

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



TESIS DE LICENCIATURA EN PALEONTOLOGÍA

Análisis tafonómico actualístico de contenidos óseos de excrementos del zorro colorado de Achala, Provincia de Córdoba, Argentina.

Autora: Daiana Geraldine Coll

Directora: Dra. Mariana Mondini - Co-Director: Dr. Darío G. Lazo



Lugar de trabajo: Laboratorio de Zooarqueología y Tafonomía de Zonas Áridas (LaZTA) del Instituto de Antropología de Córdoba (IDACOR, CONICET-UNC) y Museo de Antropología (Facultad de Filosofía y Humanidades, UNC).

Buenos Aires, Argentina

2022

Resumen

En la presente Tesis de Licenciatura se expone el primer estudio tafonómico actualístico sobre restos de roedores consumidos por el zorro colorado de Achala (*Lycalopex culpaeus smithersi*), una subespecie endémica de las tierras altas del centro de Argentina. Se llevó a cabo una caracterización tafonómica de este cánido basada en restos óseos de micromamíferos recuperados de fecas. Posteriormente los resultados fueron comparados con los de otras especies y subespecies de zorros. Se analizaron más de 5.800 especímenes óseos y dentarios derivados de 360 excrementos del zorro colorado de Achala, recolectados desde el año 2000 al 2008 en el Parque Nacional Quebrada del Condorito y la Reserva Hídrica Provincial de Achala, Córdoba, Argentina, correspondientes a roedores caviomorfos y miomorfos (Pia 2011). El roedor *Galea leucoblephara* fue la presa principal (57,7% MNI). La abundancia anatómica relativa promedio para la muestra total fue de 22,1. Los elementos craneales y los elementos proximales de las extremidades fueron los más abundantes. Se observó un alto grado de fragmentación en cráneos y mandíbulas y, en menor medida, en elementos de las extremidades. Si bien los niveles de digestión leve fueron dominantes, se encontró una alta proporción de restos con niveles de digestión fuerte y extrema. En general, se observa que el zorro colorado de Achala entra en la categoría de depredadores que ocasionan modificación extrema sobre los restos de sus presas (categoría 5 *sensu* Andrews 1990), junto con otros mamíferos carnívoros, y presenta tipos y proporciones de atributos tafonómicos similares a los de otros mamíferos depredadores sudamericanos. Estos resultados contribuyen a la comprensión de alteraciones por digestión sobre restos de micromamíferos consumidos por zorros *Lycalopex*, así como de carnívoros en general, siendo por lo tanto relevantes para interpretar el impacto de estos animales en la formación de registros paleontológicos y arqueológicos.

Abstract

In this Thesis, the first actualistic taphonomic study on the remains of rodents consumed by the Achala fox (*Lycalopex culpaeus smithersi*), an endemic subspecies of the highlands of central Argentina, is presented. A taphonomic characterization of this canid based on skeletal remains of small mammals recovered from feces was carried out, and the results were then compared with those of other species and subspecies of foxes. The sample studied included over 5,800 bone and tooth specimens corresponding to caviomorph and myomorph rodents, derived from 360 scats of the Achala fox, collected in Quebrada del Condorito National Park and Reserva Hídrica Provincial de Achala, Córdoba, Argentina, from 2000 to 2008 (Pia 2011). The rodent *Galea leucoblephara* was the main prey (57.7% MNI). The average relative anatomical abundance for the total sample was 22.1. Cranial elements and proximal limb elements were the most abundant ones. A high degree of fragmentation was observed in skulls and mandibles, and to a lesser extent, in limb elements. While light digestion was dominant, a high proportion of remains with heavy and extreme digestion levels were found. In general, the Achala fox is noted to fall into the category of extreme modification predators (category 5 *sensu* Andrews 1990), along with other carnivorous mammals, and display types and proportions of taphonomic attributes similar to other South American predatory mammals. These results contribute to the understanding of digestion modifications on the remains of small mammals consumed by *Lycalopex* foxes and carnivores generally, thus being relevant to interpret the impact of these animals on the formation of paleontological and archaeological records.

Agradecimientos

No me alcanzan las palabras para agradecerles a todas las personas que colaboraron con el desarrollo de esta tesis. Si su nombre se me escapa mientras redacto estas oraciones, sepan que me disculpo por ello.

En primera instancia, mi más profundo agradecimiento para mis directores por su acompañamiento y conocimientos brindados. A la Dra. Mariana Mondini, por su enorme labor y atención constante, no sólo durante toda esta investigación, sino también cuando esta estuvo pausada por causas de fuerza mayor. Por transmitirme su pasión por la disciplina y por ser tan maravillosa desde el primer momento en que le llegó un mail de una alumna a la que no conocía de nada. Me hace muy feliz saber que se vienen más proyectos. Al Dr. Darío Lazo, que me introdujo al mundo de la tafonomía, de la cual me emociona saber que aún tengo mucho más para aprender. Gracias por su dedicación a la materia y su guía en esta investigación. Junto con ellos, al Instituto de Antropología de Córdoba (CONICET-UNC), a su director el Dr. Izeta, y al Museo de Antropología de la Facultad de Filosofía y Humanidades (UNC), por permitirme utilizar las instalaciones y equipos del Laboratorio de Zooarqueología y Tafonomía de Zonas Áridas (LaZTA) para mi formación e investigación. Además, a los y las excelentes profesionales e integrantes del laboratorio, con quienes estuve muy a gusto trabajando durante mi tiempo allí.

Quiero agradecer también a la Dra. Claudia I. Montalvo (UNLPam), por su dirección durante mi pasantía. Sus enseñanzas en la metodología fueron fundamentales para este trabajo y su paciencia fue infinita cuando los cálculos no cerraban. A su vez, a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de La Pampa por permitirme utilizar el espacio.

Al Dr. Fernando J. Fernández (GEArq, UBA - CONICET), de quién pasé horas aprendiendo la taxonomía de una variedad de maravillosos roedores durante mi pasantía. Por compartir las muestras comparativas, por su tiempo y su dedicación. También al Grupo de Estudios en Arqueometría de la Facultad de Ingeniería de la UBA, por su autorización para trabajar allí.

A la Dra. Mónica V. Pia (INCITAP, CONICET), no sólo por proporcionarme las muestras analizadas en este trabajo y compartirme sus amplios conocimientos del área de estudio, sino también por abrirme las puertas de su casa junto a su familia peluda. Fui muy bien recibida.

Para que esta investigación se llevara a cabo a tiempo, fue valiosa la ayuda del Consejo Interuniversitario Nacional, con el otorgamiento de su beca EVC-CIN. Le agradezco a la Dra. Paula Escosteguy por codirigirme para dicha beca, compartirme sus buenos ánimos y sus correcciones. También se financió parte de la investigación con el Proyecto 33620190100017CB, "El Paleoantropoceno en las zonas áridas del área Andino-Patagónica.

Problemas de investigación y aspectos metodológicos,” Director: A. Sebastián Muñoz, Universidad Nacional de Córdoba.

A Fede Baggini, por su colaboración a contrarreloj para revisar la redacción, aún cuando su agenda está a mil, lo aprecio un montón.

Gracias a los miembros del jurado, la Dra. Cecilia Laprida, la Dra. Isabel Cruz y el Dr. Diego Rivero, por su atención y devoluciones para este trabajo.

A todos los profesores y ayudantes que tuve en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (UBA) a lo largo de estos años, con quienes confirmé una y otra vez que estaba en la carrera correcta. Fui afortunada al tener tan excelentes docentes. Asimismo al personal no docente por las labores que realizan día a día para el funcionamiento de la facultad. Mi agradecimiento a todos mis compañeros de la facultad, sin ustedes este camino hubiera sido mucho más pesado. Gracias por compartir conmigo sus apuntes y horas de estudio: Galher, Matías, Pablo, Claudio, Eric, Juan, Sofi, Iván y a quienes queden sin mencionar. A Lucho especialmente, por tantos años compartidos, por tus apuntes que son los mejores y conseguirme los documentos que siempre cuelgo en conseguir. Por darme fuerzas antes de rendir y por tantas cosas más.

Gracias especiales a mi familia, quienes han hecho tanto por mí durante toda la carrera. A mi padre por el gran soporte durante tantos años, los largos viajes en auto y por enseñarme que “todo se razona”. Este hubiera sido un trayecto más difícil sin él. A mi madre, que es la mejor, por hacer lo imposible para que pudiera seguir estudiando, ser mi apoyo constante, enseñarme el valor de la educación, a la vez que tantas cosas más. Junto con mis tías Miri y Lady Yu, por recordarme que vengo de una familia con mujeres poderosas que lo pueden todo. A mi abuela Miriam, por quien me pude comprar parte del material necesario para este trabajo. Su ayuda llega aún años después de que ella se haya ido. A mi abuela Nelly y al abuelo, mis tíos, tías y primas por chequear cómo estoy aún a un país de distancia. También a los que están a una distancia más cercana: padrino, tía, primas y primos, por el apoyo y el cariño de toda la vida. A Katya y Audrey por acompañarme en las largas noches de estudio, así como por acostarse sobre mis apuntes cuando decidían que necesitaba un descanso. No me alcanzan los sobrecitos para agradecerles.

A mis bellas en Rosario: Karu por saber todo de todos, manteniéndome siempre al día con las novedades, Lula por sus ánimos, acompañándome a la distancia y Roci, que me espera todos los veranos para hacerme reír lo que no me reí en todo el año. Gracias a las tres por los abrazos enormes y estar aquí aún después de tanto tiempo.

En el último año tuve la oportunidad de conocer personas maravillosas que me ayudaron con un último empujón. Por un lado a Dani y Esteban/Toto y a la gente de Cherhane, por recibirme de una forma tan cálida, hacerme reír tanto y por mandarme a casa a estudiar cuando hacía falta. Por otro lado al hermoso grupo de la Bylpli, por los buenos momentos y la contención,

que me dieron fuerzas para el último tramo cuesta arriba: Fede, Bety, Caro, Sole, Carla, Eze, Kari, Maruca, Mili, Robert, Facu, Coni, Marcos, Pablo, Baru y a quienes que no nombro pero que estuvieron o estarán.

Una mención de honor para Caro Goñi. Por ser un gran pilar durante estos años, soportarme cuando estaba cerca de rendir (y cuando no), pasarse un domingo ordenando bolsitas con excrementos de zorro, compartirme su habitación de 1x1 cuando el ruido no me dejaba estudiar y traumarse con el sistema digestivo de los caracoles, entre otras aventuras. Ella es también la gran ilustradora tras la portada de este trabajo.

Por último, gracias a mi hermano Matías, por poner cara de asco cuando le comenté emocionada sobre el documental que estaba mirando. Lo que me llevó a pensar en mi gusto por la historia natural y eventualmente a investigar sobre esta carrera. Así es que...quién lo diría, te debo una. Quizás entre estas páginas con zorros y ratones se encuentre la idea de un juego. No sé. Pensalo.

Abreviaturas comúnmente usadas en esta tesis:

PNQC= Parque Nacional Quebrada del Condorito

RHPA= Reserva Hídrica Provincial de Achala

NISP= número de especímenes esqueléticos, enteros o no, identificados por taxón

Total a.= total agregado

MNE= mínimo número de elementos completos que dan cuenta del NISP

MNI= mínimo número de individuos que dan cuenta del MNE

Ri= abundancia anatómica relativa

Ei= número esperado de un elemento esquelético en un individuo

Pc= elementos postcraneales

C= elementos craneales

f= fémures

h= húmeros

md= mandíbulas

mx= maxilas

r= radio

c= cúbito

m= molares aislados

Ápice frag.= ápice fragmentado

Índice

1. Introducción	1
1.1 Conceptos fundamentales de la Tafonomía y la Actuotafonomía	1
1.2 Tafonomía de carnívoros actuales	3
1.2.1 Conceptos generales	3
1.2.2 Tafonomía de carnívoros en la región	6
1.3 Los carnívoros sudamericanos y el zorro colorado de Achala	8
1.4 Hipótesis de trabajo y objetivos	10
2. Materiales y métodos	11
2.1 Procedencia geográfica de la muestra	11
2.2 Origen del material escatológico estudiado en la tesis	14
2.3 Muestra analizada y metodología de análisis	16
3. Resultados	26
3.1 Diversidad taxonómica	26
3.2 Abundancia relativa y grado de fragmentación	28
3.3 Modificaciones óseas	36
4. Discusión	40
5. Conclusiones	49
6. Referencias	51

1. Introducción

El presente trabajo de investigación representa el primer estudio tafonómico actualístico del zorro colorado de Achala (*Lycalopex culpaeus smithersi*), y el primero de este tipo en las Sierras Pampeanas de Córdoba, ampliando los marcos de referencia disponibles sobre tafonomía de zorros para las zonas áridas neotropicales, de modo que ayuden a la interpretación del registro paleontológico y arqueológico. Hasta el momento no se habían realizado estudios tafonómicos actualísticos de esta subespecie de zorro, endémica de la región central de la Argentina, por lo que se espera que los resultados sean de interés y sirvan como material de comparación a profesionales que realicen futuros estudios orientados en la zona y en otras áreas donde habitan otros zorros.

1.1 Conceptos fundamentales de la Tafonomía y la Actuotafonomía

La tafonomía –del griego *taphos* (enterramiento) y *nomos* (ley)– es la disciplina que estudia la transición de los organismos desde la biosfera hacia la litósfera, donde conforman el registro paleontológico, y sus procesos involucrados (Efremov 1940, Fernández-López 1991). La tafonomía fue propuesta para analizar el origen y la historia de los restos fósiles dada la información que proveen sobre paleoecología, paleoambientes y paleoclimas, e incluye muchos aspectos, desde procesos que afectan a organismos individuales y sus partes hasta aquellos que afectan a comunidades enteras. Se trata de una disciplina importante no solo para paleontólogos, geólogos y biólogos, sino también para arqueólogos, especialmente zooarqueólogos y arqueobotánicos, quienes estudian los restos orgánicos que forman parte del registro fósil asociado a la actividad humana.

La tafonomía es generalmente interpretada como enfocada en los procesos post-mortem, pre y post-enterramiento de los restos, enfatizando la naturaleza potencialmente destructiva y disruptiva de los mismos (Efremov 1940, Fernández-López 1991). A modo de ejemplo, un resto óseo puede haber sido roído, enterrado, expuesto, retrabajado, fragmentado, transportado y vuelto a enterrar previo a su recuperación. La secuencia reconstruida de agentes y procesos tafonómicos que afectaron a determinados restos orgánicos es llamada una ruta o historia tafonómica, y comprenderla aumenta el valor heurístico de los especímenes (Behrensmeyer 1984, Fernández-López 1991). Un agente tafonómico es la causa inmediata de una modificación a un resto orgánico, como por ejemplo la fuente de fuerza aplicada en un hueso; un proceso tafonómico refiere a la acción dinámica que realiza un agente sobre restos

orgánicos, mientras que una traza es el resultado y evidencia de este proceso, es decir la modificación o alteración biológica, física y/o química que permanece en el resto (Gifford-Gonzalez 1991). Debido a que estas trazas evidencian la acción de agentes orgánicos e inorgánicos, que pueden no fosilizar, las mismas representan fuentes de información adicional sobre los procesos actuantes en la formación del registro que de otra manera se perderían, más que como procesos destructivos.

Basándonos en las modificaciones observadas en los restos fósiles de una asociación podemos reconstruir, hasta cierto punto, cómo esa asociación ha sido acumulada y los mecanismos de acumulación, el tiempo que le llevó acumularse, cómo ha sido alterada (*sensu* Richter 1928 en Gifford 1981) y los procesos de fosilización que se produjeron. Estas modificaciones pueden ser interpretadas a través de comparaciones con procesos producidos en la actualidad por agentes conocidos que actúan sobre restos orgánicos y que forman asociaciones análogas (Ritcher 1928 en Gifford 1981). Estos procesos son estudiados por una rama disciplinar denominada tautafonomía o tafonomía actualística, la cual se ocupa del estudio de patrones y procesos bioestratinómicos y diagenéticos –que ocurren antes y después del enterramiento, respectivamente– que tienen lugar en ambientes modernos como un marco de referencia para reconstruir historias tafonómicas y así interpretar el registro fósil (Kowalewski y LaBarbera 2004, Alunni y Alvarez 2017, entre otros).

El registro fósil es por naturaleza incompleto, ya sea en términos de la representación de especies o de elementos anatómicos (Fernández-Jalvo y Andrews 2016). En cuanto a la representación taxonómica, la tafonomía puede informar sobre especies que estuvieron presentes incluso aunque sus restos no se encuentren en el sitio. Por ejemplo, la ausencia de carnívoros de una asociación fósil acumulada por estos depredadores no es inusual puesto que ellos rara vez mueren junto a sus presas. Aún así los carnívoros pueden alterar significativamente las especies y elementos presentes en una asociación, y sus trazas nos permiten inferir su presencia e incluso identificarlos (Binford 1981, Haynes 1983). En cuanto a la representación anatómica, sólo algunas partes del organismo son preservadas, generalmente aquellas más mineralizadas, y es inusual la preservación de tejidos blandos. Parámetros como la abundancia, riqueza taxonómica, masa corporal inferida y frecuencia de elementos esqueléticos son usualmente afectados por los procesos tafonómicos (Grayson 1984, Badgley 1986), al igual que las distribuciones de los elementos óseos y taxones dentro de un sitio (Lyman 1980).

1.2 Tafonomía de carnívoros actuales

1.2.1 Conceptos generales

En los primeros trabajos sobre tafonomía de mamíferos carnívoros, el impacto de estos animales era visto como el causante de un gran sesgo que afectaba a los elementos óseos que pasan al registro fósil. Sin embargo, la intervención de carnívoros no significa sólo la pérdida de elementos de sus presas, sino que ofrece además información sobre el comportamiento del depredador en su ambiente, que enriquece las interpretaciones del registro fósil resultante (Behrensmeyer y Kidwell 1985, Gifford-Gonzalez 2018). También aporta información paleoecológica sobre las presas. En el caso de los microvertebrados, principalmente micromamíferos (*sensu* Delany 1974), la paleontología los considera buenos indicadores paleoecológicos (López-Atoñanzas y Cuenca-Bescós 2002; Andrews y O'Brien 2000, 2010).

Los mamíferos carnívoros se alimentan de sangre, músculos, grasa, órganos internos, médula, huesos, y esto implica el desmembramiento, la masticación, la ingestión, y el transporte de presas o partes de éstas para su consumo o para la alimentación de sus crías. A su vez suelen acumular restos de sus presas en letrinas, madrigueras, áreas de demarcación y áreas de alimentación (Andrews y Evans 1983; Andrews 1990; Mondini 2000, 2003). De esta manera, alteran mediante la adición, sustracción, destrucción y modificación a conjuntos de huesos que conforman asociaciones paleontológicas y arqueológicas. Es de tener en cuenta que las acumulaciones originadas por carnívoros en madrigueras son particularmente relevantes dado que son el análogo paleontológico más cercano a las asociaciones de origen antrópico (Gifford 1981).

La identificación de la depredación como el mecanismo formador de acumulaciones fósiles de micromamíferos se basa principalmente en el tipo e intensidad del daño causado por la masticación y la digestión, el grado de fragmentación y la representación anatómica y abundancia relativa de los elementos esqueléticos (Mellet 1974, Andrews 1990, Fernández-Jalvo *et al.* 2016, Fernández *et al.* 2017, Montalvo y Fernández 2019). Depredadores como aves rapaces y mamíferos carnívoros son los principales agentes acumuladores de huesos de microvertebrados .

