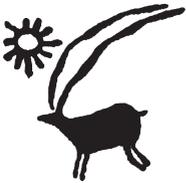


Las investigaciones sobre preservación de huesos de aves y mamíferos grandes en Patagonia (Argentina)

ISABEL CRUZ

Universidad Nacional de la Patagonia Austral
Lisandro de la Torre 1070, (9400) Río Gallegos, Santa Cruz, Argentina
isabelzooarqueologia@gmail.com

(Received 31 March 2014; Revised 9 June 2014; Accepted 6 July 2014)



RESUMEN: Se presentan los resultados de observaciones tafonómicas actuales efectuadas en Patagonia, con el objetivo de estimar el potencial de preservación de vertebrados con diferentes tamaños corporales. Los vertebrados de mayor tamaño son: el guanaco (*Lama guanicoe*), un miembro de la Familia Camelidae; un pinnípedo, el lobo marino sudamericano (*Otaria flavescens*), y un ave no voladora perteneciente al grupo de las Ratites, el ñandú patagónico (*Rhea pennata*). Los vertebrados pequeños considerados son aves voladoras de más de 1 kg y el pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*). Los huesos actuales de los vertebrados de mayor tamaño son más resistentes a los procesos tafonómicos y poseen mayores tiempos de exposición en la superficie terrestre. Los huesos de aves voladoras y pingüinos se destruyen rápidamente y sólo se preservan en situaciones especiales. Los registros fósiles de estos vertebrados serán completamente diferentes en relación a su integridad (*sensu* Binford, 1981) y su tendencia a la mezcla espacial y temporal.

PALABRAS CLAVE: TAFONOMÍA, VERTEBRADOS, OBSERVACIONES ACTUALES, POTENCIAL DE PRESERVACIÓN, PATAGONIA, ARGENTINA

ABSTRACT: The results of actualistic taphonomic studies in Patagonia aimed at evaluating the preservation potential of vertebrates with different body sizes are presented. Large vertebrates include the guanaco (*Lama guanicoe*); the South American sea lion (*Otaria flavescens*), and a flightless bird belonging to the Ratites, the Lesser Rhea (*Rhea pennata*). Small vertebrates are flying birds and a member of the Spheniscidae Family, the Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*). The large vertebrate bone record is the result of a long period of exposure on the ground surface, and its destruction is mainly due to weathering. The flying birds and penguin bone records are instead conditioned by a shorter subaerial exposure time. The future fossil records of these two groups vertebrates will be thus completely different as regards their integrity (*sensu* Binford, 1981) and their tendency towards spatial and temporal mixing.

KEYWORDS: VERTEBRATE TAPHONOMY, PRESERVATION POTENTIAL, ACTUALISTIC OBSERVATIONS, PATAGONIA, ARGENTINA

INTRODUCCION

Los huesos de animales pequeños suelen ser más susceptibles a los procesos destructivos que los de vertebrados de mayor tamaño (Andrews, 1990; Kowalewski, 1997; Faith & Behrensmeyer, 2006; entre otros). El tamaño corporal es una variable clave cuando se consideran los efectos de procesos como la meteorización y la acción de carnívoros. Los huesos de taxones pequeños son dañados más rápidamente por la meteorización (Behrensmeyer, 1978; Behrensmeyer *et al.*, 2003; Cruz, 2003, 2008, 2014; Prassack, 2011). Con respecto a los carnívoros, si bien en contextos ecológicos como los africanos pueden modificar y destruir una carcasa de gran tamaño, esto no ocurre en otros lugares y, además, la desaparición de restos de vertebrados pequeños suele ser más rápida y completa en todos los casos (Blumenshine, 1989; Behrensmeyer *et al.*, 2003; Faith & Behrensmeyer, 2006; Cruz, 2008, 2011; entre otros). Debido a esto, la presencia o ausencia de restos de animales pequeños en los depósitos zooarqueológicos y las características que posean los conjuntos de sus huesos deben ser evaluadas e interpretadas en función de un cuidadoso análisis tafonómico. Este análisis requiere de marcos de referencia a partir de los cuales se pueda comprender la historia de los conjuntos para, de esta manera, generar explicaciones arqueológicas adecuadas sobre la conducta humana (Gifford-González, 1991; Binford, 2001).

Los estudios actualísticos constituyen una vía apropiada para generar estos instrumentos teórico-metodológicos, no sólo porque son observaciones independientes de registros zooarqueológicos específicos sino, principalmente, porque permiten vincular las modificaciones y otras características de los restos con contextos ambientales particulares. Tal como afirman Kowalewski & Labarbera (2004), aunque el estudio de los procesos de fosilización abarca una gran variedad de temas y métodos, el abordaje actualístico continúa siendo el área más activa y crítica de la investigación tafonómica.

En este marco, el objetivo de este trabajo es presentar una síntesis de los resultados de investigaciones tafonómicas efectuadas en Patagonia, una amplia región que abarca el sur de Argentina y Chile, con el fin de evaluar y comparar las posibilidades de preservación de restos de animales de diferentes tamaños corporales (aves y mamíferos)

derivados de muertes naturales. Para esto, se utiliza información ya publicada, obtenida a partir de observaciones actuales (tanto propias como de otros investigadores) centradas en dos aspectos: la deposición de restos y las modificaciones previas a ser cubiertos por sedimentos (*sensu* Behrensmeyer *et al.*, 2000). El interés que presentan los conjuntos de superficie para discutir la preservación se relaciona con dos aspectos (Lyman, 1994). En primer lugar, es en la interface aire/suelo donde se concentra la mayor cantidad de pérdida de restos de vertebrados terrestres. Por otro lado, los efectos de los procesos son acumulativos y lo que sucede temprano en una historia tafonómica influencia lo que ocurre posteriormente. Esto implica que 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 lo que definirá un amplio espectro de propiedades de los conjuntos fósiles (incluidos los zooarqueológicos).

El potencial de preservación puede vincularse con algunas propiedades de los registros óseos, especialmente la tendencia al promediado temporal y a la mezcla espacial (Kowalewski, 1997). Según este investigador, los huesos más robustos son más resistentes a los procesos tafonómicos, por lo tanto, los taxones que posean huesos robustos tendrán un registro más completo en función de sus altas posibilidades de preservación. Pero, 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. Este modelo tafonómico plantea que también 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 deposición de restos y la intensidad de los agentes tafonómicos, entre otros).

Teniendo en cuenta estas afirmaciones de Kowalewski, y sobre la base de los estudios tafonómicos efectuados en Patagonia, en este trabajo: 1) se estima y compara el potencial de preservación de los huesos de los animales de mayor tama-

ño corporal de la región con el de algunos vertebrados más pequeños; 2) se relaciona el potencial de preservación con la fidelidad y resolución (*sensu* Behrensmeyer *et al.*, 2000) de los registros óseos de aves y mamíferos en la región en escala regional; y 3) se evalúan las posibilidades que tienen los huesos de aves y mamíferos para afectar la integridad (*sensu* Binford, 1981) de los depósitos arqueológicos en Patagonia.

AMBIENTES, FAUNA Y PROCESOS TAFONÓMICOS EN PATAGONIA

La Patagonia es una vasta península que se extiende al sur del continente sudamericano, entre los 39° y 55° S (Figura 1). Debido a las rigurosas condiciones climáticas y a un relieve que se caracteriza por la presencia de grandes mesetas al este de la cordillera de los Andes, el ambiente predominante en la región es la estepa (Oliva *et al.*, 2001), excepto en una estrecha franja a lo largo de

la cordillera, que se caracteriza por la presencia de los bosque subantárticos.

