, 1997, 1998), que tienen pocos predadores en tierra.

En la zona de nidificación, la acción de los carnívoros se centra en huevos, pichones y juveniles. Uno de los más importantes depredadores del pingüino de Magallanes mientras se encuentra en tierra es la gaviota cocinera (Gandini, Frere y Boersma 1996), cuya población ha aumentado en los últimos años en función de la localización de asentamientos humanos. Otros son las eskúas, los armadillos y el zorro gris (Frere, Gandini y Boersma 1996; Gandini, Frere y Boersma. 1996).

ASPECTOS METODOLÓGICOS

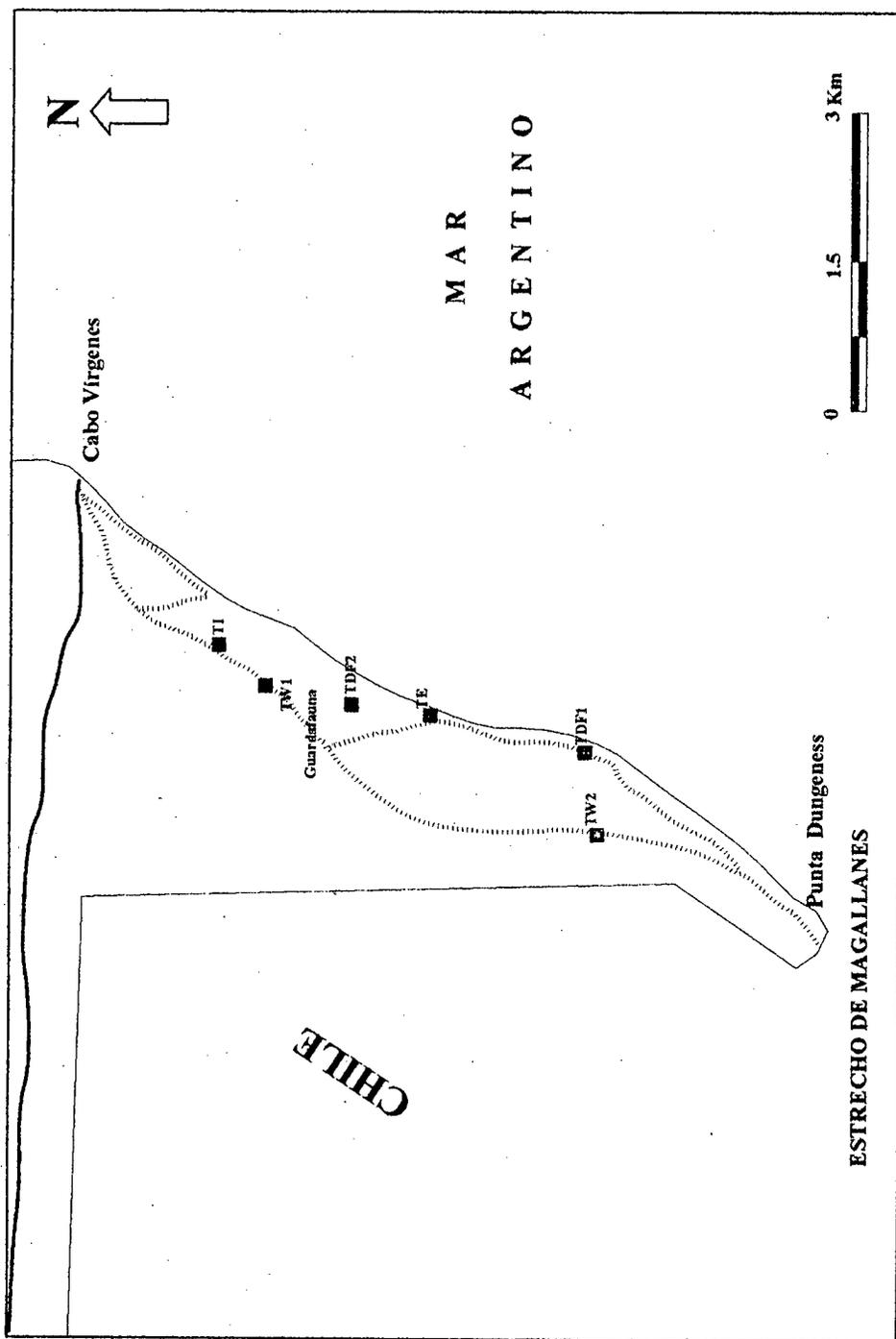
Las transectas

En esta localidad el muestreo se efectuó en 6 transectas, cubriendo un total de 31.700 m². La ubicación de las mismas puede observarse en la Figura 10.2. El ancho de las transectas fue variable de acuerdo a las posibilidades brindadas por el sector a muestrear. Uno de los aspectos que dificultó la estandarización fue que la cubierta vegetal continua de mata verde constituyó una restricción en cuanto a visibilidad y desplazamiento, por lo que el ancho de cada transecta se ajustó a las posibilidades operativas que brindaba cada sector.

En la R. P. Cabo Virgenes todo el relevamiento fue efectuado en el marco de la unidad ambiental costa marina y el único tipo de hábitat que cubrieron las transectas fue el costero. Las características generales de las transectas se presentan en la Tabla 10.1. y las particulares de cada una de ellas se detallan a continuación.

La transecta TE (transecta Este) cubrió el borde Este de la zona de nidificación, en el sector de acceso al mar de los pingüinos. Su largo estuvo definido por el límite del área de protección

Figura 10.1. - Reserva Provincial Cabo Virgenes: Ubicación de transectas.



TE: transecta Este; TDF: transecta camino dos faros; TW: transecta Oeste; TI: transecta interior.

estricta de la Reserva, abarcando todo el borde de la zona de nidificación de los pingüinos de Magallanes. Esta transecta tuvo un ancho de 5 m.

Tabla 10.1. - Características ambientales de los sectores muestreados por las transectas en la Reserva Provincial Cabo Vírgenes.

Transecta	Unidad ambiental	Habitat	Vegetación ⁽¹⁾	Fauna ⁽²⁾
TE	costa marina	costero	estepa magallánica húmeda	aves marinas, aves costeras, pinnípedos, zorros, rapaces
TDF1	costa marina	costero	estepa magallánica húmeda	aves marinas, aves costeras, rapaces
TDF2	costa marina	costero	estepa magallánica húmeda	aves marinas, aves costeras, rapaces
TW1	costa marina	costero	estepa magallánica húmeda	aves marinas, zorros, rapaces, liebres, armadillos
TW2	costa marina	costero	estepa magallánica húmeda	aves marinas, zorros, rapaces, liebres, armadillos
TI	costa marina	costero	estepa magallánica húmeda	aves marinas, rapaces

TE: transecta Este; TDF: transecta camino dos faros; TW: transecta Oeste; TI: transecta interior.

⁽¹⁾ tipo de vegetación del sector. Tomado de León *et al.* (1998) y Oliva *et al.* (2001a). ⁽²⁾ en función de avistaje directo o del registro de huellas, excrementos o nidos.

Las transectas TDF (transecta camino de los dos faros) se efectuaron a lo largo de un antiguo camino que unía el faro de Cabo Vírgenes con el de Punta Dúngenes. Este camino pasa por el centro de la zona de nidificación, recorriendo un área de gran densidad de nidos. Se decidió utilizarlo como emplazamiento de transectas debido a que es una zona altamente transitada por los pingüinos, que a la vez presenta una visibilidad muy buena y excelentes posibilidades de desplazamiento. El ancho de estas transectas fue de aproximadamente 8 m, ya que se ajusta a la traza del camino y el espacio limitado por matas a ambos lados del mismo.

Tabla 10.2. - Características generales de las transectas en la Reserva Provincial Cabo Vírgenes.

Transecta	Sup. cubierta	Sustrato ⁽¹⁾	%CV ⁽¹⁾	Tipo de vegetación ⁽¹⁾	Visibilidad ⁽²⁾
TE	16.000 m ²	arena	0-5	arbustos	muy buena
TDF1	7.200 m ²	limo-arcilloso	0	arbustos	muy buena
TDF2	7.200 m ²	limo-arcilloso	0-5	arbustos	muy buena
TW1	7.000 m ²	limo-arcilloso, gravas	0-20	arbustos	regular a muy buena
TW2	10.000 m ²	limo-arcilloso, gravas	0-20	arbustos	regular a muy buena
TI	300 m ²	limo-arcilloso	0-5	arbustos	muy buena
Total	47.700 m ²	-	-	-	-

TE: transecta Este; TDF: transecta camino dos faros; TW: transecta Oeste; TI: transecta interior.

⁽¹⁾ sólo en la zona muestreada. % CV = porcentaje de cubierta vegetal. ⁽²⁾ considerada en relación al registro óptico.

Las transectas TW (transecta Oeste) se efectuaron en el límite oeste de la pingüinera, definido por el alambrado que marca la zona de protección estricta. En gran parte del sector muestreado por estas transectas los nidos son muy escasos, excepto en algunos lugares puntuales. La cubierta vegetal, fundamentalmente mata verde, es de escasa altura y no presenta la continuidad que tiene en el sector central de colonia. El ancho de estas transectas fue 5 m.

La transecta TI (transecta interior) coincide con uno de los senderos definidos por los pingüinos para desplazarse, en el interior del sector norte de la colonia. Se decidió plantear la transecta en este sector debido a su ubicación en una zona de alta densidad de nidos. Además, es uno de los pocos sectores de circulación entre nidos que presenta un ancho favorable para el muestreo (aproximadamente 5 m).

En la Tabla 10.2. se presentan las características generales de todas las transectas, mostrando la superficie total cubierta por cada una de ellas, el tipo de sustrato presente, el porcentaje de cubierta vegetal, el tipo de vegetación predominante y la visibilidad registrada.

EL REGISTRO ÓSEO ACTUAL

Resultados de las observaciones en las transectas

En la Tabla 10.3. se presentan las características generales del registro óseo relevado. En esta localidad, el tipo de concentración de los restos que predominó fueron las concentraciones, que en general incluían tanto huesos como carcasas. En algunas de las transectas (TI, TDF1 y TDF2) estas concentraciones se produjeron a partir del aporte de huesos y carcasas de muchos individuos, constituyendo un palimpsesto en el cual no es posible discernir los diferentes eventos de depositación.

Tabla 10.3. - Propiedades generales del registro de vertebrados (mamíferos y aves) relevado en las transectas en la Reserva Provincial de Cabo Virgenes.

Transecta	Tipo de concentración ⁽¹⁾	Cantidad de carcasas ⁽²⁾	NISP total	MNE total	Densidad (MNE/m ²)
TE	huesos aislados	83	373	364	0,022
TDF1	concentraciones	98	1174	1069	0,15
TDF2	concentraciones	42	176	163	0,022
TW1	concentraciones	5	283	280	0,04
TW2	concentraciones	12	178	175	0,02
TI	concentraciones	10	75	74	0,24
Total	-	250	2259	2125	0,04

TE: transecta Este; TDF: transecta camino dos faros; TW: transecta Oeste; TI: transecta interior.

⁽¹⁾ se consigna sólo el tipo de concentración predominante. ⁽²⁾ no se consignan los restos de peces.

En cambio, en las transectas TW1 y TW2, gran parte de las concentraciones están formadas por los restos de un único individuo. En la transecta TE, aunque fueron registradas

concentraciones, predominaron los huesos aislados. Una de las características comunes a todas las transectas es la gran cantidad de restos, tanto carcasas como huesos (altos valores de NISP y MNE). Acorde con esto, la densidad por metro cuadrado es alta, tanto en cada transecta como en el total de ellas.

En la Tabla 10.4. puede observarse que en la R. P. Cabo Vírgenes predominaron los restos de aves, tanto huesos como carcasas. Los huesos de mamíferos fueron muy escasos en general y no se registraron carcasas asignables a este taxón. Durante los trabajos de campo no fue posible observar animales de especies correspondientes a la categoría mamíferos grandes; sin embargo, sus huesos son los que predominan entre los de mamíferos. En cambio, a pesar del frecuente avistaje de mamíferos pequeños en diferentes sectores de la Reserva, sus restos constituyen un porcentaje menor del total registrado.

Tabla 10.4. - Diversidad faunística general y en cada una de las transectas. MNE, porcentaje con respecto al total y cantidad de carcasas por categoría (mamíferos grandes, mamíferos pequeños y aves).

Transecta	MNE ⁽¹⁾	Mamíferos pequeños			Mamíferos grandes			Aves		
		MNE	%	Carc.	MNE	%	Carc.	MNE	%	Carc.
TE	364	4	1	-	12	3	-	322	89	83
TDF1	1069	2	0,2	-	10	1	-	1053	98,5	98
TDF2	163	-	-	-	2	1	-	161	99	42
TW1	280	-	-	-	22	8	-	258	92	5
TW2	175	-	-	-	17	10	-	158	90	12
TI	74	-	-	-	-	-	-	74	100	10
Total	2125	6	0,3	-	63	3	-	2026	95,4	250

TE: transecta Este; TDF: transecta camino dos faros; TW: transecta Oeste; TI: transecta interior.

⁽¹⁾ MNE total de las transectas, que incluye los especímenes de peces.

Además de la abundancia, otras propiedades tafonómicas diferencian los registros de aves y mamíferos en esta Reserva (Tabla 10.5). Como se hiciera en los Capítulos correspondientes a las localidades presentadas anteriormente, el detalle de las propiedades tafonómicas de los restos de mamíferos por transecta se presenta en el Apéndice (Tablas A.15. a A.21.), mientras que las propiedades tafonómicas de los restos de aves por categoría *taxon-free* se presentarán posteriormente en este mismo Capítulo.

La primera diferencia entre ambos registros es que, mientras la mayor parte de los huesos de mamíferos grandes y de aves estaban desarticulados, un mayor porcentaje de huesos de mamíferos pequeños fue registrado articulado. En segundo lugar, gran parte de los huesos de mamíferos (ambas categorías) fueron registrados aislados. En cambio, los de aves se presentaron mayoritariamente en concentraciones. La tercera diferencia importante es la que existe entre los perfiles de meteorización de las tres categorías de vertebrados consideradas en la Tabla 10.5. El perfil de los huesos de mamíferos grandes presenta una gran diversidad de estadios, con

predominio de huesos meteorizados (en estadios 2, 3 y 4). En cambio, los huesos de mamíferos pequeños y aves muestran un patrón de mayor representación de los huesos frescos o levemente meteorizados.

Otra modificación ósea en la que se perciben diferencias es en la cantidad de fracturas presentes. Un mayor porcentaje de los huesos de mamíferos grandes presentaron fracturas, mientras que en los de mamíferos pequeños y aves la relación es inversa, ya que el mayor porcentaje corresponde a los huesos que no estaban fracturados.

Tabla 10.5. - Propiedades tafonómicas generales de los huesos de mamíferos y aves en el total de las transectas del río Gallegos. No se consideran las carcasas.

Variables		Mamíferos grandes	Mamíferos pequeños	Aves
Grado de articulación	Desarticulados	89%	33,4%	81%
	Articulados	11%	66,6%	19%
Tipo de concentración	Huesos aislados	73%	66,6%	24%
	Concentraciones	27%	33,4%	76%
Meteorización	No meteorizados	13%	100%	60%
	Estadio 1	5%	-	38%
	Estadio 2	27%	-	1%
	Estadio 3	19%	-	0,5%
	Estadio 4	22%	-	-
	Estadio 5	-	-	-
	No determinado	14%	-	0,5%
Fracturas	Huesos fracturados	57%	17%	30%
	Huesos no fracturados	43%	83%	70%
Modificaciones por carnívoros	Presencia	-	-	0,6%
	Ausencia	100%	100%	99,4%
Con líquenes y/o musgo	Presencia	24%	-	0,3%
	Ausencia	76%	100%	99,7%
Enterramiento	Huesos enterrados	5%	-	9%
	Huesos no enterrados	95%	100%	91%

Las modificaciones producidas por carnívoros fueron muy pocas y se registraron en los restos de aves. Con respecto a la presencia de líquenes/musgo en la superficie de los huesos, el mayor porcentaje se detectó en los huesos de mamíferos grandes, mientras que fueron pocos los especímenes de aves en los que se observó su presencia. Por último, sólo un pequeño porcentaje de todos los huesos estuvo cubierto por sedimentos.

En la Tabla 10.6. se presentan los restos de aves registrados en la Reserva, discriminando entre los correspondientes a las dos categorías *taxon-free* presentes, que fueron las *aves voladoras* y las *exclusivamente nadadoras*. En la Tabla se incluye una tercera categoría, las aves indeterminadas, que abarca todos aquellos casos en que el grado de fragmentación impidió establecer a cuál de las categorías *taxon-free* correspondía. Los casos más recurrentes fueron las

diáfisis de huesos largos y los fragmentos de vértebras. Los huesos de aves indeterminadas abarcan el 10% del total, porcentaje que es mayor al correspondiente a las *aves voladoras*.

Tabla 10.6. - Restos de aves registrados en la Reserva Provincial Cabo Vírgenes. Resultados por transecta y totales.

Transecta	MNEt Aves	Aves indeterminadas		Aves voladoras			Aves excl. nadadoras		
		MNE	%	MNE	%	Carc	MNE	%	Carc
TE	322	19	6	79	24,5	15	224	69,5	68
TDF1	1053	134	13	4	0,5	1	915	86,5	97
TDF2	161	45	28	-	-	-	116	72	42
TW1	258	3	1	60	23	-	195	76	5
TW2	158	-	-	6	4	1	152	96	11
TI	74	1	1	-	-	-	73	99	10
Total	2026	202	10	149	7	17	1675	83	233

TE: transecta Este; TDF: transecta camino dos faros; TW: transecta Oeste; TI: transecta interior..
MNEt aves = MNE de todos los restos de aves.

Tabla 10.7. - Propiedades de los huesos de *aves voladoras* en hábitats costeros de la Reserva Provincial de Cabo Vírgenes.

Variables		TE	TDF1	TDF2	TW1	TW2	TI	Total	% ⁽¹⁾
Grado de articulación	Desarticulados	38	4	-	32	1	-	75	50,3
	Articulados	41	-	-	28	5	-	74	49,7
Tipo de concentración	Huesos aislados	79	-	-	11	2	-	92	62
	Concentraciones	-	4	-	49	4	-	57	38
Meteorización	No meteorizados	66	2	-	57	1	-	126	84,5
	Estadio 1	12	2	-	1	5	-	20	13,5
	Estadio 2	1	-	-	2	-	-	3	2
	Estadio 3	-	-	-	-	-	-	-	-
	Estadio 4	-	-	-	-	-	-	-	-
	Estadio 5	-	-	-	-	-	-	-	-
	No determinado	-	-	-	-	-	-	-	-
Fracturas	Fracturados	4	-	-	60	-	-	64	43
	No fracturados	75	4	-	-	6	-	85	57
Modificaciones por carnívoros	Presencia	-	-	-	3	-	-	3	2
	Ausencia	79	4	-	57	6	-	146	98
Con líquenes y/o musgo	Presencia	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ausencia	79	4	-	60	6	-	149	100
Enterramiento	Enterrados	1	-	-	-	-	-	1	0,7
	No enterrados	78	4	-	60	6	-	148	99,3

TE: transecta Este; TDF: transecta camino dos faros; TW: transecta Oeste; TI: transecta interior.

⁽¹⁾ el porcentaje corresponde al total de los restos.

Como puede verse, en todas las transectas predominaron los restos de *aves exclusivamente nadadoras*, que constituyen la mayor parte de los restos de aves registrados. En todos los casos, los huesos de esta categoría abarcaron el 70% o más del total correspondiente a las aves. Las carcasas de las *aves exclusivamente nadadoras* también fueron las más abundantes, y se registraron en todas las transectas. En cambio, la cantidad de carcasas de *aves voladoras* fue marcadamente menor (Figura 10.3.), y su localización se restringe a tres de las transectas (TE,

TDF1 y TW2). En las siguientes Tablas se presentan las propiedades tafonómicas de cada una de las categorías *taxon-free* en los hábitats costeros relevados.

La Tabla 10.7. está dedicada a las propiedades de los huesos de *aves voladoras*, presentando los resultados en cada transecta así como en el total de ellas. En dos de estas transectas (TDF2 y TI) no se registraron restos asignables a esta categoría *taxon-free*. En las transectas restantes, predominaron los huesos desarticulados y aislados, la mayor parte de los cuales estaban frescos o levemente meteorizados. Además, fue mayor el porcentaje de huesos que no presentaron fracturas, muy pocos estuvieron afectados por la acción de carnívoros, ninguno posee líquenes/musgo en su superficie y sólo un espécimen estaba enterrado.

Tabla 10.8 - Propiedades de los huesos de *aves exclusivamente nadadoras* en hábitats costeros de la Reserva Provincial de Cabo Vírgenes.

Variables		TE	TDF1	TDF2	TW1	TW2	TI	Total	% ⁽¹⁾
Grado de articulación	Desarticulados	98	855	104	161	113	57	1388	83
	Articulados	126	60	12	34	39	16	287	17
Tipo de concentración	Huesos aislados	209	31	68	16	18	-	342	20
	Concentraciones	15	884	48	179	134	73	1333	80
Meteorización	No meteorizados	206	372	59	172	115	49	973	58
	Estadio 1	14	522	53	23	34	21	667	40
	Estadio 2	2	16	-	-	-	3	21	1
	Estadio 3	1	1	-	-	-	-	2	0,3
	Estadio 4	-	-	-	-	-	-	-	-
	Estadio 5	-	-	-	-	-	-	-	-
	No determinado	1	4	4	-	3	-	12	0,7
Fracturas	Fracturados	27	294	46	45	28	17	457	27
	No fracturados	197	621	70	150	124	56	1218	73
Modificaciones por carnívoros	Presencia	9	-	-	-	-	1	10	0,6
	Ausencia	215	915	116	195	152	72	1665	99,4
Con líquenes y/o musgo	Presencia	2	2	1	-	1	-	6	0,4
	Ausencia	222	913	115	195	151	73	1669	99,6
Enterramiento	Enterrados	17	49	35	18	7	45	171	10
	No enterrados	207	866	81	177	145	28	1504	90

TE: transecta Este; TDF: transecta camino dos faros; TW: transecta Oeste; TI: transecta interior.

⁽¹⁾ el porcentaje corresponde al total de los restos.

En la Tabla 10.8. se presentan las mismas variables tafonómicas, en este caso para las *aves exclusivamente nadadoras*. Los restos de estas aves estuvieron presentes en todas las transectas. Más del ochenta por ciento de sus huesos fueron registrados desarticulados y predominaron las concentraciones, tanto aquellas constituidas por los restos de gran cantidad de individuos (transectas TDF1, TDF2 y TI), como las que representaban uno o unos pocos (TE, TW1 y TW2).

El perfil de meteorización de los huesos de las *aves exclusivamente nadadoras* es similar al de las *aves voladoras*, ya que predominan los no meteorizados y levemente meteorizados. Un porcentaje menor registró fracturas, fueron muy pocas las modificaciones asignables a carnívoros

y los especímenes con líquenes/musgo en su superficie. Por último, sólo un diez por ciento de los huesos estaba cubierto por sedimentos.

En la Tabla 10.9. se presentan las propiedades tafonómicas relevadas en las carcasas de aves de las dos categorías *taxon-free* presentes en la localidad. Para las dos categorías predominaron las carcasas completas o con un alto grado de integridad (según fuera definido en el Capítulo 7). En relación con esta variable, las que presentaron fracturas constituyeron un porcentaje menor del total. Las carcasas de *aves voladoras* se registraron aisladas en todos los casos. Las de *aves exclusivamente nadadoras* estuvieron relacionadas con las concentraciones de huesos en las transectas TI, TDF1 y TDF2 (Figura 10.4.), mientras que en las restantes transectas se observaron predominantemente aisladas.

Tabla 10.9. - Propiedades de las carcasas de aves registradas en la Reserva Provincial de Cabo Vírgenes.

Variables		Aves voladoras	Aves excl. nadadoras
Grado de integridad	Completa	65%	78,5%
	Parcial	35%	21,5%
Tipo de concentración	Aisladas	100%	36%
	Concentraciones	-	64%
Meteorización	Meteorizados	12%	3%
	No meteorizados	29%	35%
	No corresponde	59%	62%
Fracturas	Fracturadas	41%	26%
	No fracturadas	59%	74%
Modificaciones por carnívoros	Presencia	6%	5%
	Ausencia	94%	55%
Enterramiento	Enterradas	12%	6%
	No enterradas	88%	94%
	Aplastada	-	33%
	No aplastada		67%

En estas carcasas, los huesos no cubiertos por tejidos blandos -y por lo tanto expuestos a la acción de los agentes atmosféricos- permitieron establecer que un bajo porcentaje presentaba evidencia de meteorización. El porcentaje de huesos meteorizados es mayor en las carcasas de *aves voladoras* que en las de *aves exclusivamente nadadoras*. Las modificaciones asignables a carnívoros fueron muy pocas, alcanzando porcentajes similares en las dos categorías *taxon-free*. Pocas carcasas estaban enterradas, el mayor porcentaje se registró entre las carcasas de *aves voladoras*.

La última variable -"aplastamiento" de las carcasas- responde a una propiedad detectada en las carcasas de *aves exclusivamente nadadoras* en esta Reserva, muy común en varias de las transectas. Esta característica fue observada por primera vez dentro de los nidos, donde carcasas de pichones y de juveniles que presentaban esta propiedad fueron registradas debajo de parejas de pingüinos que todavía se encontraban en el nido (Figura 10.5.). El aplastamiento de carcasas de

aves muertas, sobre todo en los nidos, es un hecho común (Malacalza y Navas 1996). La particularidad observada en la R. P. Cabo Vírgenes fue la presencia de esta propiedad en los restos relevados en sectores alejados de los nidos, como los senderos utilizados por los pingüinos para desplazarse dentro y fuera de la zona de nidificación. Más del 33% de las carcasas de *aves exclusivamente nadadoras* presentaba esta propiedad.

Con respecto a la representación de partes esqueléticas de aves, en las Tablas 10.10. y 10.11. se presenta la información al respecto para las dos categorías *taxon-free*. También se incluyen los valores por parte esquelética para los numerosos huesos de aves indeterminadas registrados en las transectas.

Tabla 10.10. - Representación de partes esqueléticas de aves. Valores de MNE para cada una de las categorías.

Partes esqueléticas	Elemento	Aves indeterminadas	Aves voladoras	Aves excl. nadadoras
Ext. anteriores	húmero	-	24	262
	radio	-	7	96
	ulna	-	11	89
	carpometacarpo	-	7	65
	falanges anteriores	-	2	31
Cintura escapular	escápula	-	6	81
	coracoides	-	12	147
	fúrcula	1	2	37
Ext. posteriores	fémur	1	6	221
	tibiatarso	-	11	155
	fibula	-	-	19
	rótula	-	1	10
	tarsometatarso	-	11	106
	falanges posteriores	-	13	81
Esqueleto axial	cráneo	6	6	25
	maxilar	1	1	11
	vértebras	129	19	81
	costillas	4	5	30
	esternón	4	3	33
Cintura pélvica	pelvis	4	1	42
	sinsacro	9	1	53
	huesos largos indet	43	-	-

Como puede verse en la Tabla 10.10, los elementos más representados en la categoría aves indeterminadas son las vértebras y las diáfisis de huesos largos. Sin embargo, también se registraron fragmentos correspondientes a otros elementos del esqueleto axial y a la cintura pélvica, así como un espécimen correspondiente a la cintura escapular y otro a las extremidades posteriores.

La representación de partes esqueléticas es diferente en *aves voladoras* y *aves exclusivamente nadadoras*. Como en las otras localidades, la unidad anatómica más representada de las *aves voladoras* son las extremidades anteriores. Al sumarse los valores de estas

extremidades con los correspondientes a los elementos de la cintura escapular, se tiene una representación que casi cubre el 50% de los elementos registrados para esta categoría *taxon-free*. Las extremidades posteriores y el esqueleto axial presentan valores similares, mientras que la cintura pélvica es la unidad anatómica menos representada de esta categoría.

En cambio, entre los restos de *aves exclusivamente nadadoras* hay una representación similar de ambas extremidades, que en conjunto constituyen más de la mitad de los elementos registrados. En orden de representación decreciente se encuentran la cintura escapular, el esqueleto axial y la cintura pélvica. Uno de los aspectos característicos de este conjunto es la presencia de elementos pequeños -como rótulas y falanges posteriores- y frágiles -fibulas y fúrculas- (ver Tabla 10.10.).

Tabla 10.11. - Porcentajes de representación de unidades anatómicas de aves en la Reserva Provincial Cabo Virgenes.

Partes esqueléticas	Aves indeterminadas	Aves voladoras	Aves excl. nadadoras
Ext. Anteriores	-	34,5%	32%
Cintura Escapular	0,5%	13,5%	16%
Ext. Posteriores	0,5%	28%	35%
Esqueleto Axial	71,5%	23%	11%
Cintura Pélvica	6%	1%	6%
Huesos largos indet	21,5%	-	-

Síntesis

En esta localidad, el registro óseo está conformado principalmente por restos de aves, especialmente *aves exclusivamente nadadoras*. Sin embargo, las *aves voladoras* también estuvieron bien representadas, mientras que los restos de mamíferos (grandes y pequeños) fueron muy escasos. Al considerar el registro en general, predominaron los huesos desarticulados y en concentraciones. Las carcasas fueron muy numerosas y la densidad general de huesos fue alta.

Sin embargo, estas propiedades generales son el producto de la gran cantidad de restos de aves, ya que en conjunto, los restos de ambas categorías de mamíferos constituyen menos del 5% del total relevado. Además de la abundancia, existen varias diferencias entre los registros de aves y mamíferos.

Entre los restos de mamíferos, los más abundantes fueron los correspondientes a los de mayor tamaño corporal, que estuvieron presentes en gran parte de las transectas -la excepción es TI-. La mayoría de estos huesos estaba desarticulado y fue registrado aislado. Como en las otras localidades, el perfil de meteorización que presentan incluye un rango amplio de estadios, con predominio de huesos meteorizados. No se detectaron modificaciones producidas por carnívoros, más de la mitad de los huesos estaba fracturado y un pequeño porcentaje estaba enterrado. En

esta localidad, es la categoría que presenta mayor cantidad de huesos con líquenes/musgo en su superficie.

La categoría mamíferos pequeños estuvo representada por muy pocos huesos, localizados en sólo dos de las transectas. Se registraron huesos articulados, algunos de los cuales formaban parte de concentraciones. Los huesos de esta categoría no presentaban indicios de meteorización, ni modificaciones atribuibles a carnívoros, ni líquenes/musgo en su superficie.

Se registraron sólo dos categorías *taxon-free* de aves. Los restos de *aves exclusivamente nadadoras* fueron muy abundantes y se observaron predominantemente en concentraciones conformadas por los restos de muchos individuos, en las que estaban presentes tanto huesos como carcasas con distintos grados de integridad. Los huesos en general estaban frescos o levemente meteorizados, muy pocos presentaban fracturas, las modificaciones por carnívoros fueron pocas, sólo unos pocos especímenes presentaban líquenes/musgo en su superficie y un porcentaje menor estaba sepultado. Las carcasas correspondientes a esta categoría presentaban distintos grados de integridad, pero la mayor parte fueron carcasas completas. Consecuentemente, la mayoría no presentaba fracturas y, al no haber huesos expuestos, la meteorización no fue un proceso importante en ninguna de ellas. La acción de carnívoros también fue detectada en pocos casos, al igual que las carcasas cubiertas por sedimentos. Una de las particularidades de estas carcasas fue que más del 30% de ellas se encontraba "aplastada", lo que es común en los nidos de diversas aves. En este caso, las carcasas que presentaban esta propiedad se registraron preferentemente en los senderos de paso hacia el mar.

Los restos de *aves voladoras* fueron marcadamente menos abundantes, pero la cantidad de huesos y carcasas de esta categoría es mayor que en las otras dos localidades. Un gran porcentaje de los huesos de esta categoría *taxon-free* fue registrado aislado, mientras que hubo porcentajes similares de huesos articulados y desarticulados. En cuanto a la meteorización, predominaron los huesos frescos, aunque también hubo un porcentaje menor de huesos levemente meteorizados. Las modificaciones por carnívoros fueron muy pocas, al igual que la cantidad de especímenes cubiertos por sedimentos. Con respecto a las carcasas, todas se registraron aisladas y, con excepción de dos casos, ubicadas en la transecta TE. En función del sustrato presente en esta transecta, se registró un porcentaje mayor de carcasas enterradas que las correspondientes a la otra categoría. Tampoco en las carcasas fue muy evidente la acción de carnívoros, ya que sólo un bajo porcentaje presentaba modificaciones atribuibles a estos actores tafonómicos. Dado que un alto porcentaje presentaba fracturas de magnitud variable, hubo mayor cantidad de huesos expuestos. Esto permitió observar que el 12% de los casos presentaba huesos en los que comenzaba a registrarse la influencia de la meteorización.

La representación de partes esqueléticas es diferente entre las dos categorías de aves. Como en las otras localidades, los elementos correspondientes a las *aves voladoras* que predominaron fueron los pertenecientes a las extremidades anteriores. En cambio, entre los de *aves exclusivamente nadadoras* ambas extremidades estuvieron igualmente representadas. En ambas categorías, la cintura pélvica fue la unidad anatómica menos representada.

LA DINÁMICA TAFONÓMICA

En esta localidad, el objetivo principal fue evaluar la depositación, modificación y destrucción/preservación de restos de vertebrados en hábitats de la costa marina caracterizados por la agregación de grandes cantidades de aves nidificantes. La presencia de estas aves durante varios meses del año en un mismo lugar constituye un factor que permite prever una dinámica tafonómica particular, no sólo en relación con las propiedades de sus propios restos sino con respecto al registro óseo en general.

A diferencia de lo establecido en las otras dos localidades, aquí predominaron abrumadoramente los huesos y carcasas de aves, mientras que los mamíferos estuvieron muy poco representados. Por lo tanto, las propiedades del registro óseo general son muy diferentes a las establecidas para la estepa y el ecotono estepa-bosque presentadas en los Capítulos anteriores. Además, algunas de estas propiedades -como la cantidad y densidad de restos por unidad de espacio, la representación taxonómica o el tipo de concentración de los huesos- también difieren de las relevadas en la costa marina del estuario del río Gallegos. La diferencia entre ambos sectores de costa permite afirmar que, incluso dentro de la misma unidad ambiental, la presencia de colonias de nidificación constituye una variable clave que produce un "clima" tafonómico especial, que influirá en la forma en que se expresan los procesos de modificación y destrucción de huesos.

En Cabo Virgenes los huesos más numerosos fueron los correspondientes a una categoría *taxon-free* de aves no registrada o poco representada en las localidades anteriores, las *aves exclusivamente nadadoras*. Con la inclusión de estas aves, se completa el registro de las tres categorías *taxon-free* propuestas para la región. También los restos de *aves voladoras* fueron muy abundantes y alcanzaron altos valores de MNE al compararlos con los registrados en las otras dos localidades. Además, aquí las carcasas de aves fueron numerosas, lo que permite documentar etapas del proceso de desarticulación y modificación que fueron escasamente observadas en las otras dos localidades.

Los procesos tafonómicos

Si bien la zona de Cabo Vírgenes fue declarada Reserva Provincial hace dos décadas, la fauna dentro de sus límites ha continuado estando expuesta a severos factores de perturbación, como las actividades de las empresas petroleras y las visitas de turistas bajo condiciones no controladas. Sin embargo, la colonia de nidificación de pingüinos de Magallanes se destaca por su estabilidad (Frere, Gandini y Boersma 1996), por lo que fue posible observar diversos aspectos de la dinámica tafonómica relacionada con ella.

Como dijéramos, el registro óseo en esta localidad se caracteriza por la gran cantidad y densidad de restos que se concentran en un sector específico del espacio, que es la zona de nidificación. La representación taxonómica también es particular, debido al predominio de huesos de vertebrados de menos de 5kg. Si bien las grandes acumulaciones de microvertebrados son comunes en algunos tipos de depósitos, como los producidos por rapaces (Andrews 1990, Bochenski *et al.* 1998, 1999; Hockett 1996; Pardiñas 1996-1998; Stewart *et al.* 1999; entre otros), no son usuales en las distribuciones de huesos a lo largo de un paisaje. Las observaciones actuales en espacios que exceden el sitio no han reportado el predominio de restos de aves, excepto en situaciones de grandes agregaciones de aves nidificantes similares a la presente en Cabo Vírgenes (Emslie 1995; Serjeantson *et al.* 1993).

En la R. P. Cabo Vírgenes, la depositación de los restos que constituyen la porción mayoritaria del registro -los de *aves exclusivamente nadadoras*- obedece a procesos completamente diferentes a los analizados en las otras localidades. La alta mortalidad de pichones y juveniles concentrada espacial y temporalmente es la que promueve la formación de extensos depósitos de huesos y carcasas, tanto aquí como en otros lugares de la costa patagónica (Boswall y Maciver 1974; Cruz 1999c). Las causas de esta mortalidad han sido discutidas en este Capítulo¹.

Desde el punto de vista tafonómico, esta no es la única particularidad relacionada con la colonia de pingüinos, sino que toda la dinámica que involucra a los huesos y otros restos orgánicos de la localidad está influenciada por su presencia. La gran cantidad de carcasas que se depositan en unos pocos meses propicia condiciones tafonómicas específicas en lo que respecta a la importancia de algunos procesos, como la acción de los carnívoros, la influencia de la meteorización y las posibilidades de enterramiento de huesos y carcasas. Aunque los depósitos que se generan a partir de esta dinámica presentan varias propiedades similares a las registradas en los restos de aves de otras localidades de la región (como el perfil de meteorización o el

¹ En el acápite "*La colonia de nidificación de Spheniscus magellanicus*".

porcentaje de modificaciones atribuibles a carnívoros), también poseen algunas que son propias (la gran cantidad de huesos y carcasas, el tipo de concentración de los restos, la densidad por m²).

A pesar de que no constituyen la principal causa de mortalidad, los carnívoros aprovechan esta gran concentración de carcasas y son uno de los factores que propician el inicio del proceso de desarticulación. Un ejemplo es la acción de aves carroñeras, especialmente gaviotas, eskúas, caranchos y chimangos. A partir de las observaciones pudimos establecer que, en los restos de *aves exclusivamente nadadoras*, ésta acción se expresa en el desgarramiento de la piel, en la exposición y la destrucción de tejido muscular y vísceras en el abdomen, el tórax, la región cervical y los ojos. En varios casos en los que se observó directamente la acción de las aves, la única evidencia en los huesos fueron modificaciones que se concentraron en la zona de la quilla y consistieron en perforaciones similares a *punctures* (*sensu* Binford 1981). Otro efecto observado de la predación por rapaces y gaviotas es el desplazamiento de la piel del cráneo, que es vuelta al revés dejando los huesos a la vista. Este mismo procedimiento fue registrado por Serjeantson y colaboradores (1993) en una colonia de nidificación de aves marinas en Gales, en donde las modificaciones fueron producidas por gaviotas (*Larus marinus*).

Otra característica de la acción de las aves es que la misma se desarrolla *in situ*. En Cabo Vírgenes no se registró el transporte de carcasas o partes esqueléticas por las aves, lo cuál coincide con las observaciones efectuadas por otros investigadores en Patagonia (Travaini *et al.* 1998a) y las llevadas a cabo por Oliver y Graham (1994) en el hemisferio norte (discutidas en el Capítulo 3). Sin embargo, Borrero reporta el transporte de partes esqueléticas (específicamente cráneos) por caranchos en Tierra del Fuego (Borrero 1988b), por lo que la posibilidad del transporte por rapaces u otras aves no puede descartarse en Patagonia.

Con respecto a los mamíferos carnívoros, durante el muestreo se registró la acción de zorros grises sobre carcasas de pingüinos de Magallanes. La presencia de estos cánidos fue observada reiteradamente, especialmente en la playa, en la que también son muy frecuentes sus huellas y excrementos. Además, en los últimos años ha aumentado la presencia de zorros colorados en la Reserva (S. Sturzenbaun, comunicación personal 2002). Pudo observarse que la acción de los zorros sobre las carcasas se concentra especialmente en las extremidades posteriores. En la transecta TE se observaron varias carcasas de pingüino de Magallanes en las que las modificaciones se localizaban en la porción distal de las extremidades posteriores, afectando fundamentalmente las falanges, el tarsometatarso y la porción distal del tibiotarso (Cruz 1999c).

No se registró el traslado de partes o carcasas por estos carnívoros. Sin embargo, en observaciones asistemáticas realizadas en una madriguera de zorro colorado en la periferia de la zona de nidificación (Guardafauna J. C. Sosa; comunicación personal 1999) se registraron varios especímenes correspondiente a pingüinos de Magallanes. En una madriguera de zorro gris,

ubicada en el llamado "Valle de las Fuentes" cercano al cabo Vírgenes, se registraron restos de pingüino con marcas atribuibles a estos carnívoros (L. Borrero; comunicación personal 2002).

Además, en observaciones asistemáticas efectuadas fuera de la zona de conservación estricta de la Reserva, se registraron restos de pingüinos con marcas asignables a estos carnívoros. Estas marcas se concentraban en el esternón, y fueron similares a las registradas en huesos de otras aves en otros ambientes patagónicos (Cruz 2000a; 2001b; Cruz y Savanti 1999). La presencia de estos huesos en sectores alejados de la zona de nidificación permite plantear que en la costa marina, como en la estepa, el traslado de partes y carcasas por los mamíferos carnívoros puede ser un factor significativo de dispersión.

La evidencia de la predación o el carroñeo por aves y mamíferos tiene diferente distribución a través de la zona de nidificación. La mayor cantidad de casos con modificaciones efectuadas por aves se concentró en el sector central del área de nidificación (Figura 10.6.), mientras que las asignadas a la acción de mamíferos fueron registradas en la playa y en el sector oeste, es decir en la periferia (Cruz 1999c). Estas afirmaciones a partir del registro óseo son concordantes con lo establecido por Frere, Gandini y Boersma (1992) en observaciones en esta misma colonia de nidificación.

En Cabo Vírgenes, la destrucción de restos por los carnívoros no es importante. La gran concentración de carcasas recientes depositadas en un sector acotado influye para que el aprovechamiento sea menos intenso. Varios autores han registrado variaciones en el aprovechamiento de carcasas de ungulados, y por lo tanto en el grado de destrucción que los carnívoros les infligen (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Blumenschine *et al.* 1994; Borrero y Martín 1996; Haynes 1980). Estas diferencias en el grado de aprovechamiento pueden relacionarse con variaciones estacionales en la cantidad de presas o con la competencia. A partir de nuestras observaciones en Cabo Vírgenes, fue posible establecer que también existen estas variaciones en relación a presas de tamaño pequeño, que generalmente sufren un alto grado de destrucción y modificación. Debido a la gran cantidad de carcasas disponibles, en Cabo Vírgenes la destrucción por cánidos es mínima y la proporción de huesos que son afectados también lo es.

Otro factor importante para el inicio del proceso de desarticulación de restos y su posterior dispersión o sepultamiento se relaciona con la conducta de los mismos pingüinos. Estas aves se dirigen diariamente al mar para alimentarse. Para ello, utilizan recurrentemente los mismos senderos y es frecuente ver a decenas de pingüinos trasladarse en fila por el mismo lugar. En Cabo Vírgenes, este uso reiterado de las rutas para trasladarse de ida al mar y de vuelta hacia los nidos queda testimoniado en la erosión que producen en el sedimento. Pudo establecerse que este desplazamiento recurrente por un mismo sendero afecta a los restos óseos.

En primer lugar, en muchos casos las carcasas depositadas en la zona de paso no son evitadas, sino que son pisoteadas por muchos de los pingüinos. Esto provoca el "aplastamiento" de carcasas, hecho que, como mencionáramos, es común en varias de las transectas. También es frecuente dentro de muchos nidos, en donde carcasas de pichones y de juveniles que presentaban esta propiedad fueron registradas debajo de parejas de pingüinos que todavía se encontraban en el nido (Cruz 1999b). El aplastamiento derivado del pisoteo reiterado fuera de los nidos sólo es posible en aves no voladoras como los Spheniscidae, que además presentan una particular recurrencia en el uso del espacio. Este uso tendrá mayor o menor intensidad en función de la existencia de aspectos que constriñan el paso, como es el caso de la vegetación en la R. P. Cabo Vírgenes.

En segundo lugar, este proceso de pisoteo tiene un papel importante en la desarticulación, la dispersión, la fractura y el sepultamiento de los restos. Si bien la recurrencia en la utilización de los senderos para trasladarse es una característica conductual de los pingüinos, la presencia de vegetación en Cabo Vírgenes restringe el paso y por lo tanto, aumenta el efecto del pisoteo en las zonas más transitadas. Consecuentemente, el papel de este proceso en la desarticulación y el sepultamiento de los huesos depende de las condiciones ambientales específicas de cada sector, siendo mayor en aquellos en los que el tránsito de los pingüinos es mayor y está más constreñido por la vegetación.

Luego de la desarticulación, los huesos quedan expuestos a la acción de los agentes atmosféricos. El efecto de la meteorización, como en las otras localidades, varía según la categoría de vertebrado que se considere. En el perfil de meteorización de los huesos de mamíferos grandes predominan los especímenes en estadios 2 y 3, mientras que el de aves está sesgado hacia los estadios más bajos. Como planteáramos para los restos de aves de las otras localidades, la escasez de huesos de este taxón en los estadios de meteorización más avanzados puede estar corroborando la hipótesis de una rápida destrucción por este proceso cuando alcanzan el estadio 3. Por otro lado, en los huesos de varias carcasas de aves se detectaron algunos elementos que evidenciaban el inicio de la meteorización. Es decir que este proceso comienza a ser visible poco tiempo después que el hueso es expuesto a la acción de los agentes atmosféricos, incluso antes de que se produzca la desarticulación de las carcasas y la destrucción de gran parte de los tejidos blandos.

En general, el porcentaje de huesos enterrados no es muy alto para ninguna de las categorías de vertebrados registradas. Los restos de aves presentan el porcentaje más alto, especialmente las *aves exclusivamente nadadoras*, con el 10% de sus huesos con parte de su superficie cubierta por sedimentos (*ver* Tabla 10.8). Si bien en algunos sectores, como la zona de playa, el tipo de sedimento y la acción del viento propician la cobertura por sedimentos, en otros sectores el

enterramiento es un efecto de la acción del agua debida a inundaciones periódicas y del pisoteo por los pingüinos.

El sepultamiento de restos de *aves exclusivamente nadadoras* incluye restos en diferentes momentos de la secuencia de desarticulación, dentro de un rango que abarca desde huesos desarticulados hasta carcasas con diferentes grados de integridad. En uno de los casos de carcasas enterradas se planteó una excavación (Cruz 1999b). Los huesos de esta carcasa estaban desarticulados pero en posición anatómicamente correcta y rodeados por restos orgánicos -piel y plumas-, que indicaban que el enterramiento se produjo cuando todavía conservaba tejidos blandos. Esto concuerda con lo planteado por Bickart (1984), que observó que la desarticulación y dispersión de los esqueletos de aves puede continuar luego de la cobertura con sedimentos.

En el caso de los restos de *aves voladoras*, si bien muy pocos huesos estaban enterrados (ver Tabla 10.7.), el porcentaje de carcasas cubiertas por sedimentos es mayor que en las de *aves exclusivamente nadadoras* (Tabla 10.9.). Esto es debido a que gran parte de las carcasas de aves voladoras fue registrada en la transecta TE, en donde la combinación del tipo de sedimento y la acción eólica es responsable del sepultamiento.

Debido a la existencia de sectores que se inundan frecuentemente, las condiciones de humedad serían las apropiadas para que los huesos fueran colonizados por líquenes/musgo. A pesar de que los huesos de mamíferos grandes son escasos, un porcentaje importante de ellos presentaba parte o la totalidad de su superficie cubierta por estos organismos. En cambio, en los huesos de aves la presencia de líquenes o musgo sólo se detectó en unos pocos especímenes. La disparidad con respecto a esta variable tafonómica plantea nuevamente las diferencias que existen en las historias tafonómicas de los huesos de los distintos grupos de vertebrados. Como en las otras localidades, los huesos de mamíferos grandes presentan propiedades relacionables con largos tiempos de permanencia en la superficie y con bajas tasas de depositación. Los de aves, por el contrario, reflejan altas tasas de depositación y una destrucción más rápida.

En síntesis, en esta localidad los carnívoros no tienen el rol principal ni en la depositación ni en la destrucción de los huesos de aves. Su acción sobre las carcasas es uno de los procesos que inicia la desarticulación de las mismas y, en el caso de los cánidos, su aporte a la formación del registro óseo en el área de nidificación también incluye el transporte de partes o carcasas fuera del lugar de muerte de las aves. Un proceso de importancia en la desarticulación es el pisoteo por los mismos pingüinos, que facilita la desarticulación, fragmentación y, en algunos casos, sepultamiento de los restos. La meteorización es el principal proceso de destrucción de restos de vertebrados, con tasas diferentes para los de mamíferos y aves. En el caso de los restos de aves, la destrucción es más rápida, tal como se detectara en las otras localidades.

Distribución espacial

La distribución de los restos de vertebrados en las transectas efectuadas en la R. P. Cabo Vírgenes no muestra tantas diferencias entre categorías como en las otras localidades. Aquí tanto los mamíferos grandes como las aves estuvieron representados en todas las transectas. Sin embargo, en el caso de las aves existen diferencias en la cantidad y densidad de restos presentes en distintos sectores del área muestreada.

La mayor cantidad de restos de aves se concentra en el centro de la zona de nidificación de los pingüinos de Magallanes, en el sector más utilizado por estas aves en función de la gran abundancia de nidos. *The nest-site is the focal point for all terrestrial activities of Magellanic penguins during their six-to-eight month breeding season* (Stokes y Boersma 1998). Es decir que la distribución del registro refleja el uso de hábitat de estas aves, ya que es en este sector en donde permanecen la mayor parte del tiempo que están en tierra. Aunque no puede descartarse el transporte de partes esqueléticas por los carnívoros, tanto la observación directa como las características del registro óseo permiten afirmar que la mayor parte de los restos quedan en el lugar de muerte de las aves. En la periferia de la zona de nidificación, en donde la cantidad de nidos es menor, hay menos restos. Y a medida que aumenta la distancia, la depositación de restos presenta valores marcadamente más bajos (Cruz 1999b). Por lo tanto, desde el punto de vista del registro óseo, el área de nidificación se presenta como un espacio claramente acotado y diferenciable del resto por la gran acumulación de huesos y carcasas.

Otro sector en el que hay mayor concentración de restos es la playa actual, en donde no sólo están representados las *aves exclusivamente nadadoras*, sino que también se registraron restos de las especies de *aves voladoras* que nidifican o se alimentan en las cercanías. Los restos correspondientes a esta última categoría *taxon-free* fueron registrados principalmente en zonas de menor presencia de nidos de pingüinos, en las transectas TE (en la playa actual) y en las transectas TW, al oeste del área de nidificación. La depositación en la playa se relaciona con el predominio de aves costeras y marinas en la Reserva, por lo que gran parte de la mortalidad también se registra cerca de las áreas de alimentación y procreación de varias de las especies incluidas en la categoría, especialmente cormoranes². También en este caso, los restos óseos pueden relacionarse con el hábitat comúnmente utilizado por las aves.

Si bien los carnívoros pueden transportar partes esqueléticas o carcasas completas fuera del lugar de muerte y depositarlas en sus madrigueras, las acumulaciones que generan no constituyen los puntos de mayor densidad dentro del paisaje. Entonces, el papel de los carnívoros como factores de dispersión en el espacio no es tan importante como en otros ambientes (Cruz 2000a),

² Esto ha sido detallado en el acápite "*Características generales del área*" de este mismo Capítulo.

en los que son importantes agentes de destrucción y de transporte hacia hábitats no frecuentados por sus presas.

Densidad de restos

La densidad general de huesos de esta Reserva es marcadamente mayor a la registrada en las localidades anteriores y, por lo tanto, también a la reportada para varias de las localidades africanas en las que se efectuaron estimaciones de la cantidad de huesos por unidad de superficie (Behrensmeyer 1991; Sept 1994). En este caso, la gran concentración de aves y las altas tasas de mortalidad relacionadas con el período de nidificación y cría producen una abundancia de carcasas que es escasamente aprovechada por los carnívoros. La confluencia de una alta mortalidad con la escasa destrucción en el corto plazo, redundando en estos depósitos de gran densidad de restos en relación a los reportados a partir de observaciones en espacios amplios.

En la R. P. Cabo Vírgenes, la densidad de huesos en las transectas (Tabla 10.2.) provee una imagen general de las diferencias dentro del área de nidificación, mostrando que la mayor densidad se corresponde con la mayor concentración de nidos. Sin embargo, dentro de algunas transectas se producen acumulaciones que presentan una mayor densidad. Por ejemplo, la transecta TDF1 presenta una alta densidad general, pero ésta no se encuentra uniformemente repartida. La mayor cantidad de huesos fue registrada en los últimos muestreos, en los que conformaban una concentración casi continua de restos que comienza en el muestreo 7 (1,7 MNE/m²), y presenta la mayor densidad en los muestreos 8 (5,19 MNE/m²) y 9 (6,35 MNE/m²) (Cruz 1999c).

El trabajo de Emslie (1995) es el único que presenta densidades de restos de aves, obtenidas a través del relevamiento en transectas efectuadas en "roquerías" actuales de pingüinos *Pygoscelis spp.* en la Antártida. Sus resultados muestran valores que fluctúan entre 0,25-0,19 huesos/m², en sectores centrales del área de nidificación. Debido a que las observaciones de Emslie incluyen el registro en dos años consecutivos, pudo establecer que existen variaciones anuales en la depositación de restos en las áreas de nidificación. Asimismo, nota que existen variaciones entre "roquerías" en la densidad de huesos, que es mayor en la de pingüinos de Adelia (*Pygoscelis adeliae*) que en las que combinan nidos de estos pingüinos y los gentoo o de vincha (*P. papua*). Su conclusión es que [...] *rates of bone accumulation in active rookeries varied by year and by location* (Emslie 1995:415). A pesar de esta variación, propone que es posible distinguir la localización de zonas de nidificación abandonadas debido a las características de los conjuntos de huesos, entre ellas la densidad.

Nuestros resultados confirman los de Emslie, ya que muestran que los depósitos de huesos relacionados con colonias de nidificación en Patagonia continental también aparecen como

sectores particulares en el paisaje, debido a la cantidad y densidad de los restos que quedan en el área. En Cabo Vírgenes, las transectas efectuadas en el área de mayor cantidad de nidos produjeron valores de densidad de 0,022-0,24 huesos/m². Dada la similitud entre los valores de densidad de huesos obtenidos en Patagonia continental y la Antártida, puede plantearse que estos son los valores esperables en depósitos de estas características.

Diversidad faunística

Las aves marinas constituyen el principal aporte de fauna en la R. P. Cabo Vírgenes, tanto en lo que respecta a biomasa como a la cantidad de individuos y el registro óseo en la localidad refleja su importancia. Acorde con esto, los restos más abundantes fueron los de *aves exclusivamente nadadoras* relacionados con la dinámica de la colonia de nidificación de pingüinos de Magallanes.

Las *aves voladoras* estuvieron representadas por restos correspondientes a varias de las especies de aves marinas frecuentemente avistadas durante los trabajos de campo, especialmente cormoranes y gaviotas (Cruz 1999b). Si bien en el acantilado en donde se emplaza el área de nidificación de cormoranes roqueros y el apostadero no reproductivo de los cormoranes imperiales no se plantearon transectas, la presencia de estas aves quedó registrada en la transecta efectuada en la playa actual. La tercera categoría *taxon-free* de aves no fue registrada en esta localidad, aún cuando la misma está incluida en el área de distribución de los ñandúes. En este caso, la falta de restos de *aves exclusivamente corredoras* se corresponde con la ausencia de la especie mencionada.

En el registro de los mamíferos se repite el patrón registrado en el P. N. Perito Moreno y la cuenca del río Gallegos: a pesar de que los mamíferos pequeños son los más recurrentemente avistados, sus restos constituyen la porción menor del registro. Este es el caso de las liebres, los armadillos y zorros grises, muy frecuentes en distintos sectores de la Reserva, en los que también se registraron sus excrementos y pisadas (Cruz 1999b). Los restos de liebres fueron muy escasos y constituyen los únicos pertenecientes a la categoría. Fuera de transecta se detectó una carcasa de armadillo, que comenzaba a desarticularse. En cambio, la única evidencia de los cánidos presente en el registro óseo son las escasas modificaciones detectadas.

Los mamíferos terrestres de mayor tamaño corporal no fueron avistados durante los trabajos de campo, pero sus restos constituyen la mayor parte de los incluidos en la categoría. Las propiedades de la muestra dentro de la Reserva (conformada por los restos de ovejas y guanacos) indican que el aporte de sus huesos es muy bajo, por lo que no representan muertes recientes. Los restos de mamíferos marinos (pinnípedos y cetáceos) es menor aún que la de mamíferos terrestres, y su distribución se restringe a las transectas cercanas a la costa actual. Por lo tanto,

los mamíferos de mayor tamaño están representados en el registro óseo, y tanto su distribución como su abundancia reflejan la escasa presencia y baja mortalidad dentro de los límites de la Reserva.

En el Capítulo 6 planteamos que el número de huesos de una especie que se acumulará en un ambiente depende inicialmente del tamaño de la población y de su tasa de mortalidad (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980). La R. P. Cabo Vírgenes ejemplifica esta afirmación, debido a que durante el período de cría los pingüinos de Magallanes, con grandes números poblacionales y alta mortalidad, contribuyen con gran cantidad de restos a la conformación del registro óseo. Contrariamente a lo observado por estas investigadoras en otro contexto ecológico, la destrucción por carnívoros de los restos de pingüinos es mínima. Por lo tanto, en el corto plazo la representación de estas aves será un aspecto característico del registro óseo de la región. La destrucción por meteorización puede ser importante en función del tamaño corporal de las aves. Pero como todos los años se produce el aporte de gran cantidad de carcasas y huesos, a pesar de la gran destrucción por meteorización, una parte de los restos ingresará al sedimento y garantizará la representación de las aves en el registro fósil.

La representación de partes esqueléticas de aves

También aquí la representación de unidades anatómicas de *aves voladoras* estuvo caracterizada por la preeminencia de las extremidades anteriores y la cintura escapular, consideradas en conjunto. En cambio, el perfil de representación de las *aves exclusivamente nadadoras* muestra una representación similar de ambas extremidades, e incluye a la cintura escapular, el esqueleto axial y la cintura pélvica en orden decreciente de representación. Esta representación con predominio de ambas extremidades también fue registrada por Emslie (1995) en las transectas en la Antártida. En las excavaciones que efectúa, la representación incluye mayor diversidad de elementos, entre los que se destaca una alta representación de la cintura escapular.

Al considerar los elementos y no las unidades anatómicas, se evidencian algunas diferencias entre los resultados de Emslie y los registrados en Cabo Vírgenes. Mientras que en las transectas de la Antártida predominaron húmero, tibiotarso, fémur y fúrcula, en Cabo Vírgenes lo hicieron el húmero, el fémur, el tibiotarso, el coracoides y el tarsometatarso. Existen variaciones en el tamaño de algunos elementos de las distintas especies de Spheniscidae, lo cual permite que muchos de ellos sean aptos para la identificación taxonómica (Emslie 1995). Es posible que una de las causas de esta diferencia en la representación de partes se relacione con este aspecto, y la respectiva resistencia a los procesos tafonómicos. Además, la dinámica ambiental, diferente en ambos lugares, seguramente juega un papel importante determinando esta representación. Como

síntesis, es posible afirmar que las unidades anatómicas más representadas de las *aves exclusivamente nadadoras* son ambas extremidades, lo cual constituye una de las propiedades que caracteriza a los depósitos de sus huesos.

Un tema que no puede dejar de mencionarse es la alta representación de elementos incluidos en la categoría aves indeterminadas. Como se dijera, la misma está constituida por aquellos especímenes que, debido al grado de fragmentación que presentaban, no podían ser asignados a ninguna de las categorías *taxon-free* determinadas en la localidad. Entre los elementos con mayor abundancia dentro de esta categoría se encuentran las vértebras (*ver* Tabla 10.10.). En función del predominio de restos de *aves exclusivamente nadadoras*, es posible que gran parte de estas vertebras correspondan a estas aves, lo cual cambiaría sustancialmente el orden de representación del esqueleto axial en el perfil de unidades anatómicas de estas aves.



Figura 10.1. Pingüino de Magallanes bajo “matas verdes” (*Lepidophyllum cupresiforme*) en la R. P. Cabo Vírgenes.



Figura 10.3. Carcasa de ave voladora (*Phalacrocorax atriceps*) en la transecta TE.



Figura 10.4. Cuatro carcasas de juveniles de ave exclusivamente nadadora (*Spheniscus magellanicus*) en la transecta TDF 2.



Figura 10.5. Carcasa de ave exclusivamente nadadora (*Spheniscus magellanicus*) “aplastada” en un nido de la transecta TDF 1.



Figura 10.6. Carcasa de pingüino de Magallanes modificada por gaviotas cocineras (*Larus dominicanus*).

Capítulo 11

Costa marina y lagunas interiores en el noreste de Santa Cruz

Durante los meses de enero/febrero de 2000 efectuamos observaciones en la costa norte de Santa Cruz, que se enmarcaron en el Proyecto "Estudio del aprovechamiento del litoral marítimo por cazadores-recolectores de Patagonia en el sector centro-sur de Chubut y norte de Santa Cruz (Rocas Coloradas - Bahía Laura)" PICT 98 04-04112, dirigido por la Dra. Alicia Castro. Las investigaciones arqueológicas en el marco de este proyecto presentaban un problema tafonómico concreto, que es la posible contaminación de los depósitos por la acción de los pingüinos de Magallanes que nidifican actualmente en la zona (Cruz 2000c). Por lo tanto, parte de las observaciones estuvieron destinadas a establecer la magnitud y características de este problema. Además, durante la campaña se efectuaron observaciones tafonómicas que excedieron este primer objetivo, las que son presentadas en este Capítulo. El relevamiento en esta localidad se efectuó tanto en la costa marina como en habitats acuáticos del interior, con el fin de monitorear las características del registro óseo de aves marinas, costeras y terrestres en la localidad.

La organización de este Capítulo es similar a la de los Capítulos anteriores. Es decir que, en primer lugar, se presentan las características ambientales de la localidad y las particularidades del muestreo. Luego se presentan los resultados obtenidos y por último, la discusión de los mismos para obtener un panorama de la dinámica tafonómica de Punta Medanosa.

PUNTA MEDANOSA

Características generales del área

Punta Medanosa o Punta Buque (48°06' S - 65°55' O) se ubica en el límite sur de la bahía de los Nodales, a unos 40 km en línea recta hacia el sur de la ciudad de Puerto Deseado. En este sector de la Patagonia, los tipos de vegetación más frecuentes son las estepas arbustivas denominadas eriales (León *et al.* 1998). En Punta Medanosa, la estepa presenta un estrato herbáceo de *Stipa sp.*, muy ralo y de escasa cobertura. En los sectores de médanos dominan los molles (*Schinus molle*) y yaoyines (*Lycium chilense*), acompañados por *Atriplex sagitifolium*, *Senecio filaginoides* y otros arbustos (León *et al.* 1998).

La costa norte de Santa Cruz es un área con una enorme variedad de ambientes y por consiguiente con una gran diversidad de aves marinas (Gandini y Frere 1998). En Punta Medanosa nidifican gran cantidad de aves marinas, entre las que se cuentan los pingüinos de

Magallanes. La colonia de esta especie en la localidad cuenta con un número que oscila entre 14.000 y 22.000 parejas reproductivas (Gandini *et al.* 1996). El área central de nidificación cubre 34,5 ha, en una zona en la que los nidos son predominantemente cavados en un sustrato arcillo-arenoso o se ubican bajo las escasas matas presentes en el lugar. A unos 700 m al norte del sector principal del área de nidificación, los pingüinos nidifican en parches de alta densidad bajo los molles (Figura. 11.2.) que conforman un cordón cercano a la costa (Gandini y Frere 1998).

Las playas de la zona constituyen un habitat adecuado para aves playeras, específicamente en Punta Medanosa se registran los mayores números de playeros migratorios de la provincia de Santa Cruz (Gandini y Frere 1998). En isla Shag, ubicada frente al faro de Punta Medanosa -a 300 m del continente-, hay una colonia de nidificación del cormorán imperial. En isla Schwarz, que está ubicada al noreste del faro y a la que es posible acceder caminando durante la marea baja, hay una colonia de nidificación de pingüino de Magallanes, una de biguás (*Phalacrocorax olivaceus*) y otra de gaviotas cocineras (Gandini y Frere 1998). Fuera del ámbito de las islas, en toda la zona son comunes las aves terrestres como los tinámidos y el ñandú petiso.

Con respecto a los mamíferos silvestres, en todo el extremo sur del continente hay una baja diversidad y predominio general de mamíferos marinos (Redford y Eisenberg 1992). Acorde con esto, en Punta Medanosa se avistan cetáceos y pinnípedos. En Isla Schwarz hay un apostadero de lobos marinos de un pelo. Por otro lado, es posible avistar varios mamíferos terrestres como guanacos, liebres europeas, maras o liebres patagónicas (*Dolichotis patagonum*), zorrinos (*Conepatus humboldti*), zorros y armadillos (*Chaetophractus villosus* y *Zaedyus pichi*). Además, también es importante la presencia de mamíferos domésticos, especialmente ovejas, cuya cría es una de las actividades económicas más importantes de la región.

ASPECTOS METODOLÓGICOS

Las transectas

Se efectuaron 9 transectas, cubriendo un total de 81.262,5 m². En esta localidad se relevaron las unidades ambientales estepa y costa marina, incluyendo hábitats acuáticos y costeros respectivamente. La ubicación de las transectas se muestra en la Figura 11.1. Como en la R. P. Cabo Virgenes, el principal interés estuvo centrado en las aves marinas, debido a lo cual la mayoría de las transectas fueron emplazadas en la costa. Además, con el fin de monitorear también hábitats exclusivos de las aves terrestres, dos de las transectas se ubicaron en relación a cuerpos de agua del interior, que en el momento del relevamiento estaban secos. Las

Capítulo 11. Costa marina y lagunas interiores en Punta Medanosa

características generales de las transectas se presentan en Tabla 11.1. y los aspectos particulares de cada una se detallan a continuación.

Tabla 11.1. - Características ambientales de los sectores muestreados por las transectas en Punta Medanosa.

Transecta	Unidad ambiental	Habitat	Vegetación ⁽¹⁾	Fauna ⁽²⁾
TSN1	costa marina	costero	estepa arbustiva	aves marinas y costeras, pinnípedos, martinetas, liebres
TSN2	costa marina	costero	estepa arbustiva	aves marinas y costeras, martinetas, maras, liebres, armadillos
TSN3	costa marina	costero	estepa arbustiva	aves marinas y costeras, rapaces, martinetas, maras, liebres
TLM	costa marina	costero	estepa arbustiva	aves marinas y costeras, pinnípedos
TIL	costa marina	costero	estepa arbustiva	aves marinas y costeras, pinnípedos
MM1	costa marina	costero	estepa arbustiva	aves marinas y costeras, pinnípedos, rapaces
MM2	costa marina	costero	estepa arbustiva	aves marinas y costeras, pinnípedos
TLS	estepa	terrestre	estepa arbustiva	ñandúes, liebres, guanacos, zorros, rapaces, maras
TLSe	estepa	terrestre	estepa arbustiva	ñandúes, aves acuáticas, zorros, rapaces, liebres

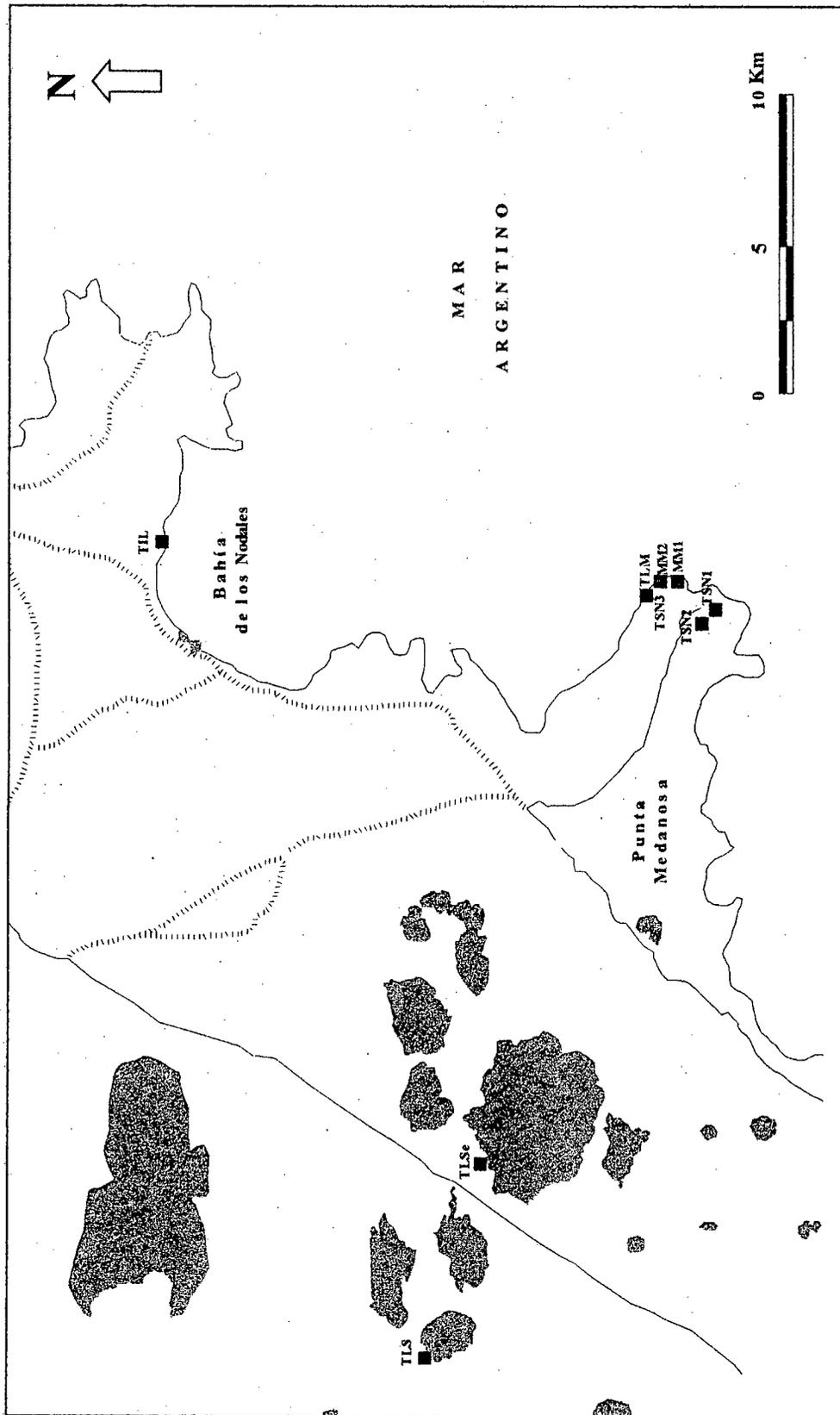
TSN: transecta sector nidos, TLM: transecta línea de marea; TIL: transecta isla Lobos; MM: muestreo molles; TLS: transecta laguna salina; TLSe: transecta laguna seca.

⁽¹⁾ tipo de vegetación del sector, tomado de León *et al.* (1998); ⁽²⁾ en función de avistaje directo o del registro de huellas, excrementos o nidos.

Las transectas TSN (Transecta Sector Nidos) y las MM (Muestreo Molles) estuvieron destinadas a evaluar las características de la depositación de huesos en zonas de nidificación de los pingüinos de Magallanes. La transecta TSN2 corresponde a una zona de pocos nidos, separada del sector principal de la colonia por un amplio espacio sin nidos definido por la presencia de un cordón litoral del Cuaternario. La transecta TSN3 fue emplazada en la zona más amplia y con mayor concentración de nidos, mientras que la transecta TSN1 corresponde a un sector de tamaño y cantidad de nidos intermedio en relación al muestreado por las otras dos transectas (Figura 11.3.). Estas tres transectas tuvieron un ancho de 10 m. Los muestreos MM1 y MM2 se efectuaron en los bosquetes de molles de la zona de dunas cercana a la costa actual, en donde los pingüinos nidifican bajo los árboles. En este caso, el ancho de las transectas fue 5 m.

Las transectas TLM (Transecta Línea de Marea) y TIL (Transecta Isla Lobos) se ubicaron paralelas a la línea de costa actual, en dos sectores diferentes. La primera relacionada con la colonia de nidificación de *Spheniscus magellanicus*, en la zona de entrada y salida al mar de los

Figura 1.1.1. - Punta Medanosa: Ubicación de transectas.



TSN: transecta sector nidos; TLM: transecta línea de marea; TIL: transecta isla Lobos; MM: muestreo molles; TLS: transecta laguna salina; TILSe: transecta laguna seca.

pingüinos. La segunda en el sector denominado Isla Lobos (al norte de Punta Medanosa), alejado de las zonas de nidificación mencionadas. El objetivo de estas transectas fue comparar la depositación de restos en localizaciones similares que presentasen variaciones con respecto al uso de hábitat por las aves marinas. En estas dos transectas el ancho de los muestreos fue de 10 m.

Las transectas TLS (Transecta Laguna Salina) y TLSe (Transecta Laguna Seca) se emplazaron en las márgenes de cuerpos de agua en el interior (*ver* Figura 11.1.), con el fin de evaluar la depositación de restos en hábitats terrestres. También en este caso el ancho de las transectas fue de 10 m.

Tabla 11.2. - Características generales de las transectas en Punta Medanosa.

Transecta	Sup. cubierta	Sustrato ⁽¹⁾	%CV ⁽¹⁾	Tipo de vegetación ⁽¹⁾	Visibilidad ⁽²⁾
TSN1	3.500 m ²	gravo-arenoso	0-5	estepa arbustiva	muy buena
TSN2	2.000 m ²	gravo-arenoso	0-5	estepa arbustiva	muy buena
TSN3	5.000 m ²	gravo-arenoso	0-5	estepa arbustiva	muy buena
TLM	10.000 m ²	arena	0-5	estepa arbustiva	muy buena
TIL	10.000 m ²	arena	0	estepa arbustiva	muy buena
MM1	650 m ²	arena	0	bosquete de molles	muy buena
MM2	112,5 m ²	arena	0	bosquete de molles	muy buena
TLS	20.000 m ²	arena	0	estepa arbustiva	muy buena
TLSe	30.000 m ²	arcillo-arenoso	0-10	estepa arbustiva	muy buena
Total	81.262,5 m ²	-	-	-	-

TSN: transecta sector nidos, TLM: transecta línea de marea; TIL: transecta isla Lobos; MM: muestreo molles; TLS: transecta laguna salina; TLSe: transecta laguna seca.

% CV = porcentaje de cubierta vegetal. ⁽¹⁾ sólo en la zona muestreada. ⁽²⁾ considerada en relación al registro óseo

En la Tabla 11.2. se presentan las características generales de las transectas efectuadas en Punta Medanosa. En esta Tabla se detallan la superficie cubierta por cada transecta, así como en el total de ellas. Además, el tipo de sustrato presente, el porcentaje de cubierta vegetal y el tipo de vegetación predominante en el área de cada transecta. Por último, las condiciones de visibilidad bajo las que se efectuaron las observaciones.

En esta localidad, las observaciones puntuales efectuadas estuvieron destinadas al relevamiento de carcasas de *Pterocnemia pennata*. Se registró un total de cuatro carcasas, todas las cuales presentaban un alto grado de integridad, con presencia de tejidos blandos y plumas, lo que evidenciaba la depositación reciente.

La primera de ellas se detectó en la unidad ambiental costa marina (Figura 11.4.), en cercanías del faro de Punta Medanosa, en medio de la zona de nidificación de pingüinos de Magallanes. Las tres restantes, en cambio, se localizaron en un hábitat terrestre de la estepa. Fueron avistadas camino a una de las lagunas en el interior, en la que se emplazó la transecta TLS. Debido a que durante el registro de estas tres carcasas se pudo observar el carroñeo por

zorros grises de las mismas, estos relevamientos puntuales permitieron evaluar la forma en que estos carnívoros pueden afectar los restos de las *aves exclusivamente corredoras*.

EL REGISTRO ÓSEO ACTUAL

Resultados de las observaciones en las transectas

La Tabla 11.3. muestra las características del registro óseo relevado en las transectas (tipo predominante de concentración de los restos, cantidad de carcasas presentes, NISP y MNE de todos los taxa y densidad por m²).

Tabla 11.3. - Propiedades generales del registro de vertebrados relevado en las transectas en Punta Medanosa.

Transecta	Tipo de concentración	Cantidad de carcasas	NISP total	MNE total ⁽¹⁾	Densidad (MNE/m ²)
TSN1	concentración	18	122	118	0,034
TSN2	concentración	7	26	25	0,012
TSN3	concentración	51	334	328	0,065
TLM	concentración	10	369	367	0,037
TIL	huesos aislados	11	12	12	0,0012
MM1	concentración	8	396	390	0,59
MM2	concentración	2	219	217	1,93
TLS	pequeñas concentraciones	-	46	42	0,002
TLSe	huesos aislados	2	130	129	0,004
Total	-	109	1654	1628	0,02

TSN: transecta sector nidos, TLM: transecta línea de marea; TIL: transecta isla Lobos; MM: muestreo molles; TLS: transecta laguna salina; TLSe: transecta laguna seca.

⁽¹⁾ incluye los restos de peces.

Con respecto al tipo de concentración de los restos, en las transectas efectuadas en la zona de nidificación de pingüinos (TSN1, TSN2, TSN3; MM1 y MM2) los restos conformaban grandes concentraciones, que se extendían de forma casi continua a lo largo de varios muestreos. Lo mismo fue registrado en la transecta TLM (costa marina), en la que los restos se disponían a lo largo de la línea de resaca actual. En cambio, tanto en la transecta TIL (costa marina alejada de las áreas de nidificación) como en la transecta TLSe (laguna de la estepa), los huesos y carcasas se registraron predominantemente aislados. Un caso particular es la transecta TLS (laguna de la estepa), en la que los huesos se registraron en pequeñas concentraciones separadas entre sí por espacios amplios sin restos o con escasos huesos aislados.

Como puede verse en la Tabla, en gran parte de las transectas efectuadas en la costa marina, la cantidad de restos es grande y la densidad alta. Los valores más altos se registraron en la zona de nidificación de los pingüinos de Magallanes (*aves exclusivamente nadadoras*) y otras aves

marinas, especialmente en MM1 y MM2. En estos hábitats costeros la concentración de aves y la mortalidad son marcadamente mayores, lo que se expresa en estas propiedades del registro óseo.

En la transecta TIL, también en la costa marina, tanto la cantidad como la densidad de restos presentan valores más bajos. Esta transecta fue efectuada en un sector alejado de las zonas de nidificación, lo que permite entender que la depositación sea menor que en la transecta TLM, efectuada en una localización similar pero emplazada cerca del área de nidificación de varias especies de aves marinas. En las transectas TLS y TLSe, efectuadas en hábitats acuáticos de la estepa, la densidad es marcadamente menor que la registrada en las transectas de la costa marina. El patrón de mayor abundancia de restos en la costa se repite en el caso de las carcasas. Estas propiedades pueden apreciarse mejor en Tabla 11.4., en la que se presentan las diferencias en la depositación en hábitats costeros y acuáticos. Aunque la superficie muestreada en los hábitats acuáticos de la estepa es mayor, la cantidad de restos relevados (tanto huesos como carcasas) es marcadamente más alta en la costa marina.

Tabla 11.4. Diferencias en la depositación de restos (cantidad total de huesos, densidad por m² y cantidad de carcasas) en las transectas de hábitats costeros y acuáticos en Punta Medanosa.

Tipo de hábitat	Superficie muestreada	MNE total	Densidad (MNE/m ²)	Cantidad de carcasas
Costero	31.262,5 m ²	1457	0,05	107
Acuático	50.000 m ²	171	0,003	2
Total	81.262,5 m ²	1628	0,02	109

La representación faunística es otra variable con respecto a la cuál también existen diferencias entre los diferentes hábitats. Esto puede apreciarse en la Tabla 11.5., en donde se presentan los valores de MNE por categoría, discriminando entre los restos de mamíferos pequeños, mamíferos grandes y aves en general. Al considerarse el total de las transectas en la costa marina, puede apreciarse que en ellas predominaron los restos de aves, mientras que en el total de las correspondientes a hábitats acuáticos de la estepa los restos más abundantes fueron los de mamíferos. Sin embargo, en la transecta TLSe los restos de aves tuvieron el porcentaje de representación más alto.

Puede verse que los mamíferos pequeños estuvieron poco representados en todas las transectas, a pesar de que fueron frecuentemente avistados (especialmente liebres, maras y zorros grises). En cambio, tanto los huesos de mamíferos grandes como los de aves fueron registrados en la mayor parte de las transectas. Los huesos de mamíferos grandes predominaron en las transectas TIL y TLS, y constituyen un alto porcentaje (43%) en la transecta TLSe. Los de aves

Capítulo 11. Costa marina y lagunas interiores en Punta Medanosa

fueron abundantes en la mayoría de las transectas, las excepciones son las transectas TLS en el interior y TIL en la costa marina actual, en donde se registraron en porcentajes bajos. En esta Tabla puede apreciarse que las carcasas repiten el patrón de mayor representación de las aves. En cambio, en este caso no hay diferencias en la representación de los mamíferos grandes y los pequeños, cuyas carcasas fueron muy pocas en ambas categorías. Estas carcasas incluyeron una de armadillo (incluida en los mamíferos pequeños) en la transecta TSN3, y dos de pinnípedos - una completa y otra parcial- registradas en la transecta TIL.

Entonces, puede decirse que en la totalidad del espacio muestreado predominaron los restos de aves (huesos y carcasas) por sobre los de mamíferos. Además, dentro de la categoría mamíferos predominaron los restos correspondientes a los animales de mayor tamaño corporal.

Tabla 11.5. - Diversidad faunística general y en cada una de las transectas. MNE, porcentaje y cantidad de carcasas por categoría (mamíferos grandes, mamíferos pequeños y aves) en Punta Medanosa.

Transecta	MNEt ⁽¹⁾	Mamíferos pequeños			Mamíferos grandes			Aves		
		MNE	%	Carc.	MNE	%	Carc.	MNE	%	Carc.
TSN1	118	3	2	-	15	13	-	100	85	18
TSN2	25	-	-	-	-	-	-	25	100	7
TSN3	328	-	-	1	33	10	-	295	90	50
TLM	367	-	-	-	40	11	-	326	89	10
TIL	12	-	-	-	11	92	2	1	8	9
MM1	390	-	-	-	30	8	-	360	92	8
MM2	217	1	0,5	-	5	2	-	211	97,5	2
TLS	42	-	-	-	38	90,5	-	4	9,5	-
TLSe	129	-	-	-	55	43	-	74	57	2
Total	1628	4	0,5	1	227	14	2	1396	85,5	106

TSN: transecta sector nidos, TLM: transecta línea de marca; TIL: transecta isla Lobos; MM: muestreo molles; TLS: transecta laguna salina; TLSe: transecta laguna seca.

MNEt = MNE de todos los taxa de la transecta. ⁽¹⁾ MNE incluye los especímenes de peces. Carc = cantidad de carcasas registradas.

En la Tabla 11.6. se presenta la información relativa a las propiedades tafonómicas generales de mamíferos grandes, mamíferos pequeños y aves en el total de las transectas. El detalle de las propiedades de los restos de mamíferos en cada una de las transectas se presenta en el Apéndice (Tablas A.22. a A.28). Las propiedades de los restos de aves serán tratadas en este mismo Capítulo.

En general, los restos de mamíferos grandes y aves en esta localidad fueron huesos desarticulados. En cambio, los correspondientes a mamíferos pequeños presentaron porcentajes similares de huesos articulados y desarticulados. Existen diferencias entre taxa en lo que respecta al tipo de concentración de los restos. Los huesos de mamíferos (grandes y pequeños) se

registraron predominantemente aislados, mientras que en la mayoría de los casos los de aves se presentaron en concentraciones.