Los huesos de presas digeridos y depositados en heces y egagrópilas presentan variados niveles de corrosión digestiva debido a los ácidos gástricos y biliares (Mellett 1974, Dodson y Wexlar 1979, Andrews y Evans 1983, Andrews 1990). Para identificar estos procesos, se ha desarrollado una metodología que permite reconocer al depredador de acuerdo a las modificaciones encontradas en los huesos de pequeños mamíferos, que se encuentran

relacionadas a sus mecanismos de ingestión y digestión y también a factores ecológicos como la competencia y la disponibilidad de presas (Andrews 1990, Fernández-Jalvo y Andrews 1992). Andrews (1990) determinó que los depredadores actuales pueden agruparse según los diferentes grados e intensidades de daños que ocasionan en los huesos, distinguiendo entre modificadores leves a extremos (Tabla 1). Esta metodología se basa principalmente en estudios actualísticos de restos óseos y dientes de insectívoros (tálpidos, sorícidos y erinaceidos) y roedores (cricétidos y múridos) recuperados de excrementos y egagrópilas de aves rapaces y de mamíferos carnívoros de diferentes sitios de Norteamérica, Europa y África. Para la misma se tomó en cuenta el grado de modificación y frecuencias de los elementos esqueléticos afectados, considerando las marcas de corrosión digestiva en la superficie de los dientes (incisivos y molares) y restos poscraneales (fémures y húmeros), el grado de fragmentación de los huesos craneales y poscraneales (diáfisis, epífisis proximal y epífisis distal) y la abundancia relativa de elementos esqueléticos. A esto sumó el registro de fracturas en dientes, a veces asociadas con procesos digestivos.

Categoría	Depredadores	Alteraciones
1	<i>Tyto alba</i> <i>Bubo scandiacus</i> <i>Asio otus</i> <i>Bubo lacteus</i> <i>Strix nebulosa</i>	Fragmentación y/o corrosión por digestión ausente o leve.
2	<i>Bubo bubo</i> <i>Strix aluco</i> <i>Bubo africanus</i>	Fragmentación y/o corrosión por digestión intermedia.
3	<i>Athene noctua</i> <i>Falco tinnunculus</i> <i>Falco peregrinus</i>	Fragmentación y/o corrosión por digestión moderada.
4	<i>Circus cyaneus</i> <i>Ichneumia albicauda</i> <i>Otocyon megalotis</i>	Fragmentación y/o corrosión por digestión fuerte.
5	<i>Canis latrans</i> <i>Vulpes vulpes</i> <i>Martes martes</i>	Fragmentación y/o corrosión por digestión extrema.

Tabla 1. Categorías de depredadores según los niveles de modificación ocasionados (modificado de Andrews 1990).

Posteriormente se demostró que existen variaciones regionales en los patrones tafonómicos generados por mamíferos carnívoros y aves rapaces de nuestro continente (Montalvo y Fernández 2019, Montalvo *et al.* 2020), que serían producto de propiedades anatómicas particulares de algunos roedores neotropicales. Para contemplar esas especificidades, estos últimos autores incluyeron nuevos taxones autóctonos, a los modelos disponibles, de modo que actualmente es posible aplicar la metodología originalmente desarrollada por Andrews (1990) con mayor precisión a fósiles de Sudamérica, especialmente Argentina (Montalvo y Fernández 2019, Montalvo *et al.* 2020).

Las marcas de corrosión sobre el esqueleto postcraneal pueden confundirse con trazas producidas por meteorización, como la abrasión, que generan redondeamiento en los extremos de los huesos y los bordes fracturados, sin embargo pueden diferenciarse con un exhaustivo análisis a nivel macro y microscópico, concentrándose particularmente sobre las epífisis proximales de fémures y epífisis distales de húmeros (Andrews 1990, Fernández-Jalvo y Andrews 1992, Fernández-Jalvo *et al.* 2014). Las evidencias de corrosión por ácidos digestivos en dientes incisivos y molares se basan tanto en el grado de alteración como en la proporción de los elementos afectados (Andrews 1990, Fernández-Jalvo y Andrews 1992). La corrosión resulta más evidente en los extremos de los dientes, afectando principalmente al esmalte, debido a una ultraestructura prismática mineralizada que facilitaría la penetración por parte de los ácidos digestivos (Dauphin *et al.* 2015). Posteriormente, la digestión se extiende a la dentina, debido a que tiene un contenido orgánico con una ultraestructura más homogénea que el esmalte (Andrews 1990, Dauphin *et al.* 2015). Mientras que los incisivos *in situ* solo presentan indicios de digestión en la corona, los incisivos aislados pueden mostrar alterada toda la superficie dental. Además si durante la ingestión se produce la fractura del diente, entonces es posible que aumenten los efectos de la digestión debido a la penetración de los ácidos gástricos en el elemento, dando como resultado bordes fragmentados, delgados y redondeados (Andrews 1990, Fernández-Jalvo y Andrews 1992). Adicionalmente, la variabilidad de los molares debido a la morfología y el grosor del esmalte puede producir diferencias en la forma en que se ven afectados por la digestión.

Por último hay que tener en cuenta que el nivel de pH de los ácidos digestivos varía entre estrigiformes, falconiformes, accipitriformes, mamíferos carnívoros y humanos, generando en consecuencia efectos diferenciales de corrosión en huesos y dientes (Andrews 1990), siendo los mamíferos carnívoros y los humanos quienes producen niveles más extremos de digestión a causa de los ácidos gástricos y biliares (Andrews y Evans 1983, Crandall y Stahl 1995). Además, el pH y el nivel enzimático del depredador pueden variar según la edad y la hora de la ingestión, el tiempo que permanecen los restos en el estómago, la posición de estos durante la digestión, la existencia de pelo o plumas que envuelvan los restos óseos (Fernández-Jalvo 1992, Mondini 2000). Cada grupo de depredadores posee unas características biológicas y

etológicas que permiten interpretar la digestión como un elemento diagnóstico de grupo. Estas diferencias en las alteraciones no solo se registran en la superficie de los restos, sino que diversos estudios químicos han documentado cambios en la composición y concentración de ciertos elementos a causa de la corrosión, especialmente en concentraciones de P y Ca, pero también en menor medida de Sr, Mg, F, S, Cl, Zn, Al, Ba y Na (Dauphin *et al.* 1988 en Canales Brellenthin 2019, Dauphin y Denys 1988 en Canales Brellenthin 2019, Fernández-Jalvo *et al.* 2002).

1.2.2 Tafonomía de carnívoros en la región

La tafonomía de carnívoros se ha desarrollado en el sur de Sudamérica, particularmente en Argentina, desde 1980, tomando relevancia con los trabajos de Borrero (1988a, 1988b, 1989), y en las últimas décadas se ha convertido en un campo líder de los estudios tafonómicos en la región (Mondini 2017).

Estos estudios han examinado la acción de carnívoros bajo un abanico de condiciones, lo cual ha permitido expandir el conocimiento del impacto que estos mamíferos tienen sobre el registro fósil. La densidad de la investigación tafonómica sobre carnívoros en el sur del continente es excepcional, particularmente dentro de la subregión neotropical Andino-Patagónica (Mondini y Muñoz 2011, Mondini 2017). Ha de destacarse que los pumas y los zorros han recibido la mayor atención en estudios actualísticos, siendo estos últimos los agentes tafonómicos más conspicuos en el registro fósil del Cuaternario (Mondini 2018). Sólo una pequeña proporción de estas investigaciones, sin embargo, se enfoca en especímenes digeridos de origen escatológico (Mondini 2017).

Como vimos, recientemente Montalvo y Fernández (2019) revisaron las categorizaciones tafonómicas de múltiples depredadores de Argentina a partir de huesos digeridos. Sin embargo aún es necesario expandir el conocimiento sobre las modificaciones que éstos producen en los huesos y dientes de sus presas. Mondini (2017) menciona la necesidad de ampliar los conocimientos más allá de los casos y patrones típicos y extender los estudios a espacios y escalas temporales de mayor amplitud, orientando la investigación a contextos menos conocidos. Sin duda los modelos se beneficiarían al abordar la variabilidad de la acción tafonómica producida por carnívoros y las condiciones bajo las que se produce.

Los zorros pueden desarticular a sus presas, o acelerar la desarticulación iniciada por otros depredadores. Se los ha registrado regresando a alimentarse de carcasas aún cuando estas han sido despojadas de la mayoría de los tejidos blandos, consumiendo los huesos y la piel. Sus niveles de modificación y destrucción se han caracterizado como de daños leves (Borrero 1990), siendo que dejan una cantidad mínima de trazas y, sobre todo, bajos niveles de

destrucción ósea. Sin embargo, debido a que los zorros consumen nutrientes intra-óseos como la médula de forma más intensa que los felinos, los huesos con marcas de mascado ocasionadas por estos animales son en general más numerosos que los generados por el puma (Mondini 2018 y bibliografía allí citada).

Una vez desarticulados los elementos esqueléticos, éstos son a menudo dispersados a lo largo de grandes áreas y resulta habitual que los zorros transporten los huesos hacia sus madrigueras, siendo los pequeños abrigos rocosos sitios frecuentemente utilizados, aunque también se usan grietas entre las rocas y bases de árboles y arbustos (Mondini 1995, 1998, 2004, 2005, 2012; Martín 1998; Fernández y Cruz 2010; Fernández *et al.* 2010; Kaufmann 2016). Además de pequeños mamíferos y aves, otras presas transportadas incluyen animales de mayor porte como ungulados.

En los restos de ungulados consumidos por zorros comúnmente se registran hoyuelos (*pitting*), perforaciones (*punctures*) y surcos (*scoring*) (Borrero 1990, Borrero y Martín 1996, Kaufmann 2009, Elkin y Mondini 2001, Kaufmann 2009, Mondini 2012, entre otros). Además, en mamíferos de porte mediano a pequeño se observa la destrucción de huesos o sus partes (Mondini 2012, Massigoge *et al.* 2014, Rafuse *et al.* 2014, Gutiérrez *et al.* 2016, entre otros). En aves las modificaciones varían más, puesto que la mayoría de las aves voladoras tienen huesos poco densos que pocas veces perduran, mientras que aves de mayor tamaño como el choique (*Pterocnemia pennata*) tienen bajos niveles de destrucción aunque sí modificaciones por masticación (Belardi 1999, Cruz 2008, entre otros). Las fracturas y remoción óseas por zorros son inusuales y afectan principalmente a las apófisis de costillas y vértebras de ungulados. Es frecuente la ausencia de costillas y vértebras, así como de segmentos distales de las extremidades.

Adicionalmente, los carnívoros también acumulan los huesos que ingieren a través de sus excrementos, lo que se conoce como “coprocenosis” (Mellet 1974). Este proceso es más común en los pequeños carnívoros que se alimentan de micromamíferos (Andrews 1990). Los sitios de depósito de excrementos pueden ser letrinas, madrigueras, puntos de demarcación de territorios, sitios de alimentación, y pueden superponerse incluso con *loci* utilizados por humanos, como los abrigos rocosos (Mondini 2002). Excrementos de zorro hallados en la Patagonia y en la Puna, tanto en los alrededores de carcasas consumidas como en madrigueras, contienen lepóridos, pequeños roedores, aves, mamíferos de mayor tamaño, e incluso invertebrados (Martín 1998; Mondini 2002, 2012; Cruz *et al.* 2010). Entre los mamíferos pequeños, prevalecen los huesos largos, elementos craneales, vértebras y falanges. También pueden encontrarse huesos no identificables en proporciones bastante altas dentro de las heces. En estos estudios y en observaciones experimentales se han descrito altos niveles de fragmentación, especialmente en presas grandes, aunque pocas trazas de dientes. La

digestión afecta a todos los huesos, en muchos de manera leve pero alcanzando en otros niveles fuerte a extremo (Martin 1998; Mondini 2002, 2012; Gómez y Kaufmann 2007; Cruz *et al.* 2010).

1.3 Los carnívoros sudamericanos y el zorro colorado de Achala

Los carnívoros actuales provienen de un grupo de mamíferos cuyo origen se remonta al inicio de la Era Cenozoica hace 60-70 millones de años (Ma) y dentro de este grupo, los félidos y cánidos se separaron de un ancestro común hace unos 50 Ma (O'Brien 1992). El registro más antiguo de cánidos en Sudamérica proviene del Plioceno tardío, en la región pampeana de Argentina (Cione y Tonni 2001). Hoy en día Sudamérica alberga una rica diversidad de carnívoros terrestres (Fissipedia).

De todas las especies de Carnivora del mundo que viven en la actualidad, aproximadamente el 29% se encuentra en Sudamérica. El cono Sur está dominado por roedores, carnívoros y, hacia el extremo sur, mamíferos marinos (Redford y Eisenberg 1992). Allí, donde más estudios tafonómicos actualísticos se han llevado a cabo, los carnívoros terrestres comprenden al puma (*Puma concolor*), de 29-120 kg; otros felinos de pequeño tamaño, en el rango de 1-15 kg; cánidos pequeños como *Lycalopex culpaeus* y *L. gymnocercus*, y también pequeños prociónidos, meffítidos y mustélidos (Redford y Eisenberg 1992, Barquez *et al.* 2006, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación [SayDS] y Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos [SAREM] 2019, entre otros). Otros cánidos que podemos encontrar en Sudamérica incluyen al perro de orejas cortas (*Atelocynus microtis*), el aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*), el zorro cangrejero o de monte (*Cerdocyon thous*), el zorro vinagre (*Speothos venaticus*), el zorro de Sechura (*Lycalopex sechura*), el zorro chilote o zorro de Darwin (*L. fulvipes*) y el zorro común de campo (*L. vetulus*) (Ginsberg y MacDonald 1990, Wilson y Reeder 2005, Patton *et al.* 2015, Prevosti y Forasiepi 2018, SAYDS y SAREM 2019). Argentina, en particular, es un país con una riqueza en carnívoros terrestres excepcional. Por ejemplo, todos los felinos Neotropicales (10 especies) se encuentran en el país, además de cuatro géneros y seis especies de cánidos (Barquez *et al.* 2006), siendo *Lycalopex* el género de cánidos más diverso del continente (Berta 1987, Perini *et al.* 2010).

El zorro colorado sudamericano (*Lycalopex culpaeus*), que pertenece a la familia Canidae (subfamilia Caninae), es el segundo cánido de mayor tamaño de Sudamérica y el mayor de su género, portando un peso de 3,4–14,0 kg (Redford y Eisenberg 1992, Novaro 1997a, Jiménez y Novaro 2004, Pia *et al.* 2019). Este zorro se encuentra restringido a la región continental de Sudamérica, coexistiendo en gran parte de su distribución con otras especies

de cánidos como *Lycalopex gymnocercus*. Su distribución se extiende desde la zona norte de Ecuador hasta Tierra del Fuego, incluyendo a la estepa patagónica (Novaro 1997a). Se encuentra representado por seis subespecies de las cuales cinco pueden encontrarse en la Argentina. Cabrera (1931) las reconoce como: *Lycalopex culpaeus andina* (Perú, Bolivia y Chile), *Lycalopex culpaeus culpaeus* (Patagonia y centro de Argentina y Chile), *Lycalopex culpaeus magellanica* (extremo sur de Argentina y Chile), *Lycalopex culpaeus reissii* (Ecuador). Las otras dos subespecies existen como poblaciones aisladas del resto: *Lycalopex culpaeus smithersi* (Córdoba, Argentina) y *Lycalopex culpaeus lycoides* (Tierra del Fuego, Argentina). La mayor longevidad que se ha reconocido para zorros en estado silvestre fue de 11 años de edad, basándose en el estudio de sus dientes (Novaro 1997b).



Figura 1. Zorro colorado de Achala (*Lycalopex culpaeus smithersi*). Tomado de: SAyDS y SAREM (2019).

El zorro colorado de Achala (*Lycalopex culpaeus smithersi*) (Fig. 1), en particular, posee una distribución restringida a las Sierras Grandes de la provincia de Córdoba (Cabrera 1958). Los estudios de Pia *et al.* (2003) y Pia (2011) sobre la biología de este zorro en las Sierras Grandes de la Provincia de Córdoba, realizados sobre individuos muertos encontrados en el área del Parque Nacional Quebrada del Condorito y la Reserva Hídrica Provincial de Achala y a partir de sus heces y del monitoreo con trampas cámara dentro del Parque, encontraron que tiene una aparente preferencia por lugares como pajonales poco escarpados y un pico de actividad durante las horas de la noche. En Pampa de Achala, el peso corporal promedio de este zorro

en los adultos es de 5,8 kg, y en los juveniles de 4,7 kg. El largo total en los adultos es de 116 cm y en los juveniles 107 cm. Poseen una cola muy larga que representa entre el 35% y 40% del cuerpo (Pia 2011).

El zorro colorado de Achala es considerado poco abundante, y actualmente está protegido por la veda permanente de caza y las resoluciones anuales en el marco de Decreto Ley de Caza 4046/58. A pesar de esto, estos zorros continúan siendo cazados debido al valor comercial de sus pieles y por la creencia de su preferencia por preñar el ganado doméstico. Debido a factores que aumentan la vulnerabilidad de la subespecie, como su baja diversidad genética, su aislamiento geográfico y el hecho de que su área de distribución es altamente susceptible a los cambios climáticos, el estado de conservación del zorro colorado de Achala es preocupante y ubica a esta subespecie en la categoría de “en peligro” (Pia *et al.* 2019).

Los zorros de Sudamérica son principalmente oportunistas generalistas que se alimentan de una amplia variedad de animales o sus carcasas, incluyendo mamíferos preferentemente medianos a pequeños, aves, lagartijas y artrópodos, así como también vegetales, con una dieta que pueda variar según la disponibilidad estacional de recursos (Borrero 1988a, 1988b; Redford y Eisenberg 1992; Pia 2019). El zorro colorado de Achala en particular se alimenta principalmente de pequeñas presas mamíferas, en particular roedores caviomorfos (Caviidae y Ctenomyidae) y miomorfos (Cricetidae y Sigmodontinae), y su dieta no presenta grandes variaciones estacionales (Pia *et al.* 2003, Pia 2011). El consumo de ganado de pequeño tamaño ocurre con menor frecuencia y aporta poca biomasa a la dieta.

1.4 Hipótesis de trabajo y objetivos

El objetivo general de esta tesis es caracterizar desde un punto de vista tafonómico los contenidos óseos de los conjuntos escatológicos producidos por *Lycalopex culpaeus smithersi* en Pampa de Achala. Se espera contribuir con ello a generar herramientas que permitan identificar la participación de este zorro en la formación de registros paleontológicos y zooarqueológicos a través de la coprocenosis. Como vimos, diferentes carnívoros acumulan, modifican y destruyen huesos, produciendo trazas que son distintivas, y sin embargo no conocíamos hasta ahora las de este zorro endémico del centro de Argentina. Los objetivos específicos de la tesis son:

- 1) Caracterizar los patrones de abundancia anatómica en las asociaciones de pequeños mamíferos generadas por este zorro.
- 2) Caracterizar los patrones y niveles de fragmentación en dichas asociaciones.

- 3) Caracterizar los patrones y niveles de digestión en las mismas.
- 4) Evaluar las semejanzas y diferencias de estos patrones tafonómicos con los de otras especies y subespecies de zorros.

Se buscará poner a prueba hipótesis basadas en la literatura sobre tafonomía de zorros sudamericanos, que se refieren a los diferentes patrones tafonómicos enunciados en los objetivos específicos 1 a 3, mientras que a partir de su contrastación se podrán analizar en conjunto las implicancias para el objetivo específico 4. Las hipótesis a contrastar son las siguientes:

- a. Entre las presas mamíferas pequeñas se encuentran en mayor abundancia mandíbulas, maxilas, húmeros, fémures y dientes aislados, y menos representados radios, vértebras, costillas, falanges y escápulas. Esto se corresponde con los valores de abundancia relativa para los distintos elementos anatómicos encontrados tanto para otras especies de zorros, como para otros mamíferos carnívoros de Sudamérica y de otras regiones del mundo (Andrews 1990, Gómez y Kaufmann 2007, Cruz et al. 2010, Montalvo y Fernández 2019).
- b. Los restos presentan un índice de fragmentación alto, basándose en el registro de asociaciones originadas por mamíferos carnívoros en los que se observa que el grado de fragmentación es muy elevado, y donde sólo sobreviven completos unos pocos huesos (Andrews 1990, Mondini 2018, Montalvo y Fernández 2019).
- c. Los restos presentan índices de digestión que llegan a fuerte y extrema (sensu Andrews 1990 y Fernández-Jalvo y Andrews 1992), fundamentado en que los fuertes ácidos digestivos de los mamíferos carnívoros han demostrado generar mayores grados de alteración por corrosión sobre los restos de presas ingeridas, el menos en una parte de ellos (Andrews 1990, Mondini 2018, Montalvo y Fernández 2019).