Sobre el océano Atlántico, la costa patagónica de Argentina se extiende por más de 3.500 km (Foro para la conservación del Mar Patagónico, 2008). La corriente de Malvinas, rica en nutrientes, sustenta una notable diversidad de seres vivos, entre los que destacan grandes concentraciones de aves marinas y pinnípedos. A diferencia de lo que ocurre en la zona costera, en el continente la baja productividad del ambiente y la baja diversidad estructural de los hábitats promueven una baja biomasa de vertebrados terrestres. Otro aspecto a señalar es el contexto de condiciones ecológicas de escasa competencia en la comunidad de carnívoros terrestres de Patagonia, constituida por predadores de tamaño mediano a pequeño, que cazan solitarios o en pareja y que poseen una menor capacidad de procesar y destruir huesos que los carnívoros africanos (Redford & Eisenberg, 1992). Con respecto a las aves carroñeras, la dieta de rapaces diurnas y nocturnas en Patagonia se centra en los lagomorfos introducidos y pequeños vertebrados, especialmente roedores (Jaksic, 1997; Travaini *et al.*, 1998; entre otros). Otras aves, como las gaviotas cocineras (*Larus dominicanus*) y las eskúas (*Catharacta skua*), son generalistas alimentarias y predan sobre huevos y pichones de varias especies patagónicas (Bertellotti & Yorio, 1999; entre otros). Aunque algunas de estas aves pueden modificar huesos de pequeños vertebrados (por ejemplo, Montalvo & Tallade, 2009; Montalvo *et al.*, 2011), los estudios tafonómicos en la región han mostrado que su acción es invisible en el registro óseo de superficie (por ejemplo, Cruz 1999, 2000, 2007a, 2011; entre otros).

Todas estas características de los ambientes y las comunidades de fauna son factores que determinan, por un lado, la preservación y destrucción de los restos de vertebrados en Patagonia y, por otro, la aplicabilidad de los modelos tafonómicos generados en otros lugares del mundo. Esto se debe a que son las características de la dinámica ecológica las que definen las tasas de depositación de restos, los lugares en que los mismos serán más probablemente depositados o el grado de reciclado a que estarán sometidos. Además, como los ecosistemas patagónicos son marcadamente diferentes a los ecosistemas africanos en los que se efectuaron gran parte de los estudios de este tipo, es necesario generar modelos específicos, apropiados para entender las historias tafonómicas de los depósitos de huesos en la región.



FIGURA 1

Ubicación de la Patagonia.

ASPECTOS METODOLOGICOS

Todas las investigaciones que se mencionan son observaciones actuales que se abordaron en escalas espaciales amplias y partieron de un enfoque naturalista (*sensu* Marean, 1995; Cleghorn & Marean, 2007). Esto último implica que no se realizaron en laboratorios o ambientes controlados sino que se centraron en huesos depositados naturalmente. Tanto la escala espacial como el enfoque permiten registrar la diversidad y la regularidad que caracterizan a los procesos tafonómicos en función de las condiciones imperantes en distintos contextos (Behrensmeyer & Dechant-Boaz, 1980; Cruz, 2009; entre otros).

Tal como efectuaron diversos investigadores en otros lugares del mundo (Behrensmeyer, 1978; Blumenschine, 1989; Tappen, 1995; Behrensmeyer *et al.*, 2003; Faith & Behrensmeyer, 2006; entre otros), algunos de los estudios en Patagonia se efectuaron a partir de transectas en diversos hábitats, estableciendo las variaciones del registro óseo en el espacio. Este es el caso de las investigaciones de Borrero (1988, 1989, 1990), Muñoz &

Savanti (1998), Belardi (1999), Borella (2004), Cruz (2004, 2007a, 2007b, 2008, 2009), Borrero *et al.* (2005), Borella & Muñoz (2006) y Borella & Borrero (2010). Otros efectuaron observaciones a largo plazo (*sensu* Haynes, 1988) como Borrero (2007), Cruz & Muñoz (2010, 2011) y Muñoz & Cruz (2014), registrando los cambios a través del tiempo.

Las observaciones se efectuaron en diversos hábitats del sur de Patagonia, abarcando la estepa patagónica, su ecotono con el bosque andino y la costa atlántica, incluyendo un amplio espectro ambiental de la región. Desde el punto de vista taxonómico, las especies cuyos registros óseos se comparan en este trabajo son las siguientes: guanaco (*Lama guanicoe*), lobo marino sudamericano (*Otaria flavescens*), ñandú patagónico (*Rhea pennata*), pingüino patagónico o de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) y diversas aves voladoras de tamaño mediano a grande (de las Familias Phalacrocoracidae, Anatidae, Tinamidae, Laridae, entre otras). Todas estas especies son características de la región y aparecen recurrentemente representadas en los depósitos arqueológicos (Figura 2).

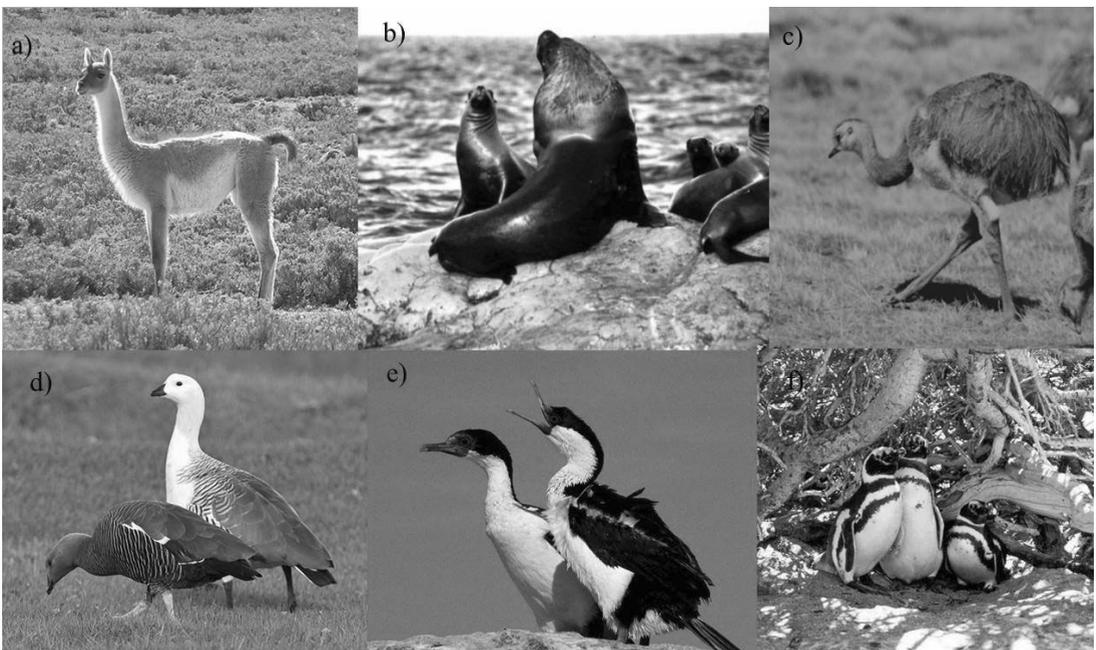


FIGURA 2

Algunas de las especies patagónicas consideradas en este trabajo. a) guanaco (*Lama guanicoe*); b) lobo marino sudamericano (*Otaria flavescens*); c) ñandú patagónico (*Rhea americana*); d) cauquén común (*Chloephaga picta*); e) cormorán imperial (*Phalacrocorax atriceps*); f) pingüino patagónico (*Spheniscus magellanicus*).