Otras de las propiedades tafonómicas son comunes a los huesos de mamíferos y aves. Por ejemplo, ninguna de las categorías presentó líquenes o musgo en su superficie y las modificaciones producidas por carnívoros son prácticamente inexistentes en todos los casos. En cambio, hay diferencias en lo que respecta a los perfiles de meteorización, a las cantidades de huesos que presentaban fracturas y los porcentajes de huesos enterrados.

Como en las otras localidades, el perfil de meteorización de los huesos de mamíferos grandes incluye especímenes en todos los estadios. Dentro de este amplio rango, predominaron los huesos meteorizados, especialmente aquellos en estadio 3. Entre los huesos de mamíferos pequeños y aves, en cambio, hubo un mayor predominio de huesos frescos y levemente meteorizados. Sin embargo, un porcentaje importante (15%) de los huesos de aves fue registrado en estadio 2, y hubo unos pocos huesos que alcanzaron los estadios 3 y 4.

Tabla 11.6. - Propiedades tafonómicas generales de los huesos de mamíferos y aves en el total de las transectas en Punta Medanosa. No se consideran las carcasas.

Variables		Mamíferos grandes	Mamíferos pequeños	Aves
Grado de articulación	Desarticulados	98%	50%	97%
	Articulados	2%	50%	3%
Tipo de concentración	Huesos aislados	64%	75%	28%
	Concentraciones	36%	25%	72%
Meteorización	No meteorizados	16%	25%	39%
	Estadio 1	16%	75%	43%
	Estadio 2	19%	-	15%
	Estadio 3	39%	-	2,5%
	Estadio 4	7%	-	0,5%
	Estadio 5	1,5%	-	-
	No determinado	1,5%	-	-
Fracturas	Huesos fracturados	51%	25%	24%
	Huesos no fracturados	49%	75%	76%
Modificaciones por carnívoros	Presencia	0,5%	-	-
	Ausencia	99,5%	100%	100%
Con líquenes y/o musgo	Presencia	-	-	-
	Ausencia	100%	100%	100%
Enterramiento	Huesos enterrados	41%	-	33%
	Huesos no enterrados	59%	100%	67%

Los porcentajes de fracturas son similares para los huesos de aves y mamíferos pequeños, mientras que en los de mamíferos grandes este porcentaje es mayor y supera el 50% de los restos. Por último, no se registraron huesos de mamíferos pequeños enterrados, mientras que importantes

Capítulo 11. Costa marina y lagunas interiores en Punta Medanosa

porcentajes de los huesos de aves y mamíferos grandes presentaban el 50% o más de su superficie cubierta por sedimentos.

En Punta Medanosa se registraron restos correspondientes a las tres categorías *taxon-free* de aves. Como en la R. P. Cabo Vírgenes, también hubo un porcentaje de restos de aves que no pudieron ser asignados a ninguna de las categorías y que se consignan como aves indeterminadas. En la Tabla 11.7. se presentan los valores de MNE para cada una de las categorías, el porcentaje de cada con respecto al total de huesos de aves registrados y, por último, la cantidad de carcasas.

Al analizar la representación de las aves puede verse que los especímenes indeterminados constituyen una pequeña porción de la muestra (1,5%). Es decir que el grado de identificabilidad de los huesos de aves relevados es muy alto. Entre los huesos determinados, los más representados en el total de las transectas son los de *aves exclusivamente nadadoras* (86,4% de los huesos de aves). En esta localidad se registraron restos de dos especies correspondientes a esta categoría: el pingüino de Magallanes y el pingüino rey (*Aptenodytes patagonica*). Los restos de ésta última especie fueron muy escasos, pero se detectaron en diferentes sectores cercanos a la playa.

Tabla 11.7. - Restos de las categorías *taxon-free* de aves. Resultados por transecta y totales.

Transecta	MNE aves	Aves indet.		Aves voladoras			Aves excl. corredoras			Aves excl. nadadoras		
		MNE	%	MNE	%	Carc	MNE	%	Carc	MNE	%	Carc
TSN1	100	4	4	5	5	-	-	-	-	91	91	18
TSN2	25	-	-	-	-	-	-	-	-	25	100	7
TSN3	295	-	-	5	2	-	-	-	-	290	98	50
TLM	326	16	5	42	13	7	2	1	-	266	81	3
TIL	1	-	-	1	100	2	-	-	-	-	-	7
MM1	360	1	0,3	26	7,2	1	3	1	-	330	91,5	7
MM2	211	-	-	7	3	-	-	-	-	204	97	2
TLS	4	-	-	3	75	-	1	25	-	-	-	-
TLSe	74	-	-	74		2	-	-	-	-	-	-
Total	1396	21	1,5	163	12	12	6	0,5	-	1206	86	94

TSN: transecta sector nidos, TLM: transecta línea de marea; TIL: transecta isla Lobos; MM: muestreo molles; TLS: transecta laguna salina; TLSe: transecta laguna seca. MNE aves = MNE de todos los restos de aves.

Los huesos de las *aves exclusivamente nadadoras* fueron muy abundantes en la zona de nidificación, mientras que no se registraron en sectores alejados de la misma (Transecta TIL), aún cuando esta transecta fue ubicada sobre la costa actual. Los huesos de *aves voladoras* constituyen el 12% de los relevados. Predominaron en las transectas de las lagunas interiores, y fueron abundantes en algunas transectas cercanas al mar (por ejemplo, MM1 y TLM). Con

Capítulo 11. Costa marina y lagunas interiores en Punta Medanosa

respecto a la categoría *aves exclusivamente corredoras*, sus restos fueron escasos en todas las transectas.

En el caso de las carcasas, también predominaron las de *aves exclusivamente nadadoras*, seguidas en abundancia por las de *aves voladoras*. No se registraron carcasas de *aves exclusivamente corredoras* dentro de las transectas, aunque se relevaron varias observadas fuera de las mismas.

Tanto la cantidad como la densidad de los restos de aves es variable según el tipo de hábitat (Tabla 11.8.). En hábitats costeros, los huesos y carcasas son más abundantes y la densidad es alta. En hábitats acuáticos del interior, los restos son menos y la densidad marcadamente menor.

Tabla 11.8. - Diferencias en la depositación de restos de aves (cantidad total y densidad por m²) en las transectas de hábitats costeros y terrestres en Punta Medanosa.

Tipo de hábitat	Superficie muestreada	MNE total	Densidad (MNE/m ²)	Cantidad de carcasas
Costero	31.262,5 m ²	1318	0,042	104
Acuático	50.000 m ²	78	0,0016	2
Total	81.262,5 m ²	1397	0,02	106

La distribución en el espacio de los restos de cada una de las categorías *taxon-free* es diferente (Tabla 11.9.). En hábitats costeros, predominaron los huesos de *aves exclusivamente nadadoras*, mientras que los de *aves voladoras* son los que predominaron en hábitats terrestres. Los restos de *aves exclusivamente corredoras* son muy pocos, por lo que no es posible establecer un patrón de distribución.

Los restos de *aves exclusivamente nadadoras* se concentraron en la zona de nidificación de los pingüinos de Magallanes y en la playa relacionada a ella (transectas TSN1, TSN2, TSN3, MM1; MM2, TLM), mientras que en la transecta TIL sólo se registraron algunas carcasas aisladas.

Tabla 11.9. - Diferencias en la depositación de restos de *aves voladoras*, *exclusivamente nadadoras* y *exclusivamente corredoras* por hábitat en Punta Medanosa.

Tipo de hábitat	MNE total ⁽¹⁾	Aves voladoras	Aves excl. corredoras	Aves excl. nadadoras
Acuático	78	77	1	-
Costero	1318	86	5	1206
Total	1397	163	6	1206

⁽¹⁾ incluye los elementos de aves indeterminadas.

Capítulo 11. Costa marina y lagunas interiores en Punta Medanosa

Los restos de *aves voladoras* también fueron registrados en gran parte de las transectas, muchas de las cuáles se ubicaron cerca de colonias de nidificación de cormoranes, gaviotas y otras aves marinas y costeras propias de la costa marina. La única excepción es la TSN2, en donde no se registraron ni huesos ni carcasas de esta categoría. En hábitats acuáticos, los restos de estas aves fueron los predominantes. En cambio, los escasos huesos de *aves exclusivamente corredoras* fueron registrados en sólo tres transectas, dos de ellas sobre la costa del mar (TLM y MM1) y la tercera en una de las lagunas interiores (TLS).

Las propiedades tafonómicas de los huesos de las tres categorías de aves en las transectas se presentan en las Tablas siguientes. En primer lugar, las propiedades de los huesos de *aves voladoras*; en la Tabla 11.10. se presentan las registradas en los hábitats costeros y en la Tabla 11.11. en hábitats acuáticos.

En ambos tipos de hábitats predominaron los huesos desarticulados. En cambio, el tipo de concentración de los restos de esta categoría varía entre hábitats. Dadas las características de la depositación en hábitats costeros, la mayor parte de estos huesos integraba alguna concentración, mientras que en los hábitats acuáticos predominaron los restos aislados.

Tabla 11.10. - Propiedades de los huesos de *aves voladoras* en hábitats costeros en Punta Medanosa.

Variables		TSN1	TSN2	TSN3	TLM	TIL	MM1	MM1	Total	% ⁽¹⁾
Grado de articulación	Desarticulados	2	-	3	32	1	26	5	69	80
	Articulados	3	-	2	10	-	-	2	17	20
Tipo de concentración	Huesos aislados	2	-	-	42	1	-	-	45	52
	Concentraciones	3	-	5	-	-	26	7	41	48
Meteorización	No meteorizados	4	-	4	28	1	18	5	60	70
	Estadio 1	1	-	1	9	-	2	1	14	16
	Estadio 2	-	-	-	5	-	6	1	12	14
	Estadio 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Estadio 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Estadio 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	No determinado	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fracturas	Fracturados	1	-	2	14	-	6	1	24	28
	No fracturados	4	-	3	28	1	20	6	62	72
Modificaciones por carnívoros	Presencia	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ausencia	5	-	5	42	1	26	7	86	100
Con líquenes y/o musgo	Presencia	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ausencia	5	-	5	42	1	26	7	86	100
Enterramiento	Enterrados	-	-	-	11	1	7	2	21	24
	No enterrados	5	-	5	31	-	19	5	65	76

TSN: transecta sector nidos, TLM: transecta línea de marea; TIL: transecta isla Lobos; MM: muestreo molles. ⁽¹⁾ el porcentaje corresponde al total de los restos.

Los perfiles de meteorización de los huesos de *aves voladoras* también varían entre hábitats. En la costa marina predominaron los huesos frescos, los levemente meteorizados (estadios 1 y 2) constituyen la porción menor. En hábitats acuáticos los huesos no meteorizados representan un

porcentaje menor, mientras que predominan los huesos levemente meteorizados. Además, en estos hábitats el perfil de los huesos de aves voladoras incluye mayor cantidad de estadios, ya que también se registraron especímenes en estadios 3 y 4.

La ausencia de modificaciones atribuibles a carnívoros y de líquenes/musgo en la superficie de los huesos de esta categoría es una propiedad común a los dos tipos de hábitats. El porcentaje de huesos que presentan fracturas es levemente más alto en hábitats acuáticos. El porcentaje de huesos cubiertos por sedimentos, sin embargo, es otra variable que muestra diferencias entre hábitats.

Tabla 11.11. - Propiedades de los huesos de *aves voladoras* en hábitats acuáticos de Punta Medanosa.

Variables		TLS	TLSe	Total	% ⁽¹⁾
Grado de articulación	Desarticulados	1	56	57	74
	Articulados	2	18	20	26
Tipo de concentración	Huesos aislados	-	54	54	70
	Concentraciones	3	20	23	30
Meteorización	No meteorizados	-	10	10	13
	Estadio 1	3	19	22	28,6
	Estadio 2	-	31	31	40,2
	Estadio 3	-	10	10	13
	Estadio 4	-	4	4	5,2
	Estadio 5	-	-	-	-
	No determinado	-	-	-	-
Fracturas	Fracturados	-	25	25	32,5
	No fracturados	3	49	52	67,5
Modificaciones por carnívoros	Presencia	-	-	-	-
	Ausencia	3	74	77	100
Con líquenes y/o musgo	Presencia	-	-	-	-
	Ausencia	3	74	77	100
Enterramiento	Enterrados	-	51	51	66
	No enterrados	3	23	26	34

TLS: transecta laguna salina; TLSe: transecta laguna seca.

⁽¹⁾ el porcentaje corresponde al total de los restos.

Es mayor la cantidad de huesos de aves voladoras enterrados en hábitats acuáticos que en los costeros, a pesar de que en estos últimos el sustrato arenoso de varias de las transectas es propicio para una rápida cobertura. En hábitats acuáticos, las dos transectas se efectuaron en cuerpos de agua que al momento del muestreo se encontraban secos. Sin embargo, en varios sectores de la transecta TLSe aún se evidenciaba la humedad, que permitió que los huesos se inserten en el sedimento. Debido a esto, en esta transecta hay una gran cantidad de huesos con el 50% o más de su superficie cubierta, lo que eleva el porcentaje total en este tipo de hábitat.

Capítulo 11. Costa marina y lagunas interiores en Punta Medanosa

Tabla 11.12. - Propiedades de los huesos de *aves exclusivamente nadadoras* en hábitats costeros de Punta Medanosa.

Variables		TSN1	TSN2	TSN3	TLM	TIL	MM1	MM2	Total	% ⁽¹⁾
Grado de articulación	Desarticulados	87	25	290	266	-	328	204	1200	99,5
	Articulados	4	-	-	-	-	2	-	6	0,5
Tipo de concentración	Huesos aislados	-	-	-	266	-	-	-	266	22
	Concentraciones	91	25	290	-	-	330	204	940	78
Meteorización	No meteorizados	31	3	113	121	-	163	42	473	39,2
	Estadio 1	42	13	147	97	-	138	119	556	46,2
	Estadio 2	16	7	29	42	-	27	37	158	13
	Estadio 3	2	2	1	6	-	2	6	19	1,6
	Estadio 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Estadio 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	No determinado	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fracturas	Fracturados	39	10	63	93	-	42	14	261	22
	No fracturados	52	15	227	173	-	288	190	945	78
Modificaciones por carnívoros	Presencia	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ausencia	91	25	290	266	-	330	204	1206	100
Con líquenes y/o musgo	Presencia	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ausencia	91	25	290	266	-	330	204	1206	100
Enterramiento	Enterrados	17	1	56	95	-	130	85	384	32
	No enterrados	74	24	234	171	-	200	119	822	68

TSN: transecta sector nidos, TLM: transecta línea de marea; TIL: transecta isla Lobos; MM: muestreo molles. ⁽¹⁾ el porcentaje corresponde al total de los restos.

En la Tabla 11.12. se presentan las propiedades tafonómicas de los huesos de *aves exclusivamente nadadoras*. Casi la totalidad de los restos de estas aves fue registrada desarticulada, lo cual contrasta con la gran cantidad de carcadas de la categoría en las mismas transectas. Además, predominaron los huesos en concentraciones y los que se detectaron aislados fueron los correspondientes a la transecta TLM, sobre la playa actual. Como dijéramos para el registro de vertebrados en general, en esta transecta predominaron los huesos y carcadas aislados.

El perfil de meteorización de esta categoría de aves se caracteriza por el predominio de los huesos frescos y levemente meteorizados. A pesar de ello, también se registraron huesos en estadios 2 y 3, aunque en porcentajes marcadamente menores. Predominaron los huesos sin fracturas, y ningún espécimen presentó marcas u otras modificaciones producidas por carnívoros. Tampoco se registraron huesos con líquenes o musgo en su superficie.

Se registró más de un 30% de huesos de esta categoría con parte de su superficie cubierta por sedimentos, lo cual es acorde con el hecho que en gran parte de las transectas el sustrato era arena, que es especialmente apta para que se produzca el sepultamiento por pisoteo o por la acción del viento acumulando y transportando sedimentos.

Capítulo 11. Costa marina y lagunas interiores en Punta Medanosa

Tabla 11.13. - Propiedades de los huesos de *aves exclusivamente corredoras* en hábitats costeros de Punta Medanosa.

Variables		TSN1	TSN2	TSN3	TLM	TIL	MM1	MM2	Total	% ⁽¹⁾
Grado de articulación	Desarticulados	-	-	-	2	-	3	-	5	100
	Articulados	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Tipo de concentración	Huesos aislados	-	-	-	2	-	-	-	2	40
	Concentraciones	-	-	-	-	-	3	-	3	60
Meteorización	No meteorizados	-	-	-	2	-	-	-	2	40
	Estadio 1	-	-	-	-	-	1	-	1	20
	Estadio 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Estadio 3	-	-	-	-	-	2	-	2	40
	Estadio 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Estadio 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	No determinado	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fracturas	Fracturados	-	-	-	2	-	2	-	4	80
	No fracturados	-	-	-	-	-	1	-	1	20
Modificaciones por carnívoros	Presencia	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ausencia	-	-	-	2	-	3	-	5	100
Con líquenes y/o musgo	Presencia	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Ausencia	-	-	-	2	-	3	-	5	100
Enterramiento	Enterrados	-	-	-	-	-	2	-	2	40
	No enterrados	-	-	-	2	-	1	-	3	60

TSN: transecta sector nidos, TLM: transecta línea de marea; TIL: transecta isla Lobos; MM: muestreo molles. ⁽¹⁾ el porcentaje corresponde al total de los restos.

Tabla 11.14. - Propiedades de los huesos de *aves exclusivamente corredoras* en hábitats acuáticos de Punta Medanosa.

Variables		TLS	TLSe	Total	% ⁽¹⁾
Grado de articulación	Desarticulados	1	-	1	100
	Articulados	-	-	-	-
Tipo de concentración	Huesos aislados	-	-	-	-
	Concentraciones	1	-	1	100
Meteorización	No meteorizados	-	-	-	-
	Estadio 1	-	-	-	-
	Estadio 2	-	-	-	-
	Estadio 3	1	-	1	100
	Estadio 4	-	-	-	-
	Estadio 5	-	-	-	-
	No determinado	-	-	-	-
Fracturas	Fracturados	-	-	-	-
	No fracturados	1	-	1	100
Modificaciones por carnívoros	Presencia	-	-	-	-
	Ausencia	1	-	1	100
Con líquenes y/o musgo	Presencia	-	-	-	-
	Ausencia	1	-	1	100
Enterramiento	Enterrados	-	-	-	-
	No enterrados	1	-	1	100

TLS: transecta laguna salina; TLSe: transecta laguna seca.

⁽¹⁾ el porcentaje corresponde al total de los restos.

En las Tablas 11.13. y 11.14. se presenta la información relativa a las mismas propiedades tafonómicas, esta vez para los restos de *aves exclusivamente corredoras*. La primera de estas

Capítulo 11. Costa marina y lagunas interiores en Punta Medanosa

Tablas corresponde a los huesos en hábitats costeros, que fueron los más abundantes de la categoría. Todos los huesos de estas aves estaban desarticulados y varios de ellos en una concentración. En este caso, la concentración corresponde a uno de los muestreos en los molles, en donde los restos de individuos de varias especies se acumulaban alrededor de los árboles. El único hueso registrado en hábitats acuáticos (Tabla 11.14.) estaba desarticulado y aislado.

El perfil de meteorización de *aves exclusivamente corredoras* incluye tanto huesos frescos como meteorizados. En hábitats costeros el porcentaje de especímenes en estadio 0 y 3 es el mismo; en hábitats acuáticos el único espécimen se halló en estadio 3. De todos modos, es necesario considerar que la muestra de huesos de estas aves es pequeña, por lo que no puede descartarse que al aumentar la cantidad de huesos haya mayor diversidad de estadios representados.

La mayor parte de los huesos de estas aves en hábitats costeros presentaba fracturas, mientras que el registrado en hábitats acuáticos estaba completo. Los especímenes en ambos tipos de hábitats no presentaban modificaciones asignables a carnívoros ni líquenes/musgo en su superficie. Por último, mientras algunos de los especímenes en la costa marina estaban sepultados, el relevado en hábitat acuático no lo estaba.

En la Tabla 11.15. se pueden observar las propiedades que presentan las carcasas de aves registradas en la localidad. Como se dijera, en las transectas sólo hubo carcasas correspondientes a dos de las categorías: *aves voladoras* y *aves exclusivamente nadadoras*.

Tabla 11.15. - Propiedades tafonómicas de las carcasas de aves registradas en las transectas de Punta Medanosa.

Variables		Aves voladoras	Aves excl. nadadoras
Grado de integridad	Completa	25%	84%
	Parcial	75%	16%
Tipo de concentración	Aisladas	92%	11%
	Concentraciones	8%	89%
Meteorización	Meteorizados	-	-
	No meteorizados	67%	11%
	No corresponde	33%	89%
Fracturas	Fracturadas	75%	18,5%
	No fracturadas	25%	81,5%
Modificaciones por carnívoros	Presencia	8%	45%
	Ausencia	92%	55%
Enterramiento	Enterrados	34%	33%
	No enterrados	66%	67%
	Aplastadas	-	21%
	No aplastadas	100%	79%

Las dos categorías presentaron diferencias en lo que respecta a su integridad. Mientras que se registró una mayor cantidad de carcasas parciales de *aves voladoras*, predominaron las carcasas

Capítulo 11. Costa marina y lagunas interiores en Punta Medanosa

completas de *aves exclusivamente nadadoras*. Otra variable que puede ser relacionada con el grado de integridad es el porcentaje de fracturas, que es diferente entre categorías *taxon-free*. Mientras que un alto porcentaje de carcasas de *aves voladoras* presentaba algún tipo de fractura, entre las de *aves exclusivamente nadadoras* predominaron aquellas que no estaban fracturadas. En ambos casos, los huesos expuestos no presentaban evidencia de meteorización.

También hay diferencias en lo que respecta al tipo de concentración de los restos, ya que mientras la mayor parte de las carcasas de *aves voladoras* se registraron aisladas, un alto porcentaje de las correspondientes a *aves exclusivamente nadadoras* formaba parte de una concentración.

El porcentaje de modificaciones por carnívoros fue bajo (8%) en las carcasas de *aves voladoras*. En cambio, se registraron en el 45% de las carcasas de *aves exclusivamente nadadoras* (Figura 11.5.), este porcentaje corresponde mayoritariamente a daños producidos por aves carroñeras (Cruz 2000c). Como en la R. P. Cabo Virgenes, en esta localidad también se registraron carcasas de *aves exclusivamente nadadoras* "aplastadas". Por último, los porcentajes de carcasas sepultadas son similares en ambas categorías *taxon-free*.

Tabla 11.16. - Representación de partes esqueléticas de aves en el total de las transectas.

Unidad anatómica	Elemento	Aves voladoras	Aves excl. corredoras	Aves excl. nadadoras	Aves indet.
Ext. anteriores	húmero	45	-	214	-
	radio	17	-	44	-
	ulna	21	-	70	-
	carpometacarpo	9	-	46	-
	falanges anteriores	-	-	8	-
Cintura escapular	escápula	1	-	64	-
	coracoides	11	-	124	-
	fúrcula	3	-	28	-
Ext. posteriores	fémur	9	1	207	-
	tibiatarso	13	3	169	-
	fibula	-	-	1	-
	rótula	-	-	-	-
	tarsometatarso	7	-	28	-
	falanges posteriores	1	-	4	-
Esqueleto axial	cráneo	1	-	18	1
	mandíbula	-	-	10	-
	vértebras	5	-	31	3
	costillas	-	1	11	-
	esternón	2	-	17	-
Cintura pélvica	pelvis	-	-	32	-
	sinsacro	7	-	60	2
	huesos largos indet.	11	1	20	15
	MNE Total	163	6	1206	21

Las Tablas 11.16 y 11.17. están dedicadas a la información relativa a la representación de partes esqueléticas de aves. En la Tabla 11.16. se presentan los valores de MNE por elemento, de cada una de las categorías *taxon-free* y para los correspondientes a aves indeterminadas. Entre los huesos de aves indeterminadas, los elementos más representados fueron las diáfisis de huesos largos, aunque también se registraron algunas vértebras, fragmentos de sinsacro y de cráneo.

Tabla 11.17. - Porcentajes de representación de unidades anatómicas de aves en Punta Medanosa.

Unidad anatómica	Aves voladoras	Aves excl. corredoras	Aves excl. nadadoras
Ext. Anteriores	56,5%	-	32%
Cintura Escapular	9%	-	17,5%
Ext. Posteriores	18,5%	67%	33,5%
Esqueleto Axial	5%	-	7%
Cintura Pélvica	4%	16,5%	8%
Huesos largos indet.	7%	16,5%	2%

En la Tabla 11.17. se presentan los porcentajes de representación por unidad anatómica para cada una de las categorías *taxon-free*. Puede verse que cada una de ellas presenta un patrón característico en lo que respecta a las extremidades: predominio de las anteriores en las *aves voladoras*, de ambas extremidades en las *aves exclusivamente nadadoras* y de las posteriores en las *aves exclusivamente corredoras*. En las *aves voladoras* y las *exclusivamente nadadoras* la cintura más representada fue la escapular, mientras que la única cintura representada de las *aves exclusivamente corredoras* fue la pélvica. Por último, el esqueleto axial de las tres categorías estuvo poco representado.

Las carcasas de ñandú petiso

En esta localidad, las observaciones puntuales estuvieron dedicadas al relevamiento de carcasas de *Pterocnemia pennata*, registradas tanto en la costa marina como en la estepa. El primer caso es una carcasa con un alto grado de integridad (*ver* Figura 11.4.), localizada mientras se efectuaba el muestreo en la transecta TSN1, sobre un cordón litoral correspondiente al Cuaternario. Esta carcasa estaba ubicada entre matas de calafate (*Berberis sp.*) y otros arbustos, bajo los cuales se emplazaban varios nidos de pingüinos de Magallanes. Presentaba una integridad de más del 75%, por lo que corresponde a la categoría "carcasas completas" definida en el Capítulo 7. Los elementos óseos que faltaban eran el cráneo, algunas vértebras cervicales y parte de las costillas. Si bien no pudo determinarse la causa de muerte, se registró la acción de carnívoros, que modificaron y destruyeron parte del esqueleto axial, especialmente las costillas. Las restantes se encontraban articuladas con las vértebras y el esternón en el momento del relevamiento. Las vértebras torácicas estaban articuladas entre sí, no meteorizadas y articuladas

con la porción proximal de las costillas. Separadas del resto de la carcasa, y por debajo de ella, se registraron siete vértebras cervicales articuladas, que no presentaban signos de meteorización ni daños producidos por carnívoros.

Tabla 11.18. - Propiedades de las carcasas de *aves exclusivamente corredoras* registradas en los relevamientos puntuales en Punta Medanosa.

Variables		Aves excl. corredoras
Grado de integridad	Completa	4
	Parcial	-
Meteorización	Meteorizados	-
	No meteorizados	4
	No corresponde	-
Fracturas	Fracturadas	4
	No fracturadas	-
Modificaciones por carnívoros	Presencia	3
	Ausencia	1
Enterramiento	Enterrados	-
	No enterrados	4

Las extremidades posteriores se encontraban completas y tampoco presentaban modificaciones por carnívoros. La porción distal de estas extremidades -es decir, tarsometatarsos y dígitos- estaba recubierta por tejido blando, mientras que ambos fémures, tibias y fibulas no lo estaban. Los huesos expuestos no presentaban indicios de meteorización. La cintura pélvica estaba completa, presentando sectores con tejido blando y plumas. La extremidad anterior derecha presentaba la porción de radio-ulna cubierta con tejido blando.

Las otras tres carcasas fueron relevadas en hábitats terrestres en la estepa, y se encontraban agrupadas en un mismo sector, separadas entre sí por escasos metros y próximas a un tanque de agua. Tampoco en este caso pudo determinarse la causa de muerte. Sin embargo, se registró la presencia de un zorro gris carroñeando una de las carcasas. Estas carcasas presentaban diferentes grados de integridad, pero todas ellas están incluidas en la categoría "carcasas completas" (Figura 11.6.). Además, cerca de dos de ellas se detectaron huellas de arrastre en la arena que constituía el sustrato sobre el que se hallaban los restos. A pocos metros de la carcasa carroñeada se observaron el contenido estomacal y las vísceras de una de las carcasas. En toda la zona se registró abundante guano de ñandú petiso y además se avistaron grupos de estas aves, lo que permite afirmar que este es un sector muy utilizado por ellas.

Las tres carcasas presentaban algún tipo de fractura, lo cual dejaba expuestos varios huesos, ninguno de los cuales mostraba indicios de meteorización. En dos de estas carcasas se observaron modificaciones asignables a carnívoros. Por último, ninguna estaba cubierta por sedimentos.

Síntesis

El registro óseo actual en Punta Medanosa se caracteriza por la abundancia y densidad de restos, así como por el predominio general de los restos de aves. Las mayores abundancia y densidad fueron registradas en los hábitats costeros, mientras que en los hábitats acuáticos de la estepa estas variables fueron marcadamente menores. En la costa marina, el taxón que predomina son las aves -tanto huesos como carcasas-, mientras que en la estepa son más abundantes los restos de mamíferos.

En general, los restos de mamíferos grandes fueron huesos desarticulados y aislados. Repitiendo el patrón detectado en las otras localidades, el conjunto de estos huesos abarcaba todos los estadios de meteorización, con predominio de aquellos registrados en estadio 3. La mayor parte de los huesos presentaba algún tipo de fractura. Sin embargo, las modificaciones por carnívoros fueron muy pocas y no se registraron huesos con líquenes/musgo en su superficie. Un alto porcentaje de los huesos de esta categoría estaba sepultado.

Los huesos de mamíferos pequeños fueron muy escasos, ya que constituyen menos del 1% de los restos relevados. Se registraron tanto articulados como desarticulados, y generalmente aislados. Los pocos huesos registrados estaban frescos o levemente meteorizados, predominaron los huesos sin fracturas, no se detectaron modificaciones asignables a carnívoros ni la presencia de líquenes/musgo en ninguno de ellos. Además, ningún hueso estaba enterrado.

Las propiedades tafonómicas generales de los huesos de aves en el total de las transectas incluyen el predominio de los huesos desarticulados, no meteorizados o levemente meteorizados, y con escasa o nula evidencia de la acción de predadores. Sin embargo, hay diferencias en algunas propiedades de los huesos de las tres categorías de aves.

Los restos de *aves exclusivamente nadadoras* fueron los más abundantes en el total de las transectas, aún cuando su distribución se restringe a la costa marina. Predominaron los huesos desarticulados y en concentraciones constituidas por los restos de varios individuos. El perfil de meteorización de estos huesos estuvo conformado principalmente por huesos frescos o levemente meteorizados (estadio 1), que en conjunto abarcaban más del 80% del total relevado. El resto de los huesos no superó el estadio 3 en ningún caso. Predominaron los huesos no fracturados, no se registraron modificaciones producidas por carnívoros ni huesos con líquenes/musgo. Aproximadamente un 30% de los huesos se encontraba sepultado al momento del muestreo.

Los huesos de *aves voladoras* fueron registrados en las dos unidades ambientales, y presentan diferencias en algunas de las características según se trate del registro óseo de la costa marina o de la estepa. En ambos casos predominaron los restos desarticulados, pero mientras en la costa la mayor parte conformaba concentraciones, en los hábitats acuáticos de la estepa la mayoría de los

huesos se encontraban aislados. También hubo diferencias en el perfil de meteorización, ya que en la costa predominaron los huesos frescos mientras que en la estepa fueron más los levemente meteorizados. No se detectaron modificaciones por carnívoros ni la presencia de líquenes/musgo en los huesos de ninguna de las unidades ambientales, el porcentaje de fracturas fue levemente más alto en la costa marina, y hubo mayor cantidad de huesos enterrados en los hábitats acuáticos de la estepa.

Los huesos de *aves exclusivamente corredoras* fueron muy pocos y se registraron tanto en la costa marina como en la estepa. Fueron huesos desarticulados, algunos de los cuales se encontraban aislados y otros conformaban concentraciones con restos de otros vertebrados. Con respecto a las modificaciones, predominaron los huesos en estadios 0 y 3 de meteorización, no se detectaron daños producidos por carnívoros ni huesos con líquenes o musgo en su superficie. Algunos de estos escasos huesos estaban sepultados.

En cuanto a los perfiles de representación de partes esqueléticas de las tres categorías *taxon-free* de aves, los mismos no se apartan de lo establecido en las otras localidades. Es decir que predominaron los elementos correspondientes a las extremidades anteriores de las *aves voladoras*, de ambas extremidades de las *aves exclusivamente nadadoras* y de las extremidades posteriores de las *aves exclusivamente corredoras*.

LA DINÁMICA TAFONÓMICA

El relevamiento en Punta Medanosa permitió ampliar el conocimiento del registro óseo y de los procesos tafonómicos en ambientes costeros de Patagonia continental. Debido a las diferencias ambientales que presenta en relación a sectores de la costa ubicados más al sur, fue posible ampliar el rango de situaciones que pueden promover variabilidad en los restos óseos. Sin embargo, muchas de las propiedades del registro óseo de Punta Medanosa son similares a las registradas en la R. P. Cabo Virgenes, por lo que puede afirmarse que la presencia de las colonias de nidificación es un factor importante para la conformación del registro óseo, aún cuando existan diferencias en otros aspectos ambientales.

Por otro lado, como en la cuenca del río Gallegos, el relevamiento permitió comparar el registro óseo de la costa marina con el relevado en la estepa de la misma localidad. Sin embargo, a diferencia de lo observado en el río Gallegos, aquí las diferencias entre ambas unidades ambientales fueron más marcadas. Nuevamente puede plantearse que la presencia de las aves nidificantes es lo que promueve las diferencias en el registro óseo.

Con respecto a los restos de aves, las propiedades tafonómicas se ajustan a lo relevado en las otras localidades, especialmente la R. P. Cabo Virgenes, confirmando de esta manera las

tendencias generales de este registro en Patagonia continental. Sin embargo, en Punta Medanosa los restos de las aves incluían tanto huesos como carcadas de las tres categorías *taxon-free* definidas, lo cual constituye la principal particularidad que presenta el registro de aves de esta localidad con respecto al relevado en las otras.

Los procesos tafonómicos

En Punta Medanosa, como en la R. P. Cabo Vírgenes, la existencia de importantes áreas de nidificación de varias especies de aves marinas y costeras es un rasgo que determina las características del registro óseo. Por lo tanto, también aquí la depositación y los procesos de modificación de los huesos y carcadas están regidos por la dinámica particular que imprimen las colonias de aves nidificantes. En cambio, en la estepa tanto las características de la comunidad de vertebrados como la importancia de los procesos tafonómicos dependen de otros factores, por lo que el registro óseo presenta grandes diferencias con respecto al observado en la costa marina.

En el Capítulo 6 planteamos que los animales usualmente mueren donde vivieron, y que los restos óseos no serán completamente dispersados y distribuidos al azar, sino que presentan un patrón consistente para cada grupo de organismos (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Haynes 1995; Tappen 1995). En Punta Medanosa, las diferencias relacionadas con la depositación de restos en la costa marina y la estepa reflejan las diferencias que existen en las distribuciones de aves y otros vertebrados en la localidad, así como en la de los agentes de depositación y dispersión de sus restos. Estas diferencias se manifiestan especialmente en lo que respecta a la cantidad de restos que se acumulan, la densidad por unidad de espacio y la representación taxonómica.

En la costa, el registro es más abundante y denso, se concentra en las zonas de nidificación y las aves marinas son el grupo de vertebrados más representado. En cambio, en los hábitats acuáticos de la estepa, el registro óseo presenta una densidad marcadamente más baja, es más disperso y está constituido fundamentalmente por restos de mamíferos grandes. Estas características de la depositación de restos influyen, además, para que existan diferencias en la preponderancia de distintos procesos tafonómicos en cada una de las unidades ambientales, entre ellos, la acción de los carnívoros y la meteorización.

La acción de carnívoros no está evidenciada en las propiedades tafonómicas de los huesos de mamíferos y aves en las transectas de Punta Medanosa. Sin embargo, es una modificación importante en las carcadas de *aves exclusivamente nadadoras*, en las que se registró la acción de las aves depredadoras. La acción de estas aves fue detectada incluso en carcadas de pinnípedos. Las modificaciones por aves depredadoras se restringen fundamentalmente a los tejidos blandos y

los daños en los huesos son escasos. Por otro lado, en la costa marina no fue registrada la acción de los cánidos u otros mamíferos carnívoros sobre los restos óseos. Como síntesis, puede decirse que el aporte de los carnívoros para la formación del registro óseo en esta unidad ambiental está circunscrito a su papel en la desarticulación de los restos.

En la estepa, en cambio, fue frecuente el avistaje de zorros grises, de sus huellas o sus excrementos. Como dijéramos anteriormente, fue posible la observación directa del aprovechamiento de varias carcasas de ñandú petiso por estos carnívoros. Aunque no pudo determinarse si la causa de muerte fue la predación, fue posible establecer que el carroñeo provocó la desaparición de tejidos blandos, la destrucción total y parcial de varios elementos óseos, así como la desarticulación de varias unidades anatómicas. Si bien el zorro se marchó al detectar nuestra presencia, las modificaciones en las carcasas y las observadas en el sustrato dan cuenta de la destrucción que pueden infligir en los restos de presas de este tamaño corporal, en sectores en los que tanto las aves como otros vertebrados son escasamente avistados.

Entonces, para efectuar una evaluación correcta de la acción de los carnívoros sobre los restos de aves, hay que considerar los contextos en que se producen la predación y el carroñeo. Las dos unidades ambientales presentan marcadas diferencias en lo que respecta a sus comunidades de aves, por lo que fue posible establecer la forma en que las mismas determinan el grado en el que las modificaciones producidas por los carnívoros influyen en la conformación del registro. En los Capítulos 5 y 6 establecimos que la proporción de aves en la dieta de los carnívoros patagónicos no es grande. También planteamos que la destrucción y transporte de restos por aves predadoras es muy poca, por lo que los daños más importantes serían los producidos por los mamíferos carnívoros. Esta afirmación general para toda la región, tiene implicaciones diferentes según se trate de la costa marina o de la estepa, en donde las condiciones son marcadamente diferentes.

En la costa la gran mortalidad de aves concentrada espacial y temporalmente se expresa en una gran depositación de restos, los que constituyen una importante fuente de alimento disponible para los carnívoros locales. Entonces, si bien podría esperarse una gran destrucción inicial en función del tamaño corporal de las aves, las condiciones de abundancia de carcasas permiten la preservación de gran parte de los restos. En la estepa, en cambio, las aves son menos abundantes y las carcasas disponibles son escasas y están muy dispersas, por lo que los carnívoros las aprovecharán más intensamente. Como parte de este aprovechamiento integral, será más factible que se produzca una mayor destrucción de huesos y que el transporte de algunas partes anatómicas por los predadores afecte la localización de los huesos de aves.

La meteorización es otro proceso de importancia en la destrucción de los huesos en superficie. Coincidiendo con lo relevado en las otras localidades, los perfiles de meteorización que presentan

las tres categorías *taxon-free* están sesgados hacia los estadios más bajos. Sin embargo, en la costa marina los huesos de aves presentan un perfil levemente diferente al detectado en otros hábitats costeros, especialmente la R. P. Cabo Vírgenes. En Punta Medanosa, si bien existe el mismo predominio de los estadios más bajos, hay mayor cantidad de huesos de *aves exclusivamente nadadoras* en estadio 2. Esta tasa más alta de meteorización puede relacionarse con la ausencia de vegetación en la zona de nidificación. La vegetación provee protección de los agentes atmosféricos, especialmente la insolación, por lo cual en un lugar escasamente vegetado como Punta Medanosa, los huesos meteorizan más rápidamente.

Dado que en la costa marina la acción de los carnívoros es poca y su papel en la destrucción y transporte de huesos es por lo tanto escaso, la meteorización será el proceso tafonómico de mayor importancia en la conformación de los registros avifaunísticos. En la estepa, la acción de los carnívoros será más importante, lo que en el plano tafonómico implica una mayor destrucción inicial de los huesos de aves y una mayor probabilidad de que el transporte influya en la localización de los restos. Sólo aquellos huesos que sobrevivan a este proceso serán afectados por la meteorización, que actuará en segunda instancia sobre las propiedades de los conjuntos.

Un aspecto que pudo observarse en Punta Medanosa es la rapidez con que, en muchos casos, se produce la desarticulación y destrucción de los restos. En este sentido, aunque las aves predadoras no tienen un papel importante destruyendo o transportando huesos, son actores fundamentales en la historia tafonómica de los restos en la costa marina de Punta Medanosa. Como en Cabo Vírgenes, su acción sobre las carcasas es uno de los factores que inicia el proceso de desarticulación.

Una muestra de la rapidez de este proceso la constituye el registro de *aves exclusivamente nadadoras*, conformado casi exclusivamente por carcasas con un alto grado de integridad y huesos desarticulados. Es decir, los puntos extremos del proceso de desarticulación. Una vez que ha avanzado el proceso de desarticulación, los huesos quedan expuestos a la acción de los agentes atmosféricos. Debido a que en Punta Medanosa los nidos de pingüinos de Magallanes se emplazan preferentemente en sectores no vegetados, no existe ningún factor que atenúe la exposición de los huesos a la insolación, por lo que las altas tasas de meteorización serán las responsables de la destrucción de gran cantidad de los restos.

El registro óseo de las *aves exclusivamente corredoras* muestra un patrón similar al de las *aves exclusivamente nadadoras*. En las transectas, los restos de estas aves fueron exclusivamente huesos desarticulados. Además, las observaciones puntuales permitieron registrar carcasas con un alto grado de integridad. Como la mayor cantidad de restos de esta categoría *taxon-free* fue registrada en la estepa, en donde la acción de las aves predadoras no fue observada, es posible

afirmar que los mamíferos carnívoros -especialmente los zorros- son un factor importante en la desarticulación y la mayor parte de la destrucción de los huesos de *aves exclusivamente corredoras*. Sin embargo, la meteorización también tiene un papel importante, y los restos de estas aves muestran varios especímenes en estadio 3.

Dos de las variables tafonómicas relevadas muestran diferencias con respecto a lo registrado en las otras localidades. En primer lugar, en Punta Medanosa ningún hueso presentaba líquenes o musgo en su superficie. Las escasas precipitaciones y las características de la vegetación, promueven la falta de microambientes con mayor humedad apropiados para la existencia de estos microorganismos.

En segundo lugar, el sepultamiento de huesos y de carcasas fue frecuente en Punta Medanosa y los porcentajes de huesos enterrados son los mayores de las cuatro localidades. El 40% de los restos de mamíferos grandes presentaba parte de su superficie cubierta por sedimentos, mientras que en los huesos de aves esta propiedad fue detectada en el 25-40% de los casos, según la categoría *taxon-free* que se considere. El predominio de sustrato arenoso en la costa marina explica este alto potencial de enterramiento, que en el caso de algunas de las categorías de aves incluye restos en distintos estadios de desarticulación. Por otro lado, en uno de los cuerpos de agua de la estepa (transecta TLSe), el sustrato fino y la existencia de sectores húmedos son responsables del alto porcentaje de huesos de todas las categorías enterrados que fueron registrados.

En síntesis, las propiedades del registro de Punta Medanosa son el resultado de la acción conjunta de la meteorización y los carnívoros. Sin embargo, el rol de estos procesos será diferente según se trate de la costa marina o de la estepa. En la costa, la meteorización es el proceso más importante en la destrucción de los restos, mientras que el papel de los carnívoros se relaciona fundamentalmente con la desarticulación. En cambio, en la estepa la acción de los carnívoros será central en la destrucción y la meteorización tendrá un papel secundario, acotado a los huesos que sobrevivan a los carnívoros.

Los pingüinos como actores tafonómicos

La gran cantidad de aves marinas en Punta Medanosa no sólo influye en las propiedades del registro óseo actual de vertebrados. Durante el período de nidificación, los pingüinos son actores activos que afectan la integridad de los registros arqueológicos. Esto ya fue observado en otros sectores de la costa patagónica (Cruz 1999b), pero las condiciones ambientales y las características del registro arqueológico de Punta Medanosa promueven efectos no registrados anteriormente.

En Punta Medanosa hay una gran concentración de sitios arqueológicos, muchos de los cuales son concheros estratificados que apoyan sobre los médanos (Castro *et al.* 2001). Esta ubicación de varios de los concheros coincide con los grupos de molles en los que existen parches de gran densidad de nidos. Allí, la depositación de carcasas y huesos de pingüinos es muy alta, y los restos actuales se acumulan en relación con artefactos, huesos y moluscos arqueológicos. En varios casos, los pingüinos excavaron sus nidos directamente sobre concheros, y pudo observarse la incorporación de aves muertas recientemente en el sustrato arqueológico.

La acción de los pingüinos sobre los depósitos arqueológicos también se expresa en otros sectores no relacionados con concheros. Cuando los pingüinos excavan sus nidos, muchos materiales arqueológicos -fundamentalmente huesos y moluscos- son expulsados hacia la superficie, mezclándose de esta manera con los restos actuales.

Estas dos situaciones producen un “efecto palimpsesto” que será necesario evaluar al momento de analizar los depósitos faunísticos y arqueológicos de la localidad, y la mezcla de huesos actuales y arqueológicos deberá ser controlada a partir de varias líneas de evidencia, brindando información valiosa pero de una resolución temporal gruesa.

Muchas de las colonias continentales de pingüinos de Magallanes tienen un origen reciente (Boersma *et al.* 1990), lo cual tiene profundas implicaciones tafonómicas y arqueológicas (Cruz 2001a). Desde la década de los '60, los pingüinos de Magallanes comenzaron a colonizar nuevas áreas y extendieron su rango hacia el norte en la costa argentina. Sin embargo, en este corto lapso la importancia de los efectos tafonómicos sobre el registro arqueológico puede ser grande. Estas modificaciones producidas por los pingüinos en Punta Medanosa también fueron observadas en Monte León (Soledad Caracotche, comunicación personal 2001), y deberán ser tenidas en cuenta al evaluar el registro arqueofaunístico de otros sectores de la costa patagónica.

Distribución espacial

La distribución espacial del registro óseo relevado en Punta Medanosa presenta variaciones en dos escalas. En primer lugar, es posible documentar la diferencia entre las dos unidades ambientales. Al considerar la escala mayor, los restos fueron más abundantes y presentaban mayor densidad en las transectas emplazadas en la costa marina. En los hábitats acuáticos de la estepa tanto la densidad como la cantidad de los restos fue marcadamente menor. Es decir que, como propusimos en el Capítulo 6, los restos presentan una distribución que puede caracterizarse como agrupada, con mayor cantidad en la costa marina.

En segundo lugar, la distribución espacial de los restos permite discriminar las diferencias que existen dentro de una misma unidad, la costa marina. Al considerar los hábitats costeros, puede

apreciarse que los restos no están homogéneamente distribuidos, sino que se localizan especialmente en aquellos sectores relacionados con lugares de nidificación. Estos sectores son los más utilizados por las aves durante la estación de reproducción y cría, y en ellos se produce la mayor parte de la mortalidad. Por ejemplo, los restos de *Spheniscus magellanicus* (ave exclusivamente nadadora) se concentran en los sectores de mayor cantidad de nidos, lo cual también fuera observado en otros lugares de nidificación de la especie (ver Capítulo 10). En cambio, en aquellos sectores de la costa no relacionados con colonias (transecta TIL), la cantidad y densidad de los restos relevados es baja.

Entonces, tal como planteáramos al analizar el registro de la R. P. Cabo Vírgenes, la depositación de gran cantidad de restos es un fenómeno acotado espacialmente a las zonas de nidificación, mientras que en los sectores cercanos a las mismas los restos presentan valores de densidad y cantidad marcadamente más bajos. Por lo tanto, en la costa marina los restos reflejan el uso de hábitat de las aves, ya que están presentes en aquellos lugares recurrentemente utilizados por las mismas, mientras que son muy escasos en zonas de uso más esporádico, alejadas de las áreas de nidificación.

En síntesis, en Punta Medanosa los huesos se distribuyen de forma diferente en dos sectores del espacio: existe una estrecha franja costera que presenta mayor cantidad y concentración de huesos, mientras que en los hábitats de la estepa los huesos son más escasos y dispersos. Por otro lado, en la costa marina también existen diferencias entre el registro óseo de sectores relacionados con la nidificación y aquellos que no lo están.

Densidad de restos

La densidad de huesos también es diferente en las dos unidades ambientales relevadas. Se registró una alta densidad relativa de huesos en la costa, mientras que en la estepa la densidad es mucho más baja. Estos valores más altos en la costa de Punta Medanosa son similares a los obtenidos en la R. P. de Cabo Vírgenes. En cambio, la densidad de huesos en los hábitats acuáticos es similar al "ruido de fondo" establecido para otros sectores de la estepa patagónica, como la cuenca del río Gallegos y el Parque Nacional Perito Moreno.

Estas densidades más altas en la costa son producto de la gran mortalidad que se produce en las colonias de nidificación y el escaso aprovechamiento por parte de los carnívoros. En el Capítulo anterior, dedicado a la R. P. Cabo Vírgenes, discutimos las densidades registradas en otras colonias de nidificación de Spheniscidae. Los valores obtenidos en Punta Medanosa son similares a los registrados en ella y a los reportados por Emslie (1995) en la Antártida.

Diversidad faunística

Otra variable que refleja las diferencias que existen en las comunidades de vertebrados costeros y terrestres es la composición taxonómica del registro óseo actual en Punta Medanosa. En la costa predominan los huesos de aves, lo que es acorde con la gran biomasa de aves marinas en la localidad. En cambio en los habitats terrestres predominan o son muy abundantes los huesos de mamíferos.

Entre los mamíferos, los taxa de mayor tamaño corporal fueron los más representados, especialmente los pinnípedos, los guanacos y las ovejas (Cruz 2000c). En el caso de los lobos marinos, el registro es concordante con la existencia del apostadero en isla Schwarz¹. Esta mayor abundancia de los pinnípedos en la zona es la que promueve que el registro de sus restos sea más abundante, ya que en esta localidad se registraron tanto huesos como carcasas pertenecientes a estos animales. La presencia de restos de oveja es concordante con la existencia de establecimientos ganaderos en la zona, mientras que los guanacos son animales recurrentemente avistados. En síntesis, los mamíferos de mayor tamaño corporal están bien representados en el registro de en Punta Medanosa. Sin embargo, aunque los restos reflejan gran parte de la diversidad existente en la categoría, no representan la abundancia de cada una de las especies incluidas.

Como en los otros casos, los restos de mamíferos pequeños fueron escasos, y sus restos no representan ni la abundancia ni la diversidad de especies presentes en la localidad. Entre los pocos restos registrados, se cuenta un espécimen determinado como perteneciente a una mara en una de las transectas, la MM2. Como en el caso de las liebres europeas y otros mamíferos pequeños, las maras fueron avistadas recurrentemente, tanto en la costa como en la estepa. Al igual que con las otras especies, la escasez de sus restos no concuerda con la frecuencia de los avistajes.

Las aves fueron el taxón más representado. Esta mayor representación presenta una discrepancia con lo establecido para los restos de vertebrados en función de su tamaño corporal (Behrensmeyer 1991; Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Blumenschine 1987). En principio, es posible decir que en la costa la gran cantidad de huesos de aves que se depositan permite que muchos de ellos se preserven, aún cuando en otros contextos sea más factible que los huesos pequeños desaparezcan debido a la acción de los procesos tafonómicos.

Como dijéramos, esta es la única localidad en la que se registraron huesos y carcasas de las tres categorías *taxon-free* de aves. En este sentido, una particularidad del registro óseo de Punta Medanosa es la cantidad de carcasas de *aves exclusivamente corredoras*. El alto grado de

¹ Ver el acápite "*Características generales del área*".

integridad de las carcasas de estas aves en Punta Medanosa difiere notablemente de lo relevado hasta el momento en otros sectores de Santa Cruz (Belardi 1999; y Capítulos anteriores de esta Tesis). Aunque se carece de información precisa acerca de la densidad poblacional del ñandú petiso en la provincia de Santa Cruz, se ha planteado que existe un mayor avistaje de individuos de la especie en tramos del camino al M. N. Bosque Petrificado y otros sectores de caminos secundarios y poco transitados en el NE de la Provincia y cercanos a Punta Medanosa (De Lucca 1996). De todos modos, dado lo asistemático de las observaciones que fundamentan esta estimación, no podemos afirmar que la mayor cantidad de carcasas sea un correlato de mayores números poblacionales.

La representación de partes esqueléticas de aves

En líneas generales, los perfiles esqueléticos en Punta Medanosa confirman los establecidos en las otras localidades. Es decir, entre los restos de *aves voladoras* predominan los elementos correspondientes a las extremidades anteriores y la cintura escapular, entre lo de *aves exclusivamente nadadoras* ambas extremidades están muy representadas, y por último, el perfil de las *aves exclusivamente corredoras* se caracteriza por el predominio de las extremidades anteriores. Otras unidades anatómicas están menos representadas, y su abundancia varía según la categoría *taxon-free* que se considere.

En Punta Medanosa la cantidad de restos que no pudo asignarse a alguna de las categorías *taxon-free* fue marcadamente menor que en la R. P. Cabo Vírgenes. Es decir que el grado de identificabilidad de los especímenes es mucho más alto, lo que garantiza perfiles de partes esqueléticas más representativos para cada una de las categorías.

Las observaciones en esta localidad permitieron determinar que los carnívoros pueden tener un papel muy importante en la destrucción de restos de *aves exclusivamente corredoras*. El rol de estos actores tafonómicos sólo había sido evaluado de forma incompleta en las otras localidades, y las observaciones en Punta Medanosa permitieron documentar su rol como desarticuladores de carcasas y destructores de elementos de esta categoría de aves.

En la costa marina, a diferencia de lo detectado en la R. P. Cabo Vírgenes no se avistaron zorros y sus rastros fueron escasos. Asimismo, las modificaciones presentes en las carcasas de aves de esta unidad ambiental son asignables a aves predatoras en la mayoría de los casos. Por lo tanto, se estima que el principal factor de destrucción de elementos de aves en esta unidad ambiental es la meteorización.

Estas observaciones, por lo tanto, permiten una visión más clara de la importancia relativa de los procesos que promueven la destrucción de elementos y la conformación de perfiles de representación de partes esqueléticas específicos.



Figura 11.2. Pingüinos de Magallanes bajo molles (*Schinus poligamus*) en Punta Medanosa.



Figura 11.3. Nidos de pingüinos de Magallanes en un sector de la transecta TSN 1.

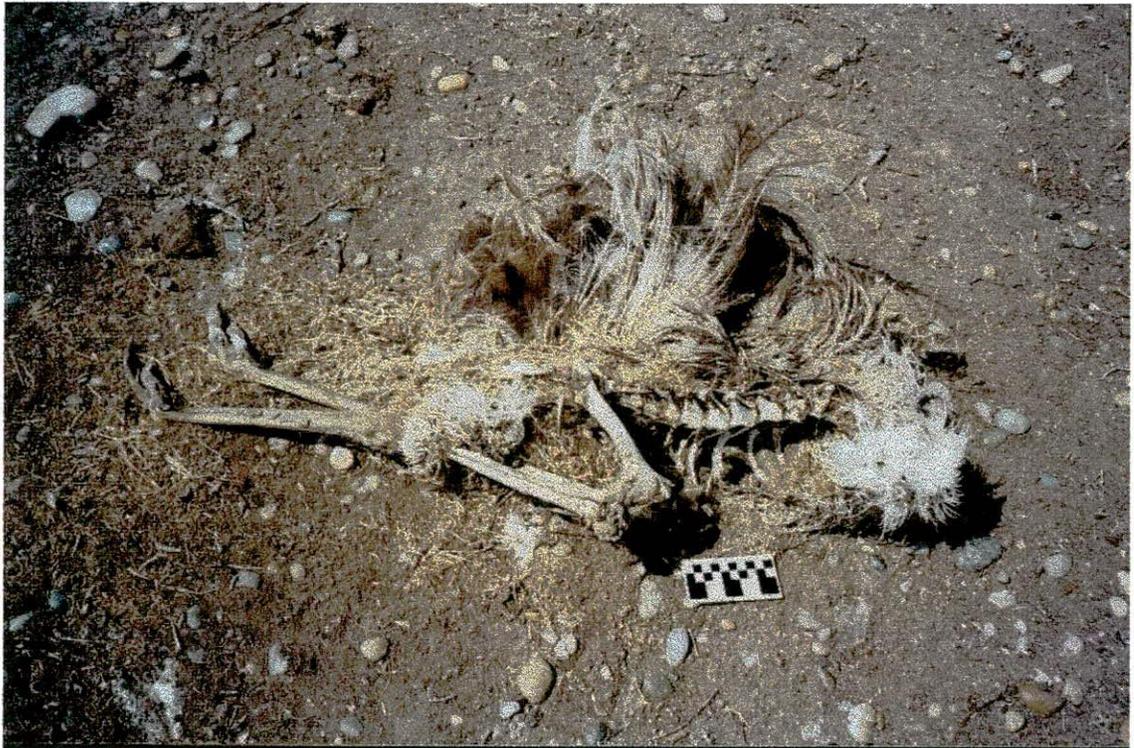


Figura 11.4. Carcasa de ave exclusivamente corredora (*Pterocnemia pennata*) en hábitat costero cercano a transecta TSN 1.



Figura 11.5. Carcasa de pingüino de Magallanes con modificaciones efectuadas por aves.



Figura 11.6. Carcasa de *ave exclusivamente corredora* (*Pterocnemia pennata*) en hábitat terrestre cercano a transecta TLS.

Paisajes tafonómicos de huesos de aves: aspectos generales

Al caracterizar la distribución natural y cultural de huesos en el territorio Hazda, Bunn y colaboradores (1991:40) plantearon que la misma [...] *results from the complex interactions of various dynamic processes, including animal mortality rates, predator/prey ratios, recurrent use of favored ambush spots by predators, carnivore (especially hyena) to carcass ratios, fluvial systems capable of concentrating or dispersing bones, and differential durability of skeletal parts to these and other destructive processes.* A través de las observaciones que efectuamos en el sur de Patagonia, pudimos ver que también en este caso la depositación y las modificaciones óseas pre-enterramiento dependen de la combinación de variables ecológicas específicas, cuya importancia se expresa de forma diferencial en un paisaje y que resultan en distribuciones particulares de huesos a lo largo del mismo.

En los Capítulos anteriores analizamos y discutimos los resultados referidos a cada una de las localidades en las que efectuamos las observaciones actuales, lo que permitió conocer cuál es el “funcionamiento tafonómico” de sectores ambientalmente significativos en relación a los restos de vertebrados, especialmente los huesos de aves. Los resultados de estas observaciones constituyen una base tafonómica amplia, adecuada tanto para interpretar varios aspectos de los conjuntos avifaunísticos contenidos en registros arqueológicos de la región, como para derivar nuevas líneas de investigación en el tema. Pero, además, algunos de los temas tratados para cada localidad pueden integrarse y discutirse en forma conjunta, para dar lugar a enunciados tafonómicos más generales, cuya utilidad, incluso, puede exceder el marco regional que les hemos dado.

Abordar de forma conjunta los resultados obtenidos es una vía para visualizar la importancia de algunos procesos en una escala espacial más amplia. Por otro lado, la comparación de los registros óseos posibilitará que se establezcan cuáles son los patrones regulares a través de los que se expresan algunos de los procesos tafonómicos, lo que permitirá fundamentar la aplicabilidad de los enunciados en situaciones diferentes (tanto geográfica como temporalmente) de aquellas a partir de las cuales fueron establecidos.

Entonces, éste es el Capítulo dedicado a las conclusiones más generales de las observaciones actuales. Las mismas completan la discusión iniciada en Capítulos anteriores acerca de algunos temas específicos e, incluso, permiten introducir temas que no han sido tratados al analizar los registros óseos de cada localidad. Por lo tanto, en primer lugar sintetizaremos la importancia que presentan algunos procesos tafonómicos en el sur de Patagonia continental en relación a los

huesos de aves. En segundo lugar, discutiremos tres propiedades del registro óseo: densidad, distribución y diversidad faunística, y plantaremos las particularidades que presenta el registro de la región en relación a ellas. Luego, presentaremos los perfiles de representación de partes esqueléticas propios de cada una de las categorías *taxon-free* de aves. Privilegiamos este aspecto debido a que el mismo tiene gran importancia en el análisis zooarqueológico. Además, introduciremos el tema del “potencial de preservación” (Behrensmeier *et al.* 2000) en relación a mamíferos y aves del sur de Patagonia. Por último, caracterizaremos los depósitos de huesos de *aves exclusivamente nadadoras*, a partir de la comparación de los resultados obtenidos en áreas de nidificación de Spheniscidae. En todos los casos, discutiremos algunas de las implicaciones para el registro fósil en general -incluyendo el arqueológico- que presentan los temas tratados.

HUESOS DE AVES Y PROCESOS TAFONÓMICOS EN EL SUR DE PATAGONIA

El relevamiento en las cuatro localidades

Aunque la metodología empleada fue la misma, el relevamiento en las cuatro localidades presentó diferencias y similitudes, que se sintetizan en la Tabla 12.1. Estas características particulares del relevamiento en cada localidad se relacionan con los factores ambientales propios de cada una de ellas y, aunque han sido tratados en los Capítulos correspondientes, nos pareció oportuno sintetizarlas de forma comparativa.

Tabla 12.1. - Síntesis de las características del relevamiento en las cuatro localidades.

	P.N.P.M.	R. G.	R. P. C. V.	P. M.
Unidades ambientales relevadas	estepa ecotono	estepa costa marina	costa marina	estepa costa marina
Hábitats relevados	acuáticos terrestres	acuáticos terrestres costeros	costeros	acuáticos costeros
Sup. total de las transectas	213.400 m ²	371.000 m ²	47.700 m ²	81.262,5 m ²
MNE total ⁽¹⁾	2035	295	2125	1628
MNE/m ² ⁽¹⁾	0,009	0,0008	0,04	0,02

P.N.P.M = Parque Nacional Perito Moreno; R.G. = valle del río Gallegos; R.P.C.V. = Reserva Provincial Cabo Vírgenes; P.M. = Punta Medanosa. ⁽¹⁾ incluye huesos de mamíferos y aves.

Como vimos a lo largo de los Capítulos anteriores, los trabajos de campo realizados permitieron cumplir con el objetivo de comprender la dinámica tafonómica en las tres unidades ambientales (*costa marina, estepa y ecotono con el bosque*), así como estimar las variaciones entre hábitats en un mismo paisaje. En la Tabla 12.1. puede verse que, aunque hubo una cobertura diferente de las tres unidades ambientales, cada tipo de hábitat fue relevado en distintas

localidades, cubriendo de esta manera una variedad amplia de situaciones.

Con respecto a las unidades ambientales, la estepa y la costa marina fueron las más relevadas. El ecotono con el bosque se muestreó sólo en una de las localidades y no se avanzó en el relevamiento del bosque debido a las dificultades para efectuar un muestreo productivo¹. Es necesario tener en cuenta que la avifauna de esta unidad ambiental está constituida principalmente por especies de Passeriformes y tanto la diversidad como la biomasa de aves son bajas², por lo que el registro óseo esperado es muy escaso y con poca representación de las aves de tamaño mediano a grande que constituyen el objetivo de esta investigación. Dado que en la estepa y en la costa marina pudimos obtener un conocimiento importante del registro óseo de aves, pensamos que es posible abordar la dinámica tafonómica que involucra a los restos de aves en otros contextos ambientales. Entonces, aunque acotado, el relevamiento efectuado en el ecotono -unido al conocimiento adquirido en la estepa y la costa marina- será una herramienta válida para evaluar las características de los registros óseos en contextos de bosque cuando la interpretación de un depósito arqueológico así lo requiera.

En la Tabla 12.1. puede apreciarse que la superficie relevada en cada localidad es diferente, lo cual se ajusta a los requerimientos de abarcar la variabilidad que consideramos significativa en relación al registro óseo de aves en cada una de ellas. Como puede verse, no hay una relación directa entre mayor superficie y mayor cantidad o densidad de restos, tanto en lo que respecta a las localidades como a cada uno de los tipos de hábitat, lo cual ya ha sido discutido en Capítulos anteriores. En la Tabla puede observarse que las dos localidades en las que se cubrió una superficie menor son la que presentan densidades más altas de huesos por unidad de espacio. Como ya establecimos, estas altas densidades y otras propiedades del registro óseo se derivan de la conformación de las comunidades de aves, que es lo que en última instancia determina la cantidad, densidad y tipo de restos que se acumularán en un sector dado del espacio.

La Tabla 12.1. resume características muy generales del relevamiento en las cuatro localidades, los aspectos más específicamente relacionados con el registro óseo serán tratados a lo largo del Capítulo y discutidos en relación a temas para los cuales es relevante este tratamiento conjunto de los registros de las cuatro localidades.

¹ Estas dificultades han sido planteadas en el Capítulo 8.

² Las características de la avifauna en el bosque andino han sido presentadas en el Capítulo 5.

Importancia de los procesos tafonómicos

En los Capítulos anteriores diferenciamos dos aspectos relacionados con la preservación de restos orgánicos: la depositación y las modificaciones que se producen antes de que los mismos sean cubiertos por sedimentos. A lo largo de la discusión del registro óseo actual, pudimos establecer que los factores que promueven la depositación de restos son diferentes en cada una de las unidades ambientales y los hábitats definidos. Como ya establecimos, estas diferencias derivan fundamentalmente de la conformación de las respectivas comunidades de aves, que definen las condiciones para que existan variaciones al respecto. Los resultados obtenidos en cada una de las localidades permitieron apreciar que nuestras expectativas³ relacionadas con la depositación están avaladas por los resultados del relevamiento.

Sintetizando, puede considerarse que, en líneas generales, hay una mayor depositación en la costa marina que en las otras dos unidades ambientales, al mismo tiempo que la depositación es mayor en la estepa que en el bosque y su ecotono. En la costa marina la depositación está fuertemente influenciada por el uso de hábitat de las aves y el registro óseo es más denso en aquellos sectores que las aves utilizan recurrentemente para nidificar, conformando extensas concentraciones de huesos en lugares puntuales del espacio. En la estepa, los huesos y otros restos son más escasos y se agrupan en los hábitats más utilizados por las aves -generalmente sectores de humedales- o son transportados por los predadores hacia los lugares en que emplazan sus madrigueras. En el bosque y su ecotono, la depositación de restos de aves de tamaño mediano a grande es muy escasa, y los huesos generalmente se localizan en sectores de humedales.

A pesar de las diferencias que existen entre unidades ambientales en lo que respecta a la depositación, los procesos que promueven las modificaciones registradas son los mismos. Las variaciones al respecto se relacionan con la importancia relativa de cada proceso y la forma en que se combinan para producir un registro óseo determinado en cada una de las unidades ambientales.

Tal como especificaron Behrensmeyer y Dechant-Boaz (1980) en relación a los restos de microvertebrados en Amboseli, consideramos que los procesos predominantes en la modificación de restos de aves en Patagonia son la meteorización y la acción de carnívoros. Esta afirmación general, que permite entender las características del registro óseo de estos vertebrados a nivel regional, tiene implicaciones diferentes en cada una de las unidades ambientales. Introdujimos este tema al analizar la importancia de los procesos tafonómicos en Punta Medanosa, en donde apreciamos que la acción de carnívoros es diferente en la estepa y en la costa marina, debido a las variaciones en la depositación de restos de aves que existen entre ellas. Es decir que la

³ Planteadas en el Capítulo 6.

importancia de la depositación es un factor que influye profundamente en las siguientes etapas de la historia tafonómica de los restos.

Lo planteado para Punta Medanosa tiene un alcance más amplio y consideramos que define en grano grueso la importancia relativa que tienen la meteorización y la acción de carnívoros como los procesos principales de destrucción y modificación de restos de aves en el sur de Patagonia continental. Dada la mayor cantidad de carcasas disponibles durante la estación de cría, los restos de aves en la costa marina serán menos modificados por los carnívoros y, a menos que sean rápidamente cubiertos por los sedimentos, su destrucción se deberá a la acción de los agentes atmosféricos. En cambio, en la estepa la acción de carnívoros será el factor principal de destrucción y modificación de los restos de aves y sólo los pocos huesos que sobrevivan a este proceso estarán expuestos a la meteorización o tendrán chances de preservarse.

Las diferencias en la importancia de estos procesos tafonómicos tienen implicaciones para la interpretación de registros arqueofaunísticos que incluyan restos de aves, tal como esperamos demostrar al analizar los conjuntos de varios sitios arqueológicos de la región en el Capítulo 15. En líneas generales, podemos afirmar que, por ejemplo, el peligro de "contaminación" de registros arqueológicos en función de los restos de aves depositados naturalmente será mayor en la costa marina que en las otras dos unidades ambientales. Sin embargo, hay que considerar que, en la estepa y el bosque, los abrigos rocosos constituyen los sectores en los que se produce mayor acumulación de restos de vertebrados, que en muchos casos son los *loci* privilegiados por los arqueólogos para efectuar excavaciones. Entonces, mientras que en la costa los registros arqueológicos y los restos de aves muertas por causas naturales pueden promediarse bajo un número amplio de situaciones contextuales, en la estepa esto sucederá especialmente en los abrigos rocosos.

También es posible pensar que en la costa marina los restos de aves depositados por los cazadores humanos serán menos afectados por la acción de carnívoros, mientras que en la estepa es factible que las carcasas desechadas por los humanos estén más expuestas al carroñeo. Entonces, aunque en la costa marina hay mayores probabilidades de que los registros arqueológicos se contaminen con restos de aves muertas naturalmente, los conjuntos presentarán mayor integridad (*sensu* Binford 1981) en relación a los carnívoros y su capacidad para modificar los restos orgánicos. En cambio, en la estepa las posibilidades de coincidencia de depósitos arqueológicos y los generados por carnívoros o la muerte de aves serán menores, excepto en los abrigos rocosos. Pero en ellos, el promediado será alto y muchas de las trazas presentes en los huesos reflejarán tanto la acción de los cazadores humanos como la de otros predadores.

Otro nivel en el que pueden observarse diferencias en la importancia de los procesos tafonómicos es al comparar la forma en que meteorización y acción de carnívoros afectan a los restos de aves y mamíferos en un mismo ambiente. Aunque este tema será retomado al analizar el “potencial de preservación” en este mismo Capítulo, podemos adelantar que los registros de ambos vertebrados difieren al respecto, lo que condiciona las características que tendrán los respectivos registros fósiles en un mismo contexto ambiental. Los restos de mamíferos grandes son generalmente menos afectados por los carnívoros y resisten a la meteorización durante periodos más prolongados que los restos de aves en un mismo ambiente.

A partir del relevamiento, también establecimos que existen diferencias entre las categorías *taxon-free* de aves con respecto a la meteorización y la acción de carnívoros. En este caso, consideramos que los factores principales que promueven estas diferencias son la demografía -especialmente el tamaño de las poblaciones y la tasa de mortalidad- y el tamaño corporal de las aves implicadas. Como vimos, los procesos demográficos definen la depositación, que a su vez es la que determina en gran medida la importancia de los procesos tafonómicos. Las especies que integran las categorías *aves voladoras* y *aves exclusivamente nadadoras* pueden alcanzar altos números poblacionales y tienen una elevada tasa de mortalidad durante la estación de cría. Las *aves exclusivamente corredoras*, en cambio, tienen poblaciones más reducidas y aunque la mortalidad de juveniles es alta, la depositación de carcasas y huesos es marcadamente menor que para las otras dos categorías. Desafortunadamente, no se cuenta con estimaciones poblacionales que permitan afinar estos enunciados, pero consideramos que los mismos dan cuenta de aspectos fundamentales para entender las variaciones relativas en la depositación de huesos de las tres categorías de aves y su relevancia para comprender la importancia de la meteorización y la acción de los carnívoros.

Por su parte, el tamaño corporal también tiene una fuerte influencia en relación con estos procesos tafonómicos. Mientras que las especies que integran las categorías *aves voladoras* y *aves exclusivamente nadadoras* pesan menos de 5 kg, las que integran la categoría *aves exclusivamente corredoras* lo superan ampliamente. Debido a ello, la resistencia de sus huesos a los procesos tafonómicos es mayor, lo cual determina que posean mayores posibilidades de supervivencia que los de otras aves bajo las mismas condiciones contextuales. Como los perfiles de representación de partes esqueléticas de cada una de las categorías *taxon-free* de aves son buenos indicadores de las diferencias en la preservación de cada una de ellas, el tema se tratará más adelante en este mismo Capítulo. Por otro lado, este aspecto también será retomado al discutir el respectivo “potencial de preservación” de los huesos de aves.

En síntesis, al considerar la importancia de la meteorización y la acción de los carnívoros

sobre los restos de aves vemos que la misma varía en función de aspectos contextuales que definen la depositación de estos restos en sectores diferentes de una región o un paisaje. Son estas condiciones las que deberán tomarse en cuenta para estimar la importancia de uno u otro proceso al analizar un depósito arqueofaunístico específico.

DENSIDAD, DISTRIBUCIÓN Y DIVERSIDAD FAUNÍSTICA

Las densidades de huesos

Las densidades de huesos en un paisaje constituyen una medida de los procesos de depositación y de destrucción/conservación que operan en esa porción del espacio. Es decir que permiten una aproximación acerca de cuántos y cuáles serán los restos que se preservarán o los que, por lo menos, tendrán posibilidades de ser cubiertos por los sedimentos. Desde el punto de vista del análisis zooarqueológico, las estimaciones de densidades de huesos esperables en un ambiente dado son una herramienta útil para evaluar aspectos como las posibilidades de contaminación de registros arqueológicos con huesos depositados por causas no humanas (Borrero 2001a), las probabilidades de preservación en distintos puntos de un paisaje o las variaciones en la importancia de los procesos tafonómicos en función de factores ambientales específicos. Desde un punto de vista más general, la densidad de huesos en un paisaje brinda, además, una idea de la dinámica ecológica imperante (Behrensmeyer 1993; Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Blumenschine 1986, 1989; Sept 1994; Tappen 1995).

En los Capítulos anteriores vimos que existen variaciones en la densidad de restos en un mismo paisaje, y estas variaciones se expresan tanto a nivel de los hábitats incluidos en los mismos como entre las localidades relevadas. Además, también establecimos que hay diferencias entre los valores de densidad detectados en Patagonia y el determinado para Reservas de Fauna africanas (Behrensmeyer 1991). Analizar estas diferencias permitirá comprender algunos aspectos de la dinámica tafonómica de la región, por lo que discutiremos brevemente estos temas.

Las densidades de huesos en Patagonia y África. — Las diferencias que existen entre las densidades de huesos determinadas a partir de nuestros estudios actualísticos en Patagonia y las determinadas para ecosistemas africanos pueden apreciarse mejor en la Tabla 12.2.

Cuando se compara la densidad establecida para África con las registradas en Patagonia, se observa que la cantidad de huesos por m² es mayor en tres de las localidades patagónicas (P. N. Perito Moreno, R. P. Cabo Vírgenes y Punta Medanosas). La excepción es la cuenca del río Gallegos, en donde la densidad ósea es la menor de las presentadas en la Tabla 12.2. Los valores de densidad en cada una de estas localidades han sido discutidos en los Capítulos

correspondientes, en los que se evaluó la importancia de los procesos que promueven esta propiedad.

Para que la comparación entre las densidades de huesos de las localidades patagónicas y africanas sea significativa, es necesario tener en cuenta las diferencias ecológicas existentes. Como ya dijéramos, el sur de Patagonia es un ambiente de baja productividad, con una baja diversidad y biomasa de mamíferos silvestres (Redford y Eisenberg 1992), mientras que los ecosistemas africanos sostienen una alta biomasa de grandes mamíferos (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Sept 1994; y referencias mencionadas en estos trabajos). En el registro óseo, estas diferencias ecológicas deberían reflejarse en la menor depositación de restos en Patagonia. Entonces, ¿porqué las densidades de huesos son más altas aquí que en las Reservas de Fauna africanas?. La respuesta a esta pregunta involucra comprender el balance que existe entre la depositación de restos y los factores que promueven su destrucción.

Tabla 12.2. - Valores de densidad de huesos (MNE/m²) en las localidades patagónicas y en las Reservas de Fauna en África.

Localidad	Densidad (MNE/m ²)
P. N. P. M.	0,009
R. G.	0,0008
R. P. C. V.	0,04
P. M.	0,02
Reservas africanas ⁽¹⁾	0,0023

P.N.P.M = Parque Nacional Perito Moreno; R.G. = valle del río Gallegos; R.P.C.V. = Reserva Provincial Cabo Vírgenes; P.M. = Punta Medanosa. ⁽¹⁾ Tomado de Behrensmeyer (1991).

Como establecimos anteriormente⁴, los factores importantes para generar esta diferencia entre las densidades en localidades de Patagonia y de África son el modo y el grado en que los carnívoros afectan los restos depositados. En África, la duración de las carcasas varía en función del tamaño, pero generalmente su persistencia puede medirse en horas (Blumenschine 1987). Entonces, tal como han planteado varios investigadores, en las localidades africanas la gran destrucción inicial de los restos es fundamentalmente un efecto de la acción de los carnívoros.

En cambio, la dinámica predador-presa/carroñero-carcasa es diferente en Patagonia, en dónde existe una baja diversidad de carnívoros, todos ellos de tamaño mediano a pequeño y con una menor capacidad de destrucción de huesos que los africanos. En el corto plazo, esto implica que, independientemente de si la depositación es mayor o menor que en las Reservas africanas, las modificaciones debidas a los carnívoros serán muy pocas. Como la destrucción inicial es baja, en líneas generales la persistencia de los restos en superficie será mayor a la registrada en África.

Sintetizando, la diferencia entre los valores de densidad de las localidades patagónicas y las

⁴ El tema fue tratado en los Capítulos 8, 9, 10 y 11.

africanas está dada fundamentalmente por la respectiva importancia de la acción de carnívoros en la conformación de los conjuntos de superficie. En las Reservas africanas el principal factor de pérdida de huesos en la superficie terrestre es la acción de estos actores tafonómicos, que en el corto plazo tienden a destruir y dispersar los restos de vertebrados. En Patagonia, el rol de los carnívoros es otro y aunque en algunos casos pueden constituir un factor de destrucción, en general su papel principal se relaciona con la depositación, acumulación y dispersión de restos.

En Patagonia, los factores tafonómicos relacionados con las condiciones climáticas -y por lo tanto, con la meteorización- son los que tienen mayor importancia en la destrucción de huesos en la superficie terrestre. Y aunque sus efectos pueden expresarse en un lapso más amplio que la acción de carnívoros, el mismo tampoco excede el tiempo ecológico. Por ejemplo, al evaluar los efectos de la meteorización sobre huesos de guanaco en la localidad de Cabo San Pablo (Tierra del Fuego), Borrero (2001c) estableció que la destrucción por este proceso es más rápida que la determinada en Amboseli (Behrensmeyer 1978) y los lapsos implicados abarcan sólo una o unas pocas decenas de años.

En África [...] *the lowest density of bones is represented in attritional deaths and kills dispersed throughout an ecosystem ("background"), and the highest in mass-death or natural trap situations such as caves* (Behrensmeyer 1987:429). En Patagonia, las muertes atricionales⁵ también producen bajas densidades de huesos en el caso de los vertebrados de mayor tamaño, pero dadas las características de la depositación, constituyen el principal factor que produce la alta densidad de huesos de aves marinas. Coincidiendo con lo planteado para África, entre las mayores densidades establecidas para Patagonia continental se encuentran las detectadas en los abrigos rocosos, en donde coinciden las actividades de acumulación de diferentes carnívoros y condiciones de buena preservación relativa con respecto a otros sectores del paisaje. De todos modos, la densidad de restos detectada en los abrigos es superada ampliamente por las densidades en sectores de nidificación.

Otra diferencia importante entre las densidades de huesos en las localidades patagónicas y las africanas es el rango de variación por hábitat/localidad. En la Tabla 12.3. puede observarse que esta variación es mayor en Patagonia que entre las localidades africanas. En esta Tabla se presentan, a la izquierda, los valores de densidad por hábitat obtenidos a partir de nuestras investigaciones en cada una de las localidades patagónicas, mientras que a la derecha se observan

⁵ La mortalidad atricional es la que Lyman define como [...] *a frequency distribution of age classes in which very young and very old individuals are overrepresented relative to their live abundances, and reproductively active adults are underrepresented because of varying mortality rates among age classes. [...] Attritional mortality results from normal or routine ecologically related (accidental) deaths of population members* (Lyman 1994a:118).

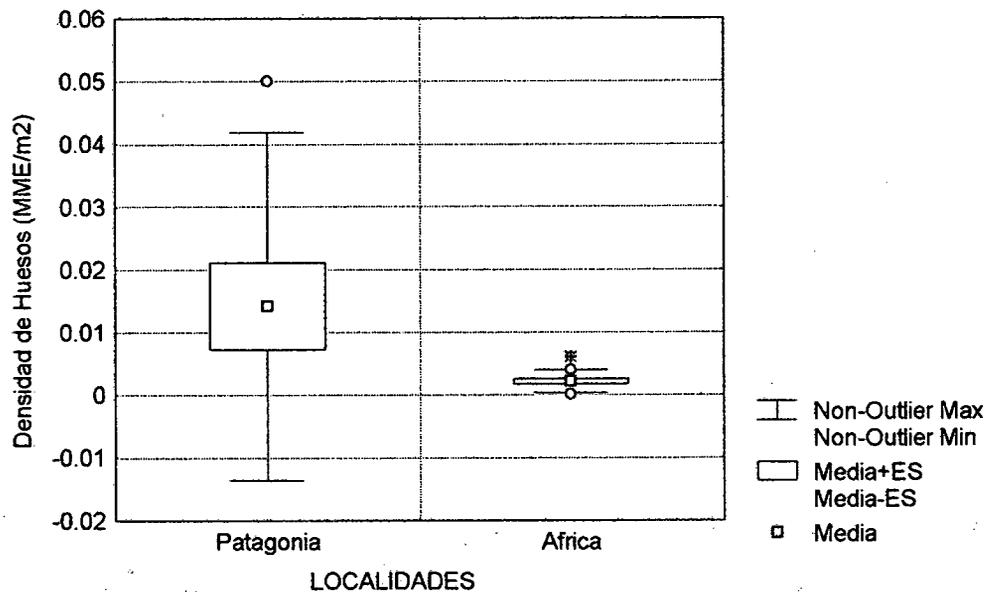
Tabla 12.3. - Valores de densidad de huesos (MNE/m²) en las localidades patagónicas y africanas.

Patagonia	
Localidad/hábitat	Densidad
P. N. P. M. hábitats acuáticos	0,013
P. N. P. M. hábitats terrestres	0,004
R. G. hábitats acuáticos	0,0015
R. G. hábitats terrestres	0,0006
R. G. hábitats costeros	0,001
R. P. C. V. hábitats costeros	0,04
P. M. hábitats acuáticos	0,003
P. M. hábitats costeros	0,05

Africa ⁽¹⁾	
Localidad/hábitat	Densidad
Ishasha bosque primario	0,002
Ishasha bosque seco	0,001
Ishasha pastizales proximales	0,004
Ishasha pastizales de valle	0,001
Semliki río	0,002
Semliki meseta	0,004
Serengeti bosque ribereño	0,001
Serengeti planicie herbácea	0,0001
Ngorongoro planicie herbácea	0,0001
Lago Eyasi arbustal	0,0005
Amboseli planicies	0,003
Amboseli bosque abierto	0,002
Amboseli bosque denso	0,003
Amboseli pantano	0,006

P.N.P.M = Parque Nacional Perito Moreno; R.G. = valle del río Gallegos; R.P.C.V. = Reserva Provincial Cabo Vírgenes; P.M. = Punta Medanosa. ⁽¹⁾ Tomado de Sept (1994).

Gráfico 12.1. - Rangos de variación en las densidades de huesos en hábitats de Patagonia y África.



	N	Media	Valor mínimo	Valor máximo	Desv. Standard
PATAGONIA	8	.014138	.000600	.050000	.019635

	N	Media	Valor mínimo	Valor máximo	Desv. Standard
AFRICA	14	.002121	.000100	.006000	.001716

los valores por hábitat en las localidades africanas relevadas por varios investigadores (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Blumenschine 1989; Bunn *et al* 1991; Sept 1994; Tappen 1995).