2. Materiales y métodos

2.1 Procedencia geográfica de las muestras

El estudio se realizó con material proveniente de Pampa de Achala y Sierras Grandes (S 31° 50', O 64° 52'), al oeste de la provincia de Córdoba (Fig. 2A), recolectado por la Dra. Mónica V. Pia para su investigación doctoral (Pia 2011). La Pampa de Achala se encuentra conformada por una plataforma basáltica y las rocas asociadas son los granitos del batolito homónimo (Capitanelli 1979, Cabido 2003). Posee una altitud media de entre 2000 y 2200 msnm. La misma se extiende a lo largo de 60 km y abarca un ancho de 8 km. En sus extremos

norte y sur se encuentra flanqueada por los Cerros Los Gigantes (2370 msnm) y El Champaquí (2790 msnm), respectivamente, contribuyendo esta topografía al aislamiento de la región (Capitanelli 1979, Cabido 2003).

En la lengua quichua Pampa de Achala significaría “campo de cosas bellas, admirable, magnífico o imponente” (Manera 1991). En el centro de las Sierras Grandes se encuentra el Parque Nacional Quebrada del Condorito y rodeando al Parque por el oeste y sus extremos norte y sur se ubica la Reserva Hídrica Provincial de Achala. Dentro del parque existen dos áreas, que juntas fueron declaradas como Reserva Nacional Quebrada del Condorito. Esta reserva fue creada con el objetivo de conservar la biodiversidad y las cabeceras de cuencas hídricas de la región. La Reserva y el Parque pertenecen a una unidad de conservación, que ocupa una superficie de 1.540 km², de las cuales 1.170 km² corresponden a la Reserva Hídrica y 370 km² corresponden al Parque y a las áreas de la Reserva Nacional.

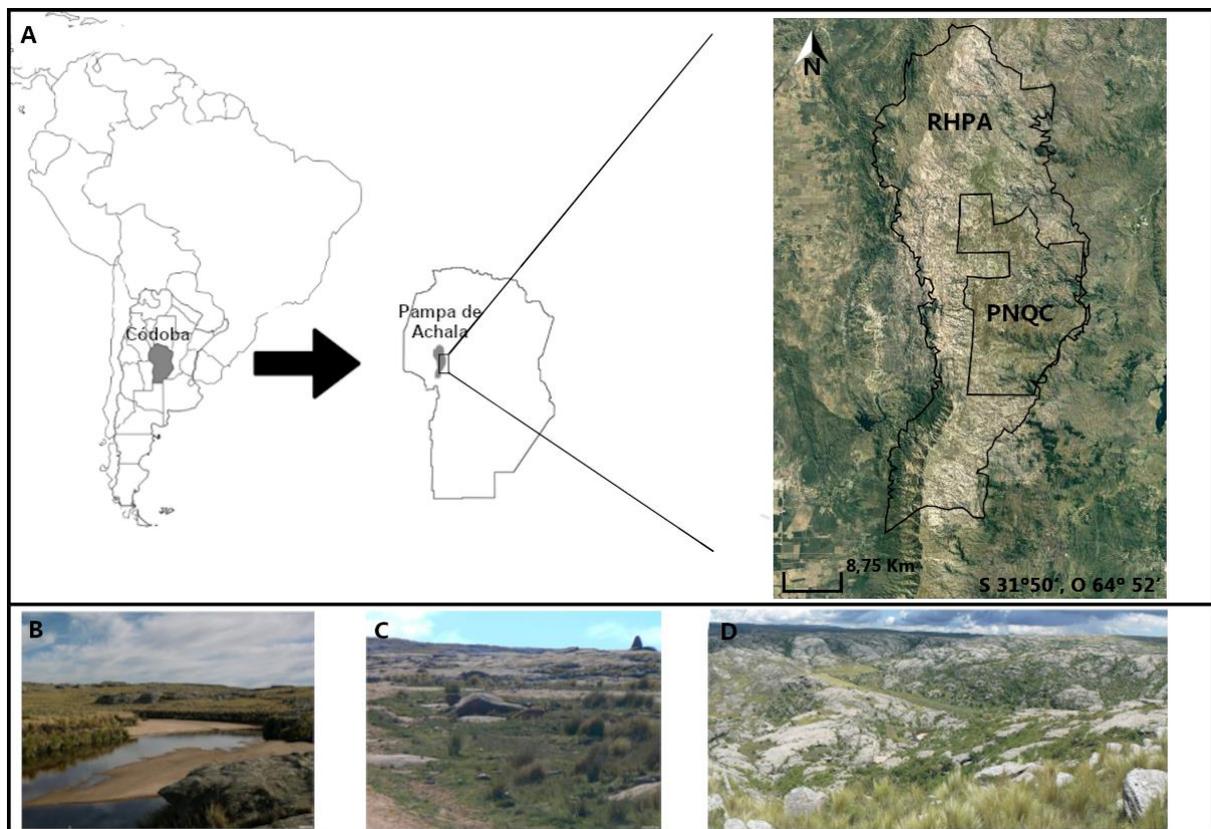


Figura 2. A. Ubicación del área de estudio, Pampa de Achala, Córdoba, Argentina. (PNQC= Parque Nacional Quebrada del Condorito, RHPA= Reserva Hídrica Provincial de Achala). B., C. y D. Paisajes del Parque Nacional Quebrada del Condorito. Fotos gentileza de Mónica V. Pia. Imagen satelital tomada de: Google Earth (Google s. f.).

Pampa de Achala ha estado dominada por vegetación de sabana, céspedes, pastizales y pajonales desde el Pleistoceno tardío, con árboles y arbustos, matorrales, bosques y vegetación con afloramientos rocosos, en condiciones más húmedas y frías desde mediados del Holoceno hasta ca. 1500 AP (Krapovickas y Tauber 2016) (Fig. 2B-D). Actualmente pertenece al piso superior de pastizales de altura dentro del Distrito Chaqueño Serrano (Cabrera 1976). Debido a las diferencias en precipitación y temperatura este piso se divide en dos subpisos, uno inferior hasta los 1900 msnm, caracterizado por especies de *Stipa* y *Festuca*, y otro superior, de clima más frío y húmedo, caracterizado por la presencia de la rosácea *Alchemilla pinnata* (Cabido *et al.* 1987). Estos pastizales habrían tenido históricamente guanacos y llamas, que luego fueron reemplazadas por el ganado doméstico de origen europeo. Además, Pampa de Achala es uno de los pocos lugares en el mundo donde especies provenientes de regiones totalmente distintas, como el caso del tabaquillo (*Polylepis australis*) y el maitén (*Maytenus boaria*), conviven en el mismo espacio geográfico, lo cual resalta la particularidad del ambiente. El clima es templado con inviernos fríos y veranos cálidos, con temperaturas medias que a los 2100 msnm oscilan entre 5°C en invierno y 11,4°C en verano (Cabido y Acosta 1985). La precipitación anual se estima en 850 mm y se concentra principalmente entre octubre y abril (Cabrera 1976).

La suma de la topografía tendiente al aislamiento geográfico y la particularidad de las condiciones climáticas resulta en que las Sierras Grandes sean consideradas una isla biogeográfica (Luti *et al.* 1979), donde habitan especies que se comparten únicamente con la cordillera andina y otras que se comparten con la Patagonia, existiendo endemismos a nivel específico y subespecífico, como es el caso del zorro colorado de Achala (Luti *et al.* 1979, Novaro 1997a), pero además en otros varios taxones de vertebrados, principalmente en los anfibios (Cingolani y Falczuk 2003).

Actualmente la fauna se caracteriza por una abundancia de roedores cricétidos, cuises, tucotucos, vizcachas y liebres, así como ganado doméstico, y carnívoros como zorrinos y hurones (Pia *et al.* 2003, Pia 2011, SAyDS y SAREM 2019) (Tabla 2). Felinos de menor tamaño como el gato montés (*Leopardus geoffroyi*), el gato de pajonal (*Leopardus colocolo*) y el yaguarondi (*Herpailurus yagouaroundi*) y marsupiales, han tenido pocos registros (Pia 2011, SAyDS y SAREM 2019).

En cuanto al registro fósil, en la región se han encontrado fósiles del Pleistoceno, como *Glyptodon* (Glyptodontidae), *Scelidotherium* (Mylodontidae), *Lama* y *Paleolama* (Camelidae), *Macrauchenia* (Macrauchenidae), y del Holoceno, como *Equus* (Equidae) y *Toxodon* (Toxodontidae) (Castellanos 1944). En el año 2004 se dió inicio al proyecto de investigación de Línea de Base de Recursos Culturales del Parque Nacional Quebrada del Condorito, que busca conocer el Patrimonio Arqueológico presente, trabajando en la identificación y análisis

de los sitios arqueológicos del Parque, así como de sus estados de preservación. El Equipo de Arqueología del proyecto ha identificado más de 90 sitios arqueológicos en diferentes sectores, que poseen una ocupación humana que se remonta a casi 13.000 años de antigüedad (Rivero 2019). Entre los sitios estudiados se incluyen abrigos rocosos como El Alto 3, Los Morteros, Río Yuspe 14, Arroyo el Gaucho 1, La Enramada 3 y Quebrada del Real 1, que pueden asociarse a diferentes momentos que abarcan desde el Pleistoceno tardío hasta el Holoceno tardío. La fauna encontrada en estos sitios incluye gran cantidad de restos de guanacos (*Lama guanicoe*) y también ciervos (Cervidae), comadrejas (*Didelphis azarae*), armadillos (*Dasyproctidae*) y diversas especies de aves (incluyendo Rheidae), así como también micromamíferos, entre los que se registran cuises (Caviinae), cricétidos (*Holochilus brasiliensis*) y tuco-tucos (*Ctenomys* sp.) (Pastor 2005, Teta *et al.* 2005, Rivero 2009, Medina 2011, Pastor *et al.* 2012, Rivero y Medina 2016, Rivero 2019).

Familia	Especies
Cricetidae	<i>Akodon</i> sp. <i>Phyllotis darwini</i> <i>Oxymycterus paramensis</i> <i>Reithrodon auritas</i> <i>Oligoryzomys flavescens</i>
Caviidae	<i>Microcavia</i> sp. <i>Galea</i> sp.
Ctenomidae	<i>Ctenomys</i> sp.
Chinchillidae	<i>Lagostomus maximus</i>
Leporidae	<i>Lepus europaeus</i>
Camelidae	<i>Lama guanicoe</i> <i>Llama glama</i>
Bovidae	<i>Ovis aries</i> <i>Capra</i> sp. <i>Bos taurus</i>
Equidae	<i>Equus caballus</i>
Felidae	<i>Puma concolor</i>
Canidae	<i>Lycalopex culpaeus</i> <i>smithersi</i>
Mephitidae	<i>Conepatus chinga</i>
Mustelidae	<i>Galictis cuja</i>

Tabla 2. Taxones más comunes en Pampa de Achala.

2.2 Origen del material escatológico estudiado en la tesis

Pia (2011) llevó a cabo un estudio ecológico que incluyó un análisis sobre la ocurrencia y dieta de los carnívoros tope de Pampa de Achala. En él procedió a recolectar, distinguir y examinar desde el punto de vista de la dieta, heces de los carnívoros tope representados en la zona: el puma y el zorro colorado de Achala (Pia 2011, 2013; Pia *et al.* 2014). En dicho trabajo se recolectaron 934 heces de estos carnívoros dentro y fuera del Parque Nacional Quebrada del Condorito y en la zona centro y norte de la Reserva Hídrica Provincial de Achala desde el año 2003 hasta el 2008. Para la recolección fueron utilizados diferentes métodos, incluidos búsquedas a lo largo de transectas recorridas a pie, en áreas recorridas a caballo y en sitios prefijados donde era frecuente encontrar heces. Las heces se colocaron en bolsas de papel y fueron secadas al aire a manera de preservarlas de roturas en la manipulación y para evitar la propagación de hongos. Las mismas fueron registradas con datos de fecha, ambiente, lugar de recolección, coordenadas de GPS y recolector. Posteriormente, en una segunda instancia de reconocimiento en el laboratorio de la Alianza Gato Andino Argentina (AGA), sede Córdoba (Villa Carlos Paz, Córdoba), las heces de origen dudoso fueron descartadas. Las heces restantes fueron identificadas como de puma y zorro, basándose en diferencias morfológicas externas y el diámetro de las mismas. Las muestras provenientes de los zorros colorados de Achala se determinaron sobre la base de su forma de salchicha, con constricciones separadas y extremo en punta, además de su tamaño relativamente pequeño ($1,90\pm 0,05$ cm de diámetro, frente a los $3,00\pm 0,05$ cm de puma), y también por contener restos de una dieta centrada en pequeños animales autóctonos. Estas diferencias también permitieron descartar que se tratara de heces provenientes de perros (*Canis lupus familiaris*), sumado al hecho que estos animales domésticos son escasos dentro del Parque Nacional Quebrada del Condorito y no se les permite deambular libremente. De todas formas, una zona de unos 200 m en torno a unas pocas casas habitadas fue excluida de los lugares de muestreo precautoriamente. Además, visto que el cánido silvestre más cercano es el zorro gris de las pampas, que vive en elevaciones más bajas y no alcanza a la región de estudio, se eliminó la posibilidad de confundir las heces de estos dos zorros.

De las heces identificadas se analizaron un total de 682, 248 de puma y 434 de zorro colorado de Achala (Pia 2011). A partir de estas muestras seleccionadas, Pia (2011) procedió con el remojo y lavado con agua caliente con el objetivo de facilitar la extracción de la grasa contenida, producto de la alimentación de los carnívoros. Durante el lavado las muestras fueron tamizadas con un colador con una apertura de malla de 1 mm, descartando la materia orgánica particulada, la materia no absorbida y la fracción inorgánica. Las heces fueron desagregadas en restos microscópicos, como pelos, plumas y escamas, y macroscópicos, es

decir restos óseos. Los restos macroscópicos fueron depositados en cajas de Petri para su identificación.

Para la identificación taxonómica de los contenidos de cada hez, Pia (2011) utilizó material de referencia de pelos y cráneos recogidos en el área de estudio y guías de pelos y cráneos realizados por especialistas en diferentes zonas de la Argentina, identificando los restos taxonómicamente a partir de mandíbulas, molares, uñas y plumas bajo una lupa bifocal. Al momento de ese estudio, dentro de los mamíferos en el Orden Rodentia la identificación sólo se realizó hasta nivel de familia, identificando cricétidos, cuises y tuco-tucos (Cricetidae, Caviidae y Ctenomidae, respectivamente). Los huesos y dientes identificables fueron luego guardados con el objetivo de realizar futuros análisis taxonómicos más detallados, como en el presente trabajo. Dentro de la Familia Chinchillidae se halló a la vizcacha (*Lagostomus maximus*), único representante de esa familia en el área de estudio, y en el Orden Lagomorpha, a la liebre europea (*Lepus europaeus*). Se encontraron también marsupiales. Entre los carnívoros encontrados en las heces, se identificaron restos de puma y de mustélidos indeterminados. Dentro de los ungulados se encontró guanaco (*Lama guanicoe*), ganado menor como ovejas y cabras (*Ovis aries* y *Capra* sp.), y ganado mayor que incluye vacas (*Bos taurus*), caballos (*Equus caballus*) y llamas (*Lama glama*). Se encontraron también aves y reptiles en las heces, así como otras especies silvestres exóticas en el área de estudio como antílope (*Cervicapra* sp.) y jabalí (*Sus scrofa*), que serían provenientes de campos privados ubicados en los alrededores del Parque.

Estas muestras nunca fueron analizadas desde una perspectiva tafonómica como la que se propone en la presente tesis. Sin embargo, la información aportada por el estudio ecológico de Pia (2011, 2013) y Pia *et al.* (2014) representa un valioso marco para esta investigación.

2.3 Muestra analizada y metodología de análisis

Para esta tesis se trabajó con los contenidos óseos de micromamíferos de 360 heces de *Lycalopex culpaeus smithersi*, seleccionadas entre los 434 excrementos de este zorro procedentes de toda la extensión del Parque Nacional Quebrada del Condorito y en la zona centro y norte de la Reserva Hídrica Provincial de Achala originalmente analizados por Pia (2011). Los materiales se encuentran depositados en préstamo en el Laboratorio de Zooarqueología y Tafonomía de Zonas Áridas (LaZTA) del Instituto de Antropología de Córdoba (IDACOR, CONICET-Universidad Nacional de Córdoba). Las heces analizadas fueron seleccionadas por poseer restos óseos que permitieran los análisis tafonómicos, y de forma de acotar el estudio manteniendo una muestra abundante, diversa y representativa. Se

mantuvieron las denominaciones para las muestras dadas por Pia (2011), que consisten en números correlativos. Previamente realizamos un estudio exploratorio sobre los contenidos de 83 de estas heces, en el marco de dos pasantías de formación para desarrollar las técnicas de análisis, una de ellas en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de La Pampa, bajo la dirección de la Dra. Claudia I. Montalvo y otra en el Grupo de Estudios en Arqueometría, Facultad de Ingeniería, UBA, bajo la dirección del Dr. Fernando J. Fernández. Esos resultados fueron luego publicados (Coll *et al.* 2021). El estudio que se presenta aquí incluye los contenidos de esas y de las restantes 277 heces analizadas con posterioridad a dicho trabajo (Fig. 3).

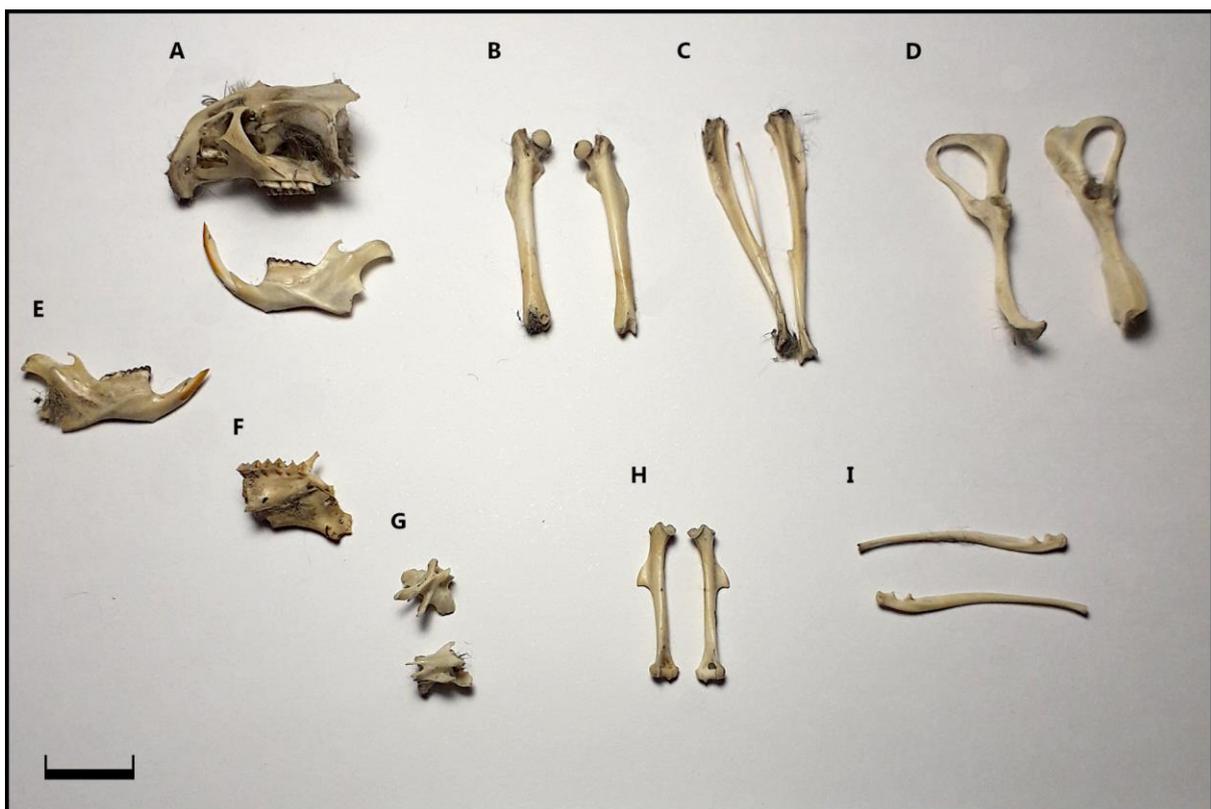


Figura 3. Ejemplo de restos óseos encontrados en excrementos de *Lycalopex culpaeus smithersi*. Esta muestra seleccionada (#481) presentó la mayor cantidad de elementos completos. A. Cráneo en vista lateral y mandíbula izquierda en vista labial. B. Fémures derecho e izquierdo en vista craneal. C. Tibias y fíbulas derecha e izquierda en vista caudal. D. Pelvis derecha e izquierda en vista lateral. E. Mandíbula derecha en vista labial. F. Fragmento de mandíbula izquierda en vista labial. G. Vértabras en vista dorsal (arriba) y lateral (abajo). H. Húmeros derecho e izquierdo en vista lateral. I. Ulnas derecha e izquierda en vista medial. Barra de escala= 1 cm.