Para evaluar el potencial de preservación y las posibilidades de afectar la integridad de los registros arqueológicos de cada uno de los taxones considerados, se seleccionaron las siguientes variables, según lo expresado por los autores en cada una de las fuentes consultadas:

- 1) *Distribución espacial de los restos*: 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 (Behrensmeyer, 1991).
- 2) *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 (Behrensmeyer, 1991; Tappen, 1995). Se consideraron tres categorías: carcasas, concentraciones de huesos y huesos aislados.
- 3) *Grado de 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-González, 1991). Se consideraron dos categorías: huesos articulados y desarticulados.
- 4) *Presencia/ausencia de líquenes y musgo*: su presencia es un indicador de la estabilización del espécimen óseo (Borella, 1998).
- 5) *Estadios de meteorización*: se consideraron los estadios propuestos por Behrensmeyer (1978) para mamíferos de más de 5 kg y para aves (Behrensmeyer *et al.*, 2003). La meteorización mide el paso del tiempo tafonómico, por lo que permite evaluar los tiempos relativos de exposición antes de la destrucción o la cobertura por sedimentos.
- 6) *Presencia/ausencia de modificaciones por carnívoros*: son un indicador de la actividad de estos actores tafonómicos (tanto mamíferos como aves), en lo que refiere a la destrucción de restos y a su transporte.
- 7) *Fracturas*: se consideró la presencia/ausencia, independientemente de su origen.

CARACTERÍSTICAS DEL REGISTRO OSEO ACTUAL EN PATAGONIA

Como base para entender la distribución y características de los conjuntos de huesos en Patagonia se partió de los siguientes supuestos. En primer lugar, la cantidad de restos de vertebrados que se depositan en un ambiente tiene que ver con el tamaño de la población y las tasas de mortalidad de las especies (Behrensmeyer & Dechant-Boaz, 1980). Además, se espera que los animales usualmente mueran donde vivieron y que sus huesos no serán completamente dispersados y distribuidos al azar, sino que presentarán un patrón consistente para cada grupo de organismos (Behrensmeyer & Dechant-Boaz, 1980; Haynes, 1995).

En el sur de Patagonia, la mayor depositación de huesos ocurre en la costa del mar, en donde las especies marinas, tanto aves como mamíferos, tienen una gran diversidad y biomasa. Durante el período reproductivo hay grandes agregaciones de individuos en las áreas de nidificación y apostaderos, en donde se concentra la mortalidad. Lejos de la costa, en la estepa y el bosque, estas variables presentan valores marcadamente menores, ya que la fauna es menos diversa, menos abundante y más dispersa. Por lo tanto, en lo que respecta a la depositación de huesos en el sur de Patagonia continental, se puede esperar un gradiente que incluye una mayor cantidad de restos en la costa del mar, que disminuye a medida que nos alejamos de ella, con los valores más bajos en el bosque (Cruz, 2000, 2004, 2008, 2009).

En este marco general para la región, a continuación se detallan las características que presenta el registro óseo actual de cada uno de los taxones elegidos.

El guanaco (Lama guanicoe)

Es un ungulado de la Familia Camelidae, que pesa entre 80-120 kg (Cunazza *et al.*, 1995) (Figura 2a). Tiene una amplia distribución geográfica, cuyo eje es la cordillera de los Andes desde el norte de Perú hasta Tierra del Fuego, y está adaptado a gran cantidad de ambientes. En Patagonia se lo encuentra desde la costa atlántica hasta el ecotono estepa-bosque andino, aunque en la Isla Grande de Tierra del Fuego también se lo encuentra en el bosque.

Debido a que fue la principal presa de los cazadores patagónicos, el guanaco es el vertebrado más estudiado desde el punto de vista tafonómico en la región. Las investigaciones efectuadas desde 1980 permitieron determinar que sus huesos se depositan naturalmente en todo tipo de ambientes y hábitats (Borrero, 1988, 1989, 1990, 2007; Cruz, 2000, 2008; Cruz & Muñoz, 2010), incluyendo los abrigos rocosos (Cruz, 2000, 2008, 2009; Belardi & Rindel, 2008). A nivel regional, los restos de guanaco se distribuyen de manera casi homogénea, aunque las carcasas se concentran principalmente en lugares de matanza de pumas (Borrero, 2001; Borrero *et al.*, 2005), a lo largo de líneas de alambrado en las que mueren enredados (Borrero, 1988, 1990; Borrero *et al.*, 2005), en el fondo de uadis o «cañadones», abrigos rocosos o lugares protegidos, en donde mueren por estrés invernal (Borrero, 1990, 2001, 2007; Cruz, 2000, 2009; Borrero *et al.*, 2005; Belardi & Rindel, 2008). Con excepción de estos sectores puntuales, en el resto del paisaje predominan los huesos desarticulados y aislados (Cruz, 2000, 2007b, 2008; Borrero *et al.*, 2005).

Un alto porcentaje (42%) de los huesos aislados están total o parcialmente cubiertos por líquenes o musgo (Cruz, 2000, 2007b), lo cual implica una cierta estabilidad en la superficie terrestre (Borella, 1998). Además, todos los restos de guanaco presentan escasas modificaciones por carnívoros y altos porcentajes de fracturas, debidas tanto al pisoteo como a la acción de los carnívoros y la meteorización (Borrero, 1988, 1989, 1990, 2001; Cruz, 2000, 2007b, 2008; Borrero *et al.*, 2005). Con respecto a la meteorización, hay que señalar dos aspectos. En primer lugar, el perfil de meteorización de huesos de guanaco (Figura 3), obtenido a partir de relevamientos en transectas, se caracteriza por la representación de todos los estadios y el predominio de huesos levemente meteorizados (estadios 1 y 2) y meteorizados (estadios 3, 4 y 5) (Cruz, 2000, 2007b, 2008, 2014). En segundo lugar, los estudios a largo plazo efectuados por Borrero (2007) permitieron establecer que, en Tierra del Fuego, las tasas de meteorización de huesos de guanacos son más rápidas que las definidas para ungulados africanos por Behrensmeyer (1978). Otro estudio a largo plazo (Cruz & Muñoz, 2011) mostró que, en un mismo contexto ambiental, los huesos de guanaco tienen tasas de meteorización más rápidas que las de lobos marinos.

En síntesis, todas estas características del registro óseo actual muestran que los huesos de guanaco

pueden tener largos tiempos de exposición en la superficie terrestre, lo que permite su desarticulación, dispersión y modificación antes de que sean cubiertos por sedimentos o se produzca la destrucción total.

Lobo marino común sudamericano (*Otaria flavescens*)

Este es otro mamífero muy representado en depósitos arqueológicos del sector costero del sur de Patagonia. Su distribución abarca toda Sudamérica y en la Patagonia de Argentina se lo encuentra en las costas continentales e insulares del océano Atlántico, en apostaderos reproductivos y de asentamiento (Crespo *et al.*, 2008). Con respecto a su tamaño corporal, presenta un gran dimorfismo sexual, ya que los machos pueden pesar hasta 500 kg, mientras que las hembras sólo alcanzan los 150 kg (Figura 2 b).

La depositación natural de restos de estos animales se restringe a la faja costera y es mayor en los sectores asociados a las áreas de cría (Borrero, 2004; Borella & Borrero, 2010). Además, estos animales pueden morir en el mar y sus restos ser depositados por la marea en sectores alejados de los apostaderos (Borrero, 2004).