En Patagonia, el rango de valores de densidad presente abarca entre 0,05-0,0006 MNE/m², mientras que en África incluye valores entre 0,006-0,0001 MNE/m². El valor más bajo registrado en Patagonia (0,0006 MNE/m² en hábitats terrestres de la cuenca del río Gallegos) es más alto que el correspondiente valor más bajo de África (0,0001 MNE/m² en las planicies del Serengeti y de Ngorongoro). El valor de densidad más alto registrado en Patagonia (0,05 en hábitats costeros de Punta Medanosa) es marcadamente más alto que el mayor valor africano (0,006 en el pantano de Amboseli). Estas diferencias pueden apreciarse más claramente en el Gráfico 12.1., que muestra las diferencias que existen tanto entre los valores mínimos y máximos de Patagonia y África, como entre sus respectivas medias y desviaciones standard.

En síntesis, la combinación de los factores que promueven la depositación y la destrucción/conservación de restos produce resultados más variados en Patagonia que en África. Además de constituir una característica tafonómica de Patagonia, esta variabilidad en las densidades de restos tiene importancia para el análisis zooarqueológico, por lo cual deberá ser tenida en cuenta al evaluar los efectos de la depositación natural en el análisis de los registros arqueológicos. Debido a esta mayor variabilidad, en Patagonia será necesario establecer más ajustadamente las condiciones ambientales que constituyen el contexto de cada depósito óseo.

Variaciones en las densidades de huesos en Patagonia.— Al analizar las unidades ambientales en el sur de Patagonia, la costa marina aparece como la que presenta mayor densidad de restos, mientras que en la estepa y el ecotono la densidad es menor. Sin embargo, cuando analizamos las diferencias en las densidades de huesos en cada una de las localidades patagónicas⁶, vimos que las variaciones significativas se encontraban fundamentalmente en el nivel de hábitat. Esto puede apreciarse en la Tabla 12.4., en la que se presentan los valores obtenidos por tipo de hábitat, tanto en cada una de las localidades como en general.

Tabla 12.4. - Densidad de huesos (incluye restos de mamíferos y aves) por tipo de hábitat en cada una de las localidades patagónicas.

Tipo de hábitat	P. N. P. M.	R. G.	R. P. C. V.	P. M.	Densidad General
Acuático	0,013	0,0015	-	0,003	0,008
Terrestre	0,004	0,0006	-	-	0,001
Costero	-	0,001	0,04	0,05	0,02

P.N.P.M = Parque Nacional Perito Moreno; R.G. = valle del río Gallegos; R.P.C.V. = Reserva Provincial Cabo Vírgenes; P.M. = Punta Medanosa.

⁶ En el acápite "Densidad de huesos" del Capítulo correspondiente a cada localidad.

Por lo tanto, lo que fuera observado en cada una de las localidades constituye un patrón general del registro óseo en la región, por lo menos en lo que respecta a categorías amplias de hábitats como las que hemos definido para nuestro trabajo. Este patrón de densidad presenta los valores mayores en hábitats costeros, en segundo lugar en los acuáticos y por último en los terrestres, y es el correlato de variables ecológicas que discutimos en Capítulos anteriores. Sintetizando, la mayor densidad de huesos en los hábitats costeros se relaciona con la presencia de las aves marinas, que en Patagonia constituyen un grupo de gran importancia debido a su diversidad y biomasa. Debido a que la mayor concentración de estas aves se relaciona con el periodo de nidificación, durante el cual generalmente la mortalidad es alta, se producen grandes concentraciones de restos. Los hábitats acuáticos, en ambientes como los patagónicos, constituyen sectores del paisaje en los que se concentran las actividades de predadores y presas, por lo que también son *loci* los que se hay una mayor cantidad relativa de restos. En los hábitats terrestres, en cambio, las oportunidades de depositación son menores y/o la destrucción es más alta, por lo que la densidad de restos es la menor de todos los tipos de hábitats.

Cuando se analizan los valores de densidad específicos para los restos de aves, las diferencias al respecto entre tipos de hábitats se hacen más marcadas, aunque se conserva la misma tendencia general (Tabla 12.5.). Es decir que en el caso de los huesos de aves, los mayores valores de densidad son los de la costa marina, seguidos por los correspondientes a la estepa y por último, en el ecotono con el bosque.

Tabla 12.5. - Densidad de huesos de aves por unidad ambiental general y en cada una de las localidades.

Unidad Ambiental	P. N. P. M.	R. G.	R. P. C. V.	P. M.	Densidad General
Estepa	0,0003	0,0003	-	0,001	0,0004
Ecotono	0,0003	-	-	-	0,0003
Costa marina	r	0,00025	0,04	0,05	0,02

P.N.P.M = Parque Nacional Perito Moreno; R.G. = valle del río Gallegos; R.P.C.V. = Reserva Provincial Cabo Vírgenes; P.M. = Punta Medanosa.

Al efectuar el análisis a nivel de hábitat (Tabla 12.6.), se confirma la tendencia registrada al analizar cada localidad por separado. Al comparar el patrón de densidad de huesos de aves con el de mamíferos y aves en conjunto (*ver* Tabla 12.4.), puede verse que la tendencia general es la misma, aunque existe una diferencia más marcada entre los hábitats acuáticos y los terrestres por un lado, y los hábitats costeros por el otro en lo que respecta a huesos de aves. Este patrón que surge de las observaciones se adecua a las expectativas con las que abordamos los estudios tafonómicos, presentadas en el Capítulo 6. Allí establecimos que, en función de las características de las comunidades de aves, eran esperables diferencias en la densidad y otros aspectos del

registro óseo. Tal como planteamos, los hábitats costeros presentan una alta densidad de restos, mientras que los hábitats acuáticos presentan densidades relativamente más altas que los hábitats terrestres, pero menores que los hábitats costeros.

Tabla 12.6. - Densidad de huesos de aves por tipo de hábitat en cada una de las localidades.

Tipo de hábitat	P. N. P. M.	R. G.	R. P. C. V.	P. M.	Densidad Promedio
Acuático	0,0006	0,001	-	0,0015	0,0009
Terrestre	0,00001	0,0002	-	-	0,0002
Costero	-	0,00025	0,04	0,05	0,02

P.N.P.M = Parque Nacional Perito Moreno; R.G. = valle del río Gallegos; R.P.C.V. = Reserva Provincial Cabo Vírgenes; P.M. = Punta Medanosa.

Como conclusión general acerca de este tema, puede afirmarse que, independientemente de la diversidad ambiental en la que relevamos cada tipo de hábitat, la tendencia general es la misma que la observada en cada una de las localidades. Debido a ello, consideramos que estos tipos de hábitat refieren a contextos amplios de depositación y modificación que pueden extenderse para entender la dinámica tafonómica de otras localidades de la región.

Distribución espacial de los huesos

Las características de las comunidades y la dinámica tafonómica no sólo determinan las densidades de huesos, sino que son factores importantes que promueven variaciones en la localización espacial de los mismos. La distribución espacial de los restos orgánicos y su asociación con rasgos ambientales específicos remite al uso del espacio de los organismos y a los factores de conservación o destrucción variables a lo largo del mismo. En la discusión de la dinámica tafonómica de las localidades establecimos los mecanismos a partir de los cuáles los huesos presentan una determinada distribución espacial en cada una de ellas. En la Tabla 12.7. se presenta el porcentaje de huesos registrado en cada tipo de hábitat en cada una de las localidades y en el total de ellas, con el fin de abordar la distribución espacial en una escala más amplia.

Tabla 12.7. - Distribución de los restos de vertebrados (mamíferos y aves) por tipo de hábitat en cada una de las localidades. MNE por localidad y total, porcentaje total por tipo de hábitat.

Tipo de hábitat	P. N. P. M.	R. G.	R. P. C. V.	P. M.	Total	%
Acuático	1649	76	-	171	1896	31,2
Terrestre	386	140	-	-	526	8,6
Costero	-	79	2125	1457	3661	60,2
Total					6083	100

P.N.P.M = Parque Nacional Perito Moreno; R.G. = valle del río Gallegos; R.P.C.V. = Reserva Provincial Cabo Vírgenes; P.M. = Punta Medanosa.

Nuestro interés aquí es mostrar que no sólo la densidad es mayor en determinados tipos de

Capítulo 12. Paisajes tafonómicos de huesos de aves: aspectos generales

hábitat, sino que la cantidad y porcentaje de restos en determinados sectores del espacio también continúan con las tendencias establecidas en cada localidad.

Al evaluar específicamente la distribución de los huesos de aves, vimos que pueden existir diferencias al respecto entre las tres categorías *taxon-free*. Por lo tanto, en la Tabla 12.8. se presenta esta información por unidad ambiental para cada una de ellas, mientras que en la Tabla 12.9. se observan los valores por tipo de hábitat.

Tabla 12.8. - Valores de MNE y porcentajes de cada categoría *taxon-free* de aves por unidad ambiental (en cada localidad). Subtotales por categoría (MNE y %) y total general (MNE y %). Los subtotales (porcentajes) por categoría *taxon-free* son con respecto al total de los restos de aves.

Categoría <i>taxon-free</i>	Unidad ambiental	P. N. P. M.	R. G.	R. P. C. V.	P. M.	Total	%
Aves voladoras	Estepa	56	56	-	77	189	41,2%
	Ecotono	15	-	-	-	15	3,3%
	Costa marina	-	20	149	86	255	55,5%
Subtotal aves voladoras						459	13,5%
Aves exclusivam. corredoras	Estepa	3	45	-	1	49	90,7%
	Ecotono	-	-	-	-	-	-
	Costa marina	-	-	-	5	5	9,3%
Subtotal aves exclusivamente corredoras						54	1,6%
Aves exclusivam. nadadoras	Estepa	-	-	-	-	-	-
	Ecotono	-	-	-	-	-	-
	Costa marina	-	-	1675	1206	2881	100%
Subtotal aves exclusivamente nadadoras						2881	84,9%
Total aves						3394	100%

P.N.P.M = Parque Nacional Perito Moreno; R.G. = valle del río Gallegos; R.P.C.V. = Reserva Provincial Cabo Virgenes; P.M. = Punta Medanosa.

En la Tabla 12.8. lo primero que se observa es que la distribución de restos por categoría de aves expresa las diferencias que existen entre las comunidades de cada unidad ambiental, lo que constituía una de las expectativas presentadas en el Capítulo 6. En primer lugar, para las *aves voladoras*, el mayor porcentaje de restos corresponde a la costa marina, seguido por el determinado para la estepa y con el porcentaje menor en el ecotono con el bosque. Esto es concordante con las características de las especies que integran la categoría, ya que hay mayor diversidad y biomasa de estas aves en la costa marina, mientras que en la estepa la avifauna es más dispersa y menos abundante. Por su parte, los huesos de *aves exclusivamente corredoras* se localizan preferentemente en la estepa, mientras que son más escasos en la costa marina y no se registraron en el ecotono. La distribución de los huesos de esta categoría *taxon-free* es acorde con el hecho de que el ñandú petiso -el ave que integra esta categoría en Patagonia- es un habitante característico de los espacios abiertos de la estepa, por lo que no está presente en el bosque. Por último, dado que las especies que integran la categoría son aves marinas, los restos de *aves*

Capítulo 12. Paisajes tafonómicos de huesos de aves: aspectos generales

exclusivamente nadadoras se concentran en la costa marina.

En segundo lugar, la Tabla también permite ver que en la costa marina están representadas las tres categorías, mientras que en la estepa son dos -*aves voladoras* y *exclusivamente corredoras*- y en el ecotono con el bosque sólo una -*las aves voladoras*-. Es decir que el registro de la costa no sólo es el más abundante, sino que es el más diverso en lo que respecta a las categorías *taxon-free* representadas.

Una última apreciación general de la Tabla 12.8. se relaciona con la conformación del registro óseo de aves en el sur de Patagonia. A nivel regional, el mismo estará constituido fundamentalmente por restos de *aves exclusivamente nadadoras*, mientras que las *aves voladoras* tendrán menor representación y los restos de *aves exclusivamente corredoras* estarán muy poco representados.

Al evaluar la distribución de los huesos por tipo de hábitat, en la Tabla 12.9. vemos que los costeros son lo que presentan la mayor diversidad de categorías. Las *aves voladoras* están más representadas en hábitats costeros y acuáticos, lo que es acorde con el uso de hábitat preferencial de las especies incluidas en la categoría, mientras que los restos de *aves exclusivamente corredoras* son más abundantes en los hábitats terrestres. Una conclusión importante es que, por lo menos bajo condiciones ambientales como las de los ecosistemas modernos, la acción de los procesos tafonómicos no influye en el grado de autoctonía que puedan tener los restos de aves, ya que, en líneas generales el registro refleja fundamentalmente el uso de hábitat de las mismas.

Tabla 12.9. - Valores de MNE y porcentajes de cada categoría *taxon-free* de aves por tipo de hábitat (en cada localidad). Subtotales por categoría (MNE y %) y total general (MNE y %). Los subtotales (porcentajes) por categoría *taxon-free* son con respecto al total de los restos de aves.

Categoría <i>taxon-free</i>	Tipo de hábitat	P. N. P. M.	R. G.	R. P. C. V.	P. M.	Total	%
Aves voladoras	Acuático	70	46	-	77	193	42%
	Terrestre	1	10	-	-	11	2,4%
	Costero	-	20	149	86	255	55,6%
Subtotal aves voladoras						459	13,5%
Aves excl. corredoras	Acuático	2	-	-	1	3	5,5%
	Terrestre	1	45	-	-	46	85,2%
	Costero	-	-	-	5	5	9,3%
Subtotal aves exclusivamente corredoras						54	1,6%
Aves excl. nadadoras	Acuático	-	-	-	-	-	-
	Terrestre	-	-	-	-	-	-
	Costero	-	-	1675	1206	2881	100%
Subtotal aves exclusivamente nadadoras						2881	84,9%
Total aves						3394	100%

P.N.P.M = Parque Nacional Perito Moreno; R.G. = valle del río Gallegos; R.P.C.V. = Reserva Provincial Cabo Virgenes; P.M. = Punta Medanosa.

Diversidad faunística

La representación faunística en cada una de las localidades se presenta en la Tabla 12.10., en la que se discriminan los porcentajes de restos de mamíferos y de aves, incluyendo los porcentajes para cada una de las categorías establecidas para cada uno de estos taxa.

Tabla 12.10. - Representación de mamíferos y aves en el registro óseo de las cuatro localidades santacruceñas. Todos los porcentajes se calcularon con respecto al MNE Total.

	P.N.P.M.	R.G.	R.P.C.V.	P.M.
MNE Total	2035	295 ⁽¹⁾	2125 ⁽¹⁾	1628 ⁽¹⁾
% Mamíferos	96,4	58,3	3,3	14,2
Mamíferos grandes	93 %	53,5 %	3 %	14,3 %
Mamíferos pequeños	3,4 %	5 %	0,3 %	0,5 %
% Aves	3,6	41,5	95,4 ⁽²⁾	85,5 ⁽²⁾
Aves voladoras	3,5 %	25,8 %	7 %	10,2 %
Aves exclusivam. corredoras	0,1 %	15,2 %	-	0,4 %
Aves exclusivam. nadadoras	-	-	79 %	74,2 %

P.N.P.M = Parque Nacional Perito Moreno; R.G. = valle del río Gallegos; R.P.C.V. = Reserva Provincial Cabo Vírgenes; P.M. = Punta Medanosa. ⁽¹⁾ incluye los restos de peces. ⁽²⁾ incluye los restos de aves indeterminadas.

En la Tabla puede verse que la composición faunística del registro óseo de cada localidad varía en función de la representación de mamíferos y aves. La primera observación importante es que, en las localidades costeras relacionadas con colonias de nidificación, los restos de aves constituyen la porción más importante del registro óseo (el 95,4% en R. P. Cabo Vírgenes y el 85,5% en Punta Medanosa). En cambio, en sectores de estepa cordillerana asociados a cuerpos de agua de origen glaciario, los restos de mamíferos son los que predominan (el 96% en el P. N. Perito Moreno). En ambientes fluviales como los sectores relevados en la cuenca del río Gallegos, predominan los restos de mamíferos pero los de aves también están muy representados (58,3% para mamíferos y 41,5% para las aves).

En lo que respecta a los mamíferos, en todos los casos predominaron los restos correspondientes a los de mayor tamaño. Como en otros lugares del mundo, el sesgo en la representación derivado del tamaño corporal de los organismos tiene gran importancia en el registro óseo del sur de Patagonia. Pero, como ya hemos puntualizado en Capítulos anteriores, esta afirmación no puede extenderse a los restos de aves. Este tema es importante, debido a que como afirman Behrensmeyer y Dechant-Boaz (1980:81) [...] *with more detailed knowledge of*

size-related taphonomic processes, it may be possible to estimate some aspects of past community structure. En el caso de las aves patagónicas es posible establecer que, a pesar de su tamaño corporal pequeño, sus restos estarán más representados que los de mamíferos en contextos relacionados con ambientes marinos. Por otro lado, al considerar sólo a las aves, las de mayor tamaño corporal (*Pterocnemia pennata*) son las menos representadas.

Entonces, en contextos como los existentes en el sur de Patagonia, en donde las poblaciones de aves marinas son extremadamente numerosas y en los que los carnívoros tienen escaso poder de destrucción de huesos, es posible una gran representación de las aves aunque sean microvertebrados.

Implicaciones para el registro fósil

La densidad, la distribución y la representación faunística son variables significativas para comprender las historias de formación de los registros óseos de una región. Debido a que estas variables están determinadas ecológica y ambientalmente, las estimaciones obtenidas en otros lugares del mundo no siempre son válidas para entender depósitos de huesos en el sur de Patagonia continental. En el marco de la interpretación zooarqueológica, los resultados que hemos obtenido al respecto son útiles para modelar varios temas tafonómicos, entre los cuáles se destaca establecer el papel de los actores y procesos no humanos en la conformación de los depósitos de huesos de aves.

En primer lugar, las estimaciones de los valores que asumen estas variables son instrumentos que permiten evaluar la integridad de los registros arqueofaunísticos en diferentes puntos de un paisaje. Tal como ha planteado Borrero (2001a), el "ruido de fondo" de la depositación natural de huesos en los diferentes hábitats patagónicos constituyen un medio para evaluar las posibilidades de contaminación de los registros arqueológicos. En diferentes puntos de un paisaje, la posibilidad de que exista superposición entre artefactos u otros restos arqueológicos y huesos derivados de muertes naturales variará en función de las características del registro arqueológico y de la forma que asuma la depositación natural de restos. Por lo tanto, conocer la conformación del registro óseo en distintas unidades ambientales y condiciones contextuales es un medio para estimar el grado de integridad del registro arqueofaunístico. A partir de los resultados de las observaciones efectuadas, es posible establecer que una de las formas más evidentes en que los procesos naturales pueden afectar a los registros arqueológicos es a través de la acumulación de restos en lugares recurrentemente utilizados por los humanos. Por ejemplo, en el P. N. Perito Moreno la transecta que registra mayor densidad de restos y carcasas es la efectuada en el alero Destacamento Guardaparques, que alberga un sitio arqueológico. Es factible pensar que, como

sucede actualmente, tanto éste como otros abrigos rocosos de la localidad hayan constituido lugares de mayor acumulación por la acción de los carnívoros y por muertes naturales⁷. De esta manera, se pueden producir palimpsestos en los que estarán incluidos artefactos y restos depositados por los habitantes humanos y no humanos de estos *loci*.

Esta afirmación general incluye a los restos de todos los vertebrados, pero es especialmente significativo en el caso de las aves. Son muy pocos los huesos de aves que se preservan en ambientes esteparios y, debido a la intensidad de los procesos tafonómicos, es factible que gran parte de ellos sean destruidos antes de ser cubiertos por sedimentos. Sólo en lugares con altas tasas de sedimentación o condiciones que atemperen la acción de los procesos destructivos podrán conservarse algunos de sus huesos. En este sector de la estepa cordillerana, así como en otros que presenten características similares, los abrigos rocosos constituyen puntos en el paisaje que reúnen estas características.

Entonces, la distribución y la densidad de restos que puede acumularse en un sector del espacio son una medida de las probabilidades de "contaminación" de registros arqueológicos, así como de la intensidad que puede tener la misma en ese sector. Por su parte, la representación faunística permite estimar cuáles serán los taxa o clases de organismos que más probablemente pueden afectar la integridad de estos registros. A partir de nuestras observaciones, es posible generar expectativas al respecto para las diferentes unidades ambientales del sur de Patagonia continental.

En líneas generales, las probabilidades de contaminación de depósitos arqueológicos por la muerte natural de aves son muy altas en la costa marina. En esta unidad ambiental, todos los restos de aves relacionados con un registro arqueológico particular pueden ser producto de la depositación natural debida a la dinámica de las colonias de nidificación. En la estepa y el ecotono con el bosque, en cambio, las posibilidades de superposición son muy bajas, excepto en los abrigos rocosos, que constituyen sectores de gran acumulación natural en estas unidades ambientales. Es decir que tanto la probabilidad de que la depositación natural pueda afectar registros arqueofaunísticos, como la magnitud que puede tener la contaminación, son marcadamente mayores en la costa marina que en otras unidades ambientales. Estas afirmaciones tienen validez para abordar tanto los procesos actuales de contaminación, como para modelar la forma en que esto pudo haber ocurrido en el pasado. En el Capítulo 15 discutiremos con mayor profundidad todos estos temas, al aplicar el conocimiento tafonómico adquirido para la interpretación de los conjuntos avifaunísticos de varios sitios arqueológicos del sur de Patagonia continental.

⁷ Este tema será desarrollado en el Capítulo 15, al analizar los casos arqueológicos.

En segundo lugar, estas características del registro óseo -densidad, distribución y representación faunística- son una medida de la preservación y destrucción de restos en diferentes puntos del paisaje. Varios de los procesos tafonómicos que afectan a los restos de vertebrados depositados naturalmente son los mismos que pueden operar sobre los restos acumulados por actores humanos, ya que la meteorización, el pisoteo o la acción de líquenes también pudieron tener importancia en la conformación de los conjuntos arqueofaunísticos. Además, los restos orgánicos desechados por los humanos pudieron ser aprovechados posteriormente por carroñeros, que de esta forma modifican propiedades del registro arqueológico -como la representación taxonómica y anatómica- que son importantes para discutir diversos aspectos de la conducta humana. Entonces, el conocimiento generado a partir de los estudios actualísticos es un instrumento que permite estimar parte de la historia tafonómica de los conjuntos arqueofaunísticos en diferentes puntos de una región o un paisaje. En el caso patagónico, la importancia de la meteorización y de la acción de carnívoros variarán entre unidades ambientales, tal como hemos discutido en Capítulos anteriores y en este mismo Capítulo. Por lo tanto, la interpretación de las trazas y patrones que los mismos imponen al registro arqueofaunístico en distintos puntos de la región deberá incluir las estimaciones que hemos hecho al respecto. La discusión tafonómica que hemos efectuado para cada localidad es un marco tafonómico adecuado para entender registros avifaunísticos en diferentes unidades ambientales. Tanto estas discusiones como los temas más generales que tratamos en este Capítulo permitirán tener un marco para la interpretación tafonómica en la región. Esperamos mostrar la importancia que tienen estos temas al interpretar los registros arqueológicos en el Capítulo 15.

Un último punto que queremos destacar con respecto a la densidad, distribución y representación faunística en registros óseos del sur de Patagonia es que estos resultados constituyen un aporte para las discusiones más amplias al respecto, relacionadas con el registro de vertebrados en diversas partes del mundo. La diversidad existente en los registros óseos actuales con respecto a estas variables permite estimar aspectos del registro fósil como su *fidelidad* y *resolución*⁸ (*sensu* Behrensmeyer *et al.* 2000). También permite abordar la relación existente entre variables ambientales y registro óseos, incorporando a la discusión condiciones poco monitoreadas desde el punto de vista tafonómico, como son las existentes en el sur de Sudamérica. En este caso, también se están aportando casos que no sólo implican condiciones

⁸ Para Behrensmeyer y colaboradores (2000:114) [...]“fidelity” refers to how closely (faithfully, accurately, truthfully) the fossil record captures original biological information, be it spatial patterning or the presence/absence and relative abundances of species; and “resolution” refers to the acuity or sharpness of that record, i.e. the finest temporal or spatial bin into which the fossil remains can confidently be assigned.

ambientales particulares, sino que se incluye en la discusión a restos de un grupo de vertebrados escasamente conocido tafonómicamente, las aves. Es decir que las investigaciones desarrolladas constituyen un aporte para el desarrollo general de la tafonomía comparativa, tanto desde el punto de vista ambiental como del grupo de organismos de interés.

PATRONES DE REPRESENTACIÓN DE PARTES ESQUELETARIAS DE AVES

La clasificación de las aves patagónicas en categorías *taxon-free* relacionadas con la biomecánica de la locomoción constituye un instrumento metodológico sensible para discriminar algunos de los factores que inciden en la destrucción diferencial de partes esqueléticas. Como ya hemos puntualizado, las diferencias anatómicas tienen correlatos en la constitución del esqueleto y, por lo tanto, pueden ocasionar diferencias en la preservación de huesos correspondientes a diferentes constituciones anatómicas. En el caso de los mamíferos, esto ha sido corroborado a partir de mediciones de densidad mineral de especies de variados planes corporales. Por ejemplo, Kreutzer (1992) ha demostrado que los valores de densidad mineral de un mismo elemento óseo son variables para cérvidos y bóvidos, debido a las diferencias funcionales del elemento en los respectivos esqueletos. De la misma manera, Lam y colaboradores (1999) han establecido las variaciones existentes al respecto entre bóvidos, cérvidos y équidos.

Ya hemos presentado y discutido las diferencias anatómicas existentes en cada una de las categorías *taxon-free* de aves (ver Capítulos 2 y 4). Desafortunadamente, los únicos valores de densidad mineral para las especies patagónicas son los correspondientes a *Pterocnemia pennata* y, por extensión, a las aves exclusivamente corredoras presentes en la región desde fines del Pleistoceno. Por lo tanto, es difícil evaluar el papel de esta propiedad en la preservación de las diferentes partes esqueléticas de aves más profundamente de lo que estipuláramos en el Capítulo 6 (ver "Características anatómicas de las aves y preservación"). Sin embargo, independientemente de la causa de la destrucción o preservación, las observaciones actuales efectuadas permitieron obtener una medida empírica de la representación de partes esqueléticas de las tres categorías *taxon-free* de aves, que es producto exclusivamente de factores naturales. Como resultado, los patrones de representación de partes esqueléticas de aves que establecimos pueden ser considerados como enunciados a contrastar tanto a través de nuevos estudios actualísticos como en función de su utilización como instrumento para entender registro fósiles.

Al discutir los perfiles de partes esqueléticas en cada una de las localidades, vimos que puede aislarse un patrón específico de representación para cada una de las categorías *taxon-free* de aves. Este patrón puede verse de forma más clara en la Tabla 12.11., en la que se presentan los perfiles de partes esqueléticas obtenidos para cada una de las categorías en cada una de las

localidades.

Un aspecto que es necesario aclarar se relaciona con las diferencias en la cantidad de huesos que conforman el conjunto correspondiente a cada una de las categorías, tema que ya discutimos brevemente al analizar cada una de las localidades. Como se viera en Capítulos anteriores, el conjunto más grande corresponde a las *aves exclusivamente nadadoras* -aunque los huesos de estas aves sólo fueron registrados en dos de las localidades-. Esta abundancia de restos refleja la alta mortalidad de pichones y juveniles de Spheniscidae durante el período de cría. El conjunto de *aves voladoras* es el segundo en tamaño, lo que seguramente se relaciona con el hecho de que la categoría incluye varias Familias de aves de la región. El conjunto de huesos de *aves exclusivamente corredoras* es el menor, y los restos -presentes sólo en tres de las localidades- son muy escasos.

Tabla 12.11. - Representación de unidades anatómicas de las tres categorías de aves en las cuatro localidades de Santa Cruz.

Categoría <i>taxon-free</i>	Unidades anatómicas	P. N. P. M.	R. G.	R. P. C. V.	P. M. (1)
Aves voladoras	Ext. Anteriores	52,2%	37%	34,5%	56,5%
	Cintura Escapular	14,5%	21%	13,5%	9%
	Ext. Posteriores	13%	16%	28%	18,5%
	Esqueleto Axial	18,8%	26%	23%	5%
	Cintura Pélvica	1,5%	-	1%	4%
Aves exclusivamente corredoras	Ext. Anteriores	-	-	-	-
	Cintura Escapular	-	2,25%	-	-
	Ext. Posteriores	100%	51%	-	67%
	Esqueleto Axial	-	44,5%	-	16,5%
	Cintura Pélvica	-	2,25%	-	-
Aves exclusivamente nadadoras	Ext. Anteriores	-	-	32%	32%
	Cintura Escapular	-	-	16%	17,5%
	Ext. Posteriores	-	-	35%	33,5%
	Esqueleto Axial	-	-	11%	7%
	Cintura Pélvica	-	-	6%	8%

P.N.P.M. = Parque Nacional Perito Moreno; R.G. = cuenca del río Gallegos; R.P.C.V. = Reserva Provincial Cabo Vírgenes; P.M. = Punta Medanosa. ⁽¹⁾ No se incluyen los porcentajes de huesos largos indeterminados de cada categoría.

Estas diferencias no reflejan un problema de muestreo, ya que, como aclaramos en el Capítulo 7, se puso especial cuidado en relevar hábitats específicos de cada una de las categorías. El caso más claro es el de las *aves exclusivamente corredoras*, cuyos restos son muy escasos aunque en cada una de las localidades se plantearon transectas destinadas a muestrear sectores recurrentemente utilizados por estas aves. *Entonces, consideramos que las diferencias en el tamaño de los conjuntos reflejan la abundancia y mortalidad natural de las especies incluidas en cada una de las categorías. Es decir que las respectivas cantidades de huesos*

que conforman los conjuntos por categoría están mostrando diferencias significativas ecológicamente. La información presentada en el Capítulo 5 respecto de las comunidades de aves y las estimaciones poblacionales y de mortalidad de algunas especies patagónicas sustentan esta afirmación.

Aunque existen variaciones, el patrón característico de representación de partes esqueléticas observado en cada una de las localidades también se hace evidente al analizarlas en conjunto. En la Tabla 12.11. puede verse que este patrón consiste en el predominio de los elementos de las extremidades anteriores entre las *aves voladoras*; de las extremidades posteriores en las *exclusivamente corredoras* y de ambas extremidades en las *aves exclusivamente nadadoras*. Además, la cintura pélvica es la porción anatómica menos representada en las tres categorías de aves. Esta última afirmación es interesante, ya que una de nuestras expectativas⁹ era que la unión sinsacro/pelvis fuese uno de los segmentos anatómicos más preservados. Apoyamos esta expectativa en el hecho de que el valor de densidad mineral respectivo se encontraba entre los más altos obtenidos para el ñandú petiso. Dada la función de sostén que poseen estos elementos, consideramos que esto podía extenderse a las otras categorías de aves. Como vemos, el relevamiento del registro óseo moderno permitió establecer que esta expectativa no se cumple para ninguna de las categorías, incluyendo a las *aves exclusivamente corredoras*. Por lo tanto, en este caso habrá que explorar causas diferentes de la densidad mineral para entender la desaparición de estos elementos en los registros óseos.

Otra diferencia visible en los perfiles es que la diversidad de porciones anatómicas representadas es variable entre categorías. La que presenta menor diversidad es la de las *aves exclusivamente corredoras*, en la que los elementos correspondientes a las extremidades posteriores y el esqueleto axial son los más representados, mientras que las cinturas escapular y pélvica sólo están presentes en una de las localidades. Esta baja diversidad puede ser un efecto de la cantidad de huesos registrados para esta categoría, que como se dijera son muy pocos. Como puede verse, cuanto mayor es la cantidad de huesos (transectas en el río Gallegos) mayor es la diversidad.

Los resultados obtenidos por otros investigadores con respecto a este patrón de representación de partes esqueléticas son coincidentes con los nuestros. El perfil de partes esqueléticas de *aves exclusivamente corredoras* que detectamos es semejante al establecido por Belardi (1999). Los resultados de Ericson (1987), Livingston (1989) y de Serjeantson y colaboradores (1993), avalan que en acumulaciones naturales predominan las extremidades anteriores de las *aves voladoras*. En el caso de las *aves exclusivamente nadadoras*, el único trabajo tafonómico efectuado al

⁹ Presentada en el Capítulo 6.

respecto (Emslie 1995) reporta perfiles que son similares a los establecidos por nosotros.

En este Capítulo no vamos a discutir cuáles fueron los procesos tafonómicos que produjeron estos perfiles, debido a que ya analizamos el tema en cada una de las localidades. Como síntesis, es posible plantear que no hay grandes diferencias en las propiedades tafonómicas de los huesos de los tres grupos de aves. Tal como estableciéramos en los Capítulos correspondientes, lo que se desprende de las observaciones es que los patrones de representación de partes esqueléticas son el resultado de la acción conjunta de varios procesos tafonómicos (principalmente meteorización y acción de carnívoros) que promueven la destrucción diferencial de elementos. Entonces, aunque los perfiles de representación de partes esqueléticas de cada categoría *taxon-free* difieren - especialmente en lo que respecta a las extremidades- los procesos que pueden considerarse responsables de las respectivas historias tafonómicas son similares. Pero si los procesos tafonómicos que moldean los conjuntos de huesos de los tres grupos de aves patagónicas son los mismos, ¿cuál es la causa de los diferentes perfiles de representación de partes esqueléticas?

Una de las razones frecuentemente citadas para dar cuenta de la representación de partes esqueléticas es la atrición mediada por la densidad (Lyman 1994a, entre otros). Esto implica que, frente a los procesos tafonómicos, partes esqueléticas con diferente densidad van a reaccionar de forma distinta. Aquellas con mayor densidad tendrán mayor resistencia a los procesos tafonómicos, mientras que las que presenten menor densidad ósea se verán más afectadas.

Como dijéramos, los diferentes modos de locomoción de los tres grupos de aves patagónicas plantean requerimientos distintos a los respectivos esqueletos. Proponemos que estas diferencias se expresan en la densidad mineral de cada uno de los elementos, variando de acuerdo con el tipo de locomoción. Es decir que, si efectivamente las partes esqueléticas registradas para cada uno de los grupos de aves son aquellas más resistentes a los procesos tafonómicos, entonces sus respectivos valores de densidad mineral deberían reflejar este hecho.

A partir de los valores establecidos para *Pterocnemia pennata*, es posible establecer que, efectivamente, los elementos pertenecientes a las extremidades posteriores de las *aves exclusivamente corredoras* se encuentran entre los que presentan valores más altos de densidad mineral (ver Cruz y Elkin 2003; Fernández *et al.* 2001). En los Rheidae las extremidades posteriores están muy desarrolladas, en función de su adaptación corredora. Los huesos de estas extremidades poseen paredes gruesas y densas, lo que es acorde con sus mayores valores de densidad mineral. Cuando se obtengan valores de densidad mineral para huesos correspondientes a aves incluidas en las otras dos categorías *taxon-free* y los mismos puedan compararse con los de *aves exclusivamente corredoras*, entonces podrá contrastarse de forma más completa esta

hipótesis. Aunque la relación entre mayor densidad mineral y mayor representación en el registro óseo no sea corroborada para todos los elementos -tal como vimos para el caso de sinsacro/pelvis- pensamos que esta propiedad de los huesos será la causa más importante de la conformación de los patrones de partes esqueléticas. Esperamos que, en el futuro cercano, la obtención de los valores de densidad mineral para mayor cantidad de aves permita una primera contrastación de este enunciado.

Implicaciones arqueológicas

Los resultados de las observaciones tafonómicas que hemos presentado tienen implicaciones para la interpretación de los registros arqueológicos que incluyen huesos de aves. En primer lugar, permiten afirmar que los procesos tafonómicos no operan de forma similar sobre los huesos de diferentes grupos de organismos. Sobre la base de los correspondientes valores de densidad mineral, se ha planteado que las secuencias de destrucción de los huesos de ñandúes y camélidos son diferentes (Fernández *et al.* 2001). Esto implica que, aún en un mismo sitio arqueológico, no es posible estimar la integridad del subconjunto de huesos de aves a partir de lo establecido al respecto para los huesos de otro taxón, por ejemplo los ungulados. Es necesario, entonces, contar con principios que permitan estimar la historia tafonómica de los huesos de cada taxón por separado.

Esta afirmación, que ya hemos reiterado a lo largo de varios Capítulos, cobra especial importancia a la luz de los perfiles de representación de partes esqueléticas que hemos analizado. Hay que considerar que existen variables -como el tamaño del animal, el tipo de locomoción y la estructura de los huesos- que impiden que los patrones referibles a los huesos de un determinado grupo de organismos sean los esperables para los de otros, aun perteneciendo a un mismo taxón o clase de tamaño¹⁰. En el caso de las aves, hemos visto que la locomoción es un factor que influye marcadamente en la conformación anatómica y, por lo tanto, en la morfología, estructura y densidad de los elementos. Existen, por lo tanto, diferentes posibilidades de preservación para los mismos elementos de cada uno de los planes corporales y esqueléticos de las aves.

En segundo lugar, a través de los resultados de estos estudios actualísticos es posible apreciar que la representación de partes esqueléticas en conjuntos naturales no es azarosa, sino que presenta patrones consistentes, aún en unidades ambientales diferentes. Estos patrones pueden coincidir con los resultantes de la actividad humana (*ver* Bovy 2002). Por lo tanto, en aquellos sitios en los que la representación de partes esqueléticas sea similar o igual a la presente en los

¹⁰ En este caso nos estamos refiriendo a categorías taxonómicas como Mamíferos o Aves. También estamos aludiendo a categorías de tamaño amplias, que incluyen organismos con diferencias anatómicas relacionadas con la función particular de cada elemento óseo.

conjuntos naturales, no puede descartarse que la acción conjunta de los procesos tafonómicos actuantes tuvo un papel importante en su conformación, aunque existan otras líneas de evidencia (como huellas de corte) que permitan inferir actividad humana.

Un ejemplo es el caso de los registros arqueológicos que poseen restos de Rheidae (*aves exclusivamente corredoras*). El patrón sesgado hacia una mayor representación de elementos correspondientes a las extremidades posteriores -registrado en los conjuntos naturales- también ha sido detectado en varios sitios arqueológicos de Pampa y Patagonia (Belardi 1999; Cruz y Elkin 2003; Fernández 2000, Fernández *et al.* 2001). Esta coincidencia permite afirmar que este patrón no es una herramienta operativa para establecer cuáles fueron las decisiones económicas de los grupos humanos o cuál fue la funcionalidad del sitio. En cambio, es posible que los mismos procesos tafonómicos que dieron forma a los conjuntos naturales actuaran sobre los huesos de los depósitos arqueológicos, dando origen a los patrones coincidentes.

Un último aspecto a tener en cuenta es que las variaciones en los patrones de representación de partes esqueléticas de aves no son necesariamente un indicador directo del agente acumulador involucrado, como han planteado algunos autores (*ver* discusión al respecto en Capítulo 3). Nuestros resultados indican que -además del tamaño de las presas, el agente acumulador o la actividad humana involucrada- otro factor importante de variabilidad es la estructura anatómica de los diferentes grupos de aves.

Como se ha estipulado para los restos de mamíferos, diferentes actividades humanas pueden derivar en perfiles de representación de partes esqueléticas variados. Los perfiles derivados de procesos naturales como los que hemos presentado y discutido aquí constituyen, por lo tanto, un instrumento con el cual evaluar la representación de partes esqueléticas en los registros arqueológicos que incluyan huesos de aves. A partir de ellos -y en unión con otras líneas de evidencia- se podrá estimar cuál fue el papel de los procesos naturales en la conformación última de los conjuntos.

POTENCIAL DE PRESERVACIÓN

Behrensmeyer y colaboradores (2000:135) plantearon que [...] *an important goal for taphonomy is to develop more rigorous measures of "preservation potential" for different types of organisms*. Según estos investigadores, sería importante que este potencial de preservación sea considerado en relación a organismos que presenten diferentes planes corporales, estrategias de vida y condiciones ecológicas.

El potencial de preservación de los restos de un grupo de organismos debería reflejar las posibilidades que los mismos tienen para sobrevivir a los procesos tafonómicos bajo diferentes

contextos ambientales. En el marco comparativo que plantean Behrensmeier y colaboradores (2000), consideramos que nuestras observaciones permiten una primera discusión al respecto, efectuando estimaciones relativas para los restos de varios animales patagónicos. Conocer el potencial de preservación permitirá generar expectativas tafonómicas acerca de la composición de los registros óseos de la región, que serán útiles para discutir temas arqueológicos como la amplitud de la dieta humana o la movilidad en función de los recursos de una región.

En este marco, compararemos algunas propiedades tafonómicas que presentan los huesos de aves *-voladoras, exclusivamente corredoras y exclusivamente nadadoras-* y de mamíferos grandes, para estimar si tienen diferentes potenciales de preservación bajo las mismas condiciones ambientales. Aunque nuestro interés se centra en las aves y su registro óseo, decidimos incluir a los mamíferos grandes en la discusión debido a que esta categoría incluye especies recurrentemente representadas en los registros arqueológicos de toda la región *-especialmente guanaco-*. Por lo tanto, la comparación permitirá generar instrumentos para entender estos registros y así integrarlos de manera confiable a las explicaciones arqueológicas.

Un modelo que permite abordar el tema es el “Modelo Tafonómico Recíproco” (Kowalewski 1997), ya que relaciona el potencial de preservación de los restos con algunas propiedades de sus registros óseos (la integridad, la tendencia al promediado temporal y a la mezcla espacial). En el caso patagónico, si los registros óseos de mamíferos grandes y las diferentes categorías *taxon-free* de aves son un reflejo de la forma en que los procesos tafonómicos los afectan diferencialmente, entonces sus restos tendrán distinto valor como evidencia para evaluar hipótesis y efectuar inferencias acerca del comportamiento humano en contextos específicos.

En Capítulos anteriores presentamos las propiedades del registro óseo de las categorías *taxon-free* de aves y de mamíferos grandes en cada una de las localidades, que presentan tendencias generales para cada grupo de organismos. ¿Qué es lo que nos dicen estas propiedades con respecto a la preservación de los huesos?. En primer lugar, que en la superficie terrestre los huesos de mamíferos grandes pueden tener historias tafonómicas más largas que los de aves. Aunque existen diferencias entre localidades, el registro óseo de mamíferos grandes está constituido por una alta proporción de huesos desarticulados y en su mayoría aislados (*ver* Tabla 12.12.), propiedades que en el sur de Patagonia son relacionables con largos tiempos de exposición, que permiten la desarticulación completa y la dispersión antes del enterramiento o destrucción total¹¹.

En función de observaciones tafonómicas en otras zonas de Patagonia (Borrero 1989, 1990,

¹¹ La mayor cantidad de huesos articulados y conformando una concentración en el P. N. Perito Moreno deriva del hecho que dos de las transectas muestrearon sectores utilizados por los pumas para matar guanacos.

Capítulo 12. Paisajes tafonómicos de huesos de aves: aspectos generales

2001a, 2001c) y de los resultados obtenidos en las localidades presentadas, no consideramos que los carnívoros tengan un papel importante en la destrucción de los huesos de mamíferos grandes. Este es un resultado a más largo plazo, en el que tienen mayor influencia otros procesos tafonómicos, el más importante de los cuales es la meteorización. El patrón de meteorización de los huesos de mamíferos grandes en todas las localidades presenta un amplio espectro de estadios, con preponderancia de los estadios 2 y 3, lo que indica un largo tiempo relativo de exposición. Otra línea de evidencia que apoya los datos de meteorización es que los porcentajes de huesos de mamíferos grandes que presentan parte o la totalidad de su superficie cubierta por líquenes son los más altos registrados, lo que implica la exposición durante un tiempo prolongado. Por último, los huesos de mamíferos grandes son los que presentan mayor cantidad de casos con la superficie cubierta por sedimentos, lo cual en este ambiente es relacionable con una larga permanencia en la superficie.

Tabla 12.12. - Propiedades tafonómicas de los huesos de mamíferos grandes en las cuatro localidades de Santa Cruz.

Variables		P. N. P. M.	R. G.	R. P. C. V.	P. M.
Articulación	Desarticulados	65,5%	100%	89%	98%
	Articulados	34,5%	-	11%	2%
Tipo de concentración	Huesos aislados	26%	85%	73%	64%
	Concentraciones	74%	15%	27%	36%
Meteorización	No meteorizados	29,5%	1%	13%	16%
	Estadio 1	26,4%	8,5%	5%	16%
	Estadio 2	18,7%	26,5%	27%	19%
	Estadio 3	18,4%	50%	19%	39%
	Estadio 4	4%	11%	22%	7%
	Estadio 5	0,4%	0,5%	-	1,5%
	No determinado	2,6%	2,5%	14%	1,5%
Fracturas	Huesos fracturados	34,8%	72%	57%	51%
	Huesos no fracturados	65,2%	28%	43%	49%
Con líquenes y/o musgo	Presencia	4%	38%	24%	-
	Ausencia	96%	62%	76%	100%
Modificaciones por carnívoros	Presencia	8%	2%	-	0,5%
	Ausencia	92%	98%	100%	99,5%
Enterramiento	Huesos enterrados	8%	27%	5%	41%
	Huesos no enterrados	92%	73%	95%	59%

En cambio, las propiedades de los huesos de aves permiten afirmar que, aunque se depositan huesos más frecuentemente, éstos permanecen en la superficie un tiempo menor que los de mamíferos grandes. Esta afirmación general tiene aspectos diferentes para cada una de las tres categorías *taxon-free*.

Los huesos de *aves voladoras* se registraron desarticulados en la mayoría de los casos, pero hubo altos porcentajes de huesos articulados en las cuatro localidades (Tabla 12.13.). Además, también hubo importantes porcentajes de huesos en concentraciones. Estas características, unidas

Capítulo 12. Paisajes tafonómicos de huesos de aves: aspectos generales

al hecho de que los perfiles de meteorización muestran preponderancia de huesos frescos o levemente meteorizados, permiten afirmar que, en general, los restos registrados corresponden a eventos de depositación relativamente recientes. Confirmando esta apreciación, los porcentajes de fracturas son más bajos que los de mamíferos, no se registró la presencia de líquenes o musgo en ninguno de los huesos de la categoría, y los huesos sepultados son escasos, excepto en Punta Medanosa en donde las condiciones del sustrato permiten que huesos de diferentes taxa puedan ser sepultados rápidamente. Como síntesis, a partir de las propiedades de los restos de esta categoría de aves puede decirse que sus huesos permanecen poco tiempo en la superficie terrestre y aquellos huesos que no sean rápidamente sepultados serán destruidos en un corto lapso.

Tabla 12.13. - Propiedades tafonómicas de los huesos de *aves voladoras* en las cuatro localidades de Santa Cruz.

Variables		P. N. P. M.	R. G.	R. P. C. V.	P. M.
Articulación	Desarticulados	62%	67%	50,3%	77%
	Articulados	38%	33%	49,7%	23%
Tipo de concentración	Huesos aislados	59%	39%	62%	61%
	Concentraciones	41%	61%	38%	39%
Meteorización	No meteorizados	59%	34%	84,5%	43%
	Estadio 1	35%	62%	13,5%	22%
	Estadio 2	4,5%	4%	2%	26%
	Estadio 3	-	-	-	6%
	Estadio 4	1,5%	-	-	3%
	Estadio 5	-	-	-	-
Fracturas	Huesos fracturados	17%	24%	43%	30%
	Huesos no fracturados	83%	76%	57%	70%
Con líquenes y/o musgo	Presencia	-	-	-	-
	Ausencia	100%	100%	100%	100%
Modificaciones por carnívoros	Presencia	6%	1%	2%	-
	Ausencia	94%	99%	98%	100%
Enterramiento	Huesos enterrados	-	5%	0,7%	44%
	Huesos no enterrados	100%	95%	99,3%	56%

Con respecto a los huesos de *aves exclusivamente corredoras*, cuyas propiedades tafonómicas se presentan en la Tabla 12.14., los mismos presentan diferencias y similitudes en relación a los de *aves voladoras*. Si bien las observaciones sobre supervivencia de huesos de *aves exclusivamente corredoras* permiten afirmar que la destrucción inicial por carnívoros es alta, como en los de *aves voladoras*, la incidencia de la meteorización es importante a más largo plazo, indicando que los huesos que sobreviven a los carnívoros tienen mayores tiempos de exposición. Estos tiempos de exposición más largos pueden establecerse a partir de los perfiles de meteorización, que aunque incluyen huesos no meteorizados y levemente meteorizados, también presentan una gran cantidad en estadios más altos.

Esta mayor supervivencia se expresa diferencialmente en el esqueleto de las *aves*.

Capítulo 12. Paisajes tafonómicos de huesos de aves: aspectos generales

exclusivamente corredoras, ya que -como ya analizamos- existe una mayor representación de las extremidades posteriores. Podría afirmarse que parte del esqueleto de las *aves exclusivamente corredoras* comparte con el de *aves voladoras* la tendencia hacia una rápida destrucción, sea por carnivoros o por meteorización, mientras que las extremidades posteriores comparten con los huesos de mamíferos grandes una mayor supervivencia y más larga exposición antes de la destrucción o el sepultamiento. El hecho de que en una de las localidades (la cuenca del río Gallegos) se hayan registrado huesos de estas aves que presentaban líquenes es otra vía para confirmar que su duración puede ser mayor que la de los huesos de *aves voladoras*.

Tabla 12.14. - Propiedades tafonómicas de los huesos de *aves exclusivamente corredoras* en las cuatro localidades de Santa Cruz.

Variables		P. N. P. M.	R. G.	R. P. C. V.	P. M.
Articulación	Desarticulados	100%	100%	-	100%
	Articulados:	-	-	-	-
Tipo de concentración	Huesos aislados	100%	7%	-	33%
	Concentraciones	-	93%	-	67%
Meteorización	No meteorizados	33%	4%	-	33%
	Estadio 1	33%	67%	-	17%
	Estadio 2	-	29%	-	-
	Estadio 3	-	-	-	50%
	Estadio 4	34%	-	-	-
	Estadio 5	-	-	-	-
Fracturas	Huesos fracturados	4%	31%	-	67%
	Huesos no fracturados	66%	69%	-	33%
Con líquenes y/o musgo	Presencia	-	7%	-	-
	Ausencia	100%	93%	-	100%
Modificaciones por carnívoros	Presencia	-	9%	-	-
	Ausencia	100%	91%	-	100%
Enterramiento	Huesos enterrados	-	4%	-	33%
	Huesos no enterrados	100%	91%	-	67%

Por último, en Tabla 12.15. se presentan las propiedades tafonómicas de los huesos de *aves exclusivamente nadadoras*. Como en el caso de los restos de aves voladoras, los de estas aves presentan perfiles de meteorización sesgados hacia los estadios más bajos, debido a lo cual es posible establecer que su duración en la superficie terrestre es corta. Una diferencia con respecto a los restos de las otras categorías de aves es que en este caso la acción de los carnívoros es poco importante. En cambio, otros procesos tafonómicos como el pisoteo tienen una incidencia fundamental en las posibilidades de supervivencia de los huesos, el cual unido a la meteorización constituye un importante factor de destrucción.

Pero en este caso, dos variables tafonómicas -la abundancia y la densidad de los restos de esta categoría *taxon-free*- permiten pensar que el potencial de preservación será diferente al de las otras aves. La gran cantidad y concentración de los huesos posibilitará que por lo menos algunos

Capítulo 12. Paisajes tafonómicos de huesos de aves: aspectos generales

de ellos se conserven hasta el enterramiento. Es decir que, independientemente del hecho que las propiedades intrínsecas de los huesos de estas aves faciliten una rápida destrucción, la alta depositación en sectores acotados del espacio promueve la conservación de algunos de estos restos.

Tabla 12.15. - Propiedades tafonómicas de los huesos de *aves exclusivamente nadadoras* en las localidades de Santa Cruz.

Variables		P. N. P. M.	R. G.	R. P. C. V.	P. M.
Articulación	Desarticulados	-	-	83%	99,5%
	Articulados	-	-	17%	0,5%
Tipo de concentración	Huesos aislados	-	-	20%	22%
	Concentraciones	-	-	80%	78%
Meteorización	No meteorizados	-	-	58%	39,2%
	Estadio 1	-	-	40%	46,2%
	Estadio 2	-	-	1%	13%
	Estadio 3	-	-	0,3%	1,6%
	Estadio 4	-	-	-	-
	Estadio 5	-	-	-	-
	No determinado	-	-	0,7%	-
Fracturas	Huesos fracturados	-	-	27%	22%
	Huesos no fracturados	-	-	73%	78%
Con líquenes y/o musgo	Presencia	-	-	0,4%	-
	Ausencia	-	-	99,6%	100%
Modificaciones por carnívoros	Presencia	-	-	0,6%	-
	Ausencia	-	-	99,4%	100%
Enterramiento	Huesos enterrados	-	-	10%	32%
	Huesos no enterrados	-	-	90%	68%

En síntesis, se observan diferencias marcadas en el potencial de preservación que tienen los huesos de mamíferos grandes y de aves en el sur de Patagonia continental. Los restos de mamíferos grandes son poco afectados por la acción de carnívoros, su destrucción es fundamentalmente una función del largo tiempo de exposición y es causada principalmente por meteorización. En cambio, los huesos de aves pueden sufrir una mayor destrucción inicial por carnívoros y los huesos que sobreviven a este proceso tienen menores tiempos de exposición, ya que son destruidos rápidamente por los procesos tafonómicos actuantes. Hay dos excepciones al respecto. La primera la constituyen las extremidades posteriores de las *aves exclusivamente corredoras*, que tienen tiempos relativos de supervivencia más altos que otros huesos de aves. La segunda tiene relación con los restos de *aves exclusivamente nadadoras*, y en este caso su mayor potencial de preservación no se relaciona con las propiedades intrínsecas de sus huesos sino con la alta tasa de depositación relacionada con las colonias de nidificación.

En su "Modelo Tafonómico Recíproco", Kowalewski (1997) plantea que los huesos más robustos son más resistentes a los procesos tafonómicos. Esto tiene fuertes implicaciones en la calidad de los registros fósiles -incluidos los arqueológicos- de los diferentes organismos. Los

taxa que posean huesos robustos tendrán un registro más completo en función de sus altas posibilidades de preservación. Al mismo tiempo, serán más susceptibles a la mezcla temporal y espacial. Lo primero debido a que pueden permanecer largo tiempo en superficie, lo segundo en función de la mayor probabilidad de transporte *post-mortem*. En cambio, los restos más frágiles duran menos, por lo cual -si bien es menos frecuente que se preserven- cuando lo hacen proveen un registro con una mejor resolución temporal y espacial.

En el modelo se plantea que existen otras variables que pueden tener roles significativos sobre estas características de un registro óseo determinado. Estas variables, denominadas de segundo orden, incluyen factores intrínsecos (como el rango geográfico, la abundancia poblacional y modo de vida) y extrínsecos de los organismos (como la tasa de depositación de restos y la intensidad de los agentes tafonómicos, entre otros). Estos factores también influirán de manera recíproca sobre la integridad y el promediado de los registros (Kowalewski 1997).

Esta simplificación del modelo es útil para plantear algunas características de grano grueso de los registros óseos de mamíferos grandes y aves -*voladoras, exclusivamente corredoras y exclusivamente nadadoras*- en el sur de Patagonia. A partir de los estudios actualísticos, hemos establecido que los huesos de mamíferos grandes tienen una mayor resistencia a los procesos tafonómicos regionales y, por lo tanto, mayores tiempos relativos de exposición. De acuerdo con el modelo, estos huesos tienen mayores posibilidades de preservarse, pero a la vez son más proclives al promediado temporal y espacial.

Los huesos de *aves voladoras* son más frágiles y su destrucción es más rápida que la de los mamíferos. Entonces, sólo se preservarán en algunas situaciones especiales, como aquellas en las que existan condiciones para una rápida cobertura por sedimentos o en donde los factores ambientales puedan atemperarse, como es el caso de los abrigos rocosos. *The less durable the material, the shorter the window for time-averaging and accrual of progressive damage* (Behrensmeyer *et al.* 2000:119). Entonces, nuevamente de acuerdo con el modelo de Kowalewski, estas situaciones de preservación permitirán un registro de alta resolución temporal y gran fidelidad espacial.

Gran parte de los huesos de *aves exclusivamente corredoras* también desaparecerán rápidamente, como los de *aves voladoras*. Pero aquellos de mayor resistencia -las extremidades posteriores- se preservarán por más tiempo y en mayor cantidad de situaciones, compartiendo con los huesos de mamíferos grandes una mayor tendencia al promediado.

Por último, los huesos de *aves exclusivamente nadadoras* comparten con los de *aves voladoras* una alta destrucción, en este caso debida fundamentalmente a la meteorización y el pisoteo. Sin embargo, en función de la alta tasa de depositación (uno de los factores extrínsecos

del modelo de Kowalewski), parte de los huesos tendrá posibilidades de conservarse. Como la depositación que se deriva de las colonias de nidificación es muy acotada en el espacio, el registro de estas aves tendrá gran fidelidad espacial. Por otro lado, como la preservación depende de un rápido sepultamiento, también tendrá buena resolución temporal.

Un aspecto que queda por determinar es si los huesos de *aves voladoras* que se derivan de colonias de nidificación tendrán también un potencial de preservación más alto en función de las tasas de depositación. Creemos que este es el caso, pero es una de las preguntas relacionadas con la tafonomía de aves patagónicas que deberá responderse en los próximos años, a partir de nuevos estudios actualísticos.

Implicaciones arqueológicas

Estas características de los registros de mamíferos grandes y de aves permiten efectuar algunas consideraciones, útiles al analizar registros arqueofaunísticos en el sur de Patagonia continental. Estas consideraciones son de carácter sumamente general, ya que -como vimos en varios de los Capítulos precedentes- los factores que inciden en la destrucción o preservación de los restos orgánicos dependen de las condiciones ambientales en diferentes escalas. Aquí nos detendremos en aquellos aspectos de grano más grueso, que dan una idea general de las propiedades del registro de mamíferos grandes y aves. Esto no implica que den cuenta de las propiedades de *todos* los depósitos que involucren restos de estos animales, sino que están referidos a las características que presentarán sus registros a nivel regional.

La primera de estas consideraciones se relaciona con registros óseos característicos de la estepa, en los que pueden ser comunes los conjuntos que incluyan restos de mamíferos grandes, *aves exclusivamente corredoras* y *aves voladoras*. En estos ambientes pueden plantearse varios casos de preservación, significativos a lo largo de un *continuum*. En el primer caso, las condiciones no permiten ningún tipo de preservación debido al predominio de la erosión y la importancia de la acción de los agentes climáticos. Otro caso se registrará en sectores en donde sólo se preserven huesos de mamíferos grandes, debido a que existen bajas tasas de depositación de sedimentos y largos tiempos de exposición de los huesos antes de ser cubiertos. El tercer caso, también en ambientes de baja depositación y tiempos intermedios de exposición, será aquel en el que se preservarán huesos de mamíferos grandes y aquellos huesos de *aves exclusivamente corredoras* más resistentes a los procesos tafonómicos (las extremidades posteriores). Por último, un cuarto caso, relacionado con sectores en los que predominen el enterramiento y los tiempos cortos de exposición, en donde se preservarán huesos de mamíferos grandes, *aves exclusivamente corredoras* y *aves voladoras*.

Al considerar las posibles situaciones de preservación en la costa marina, será necesario agregar los restos de *aves exclusivamente nadadoras*. Dadas las características que presentan los registros de estas aves, consideramos que sus huesos podrán incorporarse a los depósitos en el marco del tercer y cuarto caso. A pesar de que los huesos de *aves exclusivamente nadadoras* comparten con los de *aves voladoras* una rápida destrucción, en función de las altas tasas de depositación algunos de sus huesos podrán preservarse en situaciones de tiempos intermedios de exposición.

Aunque estos son lineamientos generales, plantean la necesidad de un cuidadoso análisis contextual para poder establecer la representatividad de las muestras arqueofaunísticas con respecto al conjunto inicial, antes de poder utilizarlas, por ejemplo, para evaluar hipótesis acerca de amplitud de la dieta humana.

La segunda consideración relacionada con la importancia arqueológica del potencial de preservación se vincula con la calidad de los registros de los diferentes animales para efectuar inferencias acerca del comportamiento humano. El registro de la explotación humana de mamíferos grandes va a ser más completo regionalmente, ya que sus huesos tendrán mayores posibilidades de preservarse en gran parte de las localidades en las que fueron inicialmente depositados. Sin embargo, debido a su capacidad para promediarse, en líneas generales el registro tendrá resoluciones espacial y temporal gruesas. En cambio, el registro arqueofaunístico de aves va a ser más incompleto, ya que en muchas localidades desaparecerá toda evidencia de su explotación. Pero en aquellos lugares en donde las condiciones permitan la preservación, el registro presentará una resolución que será temporalmente más fina y espacialmente más acotada.

En tercer lugar, el potencial de preservación es un medio para modelar la contaminación de registros arqueológicos a partir de muertes naturales. Se puede decir que mamíferos grandes y aves tienen diferentes posibilidades de afectar la integridad (*sensu* Binford 1981) de estos registros. Por supuesto que esto depende, en gran medida, de la distribución del registro arqueológico y de los principales procesos que gobiernan la depositación de huesos naturales en una determinada localidad (Borrero 2001a), factores que habrá que controlar en cada caso. Pero, en líneas generales, los huesos de aves depositados naturalmente en un contexto arqueológico sólo se preservarán en aquellos lugares en los que existan condiciones para un rápido enterramiento o en donde se atemperen los factores ambientales. Es decir que la contaminación será más factible en lugares específicos de un paisaje, por ejemplo, los abrigos rocosos. Además, la contaminación será importante en aquellos sectores del espacio que se caracterizan por altas tasas de depositación de restos de aves, como las áreas de nidificación de las aves marinas. En cambio, como los huesos de mamíferos grandes son más duraderos, pueden contaminar registros

arqueológicos en mayor diversidad de situaciones.

Por último, el potencial de preservación diferencial de los huesos de estos vertebrados puede dar una idea general de las condiciones tafonómicas de un depósito. Esto implica que, dada su gran resistencia a los procesos tafonómicos regionales, la presencia de huesos de mamíferos grandes no es garantía de la preservación de los huesos de otros taxa que pudieran haberse depositado inicialmente. Inversamente, si un depósito presenta huesos de los taxa más frágiles, como las aves, es posible plantear que las condiciones de preservación son buenas y que se habrán conservado gran parte de los restos.

Todas éstas son consideraciones generales, que deberán ser puestas a prueba al evaluar cada caso particular. Ésto permitirá afinar el modelo para el sur de Patagonia, ya que poniendo en juego un gran número de factores de segundo orden se dará mayor especificidad a las situaciones en las cuales la preservación es posible para los huesos de cada grupo de organismos.

EL REGISTRO ÓSEO DE LAS COLONIAS DE NIDIFICACIÓN DE SPHENISCIDAE

Los depósitos de huesos derivados de las colonias de nidificación de aves marinas constituyen rasgos característicos del paisaje óseo en el sur de Patagonia. En Capítulos precedentes planteamos que la dinámica derivada de la agregación de aves nidificantes tiene gran importancia regulando los procesos de depositación y modificación de restos. Esta dinámica no sólo afecta al registro óseo de las aves que nidifican, sino que influye sobre todos los restos orgánicos presentes en ese sector del espacio.

A lo largo de nuestras investigaciones pusimos especial énfasis en conocer el registro óseo asociado a áreas de nidificación de Spheniscidae y relevamos las ubicadas en la R. P. Cabo Virgenes y Punta Medanosa. Allí pudimos observar que estos depósitos presentan propiedades particulares, derivadas tanto de la biología del taxón como de la dinámica de las comunidades de las que forman parte y de las condiciones ambientales predominantes.

Caracterizar los depósitos que resultan de estas colonias no sólo tiene interés para la arqueología de la región. A través del trabajo de Emslie (1995) y otros investigadores (por ejemplo, Tatur *et al.* 1997), es posible afirmar que esta es una meta compartida por los interesados en otros temas paleoambientales y paleoecológicos. Por lo tanto, nos parece necesario discutir los resultados obtenidos en ambas localidades, para tener de esta manera un panorama general de las similitudes y variaciones que pueden existir en depósitos de este tipo.

Entonces, aquí compararemos los resultados obtenidos en la R. P. Cabo Virgenes y Punta Medanosa relacionados con las colonias de nidificación de *Spheniscus magellanicus*. Aunque ambas presentan aspectos comunes, también difieren en otros. Estas diferencias y similitudes

pueden apreciarse en la Tabla 12.16., en la que se presentan varias características de la zona, las particularidades de cada área de nidificación y algunos aspectos relacionados con el relevamiento tafonómico¹².

Tabla 12.16. - Características generales de las áreas de nidificación de *Spheniscus magellanicus* en la R. P. Cabo Vírgenes y Punta Medanosa, así como de la zona muestreada en cada una de ellas.

	R. P. Cabo Vírgenes	Punta Medanosa
Ubicación latitudinal	52° 22' S	48° 06' S
Gcoformas predominantes	bermas fondos de marismas	dunas de arena, cordones litorales planicies mareales
Sustrato	gravas y limo	arena y gravas
Vegetación	cubierta de arbustos casi continua	escasos parches de arbustos
Cantidad de individuos reproductivos	180.000	30.000-40.000
Tipo de nido	bajo arbustos	madrigueras excavadas
Sup. del área de nidificación	47,2 ha	34,5 ha
Sup. relevada	47.700 m ²	31.262,5 m ²
% relevado	10%	9%
Visibilidad en el área relevada	muy buena	muy buena

Ambas áreas de nidificación difieren en su ubicación latitudinal, en las geoformas que predominan en cada una de ellas y hay variaciones con respecto al sustrato. El tipo de vegetación también es diferente, lo cual tiene gran importancia debido a que define el tipo de nido que construirán los pingüinos. Mientras que en Cabo Vírgenes aprovechan la cubierta casi continua de arbustos de mata verde para nidificar, la ausencia o escasez de vegetación en Punta Medanosa hace necesario que las aves excaven sus nidos, excepto en los sectores en los que hay bosquetes de molles. Por último, tanto la superficie del área de nidificación como la cantidad de individuos nidificantes son diferentes entre localidades, siendo la de Cabo Vírgenes la que presenta mayor cantidad de individuos y mayor extensión espacial.

En ambas colonias, sin embargo, buscamos muestrear un porcentaje similar del área de nidificación. Además, las condiciones para efectuar las observaciones fueron similares en ambas localidades, ya que muestreamos específicamente sectores caracterizados como de muy buena visibilidad (*ver* Capítulos 10 y 11).

¹² Varias de las transectas efectuadas en Punta Medanosa no corresponden al área de nidificación de pingüino de Magallanes. En este acápite, por lo tanto, sólo se reportan los resultados relacionados con la misma.

Propiedades de los restos y procesos tafonómicos

En la Tabla 12.17. se presentan las propiedades tafonómicas de los restos de Spheniscidae registrados en las dos áreas de nidificación. Puede apreciarse que, a pesar de las diferencias contextuales mencionadas, varias de las propiedades del registro óseo relevado son similares. Como la discusión de las propiedades del registro óseo ya ha sido efectuada en los Capítulos correspondientes a cada una de las localidades, aquí solo haremos una breve reseña al respecto. La misma tiene como objetivo caracterizar las acumulaciones de huesos que se generan a partir de la nidificación de estas aves y sintetizar la acción de los procesos tafonómicos que les dan forma.

Tabla 12.17. - Propiedades tafonómicas de los restos Spheniscidae en las dos colonias de nidificación.

	R. P. Cabo Vírgenes	Punta Medanosa
MNE Total	1675	1206
MNE/m ²	0,04	0,04
Total de Carcasas	233	94
Carcasas/m ²	0,005	0,003
Representación Taxonómica	Spheniscidae: 80% Otras aves: 17% Mamíferos: 3%	Spheniscidae: 85% Otras aves: 6% Mamíferos: 9%
Ranking de representación de partes esqueléticas	Ext. Posteriores: 35% Ext. Anteriores: 32% Cintura Escapular: 16% Esqueleto Axial: 11% Cintura Pélvica: 6%	Ext. Posteriores: 33,5% Ext. Anteriores: 32% Cint. Escapular: 17,5% Cint. Pélvica: 8% Esqueleto Axial: 7%
Articulación de los huesos	Desarticulados: 83% Articulados: 17%	Desarticulados: 99,5% Articulados: 0,5%
Integridad de las carcasas	Carcasas completas: 78,5% Carcasas parciales: 21,5%	Carcasas completas: 84% Carcasas parciales: 16%
Meteorización	No meteorizados: 58% Estadio 1: 40% Estadio 2: 1% Estadio 3: 0,3% No determinado: 0,7%	No meteorizados: 39,2% Estadio 1: 46,2% Estadio 2: 13% Estadio 3: 1,6% No determinado: -
Huesos enterrados	10%	32%
Carcasas enterradas	6%	33%
Huesos fracturados	27%	22%
Carcasas aplastadas	33%	21%

Densidades de huesos y carcasas. — Las densidades registradas en ambas localidades son similares y se destacan claramente de las determinadas para otros sectores del sur de Patagonia. La mayor densidad de restos dentro de los límites de ambas zonas de nidificación se concentró en los sectores con mayor cantidad de nidos y sus alrededores. Al salir de los límites de la colonia, la densidad de restos es similar al “ruido de fondo” registrado en diferentes ambientes

patagónicos¹³. En otras palabras, las acumulaciones de huesos derivadas de las colonias de nidificación son rasgos característicos del paisaje en la costa marina, en donde se presentan como parches de gran cantidad y densidad de restos, que se distinguen claramente de sectores aledaños.

Cuando discutimos los resultados de Emslie (1995) en el Capítulo 10, vimos que sus estimaciones de densidad en “roquerías” de Pigoscélidos son similares a las establecidas para Cabo Vírgenes y Punta Medanosa. Por lo tanto, todos los resultados obtenidos en áreas de nidificación de estas aves permiten afirmar que la mayor densidad relativa con respecto a los sectores que las rodean es uno de los rasgos que permite caracterizar a las acumulaciones de huesos derivadas de las colonias de Spheniscidae.

Representación taxonómica.— En concordancia con el hecho de que los pingüinos constituyen el principal aporte de biomasa de aves en la zona, sus restos fueron los que predominaron en los depósitos modernos de ambas colonias. En Tabla 12.13. puede observarse el alto porcentaje de huesos de Spheniscidae -similar en ambas colonias- con respecto al de huesos de otras aves y de mamíferos.

Como una síntesis de la representación faunística, ya discutida en otros Capítulos, puede decirse que en las áreas de nidificación predominaron los restos de aves por sobre los de mamíferos. Entre las aves, el mayor porcentaje correspondió a los huesos de *Spheniscus magellanicus*. Entre los mamíferos, los taxa de mayor tamaño corporal -tanto terrestres como marinos- estuvieron más representados. Como ya planteamos, el sesgo por tamaño corporal no parece estar operando sobre los restos de estos pingüinos, aunque pesan menos de 5 kg. Ya establecimos que esto se debe a que la gran mortalidad concentrada espacial y temporalmente, que en unión a las características de los predadores de la región y las condiciones de baja competencia presentes, promueven un escaso aprovechamiento de sus carcasas y, por lo tanto, una menor destrucción de huesos y carcasas relacionada con este proceso. Por lo tanto, otro rasgo característico de estas acumulaciones es la preponderancia marcada de huesos de Spheniscidae.

Representación de partes esqueléticas.— El perfil de representación de partes esqueléticas de las aves exclusivamente nadadoras está caracterizado por el predominio de los huesos correspondientes a ambas extremidades y a la cintura escapular (en especial el coracoides). Esta representación se registró en los conjuntos correspondientes a las dos localidades y también en los de la Antártida (Emslie 1995), por lo que consideramos que es un patrón característico de los restos de estas aves. En las colonias patagónicas, el esqueleto axial y la cintura pélvica estuvieron menos representados, la diferencia al respecto entre ambas colonias es que en Cabo Vírgenes hay

¹³ Este tema ha sido discutido en este mismo Capítulo, en el acápite “Variaciones en las densidades de huesos en Patagonia”.

una mayor representación del esqueleto axial, debida exclusivamente a una mayor presencia de vértebras. Una explicación de esta diferencia en la representación de vértebras puede relacionarse con las posibilidades de que los elementos pequeños sean sepultados y las diferencias en el sustrato de ambas localidades. En Punta Medanosá, la colonia de nidificación está emplazada en un sector en el que el sustrato es arena no consolidada, por lo que la acción del viento y el pisoteo promueve una más rápida cobertura de los huesos, especialmente de aquellos que -como las vértebras- son pequeños. Entonces, a pesar de las diferencias detectadas, la tercera característica propia de estas acumulaciones es la particular representación de partes esqueléticas de las *aves exclusivamente nadadoras*, caracterizada por la alta representación de ambas extremidades y la cintura escapular.

Grado de articulación e integridad de las carcasas.— Como puede verse en la Tabla 12.13., los depósitos de ambas colonias están constituidos por un alto porcentaje de huesos desarticulados. Por otro lado, son numerosas las carcasas con un alto grado de integridad¹⁴, lo que representa el gran aporte de individuos muertos que se incorporan durante la estación de cría. Es decir que pueden observarse los puntos extremos de la secuencia de desarticulación, con una menor cantidad de casos intermedios de este proceso -es decir, carcasas parciales y huesos articulados-. Como dijéramos al discutir el tema en cada una de las localidades, una de las implicaciones que se derivan de estas observaciones es que una vez que se inicia el proceso de desarticulación, este avanza rápidamente hacia la desarticulación total en poco tiempo. Por otro lado, la presencia de restos con diferentes grados de desarticulación permite abordar el tema de la secuencia de desarticulación de estas aves. Aunque a través de las observaciones no se pudo observar de forma controlada la secuencia de desarticulación de los pingüinos, se registraron las partes esqueléticas que permanecen articuladas por más tiempo. La secuencia de desarticulación para *aves voladoras* establecida por Serjeantson y colaboradores (1993) se derivó de este tipo de observaciones.

Las partes esqueléticas que permanecen articuladas por más tiempo son ambas extremidades -especialmente las porciones distales- y la cintura escapular, fundamentalmente el coracoides con la fúrcula. Muchos de los casos de restos aún articulados (carcasas parciales) consistieron en el esternón articulado con las dos extremidades anteriores y parte de la cintura escapular (Cruz 1999c).

En el Capítulo 3 presentamos la secuencia de desarticulación de aves voladoras establecida por varios autores. Vimos que la misma presenta un patrón entre cuyos aspectos más recurrentes, se cuenta la desarticulación temprana de las extremidades posteriores que de esta manera se

¹⁴ Esta variable fue definida en el Capítulo 7.

separan de la carcasa. A su vez, los elementos de estas extremidades se desarticulan entre sí más rápidamente que los de las extremidades anteriores. Las extremidades anteriores permanecen más tiempo como una unidad, frecuentemente junto a coracoides, fúrcula, escápula y en algunos casos, al esternón. En ambas extremidades, las porciones proximales se desarticulan antes que las distales. Estos aspectos de la secuencia planteada para carcasas de *aves voladoras* modernas se cumplen en los restos de pingüinos relevados por nosotros.

El análisis de la articulación de huesos y carcasas en estas acumulaciones por lo tanto, permite establecer dos aspectos. En primer lugar, que la secuencia de desarticulación de *aves exclusivamente nadadoras* coincide en algunos puntos con la determinada para las aves voladoras. En segundo lugar, que dada la rapidez con que se desarticulan los restos, las acumulaciones estarán conformadas por huesos desarticulados.

Perfiles de meteorización.— Como puede verse en la Tabla 12.13., en los depósitos de ambas colonias predominan los huesos no meteorizados y levemente meteorizados. Ninguno de los huesos relevados superó el estadio 3 de meteorización, lo que es acorde con lo establecido para los huesos de aves en este ambiente, tal como establecimos en varios Capítulos anteriores.

Una de las diferencias entre ambas colonias es el mayor porcentaje de huesos en estadio 2 en Punta Medanosa. Consideramos que esto se relaciona con la ausencia de vegetación en esta localidad, debido a lo cual los huesos están más expuestos a la acción de la radiación solar y del viento, presentando tasas de meteorización más altas que en Cabo Vírgenes. Estos perfiles permiten afirmar que, de no mediar la cobertura por sedimentos, los huesos serán rápidamente destruidos. Si no se produjese la reiterada ocupación del sector por las aves nidificantes, con la consiguiente renovación del registro óseo, los depósitos de superficie desaparecerían en pocos años.

Enterramiento.— En ambas colonias el porcentaje de huesos cubiertos por sedimentos fue menor que el de los que no lo estaban (Tabla 12.13.). Sin embargo, en Punta Medanosa el porcentaje de huesos y carcasas enterrados es mayor que en Cabo Vírgenes. Esta diferencia puede ser adjudicada al tipo de sedimento predominante en cada colonia, ya que el sedimento arenoso de Punta Medanosa es más propicio para que los restos sean cubiertos a través de varios procesos, como el transporte eólico de sedimentos, el pisoteo, o la acción de excavado de madrigueras. En cambio, en Cabo Vírgenes el sedimento es un limo consolidado y fijado por la vegetación, lo que hace más difícil la cobertura de los huesos y carcasas. En ambas colonias, sin embargo, el porcentaje de huesos finalmente sepultados será menor al de los depositados, excepto bajo condiciones particulares de sedimentación. La mayor o menor cantidad de huesos que puedan integrar el registro fósil dependerá en parte de las oportunidades de sepultamiento que

brinden diferentes sectores costeros.

Fracturas.— En las dos colonias alrededor del 20% de los huesos relevados se encontraban fracturados. En Cabo Virgenes los porcentajes más altos de huesos fracturados están en las zonas más densamente pobladas de la colonia, y se determinó que el pisoteo por los propios pingüinos y la gran importancia de la meteorización son los procesos más importantes que determinan esta modificación. Estos porcentajes de fracturas dan cuenta de la rápida destrucción de los restos expuestos en la superficie.

Modificaciones por aves y zorros. — Durante el relevamiento se pudo observar repetidamente la acción de varios carnívoros, tanto mamíferos como aves. Como resultado de las observaciones, establecimos que estos actores tafonómicos tienen gran importancia en la desarticulación de los restos, pero su papel en la destrucción de los mismos no es muy importante. En Patagonia, las modificaciones producidas en los huesos por los carnívoros son escasas y las pocas registradas se concentran especialmente en el esternón, la quilla y las costillas.

Coincidiendo con lo registrado por Boswall y MacIver (1974) en la colonia de Punta Tombo (Chubut, Argentina), nuestras observaciones también documentan un escaso aprovechamiento de las carcasas de pingüinos de Magallanes por las gaviotas cocineras y eskúas. Boswall y MacIver atribuyen esta falta de aprovechamiento de las carcasas al grosor de la piel de los pingüinos, que impide el acceso a carne y vísceras. Consideramos que una explicación alternativa es que la gran concentración de carcasas disponibles permite que sólo se consuman las partes preferidas, y se descarten carcasas que son escasamente aprovechadas.

El pisoteo de los pingüinos.— Los pingüinos se dirigen diariamente al mar para alimentarse. Para ello, utilizan recurrentemente los mismos senderos y es frecuente ver a decenas de pingüinos trasladarse en fila por el mismo lugar. Como vimos en los Capítulos 10 y 11, en mayor o menor medida el desplazamiento recurrente por un mismo sendero afecta a los restos óseos.

Este proceso de pisoteo tiene un papel importante en la desarticulación, la fractura de los huesos y el sepultamiento de los restos. El pisoteo provoca el “aplastamiento” de carcasas (*ver* Tabla 12.13.), lo cual en muchos casos constituye el inicio del proceso de desarticulación. El pisoteo, además, puede promover fracturas, especialmente en aquellos casos en los que el proceso de meteorización está avanzado. Por otro lado, dependiendo del sustrato, el pisoteo puede ayudar al sepultamiento de restos en los sectores de paso y también causar la formación de marcas de pisoteo. Entonces, en función de su particular uso del espacio, los pingüinos mismos pueden ser actores tafonómicos de importancia, característicos de sectores específicos de la costa patagónica.

Implicaciones para el registro fósil

La comparación de los resultados obtenidos en los dos sectores de nidificación modernos permite establecer cuáles son algunas de las propiedades que pueden considerarse características de las acumulaciones de huesos en colonias de nidificación de pingüinos y algunos de los procesos tafonómicos que tienen importancia en la conformación de las mismas. Aspectos tales como la alta densidad relativa de huesos, el predominio de restos de Spheniscidae, el alto porcentaje de huesos desarticulados, la representación de partes esqueléticas con predominio de elementos de ambas extremidades, la escasa cantidad de modificaciones atribuibles a la acción de carnívoros, el perfil de meteorización en el que predominan los huesos no meteorizados y levemente meteorizados y la gran cantidad de huesos fracturados, presentan valores similares en ambas muestras. Como los pingüinos de Magallanes comparten muchas características anatómicas y conductuales con otros pingüinos, los procesos tafonómicos derivados de la dinámica de sus colonias y las propiedades que hemos definido como características de las acumulaciones que se generan en ellas, también pueden estar presentes en depósitos de huesos de otras especies de la Familia. El trabajo de Emslie (1995) en áreas de nidificación de Pigoscélidos permite corroborar algunas de nuestras afirmaciones, ya que su relevamiento también incluyó aspectos que posteriormente abordamos en nuestras investigaciones.

Por otro lado, cuando se comparan estas propiedades de los depósitos modernos con las establecidas por Davis y Briggs (1998) para el depósito del Eoceno de la Formación La Meseta en Isla Vicecomodoro Marambio¹⁵ (Antártida), se perciben varios aspectos comunes. Esta Formación presenta una gran cantidad de fósiles de vertebrados, entre los cuales se cuentan gran cantidad de restos de varias especies de pingüinos, que han sido cuidadosamente estudiados (Bargo y Reguero 1998; Myrcha *et al.* 2002). Las acumulaciones de huesos de estas aves han sido interpretadas como derivadas de colonias de nidificación (Myrcha *et al.* 2002; y citas mencionadas en ese trabajo). Sin embargo, el único trabajo de interpretación tafonómica al respecto es el mencionado de Davis y Briggs, quienes describen varias de las características que nosotros hemos discutido para los conjuntos modernos.

Estos investigadores plantean que en el depósito antártico que analizan hay un total predominio de restos de Spheniscidae por sobre los de otros taxa. Además, el 99,3% de los fósiles son huesos desarticulados y el 90% de ellos están fracturados. Los huesos de paredes corticales más finas -como el cráneo, las vértebras y las fibulas- están fracturados en todos los casos, mientras que los huesos más resistentes del esqueleto, como el húmero y el tarsometatarso, están frecuentemente completos.

¹⁵ Esta isla es conocida como Seymour para los autores ingleses.

Para Davis y Briggs, este patrón es consistente con el transporte en ambientes de alta energía. Ellos consideran que si los predadores y carroñeros hubiesen jugado un rol preponderante en la conformación de los depósitos, su acción debería haber producido un patrón menos selectivo de daños. Como la Formación La Meseta está caracterizada por una sedimentación derivada de la acción de las olas y mareas, estos autores plantean que el transporte puede dar cuenta de la desarticulación del esqueleto y de la alta proporción de huesos fracturados. A partir de las observaciones actuales es posible afirmar que, si bien los procesos mencionados por Davis y Briggs posiblemente tuvieron un rol importante en la conformación del depósito antártico, muchas de las propiedades presentes también pueden ser resultado de los procesos tafonómicos propios de las colonias de nidificación. Aspectos como el predominio de huesos desarticulados, el alto grado de fragmentación y la mayor integridad de los elementos más robustos como el húmero y el tarsometatarso también pueden ser producto de procesos como el pisoteo por los propios pingüinos, la desarticulación por carroñeros y la meteorización.

En síntesis, las observaciones efectuadas permitieron caracterizar las propiedades tafonómicas de los restos de Spheniscidae derivados de la dinámica de la nidificación. Varias de estas propiedades en la costa patagónica son similares a las registradas en áreas de nidificación correspondientes a otras especies de pingüinos, tal como ha sido reportado por Emslie (1995). Además, también se detectaron en registros fósiles de Sphenisciformes del Terciario, que se estima derivan de colonias de estas aves. Por lo tanto, consideramos que son diagnósticas de este tipo de depósitos y como tales, pueden ser de suma utilidad para abordar diversos temas de la historia del taxón a través de sus restos fósiles.