Se realizó un muestreo estratificado para incluir la diversidad de años y de estaciones de recolección, así como las diferentes áreas de muestreo (Tabla 3), de modo de abarcar la

variabilidad espacial y temporal del mismo, siendo que Pia (2011) ha observado que estas condiciones inciden en la dieta de los carnívoros. Debido a que las muestras recolectadas durante los años 2000 a 2003 fueron escasas, se decidió agruparlas en un sólo subconjunto. Para algunos análisis se decidió tomar el conjunto “total agregado” con las fecas de todos los años.

Se analizaron un total de 5.865 especímenes esqueléticos identificables (NISP), un promedio de 16,2 por feca, si bien la variación en la cantidad de especímenes por feca es muy grande, entre 1 y 75. Ha de tenerse en cuenta que la mayor parte del pelo, astillas de huesos no identificables y otros restos fueron descartados tras el estudio previo, por lo tanto, los fragmentos óseos no identificados no se han incluido en este trabajo.

Año	N muestras			Media NISP/feca
	RHPA	PNQC	Total	
2000-2003	10	35	45	11,5±11,2
2004	14	75	89	10,6±7,7
2005	4	60	64	12,9±9,9
2006	0	39	39	17,4±11,2
2007	9	54	63	24,6±21,7
2008	8	52	60	22,2±15,8
Total agregado	45	315	360	16,2±14,6

Tabla 3. Número de muestras (fecas) y media y desvío estándar de número de especímenes esqueléticos identificados (NISP) por muestra, por año y para la asociación total (RHPA= Reserva Hídrica Provincial de Achala, PNQC= Parque Nacional Quebrada del Condorito)

El estudio se llevó a cabo en parte en el Laboratorio de Zooarqueología y Tafonomía de Zonas Áridas (LaZTA) del Instituto de Antropología de Córdoba (IDACOR, CONICET-UNC) y Museo de Antropología de la Facultad de Filosofía y Humanidades, UNC (Fig. 4). Otra parte de los análisis se efectuó en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de La Pampa, Santa Rosa, y en el Grupo de Estudios en Arqueometría, Facultad de Ingeniería, Universidad de Buenos Aires, CABA. Por último la elaboración de los resultados y redacción de esta tesis fue hecha en modalidad virtual dado el contexto de la pandemia de Covid-19.



Figura 4. Laboratorio de Zooarqueología y Tafonomía de Zonas Áridas (LaZTA) del Instituto de Antropología de Córdoba (IDACOR, CONICET-UNC) y Museo de Antropología de la Facultad de Filosofía y Humanidades, UNC.

Se procedió a reconocer las partes anatómicas y a identificar los taxones. La identificación taxonómica se llevó a cabo a partir de los restos craneales y elementos dentales, principalmente con la ayuda de una lupa bifocal de escritorio marca VT-POWER, modelo ZD-126-4, a 2 y 5x de aumento y, ocasionalmente, microscopio óptico. Para ello se utilizó material y guías de referencia de dientes, mandíbulas, maxilas y cráneos enteros compilados por especialistas y se consultó bibliografía específica (e.g., Tognelli *et al.* 2001, Teta y Campo 2017, Fernández *et al.* 2011). Gran parte de los caracteres diagnósticos de las especies encontradas dependen de la morfología de las cúspides que caracterizan a los distintos grupos taxonómicos y pueden observarse en las superficies oclusales de los molares. Otra parte puede encontrarse en las mandíbulas, que suelen hallarse mejor preservadas que los cráneos, y se pueden advertir en la disposición de las crestas y morfología de la rama ascendente, así como en las ubicaciones relativas de los molares cuando se conservan *in situ*, e incluso en las posiciones de los alvéolos cuando los dientes se desprenden. Cabe notarse que, mientras que, en función de los objetivos de su trabajo, Pia (2011) identificó a los roedores únicamente en grandes grupos (Cricetidae, Caviidae y Ctenomidae), aquí se han identificado con la mayor resolución taxonómica posible.

Posteriormente se realizó su descripción tafonómica, siguiendo la metodología estándar de Andrews (1990), Fernández-Jalvo y Andrews (1992), Mondini (2003), Fernández *et al.* (2017) y Montalvo *et al.* (2020). La misma permite el reconocimiento de daños originados por mascado y digestión según una amplia gama de características, y toma en cuenta que la digestión es un proceso selectivo y secuencial, que no afecta de igual manera a todos los elementos óseos y, adicionalmente, se manifiesta de forma gradual (Fernández-Jalvo *et al.* 2002).

La información recogida fue volcada en una base de datos generales y tafonómicas, a partir de la cual se procedió al análisis de las variables y el cálculo de distintos índices (Lyman 1994): NISP (número de especímenes esqueléticos, enteros o no, identificados por taxón); MNE (mínimo número de elementos completos que dan cuenta del NISP, teniendo en cuenta lateralidad en huesos pares) y MNI (mínimo número de individuos que dan cuenta del MNE). El MNI se evaluó tomando en cuenta dos criterios. Por un lado, se registró un MNI para la abundancia taxonómica (MNI_t) teniendo en cuenta el número mínimo de individuos por taxón presente en cada excremento y luego sumándolos, mientras que por otro lado se tomó un MNI para la abundancia anatómica (MNI_a), calculado a partir del elemento esquelético más común para la asociación total y para las asociaciones divididas por años, independientemente del excremento de procedencia y el taxón de roedor específico. Este último método emula el aplicado a las asociaciones fósiles, en donde los contenidos de distintos excrementos se combinan, y ha sido utilizado en estudios previos de tafonomía de carnívoros, permitiendo su comparación.

Para cuantificar la abundancia anatómica se estimó el NISP, una medida que se obtiene mediante la suma de todos los especímenes óseos y dentales identificados (enteros o no) y se calculó la abundancia relativa de elementos esqueléticos, considerando la representatividad de cada elemento encontrado en la muestra (MNE_i) y teniendo en cuenta la suma de los elementos y las partes proximales o distales en los huesos largos (diferenciando en lo posible izquierdos de derechos) en relación al número esperado para ese elemento específico en un individuo (E_i) y el número mínimo de individuos en esa muestra (MNI) (Lyman 1994), calculada como:

$$R_i = \frac{MNE_i}{(E_i \times MNI)} \times 100$$

Ecuación 1. Fórmula matemática utilizada para calcular la abundancia anatómica relativa (R_i= abundancia relativa, MNE_i= Número mínimo de elementos óseos, E_i= Número esperado de ese elemento esquelético en un individuo, MNI= Número mínimo de individuos). En este caso se utilizó el MNI para abundancia anatómica.

Para el cálculo del MNE se tuvo en cuenta que los elementos (huesos y dientes) tuvieran una completitud de al menos el 50%, y se incluyeron incisivos y molares aislados. El MNI_a de roedores tuvo en cuenta que los caviomorfos poseen 16 molares por individuo y los sigmodontinos 12, y se basó en las mandíbulas, el elemento esquelético más abundante tanto para los subconjuntos por año como para el total agregado.

Para evaluar las proporciones de diferentes elementos anatómicos representadas, se realizó el cálculo de cuatro índices siguiendo a Andrews (1990) y Fernández-Jalvo y Andrews (1992):

1) La relación entre elementos craneales y postcraneales, mediante la comparación entre el número (MNE) de húmeros y fémures y el número de mandíbulas más maxilares (Ec. 2).

$$Pc/C I = [(f + h)/(md + mx)]$$

Ecuación 2. Fórmula matemática utilizada para comparar restos postcraneales con restos craneales (Pc= elementos postcraneales, C= elementos craneales, f= fémures, h= húmeros, md= mandíbulas, mx= maxilas).

2) La relación entre elementos craneales y postcraneales, sumando más elementos poscraneales (tibia, radio y ulna) y molares aislados (Ec. 3). Dado que existe una desigualdad entre los elementos craneales y los postcraneales, representados por 16 y por 10 elementos respectivamente, a este índice se le aplica un factor de corrección, multiplicando los elementos craneales por 5 y los postcraneales por 8 (Andrews 1990). Sin embargo esto fue planteado para micromamíferos con un premolar y dos molares, por lo cual el caso de predominar micromamíferos con un premolar y tres molares (e.g., roedores como *Ctenomys* spp. y *Galea leucoblephara*), como se espera según los resultados del estudio anterior (Pia 2011), el valor de corrección 8 de la fórmula debe ser reemplazado por 10.

$$Pc/C II = [(f + t + h + r + c) \times 10 / (md + mx + m) \times 5]$$

Ecuación 3. Fórmula matemática utilizada para comparar restos postcraneales con restos craneales de roedores caviomorfos (Pc= elementos postcraneales, C= elementos craneales, f= fémur, t= tibia, h= húmero, r= radio, c= cúbito, md= mandíbula, mx= maxilar, m= molares aislados).

3) La proporción entre elementos distales de las extremidades (zeugopodio) con los proximales (estilopodio), indicado por la comparación entre el número de tibias y radios y el número de fémures y húmeros en la muestra (Ec. 4), dado que las asociaciones originadas por depredadores suelen presentar una mayor pérdida de elementos distales de los miembros, en vista a que son más frágiles que los elementos proximales (Andrews 1990).

$$Z/E = [(t + u)/(f + h)]$$

Ecuación 4. Fórmula matemática utilizada para comparar la pérdida de elementos distales de las extremidades (t= tibias, u=ulnas, f= fémures, h= húmeros).

4) La relación entre los dientes aislados y los alvéolos vacíos, tanto en mandíbulas como en maxilas, teniendo en cuenta que las muestras pueden presentar un porcentaje irregular de elementos dentales sueltos. Se utilizan dos cálculos diferentes, para molares e incisivos, respectivamente (Ec. 5). Si el valor es <100 se evidencia que existen más dientes aislados que alvéolos vacíos, reflejando la destrucción de maxilas y mandíbulas. Por el contrario, si es >100, indica la pérdida de piezas dentales.

$$Alv/m = [alv m/m]$$

$$Alv/i = [alv i/i]$$

Ecuación 5. Fórmula matemática utilizada para comparar la pérdida de elementos dentales con la de maxilas y mandíbulas (alv m= alvéolos de molares en mandíbulas + alvéolos de molares en maxilas, m= molares aislados, alv i= alvéolos de incisivos en mandíbulas + alvéolos de incisivos en maxilas, i= incisivos aislados).

En cuanto a la fragmentación, se registró su nivel en cráneos, utilizando la clasificación elaborada por Montalvo *et al.* (2020), que parte de la originalmente postulada por Andrews (1990), y propone nueve categorías (Fig. 5): 1. Cráneo completo; 2. Cráneo con huesos frontales y maxilares intactos, y al menos la mitad de la bóveda craneal; 3. Cráneo fragmentado con huesos frontales y región cigomática intactos; 4. Fragmento de maxilar sin apófisis cigomática y premaxilar, con o sin incisivos; 5. Premaxilar, con o sin incisivos; 6. Maxilar sin proceso cigomático y premaxilar; 7. Maxilar y premaxilar derechos o izquierdos, con o sin incisivo, y nasal de misma lateralidad; 8. Premaxilar derecho o izquierdo, con o sin incisivo, y nasal de misma lateralidad; 9. Fragmento de maxilar derecho o izquierdo. Además se tomó registro de fragmentos craneanos demasiado pequeños para ubicar a alguna de las categorías pero identificables como tales por sus estructuras planas y con suturas.

También se registró el nivel de fragmentación de mandíbulas, usando las cinco categorías propuestas por Andrews (1990) y modificadas en Montalvo *et al.* (2020): 1. Mandíbula completa; 2. Mandíbula con rama ascendente fragmentada; 3. Mandíbula con pérdida de rama ascendente; 4. Mandíbula con pérdida de rama ascendente y diastema; 5. Diastema y sínfisis con o sin incisivo. En este estudio hemos sumado una sexta categoría, para incluir a

fragmentos más pequeños que incluyen solo la rama ascendente y el proceso angular (Coll *et al.* 2021) (Fig. 5).

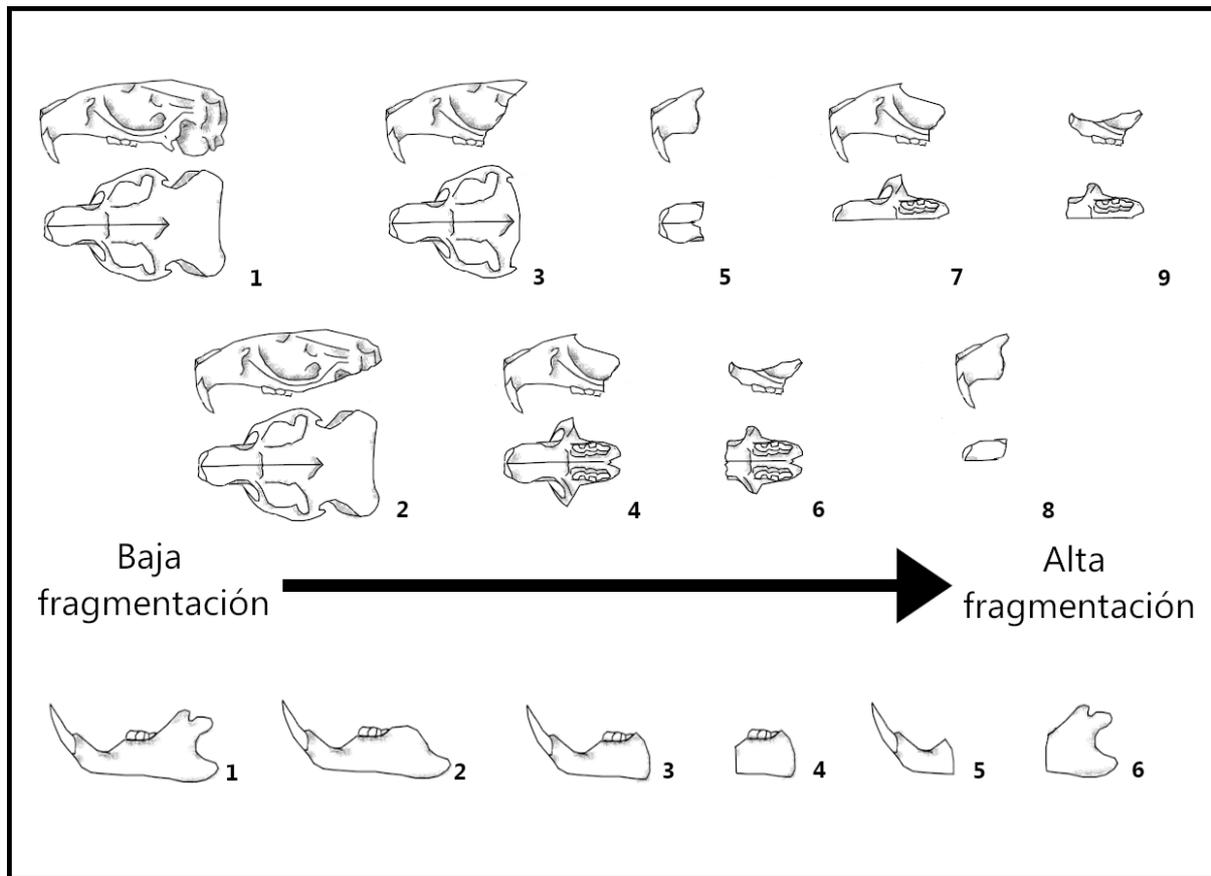


Figura 5. Niveles de fragmentación en cráneos (arriba) y mandíbulas (abajo) desde el más bajo hasta el más alto (según Andrews 1990, Montalvo *et al.* 2020). En este trabajo fue agregada en mandíbulas la categoría 6= rama ascendente y proceso angular.

Se detallaron los niveles de fragmentación de elementos dentales, incluyendo molariformes e incisivos tanto *in situ* como aislados, considerando microfisuras y fracturas longitudinales y transversales que afectan tanto al esmalte como a la dentina y diferenciando los sitios en donde se produjeron. Por último, se identificó la fragmentación de elementos poscraneales (fémur, húmero, radio, tibia, ulna), considerando tanto los restos completos como fragmentados y clasificándolos según cada elemento en "completos", "segmento proximal", "diáfisis" y "segmento distal".

Las marcas de corrosión producidas por ácidos digestivos en las superficies de los incisivos y molares fueron relevadas siguiendo a Andrews (1990), Fernández-Jalvo y Andrews (1992), Montalvo *et al.* (2007) y Fernández *et al.* (2017), teniendo en cuenta que diferentes grupos de micromamíferos tienen diferentes estructuras molares y espesores de esmalte, por lo que es

necesario adaptar la metodología tafonómica para las diferentes especies. Se distinguieron cinco niveles de digestión en dientes (Tabla 4, Fig. 6).

Incisivos	Sin digestión	Leve	Moderado	Fuerte	Extremo
Caviidae	No se evidencian alteraciones.	Parte de la superficie del esmalte muestra pequeños hoyos. En algunos casos la digestión se concentra en las puntas de los incisivos, donde se elimina el esmalte.	La superficie del esmalte es más intensamente afectada, por lo general permaneciendo a lo largo del diente o perdiéndose en la punta, mientras que la dentina presenta una superficie ondulada.	Produce en la dentina una superficie ondulada y reduce el esmalte a una pequeña isla en la superficie de la misma.	Daño extenso tanto en el esmalte como en la dentina, incluso habiendo perdido todo el esmalte en algunos dientes, mientras que otros también han perdido gran parte de la dentina de modo que los bordes de la misma (o del esmalte, si es que algo permanece) se colapsan sobre sí misma.
Sigmodontinae					
Molares	Sin digestión	Leve	Moderado	Fuerte	Extremo
Caviidae	No se evidencian alteraciones.	Las esquinas oclusales de los dientes se redondean levemente y los ángulos salientes se aplanan.	El esmalte desaparece en la mitad o en toda la longitud de los ángulos salientes, dejando un borde liso.	Las esquinas están fuertemente redondeadas y el esmalte se ha eliminado en gran medida de toda la longitud del ángulo saliente.	Digestión considerable de la dentina, lo que socava la capa de esmalte y hace que se colapse hacia adentro.
Sigmodontinae	No se evidencian alteraciones.	Las cúspides se ven más suaves en vista oclusal.	La dentina puede verse afectada y con hoyos. El esmalte es más intensamente afectado.	La superficie presenta hoyos y el esmalte se ha eliminado parcialmente a lo largo del borde de las facetas de desgaste en vista oclusal. La dentina queda expuesta y afectada.	Se elimina el esmalte en la mayor parte del diente, que permanece formando islas, y la dentina colapsa y pierde sus características diagnósticas.

Tabla 4. Niveles de digestión en dientes de caviidos y sigmodontinos. Modificado de Fernández *et al.* (2017).