El registro óseo actual de los lobos marinos se caracteriza, por lo tanto, por el predominio de huesos desarticulados y aislados a lo largo de toda la línea costera, con excepción de aquellos sectores mencionados, en donde hay concentraciones de huesos y carcasas con diferentes grados de articulación (Cruz, 2003; Borrero, 2004; Borella & Muñoz, 2006; Borella & Borrero, 2010). A diferencia de lo que ocurre con los restos de guanaco, los huesos de lobos marinos no son afectados por los carnívoros, aunque la acción de algunas aves puede modificar los tejidos blandos (Cruz, 2003; Borrero, 2004; Borella & Borrero, 2010). Como en el caso del guanaco, sus huesos pueden presentar líquenes o musgo (Cruz, 2003; Borella & Muñoz, 2006), pero a diferencia de lo que ocurre con los de guanaco, las fracturas son menos frecuentes (Borella & Borrero, 2010). Un aspecto a considerar es que, en función de las características del cuero y otros tejidos blandos así como de la anatomía de estos animales, la desarticulación y dispersión de sus huesos es más lenta que la estimada para los de guanaco (Muñoz & Cruz, 2014).

El perfil de meteorización en Patagonia continental (Figura 3) muestra que, aun cuando hay una gran diversidad de estadios representados, predominan los huesos meteorizados (estadios 3, 4 y 5) (Cruz & Muñoz, 2011; Cruz, 2014). Lo mismo fue detectado en Isla Grande de Tierra del Fuego (Borella & Muñoz, 2006). Es necesario tener en cuenta que los huesos de lobos marinos meteorizan más lentamente, lo cual implica que el tiempo involucrado en alcanzar los estadios más altos es mayor (Cruz & Muñoz, 2011; Cruz, 2014).

Todas las características enunciadas implican que, como la desarticulación y dispersión de los restos de lobos marinos es lenta y como sus huesos no son afectados por los carnívoros, la destrucción se debe en gran medida a la meteorización, en función de tiempos de exposición prolongados.

Aves voladoras

Las aves voladoras consideradas incluyen especies de tamaño mediano a grande (más de 1 kg), que tienen interés para los estudios tafonómicos debido a que son las de posible utilidad económica para las poblaciones humanas del pasado (Figura 2 d y e; como dos ejemplos).

Los restos de estas aves se depositan preferentemente en los humedales de la estepa y en la costa del mar (Muñoz & Savanti, 1998; Cruz, 2000, 2004, 2008, 2009, 2011), pero también se acumulan en sectores recurrentemente utilizados por sus

predadores, como los abrigos y oquedades rocosas (Cruz, 2000, 2009, 2011; Fernández *et al.*, 2010). Su paisaje óseo se caracteriza por la presencia de carcasas y huesos articulados que generalmente se presentan en concentraciones (Cruz, 2000, 2008). Muestran escasas fracturas y no se registran huesos con líquenes o musgo (Cruz, 2000, 2007b, 2009). Si bien los especímenes observados presentan muy pocas modificaciones por carnívoros, esto se debe a una historia tafonómica diferente a la de los grandes mamíferos. En este caso, los carnívoros promueven una gran destrucción inicial, a la vez que transportan gran parte de las carcasas o elementos a sus madrigueras o lugares de alimentación (Cruz, 2000, 2007a, 2011; Fernández *et al.*, 2010; entre otros).

Tal como fuera registrado en otros lugares del mundo (Behrensmeyer *et al.*, 2003; Prassack, 2011), en Patagonia el perfil de meteorización de las aves voladoras es completamente diferente al de los mamíferos (Cruz, 2003, 2008, 2014). En este caso (Figura 4), la mayor representación corresponde a los huesos frescos y en estadio 1, con menos presencia del estadio 2 y muy pocos huesos que alcanzan los estadios más altos. Las investigaciones mostraron que los huesos de aves meteorizan más rápidamente y, debido a que son más afectados por los procesos tafonómicos, gran parte de los especímenes se destruye antes de alcanzar los estadios más altos (Muñoz & Savanti, 1998; Cruz, 2008, 2014).

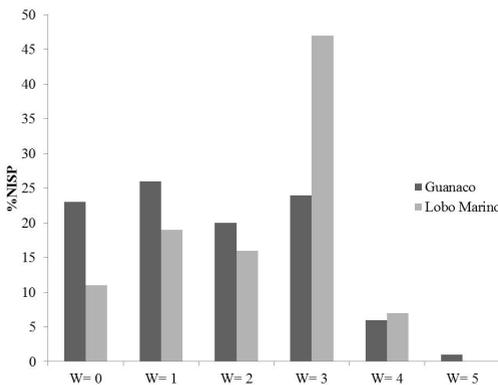


FIGURA 3

Perfiles de meteorización de huesos de mamíferos en Patagonia. (Datos tomados de Cruz, 2000, 2003, 2007b, 2008, 2009). NISP guanaco = 1676; NISP lobo marino = 539.

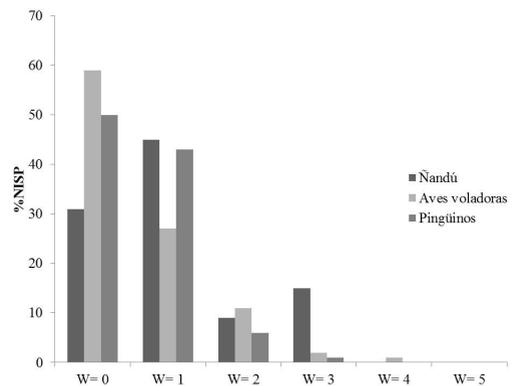


FIGURA 4

Perfiles de meteorización de huesos de aves en Patagonia. (Datos tomados de Belardi (1999), Cruz (2000, 2001, 2003, 2007a, 2008, 2009, 2011). NISP aves voladoras = 468; NISP pingüinos = 2978; NISP ñandú = 96.

Sintetizando, los huesos de aves voladoras son muy afectados por la acción de carnívoros y la meteorización, que promueven su rápida desarticulación, dispersión y destrucción. Permanecen poco tiempo en la superficie terrestre y aquellos que no son rápidamente cubiertos por sedimentos serán destruidos en un lapso corto.

Pingüino patagónico o de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*)

Como todos los pingüinos, esta es un ave no voladora, que pesa aproximadamente 4 kg (Figura 2 f). Su distribución reproductiva abarca las costas de Patagonia en Argentina y Chile, en donde nidifica en grandes agregaciones que incluyen miles de individuos (Schiavini *et al.*, 2005).

Los restos de pingüinos se depositan y acumulan principalmente en sus áreas de nidificación y en algunos sectores salientes de la costa, en los que es frecuente que descansen durante su migración invernal o sus viajes de alimentación (Cruz, 2007a). La cantidad y densidad de restos de estas aves disminuye a medida que aumenta la distancia con respecto a las áreas de nidificación (Cruz, 1999, 2004, 2007a).

Su registro óseo se caracteriza por las extensas acumulaciones vinculadas a los nidos, en las que se registraron grandes cantidades de carcasas y de huesos articulados (Cruz, 2007a). En los sectores sin nidos o alejados de las áreas de nidificación, los restos de pingüinos se presentan como carcasas aisladas con distintos grados de articulación y concentraciones de huesos derivadas de un único individuo así como algunos pocos huesos aislados (Muñoz & Savanti, 1998; Cruz, 1999, 2004, 2007a), todo lo cual señala la depositación reciente de uno o pocos individuos.