CONCLUSIONES

Las observaciones tafonómicas de restos de aves que hemos efectuado en el sur de Patagonia continental constituyen un aporte a los estudios tafonómicos en tres niveles diferentes. Por un lado, son una contribución a los estudios tafonómicos en la región. El sur de Patagonia es uno de los lugares de nuestro país en donde se han efectuado detallados estudios tafonómicos sobre restos de vertebrados (Borella y Cruz 2000). Aunque gran parte de ellos estuvo destinado a comprender los procesos tafonómicos que afectan a los restos de guanacos, también se efectuaron observaciones que involucran a los restos de aves. Nuestro trabajo, efectuado desde una perspectiva comparativa, agregó nuevos casos y temas a las investigaciones ya efectuadas y permitió discutir varios de los resultados obtenidos por otros investigadores a partir de la consideración de los restos de aves.

En segundo lugar, nuestras observaciones permiten ampliar el conocimiento acerca de la

tafonomía de huesos de Aves en general, ya que algunos aspectos propios de las comunidades patagónicas son inéditos en otros lugares del mundo. Un aspecto que se destaca es la coexistencia de aves con planes corporales marcadamente diferentes, lo cual permitió efectuar observaciones que diesen cuenta de la forma en que variaciones dentro de un mismo taxón en relación a aspectos particulares de la anatomía pueden tener correlatos tafonómicos específicos. En este sentido, nuestras investigaciones sobre los restos de *aves exclusivamente nadadoras* y *exclusivamente corredoras* permitieron ampliar y sistematizar las observaciones de otros investigadores, al mismo tiempo que se comparaban los resultados con los obtenidos para *aves voladoras* de la Patagonia y de otros lugares del mundo.

Por último, estas observaciones son un aporte para la tafonomía de los Vertebrados, ya que incorporan observaciones efectuadas en ambientes poco relevados de altas latitudes en el hemisferio sur; un taxón poco considerado -las Aves- y una clase de tamaño corporal generalmente no incluida en los estudios de densidades de huesos en paisajes modernos. Además, constituyen otro caso para evaluar el potencial del registro fósil para dar cuenta de varios aspectos de la comunidad de vertebrados en contextos ecológicos específicos. Por ejemplo, para estimar el alcance del principio que relaciona el tamaño corporal pequeño con una menor probabilidad de preservación (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Blumenschine 1987; entre otros). Este principio es aplicable en muchos contextos ambientales y ecológicos; pero no se cumple en los conjuntos modernos de huesos de pingüinos en las colonias de nidificación. Por lo tanto, es posible plantear que, en contextos ecológicos como el presente en el sur de Patagonia -predadores pequeños, baja competencia, gran abundancia estacional de pingüinos- los huesos de estas aves tienen gran probabilidad de estar representados a pesar de su tamaño.

El conocimiento obtenido, entonces, constituye un marco adecuado para la interpretación de los depósitos de huesos de aves, en Patagonia y en otros lugares en los que tanto las aves existentes como las condiciones contextuales sean similares a las establecidas para esta región. Por otro lado, estos resultados también serán útiles para modelar aspectos del registro óseo de aves que pueda generarse bajo condiciones no monitoreadas por nuestros estudios. Esto abarca ambientes del Holoceno de Patagonia que actualmente no existen en la región. Tal como plantea Blumenschine (1986), consideramos que conociendo las condiciones ambientales existentes en el lapso de interés se podrá establecer cuál es la dinámica tafonómica esperable y sus efectos sobre aquellas variables del registro óseo que hemos analizado en estos últimos Capítulos.

TERCERA PARTE. ALCANCES Y PERSPECTIVAS

“ [...] as we know from the archaeological record of relatively recent times human behaviour may well be, on occasion, the agent responsible for the location and content of materials remaining from the past. However, this is something that requires demonstration, not something to be assumed”
(Binford 1981:18).

*“ [...] our ability to “read” the record confidently and verifiably has not kept pace with the creativity of our explanations of it. Taphonomic principles **have** constrained interpretations but still to an insufficient degree. The problem does not arise from lack of secure taphonomic principles and models; the field has accrued a wealth of rigorous knowledge about taphonomic processes based on modern experimental and naturalistic observations. Rather, most zooarchaeologists have been reluctant to apply these actualistic models and principles to the assemblages they describe”*
(Blumenschine 1998:S93, subrayado en el original).

Cambios climáticos del Holoceno y registro avifaunístico

El clima es uno entre los diversos factores que influyen en el tamaño y forma del área de distribución de las especies (Rapoport 1982). El grado en que esta variable -el clima- puede determinar la distribución es diferente para cada grupo de organismos. La influencia del clima puede ser directa -debido a las constricciones fisiológicas de los animales-, o indirecta -en función de la disponibilidad y calidad de los hábitats presentes en un determinado lugar- (Hugget 1995). En el caso de las aves, [...] *it is indisputably the case that vegetation patterns, and thus the distribution of habitats available to birds, are strongly influenced by climate* (Hugget 1995:89).

Los cambios climáticos que se sucedieron desde el Pleistoceno tuvieron un papel importante en la distribución de la biota y en el sur de Patagonia afectaron a las comunidades de vertebrados, de forma tal que las asociaciones de fauna que observamos en la actualidad no son necesariamente las mismas que existieron durante distintos momentos de los últimos miles de años.

Establecer el alcance de estos cambios no sólo es importante desde el punto de vista de la conformación de las comunidades, [...] *climate change also should impose major shifts in the quality of the fossil record* (Behrensmeyer *et al.* 2000:127). Las variaciones ambientales derivadas de los cambios climáticos tienen importantes consecuencias en la conformación del registro fósil, ya que, entre otras cosas, pueden implicar cambios en los procesos tafonómicos (Behrensmeyer y Kidwell 1985; Behrensmeyer *et al.* 2000; Kidwell y Behrensmeyer 1988). Dependiendo de la escala, los cambios pueden incluir diferencias en las tasas en que estos procesos operan, variaciones en las combinaciones posibles entre ellos e incluso la desaparición o el surgimiento de actores o procesos tafonómicos -especialmente aquellos biológicamente mediados-. Por otro lado, determinadas condiciones climáticas pueden ser favorables para la preservación de un tipo de restos, mientras que facilitan el reciclado de otros.

Como vimos en Capítulos anteriores, los estudios actualísticos en tafonomía permiten conocer la relación que existe entre procesos geobiológicos y conjuntos de huesos que son contemporáneos. Pero si el objetivo de estos estudios fue contar con instrumentos interpretativos que permitiesen formular inferencias acerca de algún aspecto ecológico del pasado, entonces se deben establecer las bases sobre las cuales las acumulaciones óseas actuales serán buenos indicadores para interpretar el registro fósil.

Las diferencias entre los ambientes de fines del Pleistoceno y de algunos momentos del Holoceno con respecto a las condiciones actuales han sido subrayadas reiteradamente. Como ya establecimos, sin embargo, un enfoque que se base en el uniformismo metodológico no necesariamente precisa de condiciones ambientales totalmente análogas a las del pasado (*ver* Capítulo 2). Lo importante es, por un lado, conocer el funcionamiento de los procesos actuantes (*los mecanismos*) y, por otro, estimar las variaciones relevantes que pudieron haber habido en ambientes y ecosistemas con respecto al presente (*los contextos*). Los estudios actualísticos permiten conocer los mecanismos y el rango de variabilidad que implican en función de contextos específicos. Pero interpretar un registro fósil requiere, además, que se establezcan los contextos pasados y que se evalúe la forma en que los mismos pudieron determinar el operar de los mecanismos bajo esas condiciones particulares.

Por lo tanto, aquí reseñaremos algunos aspectos que pensamos deberán considerarse al analizar los registros avifaunísticos del Holoceno del sur de Patagonia continental. El objetivo no es cubrir todo el espectro de variaciones paleoambientales ocurridas, lo cual ha sido efectuado oportunamente por varios investigadores del tema (*ver* Clapperton 1993; Markgraf 2001; para síntesis al respecto). En cambio, se presentarán algunos temas generales que deberán tenerse en cuenta al utilizar los resultados de las observaciones actuales. Estas consideraciones tendrán que ampliarse en el futuro y la aplicación a la interpretación de un depósito particular seguramente requerirá del auxilio de varias líneas de investigación específicas, que deberán desarrollarse en función de las preguntas que formule cada investigador.

Entonces, en primer lugar, en este Capítulo discutiremos la forma que consideramos apropiada para entender la relación entre cambios climáticos/ambientales, la conformación de las comunidades y la dinámica tafonómica. Luego, presentaremos algunos casos de variaciones en la distribución de algunas aves durante fines del Pleistoceno y los inicios del Holoceno. Posteriormente, también analizaremos algunos ejemplos de variaciones en los actores y procesos tafonómicos y su importancia para entender los registros óseos de aves.

COMUNIDADES Y CAMBIO CLIMÁTICO

Unos de los primeros aspectos a establecer es la forma en que los cambios climáticos influyen la conformación de las comunidades. Las variaciones en la distribución de la biota relacionadas con las fluctuaciones climáticas y ambientales -y por lo tanto, la conformación de las comunidades-, pueden entenderse desde por lo menos dos puntos de vista (Delcourt y Delcourt 1991; Graham *et al.* 1996; Valentine y Jablonski 1993). El primero, acorde con el modelo establecido por Clements (1936; en Valentine y Jablonski 1993), concibe a las comunidades como

grandes grupos de especies que están en equilibrio, el cual está determinado fundamentalmente por procesos ecológicos como la competencia. Desde este punto de vista, las comunidades funcionan casi como superorganismos frente a los cambios climáticos y su duración puede medirse en tiempo geológico, es decir decenas o cientos de miles de años.

Para el segundo punto de vista, (Gleason 1926; en Valentine y Jablonski 1993) una comunidad es producto de la superposición de los rangos de distribución de especies que comparten ciertas tolerancias. En las comunidades así concebidas la sustracción, adición y sustitución de especies no sólo es común, sino que es la regla a través del tiempo, ya que las variaciones en los rangos individuales involucran tasas diferentes para cada taxón, tiempos distintos y en algunos casos direcciones divergentes. Las especies han reaccionado individualmente a los cambios climáticos, no solamente durante el Cuaternario (Graham y Lundelius 1984; Graham *et al.* 1996; Valentine y Jablonski 1993), sino a lo largo de todo el Fanerozoico (Valentine y Jablonski 1993). Desde esta perspectiva, por lo tanto, las comunidades tienen una duración medible sólo en tiempo ecológico y al observárselas en tiempo geológico, se puede ver que son continuamente emergentes (Delcourt y Delcourt 1991; Graham y Lundelius 1984; Graham *et al.* 1996; Valentine y Jablonski 1993).

En relación con los cambios climáticos del Cuaternario, se ha propuesto que en Pampa y Patagonia las comunidades de vertebrados estuvieron integradas por asociaciones de fauna que actualmente tienen distribuciones diferentes debido a que están estrechamente relacionadas con un clima y ambiente particular (Tonni *et al.* 1998; 1999; para ejemplos al respecto). Aunque esto pueda ser correcto en algunos casos, ha sido puesto en duda al analizar las distribuciones del Pleistoceno/Holoceno de algunos taxa (por ejemplo, *ver* Loponte 1996-98). Entonces, consideramos que no es posible argumentar que el único cambio que se ha producido es el corrimiento latitudinal de las asociaciones de fauna en relación con las fluctuaciones en algunos parámetros climáticos. Las comunidades son producto de la superposición de los rangos de los diferentes taxa que las integran y cambian debido a la variación individual del rango de cada taxón en función de los respectivos umbrales de tolerancia frente a las variaciones climáticas, ambientales o a las perturbaciones (Delcourt y Delcourt 1991; Graham *et al.* 1996; Valentine y Jablonski 1993).

En el sur de Sudamérica [...] *the geological history has modified the physiographic and climatic environments and they have consequently affected the communities of vertebrates* (Tambussi y Noriega 1996:254). Un punto importante a considerar es que los cambios más importantes del Pleistoceno final y Holoceno Temprano se produjeron en la comunidad de mamíferos, especialmente por la extinción de los taxa de gran tamaño (Marshall y Cifelli 1990; McCulloch *et al.* 1997; Potts y Behrensmeyer 1992; entre otros). Estas extinciones de los

mamíferos no se relacionan necesariamente con las variaciones climáticas (por ejemplo, ver Alroy *et al.* 2000), pero sin duda constituyen en sí mismas un importante cambio en lo que respecta al funcionamiento de las comunidades y ambientes. A su vez, estas extinciones pudieron tener importantes consecuencias tafonómicas, que serán discutidas más adelante.

Es poco lo que se sabe acerca de la historia de las comunidades de aves en Patagonia desde fines del Pleistoceno. Lo que se conoce acerca de los mamíferos no puede extrapolarse debido a que [...] *the influence of the patterns of geological history on birds and mammals in South America during the Cenozoic is not fully comparable. It is clear that while they were affected by the same geological events, different taxa of birds adapted in entirely different ways with respect to other birds and mammals* (Tambussi y Noriega 1996:256).

En Norteamérica la extinción de varios grupos de aves ha sido relacionada con la desaparición de los megamamíferos y con la sobrecaza por los cazadores humanos (Steadman y Martin 1984). Por el momento, esa relación no ha podido efectuarse en Sudamérica. Un aspecto que si es posible establecer es que, a diferencia de lo ocurrido con los mamíferos, en Patagonia la *diversidad de especies* de aves ha cambiado muy poco en los últimos 12.000 años (Humphrey *et al.* 1993). Al evaluar este aspecto para todo el territorio argentino, y acordando con el planteo de Vuilleumier al respecto, Tonni y Tambussi (1986) afirman que en el Pleistoceno tardío, la composición específica de la avifauna fue similar a la actual.

La información disponible indica que ninguna especie de ave se extinguió durante el Holoceno (Rasmussen *et al.* 1994) y, con pocas excepciones que abajo se detallan, tampoco hay evidencia de grandes variaciones en los rangos con respecto a la distribución actual (Humphrey *et al.* 1993). Si bien la última glaciación tuvo influencia directa e indirecta en la distribución de algunas especies de aves (Humphrey y Pefaur 1979; Rasmussen 1991; Siegel-Causey 1988, 1997; Tambussi y Tonni 1984, 1985), pareciera que la recolonización de los espacios previamente englazados fue un proceso rápido para las aves.

Un segundo aspecto, la *abundancia de aves*, es difícil de evaluar a partir de la evidencia fósil. Sin embargo es posible establecer, por ejemplo, que la carencia de aves de hábitos coloniales en la estepa es una característica presente en la región desde fines del Pleistoceno (Humphrey *et al.* 1993). Esto implica que, tal como sucede en la actualidad, en estos ambientes no existieron grandes agregaciones de aves que pudieran haber constituido una importante fuente de presas para los cazadores holocénicos o para otros predadores.

Estas afirmaciones deberán ser tomadas en cuenta -al menos como hipótesis- al analizar depósitos arqueológicos que contengan restos de aves. El registro arqueológico seguramente aportará información importante para discutirlos, tal como ha sucedido en varios de los casos que

se presentan a continuación. Sin embargo, para que la disponibilidad de presas pueda estimarse adecuadamente, sería necesario que se evaluase de forma independiente de su explotación efectiva, tal como plantearemos en el Capítulo siguiente.

CAMBIOS EN LAS DISTRIBUCIONES DE ALGUNAS AVES PATAGÓNICAS

Como sucede en el caso de otros vertebrados, el tamaño y otros aspectos del área de distribución geográfica de las aves están también influenciados por otros factores además del clima. Estos factores incluyen la forma del continente (o la región considerada), la topografía (especialmente el paisaje y las barreras), la paleogeografía, el suelo y las otras especies existentes (Rapoport 1982). Además, aspectos como el tamaño corporal y el lugar en la cadena trófica tienen importancia determinando el área de distribución. Por ejemplo, en general las aves que predan sobre vertebrados tienen áreas de distribución más amplias que las de las aves que constituyen sus presas. *One possible explanation of this phenomenon is that, while the herbivores are limited by the geographical distribution of the plants they eat, the predators would have less feeding specificity and therefore more freedom to extend their geographical range through different ecosystems* (Rapoport 1982:11).

Entonces, consideramos que no todos los cambios en la distribución de las aves pueden ser explicados directamente por la tolerancia que una determinada especie tiene con respecto a algunas variables climáticas (como temperatura o humedad). En muchos casos, tal como plantea Hugget (1995), la forma en que el clima influye sobre la disponibilidad de hábitats es el factor más importante, que por otro lado puede ser evaluado a partir de *proxys* climáticos independientes de las aves. Desde el punto de vista metodológico, este sería el enfoque más apropiado para establecer la relación entre cambios ambientales y distribución de las aves.

Aquí presentaremos la evidencia relacionada con variaciones en el área de distribución de algunas aves patagónicas. Si bien se ha planteado que durante la última glaciación pudieron existir barreras entre sub-poblaciones de aves como la avutarda común (Summers y Mc Adam 1993), no existe por el momento evidencia que permita discutir los efectos de este proceso en profundidad. En cambio, el tema ha sido tratado en relación a dos grupos de aves: los Rheiformes y los cormoranes. Los restos de estas aves han sido recuperados en varios sitios arqueológicos de Patagonia, por lo que su importancia para la arqueología de la región está suficientemente documentada. Un tercer grupo, los Spheniscidae, presenta variaciones en su distribución reproductiva en Patagonia continental. Debido a la importancia actual de estas aves en la costa de Patagonia, al hecho de que su ausencia en los depósitos plantea un interesante problema para la arqueología (*ver* Cruz 1999c, 2001a; Lefèvre 1993-94) y a la gran cantidad de información

disponible acerca de la biología y ecología de estas aves en relación a los cambios climáticos y ambientales, este caso se tratará por separado en el Capítulo 14.

Aquí, nuestra preocupación estará centrada en la importancia que diversos autores otorgan a las variaciones ambientales ocurridas desde fines del Pleistoceno para entender los cambios en la distribución de las aves mencionadas. Además, presentaremos una breve evaluación acerca de la forma en que estos cambios en las distribuciones pueden influir en la tafonomía y arqueología de sus restos.

Los Rheiformes

Los Rheiformes son un grupo de aves con un alto grado de autoctonía en la avifauna de Sudamérica, cuyo registro más temprano corresponde al Paleoceno de Brasil (Tambussi 1995). Aunque en Argentina hay registros correspondientes al Paleoceno Medio, en el sur de Patagonia los fósiles más antiguos son del Mioceno Medio. La reiterada -aunque escasa- presencia de restos de los géneros actuales *Rhea* y *Pterocnemia* en depósitos arqueológicos desde fines del Pleistoceno permite establecer que constituyeron uno de los recursos faunísticos disponibles para los cazadores humanos del cono sur (Belardi 1999; Cruz y Elkin 2003; Fernández 2000; Fernández *et al.* 2001; Salemme y Miotti 1998; Tambussi 1995; Tonni 1983; Tonni y Tambussi 1986; entre otros), aunque el grado en que formaron parte de su dieta u otro aspecto de la subsistencia es un aspecto que aún debe determinarse.

A partir de estos restos, así como de otros no asociados directamente a registros arqueológicos, ha podido establecerse que existen particularidades en la distribución de los Rheiformes fósiles con respecto a la distribución de las especies actuales (Tonni y Tambussi 1986).

En el caso de *Pterocnemia pennata*, los restos encontrados en sedimentos del Pleistoceno Tardío-Holoceno en Monte Hermoso (Buenos Aires) permitieron determinar que su rango se extendía más al norte que en la actualidad (Acosta Hospitaleche y Tambussi 2000). En la localidad también se han hallado numerosos restos de cáscaras de huevo de Rheidae, similares a los que quedan en los nidos post-eclosión. Aunque no se cuenta con una asignación temporal precisa, se infiere la cronología por la ubicación en sedimentos de esa edad.

En la cueva 3 de Los Toldos (Santa Cruz) se registraron restos correspondientes a Rheiformes, en capas con fechados asignados al Holoceno Temprano. En este caso los restos correspondían a ambas especies, ya que se recuperaron huesos de *Rhea americana* en los depósitos más antiguos y de *Pterocnemia pennata* en capas más tardías (Tambussi y Tonni 1984). Además de la importancia arqueológica de estos restos, estos autores plantean que [...] *los Rheidae de Los Toldos son especialmente significativos desde el punto de vista biológico. Los restos son*

asignables tentativamente a las dos especies vivientes de la familia, *Rhea americana* y *Pterocnemia pennata*. Se encuentran estratigráficamente bien separados y los fechados radiocarbónicos refuerzan la hipótesis de su diacronismo (Tambussi y Tonni 1985:73).

La presencia de ambas especies de Rheiformes también ha sido determinada en otro sitio arqueológico de la Meseta Central de Santa Cruz, Alero El Puesto 1 (AEP 1) en la localidad de Piedra Museo (Miotti 1996; Miotti *et al.* 1999). En este sitio, los restos del Rheiforme de mayor tamaño fueron asignados a *Rhea sp.* y se localizan exclusivamente en los depósitos pleistocénicos, mientras que los de menor tamaño -morfológicamente similares a *Pterocnemia pennata*- están presentes también en las unidades estratigráficas más tardías. En esta oportunidad, la interpretación es que *Rhea sp.* y *Pterocnemia sp.* compartieron el mismo ecoespacio hasta el Holoceno Temprano (Salemme y Miotti 1998).

Como ha sucedido en el caso de la interpretación de otros hallazgos similares en sitios arqueológicos fuera de la región (por ejemplo, Tonni y Laza 1980), las variaciones en las áreas de distribución han sido atribuidas directamente al cambio climático. Para Tambussi y Tonni (1984) el deterioro climático ocurrido en Patagonia produce la retracción de *Rhea* hacia latitudes más septentrionales donde las condiciones eran menos extremas. A su vez, estos autores plantean que se produce la penetración de *Pterocnemia* desde el oeste hacia el sur y el este, ocupando el nicho ecológico que había quedado vacante.

Acosta Hospitaleche y Tambussi (2000) también consideran que existe una estrecha relación entre cambio climático a nivel macrogeográfico y variaciones en la distribución de los Rheiformes, aunque no dejan de señalar que los factores históricos también tienen un papel importante en la distribución de las especies. Al respecto plantean que [...] *es probable que los Rheiformes hayan sufrido cambios corológicos causados por un deterioro climático durante el Pleistoceno tardío y comienzos del Holoceno* (Acosta Hospitaleche y Tambussi 2000:68R) y por analogía con las condiciones actuales imperantes en el área de distribución de cada especie de Rheiforme, proponen que el factor crítico es el índice hídrico.

Como dijimos, el objetivo de esta discusión es estimar cuál es el significado de estas variaciones en la distribución desde el punto de vista de la arqueología y la tafonomía de estas aves. Un aspecto importante es que los Rheiformes han mantenido el mismo plan corporal básico a lo largo de toda su historia evolutiva desde el Paleoceno sudamericano (Tambussi 1995; Tambussi y Noriega 1996). Esto tiene importantes correlatos tanto para evaluar la presencia de otra presa disponible para los cazadores humanos, como para establecer la forma en que los procesos tafonómicos pudieron haber afectado la preservación de sus restos.

Con respecto al primer punto, pensamos que, en función de la similitud morfológica y conductual que existe entre ambos Rheiformes, la presencia en la región de una u otra especie -o de las dos simultáneamente- no tiene gran significado en lo que respecta a su predación. La consideración de importancia aquí es que los predadores generalmente se dividen las presas en función del tamaño de las mismas y no por especie. En el caso de los Rheiformes, las diferencias de tamaño entre ambas especies no son lo suficientemente marcadas como para que cada una represente un desafío diferente para los cazadores humanos. Las dos especies pueden enmarcarse dentro de una misma clase de tamaño -las presas medianas- y plantean el mismo tipo de dificultad en función de su velocidad para la carrera.

Un aspecto que hay que considerar, sin embargo, es el uso de hábitat de las dos especies. Si la distribución actual de las mismas refleja efectivamente la preferencia de cada una de ellas por un tipo de ambiente específico, entonces es posible que la presencia de las dos especies en la región facilite la predación en diferentes sectores de un paisaje. Otras diferencias conductuales que puedan tener no son relevantes desde el punto de vista de sus posibles predadores. Pero, independientemente de si existieron variaciones en la cantidad de especies en diferentes momentos, la evidencia disponible hasta el momento (de la cual hay una síntesis en Fernández 2000) no muestra diferencias a lo largo del período implicado en los depósitos considerados y en todos los casos indica un bajo consumo de estas aves.

Desde el punto de vista tafonómico, los cambios en la distribución no implican una diferencia significativa. Como ya dijimos, la morfología general no ha variado durante el tiempo registrado de presencia del taxón en el cono sur, y ambas especies están incluidas en la categoría *aves exclusivamente corredoras* que definimos para los estudios tafonómicos. Dado que aspectos como la densidad mineral de los huesos de una especie pueden extenderse a otra de morfología similar (Fernández *et al.* 2001; y citas incluidas en ese trabajo), los valores densitométricos obtenidos para *Pterocnemia pennata* pueden utilizarse para otros Rheiformes. Esto implica que los resultados de todos aquellos procesos tafonómicos mediados por la densidad serán similares para los huesos de las dos especies actuales y de las especies fósiles. Una muestra de ello son los perfiles de representación de partes esqueléticas en sitios arqueológicos de Pampa y Patagonia, que presentan el mismo sesgo general hacia las partes de mayor densidad mineral, sin que existan diferencias al respecto entre los restos de las diferentes especies (Belardi 1999; Cruz y Elkin 2003; Fernández 2000; Fernández *et al.* 2001).

Consideramos, por lo tanto, que las variaciones en las distribuciones de las especies de Rheiformes no plantean problemas tafonómicos importantes. Desde el punto de vista arqueológico, será necesario evaluar si la presencia de las dos especies puede constituir un factor

que facilite una mayor abundancia o la disponibilidad en hábitats diferentes, para luego estimar la forma en que esto puede influir en su predación. Por último, para que constituyan un *proxy* climático confiable habrá que demostrar que, efectivamente, los cambios en la distribución se relacionan con variables climáticas y no con alguno de los otros factores que determinan el tamaño y forma de las áreas de distribución. Como plantea Borrero (1997), utilizar a cada fauna como indicativa de un tipo específico de clima o ambiente puede oscurecer la posibilidad de reconocer paleoambientes para los cuales no existen análogos actuales.

Los cormoranes

Los cormoranes se encuentran entre las aves marinas patagónicas más explotadas por los cazadores humanos durante el Holoceno. En Argentina, estas aves están representadas en registros fósiles desde el Pleistoceno Temprano-Medio (Tambussi y Noriega 1996) y sus restos ha sido recuperados en varios sitios arqueológicos del sur de Patagonia, generalmente en números más altos que otras especies de aves. En la Tabla 13.1. se presenta la evidencia arqueológica al respecto, consignando el sitio arqueológico, el nivel de determinación taxonómica alcanzado para los restos de Phalacrocoracidae, el NISP y el MNI, así como los fechados disponibles de los depósitos que contienen estos restos.

A través de la evidencia recuperada en algunos de estos sitios, se ha planteado la existencia de posibles variaciones en los rangos geográficos de algunas especies de Phalacrocoracidae. Aquí se presentan algunos ejemplos y, como en el caso de los Rheiformes, se analizará la forma en que estas variaciones pueden influir en la arqueología y tafonomía de estas aves.

El primer caso es el del cormorán antártico (*Phalacrocorax brandfieldensis*), tal como ha sido planteado por Siegel-Causey y Lefèvre (1989:412). *The presence of Antarctic Shag bones in archaeological sites encompassing six millenia in southern Fuego-Patagonia implies a larger distributional range for this species than previously expected*. Es decir que, como en el caso de los Rheiformes, los sitios arqueológicos están mostrando evidencia de que dos especies (*P. brandfieldensis* y *P. atriceps*) que actualmente se consideran alopátricas fueron simpátricas en el pasado. Los sitios que incluyen restos de esta especie se ubican tanto en el sector insular como en la porción continental de Patagonia (ver Tabla 13.1.) y por el momento son pocos. Sin embargo, es necesario subrayar que en gran parte de los sitios la determinación taxonómica es a nivel de género, por lo que no es posible desestimar su presencia.

Siegel-Causey y Lefèvre han propuesto varias alternativas posibles para explicar esta diferencia entre la distribución actual observada y la presencia de huesos de la especie en sitios arqueológicos de Patagonia. La primera es que los restos en los depósitos representan individuos

Tabla 13.2. Sitios arqueológicos de la Patagonia en los que se ha registrado la presencia de restos de Phalacrocoracidae. Detalle de las especies u otro nivel taxonómico determinado, Número de Especímenes Identificados (NISP), Número Mínimo de individuos (MNI), fechado de los depósitos y fuentes bibliográficas.

Sitio	Taxón	NISP	MNI	Fechados ⁽¹⁾	Fuente bibliográfica
Cabo Blanco 1 (Santa Cruz, Argentina)	<i>Phalacrocorax sp.</i>	1217	77	Sin fechados	Moreno <i>et al.</i> 1997, 1998
Cabo Blanco 2 (Santa Cruz, Argentina)	<i>Phalacrocorax sp.</i>	50	5	3.390 ±60 AP	Castro <i>et al.</i> 2000
Cabo Virgenes 6 (Santa Cruz, Argentina)	<i>Phalacrocorax sp.</i>	274	14	1.190±60 AP; 1.170±50 AP	L'Heureux y Franco 2002
Punta María 2 (Tierra del Fuego, Argentina)	<i>Phalacrocorax sp.</i>	261	25	300 AP	Lefèvre 1989a, 1992
San Pablo 4 (Tierra del Fuego, Argentina)	<i>Phalacrocorax sp.</i>	11	4	290 AP	Lefèvre 1989a
MLA 3 (Tierra del Fuego, Argentina)	Phalacrocoracidae	100	6	1.020±80 AP	Savanti 1994
MLB 5 (Tierra del Fuego, Argentina)	Phalacrocoracidae	14	4	1.110±60 AP	Savanti 1994
MLS 5 (Tierra del Fuego, Argentina)	Phalacrocoracidae	37	3	360±50 AP	Savanti 1994
MLS 7 (Tierra del Fuego, Argentina)	Phalacrocoracidae	75	7	690±50 AP	Savanti 1994
CTS (Tierra del Fuego, Argentina)	Phalacrocoracidae	8	1	230±50 AP	Savanti 1994
Aleph 1 (Tierra del Fuego, Argentina)	Phalacrocoracidae	88	4	330±50 AP	Savanti 1994
Aleph 2 (Tierra del Fuego, Argentina)	Phalacrocoracidae	36	3	Sin fechados	Savanti 1994
Aleph 3 (Tierra del Fuego, Argentina)	Phalacrocoracidae	162	6	450±60 AP	Savanti 1994

Capítulo 13. Cambios climáticos del Holoceno y registro avifaunístico

CM 1	Phalacrocoracidae	15	2	Sin fechados	Savanti 1994
(Tierra del Fuego, Argentina)					
RDA	Phalacrocoracidae	11	1	1.380±70 AP	Savanti 1994
(Tierra del Fuego, Argentina)					
RD 7	Phalacrocoracidae	131	12	1.500±50 AP	Savanti 1994
(Tierra del Fuego, Argentina)					
Bahía Crossley I (Isla de los Estados, Argentina)	Phalacrocoracidae	633	36	2.000±70 AP; 2.180±130 AP 2.480±80 AP; 2.730±90 AP	Lanata <i>et al.</i> 1992
Lancha Packewaia (Canal Beagle, Argentina)	<i>Phalacrocorax atriceps</i> <i>P. brandsfieldensis</i> <i>P. brasilianus</i> <i>P. magellanicus</i>	Sin datos	65 11 2 8	4.215±305 AP; 4.020±70 AP 1.590±50 AP; 1.120±50 AP 1.080±100 AP; 455±85 AP 410±75 AP; 280±85 AP	Rasmussen <i>et al.</i> 1994
Túnel VII (Canal Beagle, Argentina)	<i>Phalacrocorax magellanicus</i> <i>P. olivaceus</i>	Sin datos	11 (*)	100±45 AP	Estévez Escalera 1996
Punta Santa Ana (Pla. Brunswick, Chile)	<i>Phalacrocorax. atriceps</i> <i>P. magellanicus</i> <i>P. gaimardi</i>	462 (*)	25 (*)	5.600 AP; 6.400 AP	Lefèvre 1989a
Bahía Buena (Pla. Brunswick, Chile)	<i>Phalacrocorax atriceps</i> <i>P. magellanicus</i> <i>P. olivaceus</i> <i>P. brandsfieldensis</i> <i>Phalacrocorax sp.</i>	4758 (*)	217 (*)	5.700 AP; 6.200 AP 6.800 AP	Lefèvre 1989a
Sitios de Cabo de Hornos y Seno Grandi (Chile)	<i>Phalacrocorax atriceps</i> <i>P. magellanicus</i> <i>P. olivaceus</i> <i>P. brandsfieldensis</i>	1825 (*)	123 36 13 13	6.120±80 AP; 1.410±50 AP 680±60 AP	Lefèvre 1993-94
Englefield I (sondeo 1987) (Mar de Oway, Chile)	<i>Phalacrocorax sp.</i>	935	43	8.456±1.500 AP; 6.100±110 AP; 3.915±75 AP	Lefèvre 1989a
Punta Baja (Mar de Oway, Chile)	Phalacrocoracidae	2750	123	270 AP	Lefèvre 1989b

Bahía Colorada (Mar de Oway, Chile)	<i>Phalacrocorax atriceps</i> <i>P. magellanicus</i>	1679 ^(*)	68 ^(*)	6.100±11 AP	Lefèvre 1997b
Sitios de Seno Skyring (Chile)	Phalacrocoracidae	2676	168	desde 2.000 AP hasta tiempos modernos	Lefèvre 1997a
Cueva Fell (Última Esperanza, Chile)	<i>Phalacrocorax atriceps</i>	1	1	Sin fechado para el depósito	Humphrey <i>et al.</i> 1993

⁽¹⁾ los fechados corresponden al depósito. ^(*) se presentan los valores totales para cormoranes, debido a que no se discriminan el NISP y el MNI por especie.

que se movieron hacia el norte, desde la península Antártica hasta las aguas fueguinas, durante los momentos fríos en el pasado. Sin embargo, ninguno de los fechados de los sitios arqueológicos disponibles hasta el momento en que escribieron su trabajo se corresponde con los períodos fríos establecidos para Sudamérica (Siegel-Causey y Lefèvre 1989).

La segunda posibilidad es que los huesos representen eventos causados o asistidos por fuertes tormentas, es decir que constituyan hechos aislados y poco predecibles. La tercera es que esta distribución, que incluye el sur de Fuego-Patagonia, representa la dispersión normal durante el invierno desde la Antártida luego de finalizado el período de apareamiento. Por último, es posible pensar que existió -o incluso, que existe- una colonia de cormoranes antárticos en aguas fueguinas.

Según estos autores, la tercera posibilidad es plausible debido a que las poblaciones locales de la Antártida parecen decrecer en invierno. Lefèvre (1989a) así como Rasmussen y colaboradores (1994) parecen inclinarse por esta explicación al interpretar la presencia de la especie en los sitios arqueológicos cuyas avifaunas analizan. Pero [...] *the Fuegian colony conjecture is also possible, but its support enigmatic* (Siegel-Causey y Lefèvre 1989:413). Debido a la similitud fenotípica entre *P. bransfieldensis* y *P. atriceps*, y a la falta de observadores entrenados, por el momento no puede verificarse la presencia actual de estas aves en Tierra del Fuego.

El segundo caso a considerar es el que presenta Siegel-Causey (1997), quien discute la distribución de *P. magellanicus* y su relación con la última glaciación a través del análisis genético de las poblaciones actuales en el sur de Patagonia. Estos cormoranes son aves que nidifican en acantilados, se alimentan en aguas costeras poco profundas y dependen de la existencia de costas rocosas apropiadas para la nidificación y cría, la alimentación y los apostaderos no reproductivos. Un aspecto interesante es que [...] *the present distribution of Rock Shags includes the region that matches precisely the extent of the Llanquihue Glaciation plus Atlantic coastal Patagonia and the Falkland Islands* (Siegel-Causey 1997:140). Durante este período, seguramente grandes sectores de la costa patagónica no eran habitables para las aves nidificantes debido a que estaban cubiertos de hielo o a que fueron drásticamente alterados por los cambiantes niveles del mar. Los hábitats rocosos en Fuego-Patagonia se localizan de forma discreta y heterogénea, y su desaparición como un resultado del crecimiento de los glaciares pudo haber extirpado a estos cormoranes de grandes sectores de su rango de distribución anterior.

Estudios previos al efectuado por Siegel-Causey han indicado que existen diferencias regionales en el plumaje, la morfología y la conducta de estos cormoranes, las que sugieren que la subdivisión de la población es importante. *These and other details of natural history and ecology suggest that the Llanquihue Glaciation had great impact upon the present genetic structure of*

Rock Shags (Siegel-Causey 1997:140). Para evaluar esta hipótesis, analiza el patrón de variación genética intraespecífica que existe entre diferentes poblaciones de cormoranes de Magallanes en la costa patagónica del Atlántico y del Pacífico. Este análisis reveló que el flujo génico es asimétrico entre ambas costas. En la costa atlántica, la diversidad genética es más alta en las poblaciones actualmente ubicadas en el norte de la distribución y decrece hacia Tierra del Fuego. Por otro lado, esta diversidad también decrece desde Islas Malvinas hacia el continente. Debido a ello, propone que [...] *these historically non-glaciated regions served as refugia during the Llanquihue Glaciation* (Siegel-Causey 1997:147). En el continente, la porción norte del rango actual -Chubut- parece haber sido el refugio atlántico primario durante la glaciación. El ADN de las poblaciones actualmente residentes en Santa Cruz y Tierra del Fuego presenta evidencia de que estos sectores constituyen zonas recientemente colonizadas desde el norte y el este. Además, la población fueguina de cormoranes de Magallanes ha recibido material genético de refugios ubicados en el norte de ambas costas (Siegel-Causey 1997).

Entonces, durante los últimos miles de años, algunas especies de cormoranes han sufrido fluctuaciones y cambios en sus áreas de distribución. Muchas de estas variaciones se relacionan directamente con la presencia de los hielos o con las fluctuaciones en el nivel del mar, por lo cual es posible suponer que estas aves estuvieron presentes en el litoral atlántico a medida que los hábitats apropiados comenzaron a estar disponibles. En cambio, la presencia del cormorán antártico no se relaciona directamente con este aspecto y es posible que desde el Holoceno Medio existiese, por lo menos estacionalmente, otra especie disponible para ser cazada por los humanos.

Como planteamos al tratar el tema en los Rheiformes, desde el punto de vista de la anatomía no existen diferencias entre especies de cormoranes, aunque hay variaciones de tamaño entre ellas. Como en el caso anterior, las diferencias de tamaño no son significativas, por lo que consideramos que este aspecto no tiene tanta importancia para modelar su predación por los humanos como la dificultad para la captura que puede presentar cada especie en función de sus hábitos de nidificación.

La selección de los sectores en que los cormoranes ubican sus nidos tiene que ver con la existencia de las características apropiadas para cada especie. Estas características se relacionan con la disponibilidad de alimentos durante el período de nidificación y con la presencia de condiciones que permitan el adecuado emplazamiento de los nidos. Además, las colonias de las distintas especies están constituídas por cantidades variables de individuos. En el Capítulo 5 se han presentado ejemplos de los requerimientos de hábitat y de los números poblacionales de diversas colonias.

La disponibilidad de hábitats que cumplieren los requerimientos de cada especie determinó la distribución de los cormoranes desde fines del Pleistoceno. Rasmussen (1991) marca la existencia de diferencias paleoambientales en las zonas abarcadas por las distribuciones actuales de *P. atriceps* y *P. albiventer*. Esta investigadora indica que [...] *most of the regions where the Blue-eyed Shag (P. atriceps) is now abundant were completely glaciated repeatedly during the Pleistocene, the only exceptions being coastal Santa Cruz Province, Argentina and from the northwest corner of Chiloé Island to Mocha Island, Chile. Conversely, most of the areas of present abundance of the King Shag (P. albiventer) were continuously free of ice, except for western Isla Grande de Tierra del Fuego (southern Magallanes Province, Chile). In most of their formerly glaciated range, shags typically nest on cliffs, whereas in the unglaciated areas, colonies are on relatively flat surfaces* (Rasmussen 1991:836). Esta autora, por lo tanto, subraya la importancia que los cambios ambientales tuvieron determinando la selección de hábitats apropiados para nidificar. A diferencia de las explicaciones relacionadas con los Rheiformes, en este caso el énfasis está puesto en la disponibilidad de hábitats y no se asocia directamente con la tolerancia de las aves a aspectos climáticos específicos. El enfoque es el mismo cuando afirma que [...] *the presence of Phalacrocorax magellanicus in both the Ancient and Recent components shows that the cliffs the species requires were present during both time periods (as expected because sea-level fluctuations and isostatic earth movement are thought to have caused variations of 5 m locally)* (Rasmussen et al. 1994:30).

Consideramos que la presencia de distintas especies de cormoranes en un sector dado de la costa patagónica durante algún momento del Holoceno pudo influir en la forma en que los humanos predaban sobre ellos. Por un lado, dado que distintas especies tienen requerimientos específicos de hábitat para emplazar los nidos, la existencia de varias especies multiplica la posibilidad de que en una localidad existan hábitats apropiados para al menos alguna de ellas. Esto implica que aumenta la posibilidad de que haya cormoranes disponibles en un sector determinado. Un ejemplo actual ha sido dado en el Capítulo 5, en donde se menciona que *P. atriceps* -muy abundante en otros sectores de la costa santacrucense- no nidifica en la ría de Deseado por la falta de hábitats apropiados, aún cuando allí lo hacen otras especies de cormoranes (*P. gaimardi*, *P. magellanicus* y *P. olivaceus*).

En segundo lugar, si en una misma localidad hay colonias de especies que tienen diferentes hábitos de nidificación, entonces sería posible para un cazador elegir aquellas que presenten menos riesgos (por ejemplo, seleccionar las especies que nidifican sobre arbustos en vez de aquellas que lo hacen en acantilados). Por último, se puede elegir preñar sobre aquellas colonias de mayor cantidad de individuos o nidos activos, lo que sería altamente productivo en el caso de

que uno de los objetivos sea recolectar huevos. Como vimos en el Capítulo 5, existen grandes diferencias entre especies en la cantidad de individuos que integran una colonia.

En síntesis, las diferentes especies de cormoranes pueden presentar beneficios y costos distintos para los predadores humanos. Estas diferencias no se relacionan tanto con variaciones en la anatomía económica sino con aspectos relativos a los sectores del espacio en los que están presentes, lo cual deberá tenerse en cuenta al modelar la explotación de estas aves en la costa patagónica.

Desde el punto de vista de la tafonomía de los restos de cormoranes, no pensamos que existan grandes diferencias entre especies. Aunque hay variaciones de tamaño, la morfología general de estas aves es similar y desde el punto de vista osteológico las diferencias son mínimas, lo que dificulta la identificación taxonómica de sus restos (*ver* Lefèvre 1989a; Rasmussen *et al.* 1994; Siegel-Causey 1988; para comentarios al respecto).

OTROS CAMBIOS AMBIENTALES Y SU IMPORTANCIA TAFONÓMICA

Los cambios ambientales no directamente relacionados con la distribución geográfica de las aves y su disponibilidad como presa de los cazadores-recolectores holocénicos tienen importancia debido a que establecen los posibles contextos de preservación/destrucción de sus restos en un ambiente dado. Uno de los más significativos -desde el punto de vista tafonómico- es la existencia de predadores diferentes a los actuales o de posibles cambios en la conducta de las especies modernas bajo condiciones ecológicas generales distintas. Además, otros cambios que no representan en sí mismos un factor de modificación pueden determinar la dinámica tafonómica en un espacio dado. Por ejemplo, las variaciones en la vegetación presentan importancia no sólo porque definen los hábitats apropiados para las aves, sino también porque median la acción de algunos procesos tafonómicos, como la meteorización.

Entonces, aquí se presentan algunos de los cambios en comunidades y ambientes que pueden tener importancia tafonómica. No se efectuará un listado exhaustivo de los mismos, sino que se expondrán algunos casos o ejemplos al respecto. Aunque sobre algunos aspectos puedan hacerse evaluaciones generales, cada investigador deberá establecer cuáles fueron los contextos en el marco de los cuales se preservaron los depósitos que analiza y se definieron las características específicas de los registros óseos. En este sentido, los enunciados y consideraciones tafonómicas que hemos establecido a partir de los estudios actualísticos que presentamos en Capítulos anteriores constituyen la base tafonómica general, cuya relevancia y alcance debe establecerse y ampliarse en cada caso.

Los carnívoros

La importancia de los predadores como actores tafonómicos ha sido establecida por varios investigadores. Como vimos en Capítulos anteriores, en el sur de Patagonia continental los carnívoros pueden tener gran importancia determinando las posibilidades de preservación de los huesos de aves. Sin embargo, todos los aspectos discutidos al respecto se relacionan con las especies y condiciones modernas, por lo que la imagen actual que tenemos acerca del rol de los carnívoros como actores tafonómicos puede no ser adecuada para entender algunos aspectos del pasado.

Al considerar a los carnívoros como potenciales acumuladores/modificadores de un depósito arqueológico, es necesario establecer el contexto en el cual su actuación pudo efectuarse. Desde el punto de vista de un predador hay dos temas que tienen especial importancia tafonómica: por un lado, sus presas habituales y, por otro, los posibles competidores. Ambos aspectos pueden tener efectos en la conformación de los registros óseos.

Las comunidades actuales y las del Holoceno en Patagonia presentan diferencias en lo que respecta a las presas disponibles para los predadores. Aunque se ha planteado que la extinción de varios mamíferos se produjo durante el Holoceno Temprano, la carencia de fechas-taxón para gran parte de ellos dificulta establecer con certeza cuándo se produjo su desaparición (*ver* Borrero 1997). Por lo tanto, por el momento no es posible evaluar si efectivamente constituían una opción como presas para los carnívoros holocénicos.

Pero una diferencia que si es factible considerar se relaciona con los cambios acaecidos en la región durante el proceso de colonización europea. En ese momento se introdujeron en la región especies domésticas y silvestres, que actualmente se cuentan entre los principales items en la dieta de los predadores patagónicos. Por ejemplo, en el Capítulo 5 planteamos que los hábitos de los carnívoros de la región han variado en función de la introducción de los Lagomorfos. Al respecto se ha planteado que [...] *antes de la introducción de la liebre europea en la Patagonia, a fines del siglo pasado pudo ser importante la mara (Dolichotis patagonum). Hay que pensar también en aves, cuya presencia en la dieta de los zorros se verifica en nuestras muestras y es referida en varios trabajos, roedores pequeños de los que hay evidencias en madrigueras, y mamíferos grandes, implicando básicamente mayor actividad de carroñeo, aunque también hay que considerar caza de juveniles* (Martín 1998:89).

Entonces, un aspecto a tener en cuenta es que el papel de las aves en la dieta de los carnívoros patagónicos seguramente fue diferente antes del siglo XIX, lo cual tiene implicaciones importantes en la formación de los registros óseos. Este tema será tratado al analizar los casos arqueológicos que se presentan en el Capítulo 15 (*ver* “Los sitios arqueológicos del P. N. Perito Moreno”).

La competencia es otro aspecto que pudo haber influido en la importancia de las aves como ítem en la dieta de por lo menos algunos carnívoros. En Capítulos anteriores mencionamos varias veces que Patagonia se caracteriza por la escasa competencia entre predadores. Sin embargo, es posible que, bajo condiciones diferentes a las modernas, este proceso tuviese importancia modelando la conducta de las especies actuales de predadores. Por ejemplo, en algunos sectores de su distribución actual la competencia con el jaguar influencia la selección de presas de los pumas, inclinándolos hacia presas de menor tamaño (Iriarte *et al.* 1990b). Aunque este factor no tiene importancia actualmente en Patagonia, en donde los pumas predan principalmente sobre ungulados, debe tenerse en cuenta al considerar lapsos en los que eran simpátricos con otros felinos de gran tamaño. Bajo estas condiciones, parte de las presas de menor tamaño utilizables por los pumas pudieron haber sido las aves. Se ha certificado que esto sucede actualmente al producirse la disminución local de las poblaciones de guanacos (Iriarte *et al.* 1991).

Un último punto a considerar sobre este tema es la presencia en la región de especies de carnívoros actualmente extinguidos. A fines del Pleistoceno, los carnívoros placentarios de Argentina estaban más diversificados que en la actualidad y entre ellos existían varios predadores altamente especializados (Pascual 1986). En el sur del continente sudamericano, estos incluían especies de félidos y cánidos. También en este caso la ausencia de fechas-taxón dificulta discutir el momento en que desaparecieron de las comunidades patagónicas (Borrero 1997).

Aunque posiblemente los grandes félidos se hayan extinguido a fines del Pleistoceno, es probable que el zorro extinto *Dusicyon avus* haya sido una especie presente hasta el Holoceno Tardío (Berta 1987; Borrero 1997). Sus restos han sido detectados en varios sitios arqueológicos de Patagonia (Clutton-Brock 1993; Herrera 1988; Miotti 1998; Trejo y Jackson 1998; entre otros). Algunos de estos sitios son abrigos rocosos y es posible que muchas de las características de los conjuntos arqueológicos se deban a la acción de este cánido. Es factible, además, que los daños producidos en los huesos por estos carnívoros de mayor envergadura fuesen mayores que los derivados de la acción de los zorros actuales (Martín 1998).

Clutton-Brock (1993) brinda información relacionada con el posible papel de las aves en la dieta del zorro extinto. El "lobo" extinto de las islas Falkland, *Dusicyon australis*, se alimentaban principalmente de aves, especialmente *Chloephaga picta*. Esta afirmación es interesante porque permite pensar que *Dusicyon avus* también pudo preñar sobre las aves en lugares en los que las mismas eran abundantes o durante momentos en los que la competencia con otros predadores reducía la disponibilidad de las presas de mayor tamaño.

Todos los temas tratados con respecto a los carnívoros del Holoceno, así como otros sobre los que no hemos discutido (por ejemplo, los tipos de daños que pueden producir en los huesos),

deberán profundizarse y entenderse de acuerdo a las condiciones locales definidas para cada depósito que se analice. Como destacamos anteriormente, los resultados de gran parte de las observaciones actuales no pueden aplicarse directamente a la interpretación de los registros fósiles, sino que debe efectuarse una adecuada evaluación de los contextos paleoambientales para establecer su relevancia. No hacerlo puede implicar que se cometan grandes errores metodológicos (e incluso históricos), como el que señala Borrero (2001c) con respecto a las observaciones del carroñeo moderno por zorros en Tierra del Fuego y la interpretación de registros arqueológicos relacionados con los yamanas de los últimos siglos.

Las variaciones del paisaje

Las fluctuaciones climáticas de los últimos miles de años produjeron importantes variaciones en el paisaje patagónico (Schellman *et al.* 2000). Las mismas incluyeron cambios en la vegetación, en los niveles de costa, en la morfología de los ríos y otros cuerpos de agua, y/o en la distribución y densidad de los humedales. Estos y otros cambios ambientales -por ejemplo, derivados de erupciones volcánicas o incendios- seguramente influyeron en la formación de los registros óseos de aves de acuerdo a las condiciones locales imperantes en un determinado lapso.

Las características de un paisaje determinan aspectos importantes de las comunidades de aves. Establecimos que, en líneas generales, la diversidad de especies en el sur de Patagonia no cambió durante el Holoceno. Sin embargo, también aclaramos que la abundancia es un aspecto difícil de evaluar en un registro fósil (*ver* Blumenschine 1987; para un ejemplo al respecto). Sin embargo, a partir de las características actuales del paisaje en Patagonia, hemos establecido que existen diferencias en la abundancia relativa de aves entre las distintas unidades ambientales y los hábitats en ellas incluídos. Es posible pensar, entonces, que las variaciones en el paisaje durante el Holoceno fueron un factor importante determinando la abundancia y localización de las aves.

Por ejemplo, en este mismo Capítulo vimos que las variaciones en el nivel del mar fueron factores importantes en la ubicación de colonias de cormoranes en la costa patagónica, debido a que estos niveles fluctuantes determinaban la disponibilidad de hábitats. Lo mismo puede extenderse a otras aves en relación a este y otros cambios ambientales, ya que cada especie o grupo de aves presenta requerimientos específicos de hábitat para sus actividades de alimentación, procreación y descanso.

En una región, o incluso en un paisaje, una misma especie puede presentar variaciones en su abundancia. Un caso claro al respecto lo constituye la avutarda común, y en la Tabla 5.2. (*ver* Capítulo 5) se presentaron las variaciones en su abundancia registradas actualmente en diferentes hábitats patagónicos.

Estas variaciones de abundancia no sólo pueden determinar las posibilidades de que estas aves constituyan presas de los cazadores humanos, sino que también son factores de importancia determinando el “ruido de fondo” de la depositación natural de huesos en ambientes modernos. En los Capítulos dedicados a presentar los resultados de los estudios actualísticos, uno de los aspectos más destacados de la depositación de huesos de aves es la variación entre hábitats. En muchos casos, la depositación reflejó el uso de hábitat de las aves. En otros, fue la acción de los carnívoros transportando huesos hacia sus lugares de cría lo que promovía las acumulaciones mayores. Pero, en ambos casos, la abundancia de las aves en un sector determinado del espacio fue la variable clave para determinar la presencia de sus huesos en el lugar de muerte, la destrucción de los mismos debido al alto aprovechamiento de cada presa o la probabilidad de que una carcasa -o parte de ella- fuese transportada por los predadores hasta los lugares que constituyen sus sectores de cría. En última instancia, es este destino inicial de los restos el que definirá parte de las posibilidades de preservación de los mismos para integrar el registro fósil.

Las variaciones de hábitat en un paisaje no sólo influyen en la depositación de huesos, sino que también rigen la importancia de los procesos tafonómicos. Mencionamos el papel de la vegetación en relación a la meteorización, cuyas tasas son marcadamente menores en sectores altamente vegetados como el bosque o los pastizales (Borrero 2001c; Tappen 1994). Otras variaciones en el paisaje pueden relacionarse con cambios en las tasas de acumulación de sedimentos y, por lo tanto, cambios en las probabilidades de incorporación de los huesos a los mismos. Esto implicaría, por ejemplo, que sectores que en algunos momentos no fueron aptos para preservar huesos de aves, en otros permitiesen la conservación en función de cambios ambientales que promovieron oportunidades de sepultamiento diferentes.

El régimen de perturbaciones también puede tener importancia para la formación de un registro fósil. Un ejemplo al respecto pueden ser los incendios que afectan a bosques y pastizales, con periodicidad variable en función de factores ambientales y climáticos. Aunque todavía no se ha estimado el grado en que los incendios naturales pueden modificar a los restos incluidos en una zona afectada por el fuego, se ha establecido que los huesos expuestos a su acción en fogones sufren daños en su microestructura y suelen presentar grandes porcentajes de fracturas (Lyman 1994a). Otros efectos colaterales sobre los huesos pueden deberse al cambio repentino en las condiciones microambientales debido al incendio, por ejemplo la desaparición de la vegetación y la voladura de los suelos.

Se ha planteado que en el norte de la Patagonia la periodicidad de los incendios fue alta durante algunos momentos del Holoceno, tanto en relación a las condiciones climáticas imperantes como a la posible acción de las poblaciones indígenas en los momentos más tardíos (Markgraf y

Bianchi 1999). El bosque en el sur de Patagonia es diferente, por lo cual la dinámica de esta perturbación también pudo serlo. Pero los incendios pueden ser el resultado de diferentes causas y, además de las mencionadas, la relación con las erupciones volcánicas no debe desestimarse. Determinar si los incendios afectaron el paisaje en el sur de Patagonia no sólo permitirá conocer el ambiente de las poblaciones humanas, sino que será de gran importancia para establecer las condiciones de depositación y modificación de los restos de vertebrados -entre ellos, las aves-.

Es necesario subrayar nuevamente un aspecto que consideramos fundamental para que cualquier análisis tafonómico pueda brindar un marco correcto a la interpretación arqueológica: *cada depósito constituye un contexto particular, por lo que para su interpretación será necesario evaluar las consideraciones tafonómicas más generales que hemos presentado en Capítulos anteriores y utilizarlas teniendo en cuenta el rango de variabilidad que implican, así como su relevancia para el caso que se analiza.* Cada principio, modelo o enunciado tafonómico constituye sólo la base a partir de la cual es posible estimar y contextualizar la dinámica tafonómica de un depósito dado, que deberá ser interpretado a partir de varias líneas de evidencia independientes y destinadas a responder preguntas específicas, no siempre contempladas por los estudios tafonómicos más generales.

La distribución holocénica de los Spheniscidae

EL PROBLEMA DE LA EXPLOTACIÓN PREHISTÓRICA DE LOS PINGÜINOS

La ecología y biología actual de las aves marinas de la región patagónica constituyen una de las bases sobre las cuales asentar explicaciones acerca de su potencial explotación por los grupos humanos durante el Holoceno. Un tema a considerar es que las aves marinas son muy sensibles a los cambios climáticos y ambientales, especialmente si los mismos tienen influencia sobre la disponibilidad de las especies de presas que constituyen su alimento (Furnes y Monaghan 1987). Es por eso que aspectos como la abundancia y la distribución de estas aves no necesariamente permanecieron estables durante los últimos miles de años.

El pingüino de Magallanes es actualmente un ave común en la costa atlántica de Patagonia continental. Pero, como dijéramos en el Capítulo 13, no es posible pensar que las asociaciones de fauna que observamos hoy sean las mismas que en el pasado. Por lo tanto, es necesario establecer si la especie o taxón de interés se encontraba disponible para los cazadores humanos a lo largo de los últimos miles de años.

Al analizar el caso de las aves marinas, es necesario tener en cuenta que [...] *the distribution and persistence of any seabird population over time ultimately reflects the coincident availability of suitable nesting and foraging habitats* (Fraser y Trivelpiece 1996:265). Las aves marinas dependen estrechamente de la productividad de las aguas de las que se nutren (Boersma *et al.* 1990). Esta productividad, a su vez, depende de las condiciones climáticas y ambientales prevalecientes en un determinado lapso, que son las que determinan los patrones de circulación, la temperatura y el contenido mineral del océano. En la zona subantártica relacionada con América del Sur, que incluye Cabo de Hornos, Islas Malvinas y gran parte de Patagonia, el contenido de fosfatos y nitratos del agua es alto comparado con el de aguas de equivalente latitud en el norte, por lo que constituyen un ambiente especialmente apto para albergar una gran biomasa de aves (Ingmanson y Wallace 1995; Murphy 1936). Por otro lado, dado que las aves marinas también dependen de las condiciones específicas de tierra para reproducirse (Furnes y Monaghan 1987), es necesario considerar las características de las posibles zonas de nidificación. Esto tiene especial importancia porque es en tierra en donde estas aves pueden ser apresadas más fácilmente y en mayores cantidades por los cazadores humanos.

En general, las aves marinas pueden constituir un recurso económicamente rentable para los humanos debido a que el 98% de las especies nidifican en colonias, cuyo tamaño puede variar

desde unas pocas parejas reproductivas hasta más de un millón de aves (Furnes y Monaghan 1987). Entre las aves marinas, los pingüinos como presas potenciales de los cazadores humanos reúnen características que permiten pensar una intensa explotación (Lefèvre 1993-94). Estas aves son fáciles de cazar, tienen un rinde económico mayor que otras aves de la región y, aunque son aves marinas, se encuentran en tierra un tiempo prolongado y en un lugar predecible. A esto hay que sumar que los Spheniscidae constituyen el 80% de la biomasa total de aves marinas en los océanos del sur (Williams 1995). Pero a pesar de estas cualidades, hasta el momento no se ha encontrado evidencia de una intensa explotación en los registros arqueológicos del sur de Patagonia, ya que son muy escasos los restos recuperados en los sitios costeros de la región.

Una de las posibles explicaciones para esta pobre explotación se relaciona con cambios en la distribución reproductiva de estas aves (Cruz 2001a), especialmente en la costa atlántica de Patagonia, uno de los lugares en los que existe un mayor contraste entre la abundancia actual de pingüinos y la escasa evidencia de su explotación en el pasado. Los pingüinos son aves sumamente sensibles a las variaciones climáticas y ambientales (Cooper *et al.* 1997; Williams 1995). Por lo tanto, es necesario investigar la posibilidad de que, en relación con los cambios climáticos y ambientales del Cuaternario Tardío, su disponibilidad para los cazadores humanos fuese diferente de la actual.

Si hubo diferencias en la distribución reproductiva de los pingüinos a lo largo del Holoceno, sería más fácil entender una mayor explotación de otros taxa cuyo rinde económico es menor y que presentan una mayor dificultad de caza en relación a los pingüinos. Este sería el caso de los cormoranes, de menor tamaño corporal (Rasmussen *et al.* 1994) y que, por el hecho de ser aves voladoras, serían más difíciles de atrapar. La presencia de distintas especies de cormoranes ha sido establecida en el sur de Patagonia durante el lapso de ocupación humana (Rasmussen 1991; Siegel-Causey 1997). Por lo tanto, si los pingüinos hubieran estado ausentes, es posible que los cormoranes fueran una de las mejores opciones -entre las aves marinas- para ser incorporada en la dieta.

En este Capítulo, entonces, se plantea la hipótesis de cambios en la distribución reproductiva de los pingüinos en la costa atlántica durante los últimos miles de años, como una de las causas posibles para explicar la falta de explotación por los cazadores humanos. Para sustentar esta hipótesis, se presenta información acerca de las características biológicas de estas aves que se relacionan con los cambios climáticos y ambientales. Además, también se discute la información fósil relevante para este tema, la estimación del rango histórico de la distribución reproductiva en la costa atlántica, y el registro arqueológico en Patagonia. Aunque sobre algunos temas se

considerará la información acerca de todo el cono sur -incluyendo la costa del Pacífico- esta discusión se centrará en la vertiente atlántica de Patagonia.

LOS SPHENISCIDAE Y SU SENSIBILIDAD A LOS CAMBIOS CLIMÁTICOS

Los pingüinos comparten varias características con otras aves marinas: viven largo tiempo, tienen altas tasas de supervivencia de adultos, son K-selectivos, y retrasan la reproducción hasta que tienen varios años de vida. Además, son generalmente monógamos, se reproducen en colonias y tienen una fuerte tendencia a volver a su lugar de nacimiento para reproducirse, es decir que son filopátricos (Cooper *et al.* 1997; Furnes y Monaghan 1987; Kharitonov y Siegel-Causey 1988; Williams 1995). Todas estas características condicionan fuertemente su relación con el ambiente y, al combinarse, los hacen particularmente susceptibles a la disminución de sus poblaciones, incluso a la extinción (Cooper *et al.* 1997). Los pingüinos presentan un amplio rango de adaptaciones fisiológicas que les permiten habitar y utilizar ambientes extremos, tanto terrestres como marinos, por lo que es imposible considerar la ecología de los pingüinos independientemente de su fisiología (Williams 1995).

Los pingüinos están adaptados para sobrevivir en un ambiente variable (Cooper *et al.* 1997). Debido a su larga vida reproductiva, su habilidad para acumular rápidamente grandes reservas de grasa y su capacidad para ayunar por largos períodos, los pingüinos pueden soportar fluctuaciones a corto plazo en la disponibilidad de alimentos. Sin embargo, las alteraciones drásticas o a largo plazo del ambiente marino pueden exceder esta capacidad para enfrentar los cambios en las condiciones ambientales. Su gran tamaño corporal los hace muy dependientes de las áreas oceánicas de alta productividad y su gran fidelidad a sus sitios de nidificación también los hace vulnerables al deterioro de las condiciones ambientales en tierra (Williams 1995). Es posible que los pingüinos se vean más afectados que otras aves marinas por variaciones en las condiciones oceánicas y los consecuentes cambios en la abundancia de peces y otras presas. *La evidencia derivada de varias especies de pingüinos sugiere que reaccionan a los cambios a corto plazo en las condiciones ambientales con modificaciones en sus parámetros reproductivos, mientras que responden a las variaciones a largo plazo con cambios en su distribución y abundancia* (Williams 1995).

Esta sensibilidad a los cambios ambientales sugiere que el cambio climático local, regional y global puede tener profundo impacto sobre la distribución, la abundancia y la composición de las especies de pingüinos (Cooper *et al.* 1997; Williams 1995). La temperatura, la turbulencia, el movimiento del agua y la disponibilidad de nutrientes se encuentran entre los parámetros más importantes que dan cuenta de gran parte de la disponibilidad de la biomasa de peces. Estos

factores son regidos por el clima. Por lo tanto, al influenciar la disponibilidad de presas, el clima determina en última instancia la distribución y abundancia de los pingüinos (Cooper *et al.* 1997).

La información actual corrobora esta sensibilidad a los cambios climáticos. En la región antártica, varios estudios han documentado variaciones en las poblaciones actuales de pingüinos en relación con pequeños cambios en la temperatura del mar (Williams 1995). En la costa del Pacífico, donde las condiciones oceanográficas relacionadas con el ENSO (*El Niño Southern Oscillation*) producen profundos cambios en gran parte de las comunidades marinas, se ha registrado la sensibilidad de las poblaciones de pingüinos a las fluctuaciones de las corrientes oceánicas (Boersma 1998; Boersma *et al.* 1990; Williams 1995).

Algunas aves han respondido a estas variaciones cíclicas con modificaciones en su biología reproductiva. El pingüino de Galápagos (*Spheniscus mendiculus*) cambia sus plumas antes de aparearse, tiene un tiempo de reproducción flexible, múltiples fechas de puesta de huevos y puede tener varias nidadas. Todos estos son rasgos que favorecen la supervivencia de los adultos y la rápida respuesta a las marcadas fluctuaciones de alimento que caracterizan su ambiente, relacionadas con la mayor sensibilidad de la cuenca del Pacífico a la variación climática (Boersma 1998). Algunos de estos rasgos también están presentes en otros *Spheniscus*, el africano (*S. demersus*) y el de Humboldt (*S. humboldti*). Como el de las Galápagos, estos dos pingüinos viven en regímenes que periódicamente muestran grandes variaciones en su productividad.

Las variaciones climáticas y ambientales en la costa atlántica de Patagonia son menos severas y drásticas que en la costa pacífica, y no producen eventos de mortalidad tan importantes como los que resultan de fenómenos ENSO. De todos modos, se han detectado fallas reproductivas asociadas con anomalías ambientales. Las fallas reproductivas en las colonias de aves marinas pueden ser causadas por diversos factores: 1) condiciones climáticas severas, 2) predación, o 3) cambios en la disponibilidad de alimentos (Frere, Gandini y Boersma 1998).

En el Atlántico sur, los pingüinos de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) exhiben una alta variabilidad en su éxito reproductivo, lo cual ha sido adjudicado fundamentalmente a dos causas. Por un lado, las diferencias anuales en la disponibilidad de alimentos (Boersma *et al.* 1990). La baja disponibilidad de alimentos puede ser un resultado de la escasez de presas o de la localización de las especies de presas lejos de la colonia. Como se dijera, los *Spheniscus* del Pacífico presentan una gran flexibilidad para enfrentar estos cambios. Pero el pingüino de Magallanes, que nidifica en el ambiente más estacional ocupado por este género, no exhibe esa flexibilidad reproductiva en respuesta a la disponibilidad cambiante de alimentos (Boersma *et al.*

1990). Es posible pensar, entonces, que éste es un factor que determinará profundamente la localización y características de las colonias de esta especie.

La segunda causa de fallas en el éxito reproductivo de la especie son las condiciones climáticas extremas. Varias especies de aves marinas pueden sufrir fallas en la reproducción en relación con condiciones climáticas extremas como el calor, el frío o vientos excesivos (Gandini, Frere y Boersma 1997). En la colonia de Cabo Virgenes (Santa Cruz, Argentina), por ejemplo, el factor más importante en la variación del éxito reproductivo fueron las diferencias en la deserción de los nidos durante la incubación en los años con condiciones climáticas extremas (Frere, Gandini y Boersma 1998). La mayor mortalidad se registró en años con fuertes lluvias durante noviembre y diciembre, lo que causó que algunos nidos se inundasen y se ahogasen los pichones. Además, durante momentos de condiciones climáticas extremas, la cantidad de individuos que desertan de sus nidos -tanto en Cabo Virgenes como en Punta Tombo (Chubut, Argentina)- es mayor, lo que resulta en tasas de depredación significativamente más altas (extremas (Frere, Gandini y Boersma 1998).

Las fallas reproductivas en la escala de las observaciones biológicas efectuadas hasta el presente no implican necesariamente la extinción o retracción del rango de distribución de la especie. De hecho, aunque hay variaciones en el éxito reproductivo, hay continuidad en las colonias. Cuando el éxito reproductivo es altamente variable, la supervivencia de los adultos será el determinante más importante de la supervivencia de la colonia. Las poblaciones pueden soportar un éxito reproductivo variable y fallas en la reproducción si la supervivencia de los adultos es alta, pero incluso las colonias grandes pueden ser vulnerables a la extinción si la supervivencia de los adultos se reduce. Cuando la mortalidad de adultos se incrementa, el número de pingüinos y el tamaño de la colonia pueden sufrir disminuciones drásticas (Boersma *et al.* 1990).

Entonces, si las variaciones climáticas del Holoceno tuvieron incidencia sobre la distribución de los pingüinos de Magallanes en la costa atlántica, fue fundamentalmente a través de cambios en la productividad de las aguas cercanas a la costa, de forma tal que fuese imposible que los adultos de una colonia pudiesen garantizar su supervivencia y, por lo tanto, la continuidad poblacional. Además, las variaciones climáticas pudieron implicar cambios en la disponibilidad de habitats para emplazar las colonias de nidificación y cría, es decir sectores de costa con las condiciones sedimentológicas y vegetacionales apropiadas. Los pingüinos nidifican bajo arbustos o excavan madrigueras, por lo que la vegetación, la topografía y las características del suelo son importantes determinantes para la localización de los nidos (Capurro *et al.* 1988; Stokes y Boersma 1991). Por último, en función de la persistencia de condiciones climáticas adversas,

como un aumento en las precipitaciones, un sector pudo haber perdido su condición de apropiado para nidificar, ya que no cumpliría con los requerimientos de hábitat de la especie. En aves como el pingüino de Magallanes, cuyo período reproductivo en tierra es prolongado, la conservación del hábitat de reproducción es crítica (Gandini, Frere y Boersma 1997).

INFORMACIÓN FÓSIL, HISTÓRICA Y ARQUEOLÓGICA SOBRE LOS SPHENISCIDAE

El registro fósil

La distribución de los organismos marinos en los mares modernos está relacionada con los patrones de su distribución en el pasado, así como con las condiciones paleoambientales (Ingmanson y Wallace 1995). En el caso de los pingüinos, las especies actuales son el remanente de una fauna más amplia que floreció entre hace 10 y 40 millones de años, y que comprendía alrededor de cuarenta especies (Williams 1995). Todos los fósiles han sido encontrados en el hemisferio sur, en localidades similares a las ocupadas por los pingüinos actuales (Fordyce y Jones 1990; Simpson 1976). Sudamérica se separa de Antártida hace 25 millones de años, y es posible que la distribución circumpolar moderna de los Spheniscidae se haya establecido en ese momento (Williams 1995). Esta evolución del océano también tuvo paralelos en el origen de otros vertebrados marinos, como los cetáceos y pinnípedos, que junto con los pingüinos tuvieron radiaciones adaptativas que les permitieron llenar los nichos ecológicos dejados vacantes por los reptiles marinos y otros taxa que desaparecieron durante la extinción a fines del Cretácico (Fordyce y Jones 1990).

A pesar de que todavía existen discusiones al respecto, los datos más recientes sugieren que los pingüinos siempre habitaron aguas relativamente templadas, pero dadas las características del registro fósil de Spheniscidae -muy discontinuo geográficamente y temporalmente- por el momento no es posible establecer relaciones seguras entre las temperaturas del océano y la distribución de los pingüinos en el pasado (Williams 1995). Los cambios climáticos en el sur probablemente afectaron la evolución de los pingüinos, así como la de otros tetrápodos marinos (cetáceos y pinnípedos) (Fordyce y Jones 1990).

Ha habido una gran discusión acerca del tamaño corporal de los pingüinos fósiles y las posibles implicaciones paleoambientales del mismo. Simpson (1976), entre otros autores, ha planteado que existe una relación entre tamaño de los pingüinos y su distribución latitudinal. Para él, esto es visible en las especies de pingüinos vivientes, y considera que es posible que esta relación también haya existido entre las especies fósiles. Esta afirmación se basa en que el gran tamaño de algunas especies pudo haber provisto una relación superficie-volumen apropiada para

disminuir la pérdida de calor en las aguas templadas. Sin embargo, los pequeños pingüinos actuales pueden habitar aguas más frías que las inferidas para el Eoceno-Oligoceno, por lo que esta relación entre tamaño corporal y temperatura del agua no es tan directa (Williams 1995). El gran tamaño pudo haber evolucionado por otras razones, por ejemplo, hidrodinámica, adaptación contra predadores, o adquisición de algún determinante de estrategias K (Fordyce y Jones 1990). También es posible que la extinción de todos los grandes pingüinos, así como también la de varios de tamaño mediano y pequeño, que aparentemente ocurrió durante el Mioceno, pudiese haber estado relacionada con la rápida evolución y diversificación de los pinnípedos y pequeños cetáceos, con la consiguiente competencia ecológica tanto directa como indirecta (Williams 1995).

La aparente abundancia de los cetáceos y pingüinos del Oligoceno sugiere -pero no confirma- que las aguas fueron productivas. Evidencia independiente permite afirmar que las temperaturas del mar variaron durante las fases tempranas de la historia de los pingüinos (Eoceno Tardío, Oligoceno) así como durante fases más recientes (Mioceno Tardío, y especialmente desde el Plioceno Tardío); las temperaturas probablemente fueron más cálidas hasta el fin del Eoceno, momento durante el cual pudo haber surgido un clima más variable estacionalmente, como consecuencia de la influencia del recientemente formado campo de hielo de la Antártida (Fordyce y Jones 1990).

El registro fósil de los Spheniscidae es localmente productivo pero discontinuo en general. Las faunas del Mioceno y Plioceno Temprano están bien representadas, hay pocos registros del Plioceno Tardío o del Cuaternario Temprano (Pleistoceno), pero hay abundante registro del Cuaternario Tardío. Nueva Zelanda tiene la fauna fósil de pingüinos más diversa -y mejor estudiada-, con 14 especies extintas y 3 o 4 neoespecies reportadas para el Cuaternario (Fordyce y Jones 1990). En la Antártida, los restos más antiguos en Isla Vicecomodoro Marambio (Seymour), son sincrónicos con algunos de los restos de Nueva Zelandia (Tonni y Tambussi 1986).

América del Sur sigue a Nueva Zelanda en términos del número de taxa formalmente descritos (Fordyce y Jones 1990). Los pingüinos fósiles de Patagonia provienen de los sedimentos marinos del Patagoniense, pertenecientes al Oligoceno tardío-Mioceno temprano. La mayor diversidad específica (7 especies) se encuentra en los afloramientos de la margen sur del río Chubut, entre Gaiman y Trelew, correspondientes al Miembro o Formación Monte León (Tonni y Tambussi 1986).

Sólo recientemente -en el Plioceno tardío (hace 3 millones de años)- han aparecido fósiles similares a los modernos géneros, como *Aptenodyptes* y *Pygoscelis* (Williams 1995). Simpson ha

sugerido que el *Spheniscus predemersus* del Plioceno de Sudáfrica puede ser ancestral a las especies de *Spheniscus* existentes, y los restos de dos especies fósiles de *Spheniscus* de depósitos del Plioceno en Perú también pueden ser referibles al género moderno *Spheniscus* (Williams 1995).

Evidencia fósil más reciente muestra que también hubo extinción de pingüinos durante el Holoceno. En un basurero del siglo XIII (Nueva Zelanda) fueron encontrados restos de una especie actualmente extinta (Harrison 1984). Aunque esta evidencia no cambia las ideas acerca de la distribución del taxón, indica que en el pasado hubo una mayor diversidad de formas que las asumidas previamente.

En síntesis, la información fósil permite afirmar que existió en Patagonia una fauna de pingüinos de una gran diversidad, mucha de la cual se extinguió antes del Pleistoceno final (período de interés para esta discusión). En una escala hemisférica, es posible afirmar que la extinción de especies o taxa de esta Familia continuó durante el Holoceno. Además, si bien el género *Spheniscus* se ha detectado en Sudamérica con anterioridad al poblamiento humano, a partir del registro fósil conocido hasta el presente no es posible establecer la historia del taxón en la costa atlántica durante los últimos miles de años. Esto seguramente se relaciona con que son muy escasos los depósitos de sedimentos de fines del Cuaternario en la costa de Patagonia (J. I. Noriega, comunicación personal 2000). Por último, por el momento el registro fósil no permite establecer la relación que existe entre la distribución del taxón y los cambios climáticos y ambientales acaecidos durante el lapso de existencia de los Spheniscidae.

Estimaciones de la distribución histórica en la costa Atlántica

Es muy poca la información acerca de la distribución de los pingüinos en la costa del Atlántico durante tiempos históricos. Estos limitados datos históricos sugieren que la distribución reproductiva de los pingüinos de Magallanes se ha movido hacia el norte, y por lo menos algunas de las colonias en la porción norte de la costa atlántica de Patagonia tienen un origen reciente (Boersma *et al.* 1990). Según estos investigadores, pareciera que las condiciones a lo largo de la costa argentina son mejores ahora que en el 1900 para los pingüinos, lo cual puede relacionarse con la reciente colonización de Punta Tombo, Punta Clara y la Caleta de Península Valdés. Punta Tombo, la mayor colonia continental de pingüino de Magallanes, que actualmente tiene 200.000 parejas reproductivas, ha existido por no más de 115 años. Esta población comenzó a expandirse en la década de 1920, y aparentemente se incrementó rápidamente. En los '60 los pingüinos de Magallanes comenzaron a colonizar nuevas áreas, extendiendo su rango hacia el norte en la costa argentina. Es probable que esta expansión ocurriese a causa de un incremento a largo plazo en la

disponibilidad de alimentos, resultante de cambios en la condición del mar (Boersma *et al.* 1990; Williams 1995). Punta Tombo fue visitada en diciembre de 1876 por Durnford, quien efectuó detalladas listas de las aves presentes. Aunque la época del año era propicia para que se observasen pingüinos con sus pollitos y juveniles, no menciona a los pingüinos de Magallanes (Durnford 1878; en Boersma *et al.* 1990). A pesar de que estas colonias continentales en Punta Tombo y alrededores son nuevas, hay evidencia de que nidificaban en islas a lo largo de la costa en el siglo XVI (Murphy 1936).

También hay diferencias entre el rango histórico y el actual de otras especies de pingüinos en el sur del Atlántico. Entre ellas, *Eudyptes chrysocome* también ha incrementado su rango hacia el norte, y actualmente existe una colonia cerca de Puerto Deseado, Santa Cruz (Frere *et al.* 1993). Se ha reportado la existencia de una colonia de esta especie durante tiempos históricos en Cabo San Pablo, Tierra del Fuego, actualmente inexistente (Schiavini *et al.* 1998). También ha variado la distribución reproductiva del pingüino rey (*Aptenodyptes patagonica*), que hasta el siglo XIX nidificaba en Isla de los Estados en dos grandes colonias que totalizaban unos 20.000 individuos y cuya extinción fue producto de la explotación humana (Schiavini *et al.* 1999). Por último, hasta 1940 existió una colonia de *Spheniscus magellanicus* en la Península Ushuaia, Tierra del Fuego, que desapareció al construirse el aeropuerto (Rasmussen *et al.* 1994).

El registro arqueológico

Como hemos visto, las investigaciones tafonómicas efectuadas en la costa atlántica están poniendo en evidencia el potencial de las poblaciones actuales de pingüinos para contaminar depósitos arqueológicos. Por lo tanto, es necesario ser cautos al adscribir la depositación de los restos de Spheniscidae presentes en los depósitos arqueológicos a alguna causa particular. En este trabajo, por lo tanto, la información arqueológica se utilizará solamente como un medio de establecer la presencia del taxón en el sur de Patagonia, cuáles fueron las especies presentes -en los casos en que esto fuera posible-, y el rango temporal representado en cada sitio. En muchos casos, esta información será la única que permitirá abordar el tema de la distribución de los Spheniscidae durante el Cuaternario Tardío, lapso generalmente poco explorado por la paleontología.

En la Tabla 14.1. se presenta la información disponible sobre el tema en el sur de Patagonia. En ella se detallan los sitios arqueológicos en los que se han registrado restos óseos de Spheniscidae, junto a las variables consideradas con potencial para establecer la existencia de colonias de nidificación. Estas variables son: las especies u otro nivel de determinación taxonómica alcanzado, el NISP de cada muestra, la cantidad de individuos presentes -expresado

como número mínimo de individuos (MNI)-, la presencia/ausencia de restos de juveniles en cada depósito y los fechados existentes.

En la mayoría de los casos los fechados no corresponden al taxón, sino al depósito. Si bien sería deseable contar con fechas-taxón (Borrero 1997), los fechados disponibles son un medio para establecer de forma preliminar el lapso potencial de presencia en una determinada localidad. Para la discusión se consideraron sólo aquellos trabajos que presentan un análisis que fuese más allá de establecer la presencia/ausencia del taxón. A continuación se presenta el análisis de la información arqueológica presentada en la Tabla 14.1.

Costa atlántica de Santa Cruz. — Se estima que los sitios de esta porción de la costa son muy tardíos, aunque por el momento son pocos los fechados. En Cabo Blanco (Castro *et al.* 2000; Moreno *et al.* 1997, 1998) existe un claro predominio de restos de cormoranes por sobre los de pingüinos, mientras que en CE 2 (Miotti 1998) sólo hay restos de un único individuo de *S. magellanicus*. La cantidad de individuos representados en los depósitos y el hecho de que no hayan sido determinados juveniles, impiden establecer la existencia de colonias de pingüino en ambas localidades. Los restos de estas aves podrían representar su presencia ocasional en las costas. Esto ocurre actualmente con algunas especies, por ejemplo *Aptenodytes patagonica*, que no nidifica en la zona pero cuyos restos han sido registrados en depósitos actuales de la provincia de Santa Cruz (*ver* Capítulo 11). Si la ruta migratoria de *Spheniscus magellanicus* fue similar a la actual durante los últimos cientos de años, entonces aunque no hubiese colonias cercanas podría producirse la presencia de algunos individuos en este sector de la costa.

Otra alternativa, dada la geomorfología de Cabo Blanco, es que el depósito de Spheniscidae sea el resultado de la mayor acumulación de carcasas de pingüinos muertos en el mar en zonas salientes de la costa, tal como se ha registrado actualmente en las costas de Chubut (Gandini *et al.* 1994). La presencia de los restos de *Spheniscus magellanicus* en CE 2 puede ser explicada como producto del transporte de restos de un individuo muerto en el mar, o por algún otro factor natural que no necesariamente se relacione con la existencia de colonias.

Costa del Estrecho de Magallanes. — Los dos sitios de Península Brunswick tienen fechados muy antiguos, atestiguando la presencia de varias especies de pingüinos desde hace 6.000 años. En Punta Santa Ana se determinaron dos especies, ambas con un MNI muy bajo (Lefèvre 1989a). También en Bahía Buena son muy escasos los restos de Spheniscidae, que incluso son mucho menos abundantes que los de Punta Santa Ana (Lefèvre 1989a). La escasez de restos y la ausencia de juveniles no permiten establecer la existencia de colonias a partir de este registro óseo.

Tabla 14.1. - Registro arqueológico de Spheniscidae en Patagonia. Detalle de especies u otro nivel taxonómico determinado, número de especímenes identificados (NISP), número mínimo de individuos (MNI) representado en el registro óseo, presencia/ ausencia de juveniles y fechados de los depósitos. ⁽¹⁾sólo se reportan valores de %NISP. ⁽²⁾ no se consideraron en los cálculos los cráneos, vértebras, costillas ni esternones.