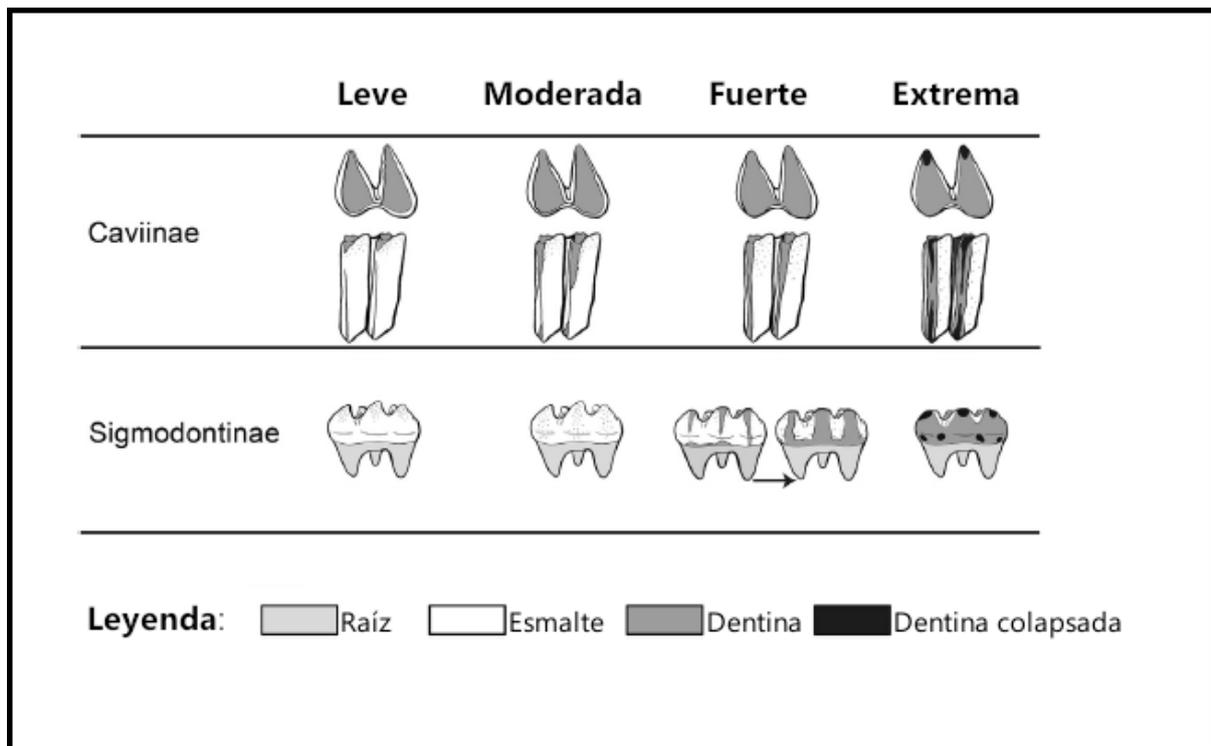


Figura 6. Categorías de digestión en molares de caviidos y sigmodontinos.
Tomado de: Fernández *et al.* (2017).

Hay que tomar en cuenta que las trazas de digestión en los molares poseen una mayor variabilidad que en los incisivos, debido a las diferencias en la morfología entre dientes, y en el grosor y en el recubrimiento del esmalte que posee cada taxón (Andrews, 1990).

La digestión fue registrada distinguiendo los dientes aislados de los que se encuentran implantados en mandíbulas y maxilares, en vista de que los dientes aislados presentan toda la superficie alterada, mientras que los que se mantienen *in situ* solo muestran alteración en las superficies expuestas (Andrews 1990, Fernández-Jalvo y Andrews 1992). A pesar de eso se tiene en cuenta que es más común que los dientes que presentan digestiones fuertes a extremas estén desprendidos de su alvéolo, en vista al debilitamiento de la porción ósea que los retiene. Se evitó hacer el análisis de digestión en las raíces de los dientes y en su lugar se concentró en los ápices de los incisivos y los extremos oclusales en los molares, puesto que la digestión comienza en los ángulos salientes o puntas de las cúspides y ápices.

Adicionalmente, debido a que los molares de Caviinae presentan abundante cemento interprismático y protuberancias sobre el esmalte, principalmente en el surco entre los dientes y tomando en cuenta que la corrosión digestiva elimina fácilmente estas protuberancias de cemento a lo largo de las superficies laterales de los molares, dejando numerosas depresiones estriadas, se tomó registro de la presencia u ausencia de dichas estructuras. La ausencia de protuberancias de cemento en la parte superior de la corona puede indicar que los molares

estuvieron *in situ* durante la digestión mientras que la ausencia de estas protuberancias a lo largo de toda la corona puede sugerir que los molares estuvieron *ex situ* durante la digestión (Fernández *et al.* 2017).

También se identificaron marcas de corrosión producidas por ácidos digestivos en las superficies de restos postcraneales (es decir, epífisis proximal del fémur y epífisis distal del húmero), una vez más distinguiéndose cinco categorías de alteración (Andrews 1990, Fernández-Jalvo y Andrews 1992) (Tabla 5).

Elementos	Sin digestión	Leve	Moderado	Fuerte	Extremo
Epífisis proximal del fémur	No se evidencian alteraciones.	La digestión afecta casi por exclusivo a las superficies articulares, ocasionalmente extendiéndose a lo largo de la epífisis, pero sin alcanzar la diáfisis.	La digestión se presenta afectando a toda la epífisis y puede penetrar en la diáfisis, pudiendo exhibir ésta un aspecto de abrasionado o pulido.	Los huesos están fracturados, con superficies redondeadas, diáfisis onduladas y presentan las epífisis fuertemente digeridas.	Se acrecientan los rasgos observados en la categoría "Fuerte"
Epífisis distal del húmero					

Tabla 5. Categorías de digestión en restos del postcráneo (según Andrews 1990, Fernández-Jalvo y Andrews 1992).

El uso de estas metodologías asegura que los resultados obtenidos puedan ser comparados con la literatura y con futuros proyectos de investigación, no sólo con otros trabajos de tafonomía en pequeños mamíferos y de mamíferos en general, sino también con los análisis conocidos de otros registros inferidos como provenientes de carnívoros de otras zonas áridas neotropicales del Cono Sur (ver Mondini 2018 y bibliografía allí citada).

3. Resultados

3.1 Diversidad taxonómica

El número mínimo de especímenes (NISP) de micromamíferos registrado para el total agregado fue de 5.865 (Tabla 6). De éstos, el subconjunto del año 2007 presentó el número

más abundante (26,5% del NISP total) mientras que el subconjunto del 2000-2003 fue el menos abundante (8,9%).

Se identificaron un total de 466 individuos según el MNIt, de los cuales 80,1% pudieron ser identificados al menos hasta el nivel de género, mientras que un 12,4% sólo pudieron ser reconocidos como Rodentia, generalmente encontrados en muestras que sólo poseían material de poscráneo (Tabla 7). El caviomorfo *Galea leucoblephara* (Fig. 7A) fue el taxón con mayor frecuencia en todos los años, variando entre 42,9-65,7 %MNIt y con una frecuencia relativa del 57,7% para la asociación total. Éste fue siempre seguido por el cricétido *Reithrodon auritus* (Fig. 7B), con una frecuencia relativa que varía entre 8,0-14,5 %MNIt y con una proporción de 11,8% para la asociación total. El ctenomyido *Ctenomys* sp. y el cricétido *Phyllotis xanthopygus* (Fig. 7C) se encontraron con frecuencias relativas similares para la asociación total (2,6% y 2,8% respectivamente), si bien *Ctenomys* sp. no se registró entre los años 2000-2003 y 2004, ni *P. xanthopygus* en muestras del 2008. El resto de los roedores, que incluyen a *Akodon azarae* (1,3%), *Oligoryzomys flavescens* (0,9%), *Calomys musculinus* (0,4%) y *Akodon dolores*, *Holochilus vulpinus* y *Oxymycterus rufus* (0,2% en cada caso), se registraron con frecuencias muy bajas o nulas en al menos tres de las agrupaciones por año. Adicionalmente nueve individuos sólo pudieron ser reconocidos como *Akodon* sp. (1,9% de la frecuencia relativa total) y 34 individuos sólo pudieron identificarse como de la subfamilia Sigmodontidae (7,3% de la frecuencia relativa total). Estos últimos tuvieron mayor frecuencia en los años 2006 y 2007.

Año	N muestras	NISP	% NISP	MNIt	% MNIt	MNIa	% MNIa
2000-2003	45	519	8,9	50	10,7	18	9,9
2004	89	947	16,1	108	23,2	37	20,3
2005	64	827	14,1	83	17,8	37	20,3
2006	39	682	11,6	51	10,9	22	12,1
2007	63	1554	26,5	91	19,6	40	22,0
2008	60	1336	22,8	83	17,8	28	15,4
Total agregado	360	5865	100	466	100	181	100

Tabla 6. Índices de abundancia taxonómica: NISP (número mínimo de especímenes), MNIt (número mínimo de individuos para la abundancia taxonómica) y MNIa (número mínimo de individuos para la abundancia anatómica) y sus frecuencias relativas, para las muestras analizadas segmentadas por año y para el total agregado. Notar que los valores de MNIa para el conjunto "total agregado" no resultan de la sumatoria de los subconjuntos por año, sino de aplicar la metodología para esa categoría en la muestra total.

Taxones	2000-2003		2004		2005		2006		2007		2008		Total a.	
	MNIit	%	MNIit	%	MNIit	%	MNIit	%	MNIit	%	MNIit	%	MNIit	%
<i>Ctenomys</i> sp.	0	0	0	0	1	1,2	1	2	4	4,4	6	7,2	12	2,6
<i>Galea leucoblephara</i>	28	56	71	65,7	54	65,1	30	58,8	39	42,9	47	56,6	269	57,7
<i>Akodon dolores</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1,2	1	0,2
<i>Akodon azarae</i>	0	0	0	0	0	0	2	3,9	3	3,3	1	1,2	6	1,3
<i>Akodon</i> sp.	2	4	0	0	0	0	0	0	7	7,7	0	0	9	1,9
<i>Calomys musculus</i>	0	0	1	0,9	0	0	0	0	1	1,1	0	0	2	0,4
<i>Oligoryzomys flavescens</i>	0	0	1	0,9	0	0	0	0	3	3,3	0	0	4	0,9
<i>Holochilus vulpinus</i>	0	0	1	0,9	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,2
<i>Reithrodon auritus</i>	4	8	12	11,1	11	13,3	7	13,7	9	9,9	12	14,5	55	11,8
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	3	6	6	5,6	1	1,2	1	2	2	2,2	0	0	13	2,8
<i>Oxymycterus rufus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1,1	0	0	1	0,2
Sigmodontinae indet.	2	4	2	1,9	6	7,2	6	11,8	14	15,4	5	6,0	35	7,6
Rodentia indet.	11	22	14	13,0	10	12,0	4	7,8	8	8,7	11	13,3	58	12,4
Total	50	100	108	100	83	100	51	100	91	100	83	100	466	100

Tabla 7. Número mínimo de individuos para la abundancia taxonómica (MNIit) y sus frecuencias relativas, por año y para el total agregado (total a.= total agregado).

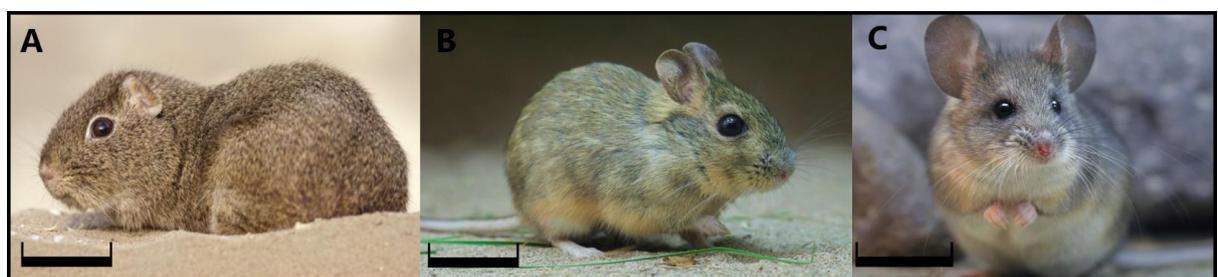


Figura 7. Taxones más frecuentemente hallados. A. *Galea leucoblephara*. B. *Reithrodon auritus*. C. *Phyllotis xanthopygus*. Fotos tomadas de: SAyDS y SAREM (2019). Barra de escala= 5 cm.

3.2 Abundancia relativa y grado de fragmentación

Los 5.865 especímenes óseos de micromamíferos dan cuenta de un mínimo de 3.809 elementos (MNE) para el total agregado (Tabla 8). El MNI para la abundancia anatómica

(MNla) se basó en el número mínimo de mandíbulas, distinguiendo entre derechas e izquierdas, que resultaron ser el elemento esquelético más abundante tanto para los subconjuntos por año como para la asociación total (MNE total= 361). La abundancia relativa del conjunto total agregado fue de 22,1%, con un MNla total= 181 (Tabla 6), mientras que para el conjunto de años 2000-2003 fue de 26,2% (MNla= 18), para 2004 de 19,5% (MNla= 37), para 2005 de 19,4% (MNla= 37), para 2006 de 24,9% (MNla= 22), para 2007 de 23,7% (MNla= 40) y para 2008, con el valor más alto, de 32,0% (MNla= 28).

La abundancia relativa de la mayoría de los elementos esqueléticos fue baja durante todos los años. Mandíbulas, maxilares y dientes aislados, particularmente molares, fueron los elementos más abundantes en todos los subconjuntos. Ha de mencionarse que un total de 279 elementos dentales (4,7 %NISP) se encontraron con una completitud menor al 50% y por consiguiente no fueron usados para los cálculos de MNE. Los elementos del postcráneo fueron menos abundantes y en la asociación del 2004 se encontró la menor frecuencia de ellos.

Los índices anatómicos muestran que los elementos craneales son dominantes en las muestras de todos los años (Tabla 9). Entre los elementos de las extremidades se observó una predominancia de los segmentos proximales sobre los distales, con excepción del subconjunto de los años 2000-2003.

Debido a la ausencia de alvéolos de incisivos, el índice de comparación entre estos y los incisivos sueltos no pudo calcularse en los años 2005 a 2008, y de similar manera no se hallaron alvéolos libres de molares para el subconjunto 2000-2003. En los años en donde sí hubo registros y para el total agregado, los valores del índice dieron muy bajos (<4,9), reflejando la alta tasa de fragmentación de mandíbulas y maxilas.

No se hallaron cráneos completos, como así de las categorías 2 y 3 de fragmentación de este elemento (Tabla 10). Sólo un cráneo fue encontrado para las categorías 4 (Fig. 8A) y 7. La categoría más frecuentemente hallada en todos los años, es la categoría 9, seguida por la categoría 8 (Fig. 8B), ambas siendo las que representan el mayor grado de fragmentación. Fueron encontradas tanto con como sin dientes *in situ*.

En cuanto a las mandíbulas, todas las categorías de fragmentación fueron encontradas, si bien aquellas completas (categoría 1) sólo se hallaron en un 1,1% en los años 2004, 2005 y 2008 (Fig. 8C y E). Por el contrario, la categoría más representada fue la 4 (48,8%) (Fig. 8D).

Elementos	2000-2003			2004			2005			2006			2007			2008			Total agregado		
	MNE	%MNE	Ab. re.	MNE	%MNE	Ab. re.	MNE	%MNE	Ab. re.	MNE	%MNE	Ab. re.	MNE	%MNE	Ab. re.	MNE	%MNE	Ab. re.	MNE	%MNE	Ab. re.
Mandíbulas	36	12,1	100,0	74	12,4	100,0	73	15,0	98,6	43	9,4	97,7	80	7,5	100,0	55	6,0	98,2	361	9,5	99,7
Maxilas	31	10,4	86,1	54	9,0	73,0	29	6,0	39,2	10	2,2	22,7	23	2,2	28,8	31	3,4	55,4	178	4,7	49,2
Escápulas	6	2,0	16,7	1	0,2	1,4	11	2,3	14,9	9	2,0	20,5	16	1,5	20,0	29	3,2	51,8	72	1,9	19,9
Húmeros	0	0,0	0,0	2	0,3	2,7	12	2,5	16,2	10	2,2	22,7	18	1,7	22,5	19	2,1	33,9	54	1,4	14,9
Radios	2	0,7	5,6	1	0,2	1,4	2	0,4	2,7	2	0,4	4,5	9	0,8	11,3	3	0,3	5,4	18	0,5	5,0
Ulnas	4	1,3	11,1	3	0,5	4,1	5	1,0	6,8	10	2,2	22,7	17	1,6	21,3	15	1,6	26,8	54	1,4	14,9
Pelvis	2	0,7	5,6	4	0,7	5,4	14	2,9	18,9	12	2,6	27,3	23	2,2	28,8	40	4,4	71,4	95	2,5	26,2
Fémures	8	2,7	22,2	9	1,5	12,2	19	3,9	25,7	23	5,0	52,3	36	3,4	45,0	36	4,0	64,3	131	3,5	36,2
Tibias	5	1,7	13,9	2	0,3	2,7	6	1,2	8,1	2	0,4	4,5	11	1,0	13,8	11	1,2	19,6	36	1,0	9,9
Vértebras	14	4,7	2,2	22	3,7	1,7	61	12,6	4,6	79	17,3	10,0	108	10,1	7,5	149	16,4	14,8	433	11,4	6,6
Incisivos	49	16,5	68,1	109	18,2	73,6	73	15,0	49,3	61	13,4	69,3	109	10,2	68,1	74	8,1	66,1	475	12,5	65,6
Molares Cav.	55	18,5	19,1	254	42,5	42,9	86	17,7	14,5	71	15,6	20,2	111	10,4	17,3	151	16,6	33,7	728	19,2	25,1
Molares Cri.	11	3,7	5,1	32	5,4	7,2	20	4,1	4,5	15	3,3	5,7	50	4,7	10,4	19	2,1	5,7	147	3,9	6,8
Metápodos	23	7,7	6,4	11	1,8	1,5	16	3,3	2,2	25	5,5	5,7	107	10,0	13,4	57	6,3	10,2	239	6,3	6,6
Falanges	51	17,2	5,1	16	2,7	0,8	48	9,9	2,3	66	14,5	5,4	331	31,1	14,8	214	23,5	13,6	726	19,2	7,2
Calcáneos	0	0,0	0,0	2	0,3	2,7	0	0,0	0,0	1	0,2	2,3	1	0,1	1,3	2	0,2	3,6	6	0,2	1,7
Astrágalos	0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	1	0,1	1,3	1	0,1	1,8	2	0,1	0,6
Costillas	0	0,0	0,0	3	0,5	0,3	11	2,3	1,2	17	3,7	3,2	15	1,4	1,6	8	0,9	0,7	54	1,4	1,2
Total	297			599			486			456			1066			914			3809		
Promedio abs.			26,2			19,5			19,4			24,9			23,7			32,0			22,1

Tabla 8. Frecuencias de elementos esqueléticos de roedores: mínimo número de elementos (MNE), su porcentaje respecto al total (%MNE), abundancia relativa (Ab. re.), promedio absoluto (Promedio abs.) por año y para la asociación total. Notar que los valores de MNE para el subconjunto "total agregado" no resultan de la sumatoria de los subconjuntos para todos los años, sino de aplicar la metodología para esa categoría.

Índices	2000-2003	2004	2005	2006	2007	2008	Total a.
Pc/C I	112,5	45,4	35,4	36,3	51,8	47,2	48,6
Pc/C II	28,5	10	40	70	70	70	40
Z/E	112,5	45,4	35,4	36,3	51,8	47,2	48,6
Alv/m	-	4,9	1,8	4,6	2,4	3,5	3,4
Alv/i	2,0	2,7	-	-	-	-	1,0

Tabla 9. Índices anatómicos (*sensu* Andrews 1990) de los restos de roedores por año y para el total agregado (total a.).