En todos los casos, los huesos presentan bajos porcentajes de fracturas y no se detectó la presencia de especímenes con musgos o líquenes (Cruz, 2004, 2007a). A diferencia de lo que ocurre con las aves voladoras, sus huesos son poco afectados por la acción de los carnívoros. Esto se debe a que los principales predadores en las colonias de nidificación son otras aves, que si bien actúan sobre los tejidos blandos, no modifican los huesos. Además, la gran oferta de carcasas debido a la alta mortalidad que se registra durante el período de nidificación y cría, promueve que los mamíferos predado-

res y carroñeros casi no modifiquen las carcasas, ya que pueden elegir el consumo de algunas partes seleccionadas (Cruz, 1999, 2004, 2007a).

El perfil de meteorización de huesos de pingüinos (Figura 4), contrariamente a lo esperado debido a sus particularidades anatómicas y de la estructura ósea, no presenta grandes diferencias con el de aves voladoras (Cruz, 2007a, 2009, 2014). Sin embargo, tiene mayor representación del estadio 1, lo cual seguramente se debe al gran aporte de carcasas y huesos debido a la mortalidad vinculada a las colonias de nidificación.

Entonces, las historias tafonómicas de los huesos de pingüinos son similares a las de las aves voladoras. La gran diferencia se debe a la gran depositación y acumulación de restos, que promueve la preservación de al menos parte de estos depósitos.

Ñandú patagónico (*Rhea pennata*)

El ñandú patagónico es un ave no voladora del grupo de las Ratites, característica de la estepa patagónica en Argentina y Chile hasta el estrecho de Magallanes (Drenowatz *et al.*, 1995). Dado que pesa alrededor de 27 kg, constituye un caso particular entre las aves de esta región, por su gran tamaño corporal y su anatomía orientada a la locomoción terrestre (Figura 2c).

Sus restos son muy escasos en todos los ambientes patagónicos y se distribuyen en sectores de la estepa hasta la costa del mar, especialmente en los humedales (Cruz, 2003, 2009, 2011). El registro óseo de los ñandúes está constituido por huesos aislados, generalmente elementos pertenecientes a las extremidades posteriores, y por escasas carcasas parciales. Pero las ocurrencias más registradas son las concentraciones conformadas por los huesos de un único individuo.

A diferencia de lo que ocurre con los restos de otras aves, se registraron especímenes de ñandú con líquenes o musgo (10%), así como con modificaciones por carnívoros (10%) (Belardi, 1999; Cruz, 2003, 2007b). Una característica particular del registro óseo de estas aves es la altísima representación de los elementos de las extremidades posteriores (Cruz & Elkin, 2003; Cruz, 2007b, 2011).

Con respecto al perfil de meteorización (Figura 4), se destaca con respecto al de las otras aves por la gran presencia de huesos meteorizados (estadios

1, 2 y 3) (Belardi, 1999; Cruz, 2007b, 2014), que generalmente corresponden a las extremidades posteriores.

Entonces, aun cuando gran parte del esqueleto de los ñandúes puede tener una historia tafonómica similar a las de otras aves, sus extremidades posteriores, que poseen mayores tiempos de exposición, se asemejan a las de los huesos de vertebrados terrestres como el guanaco.

POTENCIAL DE PRESERVACIÓN

Un importante objetivo de la tafonomía es desarrollar y comparar medidas del potencial de preservación de los restos de diferentes organismos en diversos contextos ambientales (Behrensmeyer *et al.*, 2000). Las propiedades del registro óseo del

sur de Patagonia presentadas aquí son una vía para abordar el tema, comparando la preservación de vertebrados de diferentes tamaños corporales en un ambiente diferente al de los estudios tafonómicos clásicos.

Las propiedades enumeradas permiten afirmar que, en la superficie terrestre, los huesos de vertebrados grandes (en este caso, de guanacos y lobos marinos sudamericanos) pueden tener historias tafonómicas más largas que los de vertebrados pequeños. El registro óseo de mamíferos grandes (Figura 5) está constituido por una alta proporción de huesos desarticulados y en su mayoría aislados, 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 total. Los carnívoros (tanto mamíferos como aves), no tienen un papel importante en la destrucción de los



FIGURA 5

Registro óseo de mamíferos en Patagonia. a) Carcasa de guanaco (*Lama guanicoe*); b) carcasa de lobo marino sudamericano (*Otaria flavescens*); c) tibia de guanaco en estadio de meteorización 4; d) húmero de lobo marino en estadio de meteorización 2.

huesos de mamíferos grandes, que 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 presenta un amplio espectro de estadios, con preponderancia de los estadios 1, 2 y 3, lo que también 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 y estabilidad durante un tiempo prolongado.

En cambio, los restos de los vertebrados más pequeños tienen trayectorias tafonómicas en las que las modificaciones se adquieren más rápidamente. Este es el caso de los huesos de aves (Figura 6) que, a pesar de su aparente fragilidad, pueden ser tan resistentes como los de mamíferos de similar tamaño (Dumont, 2010; Tambussi & Degrange, 2013) o incluso, bajo ciertas condiciones, de mayor tamaño corporal (Nicholson, 1996, 1998). Las propiedades del registro óseo de aves en Patagonia permiten afirmar que, aunque se depositan huesos más frecuentemente, éstos permanecen en la superficie un tiempo menor que los de mamíferos grandes. Los huesos de aves voladoras se registraron desarticulados en la mayoría de los casos, pero hubo altos porcentajes de huesos articulados y en concentraciones. Estas características, unidas 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

ra 6) que, a pesar de su aparente fragilidad, pueden ser tan resistentes como los de mamíferos de similar tamaño (Dumont, 2010; Tambussi & Degrange, 2013) o incluso, bajo ciertas condiciones, de mayor tamaño corporal (Nicholson, 1996, 1998). Las propiedades del registro óseo de aves en Patagonia permiten afirmar que, aunque se depositan huesos más frecuentemente, éstos permanecen en la superficie un tiempo menor que los de mamíferos grandes. Los huesos de aves voladoras se registraron desarticulados en la mayoría de los casos, pero hubo altos porcentajes de huesos articulados y en concentraciones. Estas características, unidas 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



FIGURA 6

Registro óseo de aves en Patagonia. a) Carcasa de cormorán del Neotrópico (*Phalacrocorax olivaceus*) modificada por aves; b) carcasa de ñandú patagónico (*Rhea pennata*) modificada por cánidos; c) esternón de ave voladora perforado por aves; d) carcasa de pingüino patagónico (*Spheniscus magellanicus*) modificada por aves; e) tarsometatarso de ñandú patagónico en estadio de meteorización 4.

recientes al momento de la observación. Confirmando esta apreciación, los porcentajes de fracturas son más bajos que los de mamíferos y no se registró la presencia de líquenes o musgo en ninguno de los especímenes. Sus huesos permanecen poco tiempo en la superficie terrestre y aquellos que no sean rápidamente sepultados serán destruidos en un corto lapso.

Como en el caso de los huesos de aves voladoras, los de pingüinos presentan perfiles de meteorización sesgados hacia los estadios más bajos, debido a lo cual es posible establecer que su duración en la superficie terrestre también 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 (Cruz, 2004), los que junto a la meteorización constituyen un importante factor de destrucción. Pero en este caso, dos variables –la abundancia y la densidad de los restos– permiten pensar que el potencial de preservación será diferente al de las otras aves. La gran cantidad y concentración de los huesos posibilitará que al menos algunos de ellos se conserven hasta su sepultamiento. Es decir que, independientemente del hecho que las propiedades intrínsecas de los huesos de estas aves puedan facilitar una rápida destrucción, la alta depositación en sectores acotados del espacio promueve la conservación de al menos parte de estos restos.