Sitio	Taxón	NISP	MNI	Juvenil	Fechados	Fuente bibliográfica
Cabo Blanco 1 (Santa Cruz, Argentina)	<i>Aptenodytes patagonica</i>	NISP=2	MNI=1	no	s/fechados	(Moreno et al. 1997, 1998)
	<i>Spheniscus magellanicus</i>	NISP=150	MNI=11			
Cabo Blanco 2 (Santa Cruz, Argentina)	<i>Aptenodytes patagonica</i>	NISP=1	MNI=1	no	3.390±60 A.P.	(Castro et al. 2000)
	<i>Spheniscus magellanicus</i>	NISP=4	MNI=1			
CE 2 (Santa Cruz, Argentina)	<i>Spheniscus magellanicus</i>	NISP=2	MNI=1	no	s/fechados	(Miotti 1989)
Punta Santa Ana (Pla. Brunswick, Chile)	<i>Spheniscus magellanicus</i>	NISP=81	MNI=4	no	5.600 y 6.400 A.P.	(Lefèvre 1989a)
	<i>Pygoscelis papua</i>	NISP=5	MNI=2			
Bahía Buena (Pla. Brunswick, Chile)	<i>Spheniscus magellanicus</i>	NISP=30	MNI=3	no	5.700, 6.200 y 6.800 A.P.	(Lefèvre 1989a)
	<i>Aptenodytes patagonica</i>	NISP=1	MNI=1			
Punta María 2 (Tierra del Fuego, Argentina)	<i>Aptenodytes patagonica</i>	NISP=9	MNI=1	no	300 A.P.,	(Lefèvre 1989a, 1992).
	<i>Eudyptes chrysochome</i>	NISP=22	MNI=2		250 AP,	
	<i>Spheniscus magellanicus</i> ,	NISP=8	MNI=2		2.720±340 AP	
	<i>Pygoscelis papua</i>	NISP=1	MNI=1			
San Pablo 4 (Tierra del Fuego, Argentina)	<i>Aptenodytes patagonica</i>	NISP=2	MNI=1	no	290 A.P.	(Lefèvre 1989a)
	<i>Eudyptes chrysochome</i>	NISP=6	MNI=1			
SG 1 (Tierra del Fuego, Argentina)	Spheniscidae	s/datos*	s/datos	no	1.070±80 A.P.	(Horwitz 1995)
MLA 3 (Tierra del Fuego, Argentina)	Spheniscidae	NISP=190	MNI=8	no	1.020±80 A.P.	(Savanti 1994)
MLB5 (Tierra del Fuego, Argentina)	Spheniscidae	NISP=2	MNI=2	no	1.110 ±60 A.P.	(Savanti 1994)
MLS5 (Tierra del Fuego, Argentina)	Spheniscidae	NISP=1	MNI=1	no	360±50 A.P.	(Savanti 1994)
MLS7 (Tierra del Fuego, Argentina)	Spheniscidae	NISP=6	MNI=1	no	690 ±50 A.P.	(Savanti 1994)
CTS (Tierra del Fuego, Argentina)	Spheniscidae	NISP=25	MNI=4	no	230±50 A.P.	(Savanti 1994)
ALEPH 1 (Tierra del Fuego, Argentina)	Spheniscidae	NISP=16	MNI=3	no	330±50 A.P.	(Savanti 1994)

Capítulo 14. La distribución holocénica de los Spheniscidae

ALEPH 2 (Tierra del Fuego, Argentina)	Spheniscidae	NISP=25	MNI=2	no	s/fechados	(Savanti 1994)
ALEPH 3 (Tierra del Fuego, Argentina)	Spheniscidae	NISP=71	MNI=4	no	450±60 A.P.	(Savanti 1994)
CM1 (Tierra del Fuego, Argentina)	Spheniscidae	NISP=160	MNI=7	no	s/fechados	(Savanti 1994)
RDA (Tierra del Fuego, Argentina)	Spheniscidae	NISP=7	MNI=1	no	1.380±70 A.P.	(Savanti 1994)
RD7 (Tierra del Fuego, Argentina)	Spheniscidae	NISP=93	MNI=12	no	1.500 ±50 A.P.	(Savanti 1994)
Bahía Crossley 1 (Isla de los Estados, Argentina)	<i>Spheniscus magellanicus</i> <i>Eudyptes chrysochome</i> Spheniscidae	NISP=4299 NISP=1542 NISP=1306	MNI=156 MNI=64 MNI=45	no	2.000±70 A.P., 2.180±130 A.P., 2.480±80 A.P., 2.730±90 A.P.	(Lanata et al. 1992)
Lancha Packwaia (Canal Beagle, Argentina)	<i>Spheniscus magellanicus</i> <i>Eudyptes chrysochome</i>	NISP=290 NISP=3	MNI=48 MNI=2	si	4.215 ±305, 4.020±70, 1.590±50, 1.120±50, 1.080±100, 455±85, 410±75, 280±85 A.P.	(Rasmussen et al. 1994)
Túnel 1 (Canal Beagle, Argentina)	<i>Spheniscus magellanicus</i> <i>Eudyptes chrysochome</i>	no publicados	no publicado	si	6.980±110 A.P.	(Rasmussen et al. 1994)
Túnel VII (Canal Beagle, Argentina)	<i>Spheniscus magellanicus</i> <i>Eudyptes chrysochome</i>	s/datos ⁽¹⁾	MNI=7 MNI=2	no	100±45 A.P.	(Estevez Escalera 1996)
Sitios de Cabo de Hornos y Seno Grandi (Chile)	<i>Aptenodytes patagonica</i> <i>Eudyptes chrysochome</i> <i>Spheniscus magellanicus</i>	NISP=12 NISP=3 NISP=57	s/datos	no	6.120±80; 1.410±50; 680±60 A.P.	(Lefèvre 1993-94)
Bahía Colorada (Chile)	<i>Spheniscus magellanicus</i>	NISP=7	MNI=1	no	5.500 ±70 A.P.	(Lefèvre 1997b)
Punta Baja (Mar de Otway, Chile)	<i>Spheniscus magellanicus</i>	NISP=450	MNI=17	no	270 A.P.	(Lefèvre 1989b, 1997b)
Sitios de Seno Skyring (Chile)	<i>Spheniscus magellanicus</i>	NISP=3	MNI=2	no	3.410 AP, 3.790 AP, 1.040 AP, 1.290 AP, 1.760 AP, 1.215 AP	(Lefèvre 1997a)
LE 2 (Isla Morhuilla, Chile)	<i>Spheniscus humboldti</i>	NISP=1902 (2)	MNI=125	no	4.600-4.900 A.P.	(Quiroz et al. 1998)

Costa atlántica de Tierra del Fuego. — En estos sitios también se observa el predominio de otras aves sobre los pingüinos -sitios Punta María 2 y Cabo San Pablo 4 (Lefèvre 1989a, 1992)-. En San Genaro 1, los huesos incluidos por Horwitz (1995) en la categoría “aves voladoras” son más abundante que los de Spheniscidae. San Pablo 4 y Punta María 2 son sitios muy tardíos, en los que el MNI de Spheniscidae es también muy bajo. La presencia de individuos de *E. chrysocome* en Cabo San Pablo podría relacionarse con la existencia de la colonia de esta especie mencionada anteriormente (ver “Estimaciones de la distribución histórica...” en este mismo Capítulo). Sin embargo, la evidencia arqueológica no permite afirmarlo, debido a la baja cantidad de restos recuperados y a la inexistencia -o imposibilidad de determinación- de juveniles en la muestra (Lefèvre 1989a). De hecho, la presencia de los restos de todas las especies de pingüinos puede ser explicada por las razones mencionadas para la costa de Santa Cruz.

Canal Beagle y costa atlántica sur. — En los sitios de Península Mitre se ha registrado un amplio espectro de especies de aves, en depósitos correspondientes a los últimos 1.500 años (Savanti 1994). Con respecto a los Spheniscidae, junto a los cormoranes son los taxa más representados, aunque con valores bajos de MNI en ambos casos. En los sitios MLA3, CTS y CM1, hay un leve predominio de individuos de pingüino. De todos modos, la representación es muy baja, por lo que no necesariamente corresponden a la explotación de colonias. Esto sería concordante con que, en la actualidad, los Spheniscidae no nidifican en la zona (Schiavini *et al.* 1998).

En Isla de los Estados cambia el panorama, ya que en Bahía Crossley 1 hay un claro predominio de restos de Spheniscidae entre los de aves (Caviglia 1987; Lanata *et al.* 1992), en cantidades que podrían interpretarse como la explotación de una colonia. Los valores permanecen altos incluso cuando se los discrimina por capa (ver Lanata *et al.* 1992:cuadros 3, 4 y 5). Lamentablemente, no se ha determinado la presencia de restos de juveniles en los depósitos, por lo que no puede contarse con esta variable para afirmar la existencia de colonias. Los fechados de este sitio son más tempranos que los de los anteriormente mencionados, y es posible que impliquen que las especies representadas en el registro arqueológico -y actualmente presentes (Schiavini *et al.* 1999)- nidificaban en la isla hace unos 2.500 años.

En el canal Beagle, en Lancha Packewaia (Rasmussen *et al.* 1994) y en Túnel VII (Estevez Escalera 1996) se han registrado restos de Spheniscidae, aunque predominan los de cormoranes. El material óseo de Túnel I aún no ha sido analizado (L. Orquera, comunicación personal 2000), pero a partir de un análisis preliminar es posible afirmar que allí también predominaron los cormoranes (ver Rasmussen *et al.* 1994). En Lancha Packewaia se han determinado restos de juveniles de Spheniscidae, pero la presencia de pingüinos es explicada por los autores como la

caza de individuos que se desplazan por el canal o que se encuentran presentes en la costa (Rasmussen *et al.* 1994).

Túnel I y Lancha Packewaia se encuentran entre los sitios más antiguos de la costa patagónica, y permiten discutir la presencia de los taxa durante el Holoceno Medio y Tardío. En Lancha Packewaia la cantidad de individuos representados es mayor que en los sitios de la costa atlántica o que en Península Mitre. Sin embargo, si se discrimina el MNI por fechado (ver Rasmussen *et al.* 1994:Apéndice), efectivamente la cantidad de individuos es poca en cada caso. Por lo tanto, tal como plantean los autores, esta no es una variable que permita establecer la existencia de colonias.

Cabo de Hornos y Seno Grandi. — Estos sitios en conjunto abarcan un amplio período, y en ellos hay una abrumadora presencia de restos de Phalacrocoracidae. Aunque hay restos de Spheniscidae, son mínimos y no se presentan datos detallados de las propiedades del depósito (Lefèvre 1993-94). Sin embargo, a partir de estos registros Lefèvre planteó como un problema a resolver la poca explotación de pingüinos, dada la abundancia actual y la existencia de colonias de nidificación en la zona. Según esta autora, la presencia de juveniles de cormorán indicaría su captura en colonias de nidificación. Dado que la estación de cría de los cormoranes se superpone en parte con la del pingüino de Magallanes, esto permitiría establecer la presencia humana en la zona durante el período reproductivo de estos últimos.

Mar de Otway, Seno Skyring y Última Esperanza (Pacífico sur). — En todos los sitios del mar de Otway predominaron los cormoranes. En los sitios de Seno Skyring también predominaron abrumadoramente los cormoranes, entre los cuales hay restos de juveniles, que son relacionados por Lefèvre (1997a) con la presencia de colonias. Los restos de *S. magellanicus* son muy escasos en Bahía Colorada (un individuo) y en los sitios de Seno Skyring (dos individuos), mientras que en Punta Baja aumenta relativamente la cantidad de individuos representados. En ninguno de los sitios se han determinado huesos de juveniles. Por lo tanto, los restos de estos sitios no presentan evidencias que permitan afirmar la existencia de colonias de nidificación, y pueden representar la presencia ocasional de individuos de la especie en la localidad.

Costa del Pacífico. — En LE 2, Isla Morhuilla (Quirós *et al.* 2000), predominan los restos de *Spheniscus humboldti*, de los que se han determinado por lo menos 125 individuos, entre los cuales no se han reportado restos de juveniles. La cantidad de individuos permite pensar en la explotación de una colonia, que sería una opción económicamente favorable y no necesariamente acotada estacionalmente, dadas las características reproductivas de esta especie.

En síntesis, es poca la evidencia concluyente que por el momento brinda el registro arqueológico. Fundamentalmente, permite establecer en la región la presencia de varias especies de Spheniscidae desde el Holoceno Medio, y en algunos sitios es posible especular la relación con alguna colonia de nidificación. La propiedad general más importante del conjunto de Spheniscidae en Patagonia Meridional es la escasez de restos y, por consiguiente, los pocos individuos representados. Sólo dos excepciones, Bahía Crossley 1 y LE 2 presentan un MNI que es acorde con la depositación de restos esperable para una colonia. Es posible que esto también esté reflejando un problema de muestreo en dos escalas. Primero, que los restos analizados en cada sitio sólo constituyan una porción ínfima del depósito y, segundo, que los sitios con que contamos actualmente sean insuficientes para discutir este tema.

Conclusión y perspectivas

Los registros fósil y arqueológico disponibles sólo permiten discutir la presencia de los Spheniscidae de forma temporalmente discontinua. A partir del registro fósil se puede afirmar que el taxón existía en la costa patagónica antes de fines del Pleistoceno. Pero la escasa información, la poca resolución de los registros y el hecho de que no existan depósitos marinos accesibles del Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano, impide establecer la historia de estas aves durante el periodo de exploración y colonización de Patagonia por *Homo sapiens sapiens*. La evidencia disponible en escala hemisférica tampoco permite esclarecer aspectos como variaciones en el rango de distribución y su relación con los cambios ambientales de los últimos miles de años.

El registro arqueológico tiene el potencial de brindar información de mayor resolución respecto de estos temas, y como tal ha sido utilizado para establecer posibles variaciones en el rango de distribución de otras aves (*ver* Capítulo 13). Sin embargo presenta dos problemas relacionados con el tema de discusión que aquí consideramos. Primero, tanto en la costa atlántica como en otros sectores de la costa de Patagonia sólo se dispone de registros desde el Holoceno Medio, por lo que queda un vacío temporal que no es posible conocer. Segundo, debido al sesgo que implica la interpretación de un depósito acumulado principalmente por un predador específico -en este caso, los humanos- no siempre es posible establecer la presencia y abundancia relativa natural de los diferentes taxa de una localidad o región. *A partir de los restos depositados por los humanos sólo se está estableciendo cuáles fueron los taxa sobre los cuales se predó y el grado en que lo fueron. La relación existente entre los parámetros de la explotación y los de la abundancia natural debe establecerse en cada caso, a través de líneas de evidencia independientes.*

Un aspecto que no ha sido tratado en este Capítulo, la historia de los cambios climáticos acaecidos en la región desde el Pleistoceno final, será el que permita contextualizar al registro fósil en un marco ambiental más amplio. Por ejemplo, un modelo reciente sobre la historia de la productividad primaria en los océanos del sur sugiere que la productividad de la Antártida fue menor que la actual durante el Último Máximo Glaciar, mientras que en la región subantártica no hubo cambios con respecto al presente en la concentración de nutrientes de las aguas superficiales, ni en su uso, ni en la productividad primaria (Delaney 2000; Elderfield y Rickaby 2000). Esto implicaría que algunas de las condiciones necesarias para la presencia de colonias de pingüinos en la costa patagónica podrían estar presentes hacia fines del Pleistoceno. Otros factores, como la temperatura de las aguas superficiales, la formación de aguas profundas en el Atlántico norte, y los patrones de circulación atmosférica y oceánica, han sufrido cambios sustanciales desde el Holoceno Medio (Steig 1999). Estos son sólo algunos ejemplos del tipo de información que será necesaria. También deberá incluirse la historia de formación de la costa del Atlántico sur, que ha sufrido cambios importantes desde fines del Pleistoceno, y cuyo conocimiento es necesario para evaluar la disponibilidad de habitats aptos para el emplazamiento de colonias de nidificación¹.

Si bien la respuesta al tema de las posibles variaciones en la distribución de los Spheniscidae debe necesariamente basarse en el registro fósil -del taxón y de los ambientes-, la interpretación de este registro debe nutrirse de dos líneas de investigaciones actuales. Por un lado, aquellos aspectos de la ecología y biología de las poblaciones actuales de pingüinos que puedan relacionarse con los cambios climáticos y ambientales en escala local, regional y global. A partir de estos estudios se ha constatado la marcada sensibilidad de estas aves a los cambios climáticos, y se han definido los parámetros ambientales a considerar para evaluar las posibles variaciones en el rango de distribución.

Otro tipo de información actual, la tafonómica, es también de especial importancia para abordar el tema de las paleodistribuciones de pingüinos. A partir de las observaciones actuales se pueden conocer y definir las propiedades de los conjuntos óseos que resultan de una colonia de nidificación (Emslie 1995; *ver* Capítulo 12). Esto constituye una herramienta apta para interpretar el registro fósil y orientar la búsqueda de depósitos.

Las investigaciones paleontológicas y arqueológicas que aquí se han discutido no estuvieron destinadas a establecer las variaciones en la distribución reproductiva de los Spheniscidae. Sus objetivos eran otros, por lo que la búsqueda, análisis y presentación de la evidencia no necesariamente responden a los requerimientos que plantea este tema. Si en el futuro se busca

¹ Este tema ya ha sido discutido en el Capítulo 13.

investigarlo, se deberán tener en cuenta las características de la información que debe generarse, para lo cual sería necesario:

a) Buscar depósitos de huesos de pingüinos del Cuaternario tardío, preferentemente independientes de los registros arqueológicos.

b) Afinar la resolución de los depósitos, a partir del análisis sedimentario y de fechados. Ajustar el análisis de los conjuntos óseos a los paquetes temporales definidos, buscando establecer la cantidad de individuos y las clases de edad representadas en cada uno de ellos.

c) Obtener fechas-taxón (*sensu* Borrero 1997), para descartar la contaminación de los depósitos y establecer más ajustadamente la presencia de estas aves en una determinada localidad y período.

d) Efectuar un análisis exhaustivo de la historia local de conformación de la costa, con especial énfasis en los aspectos sedimentarios, geomorfológicos y cronológicos.

e) Asimismo, establecer las características del sustrato y la vegetación en cada localidad, que podría constituir un factor importante para la localización de las colonias.

f) La evaluación de líneas paleoambientales y paleoecológicas que permitan establecer la existencia de las condiciones requeridas por los pingüinos, es decir aspectos como la productividad oceánica o la presencia de presas.

g) Profundización de los estudios tafonómicos que permitan comprender la naturaleza y dinámica de los depósitos de restos óseos de pingüinos, incluyendo los que resultan de colonias de nidificación.

h) Estudios de mayor escala temporal acerca de la ecología de los pingüinos en relación con los cambios climáticos y ambientales, especialmente en la costa atlántica, en donde las investigaciones son más recientes que en otros puntos de la distribución de estas aves. Al analizar diversos aspectos de las poblaciones de pingüinos de Magallanes en la costa atlántica, Stokes y Boersma (1998:47) subrayan la importancia de [...] *large and long-term data sets and experimental approaches in identifying subtle but biologically meaningful factors. Such tools are likely to be important in the study and conservation of any long-lived organism inhabiting a variable environment.*

Esta primera aproximación a las posibles variaciones en la distribución de los Spheniscidae en la costa patagónica deberá ser profundizada con el análisis exhaustivo de las líneas de evidencia que aquí se proponen, evaluando en cada caso la información local, que finalmente deberá ser puesta en una perspectiva regional -la escala apropiada para plantear este problema-.

Los arqueólogos hemos planteado reiteradamente la necesidad de comprender la relación entre disponibilidad y explotación para discutir cuáles fueron las decisiones económicas de las

poblaciones humanas del pasado. En muchos casos, esto requiere el abordaje de temas como el que aquí se ha tratado y que tradicionalmente han sido considerados fuera de la órbita de las investigaciones arqueológicas. Sin embargo, dada la escala temporal implicada y la necesidad de contar con depósitos de resolución muy fina, es improbable que sean encarados por investigadores de otras disciplinas. La presencia de una colonia de nidificación de pingüinos en un punto del paisaje utilizado por los cazadores-recolectores tiene implicaciones para entender su economía y organización social, tanto si fue explotada como si no lo fue. Entonces, dedicar esfuerzos para comprender mejor la conformación de las comunidades -y por lo tanto la disponibilidad de taxa entre los cuales los humanos eligieron sus presas- es una opción que deberá incluirse dentro del espectro de interés arqueológico en el sur de Patagonia.

Capítulo 15

Una aplicación a casos arqueológicos

Los cazadores humanos, como todos los predadores, son importantes actores en el proceso de reciclado de restos orgánicos. Cuando este reciclado no se produce de forma completa, los huesos u otros tejidos pueden ser la base sobre la que apoyarán las explicaciones acerca de su conducta. El papel de los humanos en este proceso podría evaluarse desde una perspectiva tafonómica. Sin embargo, tal como hemos fundamentado en otra oportunidad (Cruz *et al.* 1993-1994), consideramos que cuando lo que se busca conocer es la conducta humana, el análisis tafonómico excluye todos los factores culturales por medio de un recorte metodológico.

A pesar de que tafonomía y arqueología separan metodológicamente sus objetivos, se precisa el aporte de ambas disciplinas para interpretar un depósito específico. Esto es así porque para comprender el registro óseo en términos de un único actor -en este caso, los humanos- no sólo es necesario establecer el grado en que el mismo estuvo involucrado en la formación de los depósitos. También se debe entender cuál fue la contribución de otros actores y procesos, así como la forma en que esta contribución pudo haber determinado la actividad humana sobre los restos orgánicos o afectar la claridad de su firma en el registro óseo (Blumenschine y Marean 1993; entre otros).

La formación de la porción avifaunística de los depósitos arqueológicos puede involucrar tanto la intervención de humanos como la de otros carnívoros y la muerte de aves por factores diferentes de la predación. Además, los restos depositados por cualquiera de estas causas están sujetos a la acción de procesos como la meteorización, el pisoteo u otros factores de destrucción que los afectan luego de la depositación. Por lo tanto, las afirmaciones acerca de la conducta humana que se basen en la conformación de los conjuntos óseos carecerán de sustento si no se conoce la historia de su formación.

En Capítulos anteriores hemos presentado nuestras investigaciones, que fueron concebidas con el fin de que constituyan la base de la tafonomía de aves en Patagonia continental. Aquí utilizaremos el conocimiento generado para interpretar el contenido avifaunístico de varios sitios arqueológicos de la región. El punto de partida de nuestro análisis es que *el papel de los humanos en la depositación y en las modificaciones de los restos orgánicos debe evaluarse, aún cuando se trate de huesos asociados a artefactos arqueológicos* (Binford 1981; Lyman 1994a). Para hacerlo, es necesario contar tanto con principios tafonómicos específicos como con modelos, hipótesis o expectativas sobre la forma en que los humanos predaban sobre las aves.

Modelar la forma en que los cazadores patagónicos predaban sobre las aves no es uno de los objetivos de esta Tesis. Sin embargo, en otra oportunidad (Cruz 2000a) presentamos un modelo preliminar acerca de la explotación de avifauna durante el Holoceno, así como de algunas propiedades tafonómicas de su registro óseo en el sur de Patagonia. Este modelo fue formulado a partir de la comparación de los registros arqueológicos y naturales actuales de Tierra del Fuego y Patagonia continental, y planteaba que [...] *en la costa marina, región de alta productividad, hay gran cantidad de aves de hábitos coloniales, y está documentada la explotación humana (tanto en registros etnográficos como en abundante evidencia arqueológica). Los conjuntos óseos generalmente son densos, presentan buena conservación, y poca evidencia de la acción de carnívoros. La estepa, (cordillerana o no), es una región de baja productividad, con preminencia de aves no coloniales, y con escaso registro de explotación humana de la avifauna acuática. En los sitios arqueológicos la densidad es bajísima, y los restos presentan poca evidencia de la acción de carnívoros* (Cruz 2000a:210).

Si bien hemos profundizado los aspectos tafonómicos que se presentaban en este modelo, por el momento no hemos ampliado lo que respecta a la explotación de las aves. Sin embargo, consideramos que, aunque extremadamente simple, esta primera aproximación al tema es útil como marco para el análisis que presentamos en este Capítulo. Este análisis incluye el examen de los conjuntos de huesos de aves de algunos sitios arqueológicos de Santa Cruz, ubicados actualmente en las unidades ambientales que definimos para las investigaciones tafonómicas: la estepa, el ecotono estepa-bosque y la costa marina. Cuatro de estos sitios se encuentran en el P.N. Perito Moreno, los otros dos restantes en la costa noreste de Santa Cruz, en la localidad de Cabo Blanco.

El énfasis de esta presentación estará puesto en las propiedades tafonómicas de los huesos de aves incluidos en estos depósitos y en la dilucidación de el/los actores que contribuyeron a su formación. También se discutirá la forma en que estos depósitos permiten avalar o descartar el modelo de explotación que hemos presentado, así como el propuesto por otros investigadores en relación con los depósitos analizados.

Un aspecto fundamental, desde nuestro punto de vista, es que el examen de estos restos arqueológicos permitirá una primera evaluación de la utilidad de los resultados de las observaciones actuales para abordar este tipo de depósitos. También, y más importante aún, posibilitará establecer cuáles son aquellos aspectos que es necesario profundizar o cuáles son las líneas de investigación que es necesario implementar en el futuro para conformar un cuerpo de principios tafonómicos cada vez más ajustados para interpretar los depósitos arqueológicos. En síntesis, entendemos el desarrollo de la tafonomía de aves en la región como un constante proceso de *feedback* entre el enunciado de principios tafonómicos surgidos de los estudios actualísticos, la

aplicación de los mismos a la interpretación de depósitos concretos (por nosotros o por otros investigadores) y la consiguiente formulación de nuevas preguntas e implementación de líneas de investigación destinadas a responderlas.

LOS SITIOS ARQUEOLÓGICOS DEL P. N. PERITO MORENO

Hipótesis sobre la explotación de las aves en la zona

En el Capítulo 1 planteamos que no está claro el lugar que ocuparon las aves en la subsistencia de las poblaciones humanas en la región cordillerana del sur de Patagonia continental. También observamos que varios autores las presentan como un recurso disponible a lo largo del Holoceno (Aschero *et al.* 1992-1993; Belardi *et al.* 1992; Borrero y Muñoz 1999; Goñi 1988; Herrera 1988; entre otros). Específicamente en el caso del actual Parque Nacional Perito Moreno, algunas hipótesis propuestas acerca de la subsistencia y movilidad de las poblaciones humanas incluyen a las aves acuáticas como uno de los recursos utilizables a lo largo del período de ocupación humana de la zona, que abarca casi 10.000 años desde comienzos del Holoceno hasta hace unos pocos siglos atrás.

La primera de estas hipótesis se relaciona con las fluctuaciones climáticas del Holoceno, su incidencia sobre los humedales de Patagonia y la mayor o menor importancia de los recursos acuáticos en la subsistencia de los cazadores de la región (Goñi 1988; Goñi *et al.* 1994). González (1992) planteó que a fines del Pleistoceno se formó un extenso paleolago que abarcaba varias de las actuales cuencas lacustres del P. N. Perito Moreno, y que esta gran paleocuenca sufrió transgresiones y regresiones durante el Holoceno. La hipótesis propuesta es que estos procesos de transgresión/regresión dieron origen a una estructura de recursos acuíferos muy diferente a la actual, con mayor cantidad de lagunas, mallines y otros humedales durante los momentos de mayor humedad (Goñi *et al.* 1994). Según estos autores, todos los recursos acuáticos fueron más abundantes y más utilizados por las poblaciones humanas durante esos momentos. Siguiendo este argumento, es posible que hubiese mayor cantidad de aves acuáticas, y por lo tanto, gran probabilidad de que su contribución en la dieta de las poblaciones humanas fuese importante.

El planteo es interesante y estamos de acuerdo en que el tipo y la densidad de los humedales de una zona pueden contribuir a la existencia de gran heterogeneidad en el paisaje, condicionando la forma en que las poblaciones humanas circulan por el mismo. Los mosaicos de humedales desarrollados a partir de cuencas glaciarias pueden constituir lugares especialmente atractivos para los cazadores-recolectores (Nicholas 1998). Este atractivo de los humedales no sólo se relaciona con los recursos allí presentes, sino también con el grado de contraste entre estas

localidades y otras partes del paisaje. Si la hipótesis planteada por Goñi y colaboradores (1994) es corroborada, entonces la gran cantidad de cuerpos de agua y humedales en el P. N. Perito Moreno tiene que haber constituido un parche claramente diferenciado de los ambientes más desérticos a su alrededor. Como consecuencia, los recursos allí presentes serían parte de esa heterogeneidad y la avifauna sería una alternativa que ampliaría la oferta de recursos, por lo menos durante algunos momentos del Holoceno.

Herrera (1988) también aborda el tema de las aves y su uso por las poblaciones humanas prehistóricas en el actual P. N. Perito Moreno. A partir del análisis de la arqueofauna de CCP 5, formula un modelo de aprovechamiento de recursos y estrategias de movilidad de los cazadores-recolectores. Propone que la gran cantidad de aves migratorias, que tendrían a los valles cordilleranos como zona de nidificación, serían uno de los atractivos para ocupar la región durante la estación estival. En este marco, la notable escasez de restos avifaunísticos en CCP 5 es explicada por la atribución de los conjuntos óseos a actividades humanas durante el período invernal, momento durante el cual las aves se encuentran ausentes.

En otras oportunidades hemos planteado nuestro desacuerdo con ambas hipótesis (Cruz 2000a, 2000b), basado en la evaluación de diversos aspectos de la biología y ecología de las aves de esta zona (*ver* Capítulo 5), así como de las características ambientales actuales y pasadas en el P. N. Perito Moreno. Consideramos que, en el bosque, la estepa cordillerana y su ecotono, las aves acuáticas y/o sus huevos no tuvieron el rol importante como recurso que les adjudican la hipótesis de Goñi y colaboradores. Si hubo consumo o algún otro tipo de aprovechamiento de las aves, este fue oportunista¹ y la escasez de sus restos en los registros arqueológicos no se relaciona con la estación en que fueron ocupados los sitios (Cruz 2000b). Por otro lado, los cambios ambientales no parecen haber influido de forma importante en la existencia de hábitats apropiados para albergar mayor cantidad de aves que en la actualidad (*ver* “Los ambientes del Holoceno y las aves” en este mismo Capítulo). Entonces, consideramos que este no es un argumento que pueda esgrimirse para proponer cambios en la disponibilidad y/o en el uso de las aves por las poblaciones humanas. Si hubo cambios, estos se debieron a factores diferentes de los ambientales.

Como una vía para evaluar estas tres hipótesis (la de Goñi y colaboradores, la de Herrera y la formulada por nosotros aquí), se presentan los resultados del análisis del conjunto avifaunístico de varios sitios arqueológicos del P. N. Perito Moreno: Cerro Casa de Piedra 5 y 7, Alero Destacamento Guardaparques y Alero Gorra de Vasco. El primer relevamiento de estos restos se

¹ Seguimos la definición de “oportunismo” establecida por Jaksic (1989:430): “*Opportunist*” is a predator that takes all prey in the same relative abundances as present in those patches where the predator hunts (during the period when the predator is active, and within size limits imposed by the predator/prey size ratios and the perceptive and handling capabilities of the predator).

efectuó en el año 1998, y parte de estos resultados ya han sido comunicados brevemente (Cruz 2000b). Aquí se presentan de forma más detallada y se incluye el análisis efectuado en el año 2000 de los especímenes correspondientes a la ampliación de las excavaciones de CCP 7.

Los ambientes del Holoceno y las aves

El proceso inicial de exploración humana en el sur de Patagonia está ligado a las condiciones climáticas prevalecientes durante la transición Pleistoceno-Holoceno. Por lo tanto, esta radiación humana fue parte de un amplio proceso de recolonización de toda la biota en ambientes altamente cambiantes (Borrero 1996). Aunque no tan dramáticas, las condiciones producidas por los cambios climáticos y ambientales del Holoceno han sido invocadas como correlacionables con cambios en el contenido y características del registro arqueológico (Goñi 1988).

En el caso concreto del aprovechamiento de la avifauna y la evaluación de las hipótesis que presentamos, es necesario establecer la forma en que estas condiciones influyeron en la disponibilidad de hábitats apropiados para las aves, así como el grado en que las mismas pudieron haber determinado las características de la comunidad de aves. Entre otros factores, deben considerarse aquellas variables ambientales que pudieron haber tenido incidencia en la extensión y tipo de los humedales presentes, ya que éstos son los hábitats con mayores posibilidades de concentración de avifauna en la estepa, el bosque y su ecotono (*ver* Capítulo 5), las unidades ambientales implicadas en el P. N. Perito Moreno.

Desde el retiro de los glaciares a fines del Pleistoceno, la fluctuación climática más pronunciada en Patagonia fue un incremento en la aridez que tuvo su pico hacia *ca.* 7.000 AP (Clapperton 1993; Markgraf y Seltzer 2001; Rabassa y Clapperton 1990). En líneas generales, la recuperación hacia condiciones modernas comenzó alrededor del 5.000 AP; momento a partir del cual hubo cambios de pequeña escala en los niveles lacustres, en sincronía con las fluctuaciones climáticas que se sucedieron durante el Holoceno Medio a Tardío (Clapperton 1993; Fritz *et al.* 2001).

La variación en los niveles de las cuencas lacustres, así como en la cantidad y abundancia de estos y otros humedales, es uno de los pilares para plantear un mayor uso de las aves y otros recursos acuáticos por los cazadores del P. N. Perito Moreno (Goñi *et al.* 1994). Se ha propuesto una posible relación entre los cambios detectados en el lago Cardiel (Stine y Stine 1990) y las ocupaciones arqueológicas (Aschero *et al.* 1992). Los lagos de la estepa, como el Cardiel, reflejan mejor las variaciones en las precipitaciones debido a que, en general, son cuencas endorreicas. No todas las cuencas lacustres responden de forma tan directa a los cambios climáticos. En la historia de los lagos de la cordillera, por ejemplo, tienen mayor importancia los aspectos geomorfológicos (S. Stine y G. Villarosa, comunicación personal 1999). Este sería el

caso de los lagos del P. N. Perito Moreno.

No se cuenta con fechas para evaluar los cambios en la dinámica de estos lagos. Sin embargo, estudios en la cuenca cercana del lago Pueyrredón permiten formular hipótesis acerca de sus posibles fluctuaciones. Un fechado sobre turba basal del canal de desagüe abandonado del lago Pueyrredon permite establecer la existencia de niveles más altos por lo menos hasta 11.245 ± 245 AP (Mercer y Ager 1983). En función de ese fechado, es posible pensar que los niveles de las cuencas cercanas también se encontraban más altos en esa fecha. Por ahora, sin embargo, no se cuenta con evidencia que permita discutir la dinámica de los cuerpos de agua del actual P. N. Perito Moreno a partir de ese momento (Rabassa y Coronato 2002). Aunque González (1992) ha planteado la existencia del paleolago durante el Holoceno, aún no se ha publicado información cronológica al respecto.

Por otro lado, tal como vimos en los Capítulos 5 y 6, no todos los cuerpos de agua son aptos para la proliferación de avifauna. El tamaño de los cuerpos de agua puede ser buen indicador de las cantidades de aves esperables, por lo menos en términos comparativos. Garay y colaboradores (1991) establecieron que la densidad de aves acuáticas presentaba una significativa relación negativa con el tamaño del cuerpo de agua. En la zona cordillerana del sur de Patagonia continental, los lagos y lagunas más pequeños tienen mayores densidades y diversidades de aves acuáticas que los cuerpos de agua de gran tamaño, indicando que poseen cualidades importantes para más especies de aves (Garay *et al.* 1991).

Como vimos en el Capítulo 8, los lagos del P. N. Perito Moreno son de origen glaciario. En cuerpos de agua oligotróficos como los lagos glaciarios del sur de Patagonia (Modenutti *et al.* 1998), un mayor tamaño no indica la presencia de condiciones apropiadas para sustentar mayores números de aves que en la actualidad. Entonces, *aunque se verificara que durante el Holoceno existió el gran paleolago, esto no implica una mayor cantidad de aves y/o huevos disponible para los cazadores-recolectores.*

Otra de las vías para establecer la existencia de cambios en la disponibilidad de habitats apropiados para la vida de las aves se relaciona con las fisonomías vegetales presentes a lo largo del Holoceno. El registro polínico sugiere que durante el período entre *ca.* 11.000 y 10.000 AP, una estepa de gramíneas se extendía ampliamente por Patagonia y Tierra del Fuego, tan al norte como los 47° S (Páez *et al.* 1999). Esto se relaciona con un aumento en la humedad efectiva, producto de un incremento en las precipitaciones y condiciones frías.

Específicamente en el Parque Nacional Perito Moreno, como puede verse en la Tabla 15.1., la secuencia polínica sugiere cambios en los patrones de vegetación durante diferentes momentos del Holoceno (Mancini 1998a, 1998b; Mancini *et al.* 2002). Todos estos cambios en la vegetación ocurrieron en un rango de precipitaciones de entre 200-400 mm, comparables a los del ecotono

estepa-bosque actual. *Las comunidades vegetales no representan ni al semidesierto (con precipitación menor a 200 mm) ni al bosque continuo de Nothofagus (con precipitación mayor a 600 mm), formaciones que actualmente se desarrollan en los extremos este y oeste, respectivamente del área de estudio (Mancini et al. 2002:161).*

Tabla 15.1. - Patrones de vegetación en el P. N. Perito Moreno durante los últimos 7.000 años.

Período ⁽¹⁾	Muestras polínicas ⁽¹⁾	Ambiente pasado ⁽¹⁾	Ambiente actual ^{(2) (3)}
anterior a 6.500 AP.	CCP 5	estepas gramíneas y arbustivas	pastizales, mallines, bosque discontinuo de <i>Nothofagus</i>
6.500-2.700 AP	CCP 5	ecotono bosque-estepa arbustiva	pastizales, mallines, bosque discontinuo de <i>Nothofagus</i>
2.700-ca.2.000 AP	CCP 5	bosque discontinuo de <i>Nothofagus</i>	pastizales, mallines, bosque discontinuo de <i>Nothofagus</i>
1.200-250 AP	ADO ADG	analogía parcial con estepa arbustiva	estepa arbustiva
250 AP hasta la actualidad	ADO	análogo a la estepa gramínea.	estepa arbustiva

⁽¹⁾ Tomado de Mancini et al. 2002. ⁽²⁾ Ambiente actual en la zona del sitio arqueológico del que provienen las muestras polínicas. ⁽³⁾ Tomado de Mermoz (1998).

A partir de los datos palinológicos disponibles no es posible establecer que la extensión total de las zonas de mallines u otros humedales haya aumentado durante los momentos de mayor humedad en el P.N. Perito Moreno (M.V. Mancini, comunicación personal 1999). Por lo tanto, ésta tampoco es una línea de evidencia que apoye la hipótesis de Goñi y colaboradores (1994). Entonces, si bien existieron variaciones en la vegetación, desde el punto de vista de la avifauna las mismas no implican cambios que puedan influir en su diversidad y abundancia. *Las características generales de las comunidades de aves, por lo tanto, deberían ser similares a las actuales.* Con esto queremos decir que, si hubo cambios, seguramente los mismos fueron dentro del rango de las características que presentan las comunidades actuales: baja biomasa de aves, especies cuyos hábitos de nidificación no propician grandes agregaciones, mayor abundancia de aves en los humedales, así como otras que presentamos en el Capítulo 5.

La secuencia de roedores del sitio CCP 5 brinda información paleoambiental que, en líneas generales, es concordante con la polínica (Pardiñas 1996-1998). Las especies de roedores presentes permiten establecer que, si bien hubo fluctuaciones en la disponibilidad de agua, la media anual de precipitaciones se mantuvo entre los 200-400 mm. Además, ninguna de las muestras de roedores indica la conformación de bosques densos.

En definitiva, los datos disponibles no apuntan a variaciones que permitan discernir mayor cantidad de humedales aptos para la proliferación de avifauna en algún momento de los últimos miles de años, a pesar de las fluctuaciones en la disponibilidad de humedad durante el Holoceno.

Sería interesante que, en el futuro, el registro geomorfológico brinde información de mayor resolución con respecto a este tema.

Los sitios arqueológicos

En el Parque Nacional Perito Moreno se han relevado varios sitios arqueológicos en abrigos rocosos y a cielo abierto (Aschero *et al.* 1992; Aschero *et al.* 1992-1993; Goñi 1988). En los sitios estratificados en abrigos rocosos se efectuaron excavaciones y los conjuntos avifaunísticos que aquí se presentan corresponden a los materiales recuperados durante las mismas.

Dos de estos sitios son cuevas ubicadas en el frente norte del Cerro Casa de Piedra, en el que hay una sucesión de nueve abrigos a 900 m.s.n.m. Este cerro está situado frente al amplio valle del río Roble y en proximidad de las nacientes del lago Burmeister (Aschero *et al.* 1992-1993).

El sitio Cerro Casa de Piedra 5 (CCP 5) es una cueva profunda, abierta hacia el norte. En ella se excavaron un total de 13 m², en los cuales se detectaron siete niveles estratigráficos. Las dataciones obtenidas en este sitio permiten establecer la ocupación humana entre 6.780 ± 110 AP y 2.550 ± 50 AP (Aschero *et al.* 1992). Durante las excavaciones en CCP 5 se recuperaron gran cantidad de restos orgánicos, todos ellos en un excelente estado de conservación. Entre estos restos se incluyen vegetales, plumas, vellones de lana de camélidos, abundantes huesos, recortes de cuero rasurado, pieles y mechones de pelo (Aschero 1981-1982). Con respecto a las especies faunísticas representadas, a partir de los restos óseos se determinaron taxonómicamente guanaco, huemul, cánido, puma, aves y roedores (Herrera 1988). Los restos de roedores, muy abundantes, provienen en su mayoría de egagrópilas de aves rapaces (Pardiñas 1996-1998).

El sitio Cerro Casa de Piedra 7 (CCP 7) es también una cueva abierta hacia el N, sobre el mismo farallón que CCP 5. Las excavaciones mostraron dieciocho niveles estratigráficos (Aschero *et al.* 1992-1993; Aschero y Civalero 1998). Los fechados obtenidos hasta el momento cubren una amplia secuencia, desde *ca.* 10.530±620 a 3.480±70 AP (Aschero y Civalero 1998; Civalero y Aschero 2002). Aquí también se recuperaron gran cantidad de restos vegetales, faunísticos y artefactos líticos (Aschero 1996; Aschero y Civalero 1998). Los estudios arqueofaunísticos han incluido el análisis de los restos de guanaco y huemul (De Nigris 1999; 2000). Una propiedad que caracteriza este conjunto es el excelente estado de conservación (Aschero 1996; De Nigris 2000).

Los otros dos sitios arqueológicos son aleros. El primero es el alero Destacamento Guardaparques (ADG), un extenso abrigo de *ca.* 250 m de largo ubicado en un cerro de baja altura, frente a una posible cuenca lagunar seca (Goñi 1988). Este sitio se localiza a unos 3 km del lago Belgrano (Aschero *et al.* 1992-1993; Goñi 1988). Los restos orgánicos recuperados incluyen valvas de moluscos de agua dulce, cáscaras de huevos, huesos de guanaco, cueros

curtidos y artefactos en madera (Aschero *et al.* 1992-1993; Goñi 1988). La ocupación humana del sitio abarca el lapso entre 6.700 AP y 200 AP (Aschero *et al.* 1992; Cassiodoro *et al.* 2000). Se ha postulado que las ocupaciones de este sitio se vincularían con la explotación de los recursos presentes en las planicies cercanas y la paleolaguna frente al alero (Aschero *et al.* 1992-1993; Goñi 1988).

El segundo sitio es un pequeño alero ubicado frente al lago Belgrano, en sector SO del Co. Gorra de Vasco (1.160 m.s.n.m.). Presenta tres capas arqueológicas fértiles (Aschero *et al.* 1992-1993; Goñi 1988) y los fechados obtenidos hasta el momento son: 1.360 ± 60 AP; 490 ± 60 AP y 360 ± 60 AP (Aschero *et al.* 1992).

Todos estos sitios arqueológicos se encuentran actualmente relacionados o a corta distancia de cuerpos de agua. A partir de geoformas presentes en su cercanía, también es posible establecer su presencia durante algún momento del pasado, hasta ahora no establecido pero que posiblemente corresponda al Holoceno (González 1992). En función de las características generales de buena preservación en los cuatro abrigos, esperábamos que gran parte de las especies sobre las que los humanos predaban estuviesen representadas en los restos de estos sitios. Además, dada la mencionada cercanía a cuerpos de agua, otra de las expectativas que guiaron el trabajo fue que si hubo explotación de la avifauna, estos sitios son lugares apropiados para encontrar evidencia que lo indique. Por último, se esperaba que el registro óseo reflejara de alguna manera el grado en que las aves fueron explotadas.

Consideraciones tafonómicas

Establecer si hubo una mayor o menor abundancia de aves en la zona no sólo tiene importancia para evaluar su explotación por los cazadores humanos, sino que es fundamental para entender la dinámica tafonómica durante el Holoceno. Por ejemplo, si bien una mayor abundancia de aves permite pensar que fuesen un recurso más explotado por los humanos, también implica la posibilidad de que hayan constituido un ítem de mayor importancia en la dieta de los predadores no humanos, especialmente en momentos en que los lagomorfos, actualmente abundantes en Patagonia, aún no habían sido introducidos.

Si esto fue así, entonces es posible que la contribución de los carnívoros al registro óseo de aves también fuese mayor que la actual. A su vez, esto implica una mayor probabilidad de palimpsesto con restos óseos derivados de actividades humanas. Por otro lado, una mayor predación de las aves por los humanos puede generar una mayor cantidad de sus carcasas o sus restos disponibles para los carroñeros, por lo que también la integridad de los conjuntos óseos (*sensu* Binford 1981) se vería sumamente afectada. En ambos casos, entonces, muchas de las características de estos conjuntos no responderían únicamente a las actividades humanas, sino

que serían una consecuencia de la superposición de las modificaciones impuestas por diferentes actores tafonómicos.

En el Capítulo 8 vimos que, en la actualidad, el registro óseo de vertebrados del P. N. Perito Moreno está constituido fundamentalmente por huesos de mamíferos grandes, mientras que los mamíferos pequeños y las aves están menos representados. En ese Capítulo, planteamos que la escasa representación de las aves en el registro óseo refleja la conformación de la comunidad de aves en este ambiente cordillerano. Como establecimos en el acápite anterior, esta baja abundancia debe haber sido también una característica de las comunidades de aves a lo largo del Holoceno. Por lo tanto, es posible que muchas de las propiedades del registro óseo actual de aves sean similares a las de su registro óseo en el pasado. Sin embargo, éste no es el único tema a controlar para establecer la aplicabilidad de las observaciones actuales. También es necesario fundamentar que los factores responsables de la depositación y destrucción de restos observados en la actualidad son relevantes para la interpretación de los conjuntos óseos del Holoceno.

A partir de los estudios actualísticos, establecimos que la mayor cantidad y densidad de restos se registró en el abrigo rocoso relevado -el ADG-. En este abrigo la densidad de huesos y la cantidad de carcasas son las más altas registradas en todas las transectas del P. N. Perito Moreno (ver Tabla 8.3. en el Capítulo 8). Otro aspecto que establecimos es que esta gran cantidad de restos no es una característica exclusiva del ADG, sino que fue detectada en varios abrigos rocosos del Parque. Entonces, al evaluar los depósitos arqueológicos en los abrigos, hay que tener en cuenta que constituyen los *loci* que poseen mayores probabilidades de haber sido conformados a través del aporte de varios actores tafonómicos.

A partir del registro arqueofaunístico, es posible establecer que esto también fue así en el pasado. En varios de los sitios arqueológicos del P. N. Perito Moreno se han registrado huesos de carnívoros, lo que permite pensar que estos animales debieron tener un papel en la acumulación y modificación de los restos (Cruz 2000b). Por ejemplo, en CCP 5 se han determinado huesos de un cánido -posiblemente zorro extinto (*Dusicyon avus*)- y de puma, además de la presencia de marcas atribuibles a carnívoros en 3,4-6,6% de los especímenes de artiodáctilos (guanaco y huemul) identificados (Herrera 1988). En la capa 2 del alero AGV se registró un fragmento distal de húmero de puma. Además, en AGV, ADG y CCP 7 también se registraron restos de carnívoros entre los materiales en estratigrafía. Estos restos incluyen tanto huesos² como excrementos y posiblemente correspondan a cánidos (Cruz 2000b).

En la actualidad, las aves rapaces ocupan varios de estos abrigos (CCP 5, CCP 7 y ADG). Además, su presencia en las secuencias ha sido demostrada a partir de egagrópilas (Pardiñas

² Posteriormente a nuestro relevamiento y la publicación de los primeros resultados, De Nigris (2003) determinó que en CCP 7 los huesos pertenecen a *Pseudalopex sp.*

1996-1998), de plumas (Aschero 1981-1982, 1996; Herrera 1988), de restos de sus nidos (Goñi 1988) y de sus propios huesos (Herrera 1988). En síntesis, la evidencia indica que los carnívoros (tanto mamíferos como aves) también utilizaron los abrigos rocosos durante el periodo de formación de los depósitos arqueológicos.

En los abrigos relevados por los estudios actualísticos, algunas de las especies de presas de los carnívoros observadas en el registro óseo -ovejas y liebres- son introducidas, por lo que no puede plantearse la presencia de sus huesos para el Holoceno pre-contacto en la región. Sin embargo, dado que hemos establecido que los carnívoros utilizaban los abrigos durante el Holoceno, es posible suponer que, aunque cambien las presas, la conducta de acumulación en estos *loci* fue similar a la actual.

En los Capítulos anteriores también establecimos que los cánidos son actualmente los carnívoros que más probablemente acumulen huesos de aves en los abrigos. Vimos que, en la actualidad, los restos de aves en madrigueras son muy escasos. Pero para entender este tema en relación al Holoceno, es útil pensar en términos de categorías de tamaño, que es como usualmente los predadores dividen entre sí las presas existentes. Los depósitos de los sitios arqueológicos que se analizan en este Capítulo son anteriores a la introducción de los lagomorfos en Patagonia. Al no existir este importante ítem de la dieta actual de los cánidos, es factible que la carroña y las aves ocuparan un lugar más importante. Cualquiera de estas opciones permite plantear que es muy posible que los conjuntos derivados de la actividad humana se viesen afectados, tanto por la modificación de los restos depositados como por la incorporación de mayor cantidad de huesos de vertebrados pequeños -entre ellos las aves- por los carnívoros. De esta manera, es posible considerar que, en el registro óseo, el lugar de los vertebrados pequeños introducidos (liebres y conejos) pudo ser el ocupado por las aves en el pasado. Esto deberá ser corroborado en el futuro a través de investigaciones que permitan establecer, de manera independiente, cuáles son las propiedades de los registros óseos generados por carnívoros en abrigos rocosos durante distintos momentos del pasado, tarea que ya ha comenzado a efectuarse en el sur de Patagonia (por ejemplo, Borrero *et al.* 1997).

Actualmente, cuando un ave o cualquier otro vertebrado pequeño es presa de los predadores de la región, el grado de destrucción que sufren sus restos es grande. En condiciones en las que la biomasa de aves es muy baja, el aprovechamiento por los carnívoros puede ser más intenso y la destrucción mayor. Esto ha sido fundamentado en varios de los Capítulos anteriores, tanto a partir de nuestras investigaciones como de las que han desarrollado diversos investigadores en diferentes lugares del mundo. Es posible pensar, entonces, que cuando las presas pequeñas sean escasas o no haya abundante carroña disponible, el alto grado de destrucción también será una de las características de la predación durante el Holoceno. Por otro lado, al tener en claro la relación

entre abundancia y grado de destrucción establecida a partir de los estudios actualísticos, es posible pensar que si la abundancia de las aves fue mayor durante algunos momentos del Holoceno, entonces el grado de destrucción fue menor. Si esto fue así, es factible que la contribución de sus huesos al registro óseo de esos períodos también fuese mayor.

Los abrigos rocosos constituyen lugares en los que es posible la preservación de los huesos de aves, cuya destrucción en otros ambientes menos protegidos es más rápida y completa. Pero si bien son emplazamientos en los que la preservación es más factible, al mismo tiempo -y debido a ello-, son sectores en los que la probabilidad de palimpsesto es muy alta, a menos que la sedimentación sea rápida. De no existir estas condiciones de alta sedimentación, es muy posible que la integridad (*sensu* Binford 1980) de los depósitos -por lo menos en lo que respecta a la porción avifaunística- sea baja.

El aporte, modificación y transporte de restos por los carnívoros no es el único proceso que puede incidir sobre los restos de aves en los depósitos arqueológicos. En Capítulos anteriores discutimos el papel de la meteorización sobre los huesos de estos vertebrados. En todos los casos establecimos que es un importante proceso en la destrucción de los restos del taxón, especialmente en aquellos lugares expuestos a la acción de los agentes atmosféricos. Sin embargo, también planteamos que en lugares en los que la vegetación es abundante o en otros sectores protegidos de un paisaje, la importancia de este proceso es atenuada. Los abrigos rocosos constituyen uno de estos casos y lo esperable entonces es que la destrucción de restos de aves no sea tan importante en función de este proceso.

Los huesos de los depósitos arqueológicos no sólo están expuestos a la acción de los procesos tafonómicos que operan en la superficie terrestre, sino que los procesos diagenéticos pueden promover que el proceso de modificación continúe. A partir de un enfoque comparativo, Nicholson (1996) estableció que en muchos casos los huesos de aves sobreviven mejor los procesos diagenéticos que los de mamíferos en el mismo depósito, lo cual puede ser una consecuencia de las diferencias en la microestructura ósea de ambos taxa. *It appears from this study that the structure of mammal cortical bone may be more rapidly broken down and invaded by microorganisms than cortical bone from much smaller bird skeletal elements* (Nicholson 1996:529). Entonces, no es esperable una destrucción selectiva de los huesos de aves por la diagénesis.

Cada depósito presenta condiciones que le son propias y la conservación de restos orgánicos depende de ellas. Sin embargo, las consideraciones generales que hemos presentado constituyen un marco amplio a partir del cual es posible interpretar los restos recuperados en estos sitios arqueológicos.

El registro avifaunístico

Las aves están representadas en los sitios arqueológicos del P.N. Perito Moreno, cuyo registro avifaunístico incluye plumas, trozos de cáscara de huevos y huesos correspondientes al taxón. La presencia de estos elementos ha sido mencionada tanto por los investigadores que excavaron los sitios, como por los que analizaron los restos óseos de algunos de ellos.

En Tabla 15.2. se presentan el total de los restos de ave registrados a través de nuestro análisis en los sitios mencionados, con la respectiva procedencia estratigráfica y el fechado correspondiente al depósito en que fueron recuperados. Dada la extensión de las excavaciones y el buen estado de conservación general que presentan las arqueofaunas de los sitios, llama la atención la escasa cantidad de huesos de aves. Por ejemplo, en sólo dos capas de ADG se recuperaron más de 6.000 especímenes óseos (Cassiodoro *et al.* 2000). Sin embargo, en la totalidad del depósito sólo se registraron 6 huesos de aves. En CCP 7, el total de especímenes identificados alcanza a 12.920, los correspondientes a aves son 123³ (De Nigris 2003), de los cuales 66 son analizados aquí.

Esta comparación entre el total de restos recuperados o identificados y la cantidad de especímenes asignables a aves es la primera propiedad que permite aproximarnos a las características del conjunto avifaunístico de estos sitios. A partir de esta comparación se pone en evidencia la real dimensión de la porción avifaunística de las arqueofaunas, que es muy pequeña. Entonces, *aún suponiendo que todos estos restos pudieran asignarse al uso humano de las aves, no puede afirmarse que estos vertebrados tuvieron un lugar importante en la dieta o en otras actividades de subsistencia durante el tiempo implicado en los depósitos.* Por ejemplo, si cada espécimen óseo correspondiese a un ave, los 123 especímenes presentes en CCP 7 indicarían el aporte de aproximadamente un ave cada cien años. Para discutir con mayor profundidad este tema, a continuación se presenta el detalle de los resultados obtenidos a partir de nuestro análisis.

Tabla 15.2. Especímenes de aves recuperados en los sitios arqueológicos del P. N. Perito Moreno, su procedencia estratigráfica y fechados.

	Sitio	Espécimen	Capa	Fechado ⁽¹⁾
1	CCP 5	fragmento de húmero	2 (6 ^a)	2.740 ± 105
2	CCP 5	fragmento de tibiotarso	3(1 ^a)	4.850 ± 110
3	CCP 5	primera falange	3	4.850 ± 110
4	CCP 5	fragmento de esternón	4	6.540 ± 110
5	CCP 7	tibiotarso	1(2 ^a)	3.480±70AP
6	CCP 7	escápula	1(2 ^a)	3.480±70AP
7	CCP 7	ulna px	4(2 ^a)	5.320±80/3.970±80
8	CCP 7	mandíbula	4(2 ^a)	5.320±80/3.970±80

³ Como planteamos al inicio del Capítulo, los restos que analizamos en esta Tesis corresponden a los materiales disponibles hasta el año 2000. De Nigris (2003) presenta los especímenes relevados por el total de las excavaciones hasta el momento de finalización de su Tesis.

Capítulo 15. Una aplicación a casos arqueológicos.

9	CCP 7	hueso largo	5	6.150±105
10	CCP 7	costilla	6	5.310±110
11	CCP 7	escápula	8	7.060±105
12	CCP 7	falange ant.	10	8.380±120
13	CCP 7	costilla	11	S/F
14	CCP 7	tarsometatarso ds	11	S/F
15	CCP 7	hueso largo	11(2 ^a)	S/F
16	CCP 7	mandíbula	12	8.300±115
17	CCP 7	coracoides	12	8.300±115
18	CCP 7	escápula px	12	8.300±115
19	CCP 7	tibiotarso	12	8.300±115
20	CCP 7	escápula px	12	8.300±115
21	CCP 7	húmero ds	12	8.300±115
22	CCP 7	tarsometatarso	12	8.300±115
23	CCP 7	vértebra	12	8.300±115
24	CCP 7	vértebra	12	8.300±115
25	CCP 7	fúrcula	12	8.300±115
26	CCP 7	húmero ds	12	8.300±115
27	CCP 7	vértebra	12	8.300±115
28	CCP 7	ulna	12	8.300±115
29	CCP 7	hueso largo	12	8.300±115
30	CCP 7	ulna	13	S/F
31	CCP 7	mandíbula	13	S/F
32	CCP 7	húmero px	13	S/F
33	CCP 7	radio	13	S/F
34	CCP 7	húmero px	13	S/F
35	CCP 7	hueso largo	13	S/F
36	CCP 7	tibiotarso/fíbula	13a	S/F
37	CCP 7	radio px	13a	S/F
38	CCP 7	fúrcula	13a	S/F
39	CCP 7	húmero px	13a	S/F
40	CCP 7	sinsacro	13a	S/F
41	CCP 7	tibiotarso	13a	S/F
42	CCP 7	fúrcula	13a	S/F
43	CCP 7	radio	13a	S/F
44	CCP 7	húmero	14	S/F
45	CCP 7	esternón	14	S/F
46	CCP 7	esternón	14	S/F
47	CCP 7	cráneo	14	S/F
48	CCP 7	hueso largo	14	S/F
49	CCP 7	costilla px	14	S/F
50	CCP 7	costilla	14	S/F
51	CCP 7	carpometacarpo	14	S/F
52	CCP 7	húmero	14	S/F
53	CCP 7	mandíbula	14	S/F
54	CCP 7	costilla px	14	S/F
55	CCP 7	húmero	14	S/F
56	CCP 7	falange anter	14	S/F
57	CCP 7	hueso largo	14a	S/F
58	CCP 7	hueso largo	14a	S/F
59	CCP 7	esternón	15	S/F
60	CCP 7	sinsacro	15	S/F
61	CCP 7	fúrcula	15	S/F

62	CCP 7	ulna	15	S/F
63	CCP 7	costilla px	15	S/F
64	CCP 7	radio ds	15	S/F
65	CCP 7	costilla px	15	S/F
66	CCP 7	carpometacarpo px	15	S/F
67	CCP 7	radio	15	S/F
68	CCP 7	radio	15	S/F
69	CCP 7	fibula	17	9.640±190
70	CCP 7	cervical	17	9.640±190
71	ADG	húmero ds	12	2.830 ± 70
72	ADG	tarsometatarso	5(3 ^a)	2.830 ± 70
73	ADG	falange	5(3 ^a)	2.830 ± 70
74	ADG	tibiotarso	5(6 ^a)	2.830 ± 70
75	ADG	falange	6(6 ^a)	4.900 ± 70
76	ADG	tarsometatarso	7(1 ^a)	6.700
77	AGV	fragmento de fúrcula	2	490 ± 90
78	AGV	tarsometatarso	S/P	-

⁽¹⁾ el fechado no corresponde al espécimen óseo sino al depósito. S/F= sin fechado; S/P = espécimen sin proveniencia.

Cerro Casa de Piedra 5 (CCP 5). — En este sitio se recuperaron plumas y huesos de aves. Los cuatro huesos de aves presentes fueron relevados anteriormente por Herrera (1988). Entre ellos, sólo un espécimen pudo ser determinado a nivel de género, tratándose de *Poliborus sp.* Según este investigador, por el tamaño del resto y la distribución geográfica actual podría tratarse tanto del carancho común (*Polyborus plancus*) como del carancho blanco (*P. albogularis*) (Herrera 1988). Esta determinación es coincidente con la efectuada para plumas de la capa 4, que corresponderían a un falcónido (*P. albogularis*) (Aschero 1981-1982).

Tabla 15.3. Propiedades de los huesos de aves del sitio CCP 5 (P. N. Perito Moreno, Santa Cruz).

Elemento	Categoría <i>taxon-free</i>	Meteorización	Otras modificaciones
primera falange	A.E.C.	2	fractura longitudinal, porción distal destruida
esternón	A.V.	0	2 <i>punctures</i> , fractura longitudinal
húmero	A.V.	0	faltan las dos epífisis
tibiotarso/fibula	A.V.	0	faltan las dos epífisis

A.E.C.= aves exclusivamente corredoras; A.V.= aves voladoras.

A partir del nuevo relevamiento, enviamos plumas de CCP 5 para ser determinadas por el Dr. Jorge Navas, Jefe de la División Ornitología del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Según su evaluación, la mayor parte de las plumas son de contorno o cobijas, que no son diagnósticas. Sólo algunas presentaron características notorias que permitieron la identificación a nivel de Familia. Dos de las plumas pertenecen a la Familia Tinamidae, que son los inambúes o perdices americanas, quizás del género *Eudromia*. Otras dos plumas podrían pertenecer, casi con seguridad, a la familia Furnariidae, del orden de los Passeriformes.

En Tabla 15.3. se presentan las propiedades tafonómicas de los huesos de ave de este sitio. Tres de estos especímenes corresponden a la categoría *taxon-free aves voladoras*, mientras que el restante pertenece a las *aves exclusivamente corredoras*. En ninguno de ellos se registraron modificaciones que pudieran confirmar la utilización de las aves por las poblaciones humanas. En cambio, se registraron marcas de carnívoro, los *punctures* presentes en el esternón. Por el tamaño de las incisiones, las mismas debieron ser producidas por un cánido. La meteorización no parece tener incidencia en la destrucción de los huesos de ave de este conjunto, todos los restos recuperados (excepto la falange de ñandú), se encontraban en estadio 0 de meteorización. Esto es coincidente con lo determinado para el conjunto de restos de ungulados, entre los que, según Herrera (1988), predominaban los especímenes sin rasgos asignables a meteorización. Dos de los especímenes presentan destrucción de ambas epífisis, lo cual no puede ser atribuido a ningún proceso específico en función de las características de la fractura.

Cerro Casa de Piedra 7 (CCP 7). — Este es el sitio en el que se registró mayor cantidad de huesos de aves, tal como dijimos anteriormente. Entre ellos, predominaron los pertenecientes a la categoría *aves voladoras*, mientras que los asignables a *aves exclusivamente corredoras* constituyen la menor parte de los restos. Como en el caso de CCP 5, en general los huesos muestran un buen estado de conservación. Al igual que los restos de ungulados de este sitio (De Nigris 1999, 2000), entre los de aves predominan los huesos frescos o no meteorizados, muchos de los cuales aún presentaban periosteo. Entre las modificaciones óseas registradas se detectaron varios especímenes con marcas de carnívoro, las que incluían *punctures*, *pitting* y destrucción de epífisis. Además, algunos de ellos poseen evidencia de actividad humana, ya que en varios se registraron huellas de corte. Se destaca un fragmento de ulna proximal, determinado como perteneciente a cóndor (*Vultur gryphus*), con marcado perimetral y gran cantidad de huellas, posiblemente relacionadas con el trabajo de marcado (Cruz 2000b). En la Tabla 15.4. se presenta el detalle de todos los especímenes relevados, así como la categoría *taxon-free* a la que fueron asignados y las modificaciones óseas registradas.

Tabla 15.4. - Propiedades de los huesos de aves del sitio CCP 7 (P. N. Perito Moreno, Santa Cruz).

Elemento	Categoría <i>taxon-free</i>	Meteorización	Otras modificaciones
tibiatarso	A.V.	0	fractura ambas epífisis
escápula	A.V.	0	fractura
ulna px	A.V.	0	marcado perimetral, huellas de corte
mandíbula	A.V.	0	fractura
diafisis hueso largo	A.V.	0	fractura, huella de corte
costilla	A.E.C.	0	fractura
escápula	A.V.	0	fractura, marcas roedor
falange ant.	A.V.	0	<i>puncture</i>
costilla	A.E.C.	0	fractura

Capítulo 15. Una aplicación a casos arqueológicos.

tarsometatarso ds	A.V.	0	fractura
diafisis hueso largo	A.V.	0	fractura
mandíbula	A.V.	0	fractura
coracoides	A.V.	0	-
escápula px	A.V.	0	fractura, huellas de corte
tibiatarso	A.V.	0	fractura ambas epífisis, marcas carnívoro
escápula px	A.V.	indet	quemado, fractura, marcas roedor
húmero ds	A.V.	0	huellas de corte, fractura
tarsometatarso	A.V.	0	<i>pitting</i> , fractura ambas epífisis
vértebra	A.V.	0	-
vértebra	A.V.	0	-
fúrcula	A.V.	1	fractura
húmero ds	A.V.	0	fractura
vértebra	A.V.	0	fractura
ulna	A.V.	0	fractura, huella de corte
diáfisis hueso largo	A.V.	0	fractura, huella de corte
ulna	A.V.	0	fractura, marcas roedor
mandíbula	A.V.	0	fractura, marcas roedor
húmero px	A.V.	0	fractura, 3 <i>punctures</i>
radio	A.V.	0	fractura, huellas de corte
húmero px	A.V.	0	fractura, <i>puncture</i>
diáfisis hueso largo	A.V.	0	fractura, huella de corte
tibiatarso/fíbula	A.V.	0	fractura, con periosteo
radio px	A.V.	0	fractura, huella de corte
fúrcula	A.V.	0	fractura, huella de corte
húmero px	A.V.	0	fractura, huella de corte
sinsacro	A.V.	0	fractura
tibiatarso	A.V.	0	fractura
fúrcula	A.V.	0	fractura
radio	A.V.	0	fractura, huella de corte
húmero	A.V.	0	fractura, huella de corte
esternón	A.V.	0	fractura, huellas de corte
esternón	A.V.	0	fractura
cráneo	A.V.	0	fractura
diáfisis hueso largo	A.V.	0	fractura, huella de corte
costilla px	A.V.	0	fractura
costilla	A.E.C.	0	fractura
carpometacarpo	A.V.	0	fractura, huella de corte
húmero	A.V.	0	fractura, huella de corte
mandíbula	A.V.	0	fractura
costilla px	A.V.	0	fractura
húmero	A.V.	1	fractura, <i>pitting</i>
falange anterior	A.V.	0	fractura
diafisis hueso largo	A.V.	0	fractura, quemado
diafisis hueso largo	A.V.	0	fractura
esternón	A.V.	0	fractura, <i>puncture</i> , marcas roedor
sinsacro	A.V.	0	fractura
fúrcula	A.V.	0	fractura
ulna	A.V.	0	fractura, marcas carnívoro, huella de corte
costilla px	A.V.	0	fractura
radio ds	A.V.	0	fractura, <i>pitting</i>
costilla px	A.V.	0	fractura
carpometacarpo px	A.V.	0	fractura, huella de corte
radio	A.V.	0	fractura ambas epífisis, huellas de corte

radio	A.V.	0	fractura, huella de corte
fibula	A.E.C.	0	-
cervical	A.V.	0	fractura

A.E.C.= aves exclusivamente corredoras; A.V.= aves voladoras; px= proximal; ds= distal.

Alero Destacamento Guardaparques (ADG). —El registro avifaunístico de este alero está constituido por huesos, plumas y pequeños fragmentos de cáscaras de huevo. En este abrigo se observan actualmente nidos de águila mora, y se registraron restos de nidos similares en las excavaciones (Goñi 1988). En la Tabla 15.5. se presentan las propiedades de los restos óseos recuperados. De los especímenes determinados, dos pertenecen a la categoría *aves exclusivamente corredoras*, mientras que los cuatro restantes son de *aves voladoras*.

Sólo un espécimen, el tibiotarso de la capa más antigua, presenta un indicador ambiguo de actividad humana, ya que se encuentra totalmente quemado. Otro de los especímenes presenta modificaciones atribuibles a carnívoros y un tercero marcas de roedor. Los demás no presentaban evidencia clara ni de actividad humana ni de algún otro actor tafonómico.

Tabla 15.5. - Propiedades de los restos óseos de aves en el sitio ADG (P. N. Perito Moreno, Santa Cruz).

Elemento	Categoría <i>taxon-free</i>	Meteorización	Otras modificaciones
tarsometatarso	A.V.	indet	quemado
tibiotarso	A.V.	0	<i>pitting</i> , epífisis redondeadas
falange	A.E.C.	0	-
tibiotarso	A.V.	0	-
tarsometatarso	A.V.	0	-
falange	A.E.C.	2	marcas de roedor, fractura transversal

A.E.C.= aves estrictamente corredoras; A.V.= aves voladoras.

Alero Gorra de Vasco (AGV). — En este sitio se recuperaron tres especímenes que pertenecen a aves (Tabla 15.6.). Tampoco en este caso hay evidencia clara del agente acumulador a partir de las modificaciones superficiales, ya que la única observada es el quemado del tarsometatarso.

Tabla 15.6. - Propiedades de los huesos de aves del sitio AGV (P. N. Perito Moreno, Santa Cruz).

Elemento	Categoría <i>taxon-free</i>	Meteorización	Otras modificaciones
húmero	A.V.	3	fractura
fúrcula	A.V.	0	extremos fracturados
tarsometatarso	A.V.	indet	quemado, extremos fracturados

A.V.= aves voladoras.

No es posible afirmar cuál fue el papel de la meteorización en la formación de este conjunto, ya que no se dispone de información sobre el resto de la arqueofauna y los especímenes de aves son muy pocos. Durante las excavaciones se pudo constatar que la acción de los roedores es muy importante (observaciones personales 1992), pero en todos los casos observados la misma se

centró en los restos de ungulados. Por otro lado, ninguno de los especímenes de ave evidencia la modificación por esta causa.

Propiedades tafonómicas y modificaciones culturales. — Dada la escasa cantidad de restos en tres de los sitios, para efectuar el análisis de las modificaciones se decidió agruparlos en un único conjunto. Si bien cada sitio puede constituir un ambiente de depositación y modificación particular, los conjuntos avifaunísticos de CCP 5, ADG y AGV son tan pequeños que no es operativo interpretarlos por separado, ya que su tamaño impide que se efectúen generalizaciones significativas.

En la Tabla 15.7. se presentan las modificaciones registradas en el total de los huesos de aves de los sitios arqueológicos, incluyendo tanto las naturales como las culturales. Las tres primeras variables incluidas en esta Tabla también fueron relevadas durante las observaciones actuales presentadas en Capítulos anteriores, por lo que es factible efectuar comparaciones. Otras de las variables significativas en los estudios actuales, como grado de enterramiento o tipo de concentración de los restos, no lo son para los conjuntos arqueofaunísticos. En este caso, todos los restos arqueológicos se encontraban en estratigrafía y constituían una gran concentración, conformada por huesos de diferentes taxa.

Tabla 15.7. - Propiedades tafonómicas y modificaciones culturales de los huesos de aves de los sitios arqueológicos del P. N. Perito Moreno (Santa Cruz).

Variables		Aves voladoras	Aves exclusivamente corredoras
Articulación	Articulados	-	-
	Desarticulados	100%	100%
Metcorización	No metcorizados	92%	71%
	Estadio 1	3%	-
	Estadio 2	-	29%
	Estadio 3	1%	-
	No determinado	4%	-
Fracturas	Huesos fracturados	73%	86%
	Huesos no fracturados	27%	14%
Modificaciones por carnívoros	Presencia	12%	-
	Ausencia	88%	100%
Marcas de roedores	Presencia	6%	14%
	Ausencia	94%	86%
Quemado	Presencia	6%	-
	Ausencia	94%	100%
Modificaciones culturales	Presencia	15%	-
	Ausencia	85%	100%

Las tres últimas variables de la Tabla 15.7. corresponden a modificaciones no registradas durante las observaciones actuales: las marcas producidas por roedores, el quemado y las modificaciones culturales. Si bien todas ellas pueden estar presentes en conjuntos actuales, no

fueron registradas en los estudios actualísticos. Sin embargo, constituyen modificaciones que son reportadas comunmente en los análisis arqueofaunísticos, debido a que dan cuenta del estado general de las muestras y permiten discutir los actores implicados en la formación de los depósitos.

Varias de las propiedades de los huesos de aves de estos sitios arqueológicos pueden entenderse a la luz de lo observado en los conjuntos modernos. Por ejemplo, a través de los estudios actualísticos pudimos establecer que el proceso de desarticulación de los restos de aves es generalmente rápido, lo que concuerda con el hecho de que la totalidad de los huesos recuperados en los depósitos estén desarticulados. Aunque varios de los huesos de aves relevados en los cuatro sitios presentan periosteo y fueron muy pocos los especímenes en los que se detectaron los efectos de la meteorización, no se registraron casos de huesos articulados.

En Capítulos anteriores, establecimos que la meteorización es un proceso que produce una rápida destrucción de los huesos de aves, por lo que generalmente al llegar al estadio 3 desaparecen del registro óseo de superficie. El perfil de meteorización de los restos de aves de los sitios arqueológicos que analizamos aquí muestra el predominio de los especímenes no meteorizados, tal como se ha registrado en los huesos de los otros taxa presentes (Cassiodoro *et al.* 2000; De Nigris 1999, 2000; Herrera 1988). Específicamente en el caso de los huesos de aves, dos especímenes de *aves exclusivamente corredoras* (el 29% de la categoría) y tres correspondientes a *aves voladoras* (uno en estadio 3 y dos en estadio 1, el 1% y 3% respectivamente) presentan evidencia de meteorización. Una explicación plausible es que estos huesos fueron introducidos en los abrigos luego de un tiempo de exposición en el exterior del mismo, bajo condiciones que propiciaron el inicio del proceso de meteorización. Otra posibilidad es que hayan existido cambios en las tasas de depositación de sedimentos, por lo que algunos de los huesos depositados durante los momentos en los que la acumulación era menor sufrieron los efectos de la meteorización antes de ser finalmente sepultados.

Como síntesis, es posible afirmar que el patrón de meteorización detectado en el conjunto de los sitios arqueológicos es similar al de las transectas efectuadas en el P. N. Perito Moreno, en las que predominan los huesos frescos y los poco meteorizados correspondientes a las dos categorías *taxon-free* de aves.

Pero a pesar de esta similitud entre los perfiles de meteorización de los huesos de aves arqueológicos y actuales, la causa de este patrón es diferente en cada uno de los casos. Esta conclusión fue posible en el marco de la comparación de los perfiles de meteorización de aves y mamíferos grandes. Las observaciones actuales efectuadas permitieron determinar que, bajo las mismas condiciones ambientales, los perfiles de meteorización de los huesos de ambos tipos de vertebrados diferían significativamente, por lo que cotejarlos en un mismo depósito puede ser una

herramienta útil para evaluar la importancia de la meteorización en la formación del depósito.

En las transectas, los huesos de aves registrados fueron aquellos cuya depositación era reciente, lo cual se expresa en un perfil sesgado hacia los estadios más bajos. En cambio, el perfil de meteorización de los mamíferos grandes mostraba mayor diversidad de estadios, incluyendo aquellos más altos. Como dijéramos oportunamente, este patrón se debe a que las tasas de meteorización son menores para los huesos de los vertebrados de mayor tamaño⁴.

En los conjuntos arqueológicos, los restos de aves muestran un perfil de meteorización similar al determinado para los huesos modernos. Pero en este caso, a diferencia de lo que ocurre en las transectas, los restos de mamíferos grandes también presentan un perfil sesgado hacia los estadios más bajos. Es por eso que consideramos que la meteorización no es un proceso de importancia en la configuración de las características del conjunto óseo de aves en estos depósitos arqueológicos.

La cantidad de fracturas es otra variable relevada tanto en las transectas como en los depósitos arqueológicos. En las transectas, entre los escasos restos registrados de *aves exclusivamente corredoras* predominaron los que presentaban fracturas, lo que concuerda con los valores que registran los huesos de esta categoría *taxon-free* en los sitios arqueológicos. El hecho de que los huesos arqueológicos presenten indicios de meteorización es concordante con la presencia de fracturas.

En cambio, los huesos de *aves voladoras* están más fracturados en los contextos arqueológicos que en las transectas. La primera opción para entender esta diferencia es considerar que, debido al tiempo implicado en los depósitos, las tasas e importancia de los procesos tafonómicos sean mayores, produciendo resultados diferentes a los de las transectas. Por otro lado, si bien evaluamos la acción de los procesos tafonómicos en abrigos rocosos a través de transectas emplazadas específicamente en esos *loci*, es posible que en los sitios hayan operando procesos tafonómicos distintos a los detectados en las transectas. Por ejemplo, dada la recurrencia en el uso de estos abrigos, es posible que el pisoteo por los humanos sea un proceso que haya afectado a los conjuntos óseos, generando los altos porcentajes de huesos de aves fracturados. Además, dado que algunos huesos de aves poseen médula ósea (Higgins 1999), no puede desecharse la acción humana en la fractura de al menos parte de los restos.

La acción de carnívoros es otro proceso cuya importancia en la fracturación de huesos no debe descartarse. A partir de los estudios actualísticos determinamos que el porcentaje de fracturas presente en los restos óseos en madrigueras en abrigos rocosos es mayor que el detectado en las transectas (*ver* Capítulo 8, Tabla 8.17.). Aunque los huesos observados en las

⁴ Este tema ha sido tratado en los Capítulos 3, 8, 9, 10 y 11.

madrigueras actuales correspondían mayoritariamente a mamíferos, hemos establecido las condiciones bajo las cuales sus propiedades -entre ellas, la cantidad de fracturas- pueden extenderse a los huesos de aves (*ver* "Consideraciones tafonómicas").

Otras modificaciones presentes en los huesos de aves de los depósitos son las marcas de carnívoros y las relacionadas con la actividad humana. En los restos de *aves exclusivamente corredoras* no se detectó ninguna de estas modificaciones. En cambio, en los especímenes arqueológicos de *aves voladoras*, se detectaron tanto marcas de carnívoros como modificaciones producidas por los humanos, presentando ambos porcentajes similares, el 12% y el 15% de los casos respectivamente. Es necesario aclarar que mientras las modificaciones culturales corresponden únicamente al conjunto de CCP 7, las marcas de carnívoros fueron registradas en especímenes correspondientes a CCP 5, CCP 7 y ADG.

En general, las modificaciones culturales registradas son huellas de corte. La excepción la constituye el fragmento de ulna de cóndor con marcado perimetral de CCP 7. Este marcado permitiría la obtención de una porción de diáfisis hueca, que tal vez fuese utilizada como artefacto. La porción preservada y recuperada en el contexto arqueológico correspondería al desecho de la manufactura (Cruz 2000b). Massone (1988; Massone *et al.* 1993) reporta cuentas confeccionadas con huesos de aves (posiblemente avutardas) en el sitio Tres Arroyos, Chile. Asimismo, este autor presenta información etnográfica que muestra que los huesos de aves eran utilizados para elaborar cuentas de collares (Massone 1988). Dadas las diferencias de tamaño de las aves implicadas, no podemos establecer que el espécimen de CCP 7 responda a la confección de cuentas. Este es uno de los resultados posibles, entre los cuales también se cuenta la obtención de un implemento tubular hueco. Pero, independientemente del tipo de artefacto, la presencia de este espécimen nos permite establecer que, tal como ha sido determinado en otros depósitos arqueológicos de Patagonia (Lefèvre 1989a; Scheinsohn 1998; Scheinsohn *et al.* 1992; entre otros), algunos huesos de aves pudieron ser utilizados para la confección de instrumentos.

Esta utilización de los huesos de aves como materia prima para confeccionar artefactos podría ser una de las causas de su destrucción, lo cuál permitiría explicar su escasez en los depósitos arqueológicos. En CCP 5 se han registrado unos pocos casos que utilizan al hueso como materia prima (Aschero 1981-1982; Aschero *et al.* 1992-1993), pero ninguno de ellos es de ave. En los sitios analizados, la única evidencia al respecto es el espécimen de CCP 7. Por lo tanto, la opción más parsimoniosa es considerar que la destrucción por esta causa no tiene mayor importancia en la conformación de las características del conjunto avifaunístico del total de los sitios.

Otra modificación de posible origen cultural es el quemado detectado en el 6% de los especímenes. Ya hemos explicitado que consideramos que el origen de esta modificación es ambiguo y que no necesariamente remite al agente de depositación. Sin embargo, esta

modificación puede tener importancia en la destrucción de especímenes, sesgando de esta manera la representación de taxa y elementos en el conjunto óseo, pudiendo además enmascarar otras modificaciones significativas en términos de los actores involucrados en la formación del depósito (Lyman 1994a).

En los cuatro sitios arqueológicos se determinaron áreas de fogón bien definidas. En el ADG, un 8,6% de los especímenes de guanaco se registraron calcinados, mientras que el 0,7% se encontraban carbonizados (Cassiodoro *et al.* 2000). Por el momento no se posee información sobre los otros sitios, ya que ni Herrera (1988) ni De Nigris (1999, 2000) hacen referencia a esta variable en sus análisis de las arqueofaunas de CCP 5 y CCP 7 respectivamente.

Aunque la presencia de fogones permite pensar que el quemado puede ser producto de la actividad humana, esto no implica necesariamente que los restos de aves de los sitios correspondan a presas de los cazadores-recolectores. Los humanos pueden quemar huesos durante el proceso de acondicionamiento del espacio que utilizan, pero estos huesos pueden ser producto de la depositación natural en los abrigos (Lyman 1994a). Debido a estas razones, no es operativo considerar que esta modificación es un indicador que permita aproximarse al agente acumulador de los huesos.

Las marcas de roedores están presentes en el conjunto óseo de ambas categorías *taxon-free* de aves en porcentajes bajos y se restringen a los restos de los sitios ADG y CCP 7. Como dijimos, durante las excavaciones de 1992 en el sitio AGV observamos que la destrucción de huesos de mamíferos por los roedores era importante. En ADG no se reporta evidencia de la acción de roedores sobre los restos de ungulados (Cassiodoro *et al.* 2000). En cambio, en CCP 7 se registró entre 5-7 % de los huesos de ungulados afectados por este proceso (De Nigris 2000). Herrera (1988) también observa marcas de roedores en los restos de ungulados, pero no establece en el porcentaje de especímenes afectados. Las modificaciones producidas por roedores sobre huesos de aves en los sitios son leves, por lo que consideramos que no tienen gran importancia en las características del conjunto avifaunístico. Sin embargo, este es uno de los procesos que en el futuro habrá que monitorear específicamente en los huesos de aves.