Elementos	Categorías	2000-2003		2004		2005		2006		2007		2008		Total a.	
		MNE	%	MNE	%	MNE	%	MNE	%	MNE	%	MNE	%	MNE	%
Cráneos	Categoría 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Categoría 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Categoría 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Categoría 4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2,7	1	0,4
	Categoría 5	4	11,4	9	16,1	3	7,3	0	0	2	5,4	4	10,8	22	9,6
	Categoría 6	2	5,7	3	5,4	0	0	0	0	0	0	3	8,1	8	3,5
	Categoría 7	0	0	0	0	1	2,4	0	0	0	0	0	0	1	0,4
	Categoría 8	10	28,6	14	25	15	36,6	13	56,5	16	43,2	14	37,8	82	35,8
	Categoría 9	19	54,3	30	53,6	22	53,7	10	43,5	19	51,4	15	40,5	115	50,2
	Total	35		56		41		23		37		37		229	
Mandíbulas	Categoría 1	0	0	1	1,4	1	1,4	0	0	0	0	2	3,6	4	1,1
	Categoría 2	1	2,8	0	0	3	4,1	1	2,3	5	6,3	4	7,3	14	3,9
	Categoría 3	9	25	22	29,7	18	24,7	13	30,2	25	31,3	9	16,4	96	26,6
	Categoría 4	19	52,8	37	50	39	53,4	23	53,5	33	41,3	25	45,5	176	48,8
	Categoría 5	4	11,1	14	18,9	11	15,1	6	14	13	16,3	14	25,5	62	17,2
	Categoría 6	3	8,3	0	0	1	1,4	0	0	4	5	1	1,8	9	2,5
	Total	36		74		73		43		80		55		361	

Tabla 10. Categorías de fragmentación de cráneos y mandíbulas (*sensu* Andrews 1990, Montalvo *et al.* 2020, este trabajo) representadas por año y para el total agregado (total a.).

Una alta proporción de los huesos largos evaluados se observaron con fragmentación, para todos los años (91,24% del total) (Tabla 11, Fig. 9). Para los años 2004 y 2005 no se encontró ningún elemento del poscráneo completo, mientras que para el 2006 no se hallaron fémures ni tibias completos. En el subconjunto 2000-2003 no se observaron fémures ni húmeros. En otros años se conservaron huesos con grados de completitud más diversos, incluso algunos completos, si bien no aparecieron diáfisis de ulnas ni radios en toda la asociación.

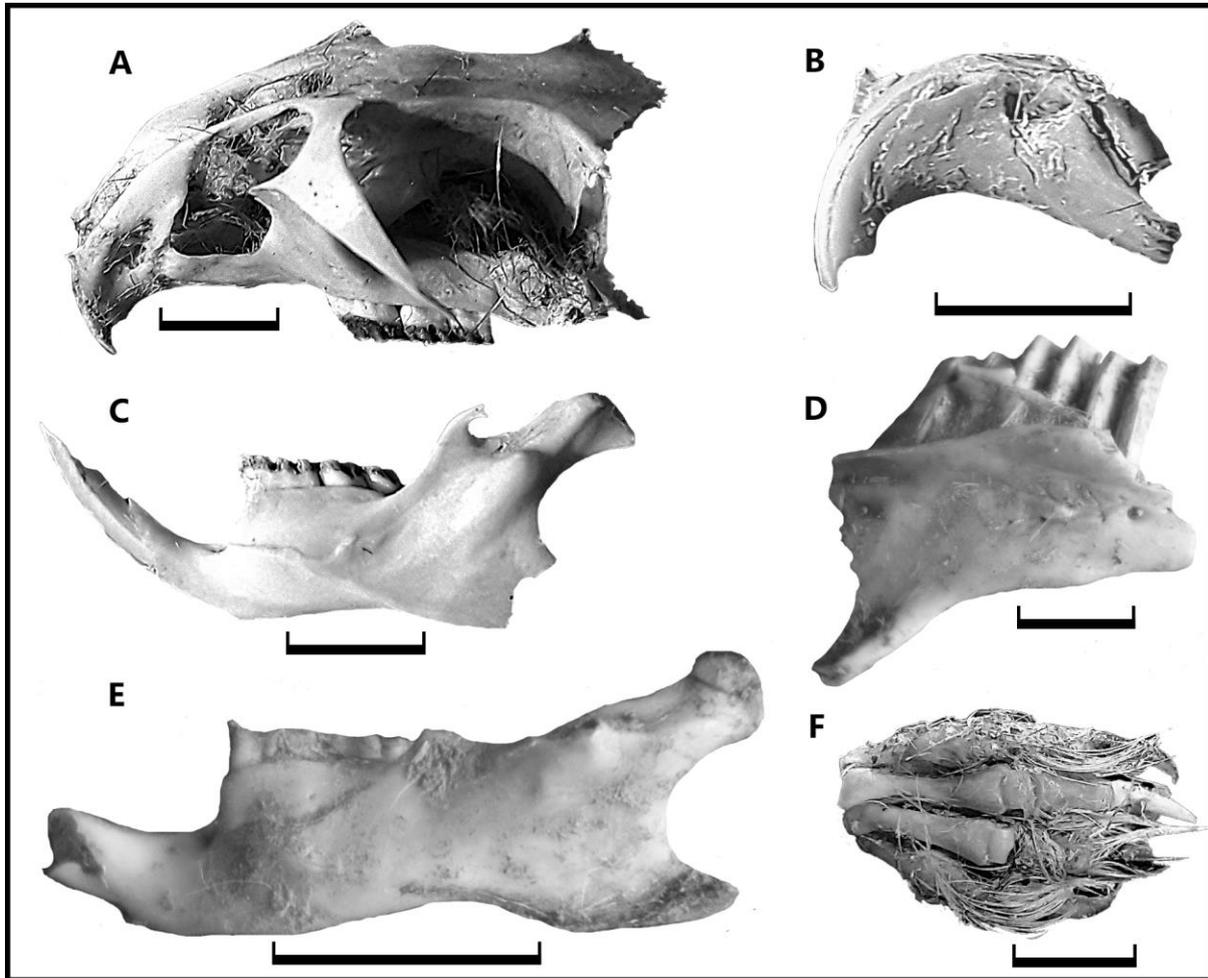


Figura 8. Ejemplos de categorías de fragmentación y articulación en varios elementos. A. Cráneo categoría 4 de *Reithrodon auritus* en vista lateral (#481). B. Cráneo categoría 8 de roedor indet. en vista labial (#186). C. Mandíbula categoría 2 de *Reithrodon auritus* en vista labial (#481). D. Mandíbula categoría 4 de *Galea leucoblephara* en vista labial (#95). E. Mandíbula categoría 1 (completa) de *Akodon sp.* en vista labial (#607). F. Elementos articulados de autopodio de Rodentia en vista dorsal (#510). Barras de escala= 5 mm. Fotografías tomadas con la colaboración de Fernando J. Fernández y Claudia I. Montalvo.

Años	Segmentos	%MNE				
		Fémur	Tibia	Húmero	Ulna	Radio
2000 - 2003	Completo	0	0	0	20	0
	Proximal	0	80	0	60	33,3
	Distal	0	0	0	20	66,7
	Diáfisis	0	20	0	0	0
2004	Completo	0	0	0	0	0
	Proximal	35,7	100	0	100	100
	Distal	57,1	0	100	0	0
	Diáfisis	7,1	0	0	0	0
2005	Completo	0	0	0	0	0
	Proximal	40,6	100	47,6	100	100
	Distal	59,4	0	42,9	0	0
	Diáfisis	0	0	9,5	0	0
2006	Completo	0	0	5,9	10	33,3
	Proximal	25,8	66,7	52,9	90,0	33,3
	Distal	74,2	33,3	41,2	0	33,3
	Diáfisis	0	0	0	0	0
2007	Completo	2	6,7	18,5	16,7	28,6
	Proximal	29,4	26,7	48,1	54,2	35,7
	Distal	64,7	33,3	33,3	29,2	35,7
	Diáfisis	3,9	33,3	0	0	0
2008	Completo	4,8	6,3	39,1	22,2	33,3
	Proximal	42,9	37,5	17,4	61,1	33,3
	Distal	52,4	31,3	39,1	16,7	33,3
	Diáfisis	0	25	4,3	0	0
Total a.	Completo	2	4,3	16,7	15,4	25,9
	Proximal	36,1	51,1	40	67,7	40,7
	Distal	60,5	23,4	40	16,9	33,3
	Diáfisis	1,5	21,3	3,3	0	0

Tabla 11. Proporción (%MNE) de huesos largos de las extremidades completos o de sus diferentes segmentos representados, por año y para el total agregado (total a.).

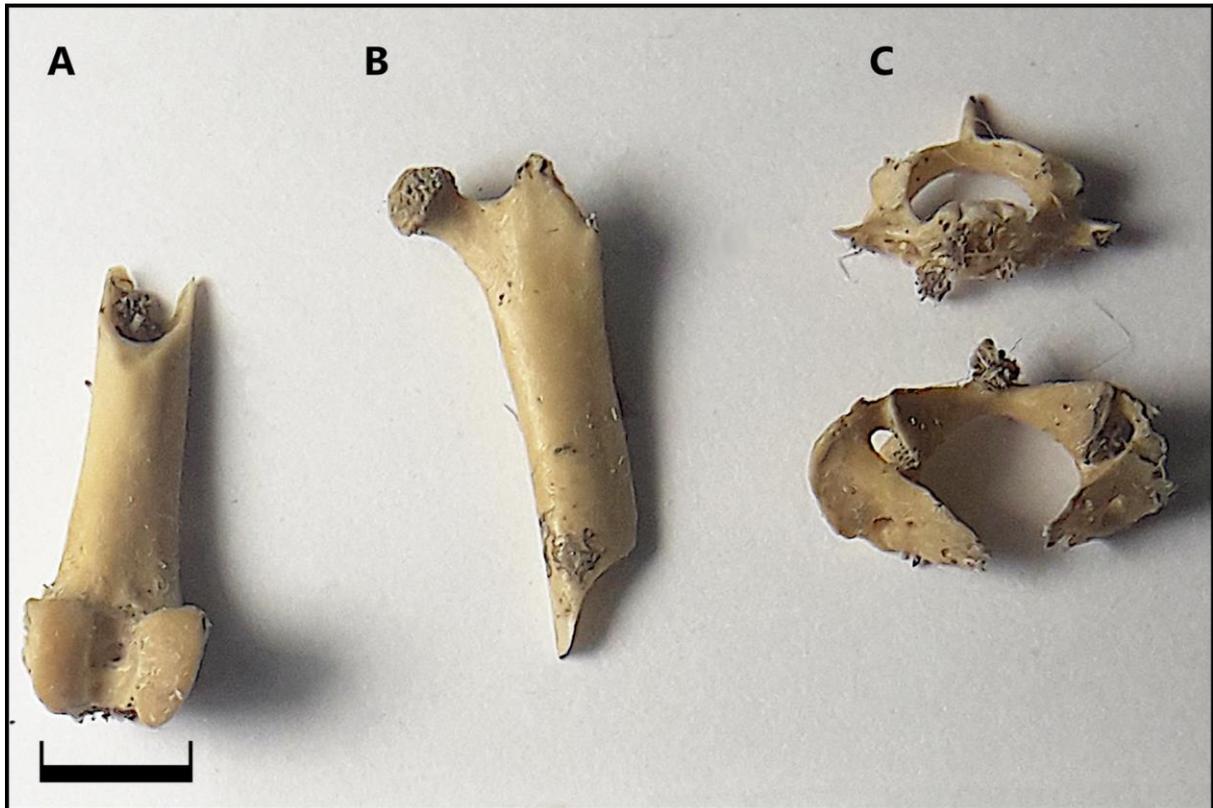


Figura 9. Ejemplos de fragmentación en elementos del poscráneo de Rodentia indet. (#464) A. Fémur distal en vista caudal. B. Fémur proximal en vista craneal. C. Vértebra completa (arriba) y fragmentada (abajo) en vista caudal. Barra de escala= 5 mm.

Otros elementos esqueléticos como escápulas y pelvis también presentaron un alto grado de fragmentación para todos los años (Tabla 12) y sólo un 2,8% y 5,2% de estos elementos, respectivamente, estaban completos. Sólo en el año 2008 se encontraron escápulas completas y en los años 2004 y 2008, pelvis enteras. En las costillas los valores entre elementos completos y fragmentados se mantuvieron similares entre sí para la asociación total. En cambio las vértebras fueron encontradas completas en un 93,93% de los casos, y 62,12% de estas últimas pertenecían a segmentos que permanecieron articulados. Es de destacar que aún después de la ingestión y digestión y del tratamiento y limpieza de los excrementos, 172 segmentos del esqueleto (conjuntos de huesos anatómicamente próximos) continuaron articulados, entre ellos los ya mencionados segmentos de vértebras y 56 segmentos de autopodios con metapodios y falanges articulados (Fig. 8F).

Años	Segmentos	%MNE			
		Escápulas	Vértabras	Pelvis	Costillas
2000-2003	Completo	0	82,4	0	0
	Fragmentado	100	17,6	100	0
2004	Completo	0	95,7	50	100
	Fragmentado	100	4,3	50	0
2005	Completo	0	98,4	0	45,5
	Fragmentado	100	1,6	100	54,5
2006	Completo	0	97,5	0	47
	Fragmentado	100	2,5	100	53
2007	Completo	0	94	0	33,3
	Fragmentado	100	6	100	66,7
2008	Completo	6,6	91,4	7,5	62,5
	Fragmentado	93,4	8,6	92,5	37,5
Total a.	Completo	2,8	93,9	5,2	48,1
	Fragmentado	97,2	6,1	94,8	51,9

Tabla 12. Proporción (%MNE) de fragmentación de elementos de poscráneo por año y para el total agregado (total a.).

3.3 Modificaciones óseas

Todos los grados de modificaciones por corrosión digestiva se encuentran representados y afectan tanto a elementos óseos como a dientes (Tabla 13). En todos los años predominaron los restos con digestión leve, si bien para el 2006 los incisivos, tanto aislados como *in situ*, tuvieron valores de digestión moderada similares a los de digestión leve, y de manera semejante en el 2008 los molares con digestión fuerte tuvieron valores cercanos a aquellos con digestión leve.

Entre los incisivos predominan marcadamente los niveles de digestión leve y moderado en todos los años, mientras que en los molares la diferencia fue menos destacada, con las modificaciones moderadas y fuertes siendo bastantes comunes. Debe mencionarse que unos pocos incisivos aislados con una completitud mayor al 50% presentaban el ápice fragmentado, lo cual no permitió medir sus niveles de corrosión por digestión. En la mayoría de los casos para digestiones leves y moderadas la corrosión fue más intensa en los ápices de los incisivos, incluso en aquellos incisivos aislados, si bien hubo un menor número de casos en donde la alteración se extendió a una superficie mayor, otorgándole una apariencia ondulada. En los casos de digestión fuerte por lo general sólo quedaba un pequeño parche de esmalte en la superficie, afectando a toda la dentina (Figs. 10B, 11H).

		%MNE					
		Incisivos aislados	Incisivos <i>in situ</i>	Molares aislados	Molares <i>in situ</i>	Fémures	Húmeros
2000-2003	Ápice frag.	4,1	0	-	-	-	-
	Sin digestión	8,2	14,8	4,5	3,9	50	0
	Leve	57,1	55,6	45,5	55,8	33,3	0
	Moderado	16,3	29,6	9,1	14,0	0	0
	Fuerte	4,1	0	34,8	26,4	16,7	0
	Extremo	10,2	0	6,1	0	0	0
2004	Ápice frag.	11,9	0	-	-	-	-
	Sin digestión	11,9	15,5	0	1	40	50
	Leve	45,9	41,4	19,9	36,1	20	0
	Moderado	22	19	28,7	31,7	0	50
	Fuerte	8,3	17,2	30,1	29,2	40	0
	Ápice frag.	0	0	21,3	3,0	0	0
2005	Ápice frag.	0	0	-	-	-	-
	Sin digestión	4,1	4,3	0	0	30,8	11,1
	Leve	58,9	70,2	54,7	67,3	46,2	55,6
	Moderado	23,3	19,1	16	18,6	23,1	11,1
	Fuerte	11	4,3	22,6	12,6	0	22,2
	Extremo	2,7	2,1	6,6	1,5	0	0
2006	Ápice frag.	0	0	-	-	-	-
	Sin digestión	1,6	8	0	0	37,5	12,5
	Leve	34,4	32	48,8	56,2	25	12,5
	Moderado	32,8	36	18,6	23,8	25	37,5
	Fuerte	23	20	20,9	20	12,5	37,5
	Extremo	8,2	4	11,6	0	0	0
2007	Ápice frag.	6,3	0	-	-	-	-
	Sin digestión	4,2	4,9	0	0	31,3	50
	Leve	69,8	65,9	36	42,3	31,3	28,6
	Moderado	27,1	17,1	25,5	24,2	25,0	14,3
	Fuerte	4,2	12,2	29,2	29,1	6,3	7,1
	Extremo	2,1	0	9,3	4,4	6,3	0
2008	Ápice frag.	4,2	0	-	-	-	-
	Sin digestión	6,9	13,3	0	0	23,3	16,7
	Leve	52,8	57,8	36,5	39,6	60	33,3
	Moderado	25	15,6	20,6	18,7	13,3	16,7
	Fuerte	13,9	13,3	32,9	33,1	3,3	27,8
	Extremo	0	0	10	8,6	0	5,6
Total a.	Ápice frag.	5,1	0	-	-	-	-
	Sin digestión	6,3	10,5	0,3	0,5	30,8	25,5
	Leve	52	55,6	35,1	49,2	43,6	31,4
	Moderado	23,8	21,3	22,5	22,4	16,7	19,6
	Fuerte	9,9	11,7	29	24,9	7,7	21,6
	Extremo	2,9	0,8	13	3	1,3	2

Tabla 13. Proporción (%MNE) de niveles de digestión en elementos dentales y poscraneales, por año y para el total agregado (Ápice frag.= ápice fragmentado, Total a.= total agregado).

Los incisivos con niveles de digestión extrema habitualmente presentaban la pérdida total del esmalte, dejando solo un núcleo de dentina estrecho y muy alterado (Figs. 10C, 11G). En el caso particular de los incisivos de *Ctenomys* sp., éstos rara vez presentaron un grado de digestión mayor a leve, y las alteraciones se distribuyen a lo largo de la superficie en lugar de concentrarse en el ápice.

En molares de caviomorfos con digestión leve, la alteración se presentó en forma de pérdida del esmalte en pequeños hoyos y en la región más oclusal de los ángulos salientes, mientras que en molares de sigmodontinos la alteración fue más leve, y se limitó a suavizar las cúspides y generar un tono mate (sin brillo) (Fig. 11F). Al pasar a una digestión moderada, el esmalte en caviidos presentaba una alteración más pronunciada, llegando en general hasta la mitad de los ángulos salientes (Fig. 10E), mientras que en sigmodontinos solía desaparecer en su mayor parte en las cúspides. En niveles de digestión fuerte era común que el esmalte se encontrara ausente casi por completo en los ángulos salientes de molares de caviomorfos (Figs. 10D, 11A), a la vez que en sigmodontinos este se perdía a lo largo del borde de las facetas de desgaste en la vista oclusal.

En casos de digestión extrema, en caviidos se observó a la dentina con un aspecto que otros autores han descrito como “derretida”, muchas veces colapsando sobre sí misma (Fig. 11B-D), mientras que en sigmodontinos presentó una superficie irregular, que altera caracteres diagnósticos y dificulta en muchos casos la identificación taxonómica (Fig. 11E). En el 8,5% de los molares de caviomorfos aislados e *in situ*, las prominencias de cemento en el esmalte se corroyeron por digestión, dando lugar a depresiones (Montalvo y Fernández 2019). En molares de *Ctenomys* sp., el esmalte redujo su grosor en niveles de digestión leve y moderado, sin afectar a la dentina, pero era frecuente que esta se viera fuertemente afectada y hasta colapsada en los casos de niveles de alteración fuerte y extrema.

La corrosión también afectó a elementos craneales, especialmente a las mandíbulas (Fig. 10A), disolviendo el tejido más superficial y redondeando los bordes de las fracturas.

Para los elementos esqueléticos poscraneales dominaron las modificaciones leves para el conjunto total, si bien la digestión fuerte destacó en algunos años. En varios huesos largos la evidencia de digestión se expresa como el redondeo de los bordes fragmentados. En huesos largos completos con digestión leve no se evidenciaron fracturas en las epífisis, o estas eran pequeñas y sin pérdida de porciones. Cuando estos huesos no estaban completos y sólo eran porciones proximales, distales o diáfisis, los bordes de las fracturas presentaban un suave redondeamiento.