Con respecto al registro óseo de los ñandúes, constituye un caso intermedio entre el de los mamíferos y las otras aves, lo cual puede vincularse tanto a su mayor tamaño corporal como a su anatomía orientada a la locomoción terrestre (Cruz & Elkin, 2003). Si bien las observaciones sobre la supervivencia de huesos de ñandú 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 en la superficie terrestre. Estos tiempos 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. El hecho de que 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. Esta mayor

supervivencia se expresa diferencialmente en el esqueleto de los ñandúes, ya que existe una mayor representación de las extremidades posteriores. Podría afirmarse que parte del esqueleto de los ñandúes comparte con el de aves voladoras la tendencia hacia una rápida destrucción, sea por carnívoros 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 la cobertura por sedimentos.

En síntesis, en Patagonia se ha registrado un gradiente de posibilidades de preservación para los huesos de los animales considerados. El potencial más alto es el que presentan los huesos de lobos marinos y de guanaco (los animales de mayor tamaño corporal), teniendo en cuenta que en un mismo contexto, los huesos de lobos marinos perdurarán más que los de guanacos. Las extremidades posteriores de ñandú, el ave de mayor tamaño, tiene un potencial de preservación similar al de los huesos de guanaco, mientras que el resto de su esqueleto comparte con las aves voladoras una rápida destrucción. Los huesos de pingüinos se ubican en cuarto lugar, su potencial de preservación se diferencia del de otras aves por su abundancia (factor extrínseco del modelo de Kowalewski). Los restos de aves voladoras son los que poseen el potencial de preservación más bajo.

PRESERVACIÓN, RESOLUCIÓN Y FIDELIDAD DEL REGISTRO ÓSEO

Cuando se menciona la «fidelidad» de un registro fósil, se hace referencia a sus posibilidades de capturar información biológica original, por ejemplo, el patrón espacial, la presencia/ausencia de especies y su abundancia relativa. La «resolución» hace referencia a la nitidez con que los restos de un depósito pueden ser asignados a un lapso o a un espacio específico (Behrensmeier *et al.*, 2000).

La simplificación del modelo de Kowalewski es útil para plantear algunas características de grano grueso de los registros óseos de mamíferos grandes y aves en el sur de Patagonia. A partir de los estudios actualísticos, se estableció 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 tie-

nen mayores posibilidades de preservarse, pero a la vez son más proclives al promediado temporal y espacial.

Los huesos de aves voladoras se destruyen más rápidamente que los de mamíferos, por lo que 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. Estas situaciones de preservación permitirán un registro de alta resolución temporal y gran fidelidad espacial.

Gran parte de los huesos de los ñandúes 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 pingüinos 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 en las áreas de nidificación, 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.

PRESERVACIÓN E INTEGRIDAD DEL REGISTRO ÓSEO

Binford (1981) define a la «integridad» de un depósito zooarqueológico como la homogeneidad relativa de los agentes responsables de la acumulación de los materiales que lo constituyen. Esto implica la necesidad de evaluar las posibilidades de mezcla de restos depositados por los humanos con los derivados de muertes naturales en un mismo contexto.

El potencial de preservación de cada taxón permite evaluar las posibilidades que cada uno de ellos tienen para afectar la integridad de los registros zooarqueológicos. Lo primero que debe tenerse en cuenta es que estas posibilidades son diferentes para aves y mamíferos y que, además dependen de la distribución del registro arqueológico

(Borrero, 2001) y de los procesos que gobiernan la depositación de huesos en un sector del paisaje (Cruz, 2003, 2009).

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 una rápida cobertura por sedimentos o en donde se atemperen los factores ambientales. Es decir que la mezcla será más factible en lugares específicos de un paisaje, por ejemplo, los abrigos rocosos que en Patagonia son lugares privilegiados para las excavaciones arqueológicas. Además, también 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. El registro arqueológico costero de Patagonia se caracteriza por la presencia de depósitos en los que generalmente hay gran cantidad de restos orgánicos. Se han detectado grandes sectores de la costa en los que, por ejemplo, las áreas de reproducción de pingüinos en el continente coinciden con depósitos arqueológicos, que son afectados de diversas maneras por las aves nidificantes (Cruz, 1999, 2001, 2004).

En cambio, como los huesos de mamíferos grandes son más duraderos, pueden afectar registros arqueológicos en mayor diversidad de situaciones. Las diferencias están dadas por la depositación de huesos de cada especie. El guanaco tiene una distribución casi homogénea en Patagonia, desde la costa del mar hasta el ecotono con el bosque cerca de la cordillera, por lo que la depositación natural de sus huesos puede afectar depósitos arqueológicos en diferentes hábitats y ambientes. En cambio, la depositación de restos de lobos marinos está acotada a una estrecha franja costera, por lo que la mezcla sólo puede ocurrir allí.

CONSIDERACIONES FINALES

La tafonomía es el estudio de los procesos de preservación de los restos orgánicos y de la forma en que los mismos afectan la información que puede brindar el registro fósil (Behrensmeyer *et al.*, 2000). En el caso del registro zooarqueológico, si no está claro cómo operan los factores de preservación es muy difícil que pueda obtenerse información adecuada para comprender la historia humana. En otras palabras, gran parte de la tarea

de los zooarqueólogos consiste en establecer la historia de formación de los depósitos que investigan, para luego proceder a evaluar la forma en que el registro en cuestión permite avalar o descartar las hipótesis acerca de la conducta humana.

Patagonia, en el sur del continente sudamericano, presenta condiciones ambientales y ecológicas particulares que, desde el punto de vista tafonómico, constituyen contextos completamente diferentes a los involucrados en los estudios clásicos. Esto implica que los modelos generados en otros lugares del mundo no son siempre útiles y requiere que se generen nuevos marcos de referencia para comprender adecuadamente los registros óseos que constituyen la base de las interpretaciones zooarqueológicas. A partir de estos marcos de referencia se podrá evaluar el impacto de los procesos tafonómicos sobre restos de diferentes vertebrados, dilucidar la historia de formación y abordar adecuadamente el significado de la representación taxonómica y anatómica en depósitos arqueológicos, que generalmente incluyen varios taxones.

AGRADECIMIENTOS

Una versión preliminar de este trabajo fue presentada en el Simposio «*La fauna menor en los conjuntos arqueofaunísticos sudamericanos. ¿Agentes disturbadores o recursos económicos?*», durante el III Congreso Nacional de Zooarqueología Argentina, Tilcara (Jujuy Argentina), Septiembre de 2013, mi agradecimiento a las coordinadoras por invitarme a participar de esta publicación. A Véronique Laroulandie por sus comentarios, que mejoraron este trabajo. Este es un resultado de los proyectos UNPA 29/A302 y PIP/CONICET 112-201201-00359.