En síntesis, los abrigos rocosos constituyen lugares de gran dinamismo tafonómico, por lo que la conformación de los depósitos es el resultado de la confluencia de varios procesos. Las modificaciones presentadas en la Tabla 15.7. permitieron determinar que los dos actores más importantes en la conformación del conjunto avifaunístico son los carnívoros y los humanos. Tanto unos como otros han contribuido a la formación del mismo, aportando y modificando los huesos de aves de los depósitos. Y aunque otros procesos pueden haber influido en la destrucción de especímenes o en el enmascaramiento de otras modificaciones, su papel es secundario.

El último aspecto que resta analizar es la representación de partes esqueléticas. Estos perfiles

son utilizados recurrentemente por los zooarqueólogos, por lo cual fueron discutidos detalladamente al analizar los conjuntos actuales. En el Capítulo 3 presentamos las investigaciones de otros investigadores sobre el tema, destinadas a estimar si la representación de partes esqueléticas de aves es un indicador claro del agente de depositación. Posteriormente establecimos que no consideramos que, por si mismos, estos patrones constituyan evidencia que permitan establecerlo, ni en el caso de las aves ni en el de otros vertebrados.

Tabla 15.8. - Representación de partes esqueléticas (MNE) de *aves voladoras* y *exclusivamente corredoras* en los sitios arqueológicos del P. N. Perito Moreno.

Partes esqueléticas	Elemento	A.V.	A. E.C.
Ext. Anteriores	húmero	10	-
	radio	6	-
	ulna	4	-
	carpometacarpo	2	-
	falanges anteriores	2	-
Cintura Escapular	escápula	4	-
	coracoides	1	-
	fúrcula	5	-
Ext. Posteriores	fémur	-	-
	tibiatarso	7	-
	fibula	2	1
	rótula	-	-
	tarsometatarso	5	-
	falanges posteriores	-	3
Esqueleto Axial	cráneo	1	-
	mandíbula	4	-
	vértebras	3	-
	costillas	4	3
	esternón	3	-
Cintura Pélvica	pelvis	-	-
	sinsacro	2	-
	huesos largos	7	-

A.V. = aves voladoras; A.E.C. = aves exclusivamente corredoras.

Tabla 15.9. - Porcentajes de representación de unidades anatómicas de aves en los sitios arqueológicos del P.N. Perito Moreno.

Partes esqueléticas	A.V.	A. E.C.
Ext. Anteriores	37%	-
Cintura Escapular	15%	-
Ext. Posteriores	22%	57%
Esqueleto Axial	23%	43%
Cintura Pélvica	3%	-

A.V. = aves voladoras; A.E.C. = aves exclusivamente corredoras.

Los patrones de partes esqueléticas de los huesos en transectas son el producto exclusivo de la acción de actores y procesos naturales. En cambio, como hemos establecido, al menos parte de los huesos arqueológicos fueron depositados por los cazadores humanos. Un aspecto interesante de la comparación entre los perfiles de ambos conjuntos, por lo tanto, será establecer si la

actividad humana produce algún cambio o deja una firma detectable en ellos.

En la Tabla 15.8. se presenta el MNE por parte esquelética para las dos categorías *taxon-free* de aves registradas en los sitios arqueológicos y en la Tabla 15.9. el porcentaje de representación por unidad anatómica, también para ambas categorías.

En la Tabla 15.10. se comparan los porcentajes de representación de partes esqueléticas de los sitios arqueológicos y los resultantes de los estudios actualísticos. El patrón de representación de partes esqueléticas de *aves exclusivamente corredoras* de los sitios es semejante al observado en las transectas, con un neto predominio de los elementos correspondientes a la extremidades posteriores y una alta representación del esqueleto axial. La única diferencia es que en el conjunto moderno hay una escasa representación de ambas cinturas, que no están presentes en el conjunto arqueológico.

Tabla 15.10. - Comparación entre los perfiles de representación de partes esqueléticas de los sitios arqueológicos y de los conjuntos actuales.

Unidades Anatómicas	A.V.		A.E.C.	
	Arqueológico	Actual	Arqueológico	Actual
Ext. Anteriores	37%	46%	-	-
Cintura Escapular	15%	14%	-	1,5%
Ext. Posteriores	22%	21%	57%	57%
Esqueleto Axial	23%	17%	43%	40%
Cintura Pélvica	3%	2%	-	1,5%

A.V. = aves voladoras; A.E.C. = aves exclusivamente corredoras.

Este resultado es concordante con lo establecido por Belardi (1999), Fernández (2000), Fernández y colaboradores (2001) y Cruz y Elkin (2003), quienes también plantearon la existencia de perfiles de representación similares entre conjuntos actuales y arqueológicos de estas aves. En todos los casos, se propone que la causa de este perfil reiterado de representación de partes esqueléticas responde a la preservación de aquellos elementos que poseen valores de densidad mineral más altos.

En el Capítulo 6 (Tabla 6.1.) planteamos que es posible establecer un *ranking* de resistencia a los procesos tafonómicos en función de la densidad (estructural y mineral) de elementos esqueléticos de aves. A partir de este *ranking*, establecimos que, en líneas generales los huesos más resistentes de *aves exclusivamente corredoras* son los de las extremidades posteriores. Como dijimos, este *ranking* no es completo debido a la carencia de valores para todas las partes esqueléticas del esqueleto de las *aves voladoras* (ver discusión en el Capítulo 6). Sin embargo, en una primera aproximación permite establecer que los huesos registrados tanto en los sitios arqueológicos analizados como en las transectas son aquellos que corresponden a los elementos más resistentes a los procesos tafonómicos. Es decir que, independientemente de los procesos

implicados, el patrón resultante no indica la acción de algún proceso o actor específico, sino que se relaciona con una propiedad intrínseca de los elementos involucrados.

También el perfil correspondiente a los elementos de *aves voladoras* de los sitios arqueológicos es concordante con el establecido a través de los estudios actualísticos. Es decir que predominan los huesos correspondientes a las extremidades anteriores, aunque en un porcentaje más bajo que en las transectas. La cintura escapular, la pélvica y las extremidades posteriores presentan valores similares en ambos conjuntos, mientras que hay mayor representación del esqueleto axial entre los restos arqueológicos.

En el Capítulo 6 vimos que los huesos de *aves voladoras* más resistentes son los que corresponden a las extremidades anteriores y cintura escapular, mientras que los correspondientes a las extremidades posteriores -exceptuando el tibiatarso- se ubican en los últimos lugares del *ranking* de los elementos considerados. El tibiatarso es el elemento más representado entre los correspondientes a las extremidades posteriores (Tabla 15.8.), y -dependiendo del taxón considerado- es uno de los elementos que puede tener mayor densidad estructural (Higgins 1999). Entonces, es posible afirmar que también en este caso la representación de partes esqueléticas responde a la resistencia de los elementos y no al actor implicado en la acumulación. El patrón registrado no sólo es similar al de las transectas, sino que también se adecua a lo esperado para conjuntos generados por la acción de aves rapaces (ver "Representación de partes esqueléticas" en el Capítulo 3).

En síntesis, aunque parte de los restos arqueológicos pueden atribuirse con seguridad al aporte de los humanos a través de las modificaciones presentes, el patrón de partes esqueléticas resultante no muestra ninguna particularidad con respecto al registrado en transectas, que es producto exclusivo de la acumulación natural.

Un último punto importante a tener en cuenta es que, si bien para el análisis que acabamos de efectuar consideramos en conjunto los restos de los cuatro sitios, la evidencia de actividad humana en los mismos se concentra exclusivamente en los especímenes del sitio CCP 7. Por lo tanto, los conjuntos de los otros sitios (ADG, AGV y CCP 5) no constituyen evidencia apropiada para discutir el uso humano de las aves en la zona durante el Holoceno.

Entonces, puede afirmarse que el conjunto arqueofaunístico no está brindando información que indique una explotación exhaustiva de las aves por los cazadores humanos durante algún momento del Holoceno. Como dijéramos, todo el registro avifaunístico es muy escaso, especialmente si se tiene en cuenta la prolongada secuencia temporal implicada en los sitios excavados. Por otro lado, la evidencia presentada permite afirmar que la acumulación de restos no es producto exclusivo de la acción humana. Tanto las modificaciones presentes en los restos de aves, como otros tipos de evidencia registrados apuntan a considerar los factores naturales

como causantes de la depositación de por lo menos parte de los conjuntos. Específicamente, es necesario tener en cuenta que los sitios fueron utilizados recurrentemente por los carnívoros, que dejaron marcas en el 12% de los restos de aves identificados.

La ocupación de los abrigos rocosos por los carnívoros implica la alternancia o coexistencia con las poblaciones humanas en su uso, lo cual es concordante con lo planteado por Borrero (1989-1990, 1994-1995), especialmente para los momentos iniciales de ocupación humana de Patagonia. Por ejemplo, al comentar los conjuntos faunísticos de Cueva Fell, Borrero y Franco (1997) establecen que los restos de predadores presentes son más parsimoniosamente explicados como producto de causas naturales. Por otro lado, los restos de carnívoros registrados en los abrigos del Parque permiten pensar que estos animales pudieron tener un papel importante en la acumulación de los restos de aves. En los sitios, tanto la evidencia actual como la arqueológica apuntan al uso de estos espacios por los carnívoros. En la entrada de la cueva CCP 5 se observa actualmente una letrina de zorro (observaciones personales 1996), y en ADG se relevó una madriguera de zorro (*ver* Capítulo 8). Como dijéramos anteriormente, se registraron restos de carnívoros entre los materiales en estratigrafía. En definitiva, no es posible descartar a estos predadores como los introductores de parte de los restos de aves presentes.

Discusión

El análisis de las propiedades de las arqueofaunas de estos sitios arqueológicos permite una primera evaluación de las tres hipótesis que presentamos al principio del Capítulo acerca de la explotación de la avifauna en lo que actualmente es el P. N. Perito Moreno. Tanto esta información -la arqueofaunística- como la paleoambiental son instrumentos adecuados para iniciar la discusión, que seguramente deberá ser profundizada en el futuro.

La hipótesis de Goñi y colaboradores (1994) de mayor aprovechamiento de los recursos acuáticos (entre ellos, las aves) no está respaldada por la información paleoambiental disponible actualmente (*ver* "Los ambientes del Holoceno y las aves"). Los conjuntos óseos tampoco brindan evidencia que permita corroborar esta hipótesis, ya que el total de los restos de aves constituye una porción marcadamente menor de las arqueofaunas. Además de la escasa cantidad de especímenes, la cantidad de individuos implicados es seguramente muy baja. Como un ejemplo, los especímenes incluidos entre los números 16 a 29 de la Tabla 15.2., correspondientes a la Capa 12 del sitio CCP 7, pueden pertenecer a un único individuo.

En los restos relevados de tres de los abrigos (CCP 5, ADG y AGV) no se registraron modificaciones que permitan establecer de forma no ambigua el uso humano de las aves. En CCP 7, en cambio, se registraron huellas asignables a la actividad humana en el 15% de los especímenes. Sin embargo, tampoco en este sitio el conjunto avifaunístico puede ser atribuido

exclusivamente a los cazadores humanos, porque fue registrada una gran cantidad de especímenes con modificaciones producidas por carnívoros. Entonces, aunque hubo utilización de las aves por los humanos, la evidencia disponible -escasa cantidad de restos de aves con respecto al total del conjunto arqueofaunístico y modificaciones presentes- no permite afirmar que en algún momento fueron un ítem de importancia en la subsistencia.

De todos modos, resta establecer si efectivamente la escasa predación sobre las aves se relaciona con la baja disponibilidad o si, a pesar de la alta disponibilidad en algún momento del Holoceno, es el efecto de una decisión humana, a partir de la cual se priorizaron presas como los ungulados presentes en los depósitos de todos estos sitios. Para apoyar o desechar definitivamente esta hipótesis, por lo tanto, será necesario desarrollar otras líneas de investigación. Contar con nuevas líneas de evidencia para evaluar apropiadamente la disponibilidad de presas permitirá discutir la toma de decisiones u otros temas vinculados con la ecología humana. En el caso específico del P. N. Perito Moreno, todavía no se conoce cuál es la dinámica de los humedales involucrados y las variaciones que pudieron producir (o no) condiciones apropiadas para el establecimiento de las aves. Como ya dijéramos, no es correcto extrapolar las condiciones de cuerpos de agua como el Cardiel para entender esta dinámica. Las respuestas de los lagos a las variaciones climáticas desde fines del Pleistoceno dependen de condiciones locales específicas (Fritz *et al.* 2001; Platt Bradbury *et al.* 2001). Y aunque a través de la comparación de registros de lagos en diferentes localizaciones es posible arribar a consideraciones más generales acerca del cambio climático y ambiental (Platt Bradbury *et al.* 2001), un problema arqueológico relacionado con los posibles cambios acaecidos en una cuenca sólo puede ser respondido en una escala que pueda dar cuenta de esos cambios, es decir en una escala local que abarque a esa cuenca específica.

La segunda hipótesis es la propuesta por Herrera (1988), quien explicó la ausencia de huesos de aves en los registros de CCP 5 a partir de la ocupación invernal del sitio. Al respecto caben dos observaciones. Este investigador parte del supuesto de la existencia de gran cantidad de aves nidificantes en la zona durante la estación estival. Esta afirmación no concuerda con lo establecido para la región en el presente (*ver* Capítulo 5) y no se cuenta con evidencia que la avale para algún momento del Holoceno. Por otro lado, las determinaciones de estacionalidad en el uso del abrigo CCP 5 se basaron en el establecimiento de la edad de muerte de guanacos de capas 2 y 4. En su trabajo no se especifica si los especímenes utilizados para la determinación presentaban alguna evidencia de consumo o utilización humana. Los abrigos rocosos del P.N. Perito Moreno son y han sido ocupados recurrentemente por animales de distintas especies. Como un ejemplo, en la capa 5 de CCP 5 se registraron abundantes excrementos de camélidos (Aschero 1981-1982), lo que se corresponde con la observación actual de guanacos muertos por causas no

humanas en otros abrigos rocosos del Parque, entre ellos el sitio AGV (observaciones personales 1992). Una explicación alternativa, entonces, es que los restos utilizados para la determinación no corresponden a animales cazados, sino que son producto de la muerte natural de guanacos en el abrigo, debido al *stress* invernal⁵. Esta hipótesis se vería reforzada por la mencionada presencia de excrementos de camélidos en capa 5.

Por último, nuestra hipótesis planteaba que la predación sobre las aves durante el Holoceno fue oportunista y que la escasa explotación se relaciona con la baja abundancia de aves en esta zona. Consideramos que tanto la información paleoambiental con la que contamos hasta el momento, como la arqueológica y tafonómica se adecuan a lo establecido en nuestra hipótesis. Por un lado, si bien existieron variaciones ambientales, las mismas no implicaron cambios que permitan pensar que las características generales de las comunidades de aves variaron de forma significativa durante el Holoceno con respecto a la actualidad. Por otro, las propiedades de los conjuntos avifaunísticos son acordes con una explotación oportunista de las aves, que predice que las mismas serán cazadas en función de su abundancia.

Además, estos conjuntos avifaunísticos constituyen casos que posibilitan avalar o desechar otros planteos acerca de temas zooarqueológicos de la región. En primer lugar, son otro ejemplo de la alternancia de humanos y otros carnívoros en la utilización de los abrigos rocosos y, por lo tanto, del promediado de los conjuntos generados por distintos actores tafonómicos (Borrero 1989-90, 1994-95).

En segundo lugar, las arqueofaunas de estos sitios permiten evaluar la propuesta de Mena (1997), quien considera que, durante el Holoceno Tardío, en Patagonia se explotó un mayor rango de recursos faunísticos, entre ellos aves como avutardas, flamencos y ñandúes. Como vimos, esto no se ve reflejado en el actual P. N. Perito Moreno, en donde los restos de aves de los depósitos son escasos en general, pero levemente más abundantes en las capas más antiguas.

Por lo tanto, consideramos que si las poblaciones humanas que habitaron la zona incluyeron las aves en su dieta o en otros aspectos de la subsistencia como la confección de artefactos, lo hicieron de forma oportunista y muy esporádica, de forma tal que sus restos tuvieron pocas posibilidades de integrarse a los depósitos.

LOS SITIOS ARQUEOLÓGICOS DE CABO BLANCO

El aprovechamiento de aves en el litoral atlántico continental

El análisis del uso de la costa atlántica y sus recursos por los cazadores-recolectores

⁵ El uso de abrigos rocosos como lugar de refugio de guanacos y su eventual muerte en ellos ha sido reportado por Bridges (2000) en Tierra del Fuego.

continentales ha sido abordado por varios investigadores, abarcando distintas escalas espaciales y temporales (Borrero 1994-1995, 2001d; Borrero y Franco 1999; Castro *et al.* 1999, 2001; Gómez Otero 1995; Gómez Otero *et al.* 1998; Moreno y Castro 1995, 1995-1996; entre algunos de los más recientes). En general, los sitios arqueológicos de la costa atlántica continental presentan antigüedades de menos de 3.500 años. La excepción conocida hasta el momento es Cabo Tres Puntas 1, un sitio ubicado en el extremo sur del golfo San Jorge, que posee un fechado de 6.060 ± 70 AP (Castro y Moreno 1996-1998). Sin embargo, la evidencia recuperada en algunos sitios arqueológicos del interior de Patagonia continental muestra que la costa fue utilizada, por lo menos esporádicamente, desde épocas tempranas (Borrero 1994-1995, 2001d; Gómez Otero *et al.* 1998).

El modelo predominante mostraba a los cazadores-recolectores continentales como cazadores de grandes animales terrestres, especialmente guanaco y ñandú, tal como aparece en los textos etnohistóricos de los siglos XVIII y XIX (*ver* Moreno y Castro 1995-1996, para un comentario al respecto). Esta concepción tradicional ha sido cuestionada por investigadores que consideran que en la costa patagónica continental hubo un uso importante de los recursos costeros (Borrero 1994-1995; Castro *et al.* 1999; Moreno y Castro 1995-1996).

Castro y colaboradores observan que en varios sitios arqueológicos de la costa sur de Chubut y norte de Santa Cruz la evidencia indica que la fauna marina constituía la porción predominante de la subsistencia. Sin embargo, para ellos [...] *ésto no significa que la costa haya sido ocupada por grupos exclusivamente litorales, bien pudo suceder que fueran los mismos grupos del interior que cuando llegaban a la costa la aprovechaban intensivamente* (Moreno y Castro 1995-1996:20).

Esta visión de un uso intensivo de los recursos marinos no es la sostenida actualmente por todos los investigadores. Gómez Otero (1995:88) propone que [...] *ciertos recursos faunísticos como moluscos, peces, mamíferos terrestres pequeños y aves (excepto avestruces) tuvieron siempre un papel complementario en la dieta y fueron consumidos de manera pareja durante todo el ciclo anual*. Para ella, los items más importantes en la dieta de las poblaciones humanas de la costa patagónica central fueron el guanaco y el ñandú, mientras que los pinnípedos tuvieron un papel menos importante, ya que generalmente eran perseguidos por sus cueros (Gómez Otero 1995).

Posteriormente, y de forma acorde con el modelo tradicional de uso de los recursos faunísticos en la región, Gómez Otero y colaboradores (1998) plantean que las diferencias entre la dieta de la costa continental y la insular deben entenderse a partir de la consideración de la diversidad de los recursos faunísticos y la disponibilidad de espacio a través del tiempo. Establecen que durante el

Holoceno, [...] *el continente siempre ofreció mayor diversidad de recursos terrestres y también mayor espacio* (Gómez Otero *et al.* 1998:153). A partir de esta afirmación, proponen que la dieta de las poblaciones humanas en el continente [...] *fue amplia, pero fundada sobre los accesibles recursos terrestres, en especial el guanaco* (Gómez Otero *et al.* 1998:153).

Estamos en desacuerdo con este planteo debido a que los recursos terrestres no son los que presentan mayor diversidad en Patagonia. En Capítulos anteriores vimos que, actualmente, la mayor diversidad y biomasa de vertebrados de la región se concentra en la costa, en donde son más abundantes los mamíferos marinos (Redford y Eisenberg 1992) y en la que las aves marinas y costeras presentan una notable diversidad y biomasa (Yorio *et al.* 1998b).

Al considerar posibles variaciones al respecto, es necesario tener en cuenta que la línea de costa de la región sufrió cambios importantes desde fines del Pleistoceno (Schellmann *et al.* 2000), lo cual seguramente influyó en la localización de la fauna costera y marina. *During this period, the Fuegian coastline (i.e., Pacific coast of southern Chile, Tierra del Fuego, and the Atlantic coast of southern Argentina) probably was uninhabitable by coastal breeding animals, because formerly-used shoreline habitats were subsequently covered by ice or drastically altered by changing sea levels* (Siegel-Causey 1997:139).

Estos cambios en la disponibilidad de hábitats no tuvieron el mismo impacto para toda la fauna. Cada grupo de organismos tiene ritmos distintos para colonizar nuevos espacios. Por ejemplo, los mamíferos son generalmente muy sensitivos a las barreras biogeográficas y sus capacidades de dispersión son menores que las de las aves, que se cuentan entre los vertebrados con mayores habilidades para la dispersarse y colonizar nuevos espacios (Blondel y Vigne 1993). La evidencia que poseemos hasta el momento permite plantear que varias especies de cormoranes (tal como vimos en el Capítulo 13) así como otras aves marinas y costeras seguramente fueron presas disponibles durante gran parte del Holoceno en la costa patagónica, aún cuando existieron modificaciones ambientales que influyeran en sus distribuciones locales.

Entonces, consideramos que mientras no se cuente con evidencia que permita afirmar que efectivamente hubo cambios al respecto, lo más apropiado es partir del supuesto que la productividad del ambiente costero fue mayor que la del terrestre durante el Holoceno Tardío, tal como sucede en la actualidad. Si esto fue así, no es posible plantear que estuvieron dadas las condiciones para que existiese una mayor diversidad de recursos faunísticos terrestres. Entonces, *si los sitios arqueológicos están mostrando un mayor aprovechamiento de la fauna terrestre, esto no se relaciona necesariamente con una mayor diversidad de estos recursos.*

Otro modelo acerca del uso de recursos faunísticos en el sur de Patagonia es el de Miotti y Salemme (1999). Aunque no está estrictamente referido a la zona costera, es interesante considerar su propuesta debido a que efectúan una evaluación regional y hacen mención directa

del papel de las aves en la subsistencia de las poblaciones humanas. Estas investigadoras plantean que los restos de aves son frecuentes en varios sitios arqueológicos del sur de Patagonia, entre los cuales se cuentan algunos de la costa marina (*ver* Tabla 1, en Miotti y Salemme 1999). A partir de la evidencia faunística, consideran que, en líneas generales, el consumo de aves disminuyó desde los inicios de ocupación humana de la región. Esta afirmación se basa en que los restos de aves son más abundantes en los depósitos del período 13.000-8.500 AP que en el que abarca desde 8.500 a 4.500 AP. Esta disminución en el consumo de aves tiene sentido en el marco de su modelo, que propone que durante el primer período los cazadores patagónicos eran generalistas, mientras que durante el segundo se especializaron en la explotación de unas pocas especies de mamíferos, debido -entre otras causas- al decrecimiento de la biodiversidad promovido por la desaparición de las especies de megamamíferos ocurrida durante fines del Pleistoceno y el Holoceno inicial (Miotti y Salemme 1999).

Un problema con estas afirmaciones es que están fundadas sobre listas faunísticas en las que sólo se estipula la presencia/ausencia de taxa, lo cual no constituye una forma adecuada de evaluar la amplitud de dieta, aunque sea en términos tan simples como la contraposición generalista/especialista. Además, estas investigadoras reconocen que -en los sitios que presentan el énfasis en el análisis de los restos de fauna fue puesto en las especies de megamamíferos, mientras que los correspondientes a las especies de menor tamaño han sido generalmente dejados de lado. Es decir que no se cuenta con una correcta evaluación del papel de varios de los items incluidos en su listado (*ver* Tabla 2 en Miotti y Salemme 1999), entre los que se encuentran las aves. Por otro lado, a partir de sólo una línea de evidencia -las listas de especies- no es posible sostener que las poblaciones humanas de Patagonia tenían una estrategia única de uso de los recursos (generalizada o especializada) en un determinado lapso, independientemente de las condiciones locales imperantes en distintos sectores de la región.

Una posibilidad que debería considerarse es que la mayor cantidad de restos de aves en los depósitos arqueológicos antiguos no refleje una opción económica de los humanos, sino el hecho de que durante los momentos iniciales de exploración del espacio patagónico hubo mayor alternancia con los carnívoros en el uso de los abrigos rocosos -en donde se ubican gran parte de los sitios que Miotti y Salemme (1999) analizan-. De esta manera, los conjuntos óseos podrían ser el producto de la acción acumuladora conjunta de humanos y otros predadores. Esta posibilidad ha sido planteada por Borrero (1989-90; 1994-95; Borrero y Franco 1997) y los restos de aves de los sitios del P. N. Perito Moreno que presentamos en este mismo Capítulo constituyen un caso más al respecto. Entonces, aunque estas investigadoras buscan integrar todos los recursos faunísticos al análisis de la subsistencia en el sector continental de Patagonia e intentan establecer cuál fue el lugar de las aves en la misma, por el momento no presentan

evidencia adecuada para hacerlo.

Muñoz (2000a) presenta una explicación alternativa para entender las diferencias en la explotación de especies terrestres y marinas en el sur de la costa patagónica. Partiendo de un planteo biogeográfico, modela la forma en que los efectos de la insularidad en el sur de Patagonia afectan el comportamiento humano en relación con la explotación de los recursos faunísticos. Caracteriza el extremo del continente como una península que puede considerarse como una pseudo-isla. Como toda península, Patagonia presenta un empobrecimiento de su fauna en función de la reducida renovación de poblaciones (Muñoz 2000a). Por otro lado, debido a que la separación entre el sector insular -especialmente la Isla Grande de Tierra del Fuego- y el continental es reciente, plantea que no existen grandes diferencias entre sus biotas⁶. Esta afirmación es interesante debido a que se contrapone al planteo de mayor diversidad en el sector continental que proponen Gómez Otero y colaboradores (1998).

Son varios los comportamientos posibles en lo que respecta a la explotación de la fauna. Entre ellos, la inclusión de los recursos marinos propicia la expansión del nicho. Dado que las diferencias ambientales entre el extremo continental y la Isla Grande serían de grado y no de clase, Muñoz plantea que es esperable que la explotación de recursos faunísticos en la región presente más una continuidad que una ruptura, aún cuando los efectos de insularización se hagan más manifiestos en la Isla Grande. En el sur de Patagonia, la variación en la explotación de los recursos marinos muestra un gradiente que se ajusta a las características de insularización creciente del extremo sur del continente, cuyo ejemplo más marcado de expansión de nicho se encuentra en los canoeros del sur (Muñoz 2000a).

Consideramos que las aves marinas y costeras, debido a su diversidad y abundancia, constituyen presas potenciales que permitirían la expansión de nicho mencionada por Muñoz. Sin embargo, tal como destacan Moreno y colaboradores (1998), no son tomadas en cuenta por ninguno de los modelos de subsistencia -ni arqueológicos ni etnohistóricos- planteados anteriormente para Patagonia continental.

Esto contrasta notablemente con el tratamiento del tema en el sector insular de Patagonia, en donde se ha efectuado un análisis exhaustivo de los conjuntos avifaunísticos y se han propuesto diversas hipótesis acerca del uso de las aves por los cazadores-recolectores de la región (Caviglia 1987; Estevez Escalera 1996; Horwitz 1995; Lefevre 1989a, 1989b, 1992, 1993, 1993-1994, 1997a, 1997b; Lanata *et al.* 1992; Rasmussen *et al.* 1994; Savanti 1994; entre otros). En cambio, en el continente los pocos datos al respecto se restringen a la enumeración de los taxa

⁶ Un aspecto a destacar es que, si bien las biotas no son muy diferentes, las especies que no están presentes en la Isla Grande tienen un importante valor para los cazadores humanos debido a su tamaño corporal (L. Borrero, comunicación personal 2003).

involucrados (por ejemplo, Caviglia y Borrero 1978; Caviglia *et al.* 1982; Gómez Otero *et al.* 1999) y no se ha modelado la forma en que estos vertebrados eran incluidos en la subsistencia. Las excepciones recientes las constituyen los sitios de Cabo Blanco (Castro *et al.* 2000; Moreno *et al.* 1997, 1998) y el sitio Cabo Vírgenes 6 (L'Heureux y Franco 2002), en donde se ha documentado la explotación de las aves marinas y además se ha efectuado un análisis detallado de los correspondientes conjuntos óseos.

En los sitios de Cabo Blanco el análisis se centró en los restos de cormoranes, muy abundantes y con evidencias claras de procesamiento humano (Moreno *et al.* 1997, 1998), cuyo detalle presentamos más adelante. Sin embargo, los restos correspondientes a Spheniscidae sólo son mencionados y no se avanzó en el análisis de los mismos. Debido al problema arqueológico que presenta el aprovechamiento de los pingüinos en la costa patagónica (Lefevre 1993-1994; Cruz 1999c, 2001a), nos interesamos por los restos presentes en los sitios Cabo Blanco 1 y 2.

Los sitios de Cabo Vírgenes se encuentran emplazados en un sector de la costa continental en el que actualmente son abundantes las aves marinas, especialmente los pingüinos de Magallanes (*ver* Capítulo 10). En el sitio 6 se han obtenido fechados de *ca.* 1.200 AP y gran parte de los restos faunísticos recuperados corresponden a aves, entre los que se destacan los asignados a cormoranes (L'Heureux y Franco 2002). A partir del análisis arqueofaunístico, se determinó que varios de los especímenes de aves presentan evidencia de uso humano. Sobre un total de 555 especímenes de aves, se registraron huellas de corte en 45 huesos de cormoranes y en 6 de los correspondientes a aves indeterminadas. Es de destacar que no se reporta la presencia de restos de Spheniscidae, a pesar de la abundancia actual de estas aves en la localidad. Según las investigadoras, [...] *los datos arqueológicos recuperados en el área en general sugieren una escasa presencia humana en este sector del espacio (Borrero y Franco 1999), lo que estaría indicando que la utilización del mismo debió haber sido marginal (Borrero com. pers. 2001). La explotación de recursos costeros debió formar parte del rango regular de acción de los cazadores recolectores terrestres, la cuál habría sido estival, al menos en ocasiones, tal como sugiere la evidencia de Cabo Vírgenes 6 (L'Heureux y Franco 2002:198).*

Tanto la propuesta de Castro y colaboradores (1999) acerca de la explotación de los recursos marinos, como la evidencia existente en los sitios arqueológicos mencionados son acordes con nuestro planteo de que en la costa marina es posible una explotación importante de las aves. Sin embargo, consideramos que Muñoz (2000a) tiene razón cuando afirma que existe un variado repertorio de posibilidades en la explotación de recursos, entre las cuales la expansión del nicho con la inclusión de los recursos marinos es sólo una de las opciones posibles.

Los sitios arqueológicos

Cabo Blanco se localiza en el extremo sur del golfo San Jorge, a los 47° 12' S y 65° 44' O. Los dos sitios arqueológicos están ubicados en la parte sur del cabo, sobre la llamada Caleta Tranquila. Actualmente, a unos pocos cientos de metros de los sitios, hay una colonia de cormoranes imperiales y dos loberías, una de lobo de un pelo (*Otaria byronia*) y otra de lobo de dos pelos (*Arctocephalus australis*) (Gandini y Frere 1998b).

El sitio Cabo Blanco 1 tiene una superficie aproximada de 5.000 m², y está alterado debido a la presencia de instalaciones humanas modernas. Según los investigadores que excavaron el sitio, [...] *la mayor parte de estas alteraciones se concentran en el sector sudeste del sitio, lo que permite trabajar con alguna confianza en el resto del mismo, que por otra parte parece presentar mayor potencia estratigráfica* (Moreno *et al.* 1998:170). Por lo tanto, las excavaciones se efectuaron en el sector menos perturbado.

Inicialmente se plantearon dos cuadrículas (Moreno *et al.* 1998), a partir de las cuáles se determinó que el sitio constaba de dos capas. De la capa superior proviene la totalidad del material arqueológico (Moreno *et al.* 1998). Posteriormente se efectuaron ocho sondeos distribuidos al azar, con el objetivo de ampliar la muestra y obtener una imagen más confiable de la arqueofauna del sitio (Moreno *et al.* 1997). En total, se recuperaron 2.313 restos óseos identificados a nivel de género, representando un total de diez taxa sin considerar los moluscos y los peces.

El análisis arqueofaunístico de este sitio incluye estimaciones acerca del estado de conservación del conjunto. En este sentido, la evaluación de los autores es que, [...] *desde el punto de vista tafonómico, si bien no hay estudios completos se puede afirmar, basándonos en la presencia de columnas de peces articuladas y moluscos bivalvos en posición casi cerrados, que la parte excavada del sitio tiene escasa alteración post-depositacional* (Moreno *et al.* 1998:171).

No se cuenta con fechados para este sitio. Pero, basados en su ubicación -a escasos metros de la línea de marea actual- y en la presencia de cerámica, los investigadores estiman una escasa antigüedad (Moreno *et al.* 1998). En función de sus características, han planteado que Cabo Blanco 1 es un sitio grande (*sensu* Moreno y Castro 1995), que en la costa norte de Santa Cruz aparecen vinculados a loberías y/o zonas de anidamiento de aves marinas

El sitio Cabo Blanco 2 es un conchero ubicado a unos 10 m sobre el nivel del mar y a menos de 100 m de la línea de mareas actual. Tiene una superficie de 413 m² y presenta una planta circular definida por los bordes de cambio de pendiente de la lomada sobre la que se asienta (Castro *et al.* 2000). La ubicación de este sitio es topográficamente superior a la de Cabo Blanco

1, por lo que los investigadores que lo excavaron sugieren que podría ser más antiguo que este último. Se obtuvo un fechado radiocarbónico de 3.390 ± 60 AP, efectuado sobre un hueso de mamífero marino proveniente de Capa 2 (Castro *et al.* 2000).

El sitio presenta una potencia de más de un metro, con tres capas naturales dentro de las que se distribuye el material arqueológico (Castro *et al.* 2000). Las capas 1 y 2 son semejantes en lo que respecta a la densidad de material lítico, pero existen diferencias en cuanto al material óseo, que es mucho más abundante en Capa 2. Como en Cabo Blanco 1, aquí también se recuperaron abundantes restos arqueofaunísticos, gran parte de los cuales corresponden a especies marinas. Al analizar las posibles alteraciones post-depositacionales, los investigadores plantean que en la Capa 2 se detectó una cueva de roedores. Sin embargo, debido a que se recuperaron vértebras articuladas y huesos largos con sus epífisis sin fusionar y articuladas a la diáfisis, sugieren que la alteración es escasa y no ha afectado mayormente la asociación original de materiales (Castro *et al.* 2000).

Desde el punto de vista arqueológico, este sitio presenta diferencias con respecto a Cabo Blanco 1, especialmente en lo que respecta a la densidad de materiales arqueológicos de cada uno de los sitios. Aunque todo el material recuperado en CB 2 proviene de una sola cuadrícula, la cantidad de artefactos es mayor que en CB 1, en donde las excavaciones abarcaron un total de 8 cuadrículas del mismo tamaño que las de CB 2. Por otro lado, como vimos al presentar estos sitios, la superficie total de CB 2 es mucho menor que la de CB 1. Debido a esto, los investigadores que excavaron ambos sitios plantean que la intensidad de la ocupación de CB 2 es mucho mayor que en CB 1 (Castro *et al.* 2000).

Sintetizando, en las arqueofaunas de ambos sitios predominan los restos correspondientes a especies marinas, entre las cuales las aves tienen un lugar importante. En ambos se ha efectuado un exhaustivo análisis arqueofaunístico, que será presentado más adelante. Sin embargo, el mismo se ha centrado en los restos de cormoranes y de pinnípedos, por lo que el objetivo de nuestra presentación son los restos de Spheniscidae. Los huesos de estas aves son pocos en gran parte de los sitios patagónicos y los depósitos de Cabo Blanco, por lo tanto, representan una buena oportunidad para ahondar la discusión al respecto en Patagonia continental.

Desafortunadamente, por el momento carecemos de información que permita caracterizar las condiciones ambientales presentes en Cabo Blanco durante el Holoceno Tardío y de esa manera estimar, aunque sea de forma preliminar, las características de las comunidades de aves. La escala de la información paleoambiental en la costa patagónica desde el fin del Pleistoceno (Clapperton 1993; Hulton *et al.* 2002; Schellmann *et al.* 2000; entre otros) no permite una adecuada evaluación de la situación en la localidad. Los factores que regulan los cambios en el nivel del mar operan en diferentes escalas y han estado sujetos a variaciones locales y regionales,

por lo que no existe una tendencia uniforme durante el Holoceno (Schnack y Pirazzoli 1990).

Por otro lado, las variaciones en el nivel del mar no son los únicos cambios que pudieron afectar a la fauna marina. También hubo cambios en la temperatura de los océanos (Clapperton 1993; Dettinger *et al.* 2001; Enfield y Mestas-Núñez 2001), en la formación de aguas profundas en el Atlántico y en la circulación oceánica (Steig 1999), así como en las características e importancia de las fluctuaciones climáticas periódicas -como el ENSO y otras de expresión decadal o multidecadal (Enfield y Mestas-Núñez 2001) e incluso, en ciclos que abarcan milenios (Bond *et al.* 1997)-. Un aspecto de interés es que no hubo grandes cambios en la concentración de nutrientes de las aguas superficiales, ni en su uso, ni en la productividad primaria de los océanos del sur (Delaney 2000; Elderfield y Rickaby 2000), lo cual es un factor importante para la presencia de fauna en una región. Sin embargo, no se ha establecido el alcance que estas afirmaciones tienen para la costa patagónica del Atlántico.

Pero, dado que el lapso implicado en los sitios costeros es marcadamente menor al de localidades arqueológicas en el interior del continente y que abarca un momento en el que ya se han establecido parte de las condiciones actuales, es posible partir del supuesto que *las comunidades de aves presentaban las mismas características generales que las comunidades modernas* (ver Capítulo 5). Consideramos que este supuesto puede ser operativo si, al mismo tiempo, se tiene en cuenta que pueden haber importantes excepciones, tal como planteamos en el Capítulo 14.

Consideraciones tafonómicas

Como estipulamos al analizar los conjuntos arqueofaunísticos del P. N. Perito Moreno, establecer cuáles fueron las aves presentes durante el Holoceno tiene importantes consecuencias para el análisis tafonómico. Esto se acentúa en la costa marina debido a que, actualmente, la gran cantidad de aves marinas y costeras que la habitan puede promover la conformación de extensos depósitos de sus huesos. A partir de ellos, la contaminación de registros arqueológicos con restos de aves puede ser importante, especialmente en el caso de las colonias de nidificación. Esta contaminación puede afectar registros arqueológicos que presentan diferentes propiedades en lo que respecta a su densidad y distribución, tal como hemos evaluado en Cabo Vírgenes (Cruz 1999c), Punta Medanosa (Cruz 2002) y como se ha observado en Monte León (M. S. Caracotche, comunicación personal 2001). Por lo tanto, la porción avifaunística de los sitios arqueológicos debe ser rigurosamente examinada para determinar su cronología y las posibles causas de su depositación. En este sentido, establecer la presencia de las colonias de nidificación durante el período de interés, especialmente en el caso de los Spheniscidae, es de vital importancia para cualquier análisis tafonómico en la costa patagónica.

Por ejemplo, entre las aves de hábitos coloniales determinadas en los sitios de Cabo Blanco, los cormoranes son los más representados. En el Capítulo 13 planteamos que, si bien estas aves sufrieron fluctuaciones en su distribución, estuvieron presentes a nivel regional durante el Holoceno. Sin embargo, no se conoce desde cuando existe la colonia de la localidad.

Aunque efectuamos observaciones asistemáticas en una colonia de biguás en Punta Medanosa (Cruz 2000c), nuestro trabajo actualístico no incluyó transectas directamente planteadas dentro de los límites de una colonia de nidificación de cormoranes. Sin embargo, en Cabo Vírgenes, Punta Medanosa y el estuario del río Gallegos, varias de las transectas cubrieron sectores aledaños a las mismas. A partir de ello, pudimos observar que eran comunes los huesos y carcasas de las especies de cormoranes implicadas. En el Capítulo 5 vimos que los cormoranes adultos raramente mueren en las áreas de nidificación; y los grandes eventos de mortalidad sólo se registran en caso de intoxicación por “marea roja” (Emslie y Morgan 1994; Furnes y Monaghan 1987) o por la pérdida de las fuentes de alimentos. Por lo tanto, bajo condiciones normales, lo esperable es que la depositación de restos de cormoranes adultos sea el resultado de la mortalidad atricional, y los depósitos naturales de sus huesos tendrán las características determinadas para los conjuntos de *aves voladoras* relevadas en la unidad ambiental costa marina.

Otro de los aspectos que establecimos a partir de los estudios actualísticos fue que los depósitos derivados de colonias de nidificación tienen una distribución acotada en el espacio y, tal como vimos al analizar los hábitats costeros del estuario del río Gallegos (*ver* Capítulo 9), la importancia de la depositación de restos disminuye a medida que nos alejamos de ella. Entonces, la probabilidad de contaminación de registros arqueológicos a partir de la dinámica de una colonia de nidificación se relaciona directamente con la cercanía a la misma.

Sin embargo, se ha registrado otro proceso que puede provocar la acumulación de gran cantidad de restos de aves marinas, que en este caso se relaciona con la morfología de la costa. Cuando analizamos los registros arqueológicos con restos de Spheniscidae (*ver* Capítulo 14, “El registro arqueológico”) planteamos que se ha observado una mayor acumulación de restos y carcasas de pingüinos en sectores salientes de la costa patagónica, lo que ha sido reportado por Gandini y colaboradores (1994). Dada la geomorfología de Cabo Blanco, y tal como propusimos en el Capítulo mencionado, es posible que este sea uno de los procesos de acumulación de restos que actúan en la zona.

Un aporte para evaluar este y otros aspectos tafonómicos en Cabo Blanco, son las observaciones actuales realizadas por Moreno y Martinelli (1999), destinadas a entender las características de la depositación natural en Cabo Blanco. Para ello, estos investigadores plantearon ocho transectas que cubrieron una amplia variedad de ambientes depositacionales de

la localidad, a partir de las cuales relevaron todos los restos de aves presentes en los mismos.

Un hallazgo interesante es que el sector en el que actualmente hay una mayor depositación de restos de aves es en la bahía Tranquila (Moreno y Martinelli 1999), en donde se emplazan los sitios arqueológicos. Debido a la proximidad de la colonia de *Phalacrocorax atriceps*, lo esperado por estos investigadores era que en los conjuntos naturales hubiese gran cantidad de restos de cormoranes. Efectivamente, los huesos de estas aves constituyen el 41% del NISP relevado. Sin embargo, el taxón más representado en el conjunto óseo son los pingüinos, cuyos restos representan el 59% del NISP de la muestra. Es decir que, en los conjuntos naturales modernos, la abundancia de restos de cada taxón es inversa a la detectada en el sitio arqueológico Cabo Blanco 1 (Moreno y Martinelli 1999).

Entonces, los resultados obtenidos por Moreno y Martinelli permiten corroborar que en Cabo Blanco hay actualmente una importante depositación natural de restos de aves. En el caso de los Spheniscidae esto es particularmente interesante, debido a que actualmente no hay una colonia de nidificación en la localidad. Las más cercanas a Cabo Blanco son las ubicadas en la ría de Deseado y la de Punta Pájaros en el golfo San Jorge (Gandini y Frere 1998b). A pesar de la distancia de estas colonias con respecto a Cabo Blanco, la depositación de restos de pingüinos es alta. Esto contrasta con nuestras observaciones en otros sectores de la costa santacruceña. Como vimos en el estuario del río Gallegos y en la transecta TIL en Punta Medanosa, la depositación de restos de Spheniscidae es baja o nula en sectores no directamente relacionados con las áreas de nidificación. La costa de ninguna de estas localidades presenta sectores salientes, por lo que pensamos que este es el factor que permite una mayor acumulación de restos de Spheniscidae en Cabo Blanco, aunque se encuentre más alejado de áreas de nidificación de pingüinos que las dos localidades anteriormente mencionadas. Esta afirmación tiene importantes consecuencias para el análisis de los conjuntos arqueofaunísticos de los sitios arqueológicos, ya que es posible que este proceso de mayor acumulación también fuese parte de la dinámica tafonómica de Cabo Blanco durante el Holoceno Tardío.

Las acumulaciones de restos de aves en la costa representan una fuente importante de alimento disponible para los carnívoros. Aunque nuestra discusión estuvo orientada a evaluar las concentraciones de carcasas derivadas de colonias de nidificación (ver Capítulos 10 y 11), consideramos que la forma en que se expresan los procesos tafonómicos tiene que ser similar en otros tipos de acumulaciones, como las que se originan en sectores salientes de la costa debido a procesos naturales o, incluso, las generadas por los cazadores humanos luego de faenar y procesar sus presas.

La concentración de carcasas en un sector acotado del espacio promueve un aprovechamiento más selectivo por los carnívoros y, por lo tanto, las modificaciones que producen en los huesos

son pocas. El grado de modificaciones esperables tiene consecuencias para la interpretación de los conjuntos arqueológicos. En primer lugar, vimos que las acumulaciones naturales de huesos de aves en la costa no presentan altos porcentajes de daños debidos a la acción de carnívoros, por lo cual esta propiedad en los conjuntos arqueofaunísticos no puede invocarse como evidencia para descartar la depositación o modificación por causas no humanas. En segundo lugar, como en la costa existe una gran cantidad de carcasas disponibles por causas naturales, es muy probable que los carnívoros tengan una importancia menor en la modificación de depósitos producidos por los cazadores humanos. Sin embargo, esta última afirmación no resta importancia a las posibilidades de superposición y mezcla de huesos depositados naturalmente con materiales arqueológicos.

Un aspecto que dificulta discutir el tema es que, en nuestro conocimiento, no existen datos publicados acerca de la dieta de los mamíferos carnívoros en la zona costera de Patagonia. Nuestras observaciones tafonómicas mostraron que las modificaciones a los huesos de aves son pocas, pero las referencias biológicas al respecto constituyen información de base que sería fundamental para entender la forma en que pudo haber variado la importancia de la acción de estos carnívoros sobre los restos de aves.

Bajo condiciones similares a las actuales, y tal como planteáramos al analizar los conjuntos modernos en la costa marina, una de las causas más importante de destrucción de restos de aves no serían los carnívoros, sino la meteorización. La acción de este proceso será mayor en los sectores más expuestos a la acción de los agentes atmosféricos, que son muchos debido a la falta de reparo existente en grandes sectores de la costa, en los que la vegetación es rala y los abrigos rocosos escasos. En el caso de los sitios arqueológicos de Cabo Blanco, el lugar en el que se ubican la vegetación es actualmente muy poca y no existen factores que atenúen la exposición de los restos, por lo que es esperable que la meteorización constituya un proceso importante en la conformación de las propiedades tafonómicas de los conjuntos óseos. Debido a que este proceso presenta tasas más importantes en los restos de aves, su desaparición en los depósitos superficiales será más rápida que la de los de mamíferos depositados contemporáneamente. El aspecto positivo es que, si se produce la contaminación de registros arqueológicos con restos de aves depositados naturalmente, es factible que los mismos se destruyan rápidamente debido a la meteorización. En síntesis, debido a este proceso e independientemente de la causa de depositación, los restos de aves en los sitios arqueológicos a cielo abierto no se conservarán a menos que se produzca una rápida cobertura por sedimentos. Este sería el caso de varios hábitats costeros, como las dunas, playas de arena, marismas y otros sectores en los que prevalecen los

sedimentos finos⁷.

La representación de partes esqueléticas es otra propiedad de los conjuntos óseos que tiene gran importancia en la interpretación arqueológica. En los restos depositados naturalmente, esta representación presenta patrones característicos para cada una de las categorías *taxon-free* que hemos establecido. Al discutir el tema en Capítulos anteriores, establecimos que, por sí mismos, los patrones de representación de partes esqueléticas no son indicativos de la causa de depositación. La comparación entre los resultados obtenidos en los estudios actualísticos y el patrón que se detecte en los registros arqueológicos será una oportunidad para evaluar la variabilidad posible, dada la probabilidad de que los patrones en los sitios arqueológicos se deban a procesos y actores diferentes a los registrados en los conjuntos modernos.

Moreno y Martinelli (1999) discuten este aspecto a partir de los resultados de sus observaciones actuales y el análisis de los restos de cormoranes del sitio Cabo Blanco 1. Al analizar el conjunto arqueofaunístico, Moreno y colaboradores (1998) establecieron que las partes predominantes fueron las que caracterizan como “centrales”, es decir esternón, coracoides, vértebras torácicas, fémures y tibiatarso, mientras que las “periféricas” como las extremidades anteriores, vértebras cervicales, cráneo y mandíbula, eran menos numerosas. En cambio, en los conjuntos modernos de superficie relevados por ellos predominaron las falanges posteriores, vértebras, fémures, tibiatarso, cúbitos, húmeros y costillas Moreno y Martinelli (1999).

A través de nuestras observaciones, determinamos que en los conjuntos naturales de *aves voladoras* predominan los huesos correspondientes a las extremidades anteriores, que en unión con los de la cintura escapular constituyen alrededor del 50% de los huesos determinados. Las extremidades posteriores tienen el segundo lugar en la representación de partes esqueléticas de la categoría, mientras que el esqueleto axial tiene una representación variable pero siempre baja y la cintura pélvica es la menos representada en todos los casos. Es decir que el patrón observado en Punta Medanosa, Cabo Vírgenes y estuario del río Gallegos es diferente al detectado por Moreno y Martinelli (1999) en los conjuntos modernos de Cabo Blanco y por Moreno y colaboradores (1998) en los sitios arqueológicos de esa localidad.

Debido a su interés en los huesos de cormoranes, Moreno y Martinelli no reportan la representación de partes esqueléticas registrada para los Spheniscidae. Por lo tanto, en este caso la comparación de los depósitos arqueológicos deberá efectuarse únicamente en relación a

⁷ La depositación de restos actuales de pingüinos puede promover que se produzcan palimpsestos en los que se integran huesos modernos y artefactos arqueológicos, tal como mencionamos al presentar los estudios actualísticos en Punta Medanosa. De hecho, en esa localidad, los restos de estas aves en uno de los sitios arqueológicos excavados (Punta Medanosa 5) seguramente tienen este origen (E. Moreno; comunicación personal 2001). En el caso de ese sitio, debido a que se encuentra emplazado en una duna de arena, los restos modernos fueron rápidamente cubiertos por sedimentos y se preservaron hasta ser recuperados por los arqueólogos.

nuestros resultados. A partir de nuestras observaciones de huesos modernos, planteamos que en el perfil de partes esqueléticas de *aves exclusivamente nadadoras* predominan los elementos correspondientes a ambas extremidades, seguidas por los de la cintura escapular, mientras que el esqueleto axial y la cintura pélvica son los menos representados. Dado que Emslie (1995) registró un perfil similar en acumulaciones en la Antártida, en Capítulos anteriores establecimos que este es un patrón representativo de la depositación natural de restos de esta categoría *taxon-free*.

El registro avifaunístico

Cabo Blanco 1 (CB 1). — La porción avifaunística de este conjunto óseo es muy importante, y se han determinado restos correspondientes tanto a aves marinas como terrestres. Sin embargo, como puede verse en la Tabla 15.11., los huesos de las especies marinas son los que predominan, debido al elevado número de especímenes correspondientes a cormoranes y pingüinos (Moreno *et al.* 1997, 1998).

Tabla 15.11. - Restos de fauna del sitio Cabo Blanco 1 (modificado de Moreno *et al.* 1997 y 1998).

Taxón	NISP	MNI
<i>Phalacrocorax sp.</i>	1217	77
<i>Spheniscus sp.</i>	150	11
Pinnípedos	193	7
<i>Lama sp.</i>	49	3
<i>Pterocnemia sp.</i>	3	1
<i>Larus sp.</i>	2	1
<i>Aptenodyptes sp.</i>	2	1
<i>Tinamotis sp.</i>	1	1
<i>Podiceps sp.</i>	1	1
<i>Poliborus sp.</i>	1	1
Dacipodidae	1	1
Peces	37	1

Moreno y colaboradores (1997, 1998) efectuaron el análisis arqueofaunístico, gran parte del cual estuvo destinado a evaluar la forma en que se efectuaba el procesamiento de los cormoranes. Para esto, dividieron el esqueleto de estas aves en unidades anatómicas diferentes a las planteadas por nosotros en el Capítulo 7, por lo que se detallan a continuación. Estas unidades son: la apendicular (incluye las extremidades anteriores, las posteriores y ambas cinturas), la axial (desde el extremo craneal al caudal por los huesos premaxilar, cuadrado, mandíbula, vértebras cervicales, torácicas fusionadas, torácicas libres, caudales y pigostilo) y una que denominan esternal (abarca fúrcula, coracoides y esternón) (Moreno *et al.* 1998).

A partir del análisis de los restos de cormoranes en función de estas porciones anatómicas, determinan que existe una fuerte selección a favor de las piezas "más centrales". Luego de descartar la destrucción diferencial debida a la densidad ósea (Moreno *et al.* 1997), así como la

importancia de procesos tafonómicos como el arrastre de los elementos más livianos (Moreno *et al.* 1998), estos investigadores plantean que la marcada representación diferencial de partes esqueléticas de cormoranes, con una mayor representación de aquellas de mayor valor económico y anatómicamente centrales, son evidencias de un procesamiento estandarizado, que excluye la posibilidad de un aprovechamiento oportunista o eventual (Moreno *et al.* 1998).

Otra de las vías que estos investigadores utilizan para determinar que el patrón de representación esquelética registrado tiene origen antrópico es la comparación con los resultados obtenidos por Muñoz y Savanti (1998) en sus estudios actualísticos. A través de esta comparación, establecen que existen grandes diferencias entre los conjuntos derivados de muertes naturales y los de CB 1 (Moreno *et al.* 1997).

En síntesis, las características de las modificaciones -presencia de huellas de corte y representación de partes esqueléticas-, la falta de concordancia entre estas modificaciones y las establecidas a partir de observaciones actuales (tanto las efectuadas en Cabo Blanco como las de Muñoz y Savanti en Tierra del Fuego) son la base a partir de la cual establecen que los restos de cormoranes del sitio derivaron del uso humano de estas aves. Dada la menor cantidad de restos de Spheniscidae en los depósitos, los mismos no son analizados por estos investigadores y sólo se menciona la presencia del taxón entre los recursos faunísticos.

Como dijimos, el tema de la explotación prehistórica de los pingüinos fue lo que nos interesó en los sitios de Cabo Blanco. En la Tabla 15.12. se presentan los restos de estas aves recuperados en Cabo Blanco 1. En esta Tabla se detallan los elementos determinados, la lateralidad en los casos que corresponde, la meteorización y las otras modificaciones registradas.

Tabla 15.12. - Propiedades de los huesos de Spheniscidae del sitio Cabo Blanco 1 (Santa Cruz).

	Elemento	Lateralidad	Meteorización	Otras modificaciones
1	v. cervical	nc	0	-
2	fémur	derecha	0	modificado por el agua ⁽¹⁾
3	esternón	nc	0	fractura
4	carpometacarpo	derecha	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
5	cúbito px	indet	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
6	fíbula	derecha	0	fractura
7	fíbula	izquierda	0	fractura
8	v. lumbar	nc	0	fractura
9	v. lumbar	nc	0	fractura
10	v. lumbar	nc	0	fractura
11	tibiatarso px	izquierda	0	fractura, marcas de raíces, modificado por el agua ⁽¹⁾
12	radio px	derecha	0	fractura, marcas de raíces, modificado por el agua ⁽¹⁾
13	v. lumbar	nc	0	fractura, marcas de raíces
14	v. lumbar	nc	0	fractura, marcas de raíces
15	tarsometatarso	izquierda	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
16	v. cervical	nc	0	fractura

Capítulo 15. Una aplicación a casos arqueológicos.

17	v. torácica	nc	1	fractura
18	v. lumbar	nc	0	fractura, marcas de raíces
19	fíbula px	derecha	0	fractura
20	esternón	nc	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
21	v. lumbar	nc	0	fractura
22	fíbula px	indet	0	fractura
23	fémur	izquierda	0	fractura, marcas de raíces
24	fémur	derecha	0	modificado por el agua ⁽¹⁾
25	fémur px	derecha	0	fractura
26	tibiatarso px	derecha	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
27	húmero px	derecha	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
28	cúbito	izquierda	0	fractura, marcas de pisoteo
29	tarsometatarso	derecha	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
30	cúbito	izquierda	0	fractura
31	carpometacarpo	izquierda	0	modificado por el agua ⁽¹⁾
32	v. lumbar	nc	0	fractura
33	húmero	derecha	0	modificado por el agua ⁽¹⁾
34	fémur	izquierda	0	modificado por el agua ⁽¹⁾
35	tibiatarso	derecha	0	marca de raíces, modificado por el agua ⁽¹⁾
36	tibiatarso px	derecha	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
37	húmero	izquierda	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
38	v. lumbar	nc	0	fractura
39	falange posterior	indet	0	fractura
40	húmero	izquierda	0	quemado parcialmente
41	fémur	derecha	0	modificado por el agua ⁽¹⁾
42	fémur	derecha	0	modificado por el agua ⁽¹⁾
43	fémur	izquierda	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
44	tibiatarso	izquierda	0	marcas de raíces
45	tibiatarso	derecha	0	puncture
46	fúrcula	nc	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
47	mandíbula	nc	0	fractura
48	pelvis	izquierda	0	fractura
49	costilla px	indet	0	fractura
50	tibiatarso px	izquierda	0	fractura
51	carpometacarpo	derecha	0	fractura
52	v. lumbar	nc	0	fractura
53	v. lumbar	nc	0	fractura
54	tarsometatarso	derecha	0	-
55	v. torácica	nc	0	fractura
56	costilla px	indet	0	fractura
57	costilla px	indet	0	fractura
58	v. lumbar	nc	0	fractura
59	v. torácica	nc	0	fractura
60	húmero px	indet	1	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
61	v. torácica	nc	0	fractura
62	v. cervical	nc	0	fractura
63	v. cervical	nc	0	fractura
64	v. cervical	nc	0	fractura
65	v. cervical	nc	0	fractura
66	costilla	indet	0	-
67	tarsometatarso px	indet	0	fractura
68	coracoides	izquierda	0	marcas de raíces, huella de corte
69	cúbito	izquierda	0	-
70	tarsometatarso	izquierda	0	marcas de raíces

Capítulo 15. Una aplicación a casos arqueológicos.

71	fémur px	izquierda	0	fractura
72	fúrcula	nc	0	fractura
73	húmero px	indet	1	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
74	v. torácica	nc	0	fractura
75	húmero	derecha	0	fractura, <i>puncture</i>
76	carpometacarpo	derecha	0	marcas de raíces
77	tibiatarso px	derecha	0	marcas de raíces
78	radio	derecha	0	-
79	escápula	derecha	0	fractura
80	esternón	nc	0	fractura
81	húmero	izquierda	0	marcas de raíces
82	fémur	derecha	1	marcas de raíces
83	tarsometatarso	izquierda	0	fractura
84	pelvis	derecha	0	marcas de raíces
85	radio	derecha	0	-
86	fémur	derecha	0	modificado por el agua ⁽¹⁾
87	radio	izquierda	0	marcas de raíces
88	escápula px	izquierda	0	fractura
89	fémur px	izquierda	0	fractura
90	esternón	nc	0	fractura, marcas de roedores
91	radio	izquierda	0	fractura
92	coracoides	derecha	0	-
93	radio	izquierda	0	huella de corte
94	sinsacro	nc	0	fractura
95	húmero	derecha	0	-
96	húmero	izquierda	0	huella de corte
97	tibiatarso px	izquierda	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
98	v. lumbar	nc	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
99	pelvis	izquierda	0	fractura, marcas de raíces, modificado por el agua ⁽¹⁾
100	coracoides	izquierda	0	fractura
101	coracoides	derecha	0	fractura
102	fémur px	derecha	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
103	coracoides	izquierda	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
104	fémur px	derecha	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
105	cúbito	izquierda	0	fractura, marcas de raíces
106	cúbito	izquierda	0	marcas de raíces
107	radio	izquierda	0	modificado por el agua ⁽¹⁾
108	húmero	izquierda	0	fractura
109	húmero	derecha	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
110	costilla px	indet	0	fractura
111	v. lumbar	nc	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
112	coracoides	izquierda	0	modificado por el agua ⁽¹⁾
113	coracoides	izquierda	0	-
114	fémur	izquierda	0	marcas de raíces
115	fémur	izquierda	0	marcas de raíces, modificado por el agua ⁽¹⁾
116	sinsacro	nc	0	-
117	cúbito	izquierda	0	marcas de raíces, modificado por el agua ⁽¹⁾
118	coracoides	derecha	2	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
119	tibiatarso ds	izquierda	1	fractura
120	fémur ds	izquierda	1	fractura, marcas de raíces, modificado por el agua ⁽¹⁾
121	fémur px	derecha	0	fractura, marcas de raíces, modificado por el agua ⁽¹⁾

122	falange posterior	indet	0	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
123	húmero ds	izquierda	0	fractura, marcas de raíces, modificado por el agua ⁽¹⁾
124	falange anterior	indet	1	fractura, modificado por el agua ⁽¹⁾
125	falange anterior	indet	0	-
126	húmero px	izquierda	1	fractura
127	pelvis	derecha	0	fractura, marcas de raíces
128	húmero ds	izquierda	2	fractura
129	v. cervical	nc	0	-
130	v. cervical	nc	0	modificado por el agua ⁽¹⁾
131	costilla px	indet	0	fractura
132	costilla px	indet	0	fractura
133	v. torácica	nc	0	marcas de raíces
134	v. torácica	nc	0	marcas de raíces
135	v. torácica	nc	0	fractura
136	v. torácica	nc	0	-
137	v. torácica	nc	0	fractura, marcas de raíces
138	v. torácica	nc	0	-
139	v. torácica	nc	0	marcas de raíces
140	v. torácica	nc	0	fractura, marcas de raíces
141	v. torácica	nc	0	fractura
142	fibula px	indet	0	fractura
143	v. caudal	nc	0	-
144	v. caudal	nc	0	-
145	v. caudal	nc	0	fractura
146	v. caudal	nc	0	-
147	v. caudal	nc	0	fractura, marcas de raíces
148	v. caudal	nc	0	fractura
149	costilla px	indet	0	fractura
150	v. torácica	nc	0	fractura
151	húmero px *	derecha	0	fractura, marcas de raíces, modificado por el agua ⁽¹⁾
152	coracoides *	izquierdo	0	fractura
153	coracoides *	derecho	0	fractura, dos pequeños hoyos
154	húmero *	derecha	1	marcas de raíces
155	radio *	izquierda	1	marcas de raíces

nc = no corresponde; indet = indeterminado. ⁽¹⁾ esta modificación incluye un leve cambio en la coloración y en la consistencia del hueso, producto de haber estado sujeto a la acción del agua de mar cuando estaba en la superficie o luego del sepultamiento.

* *Aptenodyptes sp.*

El conjunto óseo de Spheniscidae de este sitio está conformado por restos correspondientes a dos géneros⁸: *Spheniscus sp.* -cuyos huesos son los más numerosos- y *Aptenodyptes sp.*, representado sólo por unos pocos especímenes. Un aspecto interesante al respecto es que en la costa norte de Santa Cruz ocasionalmente se observan individuos de este último taxón (E. Moreno, comunicación personal 2000), aunque no nidifican en la zona. Además, al efectuar las observaciones tafonómicas en Punta Medanosa, también detectamos huesos correspondientes a *Aptenodyptes* en los conjuntos modernos. Es decir que la composición taxonómica del conjunto

⁸ La determinación taxonómica fue efectuada por E. Moreno y J. I. Noriega.

óseo de Spheniscidae de Cabo Blanco 1 es acorde con lo observado actualmente en el registro de otras localidades de la costa santacruceña. Desde el punto de vista tafonómico, la morfología esquelética de ambas especies es similar a pesar de las diferencias de tamaño y las dos están incluidas en la categoría *aves exclusivamente nadadoras*.

En general, varias de las características tafonómicas de los huesos de Spheniscidae de CB 1 son similares a las del conjunto de huesos de cormoranes (observaciones personales mientras se analizaban los restos de pingüinos). Por ejemplo, predominaron los huesos no meteorizados o levemente meteorizados, tal como ocurre con los huesos de cormoranes del mismo sitio. Entre las modificaciones más importantes se cuentan las marcas producidas por raíces, las derivadas de la acción del agua y las fracturas, mientras que las modificaciones producidas por carnívoros y roedores son escasas. Una diferencia importante entre los restos de cormoranes y de pingüinos en este sitio son las escasas huellas de origen cultural en el conjunto de Spheniscidae.

Cabo Blanco 2 (CB 2). — Como planteamos al presentar el sitio, el material arqueofaunístico de CB 2 presenta diferencias con respecto al de CB 1. En primer lugar, el número de taxa presentes en CB 2 es menor al registrado en el sitio 1. En segundo lugar, la cantidad de especímenes óseos es marcadamente menor en CB 2. Por último, mientras en CB 1 predominaron los restos de cormoranes, en el sitio 2 son mayoría los restos de pinnípedos. Sin embargo, en ambos sitios predominaron las especies marinas por sobre las terrestres y hay una representación importante de las aves, especialmente de los cormoranes.

Tabla 15.13. - Restos arqueofaunísticos de Cabo Blanco 2 (tomado de Castro *et al.* 2000).

Taxón	Capa 1		Capa 2-3	
	NISP	MNI	NISP	MNI
<i>Phalacrocorax sp.</i>	37	4	13	1
<i>Spheniscus sp.</i>	4	1	2	1
Pinnípedos	48	4	71	5
<i>Lama sp.</i>	12	2	87	8

En la Tabla 15.13. puede apreciarse la representación taxonómica de CB 2 por unidad estratigráfica. Castro y colaboradores (2000) especifican que para efectuar el análisis, se trataron por separado las Capas 1 y la 2, mientras que el escaso material correspondiente a la Capa 3 se sumó al de la 2.

Específicamente con respecto al conjunto de Spheniscidae, el mismo es marcadamente menor que el recuperado en CB 1, ya que sólo se registraron 7 especímenes. Como en el caso anterior, la mayoría de estos especímenes corresponden a *Spheniscus sp.*, mientras que sólo uno se determinó como perteneciente a *Aptenodytes sp.*

En la Tabla 15.14. se presentan las propiedades tafonómicas de los restos de Spheniscidae de

CB 2. También en este caso, como en CB 1, predominaron los huesos no meteorizados o levemente meteorizados. Las marcas producidas por la acción de raíces y las modificaciones debidas a la acción del agua se observaron en varios de los especímenes. La cantidad de fracturas es importante y la diferencia más importante con el sitio CB 1 -además de la cantidad marcadamente baja de especímenes correspondientes al taxón- es la ausencia de modificaciones producidas por carnívoros y de huellas culturales.

Tabla 15.14. - Propiedades de los huesos de Spheniscidae del sitio Cabo Blanco 2 (Santa Cruz).

	Elemento	Lateralidad	Meteorización	Otras modificaciones
1	fémur	derecha	2	modificado por el agua ⁽¹⁾
2	coracoides	izquierda	0	marcas de raíces
3	coracoides ds	derecha	1	fractura, marcas de raíces
4	sinsacro	nc	0	fractura, marcas de raíces
5	tibiotarso	izquierda	0	marcas de raíces
6	tibiotarso px	izquierda	0	fractura, marcas de raíces, modificado por el agua ⁽¹⁾
7	coracoides*	derecha	1	marcas de raíces

nc = no corresponde; ds = distal, px = proximal. ⁽¹⁾ esta modificación incluye un leve cambio en la coloración y en la consistencia del hueso, producto de haber estado sujeto a la acción del agua de mar cuando estaba en la superficie o luego del sepultamiento.

* *Aptenodytes sp.*

Propiedades tafonómicas y modificaciones culturales. — Como hicimos en el caso de los sitios arqueológicos del P. N. Perito Moreno, para analizar las modificaciones de los dos sitios de Cabo Blanco trataremos a los restos de forma unificada. Esto se justifica en función de la escasa cantidad de especímenes de CB 2. Por otro lado, la cercanía de ambos sitios y las similitudes en lo que respecta a sustrato y a la acción de posibles procesos geomorfológicos y tafonómicos permite este tratamiento conjunto.

En la Tabla 15.15. se presentan las propiedades tafonómicas y las modificaciones culturales registradas en ambos sitios. Las modificaciones relevadas incluyen variables tratadas al analizar los restos actuales (articulación, meteorización, fracturas y modificaciones por carnívoros), así como otras incluídas en el análisis de los sitios del P. N. Perito Moreno (modificaciones por roedores, quemado, modificaciones culturales). Además, se incorporan dos modificaciones no registradas ni en los estudios actualísticos ni en el análisis de los sitios cordilleranos: las marcas de raíces y las modificaciones producidas por el agua. Con este último nombre se alude a un conjunto de alteraciones relacionadas con la acción del agua de mar. Estas modificaciones incluyen un leve cambio en la coloración y en la consistencia del hueso, así como un leve redondeamiento de las aristas y bordes del mismo⁹.

⁹ Aunque durante los estudios actualísticos no se registraron estas modificaciones dentro de las transectas, pudieron observarse especímenes que presentaban estas características en sectores expuestos a la acción del agua de mar, como orillas o líneas de resaca.

Como reportamos al analizar los restos modernos de *aves exclusivamente nadadoras*, los mismos presentaban altos porcentajes de huesos desarticulados en los conjuntos de superficie. En los Capítulos correspondientes planteamos que, en la mayoría de los casos observados, la desarticulación se produce antes de la incorporación a los sedimentos o de la destrucción total de los restos. Es decir que lo relevado en el conjunto arqueofaunístico no se aparta de lo observado en los conjuntos modernos derivados de la depositación natural.

Tabla 15.15. - Propiedades tafonómicas y modificaciones culturales de los huesos de Spheniscidae de los sitios arqueológicos de Cabo Blanco (Santa Cruz).

Variables		Aves exclusivamente nadadoras
Articulación	Articulados	-
	Desarticulados	100%
Meteorización	No meteorizados	92%
	Estadio 1	6%
	Estadio 2	2%
	No determinado	-
Fracturas	Huesos fracturados	62%
	Huesos no fracturados	38%
Modificaciones por carnívoros	Presencia	1%
	Ausencia	99%
Marcas de roedores	Presencia	0,5%
	Ausencia	99,5%
Marcas de raíces	Presencia	24%
	Ausencia	76%
Modificaciones por agua	Presencia	18%
	Ausencia	8%
Quemado	Presencia	0,5%
	Ausencia	99,5%
Modificaciones culturales	Presencia	2%
	Ausencia	97%

La segunda variable considerada es la meteorización. En los restos de Cabo Blanco, el perfil de meteorización está constituido casi exclusivamente por huesos no meteorizados, mientras que los pocos afectados por este proceso se distribuyen entre los estadios 1 y 2. Es interesante comparar este perfil con los determinados para los restos de *aves exclusivamente nadadoras* en la R. P. Cabo Vírgenes y Punta Medanosa. En la Tabla 15.16. puede verse que, aunque la tendencia general es similar en los tres perfiles, hay diferencias que separan al conjunto arqueológico de los modernos. Ya establecimos que más del 90% de los huesos de Cabo Blanco no presenta evidencia de meteorización y que sólo unos pocos alcanzaban el estadio 2. En los conjuntos actuales, en cambio, los porcentajes de huesos no meteorizados y los que se encontraban en estadio 1 son similares, mientras que el estadio más alto es el 3. Es decir que, aunque en los tres perfiles predominan los huesos no meteorizados y levemente meteorizados, las diferencias entre los huesos arqueológicos y los modernos en relación a esta variable permiten

sostener la existencia de historias tafonómicas diferentes.

Tabla 15.16. - Comparación entre los perfiles de meteorización de *aves exclusivamente nadadoras* de los sitios arqueológicos de Cabo Blanco y los conjuntos actuales de la R. P. Cabo Virgenes y de Punta Medanosa.

Meteorización	Sitios Cabo Blanco	R. P. Cabo Virgenes	Punta Medanosa
No meteorizados	92%	58%	39,2%
Estadio 1	6%	40%	46,2%
Estadio 2	2%	1%	13%
Estadio 3	-	0,3%	1,6%
No determinado	-	0,7%	-

Los perfiles indican que el grado de exposición a los agentes atmosféricos es diferente en ambos casos -el arqueológico y los modernos¹⁰-. Dado el marcado predominio de huesos no meteorizados, consideramos que los huesos de Cabo Blanco estuvieron expuestos un tiempo muy corto antes de ser cubiertos por sedimentos. Como planteamos al discutir los conjuntos actuales, los huesos que observamos en Cabo Virgenes y Punta Medanosa tienen poco tiempo de depositados, por lo que presentan este perfil sesgado hacia los estadios más bajos de meteorización. Sin embargo, el hecho de que un porcentaje alto (más del 40%) presente evidencia de meteorización indica que, de no mediar la rápida cobertura por sedimentos, la destrucción por este proceso podría avanzar hasta eliminar los restos de la superficie. Estas afirmaciones derivadas de las observaciones actuales refuerzan la interpretación del perfil de meteorización registrado en Cabo Blanco, ya que, dada la forma en que opera este proceso sobre los huesos de aves, si no se hubiese producido el rápido sepultamiento de los restos, los mismos no formarían parte de los depósitos arqueológicos.

Con respecto a las fracturas -la tercera variable de la Tabla 15.15.-, en las muestras actuales relevadas en Cabo Blanco por Moreno y Martinelli (1999) sólo el 1% de los huesos presenta esta modificación. En nuestras observaciones actuales, los porcentajes de fracturas en los restos de *aves exclusivamente nadadoras* representaban entre el 22% y el 27%. Como puede verse en la Tabla 15.15., los restos de los sitios arqueológicos de Cabo Blanco presentan un porcentaje mayor de fracturas, el 62% de los especímenes.

En este caso, las fracturas no pueden relacionarse con la meteorización, debido a que el perfil, que ya hemos discutido, muestra un altísimo porcentaje de huesos no afectados por este proceso. Es posible que el pisoteo tenga un papel en la fracturación de los restos, aunque es difícil afirmarlo debido a que sólo se registró un espécimen con marcas claramente asignables a este

¹⁰ Las diferencias en el perfil de meteorización de *aves exclusivamente nadadoras* de ambas localidades han sido discutidas en los Capítulos 11 y 12.

proceso. Las modificaciones atribuibles a carnívoros también son muy escasas y las fracturas no están asociadas a ningún indicador que permita relacionarlas con la acción de estos actores tafonómicos.

Hay dos modificaciones -las marcas de raíces y las modificaciones debidas a la acción del agua- que están presentes en porcentajes relativamente mayores y que podrían ser producto de procesos tafonómicos que a su vez causarían el alto grado de fracturación registrado. Las marcas producidas por raíces están presentes en el 24% de los especímenes y su presencia [...] *indicates the bone existed in a plant-supporting sedimentary environment for at least part of its taphonomic history* (Lyman 1994a:376). Como planteáramos al inicio de esta Tesis, nuestros objetivos no contemplaron evaluar los procesos que operan sobre los restos avifaunísticos luego de la cobertura por sedimentos. Debido a ello, no contamos con herramientas que permitan estimar si la acción de las raíces puede derivar en la fractura de los huesos, especialmente si son pequeños como los que estamos analizando. En los experimentos planteados por Nicholson (1996, 1998) se menciona la presencia de raíces y de marcas producidas en los huesos en función de las mismas, pero no se las relaciona con las fracturas o destrucción de los restos de aves.

Un punto importante para evaluar si existe relación entre la acción de raíces y la fracturación es que muchos de los especímenes de Cabo Blanco que presentan fracturas no tienen marcas de raíces. Por lo tanto, consideramos que esta modificación sólo indica que los huesos estuvieron sepultados en un ambiente en el que en algún momento se desarrollaron plantas. Es posible, incluso, que la presencia de huesos y otros restos orgánicos relacionados con los sitios arqueológicos promueva la formación de suelos¹¹. Lo importante aquí es que no es posible relacionar la acción de las raíces o de la vegetación en general, con la cantidad de fracturas detectadas en los restos de los sitios arqueológicos de Cabo Blanco.

Las modificaciones por la acción del agua tampoco presentan una relación clara con los huesos fracturados. De hecho, el porcentaje de casos que presenta estas modificaciones (18%) es claramente inferior al de los huesos fracturados. Es posible pensar que la acción de las olas pudo provocar la fractura de algunos especímenes, pero no parece probable que el total de los especímenes afectados sea producto de la acción del agua.

¹¹ Al efectuar los trabajos de campo en Punta Medanosas, con E. Moreno observamos un patrón recurrente de asociación entre sitios arqueológicos con abundantes restos orgánicos (especialmente moluscos) y mayor cantidad de vegetación. Este patrón es llamativo debido a que en el norte de Santa Cruz predominan las estepas del tipo de los criales, en los que la vegetación es rala y dispersa. A su vez, estos sitios de mayor vegetación son muy utilizados por los pingüinos para nidificar, por lo que una gran cantidad de excrementos se depositan en estos sectores, abonando los suelos y reforzando todo el ciclo. Este tipo de sistemas que dependen de las aves nidificantes ha sido observado en la Antártida (Tatur 2002; Tatur *et al.* 1997).

Otro aspecto que es necesario considerar es el posible rol humano en las fracturas. En la Tabla 15.15. es posible observar que las modificaciones culturales claras son muy pocas, sólo un 2% - que implica 3 especímenes del sitio CB 1-. En todos los casos se trató de huellas de corte y no se detectó ningún indicador que permitiese establecer que las fracturas tuvieron origen humano.

En síntesis, no es posible establecer cuál es el proceso responsable del alto porcentaje de fracturas presente en los restos de Spheniscidae de los sitios de Cabo Blanco. Es muy probable que sean el resultado de la acción reiterada de varios procesos tafonómicos, cuyos efectos acumulados a lo largo del tiempo implicado en los depósitos determinan un patrón que no es posible observar en los conjuntos modernos.

Consideramos que las otras modificaciones presentes no tienen gran importancia en la conformación de este conjunto óseo. Tanto las asignables a carnívoros como las producidas por roedores son muy escasas y su presencia sólo fue detectada en unos pocos especímenes. La escasez de daños producidos por carnívoros también fue registrada en los estudios actualísticos efectuados en la zona costera. De hecho, en Punta Medanosa no se observaron modificaciones asignables a estos actores tafonómicos (ver Tabla 11.12. en el Capítulo 11) y en la R. P. Cabo Vírgenes sólo estuvieron presentes en el 0,6% de los huesos de *aves exclusivamente nadadoras* (Tabla 10.8. en el Capítulo 10). Este bajo porcentaje es similar al relevado en los restos de los conjuntos óseos de Cabo Blanco y se adecua a lo esperado para los conjuntos óseos de aves en esta unidad ambiental.

Las modificaciones por roedores se restringen a un único caso en el sitio CB 1. A pesar de que los investigadores que excavaron el sitio CB 2 detectaron la presencia de cuevas de roedores durante la excavación, en este sitio no se registraron marcas de este origen. Por lo tanto, teniendo en cuenta el escaso porcentaje de modificaciones, no consideramos que los roedores tengan un papel importante en la destrucción de elementos óseos.

Por último, ni las modificaciones de origen claramente humano ni otro indicador ambiguo al respecto -un espécimen quemado- afectan a una cantidad importante de especímenes, por lo que no constituyen un factor que permita establecer el grado en que las actividades humanas influyeron modificando el conjunto de huesos de Spheniscidae de estos dos sitios. En realidad, y tal como discutiremos más adelante, no constituyen evidencia que permita afirmar que características del conjunto como la representación de partes esqueléticas, la cantidad de individuos o los géneros representados sean consecuencia únicamente de la caza, procesamiento y consumo de estas aves por los cazadores patagónicos.

Un último aspecto que resta analizar en el conjunto óseo de Cabo Blanco es la representación de partes esqueléticas de Spheniscidae. En la Tabla 15.17. se presentan los elementos de cada

unidad anatómica, por lo cual la presentación se hace sobre la base del MNE. En la Tabla 15.18. se presentan los porcentajes por unidades anatómicas.

Tabla 15.17. - Representación de partes esqueléticas de *aves exclusivamente nadadoras* en los sitios arqueológicos de Cabo Blanco. Se presenta el MNE por elemento.

Partes esqueléticas	Elemento	A.E.N.
Extremidades anteriores	húmero	13
	radio	8
	ulna	6
	carpometacarpo	4
	falanges anteriores	2
Cintura escapular	escápula	2
	coracoides	13
	fúrcula	1
Extremidades posteriores	fémur	18
	tibiatarso	11
	fibula	5
	rótula	-
	tarsometatarso	5
	falanges posteriores	2
Esqueleto axial	cráneo	-
	mandíbula	1
	v. cervicales	8
	v. torácicas	15
	v. lumbares	14
	v. caudales	6
	costillas	8
	esternón	4
Cintura pélvica	pelvis	2
	sinsacro	3

A.E.N. = aves exclusivamente nadadoras.

Tabla 15.18. - Porcentajes de representación de unidades anatómicas de *aves exclusivamente nadadoras* en los sitios arqueológicos de Cabo Blanco.

Unidades anatómicas	A.E.N.
Ext. Anteriores	22%
Cintura Escapular	11%
Ext. Posteriores	27%
Esqueleto Axial	37%
Cintura Pélvica	3%

A.E.N. = aves exclusivamente nadadoras.

Como vimos anteriormente, este patrón fue uno de los indicadores utilizados por los investigadores que excavaron y analizaron los sitios para determinar el origen antrópico de los restos de cormoranes. En la Tabla 15.19. pueden verse las diferencias entre el patrón de representación de partes esqueléticas de *aves voladoras* (entre las que se incluyen los cormoranes) detectado a través de los estudios actualísticos que efectuamos en la costa de Santa Cruz y el de los cormoranes en los sitios arqueológicos. Estas diferencias refuerzan lo sostenido por Moreno y colaboradores, que compararon el patrón de representación de los restos de

cormoranes de CB 1 con los establecidos a partir de otros estudios actualísticos (Moreno y Martinelli 1998; Muñoz y Savanti 1998).

Con respecto al patrón de representación de partes esqueléticas de Sphenisciformes en los sitios arqueológicos, este presenta similitudes y diferencias con los patrones observados en los estudios actualísticos. Tal como registramos en los conjuntos modernos de huesos de estas aves, en los sitios arqueológicos hubo una alta representación de elementos correspondientes a ambas extremidades. Incluso el leve predominio de las extremidades posteriores registrado en los restos arqueológicos fue observado en los conjuntos modernos. Sin embargo, tal como puede apreciarse en la Tabla 15.19., también existen diferencias importantes entre ambos patrones de representación.

Tabla 15.19. - Comparación entre los perfiles de representación de partes esqueléticas de los sitios arqueológicos de Cabo Blanco y de los conjuntos actuales.

Unidades Anatómicas	A.V.		A.E.N.	
	Arqueológico ⁽¹⁾	Actual	Arqueológico	Actual
Ext. Anteriores	13%	46%	22%	32,2%
Cintura Escapular	15%	14%	11%	17%
Ext. Posteriores	32%	21%	27%	35%
Esqueleto Axial	33%	17%	37%	9,3%
Cintura Pélvica	7%	2%	3%	6,5%

A.V. = aves voladoras; A.E.N. = aves exclusivamente nadadoras. ⁽¹⁾ modificado de Moreno *et al.* 1998.

Las diferencias entre el patrón "arqueológico" y el actual son varias. En primer lugar, en los restos de Cabo Blanco hay una mayor importancia del esqueleto axial, que presenta un porcentaje bajo en los conjuntos modernos. En segundo lugar, los porcentajes de representación correspondientes a las extremidades son más altos en los conjuntos actuales, a la vez que en los mismos la cintura escapular tiene una mayor representación. Por último, la cintura pélvica está más representada en los conjuntos actuales.