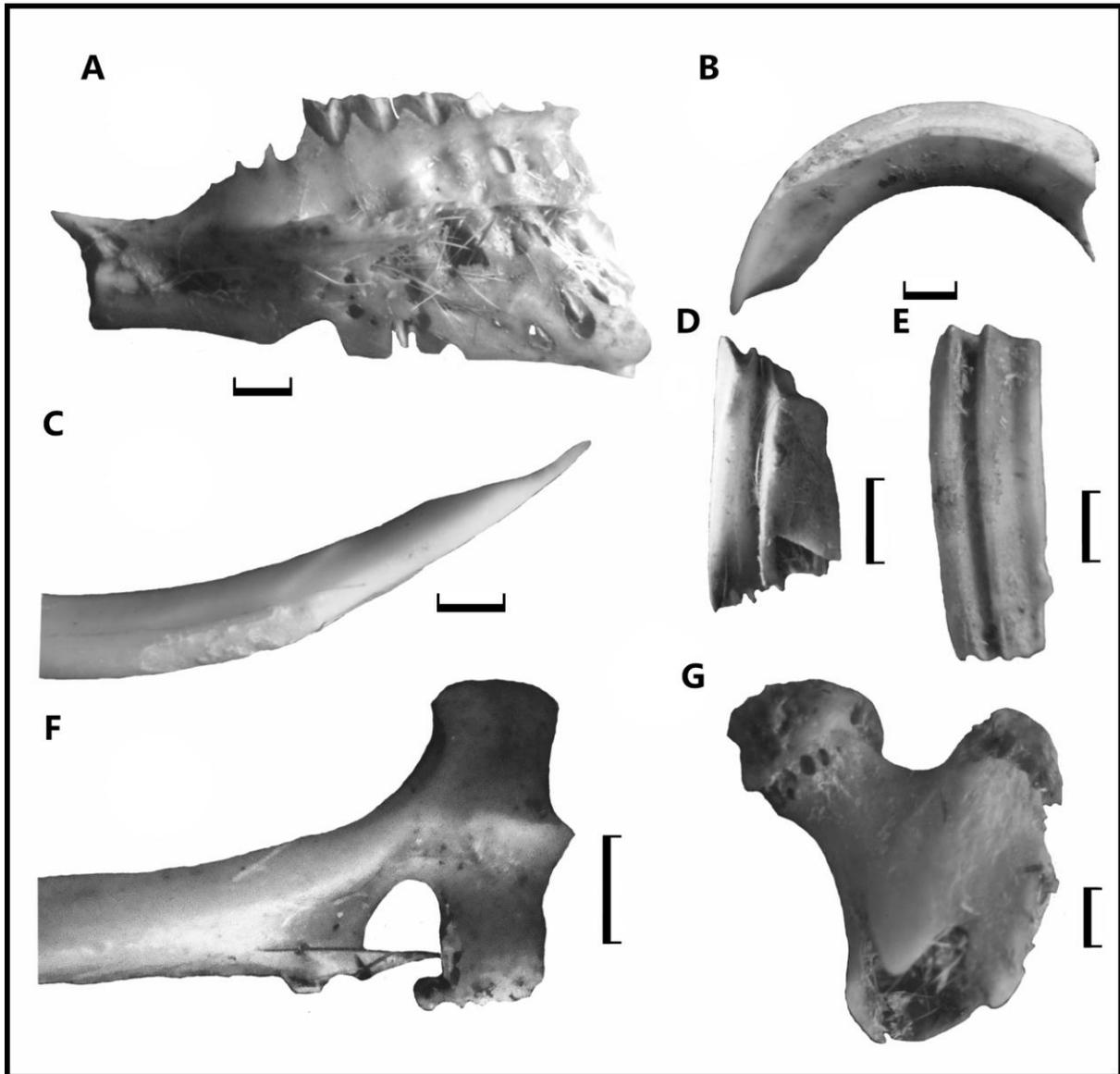


Figura 10. Trazas de digestión en elementos craneales y poscraneales. A. Fragmento de mandíbula de *Galea leucoblephara* con alteración por ácidos gástricos en vista labial (#207). B y C. Incisivos con digestión fuerte (#507) y extrema (#206), respectivamente, en vista lateral. D y E. Molares de *Galea leucoblephara* con digestión fuerte (#207) y moderada (#72), respectivamente, en vista lateral. F. Húmero distal con digestión moderada en vista craneal (#445). G. Fémur proximal con modificación extrema y bordes redondeados en vista caudal (#74). Barras de escala = 1 mm. Fotografía tomada con la colaboración de Fernando J. Fernández y Claudia I. Montalvo.

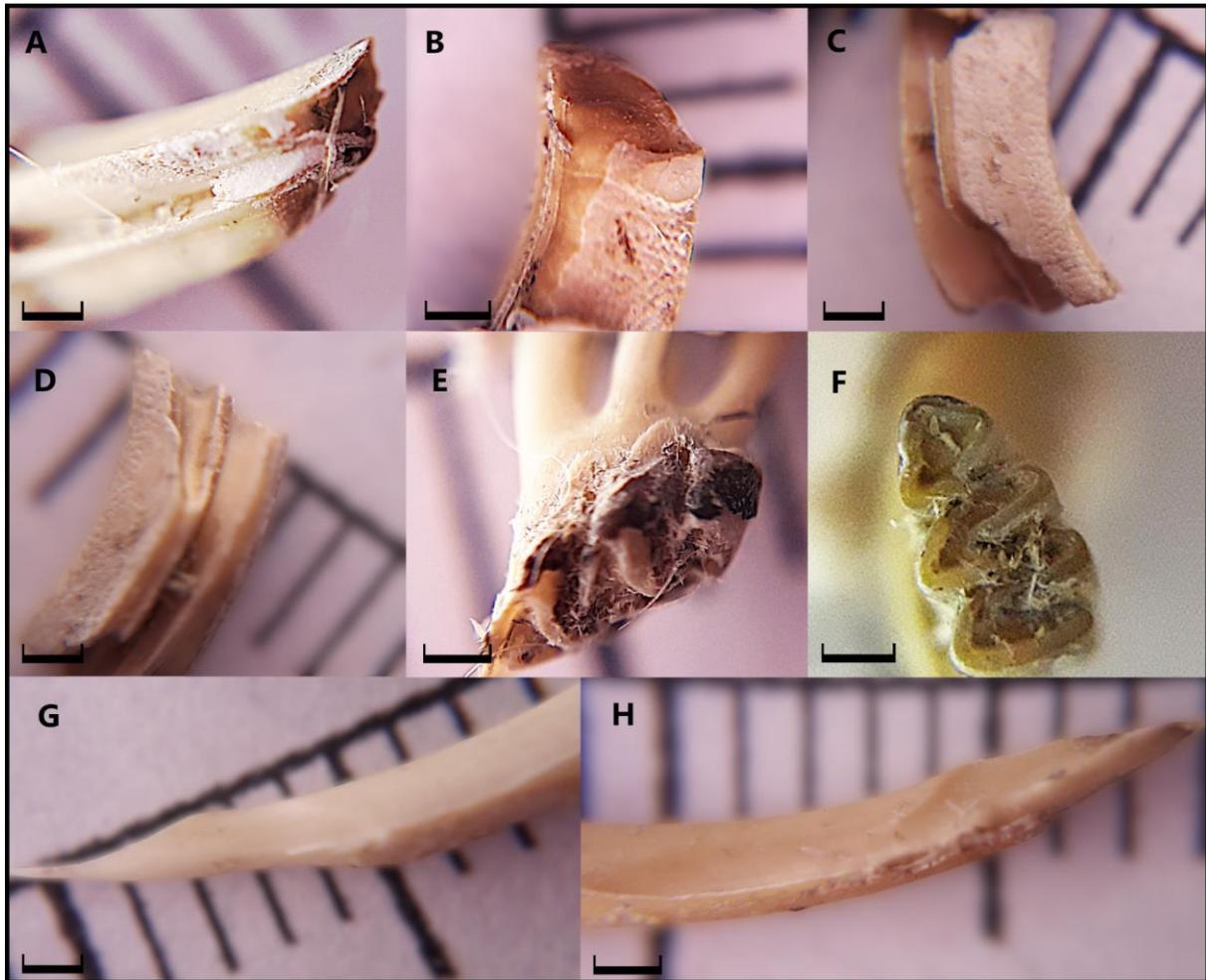


Figura 11. Trazas de digestión en molares e incisivos. A. Molar de *Galea leucoblephara* con digestión fuerte en vista lateral (#207). B, C y D. Molares de *Galea leucoblephara* con digestión extrema en vista lateral (#186, #530). E. Molar de *Reithrodon auritus* con digestión extrema en vista oclusal (#449). F. Molar de *Reithrodon auritus* con digestión leve en vista oclusal (#481). G y H. Incisivos inferiores con digestión extrema (#206) y fuerte (#438), respectivamente, en vista lateral. Barras de escala= 1 mm.

En huesos con digestión moderada, fuerte y extrema estos redondeamientos se hacían cada vez más evidentes (Fig. 12A-C), a la vez que podían encontrarse fracturas en las epífisis con mayor pérdida de tejido óseo (Fig. 10F-G). En huesos con digestión extrema se observa la pérdida parcial de la morfología inicial del hueso. No se observaron marcas de dientes en ninguno de los restos.



Figura 12. Redondeamiento en los bordes de fracturas de huesos largos (#464).
 A. Fémur distal con digestión leve en vista caudal. B. Fémur proximal con digestión extrema en vista craneal. C. Húmero distal con digestión extrema en vista craneal.
 Barras de escala= 5 mm.

4. Discusión

Se analizaron los contenidos esqueléticos de un total de 360 fecas de zorros colorados de Achala desde una perspectiva tafonómica y sumando la identificación de los taxones consumidos hasta menor nivel taxonómico. La principal presa de estos zorros fueron micromamíferos autóctonos, específicamente roedores, siendo los Caviomorfos los individuos más abundantes en su dieta. Las especies identificadas habitan actualmente la Pampa de Achala a lo largo de un abanico de distintos ambientes, incluyendo matorrales, bosques xéricos (*Galea leucoblephara* y *Akodon dolores*), pastizales (*Reithrodon auritus*, *Oligoryzomys flavescens*, *Oxymycterus rufus* y *Akodon azarae*), afloramientos rocosos (*Phyllotis xanthopygus*) y zonas palustres (*Holochilus vulpinus*) (Polop 1989, Patton *et al.* 2015, SAyDS y SAREM 2019). *Calomys musculinus* no ha sido registrado antes en la Pampa de Achala, pero fue reportado para áreas cercanas de menor altitud como Yacanto (900 m snm, ~40 km al SO del área de estudio) (Thomas 1916).

La primera hipótesis de esta tesis busca dar cuenta de los patrones de abundancia relativa en las presas ingeridas por estos zorros, planteando que entre los mamíferos pequeños se encontrarían en mayor abundancia mandíbulas, maxilas, húmeros, fémures y dientes aislados

y menos representados radios, vértebras, costillas, falanges y escápulas. Los resultados obtenidos son en general consistentes con esto para todos los años y para el conjunto total agregado (Fig. 13), si bien en la mayoría de estos años, las escápulas se encontraron con una frecuencia mayor a la esperada, sobrepasando a la abundancia relativa de los húmeros.

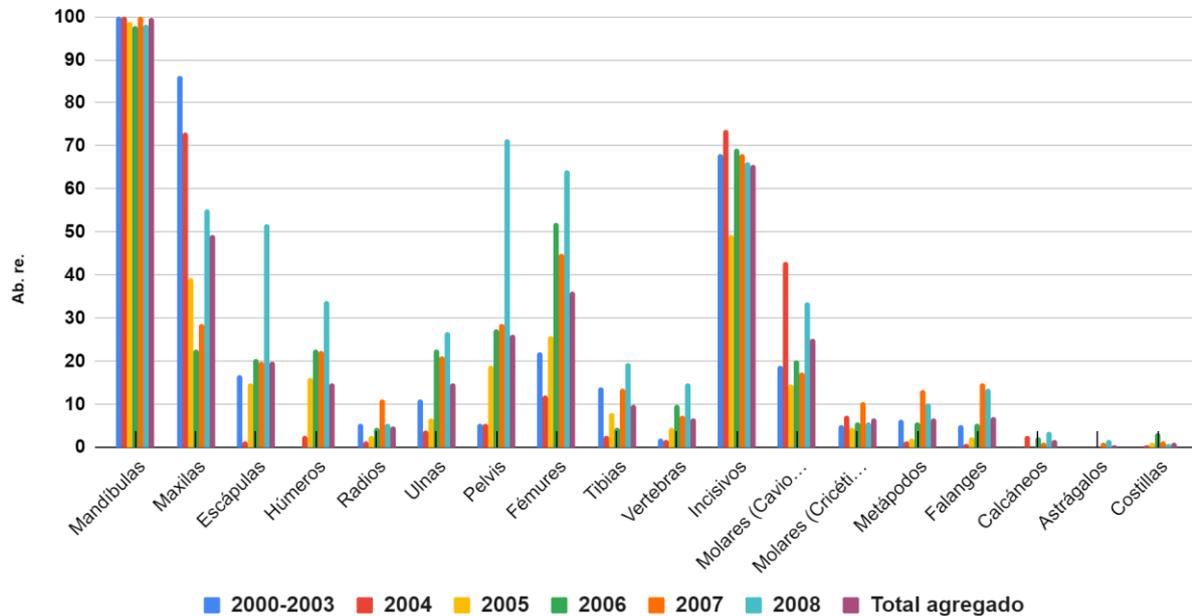


Figura 13. Abundancia relativa de los diferentes elementos óseos para *L. c. smithersi*, por año y para el total agregado.

Estas variaciones en la digestión a lo largo de los años pueden estar influenciadas por las variaciones en la disponibilidad de presas (Raczynski y Ruprecht 1974, Andrews 1990, Fernández-Jalvo *et al.* 2016, Andrews y Fernández-Jalvo 2018). En años de escasez el grado de hambre del depredador aumenta y la comida se retiene en el estómago durante más tiempo, alterando los grados en que los restos de la presas pueden digerirse. En años de abundancia, las presas pueden ser tan abundantes que influyen disminuyendo el grado de digestión preoral y provocan un consumo parcial, dejando restos sin consumir.

La segunda hipótesis enuncia que los restos presentan un índice de fragmentación alto (*sensu* Andrews 1990 y Fernández-Jalvo y Andrews 1992). Los patrones tafonómicos obtenidos para el zorro colorado de Achala mostraron altos niveles de fragmentación, con pocos huesos completos en las heces. A pesar de ello y del alto grado de daño por digestión, varios restos de presas están lo suficientemente completos como para ser identificables, tanto anatómica como taxonómicamente, lo cual probablemente esté relacionado con el predominio de presas pequeñas en su dieta.

Como vimos, las muestras generadas por el zorro colorado de Achala presentan un alto grado de fragmentación de elementos tanto craneales como poscraneales. No se identificaron cráneos completos, ni por debajo de la categoría 4 y, aunque algunas mandíbulas se conservaron completas, fueron más comunes aquellas fuertemente fragmentadas. No se observa que las frecuencias en los patrones de fragmentación difieran de manera significativa entre los distintos años (Figs. 15, 16).

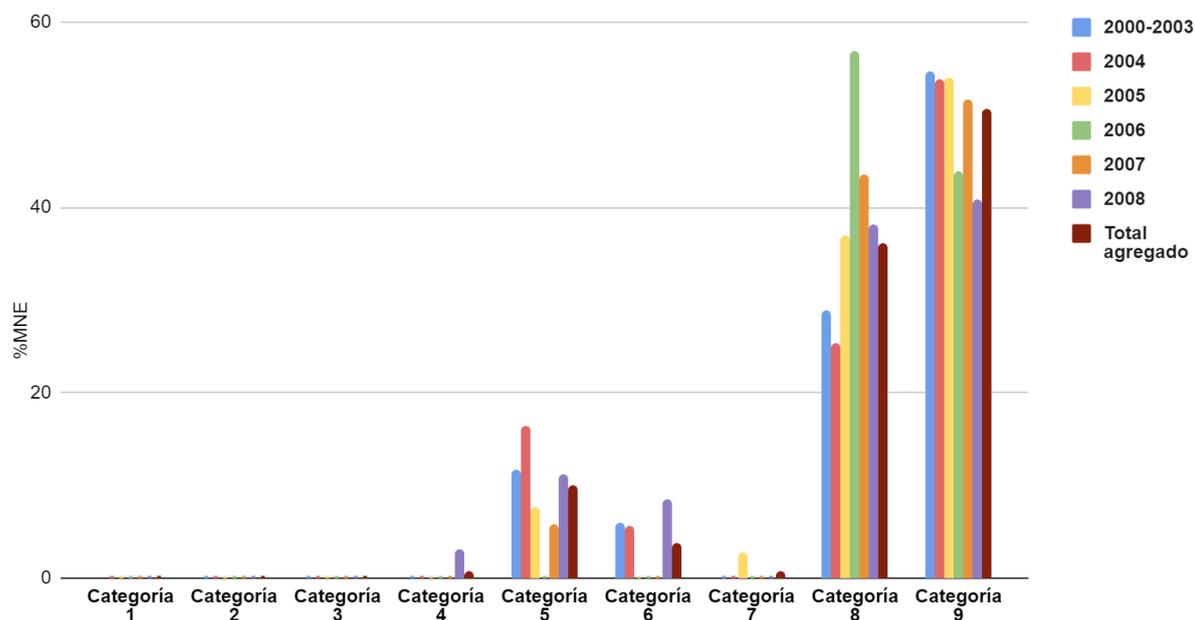


Figura 15. Frecuencias relativas de las categorías de fragmentación de cráneo (*sensu* Andrews 1990, Montalvo *et al.* 2020) representadas por año y para el total agregado. La categoría 9 representa el mayor grado de rotura.

Entre los elementos poscraneales, si bien se observaron algunos completos, los fragmentados fueron los dominantes, variando entre 49,1% para el año 2004 y 71,2% para el período 2000-2003, y con un 54,8% para el total agregado (Tablas 11 y 12). Sin embargo debe mencionarse que un 85,9% de los huesos completos corresponden a vértebras, de las cuales más de la mitad (62,1%) se encontraban en segmentos articulados, lo que impide o retrasa su fragmentación. Dentro de los huesos largos, los elementos completos se encontraron con una mayor frecuencia durante los años 2007 y 2008.

La tercera hipótesis de esta tesis apuntó a predecir las trazas causadas por la corrosión de ácidos digestivos, postulando que los restos alcanzarían índices de digestión fuerte a extrema (*sensu* Andrews 1990 y Fernández-Jalvo y Andrews 1992), debido a que los mamíferos carnívoros producen una alta proporción de huesos digeridos con altos niveles de alteración por corrosión en asociaciones de restos escatológicos, tanto en general como en Sudamérica

en particular (Andrews 1990, Montalvo y Fernández 2019). En este estudio, los elementos digeridos por el zorro colorado de Achala alcanzan niveles de corrosión fuerte y extrema, incluso en proporciones que superan el 25% (Fig. 14). Esto se aprecia para todos los años, y no se observan variaciones significativas entre ellos.