REFERENCIAS

- ANDREWS, P. 1990. *Owls, Caves and Fossils*. The University of Chicago Press, Chicago.
- BEHRENSMEYER, A.K. 1978: Taphonomic and Ecological Information from Bone Weathering. *Paleobiology* 4: 150-162.
- BEHRENSMEYER, A.K. 1991: Terrestrial Vertebrate Accumulations. In: Allison, P.A. & Briggs, D.E.G. (eds.): *Archaeofauna* 24 (2015): 209-224
- Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*: 291-335. Plenum Press, New York.
- BEHRENSMEYER, A.K. & DECHANT-BOAZ, D.E. 1980: The Recent Bones of Amboseli Park, Kenya, in Relation to East African Paleoeology. In: Behrensmeier, A.K. & Hill, A.P. (eds.): *Fossils in the Making. Vertebrate Taphonomy and Paleoeology*: 72-92. University of Chicago Press, Chicago.
- BEHRENSMEYER, A.K.; KIDWELL, S.M. & GASTALDO, R. 2000: Taphonomy and Paleobiology. In: Erwin, D.H. & Wing, S.L. (eds.): *Deep Time. Paleobiology's Perspective*, Suplemento de *Paleobiology* 26: 103-147.
- BEHRENSMEYER, A.K.; STAYTON, C.T. & CHAPMAN, R.E. 2003: Taphonomy and ecology of modern avifaunal remains from Amboseli Park, Kenya. *Paleobiology* 29: 52-70.
- BELARDI, J.B. 1999: Hay choiques en la terraza. Información tafonómica y primeras implicaciones arqueofaunísticas para Patagonia. *Arqueología. Revista de la Sección Prehistoria, Universidad de Buenos Aires* 9: 163-185.
- BELARDI, J.B. & RINDEL, D. 2008: Taphonomic and archaeological aspects of massive mortality processes in guanaco (*Lama guanicoe*) caused by winter stress in Southern Patagonia. *Quaternary International* 180: 38-51.
- BERTELOTTI, M. & YORIO, P. 1999: Spatial and Temporal Patterns in the Diet of the Kelp Gull in Patagonia. *The Condor* 101: 790-798.
- BINFORD, L.R. 1981. *Bones. Ancient Men and Modern Myths*. Academic Press, New York.
- BINFORD, L.R. 2001: *Constructing Frames of Reference*. University of California Press, California.
- BLUMENSCHINE, R.J. 1989: A Landscape Taphonomic Model of the Scale of Prehistoric Scavenging Opportunities. *Journal of Human Evolution* 18: 345-371.
- BORELLA, F. 1998: Tafonomía. Líquenes y musgos en el Norte de Tierra del Fuego. Notas Preliminares. *Revista del Museo de Historia Natural de San Rafael* XX: 81-85.
- BORELLA, F. 2004: *Tafonomía Regional y Estudios Arqueofaunísticos de Cetáceos en Tierra del Fuego y Patagonia Meridional*. B.A.R. (International Series) 1257. Oxford.
- BORELLA, F. & BORRERO, L.A. 2010: Observaciones tafonómicas acerca de la desarticulación de carcasas de pinnípedos en ambientes litorales, el caso de Isote Lobos (Golfo San Matías, Río Negro). En: Gutiérrez, M.A.; De Nigris, M.; Fernández, P.M.; Giardina, M.; Gil, A.; Izeta, A.; Neme, G. & Yacobaccio, H. (eds.): *Zooarqueología a principios del siglo XXI. Aportes teóricos, metodológicos y casos de estudio*: 371-379. Ediciones del Espinillo, Buenos Aires.

- BORELLA, F. & MUÑOZ, A.S. 2006: Observaciones tafonómicas sobre restos de pinnípedos en la costa norte fueguina (Argentina). *Intersecciones en Antropología* 7: 399-403.
- BORRERO, L.A. 1988: Estudios tafonómicos en Tierra del Fuego: su relevancia para entender procesos de formación del registro arqueológico. En: Yacobaccio, H. (ed.): *Arqueología Contemporánea Argentina*: 13-32. Ediciones Búsqueda, Buenos Aires.
- 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. 2001: Regional Taphonomy: Background Noise and the Integrity of the Archaeological Record. In: Kuznar, L.A. (ed.): *Ethnoarchaeology of Andean South America. Contributions to Archaeological Method and Theory*: 243-254. International Monographs in Prehistory. Ethnoarchaeological Series 4. Ann Arbor, Michigan.
- BORRERO, L.A. 2004: Tafonomía Regional: el caso de los pinnípedos. En: Civalero, M.T.; Fernández, P.M. & Guraieb, A.G. (eds.): *Contra viento y marea. Arqueología de la Patagonia*: 455-468. Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano, Buenos Aires.
- BORRERO, L.A. 2007: Longitudinal taphonomic studies in Tierra del Fuego, Argentina. En: Gutiérrez, M.; Barrientos, G.; Salemme, M.; Miotti, L. & Mengoni-Góñalons, G. (eds.): *Taphonomy and Archaeozoology in Argentina*: 219-233. B.A.R. (International Series) S1601. Oxford.
- BORRERO, L.A.; MARTIN, F.M. & VARGAS, J. 2005: Tafonomía de la interacción entre pumas y guanacos en el Parque Nacional Torres del Paine, Chile. *Magallania* 33(1): 95-114.
- CLEGHORN, N. & MAREAN, C.W. 2007: The destruction of skeletal elements by carnivores: the growth of a general model for skeletal element destruction and survival in zooarchaeological assemblages. In: Pickering, T.; Schick, K. & Toth, N. (eds.): *Breathing Life into Fossils. Taphonomic Studies in Honor of C.K. (Bob) Brain*: 37-66. Stone Age Institute Publication Series Number 2.
- CRÉSPO, E.; GARCÍA, N.; DANS, S. & PEDRAZA, S. 2008: Mamíferos marinos. *Otaria flavescens*. En: Bolstovskoy, D. (ed.): *Atlas de sensibilidad ambiental de la costa y el mar Argentino*. <http://atlas.ambiente.gov.ar/diciembre> 2011
- CRUZ, I. 1999: Pingüinos de Cabo Vírgenes (Santa Cruz). Aspectos tafonómicos e implicaciones arqueológicas. *Actas del XIII Congreso Nacional de Arqueología Argentina*, Tomo 4: 95-108. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- CRUZ, I. 2000: Líneas tafonómicas y ecológicas para evaluar la explotación prehistórica de aves acuáticas en la zona cordillerana (Prov. de Santa Cruz). En: *Desde el país de los gigantes. Perspectivas arqueológicas en Patagonia*: 202-217. Tomo I. Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Río Gallegos.
- CRUZ, I. 2001: Los pingüinos como presas durante el Holoceno. Información biológica, fósil y arqueológica para evaluar su disponibilidad en el sur de Patagonia. *Archaeofauna* 10: 99-112.
- CRUZ, I. 2003: *Paisajes tafonómicos de restos de Aves en el sur de Patagonia continental. Aportes para la interpretación de conjuntos avifaunísticos en registros arqueológicos del Holoceno*. Tesis Doctoral, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires.
- CRUZ, I. 2004: Tafonomía de huesos de aves en Punta Medanosa (Depto. Puerto Deseado, Santa Cruz, Argentina). En: Civalero, M.T.; Fernández, P.M. & Guraieb, A.G. (eds.): *Contra viento y marea. Arqueología de la Patagonia*: 455-468. Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano. Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires.
- CRUZ, I. 2007a: Avian Taphonomy: observations at two Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) breeding colonies and their implications for the fossil record. *Journal of Archaeological Science* 34: 1252-1261.
- CRUZ, I. 2007b: The recent bones of the Río Gallegos Basin (Santa Cruz, Argentina) and their preservation potential. En: Gutiérrez, M.; Barrientos, G.; Salemme, M.; Miotti, L. & Mengoni-Góñalons, G. (eds.): *Taphonomy and Archaeozoology in Argentina*: 161-170. B.A.R. (International Series) S1601. Oxford.
- CRUZ, I. 2008: Avian and mammalian bone taphonomy in Southern Continental Patagonia. A comparative approach. *Quaternary International* 180: 30-37.
- CRUZ, I. 2009: Tafonomía en escalas espaciales amplias: el registro óseo de las aves en el sur de Patagonia. En: Acosta, A.; Loponte, D. & Mucciolo, L. (eds.): *Temas de Arqueología 2: Estudios tafonómicos y zooarqueológicos*: 15-34. Buenos Aires.
- CRUZ, I. 2011: Tafonomía de huesos de aves. Estado de la cuestión y perspectivas desde el sur del Neotrópico. *Antípoda, Revista de Antropología y Arqueología* 13: 147-174.
- CRUZ, I. 2014: Estudios sobre meteorización de huesos en Patagonia. *Revista Chilena de Antropología* 29: 89-94.
- CRUZ, I. & ELKIN, D. 2003: Structural Bone Density of the Lesser Rhea (*Pterocnemia pennata*) (Aves: Rheidae). Taphonomic and Archaeological Implications. *Journal of Archaeological Science* 30: 37-44.