Como sucede con los restos de cormoranes, los elementos más detectados en el conjunto de Spheniscidae son los correspondientes al esqueleto axial, cuya alta representación obedece fundamentalmente a la presencia de vértebras (*ver* Tabla 15.15.). Es muy posible que la alta representación de vértebras se deba a que son elementos pequeños, que pueden ser rápidamente cubiertos por los sedimentos. Debido a esto, no son visibles en los conjuntos de superficie y pueden preservarse en los depósitos arqueológicos. En función de la representación marcadamente menor de otros elementos "centrales" -en el sentido mencionado por Moreno *et al.* (1998)- no creemos que en este caso corresponda interpretar este perfil como producto de la selección humana de aquellas partes con mayor valor económico. De hecho, los elementos correspondientes a las extremidades anteriores están muy bien representados, aún cuando no

presentan carne asociada que pudiese ser aprovechada.

En síntesis, el conjunto óseo de Spheniscidae de los sitios arqueológicos de Cabo Blanco puede ser tanto el resultado de la actividad humana como de la acumulación de restos debido a la dinámica geomorfológica particular que existe en la localidad. Las modificaciones presentes permitieron establecer que este conjunto fue cubierto por sedimentos poco tiempo después de la depositación y está poco afectado por la acción de carnívoros y roedores. Sin embargo, las evidencias culturales también son pocas y no permiten garantizar que la totalidad del depósito sea el resultado del uso humano de estas aves.

Discusión

Uno de los objetivos fijados para esta discusión fue determinar el/los agentes de depositación de los restos de aves en los sitios arqueológicos, para poder estimar el rol de las aves en la subsistencia humana. Dadas las particularidades que presenta el tema de los Spheniscidae, este objetivo resulta difícil de cumplir en el caso de los restos de pingüinos de Cabo Blanco.

Como vimos, en varias localidades de la costa de Santa Cruz se ha mostrado que la contaminación de registros arqueológicos por la incorporación de carcasas y huesos de pingüinos actuales es un proceso de gran importancia. Específicamente en Cabo Blanco, las observaciones de Moreno y Martinelli (1999) permitieron establecer que la acumulación natural de restos de estas aves es un proceso activo en la localidad. Por otro lado, en el Capítulo 14 presentamos el estado de la discusión con respecto a las variaciones en la distribución reproductiva de estas aves en Patagonia continental. A partir de la información recabada, vimos que es posible que las colonias de la costa atlántica continental constituyan un fenómeno reciente. Tal como especificamos al tratar estos dos temas, la conclusión al respecto es que la participación humana en la depositación y modificación de huesos de Spheniscidae debe, por lo tanto, garantizarse a través de varias líneas de evidencia, entre las cuales debe incluirse el fechado directo de los huesos del taxón. En el caso de los sitios de Cabo Blanco no se cuenta con esta evidencia y, además, los patrones y modificaciones detectados en los restos no brindan información que permita atribuir claramente la acumulación de todo el conjunto a la acción humana. En realidad, la única evidencia en este sentido se restringe a tres huellas de corte -es decir, en el 2% de los especímenes-. Además, estas huellas se detectaron en sólo uno de los sitios (CB 1), mientras que no fueron observadas en el otro.

Con el fin de buscar líneas alternativas para evaluar y entender este conjunto arqueofaunístico, decidimos comparar el porcentaje de huellas de corte establecido para estos sitios con las modificaciones culturales registradas en otros conjuntos avifaunísticos. Nuestro objetivo con esta comparación fue establecer si el porcentaje de huellas de corte de los restos de

Cabo Blanco se diferenciaba claramente de lo observado en otros sitios arqueológicos o si se encontraba dentro de los parámetros registrados en ellos. Esta comparación, entonces, sería una vía más para evaluar si los humanos fueron los principales y únicos acumuladores de los huesos de Spheniscidae o si existieron otros factores que deben considerarse para entender la depositación y modificaciones de estos restos.

Para llevar a cabo la comparación recurrimos a la información publicada al respecto sobre otros sitios arqueológicos de la región en los que también están representados los Spheniscidae. Desafortunadamente, la mayor parte de los investigadores reportan la existencia de huellas u otras modificaciones culturales, pero no consignan los valores totales o los porcentajes en que las mismas están presentes en los conjuntos óseos. En los pocos casos en que lo hacen, se toma a los huesos de aves como una totalidad y no se discrimina la cantidad o los porcentajes de huellas que corresponden a los huesos de cada taxón, por lo que no puede conocerse la cantidad de especímenes de Spheniscidae afectados por modificaciones humanas. Este es el caso de todos los sitios analizados por C. Lefèvre (1989a, 1989b, 1992, 1993, 1993-1994, 1997a, 1997b) y por P. Rasmussen y colaboradores (1994).

Por suerte, se ha publicado esta información para los conjuntos avifaunísticos analizados por F. Savanti (1994) en Península Mitre (Tierra del Fuego) y por Lanata y colaboradores (1992) en Isla de los Estados. A pesar de que constituyen casos fuera del ámbito continental, consideramos que podían brindar parámetros que permitiesen evaluar el conjunto óseo de Cabo Blanco. Por lo tanto, en la Tabla 15.20. se presentan los porcentajes de huellas de corte registrados en el conjunto de Spheniscidae de los sitios relevados por estos investigadores, así como los obtenidos para el taxón en los sitios de Cabo Blanco.

Tabla 15.20. - Porcentajes de huellas de corte en huesos de Spheniscidae de sitios arqueológicos del sur de Patagonia. Modificado de Lanata *et al.* 1992 y Savanti 1994.

Sitio	NISP	% HC
Bahía Crossley 1	7147	0,05
MLA 3	190	28
MLS 7	6	1
CTS	25	8
Aleph 1	16	2
Aleph 2	25	2
Aleph 3	71	11
CM 1	160	3
RDA	7	1
RD 7	93	4
<i>Cabo Blanco 1 y 2</i>	<i>162</i>	<i>2</i>

% HC = porcentaje de huellas de corte en el conjunto de Spheniscidae.

Contrariamente a lo esperado, la comparación permitió establecer que el porcentaje de huellas

de corte del conjunto de Spheniscidae de los sitios de Cabo Blanco se adecua a los presentes en los otros sitios arqueológicos. Incluso un sitio como Bahía Crossley 1, caracterizado inicialmente por Caviglia (1987) como un sitio de matanza de pingüinos, presenta un porcentaje bajísimo de especímenes con huellas de corte. Otros de los sitios (MLS 7, Aleph 1, Aleph 2, CM 1, RDA y RD 7) presentan valores similares a los de Cabo Blanco. Sólo MLA 3 y Aleph 3 se apartan de este patrón de bajos porcentajes de huellas de corte, ya que presentan valores de 28% y 11% respectivamente.

En función de lo que conocemos acerca de los problemas que pueden presentar las acumulaciones de Spheniscidae en la costa patagónica, no es posible interpretar este resultado de forma definitiva. Los bajos porcentajes de huellas de corte, incluso, permitirían cuestionar el origen humano de gran parte de los conjuntos arqueológicos de la Tabla, cuyo análisis arqueofaunístico fue efectuado previamente al desarrollo de los estudios actualísticos. Por lo tanto, consideramos que para arribar a una conclusión convincente es necesario que se exploren otras líneas de evidencia. En el caso de los sitios analizados por los otros investigadores, sería necesario profundizar el análisis tafonómico, estimando aspectos como la relación con colonias de nidificación y otros factores que hemos discutido en el caso de los sitios de Cabo Blanco. Por ejemplo, en Península Mitre, los sitios MLS 7 y CM 1 se encuentran más alejados de la costa que otros de los sitios de la localidad, por lo que su potencial para contaminarse a partir de registros modernos es menor (L. Borrero, comunicación personal 2003).

Para un mejor análisis de todos estos sitios, incluidos CB 1 y CB 2, además sería necesario que se desarrollen otros instrumentos interpretativos destinados específicamente a entender el aprovechamiento de aves. Por ejemplo, una de las preguntas que deberíamos poder contestar para resolver este problema es ¿cuántas huellas de corte -o porcentaje de las mismas- son necesarias para considerar que los restos de aves que integran un depósito arqueológico fueron depositados y modificados por los humanos?. Es posible que no se necesiten demasiados cortes con artefactos para trozarlas. Si esto fuera así, la evidencia en los huesos sería mínima y se podría explicar este patrón de escasas huellas presente en varios de los sitios con restos de Spheniscidae. La ausencia de huellas no implica necesariamente que no hubo trozamiento (Muñoz 2000b). Pero esto debe controlarse a partir de experiencias concretas, destinadas a modelar las regularidades que pueden resultar del faenamiento de estas aves. Claramente, hace falta iniciar estudios que permitan estimar el grado en que se modifican los huesos de aves luego de las distintas fases del procesamiento. Esta discusión ha sido entablada con respecto a otros vertebrados (Binford 1981; Lyman 1994a; para síntesis al respecto) y debería efectuarse en relación a las aves.

Por otro lado, aunque al presentar la discusión general acerca de los patrones de representación de partes esqueléticas esqueléticas de aves en varios Capítulos anteriores,

planteamos que no consideramos que sean buenos indicadores del agente de depositación, es un tema que necesita explorarse en el marco de la anatomía económica de las aves. Por el momento sólo comprendemos de manera amplia (*ver* Savanti 1994) cuáles son las partes de mayor valor cárnico, pero no conocemos la distribución de la grasa en el cuerpo de las distintas aves patagónicas¹², ni cuáles son los huesos que presentan médula (*ver* Higgins 1999). Y aunque se han explorado las cualidades de los huesos de aves para la construcción de artefactos (Scheinsohn 1998), no sabemos cuál es el valor de los cueros de las distintas especies para la confección de indumentaria u otros implementos¹³. Aunque está claro que, en general, las partes esqueléticas que se encuentran en los depósitos arqueológicos no responden únicamente a la selección humana, sino que pueden ser el resultado de la acción conjunta de varios procesos tafonómicos, la anatomía económica de las aves puede ser una herramienta más para analizar los patrones presentes en los sitios y para modelar la forma en que los cazadores humanos pudieron procesar las carcasas.

Volviendo a los restos de Spheniscidae de Cabo Blanco, consideramos que, por el momento, no es apropiado establecer si fueron totalmente depositados por los humanos o no. Para dar una respuesta definitiva a la interpretación de éste y otros conjuntos de la costa patagónica será necesario avanzar no sólo en los temas que señalamos anteriormente, sino también en las investigaciones tafonómicas, paleoambientales y paleoecológicas al respecto. Un punto fundamental es establecer la cronología de los huesos de Spheniscidae de cada depósito y compararlos con los fechados disponibles sobre otro tipo de elementos. Además, otro aspecto cronológico que es necesario profundizar se relaciona con la presencia de colonias de nidificación de pingüinos y con las variaciones en la distribución de estas y otras aves patagónicas a lo largo del Holoceno, tal como planteamos en los Capítulos 13 y 14.

Consideramos que las aves marinas y costeras constituyen presas que pueden tener gran importancia en la subsistencia humana. Como planteáramos en los Capítulos iniciales, son un recurso económicamente rentable, debido a que la mayoría nidifica en colonias que involucran grandes agregaciones de individuos (Furnes y Monaghan 1987). Sin embargo, tal como puntualiza Muñoz (2000a) la subsistencia humana en este sector del continente puede incluir varias opciones y, aunque las aves pudieron ser presas disponibles, no necesariamente fueron incluidas en la dieta o sus huesos fueron utilizados para la confección de artefactos. Entonces, un

¹² Se han efectuado estudios al respecto para Rheidae (Sales *et al.* 1998), en el marco de su evaluación como animales agrícolas.

¹³ Un ejemplo etnográficamente conocido es el uso del cuero de ñandú para la confección de tabaqueras. En las colecciones de algunos museos existen quillangos provenientes de Patagonia, efectuados con cueros de estas aves (Luis Borrero, comunicación personal 2003). Otro ejemplo es el relato de marinos durante el viaje de Oliver Noort (siglo XVI), que en el estrecho de Magallanes encuentran aborígenes que utilizan cueros de pingüinos como parte de su indumentaria (Purchas 1905).

programa para entender su papel en la subsistencia de las poblaciones humanas del sur de Patagonia debería, en primer lugar, establecer cuáles fueron las aves presentes en la porción continental durante el Holoceno, para luego evaluar en qué medida las mismas constituyeron una presa de los cazadores. Dadas las características de la dinámica tafonómica que involucra a los restos de aves en la costa patagónica, para alcanzar este objetivo será necesario también explorar múltiples líneas de evidencia que permitan un control más estricto de la historia tafonómica de sus huesos en los depósitos arqueológicos.

CONCLUSIONES

A partir de la discusión de los conjuntos avifaunísticos de todos estos sitios arqueológicos, esperamos haber mostrado la necesidad de unir un análisis tafonómico exhaustivo a la interpretación zooarqueológica. En otras oportunidades (Cruz 1999c, 2000a, 2001b) hemos planteado que el aporte de la tafonomía no se restringe a lo meramente metodológico, sino que brinda el contexto para una correcta interpretación de cada depósito. Aunque los límites lógicos de la tafonomía están definidos por todos aquellos aspectos que hacen a la preservación de los restos fósiles (Behrensmeyer *et al.* 2000), la solución de algunos problemas tafonómicos requiere del conocimiento de los ambientes y contextos del pasado. Por lo tanto, tal como planteamos en el Capítulo 2, el análisis tafonómico no debe abordarse independientemente del paleoambiental y paleoecológico.

Entender la dinámica tafonómica de los restos de aves en los depósitos arqueológicos es vital para comenzar a discutir el papel de estos vertebrados en la subsistencia de los cazadores-recolectores patagónicos. Como vimos al analizar los conjuntos del P. N. Perito Moreno y de Cabo Blanco, no todos los restos presentes en los sitios pueden ser atribuidos a la acción humana. Para establecerlo, es necesario contar con modelos, hipótesis y enunciados tafonómicos específicos para los restos de aves, tema que esperamos haber mostrado tanto a través de la presentación de los estudios actualísticos como a partir del análisis de los sitios arqueológicos en este Capítulo. Un aspecto que nos parece necesario enfatizar es que *los modelos y enunciados tafonómicos relacionados con los restos de un grupo de organismos no siempre pueden brindar un marco correcto para la interpretación de los de otro grupo*. Como han planteado varios autores, aún bajo las mismas condiciones, los restos orgánicos de diferentes taxa no se comportarán de la misma manera y sus respectivas historias tafonómicas, por lo tanto, deben evaluarse a partir de consideraciones relevantes para cada uno de ellos. Por lo tanto, *los restos de aves deben interpretarse a la luz de principios, modelos y enunciados tafonómicos específicos* (Bickart 1984; Cruz y Savanti 1999; Davis y Briggs 1998; Higgins 1999; Trappani 1998; entre otros).

También nos parece importante que se formulen modelos e hipótesis acerca de la relación entre los cazadores humanos y las aves. Estos modelos deberán especificar los correlatos en el registro óseo, de forma tal que los mismos puedan ser comparados con los resultados de las observaciones tafonómicas de huesos modernos. Un ejemplo importante lo constituyen los patrones de representación de partes esqueléticas, que han sido monitoreados en los conjuntos derivados de procesos naturales en Patagonia y que pueden coincidir o no con los detectados en los sitios arqueológicos, tal como esperamos haber mostrado con el análisis de los sitios del P. N. Perito Moreno y de Cabo Blanco.

Como en el caso de las investigaciones tafonómicas, para analizar la predación humana de las aves en Patagonia es de vital importancia tener en cuenta las particularidades que ofrecen las comunidades en los diferentes ambientes. Si se consideran estas diferencias, se tendrá una visión más realista de los costos y beneficios que pueden estar implicados en la utilización de las aves en sectores particulares de la región. Además, dado que la presencia y abundancia de aves se relaciona con variables ambientales específicas, establecer la disponibilidad que caracteriza cada sector de la región debería ser un paso importante para modelar su explotación en el marco de todos los recursos existentes. Conjugar disponibilidad y propiedades tafonómicas para un ambiente dado permitirá establecer más acabadamente las características que pueden presentar los restos derivados de la actividad humana.

Otro punto importante es tener en cuenta que no todas las aves presentan las mismas dificultades para su captura. La movilidad de las aves voladoras influye el grado en que su captura es impredecible en comparación con otros grupos menos móviles (Morales Muñoz 1993). El caso patagónico más claro es el de los pingüinos nidificantes, que pueden ser presas fáciles de atrapar y con un alto rinde económico. Otras aves no voladoras de la región, como los ñandúes, presentan mayor dificultad debido a su facilidad para la carrera. Como vimos, estas apreciaciones respecto de los dos grupos de aves no se conciben con el registro arqueológico de su predación y, paradójicamente, pareciera que los ñandúes tuvieron mayor importancia en la subsistencia de los cazadores holocénicos que los pingüinos.

Por otro lado, diversos aspectos de la biología y ecología de las aves patagónicas fueron de gran importancia para comprender la tafonomía de sus huesos y consideramos que también lo serán para abordar las interacciones que pudieron haber existido con los humanos. Por ejemplo, la presión de la caza sobre las poblaciones de aves puede determinar su persistencia como presas y existirán variaciones al respecto en función del potencial de reproducción, las tasas de maduración y la capacidad para resistir las perturbaciones que presente cada grupo de organismos (*ver Stiner et al. 2000, para un ejemplo al respecto*). En este sentido, no basta con establecer la diversidad taxonómica presente en un ambiente dado, que puede ser constante a lo

largo del período de ocupación humana en una región o localidad. *The habits and physical properties of prey animals must affect humans' access to them. Small animals are broadly equivalent with respect to protein content and package size, but they differ tremendously with respect to handling costs, the number of individuals that can feasibly be harvested at once, and the long-term price of heavy exploitation* (Stiner et al. 2000:42). La profundización de estos aspectos en relación con las aves patagónicas es esencial para las explicaciones relacionadas con la selección de una u otra especie como presa de los humanos, las variaciones en este aspecto a través del tiempo, e incluso la forma en que la predación afectó la distribución y abundancia de las aves.

Consideraciones Finales y Perspectivas

Cuando decidimos abordar el tema de la interacción entre los cazadores humanos y las aves patagónicas como sus posibles presas, sabíamos que era necesario conocer primero la dinámica tafonómica relacionada con los registros óseos de aves. Las investigaciones que presentamos a lo largo de esta Tesis, por lo tanto, son el resultado de la certeza que este conocimiento es un aspecto clave no sólo para interpretar los depósitos, sino también para entender los contextos en los que los mismos se produjeron y como un instrumento más entre los varios necesarios para generar expectativas acerca de los registros óseos derivados de la actividad humana.

Como plantea Binford (1981), el registro arqueológico es el parámetro a partir del cual determinamos la relevancia de nuestras explicaciones acerca del pasado humano. Debido a ello, gran parte de la tarea de los arqueólogos consiste en establecer la historia de formación de los depósitos. Una vez conocida esta historia -o al menos, la parte de ella accesible a nosotros- entonces se puede proceder a evaluar la forma en que el registro en cuestión permite avalar o descartar nuestras hipótesis acerca de la conducta humana.

A lo largo de la historia de la arqueología como disciplina científica se ha planteado reiteradamente la necesidad de generar instrumentos interpretativos que permitan abordar el estudio del pasado humano a través del registro fósil. Como manifestamos anteriormente, una de las vías para conocer la forma en que los restos orgánicos se reciclan o conservan son las observaciones actuales. Las explicaciones tafonómicas dependen en gran medida de este tipo de estudios para comprender la relación entre procesos geocológicos y su expresión en los restos orgánicos, por lo que los mismos han tenido un importante desarrollo a lo largo de las últimas décadas.

Es por eso que, al iniciar las investigaciones, sabíamos que contábamos con un importante *background* de enunciados, modelos e hipótesis acerca de la formación del registro de vertebrados, todos ellos basados en rigurosos experimentos o en detalladas observaciones naturalísticas (*sensu* Marean 1995). Pero también teníamos presente que gran parte de este conocimiento había sido generado bajo condiciones ambientales y ecológicas diferentes a las imperantes en Patagonia y que, en líneas generales, estaba referido a los huesos de mamíferos. Como resultado, para interpretar los registros óseos de aves en la región, iba a ser necesario establecer el alcance y los límites de este *background*, así como generar nuevos estudios destinados específicamente para tal fin.

Afortunadamente, en el sur de Patagonia también se han desarrollado exhaustivas investigaciones tafonómicas desde la década de los '80. Aunque las mismas estuvieron fundamentalmente dedicadas a comprender el comportamiento tafonómico de los restos de guanacos, también se contaba con observaciones específicas sobre huesos de aves. Como establecimos en varios Capítulos de esta Tesis, estas investigaciones efectuadas dentro y fuera del país fueron la base teórica y metodológica a partir de la cual nos planteamos y desarrollamos nuestras investigaciones. Pero, dadas las carencias que estas investigaciones presentaban en relación al tema de interés, al mismo tiempo pusimos un fuerte énfasis en establecer las condiciones particulares bajo las cuales se formaba este tipo de registro óseo.

Estas condiciones son las que surgen de las características anatómicas y conductuales específicas de los organismos de interés -las aves-, así como de la configuración y dinámica de los ambientes implicados. En función de estas particularidades, definimos las unidades de muestreo y las categorías para relevar los restos, adecuamos la metodología de campo y reunimos varios cuerpos de información específica sobre las aves y los ambientes patagónicos, que constituyeron el marco apropiado para la discusión e interpretación tafonómica.

Otro aspecto que nos parece necesario mencionar acerca de la forma en que llevamos a cabo los estudios es que, si bien nuestro interés en el tema surgió a partir de preguntas relacionadas con un registro particular (los sitios arqueológicos del P. N. Perito Moreno), las investigaciones que desarrollamos tuvieron una escala que excedió el marco a partir del cual las mismas se generaron. El caso específico fue la base para circunscribir un problema más amplio: establecer cuáles son los procesos que promueven la destrucción o conservación de los restos de aves en la región, así como la forma en que los mismos posibilitan nuestro conocimiento acerca de las relaciones entre los cazadores humanos y sus presas.

A partir de este interés, lo que buscamos fue iniciar estudios que, a la vez que permitiesen interpretar adecuadamente los depósitos arqueológicos que incluyeran restos del taxón, encuadrasen nuestras investigaciones dentro de los estudios más amplios de la tafonomía de vertebrados que se vienen desarrollando en el mundo. En otras palabras, nuestro objetivo no fue explicar directamente un caso específico, porque la escala de las investigaciones no es la adecuada para responder *todas* las preguntas y factores involucrados en la formación del mismo. Nuestro interés, en cambio, fue iniciar los fundamentos de la tafonomía de aves en el sur de Patagonia continental, esperando que en el futuro se amplien y detallen las investigaciones para que pueda constituirse un *corpus* de conocimiento tafonómico similar al que ya existe para los restos de ungulados.

Consideramos que el desarrollo autónomo de la tafonomía es de gran importancia para que la disciplina pueda ser un instrumento apto para la interpretación arqueológica, paleoantropológica

y paleobiológica. En este sentido, los estudios efectuados *ad hoc* para resolver los problemas particulares que presentan depósitos específicos son aportes importantes, pero no pueden dar cuenta de las situaciones variables en que operan los mecanismos y procesos en cuestión, ni explicar los diversos resultados que pueden derivar de los diferentes contextos o situaciones posibles. Tampoco permiten generar expectativas acerca de las propiedades que tendrán los registros óseos que se forman bajo condiciones diferentes. Inversamente, los casos cobran sentido en el marco teórico de la disciplina y dan cuenta de la adecuación de esa teoría para explicar la evidencia empírica. El entendimiento amplio de la forma en que operan los mecanismos que promueven la destrucción y/o preservación de restos orgánicos, por lo tanto, es la base que permite generar los modelos e hipótesis que constituyen el *corpus* teórico a partir del cual se pueden interpretar los casos específicos.

Además del aspecto instrumental de la interpretación zooarqueológica, otra razón importante para el desarrollo de la tafonomía en Patagonia es que los estudios en la región dan cuenta de condiciones geocológicas diferentes a las consideradas por los modelos y principios que actualmente constituyen la base de la disciplina, y que fueron formulados a partir de observaciones en otros lugares del mundo. Consideramos que cuanto mayor sea la cantidad de ecosistemas y ambientes en los que se evalúen los modelos tafonómicos, mayor podrá ser su grado de generalidad, debido a que habrán sido puestos a prueba bajo gran variedad de condiciones. Al mismo tiempo, las observaciones en diferentes regiones del mundo permitirán desarrollar modelos más específicos, debido a que los ya existentes podrán ser ajustados para dar cuenta de situaciones particulares.

En este último Capítulo, por lo tanto, nos detendremos para recapitular brevemente lo conseguido hasta ahora y para enumerar aquellas áreas de investigación que consideramos constituyen los próximos pasos en la tafonomía, zooarqueología y todos aquellos temas que involucren un mayor conocimiento del registro óseo de las aves, su interacción con las poblaciones humanas y su historia en el el sur del continente.

LO QUE APRENDIMOS

El objetivo central de esta etapa de nuestras investigaciones tafonómicas fue generar instrumentos interpretativos que conformasen el marco tafonómico apropiado para el análisis de los restos avifaunísticos contenidos en registros arqueológicos. Dado el amplio desconocimiento acerca del tema en Patagonia continental, optamos por un abordaje amplio, que permitiese dar cuenta de las variaciones en los actores y procesos actuantes, así como en sus respectivas expresiones en los registros óseos. Por lo tanto, comenzamos por identificar los distintos niveles en los que se expresan estas variaciones sobre los restos de aves de la región. Para ello, en primer

lugar distinguimos dos aspectos importantes: la variabilidad existente en el esqueleto de las aves y la determinada por las características ambientales y de las comunidades de aves.

Con respecto a la anatomía de las aves, establecimos que existen variaciones tafonómicas en función de la morfología esquelética de las categorías *taxon-free* de aves que definimos: *aves voladoras*, *aves exclusivamente corredoras* y *aves exclusivamente nadadoras* (Capítulos 2 y 4). A través de los estudios actualísticos, verificamos que tanto la biomecánica de la locomoción (que constituye la base sobre la que construimos las categorías) como el hecho de que en general las aves son microvertebrados, son aspectos fundamentales para comprender la forma en que sus huesos son afectados por los procesos tafonómicos. Acorde con esto, observamos que los registros óseos de mamíferos y aves difieren en varias propiedades y registramos que, aún en el marco de tendencias similares, los restos de cada categoría *taxon-free* de aves también exhiben particularidades (Capítulos 3, 8, 9, 10, 11 y 12). Como resultado del interés en estimar el alcance de la variación derivada de la anatomía de las aves, pusimos especial énfasis en establecer las diferencias en la representación de partes esqueléticas de las tres categorías. Esta variable es sumamente sensible al respecto y, además, constituye un instrumento interpretativo privilegiado por los zooarqueólogos. Para apoyar los resultados de las observaciones, iniciamos los estudios densitométricos para huesos de aves patagónicas, obteniendo -en conjunto con Dolores Elkin- los valores de densidad mineral para *Pterocnemia pennata* (Capítulo 4).

Otro aspecto que investigamos fueron las diferencias que existen entre las comunidades de aves de distintas unidades ambientales del sur de Patagonia y la forma en que estas diferencias definen variables claves para comprender la depositación y modificación de los restos de aves (Capítulos 5 y 6). Entre estas variables se cuentan la diversidad de especies, la biomasa, la distribución geográfica, los hábitos de nidificación, el uso de hábitat y la tasa de mortalidad de distintas aves de la región. A medida que establecíamos la importancia de estas variables en relación a los registros óseos, también tomamos conciencia de su valor para modelar la predación por los humanos. Es decir que consideramos que la información reunida no sólo es un aporte para la tafonomía de aves de la región, sino que es un instrumento imprescindible para las explicaciones arqueológicas relacionadas con el tema (Capítulos 14 y 15).

La conformación de las comunidades de aves está estrechamente relacionada con las características ambientales que se expresan en varias escalas espaciales, por lo que las variaciones en el registro óseo que derivan de ellas lo hacen de forma concordante. De acuerdo con lo establecido por Behrensmeyer y colaboradores (2000), distinguimos dos aspectos que definen las propiedades del registro óseo: la depositación de restos y la forma y grado en que los mismos son modificados antes de ser cubiertos por sedimentos. Por lo tanto, al analizar el registro óseo, puntualizamos las diferencias que existen en diferentes escalas respecto de estos

dos aspectos.

Entre las propiedades del registro óseo que testimonian estas variaciones, se destacan la distribución espacial, la densidad de huesos, la representación taxonómica¹ y la de cada categoría *taxon-free* de aves. Estas propiedades fueron analizadas en relación a cada una de las localidades en las que se efectuaron los muestreos, distinguiendo entre los factores que rigen la depositación de restos y aquellos que determinan el tipo y grado de las modificaciones que presentaban. Analizamos las diferencias entre unidades ambientales -costa marina, estepa y ecotono con el bosque-, entre localidades y entre los tipos de hábitat definidos -terrestres, acuáticos y costeros- (Capítulos 8, 9, 10, 11 y 12).

El análisis y discusión de estas propiedades del registro óseo de aves se efectuó en un marco comparativo, que integraba observaciones sobre restos de mamíferos. La comparación entre las propiedades de los registros óseos de mamíferos y aves en un mismo contexto ambiental es un instrumento útil para el análisis de depósitos arqueológicos, en los que son comunes los restos de diversos animales. Esta comparación permite relacionar la forma en que los procesos operan sobre los restos de organismos ya estudiados tafonómicamente (los mamíferos) con los de las aves, y estimar así los diferentes efectos sobre los restos de ambos en un mismo contexto. Por otro lado, esto permite incluir los estudios que realizamos en el marco de la tafonomía comparativa, que es un aporte clave para la interpretación paleoambiental (Behrensmeyer *et al.* 2000). Uno de los resultados de esta comparación fue comenzar a discutir el respectivo “potencial de preservación” de los restos de mamíferos y aves en la región (Capítulo 12).

A lo largo de toda la discusión, pusimos especial cuidado en integrar los resultados de otros investigadores, para un mejor entendimiento de los procesos y actores tafonómicos que se analizaban (Capítulos 3, 6, 8, 9, 10, 11 y 12). De esta manera, se buscó que nuestras investigaciones participaran en las discusiones más amplias de la tafonomía patagónica, al tiempo que también ocupaban un lugar en la tafonomía de aves y de vertebrados en general. Aquí presentamos tres ejemplos en los que puede apreciarse la forma en que integramos nuestras investigaciones en el marco de temas y discusiones más generales. En primer lugar, comparamos las densidades de huesos obtenidas con las de varias localidades africanas, estableciendo los factores que constituyen la clave para entender las diferencias registradas (Capítulo 12). Además, se pudo estimar el alcance del principio que relaciona el tamaño corporal pequeño con una menor probabilidad de preservación (Behrensmeyer y Dechant-Boaz 1980; Blumenschine 1987; entre otros). En función de las observaciones en las localidades de la costa marina, establecimos que en

¹ Como expresamos en el Capítulo 7, la representación taxonómica fue evaluada considerando, en primer lugar, la presencia de restos de mamíferos y aves. En segundo lugar, se registraron las categorías *taxon-free* presentes.

contextos ecológicos como el presente en el sur de Patagonia -predadores pequeños, baja competencia, gran abundancia estacional de aves nidificantes- los huesos de las aves marinas tienen gran probabilidad de estar representados en el registro óseo a pesar de su tamaño (Capítulos 10, 11 y 12). Por último, comparamos las modificaciones que producen los carnívoros patagónicos en los restos de aves con las estipuladas por otros investigadores para los restos de ungulados -principalmente guanacos- en la región (Capítulos 3, 6, 8, 9, 10, 11 y 12).

Con respecto a la acción de actores y procesos tafonómicos específicos, se estableció la forma en que diferentes procesos tafonómicos inciden en la formación del registro óseo, especialmente la meteorización y la acción de carnívoros (Capítulos 3, 5 y 6). Se puso especial interés en ambos debido a que, a partir de las investigaciones efectuadas en diversas localidades de África, se determinó que son los dos factores más importantes en la destrucción de restos de microvertebrados en la superficie terrestre. Nuestras investigaciones permitieron establecer que también son los procesos principales en la destrucción de huesos de aves en el sur de Patagonia, aunque existen diferencias en la tasa e importancia de ambos en distintos puntos de la región. El relevamiento y el análisis de estos procesos se efectuó en un marco comparativo, evaluando, en primer lugar, la forma en que cada uno afectaba a los restos de aves y de mamíferos. Luego, se compararon sus efectos sobre los restos de cada una de las categorías *taxon-free* de aves. Finalmente, se integraron nuestras observaciones con los resultados de las efectuadas por otros investigadores en diferentes lugares del mundo (Capítulos 8, 9, 10, 11 y 12).

A lo largo de varios Capítulos, además, reiteramos cuáles son aquellos aspectos que consideramos deben estar involucrados en la futura aplicación de los resultados de este y otros estudios actualísticos (Capítulos 2, 13, 14 y 15). Parte de la discusión, por lo tanto, estuvo dedicada a definir las variables contextuales que deben tenerse en cuenta para establecer la relevancia de los estudios actualísticos para analizar un depósito específico. En este marco, se discutieron ejemplos de variaciones ambientales y en la comunidad de vertebrados durante el Holoceno, teniendo en cuenta la forma en que pudieron influir en la conformación del registro óseo (Capítulos 13 y 14). Además, se efectuó una primera aplicación de los resultados al análisis de sitios arqueológicos (Capítulo 15), poniendo especial cuidado en señalar las consideraciones tafonómicas derivadas de los estudios actualísticos que constituyeron la base de la discusión y la forma en que pueden ser utilizadas para interpretar adecuadamente depósitos de diferentes edades.

Los estudios tafonómicos que hemos presentado cubren un espectro amplio de procesos y condiciones contextuales. Aunque consideramos que constituyen una base adecuada para comenzar a evaluar los depósitos que contengan restos de aves, todavía resta mucho trabajo por hacer. Un primer paso apropiado sería que, en el futuro, nuestros resultados sean contrastados en

dos niveles. En primer lugar, con información actual generada en otros contextos ambientales, lo cual es un requisito básico de todo modelo actualístico (Gifford 1981). Afortunadamente, algunos de los proyectos arqueológicos que se han iniciado recientemente en Patagonia han incorporado activamente la implementación de observaciones tafonómicas de restos de vertebrados como un aspecto básico de la investigación zooarqueológica (Fernández 1999; Savanti 2002). Estos proyectos preveen el relevamiento de diversas propiedades tafonómicas del registro óseo de algunas aves -específicamente, de ñandú petiso- y ya están comenzando a conocerse los primeros resultados. Estos y otros aportes permitirán la evaluación de nuestros resultados en ambientes y hábitats no monitoreados en el trabajo que desarrollamos hasta el momento.

En segundo lugar, nuestros resultados deben ser evaluados como instrumentos para la interpretación de registros fósiles (arqueológicos y paleontológicos). La contratación del modelo a partir de evidencia fósil permitirá estimar el grado en que las observaciones actuales son adecuadas para interpretar estos registros y establecer cuáles son los temas a profundizar o aquellos que será necesario investigar en el futuro. Como planteamos en el Capítulo anterior, la aplicación de nuestros resultados será la base a partir de la cual formular nuevas preguntas y plantear nuevas formas de responderlas.

LINEAMIENTOS PARA FUTURAS INVESTIGACIONES

Consideramos que son varias las líneas de investigación sobre tafonomía de los restos de aves que quedan abiertas y que deberán desarrollarse para completar los resultados que presentamos aquí. Por otro lado, si el objetivo principal es entender los conjuntos avifaunísticos de los sitios arqueológicos, también debería avanzarse en la formulación de modelos e hipótesis que permitan entender la forma en que los humanos predaron sobre las aves en este sector del continente sudamericano. Además, sería importante conocer la forma en que los cambios ambientales del Holoceno -tanto aquellos relacionados con las variaciones climáticas, como los resultantes de la presencia humana u otra perturbación- influyeron sobre las aves. Entonces, en los próximos años habría que poner especial énfasis en los siguientes aspectos:

a) *Ampliar los contextos ambientales relevados.* En nuestras investigaciones abarcamos una amplia variedad de los hábitats utilizados por las aves del sur de Patagonia continental. Sin embargo, nos parece importante que en el futuro se amplíen las investigaciones, cubriendo otros que no hemos contemplado en las localidades muestreadas. Un ejemplo al respecto lo constituyen las grandes cuencas endorréicas de la región central del sur del continente. Aunque efectuamos relevamientos en cuerpos de agua de diferentes magnitudes, estas cuencas endorréicas están relacionadas con un ambiente particular que sería necesario investigar. Mencionamos que en una de ellas, el lago Cardiel en Santa Cruz, se han iniciado investigaciones tafonómicas que incluyen

observaciones sobre restos de ñandú petiso (Savanti 2002). Si las investigaciones en esta y otras cuencas similares se expandieran para incluir los restos de todas las aves, se tendría una evaluación de la dinámica tafonómica que involucra a sus restos en estos hábitats.

b) *Profundizar las investigaciones acerca de la relación entre morfología esquelética y resistencia a los procesos tafonómicos.* Aunque las categorías *taxon-free* son un instrumento útil para efectuar estudios como los que hemos presentado y para comprender registros fósiles de aves, nos parece necesario señalar que en el futuro deberá establecerse si existen diferencias tafonómicas importantes entre diferentes integrantes de las *aves voladoras*². Como señalamos en el Capítulo 2, esta categoría abarca especies que cubren un amplio rango de tamaños corporales y de variación anatómica, dentro del marco general del esqueleto básico de las aves. La anatomía de muchas de las aves incluidas en esta categoría está también influenciada por aspectos independientes de la locomoción, e incluso por modos de locomoción alternativos (natación, buceo). Debido a que estos aspectos han sido invocados para explicar posibles diferencias en la densidad ósea de los huesos de diferentes aves (Bovy 2002, Higgins 1999, Livingston 1989), sería importante efectuar observaciones que permitan discernir si efectivamente tienen importancia desde el punto de vista tafonómico.

c) *Profundizar los estudios densitométricos sobre huesos de aves patagónicas.* En el Capítulo 4 mostramos las investigaciones ya efectuadas al respecto: la obtención de los valores de densidad mineral para *Pterocnemia pennata* (Cruz y Elkin 2003) y los de densidad estructural para algunos elementos de aves voladoras (Higgins 1999). Para poder evaluar de forma más eficiente la importancia de estas propiedades en la conformación de los conjuntos óseos, será necesario avanzar en la obtención de valores densitométricos para diversas aves. Aunque sería deseable que puedan incluirse mediciones que abarquen un rango amplio de especies y tamaños corporales, un primer paso importante para entender la variabilidad posible sería obtener valores de densidad mineral para aves de las diferentes categorías *taxon-free* que hemos definido para los estudios tafonómicos.

d) *Monitorear la formación del registro óseo en colonias de nidificación de otras aves marinas.* Los Sphenisciformes son aves que presentan una anatomía particular y cuya carencia de vuelo condiciona parte de la dinámica tafonómica en las áreas de nidificación relevadas, por lo que no todos los resultados obtenidos en sus áreas de nidificación pueden extenderse a las de aves voladoras. Como un caso que puede tener gran relevancia para la arqueología patagónica, sería interesante efectuar observaciones en colonias de alguna de las especies de cormoranes patagónicos.

² Esta sugerencia nos fue hecha por la Dra. Mónica Salemme.

e) *Profundizar el conocimiento de algunos procesos tafonómicos a través de observaciones controladas.* Si bien las observaciones que hemos efectuado permitieron obtener un panorama amplio de la forma en que operan los procesos tafonómicos, para lograr una comprensión más acabada será necesario efectuar observaciones controladas. El caso más claro al respecto es el de la meteorización, ya que el comportamiento de los huesos de aves frente a este proceso es diferente al de otros vertebrados ya estudiados. En función de la rápida destrucción de los restos de aves debido a la acción de los carnívoros y otros procesos, sería necesario que se implementasen metodologías específicas que permitan un control más estricto de la relación entre la acción de los agentes atmosféricos y su efecto sobre los huesos de aves.

f) *Plantear observaciones en escalas espaciales más acotadas.* Esto permitirá conocer la dinámica de procesos tafonómicos no contemplados en nuestras investigaciones. Un ejemplo al respecto es la acción de roedores sobre los huesos de aves, tal como hemos explicitado al efectuar el análisis de los conjuntos arqueofaunísticos en el Capítulo 15. Sería deseable que estas observaciones de carácter microambiental se implementasen en el marco de problemas tafonómicos relacionados con depósitos arqueológicos específicos. De esta manera, a la vez que se producen estudios que complementen los que hemos efectuado en escala espacial más amplia, se suman nuevos casos que ampliarán nuestro conocimiento de los factores que inciden sobre las características de los conjuntos modernos y fósiles de restos de aves en un mismo contexto ambiental.

g) *Evaluar el papel de las aves patagónicas como acumuladoras y modificadoras de huesos.* Esta necesidad fue subrayada por Borrero (1988a) varios años atrás y no se ha avanzado al respecto. Aves como el cóndor de California pueden generar acumulaciones de huesos en sus nidos, en los que se han registrado restos de mamíferos y aves (Collins *et al.* 2000). Este y otros estudios, efectuados en relación a aves de diferentes regiones, constituyen un *background* importante, a partir del cual se ha mostrado que la variabilidad en las acumulaciones producidas por las rapaces es grande (Bochenski *et al.* 1998, 1999; Schmitt 1995; Stewart *et al.* 1999; entre otros). Debido a que los hábitos relacionados con la predación, el consumo de las presas y las modificaciones producidas a los restos pueden variar entre especies, el tema debe discutirse en el ámbito patagónico.

h) *Iniciar estudios sobre el papel de los procesos diagenéticos en la preservación de los huesos de aves.* Las experiencias efectuadas al respecto por Nicholson (1996, 1998) constituyen una base a partir de la cual definir las variables a tener en cuenta. Consideramos que los estudios que se implementen en Patagonia también deberían tener el marco comparativo que fuera desarrollado por esta investigadora. Uno de los temas importantes sería evaluar la forma en que las diferentes partes esqueléticas resisten estos procesos. De esta manera, se completarían los

estudios relacionados con la representación de elementos y podría contarse con una herramienta importante para analizar los conjuntos avifaunísticos.

i) *Abordar la información derivada de los estudios actualísticos desde una perspectiva estadística*³. Los resultados obtenidos a partir de nuestras investigaciones constituyen un conjunto de hipótesis a contrastar, tanto por nuevos estudios actualísticos como a través del análisis de registros fósiles. Superadas las primeras instancias de la investigación, una evaluación estadística permitiría definir más ajustadamente el tamaño y tipo de muestras que serían necesarios para poner a prueba los enunciados que hemos formulado y para abordar nuevos temas. Esta evaluación debería adecuarse a las constricciones que impone la dinámica ecológica al respecto. La misma determina en gran medida la composición y el tamaño de los conjuntos óseos a partir de los cuales se construyen los enunciados derivados de las observaciones, y estas dos variables -composición y tamaño- tienen un significado ecológico preciso cuya importancia tafonómica ya hemos discutido. Por ejemplo, al comparar los conjuntos de las categorías *taxon-free* de aves en el Capítulo 12, establecimos que el tamaño de cada uno de ellos se relaciona con la abundancia de las aves que integran cada categoría y sus respectivas tasas de mortalidad. La cantidad de huesos que compone cada una de las muestras, por lo tanto, es el correlato de variables ecológicamente significativas. Este y otros aspectos que influyen sobre las propiedades de los conjuntos óseos deberán ser tenidos en cuenta en cualquier diseño de muestreo.

Debido a que consideramos que el desarrollo de la tafonomía de aves tiene gran importancia para el avance de la arqueología patagónica, varios de los temas enumerados constituyen parte de las investigaciones que pensamos desarrollar en los próximos años. Esperamos, también, que sean tenidos en cuenta por otros investigadores cuyos intereses requieran de conocimientos tafonómicos y que, a través de preguntas y temáticas diferentes a las formuladas por nosotros, amplíen el marco de la tafonomía de aves en la región.

Como puntualizamos al iniciar este acápite, en los años venideros también deberían desarrollarse otros estudios relacionados con las aves patagónicas. Simultáneamente con las investigaciones tafonómicas, los mismos aportarán claves acerca de la conformación de las comunidades de aves de Patagonia desde fines del Pleistoceno, la forma en que interactuaron con las poblaciones humanas y el registro óseo resultante. Aquí mencionaremos varios temas a tratar en el futuro, algunos de los cuales, afortunadamente, ya han comenzado a desarrollarse.

En el Capítulo 15 expusimos la necesidad de avanzar en los estudios de anatomía económica de diversas aves de la región. Consideramos que, para este tema, puede ser de utilidad la consideración de las categorías *taxon-free* que hemos establecido para los estudios tafonómicos.

³ Esto nos fue sugerido por el Dr. Gustavo Barrientos.

A partir de estas categorías podría tenerse un panorama amplio acerca de cómo la anatomía puede determinar el modo y características del procesamiento. En segunda instancia, sería interesante que se evaluase el papel de la variable tamaño corporal, que ya ha probado ser de suma importancia en las pautas de trozamiento, descarte y transporte de carcasas de mamíferos. En el mismo Capítulo, establecimos también la necesidad de contar con observaciones controladas acerca de las trazas que producen las distintas etapas del procesamiento y consumo sobre los restos de aves. Ambos temas -anatomía económica y huellas derivadas del procesamiento- están incluidos en nuestra agenda de los próximos años.

A lo largo de esta Tesis, establecimos reiteradamente la necesidad de complementar diferentes líneas de investigación para interpretar los depósitos arqueológicos. Por lo tanto, nos parece oportuno que se profundicen aquellos estudios que permitan evaluar la dieta humana de forma independiente de los restos de fauna de los sitios. En este sentido, una de las vías más productivas es el análisis de los isótopos estables de los vegetales y animales potencialmente consumibles por las poblaciones humanas, lo que constituye un requisito fundamental para interpretar adecuadamente los valores obtenidos en los restos humanos (Barberena 2002). En este caso, ya han comenzado los estudios al respecto, incluyendo la determinación de valores para algunas aves patagónicas.

Existen otras investigaciones que será necesario desarrollar para poder contar con mejores instrumentos interpretativos del registro fósil de aves en Patagonia. Las mismas se relacionan con aspectos paleoecológicos que involucran a las aves en la región durante los últimos miles de años. En Capítulos anteriores ya mencionamos algunos de estos puntos. Uno de los temas más importantes es establecer, preferentemente por vías independientes de los registros arqueológicos, la presencia de las distintas especies de aves durante el Holoceno y la existencia de posibles variaciones en sus distribuciones. Esto debería ser abordado tanto desde el registro fósil como por vías alternativas, un ejemplo de las cuales es el análisis de ADN efectuado por Siegel-Causey (1997) en las poblaciones actuales de cormoranes.

En Capítulos anteriores también mencionamos que nos parece de suma importancia profundizar el conocimiento acerca de las acumulaciones generadas por carnívoros desde fines del Pleistoceno y durante distintos momentos de Holoceno. El análisis de estos depósitos fósiles será una vía para estimar las posibles variaciones del papel de las aves en la dieta de los carnívoros (extintos y modernos) durante esos lapsos. A través de estos estudios, será posible establecer las características generales que tienen estos tipos de acumulaciones, lo que permitirá efectuar predicciones relacionadas con los registros arqueológicos de esas edades. También sería necesario que se estimasen el tipo de modificaciones que estos carnívoros podían infligir a los restos de diferentes presas, así como el grado en que estas modificaciones pueden afectar la

representación en el registro óseo de cada una de ellas.

En síntesis, estas y otras líneas de investigación destinadas a profundizar nuestro entendimiento de los ecosistemas pasados serán vías para interpretar de manera más ajustada los registros arqueológicos y para generar preguntas cada vez más específicas acerca de la forma en que humanos y aves pudieron haber interactuado en Patagonia durante los últimos miles de años.

PALABRAS FINALES

Como disciplina científica, la tafonomía ha recorrido un largo camino desde la formulación inicial de Efremov hasta nuestros días y actualmente es difícil pensar en investigaciones arqueológicas, paleontológicas o paleoantropológicas en las que no haya necesidad de recurrir a la interpretación tafonómica para una correcta evaluación de los depósitos.

En la Argentina, las investigaciones tafonómicas han tenido un desarrollo muy importante, especialmente a partir de los años '80 (Mondini 2001, Mondini y Muñoz 1996). Pero aunque hay una gran diversidad de temas, enfoques y disciplinas involucradas en los estudios llevados a cabo en el país, todavía son pocas las investigaciones arqueológicas que incluyen activamente a la disciplina entre sus objetivos de trabajo (Borella y Cruz 2000; Mondini y Muñoz 1996).

Blumenschine (1998) señaló que, en general, los zooarqueólogos no han aplicado los modelos y principios tafonómicos a la interpretación de los registros óseos de depósitos arqueológicos. Aunque el desarrollo de la tafonomía en nuestro país es uno de los más importantes de Sudamérica (Mondini 2001), lo mismo puede decirse de la zooarqueología en la Argentina. Por otro lado, muchos investigadores interpretan sus registros a partir de modelos formulados en otras regiones, aunque, como se ha señalado oportunamente (por ejemplo, Borrero 2001c; Mondini 2001), los principios y modelos tafonómicos generados bajo otras condiciones ecológicas y ambientales no siempre son útiles para entender las propiedades de los registros óseos del sur de Sudamérica.

Los objetivos generales de la tafonomía son compatibles con muchos aspectos de la investigación zooarqueológica. Es por eso que gran parte de los modelos desarrollados en el marco del ámbito general de la disciplina son aplicables a este tipo particular de depósitos que son los arqueológicos. Por otro lado, los registros arqueológicos brindan la oportunidad de incorporar casos que aportan a los objetivos comunes, redundando en el beneficio de ambas disciplinas.

Como señaló Binford hace ya muchos años, conocer la dinámica de las poblaciones humanas del pasado es imposible sin comprender el registro arqueológico. La tafonomía, como parte de las investigaciones arqueológicas, brinda la posibilidad de interpretar adecuadamente una porción del mismo -el registro arqueofaunístico- al tiempo que permite abordar aspectos de los contextos en

los cuales se generaron los depósitos. Dada la madurez de la disciplina y el desarrollo que la misma ha alcanzado en el país, esperamos que en los próximos años la tafonomía pueda incorporarse definitivamente en las investigaciones arqueológicas.

Apéndice

Propiedades tafonómicas de los huesos de mamíferos en el P. N. Perito Moreno.

Tabla A.1. - Articulación de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en el P.N. Perito Moreno.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Articulados	Desarticulados	Articulados	Desarticulados
LB1	410	617	3	7
LB2	122	337	-	3
LB3	-	3	-	-
LR	-	1	-	-
LADG	11	11	-	-
LM	-	42	-	1
LTM	-	9	-	-
PDG	-	-	-	-
VV	-	20	-	-
CV1	-	41	-	2
CV2	7	26	-	6
PEO	-	11	-	-
ALM	-	46	-	12
TADG	102	76	13	22
Total	652	1240	16	53

Tabla A.2. - Tipo de concentración de los restos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en el P.N. Perito Moreno.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Aislados	Concentración	Aislados	Concentración
LB1	133	894	1	9
LB2	190	269	2	1
LB3	3	-	-	-
LR	1	-	-	-
LADG	22	-	-	-
LM	34	8	1	-
LTM	9	-	-	-
PDG	-	-	-	-
VV	20	-	-	-
CV1	36	5	2	-
CV2	19	14	6	-
PEO	11	-	-	-
ALM	14	32	12	-
TADG	-	178	-	35
Total	492	1400	24	45

Apéndice

Tabla A.3. - Meteorización de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en el P.N. Perito Moreno.

Transecta	Mamíferos grandes							Mamíferos pequeños					
	0	1	2	3	4	5	indet	0	1	2	3	4	indet
LB1	279	287	230	176	33	-	22	-	-	-	-	-	10
LB2	121	131	53	106	23	4	21	2	-	-	-	-	1
LB3	-	2	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
LR	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LADG	17	3	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LM	1	6	17	12	2	-	4	-	-	-	-	-	1
LTM	-	2	6	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PDG	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
VV	4	3	4	7	2	-	-	-	-	-	-	-	-
CV1	-	4	11	16	9	1	-	1	-	-	-	-	1
CV2	-	2	4	22	4	1	-	6	-	-	-	-	-
PEO	-	1	3	4	1	1	1	-	-	-	-	-	-
ALM	1	18	21	4	1	-	1	1	3	3	-	5	-
TADG	136	40	2	-	-	-	-	26	4	-	-	-	5
Total	559	499	354	348	75	7	50	36	7	3	-	5	18

Tabla A.4. - Fracturas en huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en el P.N. Perito Moreno.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Fracturados	No fracturados	Fracturados	No fracturados
LB1	275	752	2	8
LB2	209	250	2	1
LB3	-	3	-	-
LR	-	1	-	-
LADG	14	8	-	-
LM	30	12	1	-
LTM	4	5	-	-
PDG	-	-	-	-
VV	15	5	-	-
CV1	24	17	1	1
CV2	17	16	0	6
PEO	9	2	-	-
ALM	27	19	0	12
TADG	35	143	4	31
Total	659	1233	10	59

Apéndice

Tabla A.5. - Modificaciones por carnívoros de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en el P.N. Perito Moreno.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Presencia	Ausencia	Presencia	Ausencia
LB1	119	908	-	10
LB2	6	453	-	3
LB3	-	3	-	-
LR	-	1	-	-
LADG	-	22	-	-
LM	-	42	-	1
LTM	1	8	-	-
PDG	-	-	-	-
VV	-	20	-	-
CV1	1	40	-	2
CV2	-	33	-	6
PEO	-	11	-	-
ALM	-	46	-	12
TADG	23	155	-	35
Total	150	1742	0	69

Tabla A.6. - Presencia de líquenes y/o musgos en huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en el P.N. Perito Moreno.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Presencia	Ausencia	Presencia	Ausencia
LB1	55	972	-	10
LB2	-	459	-	3
LB3	-	3	-	-
LR	-	1	-	-
LADG	-	22	-	-
LM	1	41	-	1
LTM	-	9	-	-
PDG	-	-	-	-
VV	-	20	-	-
CV1	10	31	-	2
CV2	6	27	-	6
PEO	-	11	-	-
ALM	2	44	3	9
TADG	1	177	-	35
Total	75	1817	3	66

Tabla A.7. - Cantidad de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) enterrados por transecta en el P.N. Perito Moreno.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Enterrados	No enterrados	Enterrados	No enterrados
LB1	29	998	-	10
LB2	65	397	-	3
LB3	-	3	-	-
LR	-	1	-	-
LADG	6	16	-	-
LM	10	32	-	1
LTM	4	5	-	-
PDG	-	-	-	-
VV	1	19	-	-
CV1	3	38	-	2
CV2	7	26	-	6
PEO	4	7	-	-
ALM	2	44	-	12
TADG	15	163	-	35
Total	146	1746	-	69

Propiedades tafonómicas de los huesos de mamíferos en el río Gallegos.

Tabla A.8. - Articulación de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en el río Gallegos.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Articulados	Desarticulados	Articulados	Desarticulados
TT1	-	1	-	-
TTa1	-	10	-	-
TT2a	-	-	-	-
TT2b	-	2	-	-
TT2c	-	2	-	-
TT4a	-	-	-	-
TT4b	-	4	-	-
TT4-5	-	23	-	-
TPT2	-	6	-	-
TTR	-	-	-	-
TMB1	-	28	-	-
TMB2	-	6	-	-
TMB3	-	9	-	-
TTMB	-	15	-	1
TPL	-	3	-	-
TCL	-	20	-	-
TPMa	-	8	10	4
TPMb	-	15	-	-
Total	-	157	10	5

Tabla A.9. - Tipo de concentración de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en el río Gallegos.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Aislados	Concentración	Aislados	Concentración
TT1	1	-	-	-
TTa1	10	-	-	-
TT2a	-	-	-	-
TT2b	3	6	-	-
TT2c	2	-	-	-
TT4a	-	-	-	-
TT4b	4	-	-	-
TT4-5	23	-	-	-
TPT2	6	-	-	-
TTR	-	-	-	-
TMB1	17	11	-	-
TMB2	6	-	-	-
TMB3	2	7	-	-
TTMB	15	-	1	-
TPL	3	-	-	-
TCL	20	-	-	-
TPMa	8	-	3	11
TPMb	13	-	-	-
Total	134	23	4	11

Apéndice

Tabla A.10. - Meteorización de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en el río Gallegos.

Transecta	Mamíferos grandes							Mamíferos pequeños						
	0	1	2	3	4	5	indet	0	1	2	3	4	indet	
TT1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TTa1	-	-	-	6	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-
TT2a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TT2b	-	1	2	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TT2c	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TT4a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TT4b	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TT4-5	-	-	5	16	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TPT2	-	-	-	4	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TTR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TMB1	-	-	10	14	3	-	2	-	-	-	-	-	-	-
TMB2	-	-	-	5	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TMB3	-	-	5	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TTMB	-	3	6	6	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
TPL	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TCL	1	6	6	4	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-
TPMa	-	1	1	5	-	-	1	14	-	-	-	-	-	-
TPMb	-	-	4	8	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total	2	13	41	79	17	1	4	15	-	-	-	-	-	-

Tabla A.11. - Fracturas de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en el río Gallegos.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Fracturados	No fracturados	Fracturados	No fracturados
TT1	-	1	-	-
TTa1	5	5	-	-
TT2a	-	-	-	-
TT2b	7	2	-	-
TT2c	1	1	-	-
TT4a	-	-	-	-
TT4b	4	-	-	-
TT4-5	16	7	-	-
TPT2	3	3	-	-
TTR	-	-	-	-
TMB1	23	5	-	-
TMB2	5	1	-	-
TMB3	6	3	-	-
TTMB	11	4	1	-
TPL	1	2	-	-
TCL	15	5	-	-
TPMa	6	2	7	7
TPMb	10	3	-	-
Total		113	8	7

Tabla A.12. -Modificaciones por carnívoros en huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en el río Gallegos.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Presencia	Ausencia	Presencia	Ausencia
TT1	-	1	-	-
TTa1	2	8	-	-
TT2a	-	-	-	-
TT2b	-	9	-	-
TT2c	-	2	-	-
TT4a	-	-	-	-
TT4b	-	4	-	-
TT4-5	-	23	-	-
TPT2	-	6	-	-
TTR	-	-	-	-
TMB1	-	28	-	-
TMB2	-	6	-	-
TMB3	-	9	-	-
TTMB	-	15	-	1
TPL	-	3	-	-
TCL	-	20	-	-
TPMa	-	8	-	14
TPMb	1	12	-	-
Total	3	154	-	15

Tabla A.13. - Presencia de líquenes/musgo en huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en el río Gallegos.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Presencia	Ausencia	Presencia	Ausencia
TT1	1	-	-	-
TTa1	1	9	-	-
TT2a	-	-	-	-
TT2b	-	9	-	-
TT2c	-	2	-	-
TT4a	-	-	-	-
TT4b	-	4	-	-
TT4-5	6	17	-	-
TPT2	5	1	-	-
TTR	-	-	-	-
TMB1	17	11	-	-
TMB2	4	2	-	-
TMB3	5	4	-	-
TTMB	7	8	-	1
TPL	-	3	-	-
TCL	1	19	-	-
TPMa	5	3	-	14
TPMb	8	5	-	-
Total	60	97	-	15

Tabla A.14. - Cantidad de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) enterrados en por transecta en el río Gallegos.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Enterrados	No enterrados	Enterrados	No enterrados
TT1	1	1	-	-
TTa1	-	10	-	-
TT2a	-	-	-	-
TT2b	2	7	-	-
TT2c	-	2	-	-
TT4a	-	-	-	-
TT4b	-	4	-	-
TT4-5	9	14	-	-
TPT2	4	2	-	-
TTR	-	-	-	-
TMB1	4	24	-	-
TMB2	-	6	-	-
TMB3	2	7	-	-
TTMB	2	13	-	1
TPL	-	3	-	-
TCL	4	16	-	-
TPMa	5	3	-	14
TPMb	10	3	-	-
Total	43	114	-	15

Propiedades tafonómicas de los huesos de mamíferos en la R. P. Cabo Vírgenes.

Tabla A.15. - Articulación de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en la Reserva Provincial Cabo Vírgenes.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Articulados	Desarticulados	Articulados	Desarticulados
TE	-	12	4	-
TDF1	-	10	-	2
TDF2	-	2	-	-
TW1	7	15	-	-
TW2	-	17	-	-
TI	-	-	-	-
Total	7	56	4	2

Tabla A.16. - Tipo de concentración de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en la Reserva Provincial Cabo Vírgenes.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Aislados	Concentraciones	Aislados	Concentraciones
TE	12	-	4	-
TDF1	4	6	-	2
TDF2	2	-	-	-
TW1	11	11	-	-
TW2	17	-	-	-
TI	-	-	-	-
Total	46	17	4	2

Tabla A.17. - Meteorización de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en la Reserva Provincial Cabo Vírgenes.

Transecta	Mamíferos grandes							Mamíferos pequeños					
	0	1	2	3	4	5	indet	0	1	2	3	4	indet
TE	4	-	1	-	4	-	7	4	-	-	-	-	-
TDF1	1	1	2	3	1	-	2	2	-	-	-	-	-
TDF2	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TW1	3	2	10	6	1	-	-	-	-	-	-	-	-
TW2	-	-	3	2	12	-	-	-	-	-	-	-	-
TI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total	8	3	17	12	14	-	9	6	-	-	-	-	-

Apéndice

Tabla A.18. - Fracturas en huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en la Reserva Provincial Cabo Vírgenes.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Fracturados	No fracturados	Fracturados	No fracturados
TE	9	3	-	4
TDF1	8	2	1	1
TDF2	-	2	-	-
TW1	9	13	-	-
TW2	10	7	-	-
TI	-	-	-	-
Total	36	27	1	5

Tabla A.19. - Modificaciones por carnívoros de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en la Reserva Provincial Cabo Vírgenes.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Presencia	Ausencia	Presencia	Ausencia
TE	-	12	-	4
TDF1	-	10	-	2
TDF2	-	2	-	-
TW1	-	22	-	-
TW2	-	17	-	-
TI	-	-	-	-
Total	-	63	-	6

Tabla A.20. - Presencia de líquenes y/o musgo en huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en la Reserva Provincial Cabo Vírgenes.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Presencia	Ausencia	Presencia	Ausencia
TE	-	12	-	4
TDF1	1	9	-	2
TDF2	-	2	-	-
TW1	3	19	-	-
TW2	11	6	-	-
TI	-	-	-	-
Total	15	48	-	6

Tabla A.21. - Cantidad de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) enterrados por transecta en la Reserva Provincial Cabo Vírgenes.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Enterrados	No enterrados	Enterrados	No enterrados
TE	1	11	-	4
TDF1	-	10	-	2
TDF2	1	1	-	-
TW1	1	21	-	-
TW2	-	17	-	-
TI	-	-	-	-
Total	3	60	-	6

Propiedades tafonómicas de los huesos de mamíferos en Punta Medanosa.

Tabla A.22. - Articulación de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en Punta Medanosa.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Articulados	Desarticulados	Articulados	Desarticulados
TSN1	-	15	2	1
TSN2	-	-	-	-
TSN3	-	33	-	-
TLM	4	36	-	-
TIL	-	11	-	-
MM1	-	30	-	-
MM2	-	5	-	1
TLS	-	38	-	-
TLSe	-	55	-	-
Total	4	223	2	2

Tabla A.23. - Tipo de concentración de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en Punta Medanosa.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Aislados	Concentraciones	Aislados	Concentraciones
TSN1	5	10	3	-
TSN2	-	-	-	-
TSN3	33	-	-	-
TLM	40	-	-	-
TIL	11	-	-	-
MM1	-	30	-	-
MM2	-	5	-	1
TLS	16	22	-	-
TLSe	40	15	-	-
Total	145	82	3	1

Tabla A.24. - Meteorización de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en Punta Medanosa.

Transecta	Mamíferos grandes							Mamíferos pequeños					
	0	1	2	3	4	5	indet	0	1	2	3	4	indet
TSN1	1	1	6	5	1	1	-	1	-	-	-	-	-
TSN2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TSN3	-	8	9	15	1	-	-	-	-	-	-	-	-
TLM	15	9	3	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TIL	2	3	1	2	1	-	2	-	-	-	-	-	-
MM1	4	3	2	16	4	-	1	-	-	-	-	-	-
MM2	-	-	-	5	-	-	-	-	3	-	-	-	-
TLS	14	4	8	10	2	-	-	-	-	-	-	-	-
TLSe	-	8	15	22	8	2	-	-	-	-	-	-	-
Total	36	36	44	88	17	3	3	1	3	-	-	-	-

Tabla A.25. - Fracturas en huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en Punta Medanosa.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Fracturados	No fracturados	Fracturados	No fracturados
TSN1	11	4	-	3
TSN2	-	-	-	-
TSN3	20	13	-	-
TLM	23	17	-	-
TIL	6	5	-	-
MM1	22	8	-	-
MM2	3	2	1	-
TLS	12	26	-	-
TLSe	19	36	-	-
Total	116	111	1	3

Tabla A.26. - Modificaciones por carnívoros de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en Punta Medanosa.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Presencia	Ausencia	Presencia	Ausencia
TSN1	-	15	-	3
TSN2	-	-	-	-
TSN3	-	33	-	-
TLM	-	40	-	-
TIL	-	11	-	-
MM1	-	30	-	-
MM2	-	5	-	1
TLS	-	38	-	-
TLSe	1	54	-	-
Total	1	226	-	4

Tabla A.27. - Presencia de líquenes/musgo en huesos de mamíferos (grandes y pequeños) por transecta en Punta Medanosa.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Presencia	Ausencia	Presencia	Ausencia
TSN1	-	15	-	3
TSN2	-	-	-	-
TSN3	-	33	-	-
TLM	-	40	-	-
TIL	-	11	-	-
MM1	-	30	-	-
MM2	-	5	-	1
TLS	-	38	-	-
TLSe	-	55	-	-
Total	-	227	-	4

Tabla A.28. - Cantidad de huesos de mamíferos (grandes y pequeños) enterrados por transecta en Punta Medanosa.

Transecta	Mamíferos grandes		Mamíferos pequeños	
	Enterrados	No enterrados	Enterrados	No enterrados
TSN1	4	11	-	3
TSN2	-	-	-	-
TSN3	3	30	-	-
TLM	25	15	-	-
TIL	5	6	-	-
MM1	6	24	-	-
MM2	3	2	-	1
TLS	6	32	-	-
TLSe	42	13	-	-
Total	94	133	-	4

Bibliografía

- ACOSTA HOSPITALECHE, C. y C. P. TAMBUSI 2000. *Pterocnemia pennata* (Aves) en el Pleistoceno tardío-Holoceno de Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires (Argentina): su importancia paleoambiental. Resúmenes de la Reunión Anual de Comunicaciones, Asociación Paleontológica Argentina. *Ameghiniana* 37 (Suplemento):68R.
- ALBRIEU, C. y S. FERRARI 1995. Isla Deseada. Un paraíso avifaunístico en la ría de Río Gallegos. *Espacios* 3:33-38.
- ALBRIEU, C. y J. L. NAVARRO 1997a. Abundancia poblacional y producción de guano en las cormoraneras de las islas Leones y Deseada (Santa Cruz, Argentina). *Vida Silvestre Neotropical* 6:72-74.
- ALBRIEU, C. y J. L. NAVARRO 1997b. Localización y tamaño poblacional de cormoraneras en la ría Deseada (Santa Cruz, Argentina). *El Hornero* 14:243-246.
- ALROY, J.; P. L. KOCH y J. C. ZACHOS 2000. Global Climate Change and North American Mammalian Evolution. En: *Deep Time. Paleobiology's Perspective* (Editado por D. H. Erwin y S.L. Wing). Suplemento de *Paleobiology* 26:259-288.
- ANDERSON, A. 1984. The Extinction of Moa in Southern New Zealand. En: *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution*. (Editado por P. J. Martin y R. G. Klein). University of Arizona Press, Tucson, pp.728-740.
- ANDREWS, P. 1990. *Owls, Caves and Fossils. Predation, Preservation, and Accumulation of Small Mammal Bones in Caves, with an Analysis of the Pleistocene Cave Faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK*. The University of Chicago Press, Chicago.
- ANDREWS, P. 1995. Experiments in Taphonomy. *Journal of Archaeological Science* 22:147-153.
- ARRIGHI, A. C. y J. L. NAVARRO 1998. Ecología reproductiva del cormorán imperial (*Phalacrocorax atriceps*), en la isla Deseada (Santa Cruz, Argentina). *El Hornero* 15:64-67.
- ASCHERO, C. A. 1981-1982. Nuevos datos sobre la arqueología del Cerro Casa de Piedra, sitio CCP 5 (Parque Nacional Perito Moreno, Santa Cruz, Argentina). *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* XIV:267-284.
- ASCHERO, C. A. 1996. El área río Belgrano-lago Posadas (Santa Cruz): problemas y estado de problemas. En: *Arqueología. Sólo Patagonia*. (Editado por J. Gómez Otero). CENPAT/CONICET, Puerto Madryn, pp.17-26.
- ASCHERO, C. A.; C. BELLELLI y R. A. GOÑI 1992-93. Avances en las investigaciones

arqueológicas del Parque Nacional Perito Moreno (Provincia de Santa Cruz, Patagonia Argentina). *Cuadernos del Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano* 14:143-170.

ASCHERO, C. A.; C.BELLELLI; M. T. CIVALERO DE BISET; R. A. GOÑI; A. G. GURAIEB y R. L. MOLINARI 1992. Cronología y tecnología en el Parque Nacional Perito Moreno (PNPM): ¿continuidad o reemplazos?. *Arqueología* 2:89-105.

ASCHERO, C. A. y M. T. CIVALERO 1998. La evidencia arqueológica del sitio Cerro Casa de Piedra 7. *Resúmenes de ponencias de las IV Jornadas de Arqueología de la Patagonia*, Río Gallegos, pp 9.

BARBERENA, R. 2002. *Los límites del mar. Isótopos estables en Patagonia meridional*. Colección Tesis de Licenciatura. Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires.

BARGO, M. S. y M. A. REGUERO 1998. Annotated Catalogue of the Fossil Vertebrates from Antarctica Housed in the Museo de La Plata, Argentina. I. Birds and Land Mammals from La Meseta Formation (Eocene-?Early Oligocene). *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 5. Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*:211-221.

BARTRAM, L. E. 1993. Perspectives on Skeletal Part Profiles and Utility Curves from Eastern Kalahari Ethnoarchaeology. En *From Bones to Behavior: Ethnoarchaeological and Experimental Contributions to the Interpretation of Faunal Remains*. J. G. Hudson editora. Center for Archaeological Investigations, Occasional Paper 21. Southern Illinois University at Carbondale, pp. 115-137.

BEGON, M.; J. L. HARPER y C. R. TOWNSEND 1999. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega, Barcelona.

BEHRENSMEYER, A. K. 1978. Taphonomic and Ecological Information from Bone Weathering. *Paleobiology* 4:150-162.

BEHRENSMEYER, A. K. 1987. Taphonomy and Hunting. En: *The Evolution of Human Hunting*. (Editado por M. H. Nitecki y D. V. Nitecki). Plenum Press, New York, pp. 423-450.

BEHRENSMEYER, A. K. 1988. Vertebrate Preservation in Fluvial Channels. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 63:183-199.

BEHRENSMEYER, A. K. 1991. Terrestrial Vertebrate Accumulations. En: *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*. (Editado por P. A. Allison y D. E. G. Briggs). Plenum Press, New York, pp. 291-335.

BEHRENSMEYER, A. K. 1993a. Discussion: Noncultural Processes. En: *From Bones to Behavior. Ethnoarchaeological and Experimental Contributions to the Interpretation of Faunal Remains*. (Editado por J. Hudson). Center for Archaeological Investigations, Southern Illinois University at Carbondale. Occasional Paper N° 21, pp. 342-349.

BEHRENSMEYER, A. K. 1993b. The Bones of Amboseli. The Taphonomic Record of

Ecological Change in Amboseli Park, Kenya. *National Geographic Research & Exploration* 9:402-421.

BEHRENSMEYER, A. K., J. D. DAMUTH, W. A. DI MICHELE, R. POTTS, H. D. SUES y S. L. WING 1992 (Editores). *Terrestrial Ecosystems through Time. Evolutionary Paleoecology of Terrestrial Plants and Animals*. University of Chicago Press, Chicago.

BEHRENSMEYER, A. K. y D. E. DECHANT-BOAZ 1980. The Recent Bones of Amboseli Park, Kenya, in Relation to East African Paleoecology. En: *Fossils in the Making. Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*. (Editado por A.K. Behrensmeyer y A.P. Hill). University of Chicago Press, Chicago, pp. 72-92.

BEHRENSMEYER, A. K. y A. P. HILL 1980 (Editores). *Fossils in the Making. Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*. The University of Chicago Press, Chicago.

BEHRENSMEYER, A. K. y R. W. HOOK 1992. Paleoenvironmental Contexts and Taphonomic Modes. En: *Terrestrial Ecosystems through Time. Evolutionary Paleoecology of Terrestrial Plants and Animals*. (Editado por A. K. Behrensmeyer, J. D. Damuth, W. A. DiMichele, R. Potts, H. D. Sues y S. L. Wing). University of Chicago Press, Chicago, pp. 16-136.

BEHRENSMEYER, A. K. y S. M. KIDWELL 1985. Taphonomy's Contributions to Paleobiology. *Paleobiology* 11:105-119.

BEHRENSMEYER, A. K.; S. M. KIDWELL y R. GASTALDO 2000. Taphonomy and Paleobiology. En: *Deep Time. Paleobiology's Perspective* (Editado por D. H. Erwin y S.L. Wing). Suplemento de *Paleobiology* 26:103-147.

BELARDI, J. B. 1999. Hay choiques en la terraza. Información tafonómica y primeras implicaciones arqueofaunísticas para Patagonia. *Arqueología. Revista de la Sección Prehistoria, Instituto de Ciencias Antropológicas, F.F. y L./U.B.A* 9:163-185.

BELARDI, J. B.; L. A. BORRERO; P. CAMPAN; F. CARBALLO MARINA; N. V. FRANCO; M. F. GARCIA; V. D. HORWITZ; J. L. LANATA; F. M. MARTIN; F. E. MUÑOZ; A. S. MUÑOZ y F. SAVANTI 1992. Intensive Archaeological Survey in the Upper Santa Cruz Basin, Southern Patagonia. *Current Anthropology* 33:451-454.

BELLAIRS, A. D'A. y C. R. JENKIN 1960. The Skeleton of Birds. En: *Biology and Comparative Physiology of Birds*. (Editado por A. J. Marshall). J. Wiley & Sons, New York. Vol 1:241-300.

BELLATI, J. 1984. La depredación como causa de mortalidad perinatal de corderos en el N.O. de la Provincia de Río Negro, República Argentina. *IDIA* N° 429-432:55-62.

BELLATI, J. 2000a. Características de la depredación de huemules por pumas. *Curso de necropsia de huemules*. FVSA, APN, INTA. Bariloche, 26 y 27 de abril.

BELLATI, J. 2000b. Comportamiento y abundancia relativa de rapaces de la Patagonia

Extraandina argentina. *Ornitología Neotropical* 11:207-222.

BENNETT, D. P. y D. A. HUMPHRIES 1978. *Ecología de campo*. Hermann Blume, Madrid.

BERTELLOTTI, M. y P. YORIO 1999. Spatial and Temporal Patterns in the Diet of the Kelp Gull in Patagonia. *The Condor* 101:790-798.

BICKART, K. J. 1984. A Field Experiment in Avian Taphonomy. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4:525-535.

BINFORD, L. R. 1980. Willow smoke and dogs' tails: Hunter-gatherer Settlement Systems and Archaeological Site Formation. *American Antiquity* 45:4-20.

BINFORD, L. R. 1981. *Bones. Ancient Men and Modern Myths*. Academic Press, New York.

BINFORD, L. R. 1983a. The Archaeology of Place. En: *Working at Archaeology*. (Editado por L.R. Binford). Academic Press, New York, pp. 357-377.

BINFORD, L. R. 1983b. Long-term Land-Use Patterning: Some Implications for Archaeology. En: *Working at Archaeology*. (Editado por L.R. Binford). Academic Press, New York, pp. 379-386.

BINFORD, L. 1984. *Faunal Remains from Klasies River Mouth*. Orlando: Academic Press.

BINFORD, L. R. y J. B. BERTRAM 1977. Bone Frequencies - and Attritional Processes. En: *Faunal Remains and the Archaeological Record*. (Editado por L.R. Binford). Studies in Archaeology, Academic Press, New York.

BISHOP, W. W. 1980. Paleogeomorphology and Continental Taphonomy. En: *Fossils in the Making. Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*. (Editado por A.K. Behrensmeyer y A.P. Hill). University of Chicago Press, Chicago, pp.20-39.

BLONDEL, J. y J. D. VIGNE 1993. Space, Time and Man as Determinants of Diversity of Birds and Mammals in the Mediterranean Region. En: *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives*. (Editado por R.E. Ricklefs y D. Schluter). The University of Chicago Press, Chicago, pp. 135-146.

BLUMENSCHINE, R. J. 1986. *Early Hominid Scavenging Opportunities. Implications of Carcass Availability in the Serengeti and Ngorongoro Ecosystems*. BAR International Series 283.

BLUMENSCHINE, R. J. 1987. Characteristics of an Early Hominid Scavenging Niche. *Current Anthropology* 28:383-407.

BLUMENSCHINE, R. J. 1989. A Landscape Taphonomic Model of the Scale of Prehistoric Scavenging Opportunities. *Journal of Human Evolution* 18:345-371.

BLUMENSCHINE, R. J. 1998. Comments to Musterian Large-Mammal Remains from Kobeh Cave: Behavioral Implications (C. Marean y S. Y. Kim). *Current Anthropology* 39:S79-S113.

BLUMENSCHINE, R. J.; J. A. CAVALLO y S. D. CAPALDO 1994. Competition for Carcasses and Early Hominid Behavioral Ecology: A Case Study and Conceptual Framework. *Journal of Human Evolution* 27:197-213.

BLUMENSCHINE, R. J. y C. W. MAREAN 1993. A carnivore's view of Archaeological Bone Assemblages. En: *From Bones to Behavior. Ethnoarchaeological and Experimental Contributions to the Interpretation of Faunal Remains*. (Editado por J. Hudson). Center for Archaeological Investigations, Southern Illinois University at Carbondale. Occasional Paper N° 21, pp. 273-300.

BOCHENSKI, Z. M.; K. HUHTALA; P. JUSSILA, E. PULLIAINEN; R. TORNBERG y P. S. TUNKKARI 1998. Damage to Bird Bones in Pellets of Gyrfalcon *Falco rusticolus*. *Journal of Archaeological Science* 25:425-433.

BOCHENSKI, Z. M.; K. HUHTALA; S. SULKAVA y R. TORNBERG 1999. Fragmentation and Preservation of Bird Bones in Food Remains of the Golden Eagle *Aquila chrysaetos*. *Archaeofauna* 8:31-39.

BOERSMA, P. D. 1998. Population Trends of the Galápagos Penguin: Impacts of El Niño and La Niña. *The Condor* 100:245-253.

BOERSMA, P. D.; D. L. STOKES y P. M. YORIO 1990. Reproductive Variability and Historical Change of Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*) at Punta Tombo, Argentina. En: *Penguin Biology*. (Editado por L. S. Davis y J. T. Darby). Academic Press, San Diego, pp. 15-43.

BOND, G.; W. SHOWERS; M. CHESEBY; R. LOTTI; P. ALMASI; P. deMENOCAL; P. PRIORE; H. CULLEN; I. HAJDAS y G. BONANI 1997. A Pervasive Millennial-Scale Cycle in North Atlantic Holocene and Glacial Climates. *Science* 278:1257-1266.

BONNICHSEN, R. 1989. Construction of Taphonomic Models: Theory, Assumptions, and Procedures. En: *Bone Modification* (Editado por R. Bonnichsen y M.H. Sorg). Center for The Study of the First Americans. Institute for Quaternary Studies, University of Maine, Orono, pp. 515-526.

BONNICHSEN, R. y M. H. SORG (Editores) 1989. *Bone Modification*. Center for The Study of the First Americans. Institute for Quaternary Studies, University of Maine, Orono.

BORELLA, F. 1998a. Tafonomía. Líquenes y musgos en el Norte de Tierra del Fuego. Notas Preliminares. En: *Actas y Memorias del XI Congreso de Arqueología Argentina (8ª Parte)*. *Revista del Museo de Historia Natural de San Rafael*, XX:81-85.

BORELLA, F. 1998b. El carroñeo de cetáceos en Tierra del Fuego. En: *Arqueología de la Patagonia Meridional (Proyecto Magallania)*. (Compilado por L.A. Borrero). Ediciones Búsqueda de Ayllu, Entre Ríos, pp. 97-110.

BORELLA, F. 2000a. El aprovechamiento de cetáceos en los sitios arqueológicos de Bahía Policarpo, extremo sudoriental de Tierra del Fuego. *Desde el país de los gigantes. Perspectivas arqueológicas en Patagonia*. Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Río Gallegos, pp. 471-480.

BORELLA, F. 2000b. *Tafonomía Regional y Estudios Arqueofaunísticos de Cetáceos en Tierra*

del Fuego y Patagonia Meridional. Tesis de Doctorado, Fac. Filosofía y Letras, UBA.

BORELLA, F. e I. CRUZ 2000. Evaluación del Simposio Distintos enfoques para el estudio de los procesos naturales de formación del registro arqueológico. *Desde el país de los gigantes. Perspectivas arqueológicas en Patagonia*. Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Río Gallegos, Tomo I: 179-181.

BORRELLI, P.; M. IACOMINI; C. BAETTI y F. ANGLÉSIO 1987. Áreas ecológicas de Santa Cruz y norte de Tierra del Fuego. E.E.A. Santa Cruz/INTA -Grupo Pastizales Naturales. MS.

BORRERO, L. A. 1988a. Tafonomía regional. En: *De procesos, contextos y otros huesos*. (Editado por N. Ratto y A. F. Haber). I.C.A. (Sección Prehistoria), F.F. y L.- U.B.A., pp. 9-15.

BORRERO L. A. 1988b. Estudios tafonómicos en Tierra del Fuego: su relevancia para entender procesos de formación del registro arqueológico. En: *Arqueología Contemporánea Argentina*. (Editado por H. Yacobaccio). Ediciones Búsqueda, Buenos Aires, pp. 13-32.

BORRERO, L. A. 1989-1990. Evolución cultural divergente en la Patagonia Austral. *Anales del Instituto de la Patagonia*. (Serie Ciencias Sociales) 19:133-139.

BORRERO, L. A. 1989. Sites in Action: the Meaning of Guanaco Bones in Fuegian Archaeological Sites. *Archaeozoologia* III:9-24.

BORRERO, L. A. 1990. Taphonomy of Guanaco Bones in Tierra del Fuego. *Quaternary Research* 34:361-371.

BORRERO, L. A. 1994-1995. Arqueología de la Patagonia. *Palimpsesto. Revista de Arqueología* 4:9-69.

BORRERO, L. A. 1996. The Pleistocene-Holocene Transition in Southern South America. En: *Humans at the End of the Ice Age: The Archaeology of the Pleistocene-Holocene Transition*. (Editado por L. G. Strauss, B. V. Eriksen, J. M. Erlandson, y D. R. Yesner). Plenum Press, New York, pp. 339-354.

BORRERO, L. A. 1997. La extinción de la megafauna en la Patagonia. *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Cs. Humanas)* 25:89-102.

BORRERO, L. A. 2000. Ten Years After: esquema para una tafonomía regional de la Patagonia Meridional y norte de Tierra del Fuego. *Desde el país de los gigantes. Perspectivas arqueológicas en Patagonia*. Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Río Gallegos, Tomo I:183-193.

BORRERO, L. A. 2001a. Regional Taphonomy: Background Noise and the Integrity of the Archaeological Record. En: *Ethnoarchaeology of Andean South America. Contributions to Archaeological Method and Theory*. (Editado por L. A. Kuznar). International Monographs in Prehistory. Ethnoarchaeological Series 4, Ann Arbor, Michigan, pp. 243-254.

BORRERO, L. A. 2001b. Regional Taphonomy: The Scales of Application to the Archaeological

Record. En: *Animals and Man in the Past. Essays in honour of Dr. A. T. Clason*. (Editado por H. Buitenhuis y W. Prummel). ARC-Publicatie 41, Groningen, The Netherlands, pp. 17-20.