- CRUZ, I. & MUÑOZ, A.S. 2010: Tafonomía comparativa: seguimiento de carcasas de mamíferos en Punta Entrada (Santa Cruz, Argentina). En: Gutiérrez, M.A.; De Nigris, M.; Fernández, P.M.; Giardina, M.; Gil, A.F.; Izeta, A.; Neme, G. & Yacobaccio, H.D. (eds.): *Zooarqueología a principios del siglo XXI: aportes teóricos, metodológicos y casos de estudio*: 387-396. Ediciones del Espinillo, Buenos Aires.
- CRUZ, I. & MUÑOZ, A.S. 2011: Meteorización de restos óseos de vertebrados: cambio y estabilidad en carcasas y conjuntos actuales en Punta Entrada y Monte León (costa atlántica de Patagonia). *Libro de Resúmenes II Congreso Nacional de Zooarqueología Argentina*: 28. Facultad Ciencias Sociales, UNICEN, Olavarría, Argentina.
- CUNAZZA, P.; PUIG, C.S. & VILLALBA, L. 1995: Situación actual del guanaco y su ambiente. En: Puig, S. (ed.): *Técnicas para el manejo del guanaco*: 27-50. UICN, Gland.
- DRENOWATZ, C.; SALES, J.M.; SARASQUETA, D.V. & WEILBRENNER, A. 1995: History and Geography. In: Drenowatz, C. (ed.): *The Ratite Encyclopedia. Ostrich, Emu, Rhea*: 3-30. Ratite Records Incorporated, San Antonio, Texas.
- DUMONT, E.R. 2010: Bone density and the lightweight skeletons of birds. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences* 277: 2193-2198.
- FAITH, J.T. & BEHRENSMEYER, A.K. 2006: Changing patterns of carnivore modification in a landscape bone assemblage, Amboseli Park, Kenya. *Journal of Archaeological Science* 33: 1718-1733.
- FERNÁNDEZ, P.M.; CRUZ, I. & FORLANO, A.I. 2010: Sitio 37: una madriguera de carnívoro en el Norte de la Patagonia Andina (Cholila, Provincia de Chubut, Argentina). En: Gutiérrez, M.A.; De Nigris, M.; Fernández, P.M.; Giardina, M.; Gil, A.F.; Izeta, A.; Neme, G. & Yacobaccio, H.D. (eds.): *Zooarqueología a principios del siglo XXI: aportes teóricos, metodológicos y casos de estudio*: 409-417. Ediciones del Espinillo, Buenos Aires.
- FORO PARA LA CONSERVACIÓN DEL MAR PATAGÓNICO Y ÁREAS DE INFLUENCIA 2008: *Síntesis del estado de conservación del Mar Patagónico y áreas de influencia*. Puerto Madryn, Edición del Foro.
- GIFFORD-GONZÁLEZ, D. 1991: Bones are not enough: Analogues, Knowledge, and Interpretive Strategies in Zooarchaeology. *Journal of Anthropological Archaeology* 10: 215-254.
- HAYNES, G. 1988: Longitudinal Studies of African Elephant Death and Bone Deposits. *Journal of Archaeological Science* 15: 131-157.
- HAYNES, G. 1995: Pre-Clovis and Clovis Megamammals: A Comparison of Carcass Disturbance, Age Profiles, and Other Characteristics in Light of Recent Actualistic Studies. In: Johnson, E. (ed.): *Ancient Archaeofauna* 24 (2015): 209-224
- Peoples and Landscapes*: 9-27. Museum of Texas Technological University, Lubbock, Texas.
- JAKSIC, F.M. 1997: *Ecología de los vertebrados de Chile*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago de Chile.
- KOWALEWSKI, M. 1997: The Reciprocal Taphonomic Model. *Lethaia* 30: 86-88.
- KOWALEWSKI, M. & LABARBERA, M. 2004: Actualistic Taphonomy: Death, Decay, and Disintegration in Contemporary Settings. *Palaio* 19: 423-427.
- LYMAN, R.L. 1994: *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MAREAN, C.W. 1995: Of Taphonomy and Zooarchaeology. *Evolutionary Anthropology* 4: 64-72.
- MONTALVO, C.I. & TALLADE, P.O. 2009: Taphonomy of the Accumulations Produced by *Caracara plancus* (Falconidae). Analysis of Prey Remains and Pellets. *Journal of Taphonomy* 7: 235-248.
- MONTALVO, C.I.; TALLADE, P.O.; FERNÁNDEZ, F.J.; MOREIRA, G.J.; RAFUSE, D.J. & DE SANTIS, L.J.M. 2011: Bone damage patterns found in the avian prey remains of crested caracara *Caracara plancus* (Aves, Falconiformes). *Journal of Archaeological Science* 38: 3541-3548.
- MUÑOZ, A.S. & CRUZ, I. 2014: Investigaciones tafonómicas naturalistas en Punta Entrada (Santa Cruz, Patagonia Argentina): estado actual y perspectivas. *Revista Chilena de Antropología* 29: 102-110.
- MUÑOZ, A.S. & SAVANTI, F. 1998: Observaciones tafonómicas sobre restos avifaunísticos de la costa noroeste de Tierra del Fuego. *Revista del Museo de Historia Natural de San Rafael* Tomo XX 1/2: 107-121.
- 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.
- OLIVA, G.; GONZÁLEZ, L.; RIAL, P. & LIVRAGHI, E. 2001: Áreas ecológicas de Santa Cruz y Tierra del Fuego. En: Borelli, P. & Oliva, G. (eds.): *Ganadería ovina sustentable en la Patagonia Austral*: 41-82. INTA-EEA Santa Cruz, Río Gallegos, Argentina.
- PRASSACK, K.A. 2011: The effect of weathering on bird bone survivorship in modern and fossil saline-alkaline lake environments. *Paleobiology* 37(4): 633-654.
- REDFORD, K.H. & EISENBERG, J.F. 1992: *Mammals of the Neotropics. The Southern Cone*. Vol. 2. Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. The University of Chicago Press, Chicago.
- SCHIAVINI, A.; YORIO, P.; GANDINI, P.; RAYA REY, A. & BOERSMA, P.D. 2005: Los pingüinos de las costas

- argentinas: estado poblacional y conservación. *El Hornero* 20: 5-23.
- TAMBUSSI, C. & DEGRANGE, F. 2013: The Nature of the Fossil Record of Birds. In: Tambussi, C. & Degrange, F. (eds.): *South American and Antarctic Continental Cenozoic Birds. Paleobiogeographic Affinities and Disparities*: 25-28. SpringerBriefs in Earth System Sciences, Springer, New York.
- TAPPEN, M. 1995: Savanna Ecology and Natural Bone Deposition. Implications for Early Hominid Site Formation, Hunting, and Scavenging. *Current Anthropology* 36: 223-260.
- TRAVAINI, A.; DONÁZAR, J.A.; RODRIGUEZ, A.; CEBALLOS, O.; FUNES, M.; DELIBES, M. & HIRALDO, F. 1998: Use of European hare (*Lepus europaeus*) carcasses by an avian scavenging assemblage in Patagonia. *Journal of Zoology* 246: 175-181.