BORRERO, L. A. 2001c. Longitudinal Taphonomic Studies in Tierra del Fuego. Trabajo presentado a British Archaeological Reports (BAR).

BORRERO, L. A. 2001d. *El poblamiento de la Patagonia. Toldos, milodones y volcanes*. Emecé Editores, Buenos Aires.

BORRERO, L. A. y N. V. FRANCO 1997. Early Patagonian Hunter-Gatherers: Subsistence and Technology. *Journal of Anthropological Research* 53:219-239.

BORRERO, L. A. y N. V. FRANCO 1999. Arqueología de Cabo Vírgenes, Provincia de Santa Cruz. *Actas del XIII Congreso Nacional de Arqueología Argentina*. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina (En Prensa).

BORRERO, L. A., N. V. FRANCO, J. L. LANATA y J. B. BELARDI 1991. Distribuciones arqueológicas y tafonómicas en la margen norte del lago Argentino (Santa Cruz, Argentina). *Actas del XII Congreso Nacional de Arqueología Chilena*, Tomo I:23-31.

BORRERO, L. A. y F. M. MARTÍN 1996. Tafonomía de carnívoros: un enfoque regional. *Arqueología. Sólo Patagonia*. (Editado por J. Gómez Otero). CENPAT/ CONICET, Puerto Madryn, pp 189-198.

BORRERO, L. A. y A. S. MUÑOZ 1999. Tafonomía en el bosque patagónico. Implicaciones para el estudio de su explotación y uso por poblaciones humanas de cazadores-recolectores *Soplando en el viento. Actas de las Terceras Jornadas de Arqueología de la Patagonia (S.C. de Bariloche, mayo de 1996)*. Universidad del Comahue, Neuquén, pp. 43-55.

BORRERO, L. A., F. M. MARTÍN y A. PRIETO 1997. La cueva Lago Sofia 4, Última Esperanza, Chile: una madriguera de felino del Pleistoceno tardío. *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Cs. Humanas)* 25:103-121.

BOSWALL, J. y D. MACIVER 1975. The Magellanic Penguin *Spheniscus magellanicus*. En: *The Biology of Penguins*. (Editado por B. Stouhox). University Park Press, pp. 271-303.

BOVY, K. M. 2002. Differential Avian Skeletal Part Distribution: Explaining the Abundance of Wings. *Journal of Archaeological Science* 29:965-978.

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*. (Editado por A.K. Behrensmeier y A.P. Hill). University of Chicago Press, Chicago, pp. 107-130.

BRAIN, C. K. 1981. *The Hunters or the Hunted?. An Introduction to African Cave Taphonomy*. The University of Chicago Press, Chicago.

BRIDGES, E. L. 2000. *El último confín de la Tierra*. Editorial Sudamericana, Buenos Aires.

- BRIGGS, D. E. G. 1995. Experimental Taphonomy. *Palaios* 10:539-550.
- BUNN, H. T. 1993. Bone Assemblages at Base Camps: A Further Consideration of Carcass Transport and Bone Destruction by the Hadza. En *From Bones to Behavior: Ethnoarchaeological and Experimental Contributions to the Interpretation of Faunal Remains*. (Editado por J. G. Hudson). Center for Archaeological Investigations, Occasional Paper 21. Southern Illinois University at Carbondale, pp. 156-168.
- BUNN, H. T.; E.M. KROLL y L. E. BARTRAM 1991. Bone Distribution on a Modern East African Landscape and its Archaeological Implications. En: *Cultural Beginnings. Approaches to Understanding Early Hominid Life-ways in the African Savanna*. Dr. Rudolf Habelt GMBA- Bonn, pp.33-54.
- BUTZER, K. W. 1982. *Archaeology as Human Ecology: Method and Theory for a contextual approach*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BUTLER, V.L. y J.C. CHATTERS 1994. The role of bone density in structuring prehistoric salmon bone assemblages. *Journal of Archaeological Science* 21: 413-434.
- CANEVARI, M.; P. CANEVARI; G. R. CARRIZO; G. HARRIS; J. RODRIGUEZ MATA y R.J. STRANECK 1991. *Nueva guía de las Aves Argentinas*. Fundación Acindar, Bs.As.
- CAPURRO, A.; E. FRERE; M. GANDINI; P. GANDINI; T. HOLIK, V. LICHTSCHEIN y P. BOERSMA 1988. Nest Density and Population Size of Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*) at Cabo Dos Bahias, Argentina. *The Auk* 105:585-588.
- CARBALLO MARINA, F.; I. CRUZ y B. ERCOLANO 1996-1998. El Cuartario en el río Gallegos: poblaciones humanas y paleoambientes. *Palimpsesto, Revista de Arqueología* 5: 127-134.
- CARLETON RAY, G. y B. P. HAYDEN 1992. Coastal Zone Ecotones. En: *Landscape Boundaries. Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flow*. (Editado por A.J. Hansen y F. di Castri). Springer-Verlag, New York, pp. 403-420.
- CASSIODORO, G. F.; G. A. LUBLIN; M. F. PIRIZ y D. D. RINDEL 2000. Los primeros pasos del Alero Destacamento Guardaparques: análisis lítico y faunístico (NO Provincia de Santa Cruz, Argentina). *Desde el país de los gigantes. Perspectivas arqueológicas en Patagonia*. Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Río Gallegos, Tomo II:369-384.
- CASTRO, A. y J. E. MORENO 1996-1998. Cabo Tres Puntas, un sitio del Holoceno Medio en la costa de Patagonia continental. *Palimpsesto, Revista de Arqueología* 5:135-137.
- CASTRO, A.; J. E. MORENO; M. ANDOLFO y M. A. ZUBIMENDI 2001. Distribución espacial de sitios en la localidad de Punta Medanosa, Santa Cruz (Argentina). *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 26:303-321.
- CASTRO, A.; J. E. MORENO; K. MARTINELLI y F. PEPE 2000. Restos faunísticos,

artefactos líticos: más información sobre la costa norte de Santa Cruz. *Desde el país de los gigantes. Perspectivas arqueológicas en Patagonia*. Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Río Gallegos, Tomo II:551-561.

CASTRO, A.; J. E. MORENO; K. MARTINELLI, F. PEPE; V. DÍAZ y M. ZUBIMENDI 1999. Los asentamientos indígenas tardíos en la costa norte de Santa Cruz y su relación con los recursos marinos. *Actas del XIII Congreso Nacional de Arqueología Argentina*, Córdoba (*En Prensa*).

CAVIGLIA, S. E. 1987. Análisis del material faunístico del sitio I Bahía Crossley. En: *La Isla de los Estados en la Prehistoria. Primeros datos arqueológicos*. (Editado por Anne Chapman). EUDEBA, Buenos Aires, pp. 95-112.

CAVIGLIA, S. E. y L. A. BORRERO 1978. Bahía Solano: su interpretación paleoetnozoológica en un marco regional. *Actas V Congreso Nacional de Arqueología Argentina*, San Juan, pp. 1-12.

CAVIGLIA, S. E.; L. A. BORRERO; M. CASIRAGHI; L. C. GARCÍA y V. D. HORWITZ 1982. Nuevos sitios arqueológicos para la región de Bahía Solano (Chubut). Trabajo presentado en el VII Congreso Nacional de Arqueología Argentina, San Luis. MS.

CIVALERO, M. T. y C. A. ASCHERO 2002. Early Occupations at Cerro Casa de Piedra 7, Santa Cruz Province, Patagonia Argentina. En: *Ancient Evidences for Paleo South Americans: From where the South Wind Blow*. Center for the Study of the First Americans and Texas A & M University Press (*En Prensa*).

CLAPPERTON, C. 1993. *Quaternary Geology and Geomorphology of South America*. Elsevier, Amsterdam.

CLUTTON-BROCK; J. 1993. Los restos de carnívoros excavados en la cueva Fell en 1970. En: *Viajes y arqueología en Chile Austral* (J. B. Bird), Ediciones de la Universidad de Magallanes, Punta Arenas, Chile, pp. 216-224.

CODIGNOTO, J. O. 1990. Evolución en el Cuaternario alto del sector de costa y plataforma submarina entre Río Coig, Santa Cruz, y Punta María, Tierra del Fuego. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 54:9-16.

COLLINS, P. W.; N. R. F. SNYDER y S. D. EMSLIE 2000. Faunal remains in California Condor nest caves. *The Condor* 102:222-227.

COOPER, J.; R. CRAWFORD; J. COXALL; B. CULLIK; P. DANN; E. FRERE; C. HULL; C. LALAS; G. LUNA; P. MCGILL; R. NORMAN; H. RATZ; C. CASSADY ST CLAIR y S. ELLIS (Editores) 1997. *Penguin Conservation, Assessment, and Management Plan*. Taller efectuado en Ciudad del Cabo, Sudáfrica, 8-9 de septiembre de 1996. Review Draft Report.

CORBELLA, H.; C. POMPOSIELLO; E. MALAGNINO; E. TRINCHERO; S. ALONSO; L.

- CHELOTTI, T. DIAZ y L. FIRPO 1990. Volcanismo lávico y freatomagmático postglacial asociado al campo de fracturación austral. Provincia de Santa Cruz, Argentina. Patagonia Extraandina. *Actas del XI Congreso Geológico Argentino* I:39-42.
- CRUZ, I. 1995a. Prospecciones Tafonómicas en el Parque Nacional Perito Moreno (Dpto. Río Chico, Prov. de Santa Cruz). Campaña marzo-abril 1995. Informe para la Administración de Parques Nacionales. MS.
- CRUZ, I. 1995b. Análisis arqueofaunístico del Alero Dirección Obligatoria (ADO), Parque Nacional Perito Moreno. Informe para el PID/CONICET 3-319600/92 "Arqueología del área río Belgrano-lago Posadas". MS.
- CRUZ, I. 1996. Paisajes Tafonómicos en el Parque Nacional Perito Moreno (Prov. de Santa Cruz). Campañas noviembre de 1995 y febrero de 1996. Informe para la Administración de Parques Nacionales. MS.
- CRUZ, I. 1998. Líneas tafonómicas para evaluar la explotación prehistórica de aves en el Parque Nacional Perito Moreno. Campaña de marzo de 1998. Informe para la Administración de Parques Nacionales. MS.
- CRUZ, I. 1999a. Estepa y bosque: paisajes actuales y tafonomía en el NO de la provincia de Santa Cruz. En: *Soplando en el viento*. Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, pp. 303-317.
- CRUZ, I. 1999b. Pingüinos de Cabo Virgenes (Santa Cruz): aspectos tafonómicos. Campaña marzo-abril de 1999. Informe para la Dirección de Fauna Provincial, Consejo Agrario de la Provincia de Santa Cruz. MS.
- CRUZ, I. 1999c. Pingüinos de Cabo Virgenes (Santa Cruz). Aspectos tafonómicos e implicaciones arqueológicas. *Actas del XIII Congreso Nacional de Arqueología Argentina*, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba (En Prensa).
- CRUZ, I. 2000a. Líneas tafonómicas y ecológicas para evaluar la explotación prehistórica de aves acuáticas en la zona cordillerana (Prov. de Santa Cruz). *Desde el país de los gigantes. Perspectivas arqueológicas en Patagonia*. Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Río Gallegos, Tomo I: 202-217.
- CRUZ, I. 2000b. Los restos de aves de los sitios arqueológicos del Parque Nacional Perito Moreno (Santa Cruz, Argentina). *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Cs. Sociales* (Punta Arenas, Chile), Vol 28: 305-313.
- CRUZ, I. 2000c. Tafonomía de restos óseos de aves en la localidad de Punta Medanosa, Depto. de Puerto Deseado, Provincia de Santa Cruz. Incluido en el informe del Proyecto "Estudio del aprovechamiento del litoral marítimo por cazadores-recolectores de Patagonia en el sector centro-sur de Chubut y norte de Santa Cruz (Rocas Coloradas-Bahía Laura)" PICT 98 04-04112, para la

Subsecretaría de Cultura de la Provincia de Santa Cruz.

CRUZ, I. 2001a. Los pingüinos como presas durante el Holoceno. Información biológica, fósil y arqueológica para evaluar su disponibilidad en el sur de Patagonia. *Archaeofauna, International Journal of Archaeozoology* 10:99-112.

CRUZ, I. 2001b. Paisaje y Tafonomía en la cuenca del río Gallegos (Santa Cruz, Argentina). *Actas del XIV Congreso Nacional de Arqueología Argentina*. Universidad Nacional de Rosario, Rosario, Santa Fe (*En Prensa*).

CRUZ, I. 2002. Tafonomía de huesos de Aves en Punta Medanososa (Dpto. Puerto Deseado, Santa Cruz). *Actas de las V Jornadas de Arqueología de la Patagonia*, Buenos Aires (*En Prensa*).

CRUZ, I. y D. ELKIN 2003. Structural Bone Density of the Lesser Rhea (*Pterocnemia pennata*)(Aves:Rheidae). Taphonomic and Archaeological Implications. *Journal of Archaeological Science* 30:33-47.

CRUZ, I.; B. ERCOLANO; F. CARBALLO; E. MAZZONI y R. GUICHÓN 2000. Poblaciones humanas en el río Gallegos (Prov. de Santa Cruz): una aproximación a los paisajes arqueológicos y geomorfológicos. En: *La perspectiva Interdisciplinaria en la Arqueología Contemporánea* (H.G. Nami, editor), *Arqueología Contemporánea* 6: 75-103.

CRUZ, I. ; N. M. MONDINI y A. S. MUÑOZ 1993-1994. Causas y azares: la encrucijada tafonómica. *Shincal* 4:123-130.

CRUZ, I. y F. SAVANTI 1999. Tafonomía de restos óseos de aves en el sur de Patagonia. *Actas del XIII Congreso Nacional de Arqueología Argentina*, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba (*En Prensa*).

CUADRA, D. 1995. Aportes a la climatología de Santa Cruz. *Espacios* 2:15-23.

CUADRA, D. y G. OLIVA 1996. Ambientes naturales de la provincia de Santa Cruz. *Espacios* 6:22-27.

DAMUTH, J. D. 1992. Taxon-free Characterization of Animal Communities. En: *Terrestrial Ecosystems through Time. Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*. (Editado por A.K. Behrensmeyer, J.D. Damuth, W.A. DiMichele, R. Potts, H.Sues y S.L. Wing). The University of Chicago Press, Chicago, pp. 183-203.

DAVIS, P. G. y D. E. G. BRIGGS 1998. The Impact of Decay and Disarticulation on the Preservation of Fossil Birds. *Palaios* 13:3-13.

DAVISON, I. y P. CANEVARI 1998. Aproximación Analítica/Metodología. Capítulo 3. En: *Los Humedales de América del Sur. Una agenda para la conservación de la biodiversidad y las políticas de desarrollo*. (Editado por D. Blanco, A. Strappini, V. Junqueira Melo y S. Frazier) <http://www.wetlands.org>

DE HARO, J. C. 1998. Informe Técnico. Observaciones sobre el Impacto de la actividad Petrolera en el sur de la Provincia de Santa Cruz. *Fundación Cethus*. MS.

DE LUCCA, E. R. 1996. Censos de Choiques (*Pterocnemia p. pennata*) en el sur patagónico. *El Hornero* 14:74-77.

DE NIGRIS, M. E. 1999. De fracturas y otros huesos: consumo de médula en Patagonia Meridional. *Actas del XIII Congreso Nacional de Arqueología Argentina*, Universidad Nacional de Córdoba (*En Prensa*)

DE NIGRIS, M. E. 2000. Procesando para el consumo: dos casos de Patagonia Meridional. *Desde el país de los gigantes. Perspectivas arqueológicas en Patagonia*. Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Río Gallegos, Tomo II:401-414.

DE NIGRIS, M. E. 2003. Procesamiento y consumo de ungulados en contextos arqueológicos de Patagonia Meridional: el caso de Cerro Casa de Piedra Cueva 7. Tesis Doctoral, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires.

DELANEY, P. 2000. Nutrients in the Glacial Balance. *Nature* 405:288-291.

DELCOURT, H. R. y P. A. DELCOURT 1991. *Quaternary Ecology. A Paleoeological Perspective*. Chapman & Hall, Londres.

DELCOURT, P. A. y H. R. DELCOURT 1992. Ecotone Dynamics in Space and Time. En: *Landscape Boundaries. Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows*. (Editado por A. J. Hansen y F. Di Castri). Springer-Verlag, New York, pp.19-54.

DETTINGER, M. D.; D. S. BATTISTI; R. D. GARREAU, G. J. McCABE y C. M. BITZ 2001. Interhemispheric Effects of Interannual and Decadal ENSO-Like Climate Variations on the Americas. En: *Interhemispheric Climate Linkages*. (Editado por V. Markgraf). Academic Press, California, pp. 1-16.

DINCAUZE, D. F. 1987. Strategies for Paleoenvironmental Reconstruction in Archaeology. *Advances in Archaeological Method and Theory* 11:255-336.

DRENOWATZ, C.; J. M. SALES; D. V. SARASQUETA y A. WEILBRENNER 1995. History and Geography. En: *The Ratite Encyclopedia. Ostrich, Emu, Rhea*. (Editado por C. Drenowatz) Ratite Records Incorporated, San Antonio, Texas., pp 3-30.

DUNNEL, R. C. 1980. Evolutionary Theory and Archaeology. *Advances in Archaeological Method and Theory* 3:35-99.

DUNNEL, R. C. 1992. The Notion Site. En: *Space, Time, and Archaeological Landscapes*. Editado por J. Rossignol y L.A. Wandsnider, pp. 21-41. Plenum Press, N.Y.

DUNNELL, R. C. y W. S. DANCEY 1983. The Siteless Survey: A Regional Scale Data Collection Strategy. *Advances in Archaeological Method and Theory* 8: 267-287.

ELDERFIELD, H. y R. E. M. RICKABY 2000. Oceanic Cd/P ratio and nutrient utilization in the glacial Southern Ocean. *Nature* 405:305-310.

ELKIN, D. 1995. Volume Density of South American Camelid Skeletal Parts. *International Journal of Osteoarchaeology* 5: 29-37.

ELKIN, D. y J. R. ZANCHETTA 1991. Densitometría ósea de camélidos. Aplicaciones arqueológicas. *Shincal* 3: 195-204.

EMSLIE, S. D 1995. Age and Taphonomy of Abandoned Penguin Rookeries in the Antarctic Peninsula Region. *Polar Record* 31:409-418.

EMSLIE, S. D. y G. S. MORGAN 1994. A Catastrophic Death Assemblage and Paleoclimatic Implications of Pliocene Seabirds of Florida. *Science* 264:684-685.

ENFIELD, D. B. y A. M. MESTAS-NUÑEZ 2001. Interannual to Multidecadal Climate Variability and Its Relationship to Global Sea Surface Temperatures. En: *Interhemispheric Climate Linkages*. (Editado por V. Markgraf). Academic Press, California, pp. 17-29.

ERCOLANO, B.; E. MAZZONI y M. VAZQUEZ 1998. Unidades de paisaje como metodología aplicada para la evaluación del impacto ambiental producido en la construcción de un oleoducto al sur de la Provincia de Santa Cruz. *Actas del II Congreso Uruguayo de Geología*, pp. 353-358.

ERCOLANO, B.; F. CARBALLO MARINA y E. MAZZONI 2000. El uso del espacio por parte de poblaciones cazadoras-recolectoras en la cuenca inferior del río Gallegos, extremo sur de Patagonia, Argentina. *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Cs. Humanas)* 28:233-250.

ERICSON, P. G. P. 1987 Interpretations of Archaeological Bird Remains: a Taphonomic Approach. *Journal of Archaeological Science* 14:65-75.

ESTEVEZ ESCALERA, J. 1996. El aprovechamiento de mamíferos y aves en Túnel VII, Tierra del Fuego. En: *Arqueología. Sólo Patagonia*. (Editado por J. Gomez Otero). CENPAT/ CONICET, Chubut, pp.245-257.

FEDUCCIA, A. 1992. Osteología de las aves. En: *Anatomía de los animales domésticos*. (Editado por S. Sisson, J. B. Grossman y R. Getti). Editorial Salvat, México, Tomo I:1960-1972 (Quinta Edición).

FERNÁNDEZ, P. M. 1999. Investigaciones tafonómicas en la localidad Cholila (Provincia del Chubut, Argentina). *Libro de Resúmenes del XIII Congreso Nacional de Arqueología Argentina*, pp. 395-396.

FERNÁNDEZ, P. M. 2000. Rendido a tus pies: acerca de la composición anatómica de los conjuntos arqueofaunísticos con restos de Rheiformes de Pampa y Patagonia. *Desde el país de los gigantes. Perspectivas arqueológicas en Patagonia*. Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Río Gallegos, Tomo II:573-586.

- FERNÁNDEZ, P.; I. CRUZ y D. ELKIN 2001. Densidad mineral ósea de *Pterocnemia pennata* (Aves: Rheidae). Una herramienta para evaluar frecuencias anatómicas en sitios arqueológicos. *Relaciones, Revista de la Sociedad Argentina de Antropología* 26:243-260.
- FERRARI BONO, B. V. 1990. La potencialidad del agua. Recursos hídricos continentales de la Patagonia Argentina. *Ciencia Hoy* 2:54-67.
- FIORILLO, A. R. 1989. An Experimental Study of Trampling: Implications for the Fossil Record. En: *Bone Modification* (Editado por R. Bonnichsen y M.H. Sorg). Center for The Study of the First Americans. Institute for Quaternary Studies, University of Maine, Orono, pp.:61-72.
- FJELDSÅ, J. 1988. Status of Birds of Steppe Habitats of the Andean Zone and Patagonia. *ICBP Technical Publication* 7:81-95.
- FOLEY, R. 1981. Off-site archaeology: an alternative approach for the short -sited. En: *Patterns of the Past: Studies in Honour of David Clarke*. (Editado por I.Hodder, G. Isaac y N. Hammond). Cambridge University Press, Cambridge, pp 157-183.
- FORDYCE, R. E. y C. M. JONES 1990. Penguin History and New Fossil Material from New Zealand. En: *Penguin Biology*. (Editado por L.S. Davis y J.T. Darby). Academic Press, San Diego, pp. 419-446.
- FRASER, W. R. y W. Z TRIVELPIECE 1996. Factors Controlling the Distribution of Seabirds: Winter-Summer Heterogeneity in the Distribution of Adélie Penguin Populations. *Antarctic Research Series* 70:257-272.
- FRERE, E. y P. GANDINI 1998. Distribución reproductiva y abundancia de las aves marinas de Santa Cruz. Parte 2: De Bahía Laura a Punta Dúngenes. En: *Atlas de la distribución reproductiva de aves marinas en el litoral patagónico argentino*. (Editado por P. Yorio, E. Frere, P. Gandini y G. Harris). Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica, pp. 152-177.
- FRERE, E., P. GANDINI y P. D. BOERSMA 1992. Effects of Nest Type and Location on Reproductive Success of the Magellanic Penguin *Spheniscus magellanicus*. *Marine Ornithology* 20:1-6.
- FRERE, E., P. GANDINI y P. D. BOERSMA 1996. Aspectos particulares de la biología de reproducción y tendencia poblacional del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en la colonia de Cabo Vírgenes, Santa Cruz, Argentina. *El Hornero* 14:50-59.
- FRERE, E., P. GANDINI y P. D. BOERSMA 1997. Efectos de la calidad de habitat sobre el éxito reproductivo del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en Cabo Vírgenes, Santa Cruz, Argentina. *Ornitología Neotropical* 8:37-48.
- FRERE, E., P. GANDINI y P. D. BOERSMA 1998. The Breeding Ecology of Magellanic Penguins at Cabo Vírgenes, Argentina: What Factors Determine Reproductive Success?. *Colonial*

Waterbirds 21:205-210.

FRERE, E.; P.A. GANDINI y T. M. HOLIK 1992. Nidificación de *Theristicus melanopsis* en la provincia de Santa Cruz. *El Hornero* 13:247-248.

FRERE, E.; M. GANDINI; P. GANDINI; T. HOLIK; V. LICHTSCHEIN y M. OLIVA DAY 1993. Variación anual en el número de adultos reproductivos en una nueva colonia de pingüino de penacho amarillo *Eudyptes crestatus* (Spheniscidae) en Isla Pingüino (Santa Cruz, Argentina). *El Hornero* 13:293-298.

FRERE, E., P. GANDINI y V. LICHTSCHEIN 1996. Variación latitudinal en la dieta del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en la costa patagónica, Argentina. *Ornitología Neotropical* 7:35-41.

FRITZ, S. C.; S. E. METCALFE y W. DEAN 2001. Holocene Climate Patterns in the Americas Inferred from Paleolimnological Records. En: *Interhemispheric Climate Linkages*. (Editado por V. Markgraf). Academic Press, California, pp. 241-263.

FURNES, R. W. y P. MONAGHAM 1987. *Seabird Ecology*. Blackie & Son, Ltd., Glasgow.

GANDINI, P.; P. D. BOERSMA; E. FRERE; M. GANDINI; T. HOLIK y V. HOLIK 1994. Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*) Affected by Chronic Petroleum Pollution along the Coast of Chubut, Argentina. *The Auk* 111: 20-27.

GANDINI, P. y E. FRERE 1998a. Seabird and Shorebird Diversity and Associated Conservation Problems in Puerto Deseado, Patagonia, Argentina. *Ornitología Neotropical* 9:13-22.

GANDINI, P. y E. FRERE 1998b. Distribución reproductiva y abundancia de las aves marinas de Santa Cruz. Parte 1: De La Lobería a Islote del Cabo. En: *Atlas de la distribución reproductiva de aves marinas en el litoral patagónico argentino*. (Editado por P. Yorio, E. Frere, P. Gandini y G. Harris). Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica, pp. 119-151.

GANDINI, P.; E. FRERE y P. D. BOERSMA 1996. Status and Conservation of Magellanic Penguins *Spheniscus magellanicus* in Patagonia, Argentina. *Bird Conservation International* 6:307-316.

GANDINI, P.; E. FRERE y P. D. BOERSMA 1997. Efectos de la calidad de habitat sobre el éxito reproductivo del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en Cabo Virgenes, Santa Cruz, Argentina. *Ornitología Neotropical* 8:37-48.

GANDINI, P.; E. FRERE; P. YORIO y M. BERTELLOTTI 1998. Métodos utilizados para los relevamientos y censos y criterios aplicados en la elaboración del Atlas. En: *Atlas de la distribución reproductiva de aves marinas en el litoral patagónico argentino*. (Editado por P. Yorio, E. Frere, P. Gandini y G. Harris). Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica, pp. 15-18.

GARAY, G.; W. E. JOHNSON y W. L. FRANKLIN 1991. Relative Abundance of Aquatic

Birds and their Use of Wetlands in the Patagonia of Southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 64:127-137.

GIFFORD, D. 1981. Taphonomy and Paleoecology: A Critical Review of Archaeology's Sister Disciplines. *Advances in Archaeological Method and Theory* 4:365-438.

GIFFORD-GONZALEZ, D. 1989a. Overview - Modern Analogues: Developing an Interpretive Framework. En: *Bone Modification*. (Editado por R. Bonnichsen y M.H. Sorg). Center for The Study of the First Americans. Institute for Quaternary Studies, University of Maine, Orono, pp. 43-52.

GIFFORD-GONZALEZ, D. 1989b. Ethnographic Analogues for Interpreting Modified Bones: Some Cases from East Africa. En: *Bone Modification*. (Editado por R. Bonnichsen y M.H. Sorg). Center for The Study of the First Americans. Institute for Quaternary Studies, University of Maine, Orono, pp. 179-246.

GIFFORD-GONZALEZ, D. 1991. Bones are not Enough: Analogues, Knowledge, and Interpretive Strategies in Zooarchaeology. *Journal of Anthropological Archaeology* 10:215-254.

GILBERT, B. M.; L. D. MARTIN y H. G. SAVAGE 1981. *Avian Osteology*. Modern Printing Co., Laramie, USA.

GOMEZ OTERO, J. 1995. Bases para una arqueología de la Costa Patagónica Central (entre el Golfo San José y Cabo Blanco). *Arqueología, Revista de la Sección Prehistoria* 5:61-103.

GOMEZ OTERO, J.; J. B. BELARDI; A. SUNICO y R. TAYLOR 1999. Arqueología de cazadores-recolectores en península Valdes (costa central de Patagonia): primeros resultados. En: *Soplando en el Viento. Actas de las III Jornadas de Arqueología de la Patagonia*. Universidad del Comahue, Neuquén, pp. 393-417.

GOMEZ OTERO, J.; J. L. LANATA y A. PRIETO 1998. Arqueología de la Costa Atlántica Patagónica. *Revista Americana de Arqueología* 15:107-184.

GONZALEZ, M. A. 1992. Paleoambientes del Pleistoceno Tardío/Holoceno Temprano en la cuenca del los lagos Belgrano y Burmeister (47°40'/48° Sur, 72° 30' Oeste, Santa Cruz). Fundación Carl C:zon Caldenius, *Informes Tecnicos* 9:1-7.

GOÑI, R. A. 1988. Arqueología de momentos Tardíos en el Parque Nacional Perito Moreno (Santa Cruz, Argentina). *Precirculados de las ponencias científicas presentadas a los Simposios del IX Congreso Nacional de Arqueología Argentina*. UBA, FFyL/ICA.

GOÑI, R. A.; C. A. ASCHERO y M. A. GONZALEZ 1994. Arqueología y paleoambientes en el Parque Nacional Perito Moreno (Patagonia Argentina). Trabajo presentado en el XI Congreso de Arqueología Chilena. Temuco.

GRAHAM, R. W. y E. L. LUNDELIUS 1984. Coevolutionary Disequilibrium and Pleistocene

- Extinctions. En: *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution*. (Editado por P. J. Martin y R. G. Klein). University of Arizona Press, Tucson, pp. 223-249.
- GRAHAM, R. W.; E. L. LUNDELIUS; M. A. GRAHAM; E. K. SCHROEDER; R. S. TOOMEY III; E. ANDERSON; A. D. BARNOSKY; J. A. BURNS; C. S. CHURCHER; D. K. GRAYSON; R. D. GUTHRIE; C. R. HARRINGTON; G. T. JEFFERSON; L. D. MARTIN; H. G. MCDONALD; R. E. MORLAN; H. A. SEMKEN JR.; S. D. WEBB; L. WERDELIN y M. C. WILSON 1996. Spatial Response of Mammals to Late Quaternary Environmental Fluctuations. *Science* 272:1601-1606.
- GRAYSON, D. K. 1989. Bone transport, bone destruction, and reverse utility curves. *Journal of Archaeological Science* 16: 643-652.
- HARRISON, C. 1984. Holocene Penguin Extinction. *Nature* 310:545.
- HAYNES, G. 1980. Prey Bones and Predators: Potential Ecologic Information from Analysis of Bone Sites. *Ossa* 7:75-97.
- HAYNES, G. 1988. Longitudinal Studies of African Elephant Death and Bone Deposits. *Journal of Archaeological Science* 15:131-157.
- HAYNES, G. 1991. *Mammoths, Mastodons, and Elephants. Biology, Behavior, and the Fossil Record*. Cambridge University Press, Cambridge.
- HAYNES, G. 1995. Pre-Clovis and Clovis Megamammals: A Comparison of Carcass Disturbance, Age Profiles, and Other Characteristics in Light of Recent Actualistic Studies. En: *Ancient Peoples and Landscapes*. (Editado por E. Johnson). Museum of Texas Technological University, Lubbock, Texas, pp. 9-27.
- HERRERA, O. 1988. Arqueofauna del sitio Cerro Casa de Piedra 5. Trabajo presentado en el IX Congreso Nacional de Arqueología Argentina, Buenos Aires, 31 de octubre al 5 de noviembre.
- HIGGINS, J. 1999. Túnel: A Case Study of Avian Zooarchaeology and Taphonomy. *Journal of Archaeological Science* 26:1449-1447.
- HIRALDO, F.; J. A. DONAZAR; O. CEBALLOS; A. TRAVAINI; J. BUSTAMANTE y M. FUNES 1995. Breeding Biology of a Grey Eagle-Buzzard Population in Patagonia. *Wilson Bulletin* 197:675-685.
- HOCKETT, B. S. 1996. Corroded, Thinned and Polished Bones Created by Golden Eagles (*Aquila chrysaetos*): Taphonomic Implications for Archaeological Interpretations. *Journal of Archaeological Science* 23:587-591.
- HOPKINS, B. A. y G. M. CONSTANTINESCU 1995. Anatomy of Ostriches, Emus, and Rheas. En: *The Ratite Encyclopedia. Ostrich, Emu, Rhea*. (Editado por C. Drenowatz). Ratite Records Incorporated, San Antonio, Texas, pp 31-62.

- HORWITZ, V. D. 1995. Ocupaciones prehistóricas en el sur de bahía San Sebastián (Tierra del Fuego, Argentina). *Arqueología, Revista de la Sección Prehistoria* 5:105-136.
- HUGGET, R. J. 1995. *Geoecology. An Evolutionary Approach*. Routledge, London.
- HULTON, N. R. J.; R. S. PURVES; R. D. McCULLOCH; D. E. SUGDEN y M. J. BENTLEY 2002. The Last Glacial Maximum and Deglaciation in Southern South America. *Quaternary Science Reviews* 21:233-241.
- HUMPHREY, P. y J. E. PEFAUR 1979. Glaciation and Species Richness of Birds on Austral South American Islands. *University of Kansas Museum of Natural History Occasional Papers of the* 80:1-90.
- HUMPHREY, P. S.; J. E. PEFAUR y P. C. RASMUSSEN 1993. Avifauna of Three Holocene Cave Deposits in Southern Chile. *University of Kansas Museum of Natural History Occasional Papers* 154:1-37.
- IGLESIAS, G. J. y A. A. PÉREZ 1998. Capítulo 14: Patagonia. En: *Los Humedales de América del Sur. Una agenda para la conservación de la biodiversidad y las políticas de desarrollo*. (Editado por D. Blanco, A. Strappini, V. Junqueira Melo y S. Frazier) <http://www.wetlands.org>
- INGMANSON, D. E. y W. J. WALLACE 1995. *Oceanography. An Introduction*. Wadsworth Publishing Company, USA.
- IRIARTE, A.; W. FRANKLIN y W. E. JOHNSON 1990a. Diets of Sympatric Raptors in Southern Chile. *Journal of Raptor Research* 24:41-46.
- IRIARTE, A.; W. FRANKLIN; W. E. JOHNSON y K. REDFORD 1990b. Biogeographic Variation of Foods Habits and Body Size of the America Puma. *Oecologia* 85:185-190.
- IRIARTE, J. A.; W. E. JOHNSON y W. L. FRANKLIN 1991. Feeding Ecology of the Patagonia Puma in Southernmost Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 64:145-156.
- JAKSIC, F. M. 1989. Opportunism vs. selectivity among carnivorous predators that eat mammalian prey: a statistical test of hypotheses. *Oikos* 56:427-430.
- JAKSIC, F. M. 1997. *Ecología de los vertebrados de Chile*. Ediciones Universidad Católica de Chile.
- JAKSIC, F. M.; J. JIMÉNEZ; S. CASTRO y P. FEINSINGER 1992. Numerical and Functional Response of Predators to a long-term decline in Mammalian Prey at a Semi-arid Neotropical Site. *Oecologia* 89:90-101.
- JAKSIC, F. M.; R. P. SCHLATTER y J.L. YAÑEZ 1980. Feeding Ecology of Central Chilean Foxes, *Dusicyon culpaeus* and *Dusicyon griseus*. *Journal of Mammalogy* 61:254-260.
- JAKSIC, F. M. y J.L. YAÑEZ 1980. Differential Utilization of Prey Resources by Great Horned

Owls and Barn Owls in Central Chile. *The Auk* 97:895-896.

JEHL, J.R. 1988. The Beached-Bird Assemblage of a Highly Saline Lake and its Relevance for Interpreting Paleoenvironments. *The Auk* 105:97-101.

JIMENEZ, J. E. y F. M. JAKSIC 1989. Behavioral Ecology of Grey Eagle-Buzzards, *Geranoaetus melanoleucus*, in Central Chile. *The Condor* 91:913-921.

JIMENEZ, J. E. y F. M. JAKSIC 1990. Historia natural del águila *Geranoaetus melanoleucus*: una revisión. *El Hornero* 13:97-110.

JIMENEZ, J. E. y F. M. JAKSIC 1993a. Observations on the Comparative Behavioral Ecology of Harris' Hawk in Central Chile. *Journal of Raptor Research* 27:143-148.

JIMENEZ, J. E. y F. M. JAKSIC 1993b. Variación estacional de la dieta del caburé grande (*Glaucidium nanum*) en Chile y su relación con la abundancia de presas. *El hornero* 13:265-312.

JOHNSON, W. E. 1992. Patagonia's Little Foxes. *Natural History* 4:25-31.

JOHNSON, W. E. y W. L. FRANKLIN 1993. Feeding and Spatial Ecology of *Felis geoffroyi* in Southern Patagonia. *Journal of Mammalogy* 72:815-820.

JOHNSON, W. E. y W. L. FRANKLIN 1994a. Role of Body Size in the Diets of Sympatric Gray and Culpeo Foxes. *Journal of Mammalogy* 75:163-174.

JOHNSON, W. E. y W. L. FRANKLIN 1994b. Spatial Resource Partitioning by Sympatric Grey Fox (*Dusicyon griseus*) and Culpeo Fox (*Dusicyon culpaeus*) in Southern Chile. *Canadian Journal of Zoology* 72:1788-1793.

JORY, J. E. 1975. Observaciones etológicas en *Pterocnemia pennata pennata* (D'Orbigny)(Aves: Rheidae). *Anales del Instituto de la Patagonia* VII:147-159.

KHARITONOV, S. P. y D. SIEGEL-CAUSEY 1988. Colony Formation in Seabirds. *Current Ornithology* 5:223-272.

KIDWELL, S. M. y A. K. BEHRENSMEYER 1988. Overview: Ecological and Evolutionary Implications of Taphonomic Processes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeobiology* 63:1-13.

KOOYMAN, G. L. y P. J. PONGANIS 1990. Behavior and Physiology of Diving in Emperor and King Penguins. En: *Penguin Biology*. Editado por: L.S. David y J.T. Darby, Academic Press, Nueva York, pp. 229-242.

KOWALEWSKI, M. 1997. The Reciprocal Taphonomic Model. *Lethaia* 30:86-88.

KREUTZER, L. A. 1992. Bison and Deer Bone Mineral Densities: Comparisons and Implications for the Interpretation of Archaeological Faunas. *Journal of Archaeological Science* 19:271-294.

KURY C. R. y M. GOCHFELD 1975. Human Interference and Gull Predation in Cormorant

Colonies. *Biological Conservation* 8:23-34.

LAM, Y. M.; XINGBIN CHEN; C. MAREAN y C. J. FREY 1998. Bone Density and Long Bone Representation in Archaeological Faunas: Comparing Results from CT and Photon Densitometry. *Journal of Archaeological Science* 25:559-570.

LAM, Y. M.; XINGBIN CHEN y O. M. PEARSON 1999. Intertaxonomic Variability in Patterns of Bone Density and the Differential Representation of Bovid, Cervid, and Equid Elements in the Archaeological Record. *American Antiquity* 64:343-362.

LANATA, J. L. e I. CRUZ 2000. Paisajes arqueológicos, tafonomía e integridad del registro arqueológico. En: *Arqueología uruguaya hacia el fin del milenio*. (Editado por C. Curbelo y S. Pinto). Montevideo, Uruguay, Tomo 1:479-489.

LANATA, J. L.; M. N. WEISSEL; M. S. CARACOTCHE; J. B. BELARDI; A. S. MUÑOZ y F. SAVANTI 1992. Dos mil huesos de viaje submarino: análisis faunístico del sitio Bahía Crossley 1, Isla de los Estados. *Palimpsesto, Revista de Arqueología* 1:9-24.

LEFÈVRE, C. 1989a. *L'avifaune de Patagonie australe et ses relations avec l'homme au cours des six dernières millénaires*. Tesis Doctoral de la Université Panthéon-Sorbonne, Paris.

LEFÈVRE, C. 1989b. Les oiseaux. En: *Ethno-archéologie dans les archipels de Patagonie: les nomades marins de Punta Baja*. (Editado por D. Legoupil). Editions Recherche sur les Civilisations. Mémoire N°84, Paris, pp. 99-113.

LEFÈVRE, C. 1992. Punta María 2. Los restos de aves. *Palimpsesto, Revista de Arqueología* 2: 71-98.

LEFÈVRE, C. 1993-94. Las aves en los yacimientos del Archipiélago del Cabo de Hornos y del Seno Grandi. *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Ciencias Sociales)* 22:123-136.

LEFÈVRE, C. 1993. Exploitation par l'homme de l'avifaune marine en milieu insulaire. Exemples de la Patagonie australe, del iles Aléoutiennes et de l'Atlantique nord. En: *Exploitation des animaux sauvages a travers les temps*. XIII° Recontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes. IV° Colloque International de l'homme et l'animal, Société de Recherche Interdisciplinaire. Editions APDCA, Juan-les-Pins, pp. 115-123.

LEFÈVRE, C. 1997a. Sea Bird Fowling in Southern Patagonia: A Contribution to Understanding the Nomadic Round of the Canoeros Indians. *International Journal of Osteoarchaeology* 7:260-270.

LEFÈVRE, C. 1997b. Les oiseaux. En: *Bahía Colorada (ile d'Englefield). Les premiers chasseurs de mammifères marins de Patagonia australe*. (Editado por: D. Legoupil). Ministère des Affaires Etrangères. Editions Recherche sur les Civilisations, Paris, pp. 59-64.

LEGOUPIL, D. 1997. *Bahía Colorada (ile d'Englefield). Les premiers chasseurs de*

mammifères marins de Patagonia australe. Ministère des Affaires Etrangères. Editions Recherche sur les Civilisations, Paris.

LEON, R. J. C.; D. BRAN; M. COLLADO; J. M. PARUELO y A. SORIANO 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8:125-144.

L'HEUREUX, G. L. y N. V. FRANCO 2002. Ocupaciones humanas en el área de Cabo Vírgenes (Pcia. de Santa Cruz, Argentina): el sitio Cabo Vírgenes 6. *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Ciencias Sociales)* 30:183-201.

LIVINGSTON, S. D. 1989. The Taphonomic Interpretation of Avian Skeletal Part Frequencies. *Journal of Archaeological Science* 16:537-547.

LOPONTE, D. M. 1996-98. Arqueología, etnohistoria y estado sanitario de *L. guanicoe* (Mammalia, Artiodactyla, Camelidae) en la pampa ondulada. *Palimpsesto, Revista de Arqueología* 5:41-65.

LOUW, G. J. 1992. Functional Anatomy of the Penguin Flipper. *Journal of the South African Veterinary Association* 63:113-120.

LUQUE, E. 1995. *Cabo Virgenes: un viaje a través del tiempo*. Consejo Agrario Provincial, Dirección de Fauna Silvestre, Santa Cruz.

LYMAN, R. L. 1984. Bone Density and Differential Survivorship in Fossil Classes. *Journal of Anthropological Archaeology* 3: 259-299.

LYMAN, R. L. 1994a. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, Cambridge.

LYMAN, R. L. 1994b. Quantitative Units and Terminology in Zooarchaeology. *American Antiquity* 59:36-71.

LYMAN, R. L., L.E. HOUGHTON y A.L. CHAMBERS 1992. The effect of structural density on marmot skeletal part representation in archaeological sites. *Journal of Archaeological Science* 19: 557-573.

MALACALZA, V. E. 1984a. Aves guaneras. Relevamiento de especies en tres cormoraneras continentales de la Provincia de Chubut (Argentina) (Pelecaniformes- Phalacrocoracidae). *Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Contribución* 84:1-13

MALACALZA, V. E. 1984b. Biología reproductiva de *Phalacrocorax albiventer*. I. Nidificación en Punta Tombo. *Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Contribución* 98:1-13.

MALACALZA, V. E. 1987. Aspectos de la biología reproductiva de la gaviota cocinera *Larus dominicanus* Lichtenstein, en Punta León (Chubut, Argentina). *Physis* 45:11-17.

MALACALZA, V. E. 1995. Aportes al conocimiento de la biología reproductiva de *Phalacrocorax magellanicus* (Aves: Phalacrocoracidae). *Neotrópica* 41:27-30.

MALACALZA, V. E. 1998. Observaciones sobre comportamiento reproductivo de cormoranes (Pelecaniformes: Phalacrocoracidae) en la colonia mixta de Punta León (Chubut, Argentina). *Neotrópica* 44:119-120.

MALACALZA, V. E. y J. R. NAVAS 1996. Biología y ecología reproductiva de *Phalacrocorax albiventer* (Aves:Phalacrocoracidae) en Punta León, Chubut, Argentina. *Ornitología Neotropical* 7:53-61.

MANCINI, M. V. 1998a. Vegetational Changes during the Holocene in Extra-Andean Patagonia, Santa Cruz Province, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 138:207-219.

MANCINI, M. V. 1998b. Análisis polínicos de secuencias arqueológicas en el área de Lago Argentino. En: *Arqueología de la Patagonia Meridional (Proyecto Magallania)*. (Compilado por L. A. Borrero) Ediciones Búsqueda de Ayllu, Concepción del Uruguay, pp.111-132.

MANCINI, M. V.; M. M. PAEZ y A. R. PRIETO 2002. Cambios paleoambientales durante los últimos 7.000 ¹⁴C años en el ecotono bosque-estepa, 47-48° S, Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana (Revista de la Asociación Paleontológica Argentina)* 39:151-162.

MANERO, A. 1999. *Uso de hábitat por el cauquén común (Chloephaga sp.) en Santa Cruz. Implicancias para su manejo*. Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Córdoba.

MANERO, A. 2001. El zorro colorado en la producción ovina. En: *Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral*. (Editado por P. Borelli y G. Oliva) Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, EEA Santa Cruz - Convenio INTA-CAP-UNPA, pp. 245-254.

MANFREDI, C. ; M. LUCHERINI, J. BAGLIONI y E. CASANAVE 2000. Variaciones temporales en la dieta del gato montés, *Oncifelis geoffroyi*, en un pastizal serrano. *Libro de Resúmenes, XV Jornadas Argentinas de Mastozoología*, pp.78.

MAREAN, C. W. 1995. Of Taphonomy and Zooarchaeology. *Evolutionary Anthropology* 4:64-72.

MAREAN, C. W. y C. J. FREY 1997. Animal bones from caves to cities: reverse utility curves as methodological artifacts. *American Antiquity* 62: 698-716.

MAREAN, C. W.; L. M. SPENCER; R. J. BLUMENSCHINE y S. D. CAPALDO 1992. Captive Hyaena Bone Choice and Destruction, the Schlepp Effect and Olduvai Archaeofaunas. *Journal of Archaeological Science* 19:101-121.

MARKGRAF, V. 2001. *Interhemispheric Climate Linkages*. Academic Press, San Diego, California.

MARKGRAF, V. y M. M. BIANCHI 1999. Paleoenvironmental changes during the last 17,000 years in western Patagonia: Mallín Aguado, Province of Neuquen, Argentina. En: *Beiträge zur*

quartärem Landschaftsentwicklung Südamerikas. Festschrift zum 65. Geburtstag von Professor Dr. Karsten Garleff. (Editado por F. Scchäbitz y H. Liebricht), Bamberg, pp. 175-193.

MARKGRAF, V. y G. O. SELTZER 2001. Pole-Equator-Pole Paleoclimates of the Americas Integration: Toward the Big Picture. En: *Interhemispheric Climate Linkages*. (Editado por V. Markgraf). Academic Press, California, pp. 433-442.

MARSHALL, L. G. y R. L. CIFELLI 1990. Analysis of Changing Diversity Patterns in Cenozoic Land Mammal Age Faunas, South America. *Palaeovertebrata* 19:169-210.

MARTÍN, F. M. 1998. Madrigueras, dormitorios y letrinas: Aproximación a la tafonomía de zorros. En: *Arqueología de la Patagonia Meridional (Proyecto Magallania)*. (Compliado por L. A. Borrero). Ediciones Búsqueda de Ayllu, Concepción del Uruguay, pp. 73-96.

MARTÍN, S. 1984. La avutarda magallánica (*Chloephaga picta*) en la Patagonia: su ecología, alimentación, densidad y control. *IDIA* 492-432: 6-24.

MARTÍN F. M. y L. A. BORRERO 1997. A Puma Lair in Southern Patagonia: Implications for the Archaeological Record. *Current Anthropology* 38:453-461.

MASSONE, M. 1988. Artefactos óseos del yacimiento arqueológico Tres Arroyos (Tierra del Fuego). *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Ciencias Sociales)* 18:107-112.

MASSONE, M.; D. JACKSON y A. PRIETO 1993. *Perspectiva arqueológica de los Selk'nam*. Centro de Investigaciones Diego Barros Arana, Chile.

MAZZONI, E. 2001. Distribución espacial y caracterización geomorfológica de "bajos sin salida" de la Patagonia Austral Extracordillerana. *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Cs. Naturales)* 29:5-24.

MAZZONI, E.; B. ERCOLANO y M. VAZQUEZ 1998. Geomorfología del tramo medio e inferior de la cuenca del río Gallegos, Provincia de Santa Cruz. Trabajo presentado en II Jornadas de Geografía Física. Uspallata (Mendoza) 20 al 25 de abril.

MAZZONI, E. y M. VAZQUEZ 1999. Aplicación de un S.I.G. para la delimitación de unidades de paisaje naturales y determinación de áreas con mallines en la Provincia de Santa Cruz. *Actas del Congreso Nacional de Geografía*. Sociedad Argentina de Estudios Geográficos (GAEA) - U.N. San Juan, pp. 463-475.

McCULLOCH, R. D.; C.M. CLAPPERTON; J. RABASSA y A. P. CURRANT 1997. The Natural Setting. The Glacial and Post-Glacial Environmental History of Fuego-Patagonia. En: *Patagonia. Natural History, Prehistory and Ethnography at the Uttermost End of the Earth*. (Editado por C. McEwan, L. A. Borrero y A. Prieto). The British Museum Press, Londres, pp. 12-31.

MEENTEMEYER, V. y E. O. BOX 1987. Scale Effects in Landcape Studies. En: *Landscape*

Heterogeneity and Disturbance. (Editado por M.G. Turner). Springer-Verlag, New York, pp. 15-34.

MENA, F. 1997. Middle to Late Holocene Adaptations in Patagonia. En: *Patagonia. Natural History, Prehistory and Ethnography at the Uttermost End of the Earth*. (Editado por C. McEwan, L.A. Borrero y A. Prieto). The British Museum Press, Londres, pp. 46-59.

MENGONI GOÑALONS, G. L. 1988. Análisis de materiales faunísticos de sitios arqueológicos. *Xama* 1:1-80.

MENGONI GOÑALONS, G. L. 1999. *Cazadores de guanacos de la estepa patagónica*. Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires.

MERCER, J. H. y T. A. AGER 1983. Glacial and Floral Changes in Southern Argentina since 14.000 Years Ago. *National Geographic Society Research Reports* 15:457-477.

MERMOZ, M. 1998. *Mapa preliminar de vegetación del Parque Nacional Perito Moreno*. Dirección de Conservación de Areas Protegidas, Delegación Regional Patagonia, Administración de Parques Nacionales, Argentina. MS.

METCALFE D. y K. T. JONES 1988. A reconsideration of animal body-part utility indices. *American Antiquity* 53:486-504.

MIOTTI, L. 1996. Piedra Museo (Santa Cruz), nuevos datos para la ocupación pleistocénica en Patagonia. En: *Arqueología. Sólo Patagonia*. (Editado por J. Gómez Otero). Centro Nacional Patagónico, CONICET, pp. 27-38.

MIOTTI, L. 1998. *Zooarqueología de la meseta central y costa de Santa Cruz. Un enfoque de las estrategias adaptativas aborígenes y los paleoambientes*. Museo Municipal de Historia Natural de San Rafael. Mendoza, Argentina.

MIOTTI, L. y M. SALEMME 1999. Biodiversity, Taxonomic Richness and Specialist-generalist during Late Pleistocene/Early Holocene Times in Pampa and Patagonia (Argentina, Southern South America). *Quaternary International* 53/54:53-68.

MIOTTI, L.; M. VAZQUEZ y D. HERMO 1999. Piedra Museo, un yamnagoo pleistocénico de los colonizadores de la meseta de Santa Cruz. El estudio de la arqueofauna. En: *Soplado en el viento. Actas de las Terceras Jornadas de Arqueología de la Patagonia (S.C. de Bariloche, mayo de 1996)*. Universidad del Comahue, Neuquén, 113-136.

MODENUTTI, B. E. ; E. BALSEIRO; M. C. DIEGUEZ, C. QUEIMALIÑOS y R. ALBARIÑO 1998. Heterogeneity of Fresh-Water Patagonian Ecosystems. *Ecología Austral* 8:155-165.

MONDINI, N. M. 1995. Artiodactyl Prey Transport by Foxes in Puna Rockshelters. *Current Anthropology* 36:520-524.

- MONDINI, N. M. 2000a. Tafonomía de abrigos rocosos de la Puna. Formación de conjuntos escatológicos por zorros y sus implicaciones arqueológicas. *Archaeofauna* 9:151-164.
- MONDINI, N. M. 2000b. Formación del registro arqueofaunísticos en el NOA: hacia un modelo de la acción de carnívoros en abrigos rocosos de la Puna y su borde. *Actas del XIII Congreso Nacional de Arqueología Argentina*. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba. (En Prensa).
- MONDINI, M. 2001. Taphonomic Action of Foxes in Puna Rockshelters: A Case Study in Antofagasta de la Sierra (Province of Catamarca, Argentina). En: *Ethnoarchaeology of Andean South America. Contributions to Archaeological Method and Theory* (Editado por L.A. Kuznar) International Monographs in Prehistory. Ethnoarchaeological Series 4, pp. 266-295.
- MONDINI, N. M. y A. S. MUÑOZ 1996. El desarrollo de la tafonomía en la Arqueología Argentina. Estado actual y perspectivas. *II Reunión de Tafonomía y Fosilización*. (Editado por G. Meléndez Hevia, M. F. Blasco Sancho e I. Pérez Urresti). Zaragoza, pp. 255-258.
- MORALES MUÑOZ, A. 1993. Ornithoarchaeology: The Various Aspects of the Classification of Bird Remains from Archaeological Sites. *Archaeofauna* 2:1-13.
- MORENO, E. y A. CASTRO 1995. Sitio Moreno: datos preliminares de un sitio chico en la costa norte de Santa Cruz - Argentina. *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Ciencias Sociales)* 23:143-149.
- MORENO, E. y A. CASTRO 1995-1996. Costa norte de Santa Cruz como excepción al modelo de cazadores de guanaco. *Anales de Arqueología y Etnología (FF yL -U.N. de Cuyo)* 50-51:13-22
- MORENO, E.; A. CASTRO; K. MARTINELLI y A. ABELLO 1997. La arqueofauna del sitio Cabo Blanco 1 (Santa Cruz, Argentina). Trabajo presentado en el XII Congreso Nacional de Arqueología Argentina, La Plata, septiembre.
- MORENO, E.; A. CASTRO; K. MARTINELLI y A. ABELLO 1998. El material faunístico de Cabo Blanco I. *Anales del Instituto de la Patagonia* 26:169-180.
- MORENO, J.E. y K. MARTINELLI 1999. Tafonomía de aves y el material faunístico del sitio Cabo Blanco I. Trabajo presentado en el XIII Congreso Nacional de Arqueología Argentina, Córdoba, 4-8 de octubre.
- MOURER-CHAUVIRE, C. 1983. Les oiseaux dans les habitats paleolithiques: gibier des hommes o proies des rapaces?. En: *Animals and Archaeology: 2. Shell Middens, Fishes and Birds*. (Editado por C. Grigson y J. Clutton-Brock). BAR International Series 183:111-124.
- MOURER-CHAUVIRE, C. 1993. The Pleistocene Avifaunas of Europe. *Archaeofauna* 2:53-66.
- MUÑOZ, A. S. 1997. Explotación y procesamiento de ungulados en Patagonia Meridional y Tierra del Fuego. *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Ciencias Sociales)* 25:201-221.
- MUÑOZ, A. S. 1999. El registro arqueofaunístico de la costa sur del lago Argentino. Explorando

los procesos intervinientes en su formación. *Praehistoria* 3:105-118.

MUÑOZ, A. S. 2000a. La complejidad de los sistemas ecológicos en la explicación del registro arqueofaunístico de los cazadores recolectores de la Isla Grande de Tierra del Fuego. Trabajo presentado en la 2da. Reunión Internacional de Teoría Arqueológica en América del Sur, Olavarría, Provincia de Buenos Aires. MS.

MUÑOZ, A. S. 2000b. El procesamiento de guanacos en Tres Arroyos I, Isla Grande de Tierra del Fuego. *Desde el país de los gigantes. Perspectivas arqueológicas en Patagonia*. Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Río Gallegos, Tomo II:499-517.

MUÑOZ, A. S. y J. B. BELARDI 1998. El marcado perimetral en los huesos largos de guanaco de Cañadón Leona (Colección Junius Bird): implicaciones arqueofaunísticas para Patagonia Meridional. *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Ciencias Sociales)* 26: 107-117.

MUÑOZ, A. S. y F. SAVANTI 1998. Observaciones tafonómicas sobre restos avifaunísticos de la costa noreste de Tierra del Fuego. *Actas y Memorias del XI Congreso Nacional de Arqueología Argentina (8ª Parte)*, *Revista del Museo de Historia Natural de San Rafael* Tomo XX 1/2:107-121.

MURPHY, R. C. 1936. *Oceanic Birds of South America*. American Museum of Natural History, New York.

MYRCHA, A.; P. JADWISZCZAK; C. P. TAMBUSI; J. I. NORIEGA; A. GAZDZICKI; A. TATUR y R. A. del VALLE 2002. Taxonomic Revision of Eocene Antarctic Penguins Based on Tarsometatarsal Morphology. *Polish Polar Research* 23:5-46.

NAROSKY, T y M. BABARSKAS 2000. *Guía de aves de Patagonia & Tierra del Fuego*. Zagier & Urruty Publicaciones, Buenos Aires.

NAROSKY, T. y D. YZURIETA 1993. *Guía para la identificación de aves de Argentina y Uruguay*. Vazquez Mazzini editores, Buenos Aires. (Cuarta Edición).

NICHOLAS, G. P. 1998. Wetlands and Hunter-Gatherers: A Global Perspective. *Current Anthropology* 39:720-731.

NICHOLSON, R. A. 1996. Bone Degradation, Burial Medium and Species Representation: Debunking the Myths, an Experiment-based Approach. *Journal of Archaeological Science* 23:513-533.

NICHOLSON, R. A. 1998. Bone Degradation in a Compost Heap. *Journal of Archaeological Science* 25:393-403.

O'CONNELL, J. F. 1993. Discussion: Subsistence and Settlement Interpretations. En *From Bones to Behavior: Ethnoarchaeological and Experimental Contributions to the Interpretation of Faunal Remains*. (Editado por J. G. Hudson). Center for Archaeological Investigations, Occasional Paper 21. Southern Illinois University at Carbondale, pp. 169-178.

O'CONNELL, J. F., K. HAWKES y N. BLURTON JONES 1988. Hadza hunting, butchering and bone transport and their archaeological implications. *Journal of Anthropological Research* 44: 113-161.

OLIVA, G. 1993. *Aves patagónicas. Santa Cruz, Argentina*. Universidad Federal de la Patagonia Austral, Río Gallegos.

OLIVA, G.; L. GONZÁLEZ; P. RIAL y E. LIVRAGHI 2001a. Áreas ecológicas de Santa Cruz y Tierra del Fuego. En: *Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral*. (Editado por P. Borelli y G. Oliva) Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, EEA Santa Cruz - Convenio INTA-CAP-UNPA, pp. 41-82.

OLIVA, G.; I. NOY-MEIR y A. CIBILS 2001b. Fundamentos de ecología de pastizales. En: *Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral*. (Editado por P. Borelli y G. Oliva) Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, EEA Santa Cruz - Convenio INTA-CAP-UNPA, pp. 83-100.

OLIVER, J. S. y R. W. GRAHAM 1994. A catastrophic kill of ice-traped coots: time-averaged versus scavenger-specific disarticulation patterns. *Paleobiology* 20:229-244.

OLSON, E. 1980. Taphonomy: Its History and Role in Community Evolution. En: *Fossils in the Making. Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*. (Editado por A.K. Behrensmeier y A.P. Hill). University of Chicago Press, Chicago, pp. 5-19.

PAEZ, M. M.; A. R. PRIETO y M. V. MANCINI 1999. Fossil Pollen from Los Toldos Locality: A Record of the Late-glacial Transition in the Extra-Andean Patagonia. *Quaternary International* 53/54:69-75.

PARDIÑAS, U. F. J. 1996-1998. Roedores holocénicos del sitio Casa de Piedra 5 (Santa Cruz, Argentina): tafonomía y paleoambientes. *Palimpsesto. Revista de Arqueología* 5:66-90.

PASCUAL, R. 1986. Evolución de los Vertebrados Cenozoicos: Sumario de los principales hitos. *Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*. Tomo 2:209-218.

PAVAO, B. y P. W. STAHL 1999. Structural Density Assays of Leporid Skeletal Elements with Implications for Taphonomic, Actualistic and Archaeological Research. *Journal of Archaeological Science* 26:53-66.

PAVEZ, E. F. ; C. A. GONZALEZ y J. E. JIMENEZ 1992. Diet Shifts of Black-Chested Eagles (*Geranoaetus melanoleucus*) from Native Prey to European Rabbits in Chile. *Journal of Raptor Research* 26:27-32.

PIANKA, E. R. 1984. *Ecología Evolutiva*. Ediciones Omega, Barcelona.

PLATT BRADBURY, J.; M. GROSJEAN, S. STINE y F. SYLVESTRE 2001. Full and Late Glacial Lake Record Along the PEP 1 Transect: Their Role in Developing Interhemispheric Paleoclimate Interactions. En: *Interhemispheric Climate Linkages*. (Editado por V. Markgraf).

Academic Press, California, pp. 265-291.

POTTS, R. 1991. Why the Oldowan? Plio-Pleistocen Toolmaking and the Transport of Resources. *Journal of Anthropological Research* 47:153-176.

POTTS, R. y A. K. BEHRENSMEYER 1992. Late Cenozoic Terrestrial Ecosistemas. En: *Terrestrial Ecosistemas through Time. Evolutionary Paleoecology of Terrestrial Plants and Animals*. (Editado por A. K. Behrensmeier, J. D. Damuth, W. A. DiMichele, R. Potts, H. D. Sues y S. L. Wing). University of Chicago Press, Chicago, pp. 419-541.

PRIETO, A. R.; S. STUTZ y S. PASTORINO 1998. Vegetación del Holoceno en la Cueva Las Buitreras, Santa Cruz, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 71:277-290.

PURCHAS, S. 1905. *Hakluytus Posthumus or Purchas His Pilgrimes. Contayning a History of the World in Sea Voyages and Lande Travells by Englishmen and others*. Volumen II. James MacLehose and Sons. Publisher to the University of Glasgow, Glasgow.

QUINTANA, F. y P. YORIO 1998. Kelp Gull *Larus dominicanus* Predation on an Imperial Cormorant *Phalacrocorax atriceps* Colony in Patagonia. *Marine Ornithology* 26:84-85.

QUIROZ, D.; M. MASSONE y L. CONTRERAS 1998. Cazadores "talcahuanenses" en las costas de Arauco durante el Holoceno Medio. *Desde el país de los gigantes. Perspectivas arqueológicas en Patagonia*. Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Río Gallegos, Tomo II:621-633.

RABASSA, J. y C. M. CLAPPERTON 1990. Quaternary Glaciations of the Southern Andes. *Quaternary Science Reviews* 9:153-174.

RABASSA, J. y A. CORONATO 2002. Glaciaciones del Cenozoico tardío. *Geología y recursos naturales de Santa Cruz. Relatorio del XV Congreso Geológico Argentino*. Editado por M. J. Haller, pp. 303-315.

RABINOVICH, J.; A. CAPURRO; P. FOLGARAIT; T. KITZBERGER; G. KRAMER; A. NOVARO; M. PUPPO y A. TRAVAINI 1987. Estado del conocimiento de 12 especies de la fauna silvestre argentina de valor comercial. Administración de Parques Nacionales, Argentina. MS.

RAPOPORT, E.H. 1982. *Areography. Geographical Strategies of Species*. The Fundación Bariloche Series. Pergamon Press, Oxford.

RASMUSSEN, P. C. 1991. Relationship Between Coastal South American King and Blue-Eyed Shags. *The Condor* 93:825-839.

RASMUSSEN, P. C.; G. J. IGLESIAS; P. S. HUMPHREY y E. RAMILO 1993. Poblaciones, hábitos alimenticios, y comportamiento postreproductivo del Cormorán Imperial del lago Nahuel Huapi, Argentina. *University of Kansas Museum of Natural History Occasional Papers* 158:1-17.

RASMUSSEN, P. C.; P. S. HUMPHREY y J. MUNIZ-SAAVEDRA 1992. Imperial Shags and

- Other Birds of the Lago General Vintter Area, Chubut Province, Argentina. *University of Kansas Museum of Natural History Occasional Papers* 146:1-16.
- RASMUSSEN, P. C.; P. S. HUMPHREY y J. E. PEFAUR 1994. Avifauna of a Beagle Channel Archaeological Site. *University of Kansas Museum of Natural History Occasional Papers* 165:1-41.
- RAU, J. R.; M. S. TILLERIA, D. R. MARTINEZ y A. H. MUÑOZ 1991. Dieta de *Felis concolor* (Carnivora: Felidae) en áreas silvestres protegidas del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 64:139-144.
- RAY, G. C. y B. P. HAYDEN 1992. Coastal Zone Ecotones. En: *Landscape Boundaries. Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows*. (Editado por A. J. Hansen y F. di Castri). Springer-Verlag, Nueva York, pp. 403-420.
- REBOREDA, J. C. y G. J. FERNÁNDEZ 1999. *Estudios sobre ecología del comportamiento del ñandú*. Publicaciones del FUCEMA, Buenos Aires.
- REDFORD, K. H. y J. F. EISENBERG 1992. *Mammals of the Neotropics. The Southern Cone. Vol. 2. Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay*. The University of Chicago Press, Chicago.
- RISSER, P. G. 1987. Landscape Ecology: State of the Art. En: *Landscape Heterogeneity and Disturbance*. (Editado por M.G. Turner). Springer-Verlag, New York, pp. 3-14.
- RISSER, P. G. 1990. Landscape Pattern and its Effects on Energy and Nutrient Distribution. En: *Changing Landscapes: An Ecological Perspective*. (Editado por I.S. Zonneveld y R.T. Forman). Springer-Verlag, Nueva York, pp. 3-20.
- ROIG, V. G. 1991. Desertification and Distribution of Mammals in the Southern Cone of South America. En: *Latin American Mammalogy. History, Biodiversity, and Conservation*. (Editado por M. A. Mares y D. J. Schmidly). University of Oklahoma Press, Oklahoma, pp. 239-279.
- ROSSIGNOL, J. y L. A. WANDSNIDER 1992. *Space, Time and Archaeological Landscapes*. Plenum Press, Nueva York.
- SALEMME, M. y L. MIOTTI 1998. The Status of Rheids in Patagonia: Environmental Approach and Economic Interpretation During the Late Pleistocene/Early Holocene Transition. Poster presented at 8th International Congress of the International Council for Archaeozoology, Victoria (Canada), agosto 23-29.
- SALES, J., A. MANERO y J. NAVARRO 1996. Carcass and Fabrication Yields of Lesser Rhea (*Pterocnemia pennata*). Report for National Institute of Agricultural Technology (INTA), Santa Cruz Experimental Station, Argentina.
- SALES, J.; J. L. NAVARRO; L. BELLIS M. B. MARTELLA; A. MANERO y M.E. LIZURUME 1997. El proceso de faena comercial de ñandúes. *PROMSA-PROCAR. Análisis de*

Mercados Internacionales de la carne N° 39: 43-45.

SALES, J.; J. L. NAVARRO; P. T. GARCIA; M. B. MARTELLA; M. E. LIZURUME; A. MANERO y L. BELLIS 1998. Cholesterol Content and Fatty Acid Composition of Meat from Different Rhea Species in Argentina. *The Ostrich News* 11:18-20.

SARASQUETA, D. V. 1990. Aspectos de la biología reproductiva del Nandú Petizo (*Pterocnemia pennata*). *Comunicación Técnica RN N° 1, EEA Bariloche, INTA*.

SAUER, J. D. 1988. *Plant Migration. The Dynamics of Geographic Patterning in Seed Plant Species*. University of California Press, Berkeley.

SAVANTI, F. 1994. *Las aves en la dieta de los cazadores-recolectores terrestres de la costa fueguina*. Temas de Arqueología, CONICET/PREP, Bs. As.

SAVANTI, F. 2002. A regional taphonomic model for lake Cardiel basin, Patagonian steppe, Argentina. En: *Current Topics on Taphonomy and Fossilization*. (Editado por M. De Renzi; M. V. Pardo Alonso; M. Belinchón; E. Peñalver; P. Montoya y A. Márquez-Aliaga). Ayuntamiento de Valencia, España, pp. 22-28.

SCHEINSOHN, V. 1998. *Explotación de materias primas óseas en la Isla Grande de Tierra del Fuego*. Tesis de Doctorado, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires.

SCHEINSOHN, V.; A. DI BAJA; M. LANZA y L. TRAMAGLINO 1992. El aprovechamiento de la avifauna como fuente de materia prima osea en la Isla Grande de Tierra del Fuego: Lancha Packewaia, Shamakush y Tunel 1. *Arqueología, Revista de la Sección Prehistoria* 2:135-148.

SCHELLMAN, G.; G. WENZENS; U. RADTKE; D. TROMBOTTO; M. ZÁRATE y E. SCHNACK 2000. Landscape Evolution of Southern Patagonia. *Geodesy, Geomorphology and Soil Science* S1:63-68.

SCHIAVINI, A. C. M.; E. FRERE; P. YORIO y A. PARERA 1999. Las aves marinas de la Isla de los Estados, Tierra del Fuego, Argentina: revisión histórica, estado poblacional y problemas de conservación. *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Ciencias Naturales)* 27:25-40.

SCHIAVINI, A. C. M.; P. YORIO y E. FRERE 1998. Distribución reproductiva y abundancia de las aves marinas de la Isla Grande de Tierra del Fuego, Isla de los Estados e Islas de Año Nuevo (Provincia de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur). En: *Atlas de la distribución reproductiva de aves marinas en el litoral patagónico argentino*. (Editado por P. Yorio, E. Frere, P. Gandini y G. Harris). Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica, pp. 179-221.

SCHIFFER, M. B. 1996 [1987]. *Formation Processes of the Archaeological Record*. University of Utah Press, Salt Lake City.

SCHLATTER, R.; J. YAÑEZ y F. JAKSIC 1980. Food-Niche Relationships between Chilean Eagles and Red-Backed Buzzards in Central Chile. *The Auk* 97:897-898.

- SCHMITT, D. N. 1995. The Taphonomy of Golden Eagle Prey Accumulations at Great Basin Roosts. *Journal of Ethnobiology* 15:237-256.
- SCHNACK, E. y P. PIRAZZOLI 1990. Quaternary Sea-level Changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 82:65-68.
- SEPT, J. M. 1994. Bone Distribution in a Semi-arid Riverine Habitat in Eastern Zaïre: Implications for the Interpretation of Faunal Assemblages at Early Archaeological Sites. *Journal of Archaeological Science* 21:217-235.
- SERJEANTSON, D.; B. IRVING y S. HAMILTON-DYER 1993. Bird Bone Taphonomy from the Inside Out: The evidence of Gull Predation on the Manx Shearwater *Puffinus puffinus*. *Archaeofauna* 2:191-204.
- SERRET, A. 1993. Estado de conservación del huemul (*H. bisulcus*) en el Parque Nacional Perito Moreno, Prov. de Santa Cruz. *Boletín Técnico* 15, Proyecto Huemul, FVSA.
- SERRET, A. 2001. Huemul. En: *Los ciervos autóctonos de la Argentina y la acción del hombre*. (Editado y compilado por C. M. Dellafiore y N. Maceira). Secretaría de Desarrollo Sustentable y Política Ambiental, Ministerio de Desarrollo Social y Medio Ambiente, pp. 57-66.
- SERVICIOS PÚBLICOS S.E. 1993. Estudio para el aprovechamiento del río Gallegos. Informe Final de Inventario.
- SIEGEL-CAUSEY, D. 1988. Phylogeny of the Phalacrocoracidae. *The Condor* 90:885-905.
- SIEGEL-CAUSEY, D. 1997. Molecular Variation and Biogeography of Rock Shags. *The Condor* 99:139-150.
- SIEGEL-CAUSEY, D. y C. LEFEVRE 1989. Holocene Records of the Antarctic Shag (*Phalacrocorax [Notocarbo] bransfieldensis*) in Fuegian Waters. *The Condor* 91:408-415.
- SIMPSON, G. G. 1976. *Penguins. Past and Present, Here and There*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- STAFFORD, C. R. 1995. Geoarchaeological Perspectives on Paleolandscapes and Regional Subsurface Archaeology. *Journal of Archaeological Method and Theory* 2:69-104.
- STAFFORD, C. R. y E. R. HAJIC 1992. Landscape Scale: Geoenvironmental Approaches to Prehistoric Settlement Strategies. En: *Space, Time and Archaeological Landscapes*. (Editado por J. Rossignol y L. A. Wandsnider). Plenum Press, New York, pp. 137-161.
- STAHL, P. 1999. Structural Density of Domesticated South American Camelid Skeletal Elements and the Archaeological Investigation of Prehistoric Andean Ch'arki. *Journal of Archaeological Science* 26: 1347-1368.
- STEADMAN, D. W. 1995. Prehistoric Extinctions of Pacific Island Birds: Biodiversity Meets Zooarchaeology. *Science*: 267:1123-1131.

- STEADMAN, D. W. y P. MARTIN 1984. Extinction of Birds in the Late Pleistocene of North America. En: *Quaternary Extinctions. A Prehistoric Revolution*. (Editado por P.S. Martin y R.G. Klein). The University of Arizona Press, Tucson, pp. 466-476.
- STEIG, E.J. 1999. Mid-Holocene Climate Change. *Science* 286:1485-1487.
- STEWART, K. M.; L. LEBLANC; D. P. MATTHIESEN y J. WEST 1999. Microfaunal Remains from a Modern East African Raptor Roost: Patterning and Implications for Fossil Bone Scatters. *Paleobiology* 25:483-503.
- STINE, S. y M. STINE 1990. A Record from Lake Cardiel of Climatic Change in Southern South America. *Nature* 345:705-708.
- STINER, M. C. 1991. Food Procurement and Transport by Human and Non-human Predators. *Journal of Archaeological Science* 18:455-482.
- STINER, M. C. 1992. Overlapping Species "Choice" by Italian Upper Pleistocene Predators. *Current Anthropology* 33:433-451.
- STINER, M. C. 1994. *Honor among Thieves. A Zooarchaeological Study of Neandertal Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- STINER, M. C.; N. D. MUNRO y T. A. SUROVELL 2000. The Tortoise and the Hare: Small-game Use, the Broad Spectrum Revolution, and Paleolithic Demography. *Current Anthropology* 41:39-74.
- STOKES, D. L. y P. D. BOERSMA 1991. Effects of Substrate on the Distribution of Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*) Burrows. *The Auk* 108:923-933.
- STOKES, D. L. y P. D. BOERSMA 1998. Nest-Site Characteristics and Reproductive Success in Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*). *The Auk* 115:34-49.
- STRAUSS, L. G. 1982. Carnivores and Cave Sites in Cantabrian Spain. *Journal of Anthropological Research* 38:75-96.
- STRAUSS, L. G. 1990. Underground Archaeology: Perspectives on Caves and Rockshelters. *Archaeological Method and Theory* 2:255-304.
- STRINGER, C. y C. GAMBLE 1993. *En busca de los Neandertales*. Crítica, Barcelona.
- STURZENBAUM, P. y P. BORELLI 2001. Manejo de riesgos climáticos. En: *Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral*. (Editado por P. Borelli y G. Oliva) Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, EEA Santa Cruz - Convenio INTA-CAP-UNPA, pp. 255-270.
- SUMMERS, R. W. 1983. The Life Cycle of the Upland Goose *Chloephaga picta* in the Falkland Islands. *Ibis* 125:524-544.
- SUMMERS, R. W. y J. H. MC ADAM 1993. *The Upland Goose. A Study of Interaction Between geese, sheep and man in the Falkland Islands*. Bluntisham Books, United Kingdom.

- TAMBUSSI, C. 1995. The fossil Rheiformes from Argentina. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 181: 121-129.
- TAMBUSSI, C. P. y J. I. NORIEGA 1996. Summary of the Fossil Record from Southern South America. En: *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*. (Editado por G. Arratia) *Münchener Geowissenschaftliche, Abhandlungen (A)* 30:245-264.
- TAMBUSSI, C. P. y E. P. TONNI 1984. La distribución del género *Rhea* (Aves:Rheiformes) en el Pleistoceno Tardío-Holoceno de la Región patagónica. *Resúmenes de las Primeras Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, La Plata, pp. 11.
- TAMBUSSI, C. P. y E. P. TONNI 1985. Aves del sitio arqueológico Los Toldos, Cañadón de las Cuevas, Prov de Santa Cruz (Rep. Argentina). *Ameghiniana* 22:69-74.
- TAPPEN, M. 1994. Bone Weathering in the Tropical Rain Forest. *Journal of Archaeological Science* 21:667-673.
- TAPPEN, M. 1995. Savanna Ecology and Natural Bone Deposition. Implications for Early Hominid Site Formation, Hunting, and Scavenging. *Current Anthropology* 36:223-260.
- TATUR, A. 2002. Ornithogenic Ecosystems in the Maritime Antarctic - Formation, Development and Disintegration. En: *Geoecology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes* (Editado por L. Beyer y M. Bölter), *Ecological Studies* 154:161-184
- TATUR, A.; A. MYRCHA y J. NIEGODZISZ 1997. Formation of Abandoned Penguin Rookery Ecosystems in the Maritime Antarctic. *Polar Biology* 17:405-417.
- THOMAS, D. H. 1975. Nonsite sampling in archaeology: up the creek without a site?. En: *Sampling in Archaeology*. (Editado por J. Mueller). University of Arizona Press, pp. 61-81.
- TONNI, E. P. 1983. Aves de un sitio arqueológico del área interserrana de la Provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* XX:3-10.
- TONNI, E. P. y J. H. LAZA 1980. Las aves de la fauna local Paso de Otero (Pleistoceno Tardío) de la Provincia de Buenos Aires. Su significación ecológica, climática y zoogeográfica. *Ameghiniana* Tomo XVII :313-322.
- TONNI, E. P. y C. P. TAMBUSSI 1986. Las aves del Cenozoico de la República Argentina. *Simposio Evolución de los vertebrados cenozoicos. Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2:131-142.
- TONNI, E. P., A. CIONE y R. PASQUALI 1998. Los climas del Cuaternario: causas y consecuencias. *Ciencia Hoy* 8:52-60.
- TONNI, E. P., A. L. CIONE y A. J. FIGINI 1999. Predominance of Arid Climates Indicated by Mammals in the Pampas of Argentina During the Late Pleistocene and Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 147:257-281.

TRAPANI, J. 1998. Hydrodynamic Sorting of Avian Skeletal Remains. *Journal of Archaeological Science* 25:477-487.

TRAVAINI, A.; J. A. DONÁZAR; A. RODRIGUEZ; O. CEBALLOS; M. FUNES; M. DELIBES y F. HIRALDO 1998a. Use of European hare (*Lepus europaeus*) carcasses by an avian scavenging assemblage in Patagonia. *Journal of Zoology* 246:175-181

TRAVAINI, A.; M. DELIBES y O. CEBALLOS 1998b. Summer Foods of the Andean Hog-Nosed Skunk (*Conepatus chinga*) in Patagonia. *Journal of Zoology* 246:457-460.

TRAVAINI, A.; S. C. ZAPATA; R. MARTINEZ-PECK y M. DELIBES 2000. Percepción y actitud humanas hacia la predación de ganado ovino por el zorro colorado (*Pseudalopex culpaeus*) en Santa Cruz, Patagonia Argentina. *Mastozoología Neotropical* 7:117-129.

TREJO, A. y D. GRIGERA 1998. Food Habits of the Great Horned Owl (*Bubo virginianus*) in a Patagonian Steppe in Argentina. *Journal of Raptor Research* 32:306-311.

TREJO, V. y D. JACKSON 1998. Cánidos patagónicos: identificación taxonómica de mandíbulas y molares del sitio arqueológico Cueva Baño Nuevo-1 (Alto Ñirehuao, XI Región). *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Ciencias Sociales)* 26:181-193.

URIBE C., P. y E. ZAMORA M. 1981. Origen y Geomorfología de la Punta Dungeness, Patagonia. *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Ciencias Naturales)* 12:143-158.

VALENTINE, J. W. y D. JABLONSKY 1993. Fossil Communities: Compositional Variation at Many Time Scales. En: *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives*. (Editado por R.E. Ricklefs y D. Schluter). The University of Chicago Press, Chicago, pp. 341-349.

VON THUNGEN, J. 1987. El puma. *Serie Folletines Fauna Silvestre (INTA) Especies* 6.

VUILLEUMIER, F. 1985. Forest Birds of Patagonia: Ecological Geography, Speciation, Endemism, and Faunal History. *Ornithological Monographs* 36:255-304.

VUILLEUMIER, F. 1993. Field Study of Allopatry, Sympatry, Parapatry, and Reproductive Isolation in Steppe Birds of Patagonia. *Ornitología Neotropical* 4:1-41.

VUILLEUMIER, F. 1994. Status of the Ruddy-headed Goose *Chloephaga rubidiceps* (Aves, Anatidae): a Species in Serious Danger of Extinction in Fuego-Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 67:341-349.

VUILLEUMIER, F. 1995. Components of Biodiversity in the Avifauna of Patagonian Steppes. *Southern Connection Newsletter* 7:6-17.

VUILLEUMIER, F. 1998. Avian Biodiversity in Forest and Steppe Communities of Chilean Fuego -Patagonia. *Anales del Instituto de la Patagonia. (Serie Ciencias Naturales)* 26:41-57.

WATERS, M. R. 1992. *Principles of Geoarchaeology. A North American Perspective*. The

University of Arizona Press, Tucson.

WILLIAMS, T. D. 1995. *The Penguins. Spheniscidae*. Oxford University Press, Oxford.

WING, S. L. , H. D. SUES, R. POTTS, W. DIMICHELE y A. K. BEHERENSMEYER 1992. Evolutionary Paleocology. En: *Terrestrial Ecosistemas through Time. Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*. (Editado por A. K. Behrensmeier, J. D. Damuth, W. A. DiMichele, R. Potts, H. D. Sues y S. L. Wing). University of Chicago Press, Chicago, pp. 1-13.

YORIO, P. 1998. Capítulo 13: Costa argentina. En: *Los Humedales de América del Sur. Una agenda para la conservación de la biodiversidad y las políticas de desarrollo*. (Editado por D. Blanco, A. Strappini, V. Junqueira Melo y S. Frazier) <http://www.wetlands.org>

YORIO, P.; P. D. BOERSMA y S. SWANN 1996. Breeding Biology of the Dolphin Gull at Punta Tombo, Argentina. *The Condor* 98:208-215.

YORIO, P.; E. FRERE; P. GANDINI y G. HARRIS 1998. Introducción. En: *Atlas de la distribución reproductiva de aves marinas en el litoral patagónico argentino*. (Editado por P. Yorio, E. Frere, P. Gandini y G. Harris). Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica, pp. 9-14.

YORIO, P. y F. QUINTANA 1996. Efectos del disturbio humano sobre una colonia mixta de aves marinas en Patagonia. *El Hornero* 14:60-66.

ZAPATA, S.; A. TRAVAINI y R. MARTÍNEZ-PECK 2001 Seasonal Feeding Habits of the Patagonian Hog-Nosed Skunk *Conepatus humboldtii* in Southern Patagonia. *Acta Theriologica* 46:97-102.

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE FILOSOFÍA Y LETRAS
Dirección de Bibliotecas