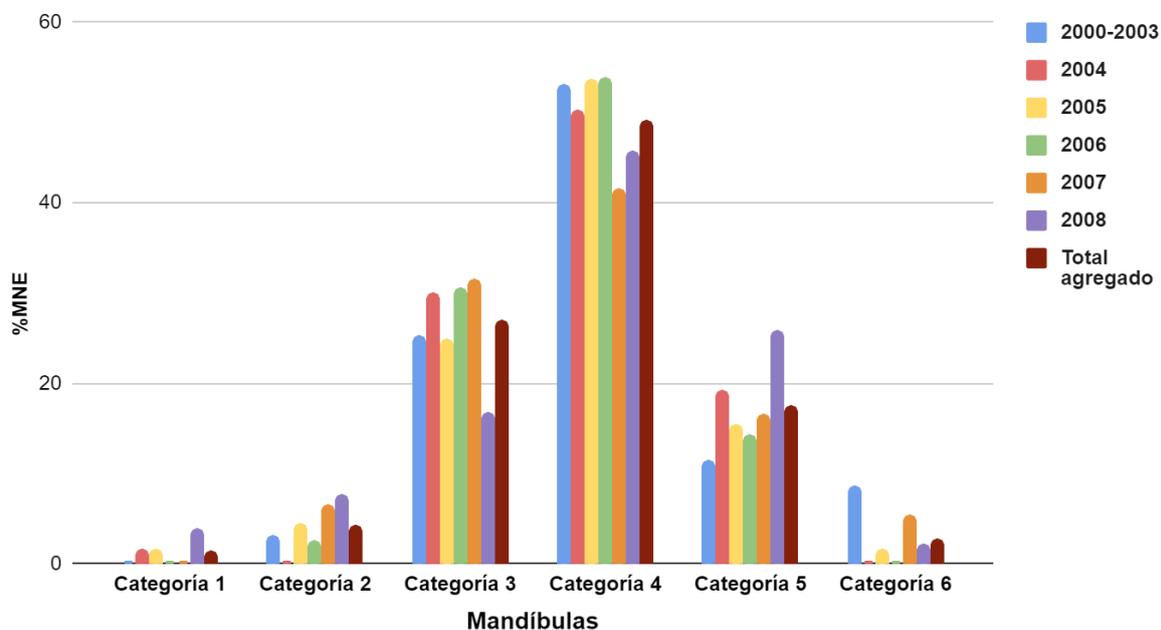


Figura 16. Frecuencias relativas de las categorías de rotura de mandíbulas (*sensu* Andrews 1990, Montalvo *et al.* 2020, este trabajo) representadas por año y para el total agregado. La categoría 6 representa el mayor grado de rotura.

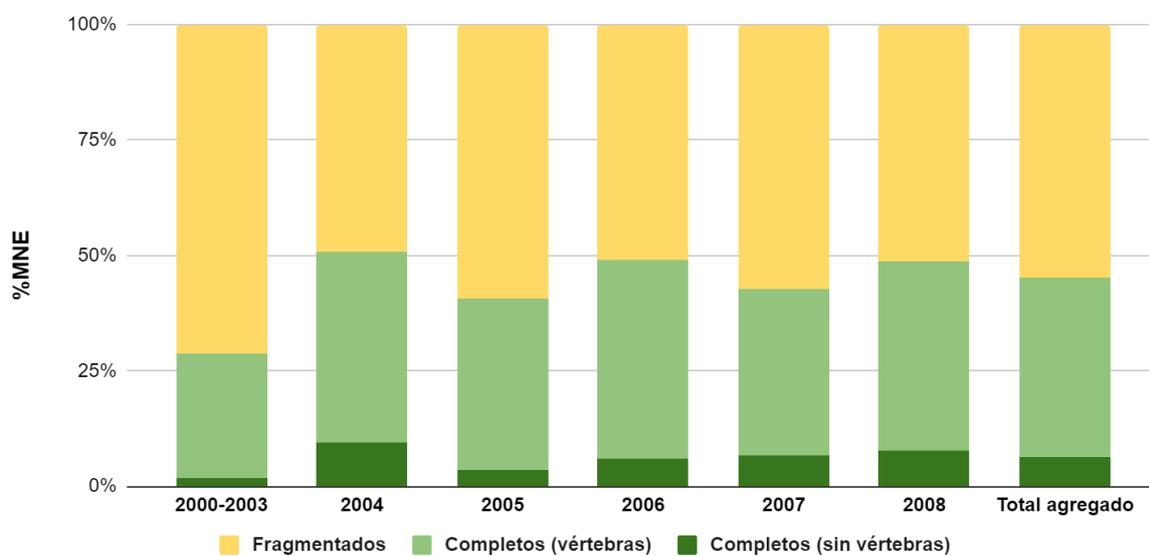


Figura 17. Frecuencias relativas de fragmentación de elementos de poscráneo, por año y para el total agregado.

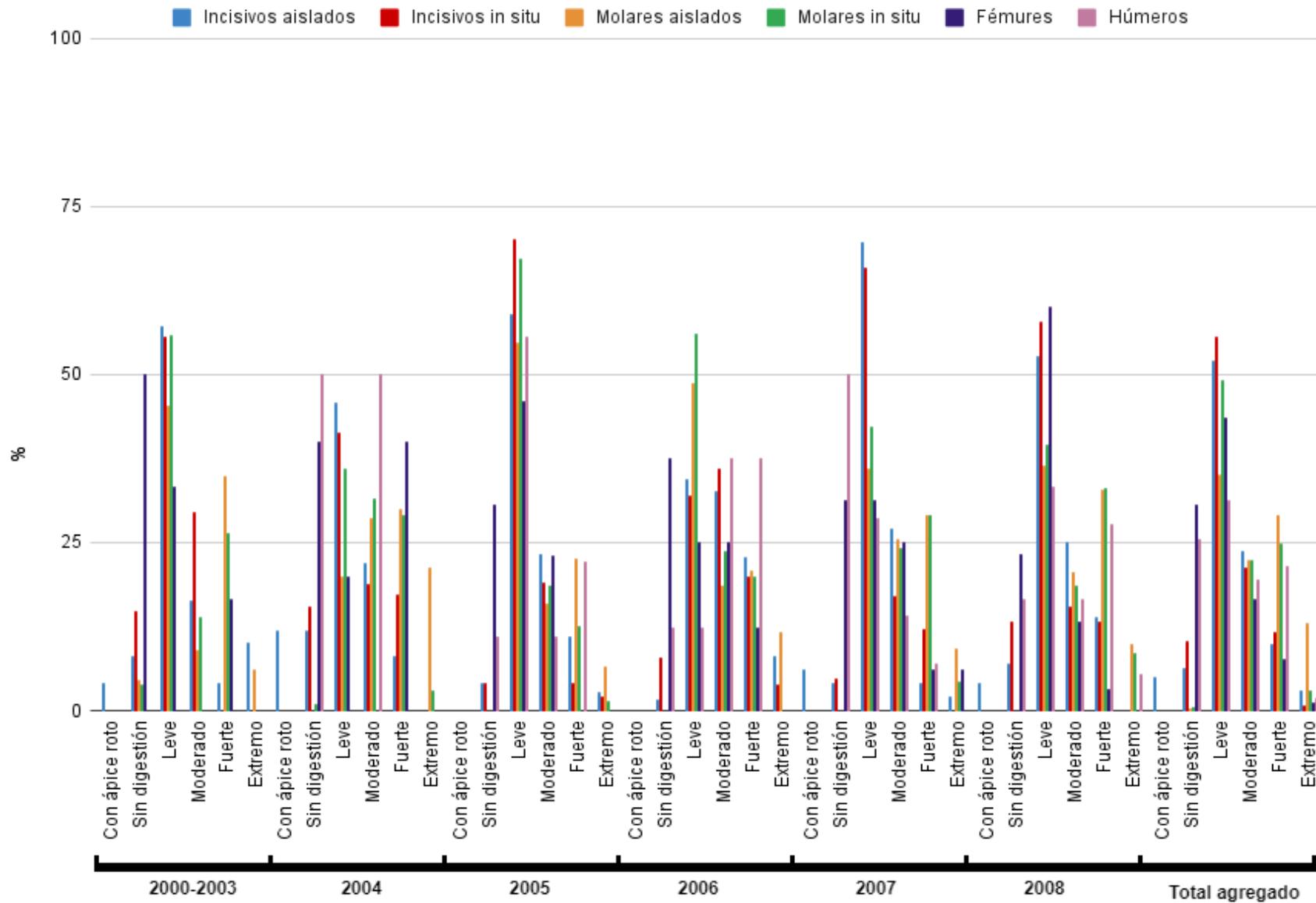


Figura 14. Proporción de niveles de digestión fuerte y extremo en dientes (incisivos y molares) y en elementos poscraneales (fémur proximal y húmero distal) por año y para el total agregado.

Además de caracterizar los patrones tafonómicos de *Lycalopex culpaeus smithersi*, este trabajo busca evaluar las semejanzas y diferencias de estos patrones con los de otras especies y subespecies. Para ello, se seleccionaron los pocos estudios disponibles que aplican un enfoque metodológico similar. Entre éstos se encuentra el estudio de Cruz *et al.* (2010) de huesos derivados de 34 heces de una madriguera de *Lycalopex culpaeus* en la provincia de Chubut, Argentina. Hay que tener en cuenta que para ese estudio los lepóridos, que viven en altas densidades en el área, fueron las presas dominantes, mientras que los roedores fueron menos frecuentes. Otro estudio que aplica una metodología similar a la utilizada en este trabajo es el de Gómez y Kaufmann (2007) sobre una muestra de 59 excrementos de *Lycalopex gymnocercus* (citado como *Pseudalopex griseus* pero actualmente considerado sinónimo menor de *L. gymnocercus*; Chemisquy *et al.* 2018, 2019) de la provincia de Río Negro, también en la Patagonia. Entre sus presas se reportaron roedores pequeños, sin mayor especificación taxonómica.

Las abundancias relativas promedio de los MNE en los subconjuntos de heces del zorro colorado de Achala variaron entre 19,5% y 32%, con un valor de 22,1% en el conjunto total agregado, arrojando valores similares a los encontrados en *Lycalopex culpaeus* (Cruz *et al.* 2010), cuya abundancia relativa promedio fue de 28,7% (C. Montalvo, com. pers.), y *Lycalopex gymnocercus* (Gómez y Kaufmann 2007), que presentó una abundancia relativa promedio de 28,2%. La abundancia relativa en las heces de *Lycalopex culpaeus smithersi* es algo menor que el promedio de los mamíferos carnívoros sudamericanos (33,1%, según Montalvo y Fernández 2019). Sin embargo, este patrón de abundancia relativa es similar al inferido para los mamíferos carnívoros a nivel mundial, considerando muestras tanto de Sudamérica como de otras regiones (Andrews 1990, Montalvo y Fernández 2019).

Al comparar la abundancia relativa para los diferentes elementos esqueléticos (Fig. 18), la curva del zorro colorado de Achala es similar a la de otros zorros *Lycalopex*, tanto *L. gymnocercus* (según Gómez y Kaufmann 2007) como *L. culpaeus* (datos no publicados de Cruz *et al.* 2010, C. Montalvo com. pers.). En todos los conjuntos ingeridos por zorros hay una alta representación de mandíbulas, maxilas, dientes aislados (principalmente incisivos) y, en menor medida, huesos de miembros superiores, principalmente fémures en *Lycalopex gymnocercus* y *Lycalopex culpaeus smithersi* y húmeros en *Lycalopex culpaeus*. Sólo *Lycalopex gymnocercus* presenta una mayor abundancia de maxilas que de mandíbulas.

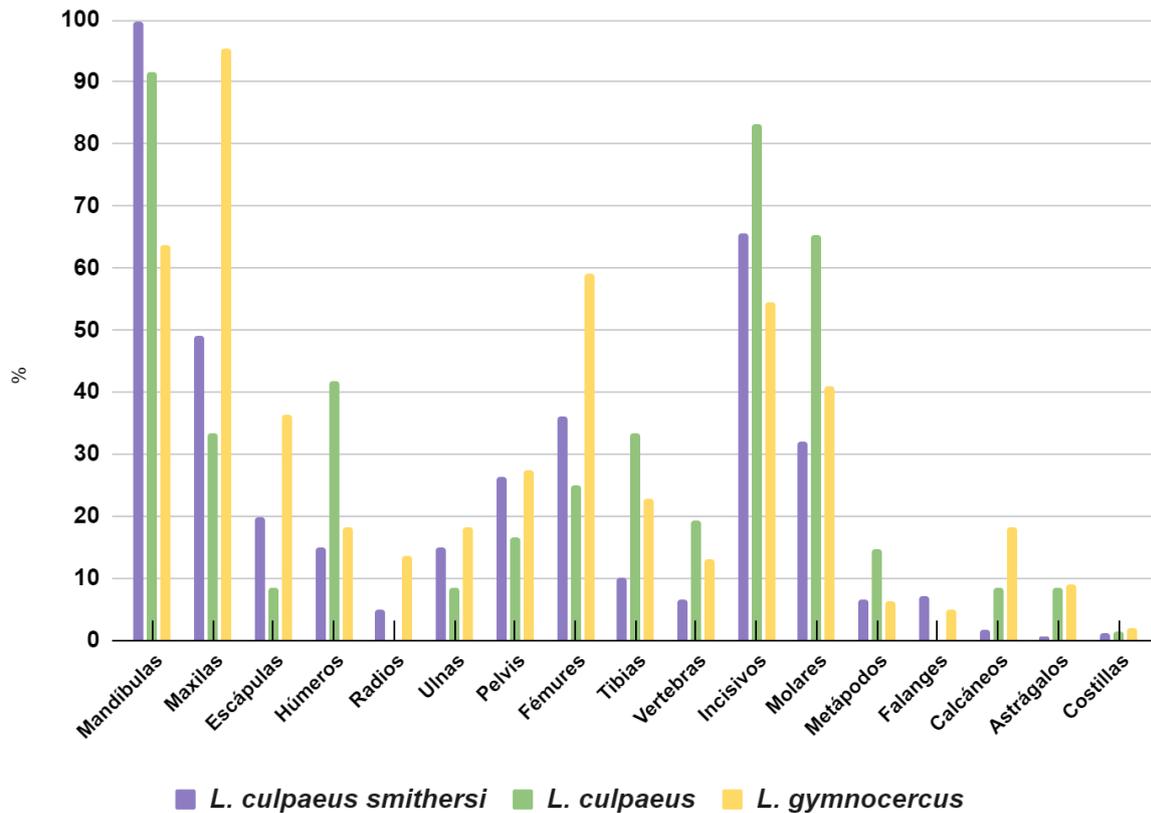


Figura 18. Abundancia relativa de los diferentes elementos óseos de *Lycalopex culpaeus smithersi*, *Lycalopex culpaeus* (Cruz et al. 2010, C. Montalvo com. pers.) y *Lycalopex gymnocercus* (Gómez y Kaufmann 2007).

En cuanto a los índices anatómicos [Pc/C I] y [Pc/C II], para *L. c. smithersi* se obtuvieron valores similares que los encontrados en *L. culpaeus* (Cruz et al. 2010) y *L. gymnocercus* (Gómez y Kaufmann 2007), si bien este último presentó un valor más alto del índice Pc/C II (Fig. 19). Entre los elementos de los miembros, en las tres (sub)especies de zorros los resultados para el índice Z/E registraron una mayor proporción de las porciones proximales, con valores muy similares. Respecto a los índices [alv i/i] y [alv m/m], éstos no fueron consignados para *L. culpaeus* (Cruz et al. 2010), mientras que *L. gymnocercus* registró índices de incisivos y molares aislados (75% y 96% respectivamente) que reflejan una baja pérdida de estos elementos frente a la fragmentación de mandíbulas y maxilas (Gómez y Kaufmann 2007). Esto último es semejable a los resultados obtenidos para los índices [alv m/m] y [alv i/i] de *L. c. smithersi* (3,4 y 1,0 respectivamente), sólo que al no estar calculados con la misma ecuación en el trabajo de Gómez y Kaufmann (2007), estos índices no pueden compararse de manera directa.

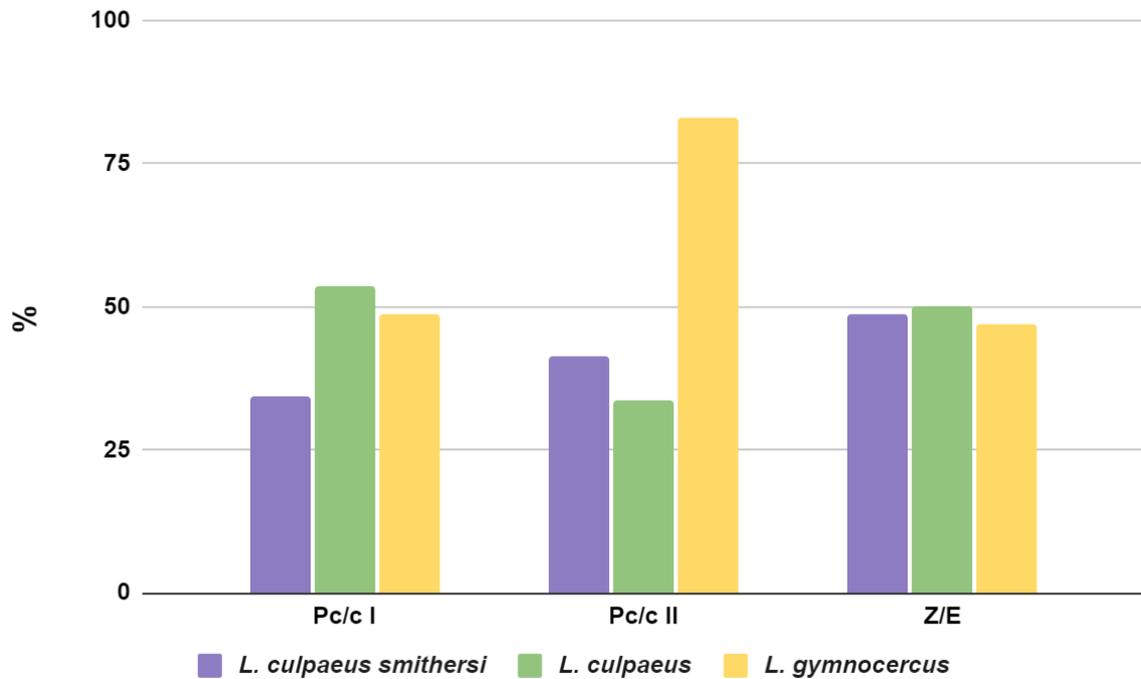


Figura 19. Índices anatómicos de los restos para *L. c. smithersi*, comparado con *L. culpaeus* (Cruz *et al.* 2010, C. Montalvo com. pers.) y *L. gymnocercus* (Gómez y Kaufmann 2007) (Pc= postcráneo, c=cráneo, Z=zeugopodio, E=estilopodio).

Los patrones de fragmentación en *L. c. smithersi* generalmente se asemejan a los de otros zorros sudamericanos (Montalvo y Fernández 2019), si bien se observó una integridad relativamente mayor de algunos elementos. Esto está parcialmente relacionado con la presencia de presas más grandes en la dieta de los otros zorros, como lepóridos e incluso ungulados. Ello también podría explicar la ausencia de marcas de dientes en las muestras de zorro colorado de Achala, a diferencia de los huesos escatológicos digeridos por otros carnívoros sudamericanos (Montalvo y Fernández 2019). Los conjuntos de huesos articulados de las presas más pequeñas que pasan por el tubo digestivo cubiertos por piel y pelo resultan protegidos por estos tejidos, lo cual evita fragmentación y daños por ácidos digestivos (Mondini 2000).

Los mamíferos carnívoros producen una alta proporción de huesos digeridos en asociaciones de restos escatológicos, tanto en general como en Sudamérica en particular (Andrews 1990, Montalvo y Fernández 2019). Cruz *et al.* (2010) notaron una digestión fuerte a extrema que, sumado a los otros patrones de abundancia y fragmentación, resultaron en la clasificación de *L. culpaeus* como un depredador modificador de huesos de fuerte a extremo. En Gómez y Kaufmann (2007) la proporción de elementos con alteraciones por digestión también fue alta para *L. gymnocercus*. Si bien predominaron las digestiones leves, abundaron los grados de digestiones fuertes y extremas. Según esta evidencia, se consideró a *L. gymnocercus* como

un depredador modificador de huesos extremo (Gómez y Kaufmann 2007). En este trabajo, el zorro colorado de Achala mostró grados de modificación por corrosión similares a los casos mencionados, con grados de digestión leve dominantes para todos los años, pero con digestiones fuertes y extremas encontrándose de forma relativamente frecuente.

En suma, todas las hipótesis han sido puestas a prueba través de los análisis realizados, reforzando las conclusiones preliminares del trabajo exploratorio realizado con una primer submuestra (Coll *et al.* 2021). De esta manera, se pudo dar cuenta de los objetivos propuestos para esta tesis. Uno de los objetivos específicos consistía en caracterizar los patrones tafonómicos característicos de *L. c. smithersi*, para luego compararlos con los conocidos para zorros en otras zonas áridas del sur de Sudamérica. A partir de los datos e índices documentados podemos decir que los patrones tafonómicos obtenidos para el zorro colorado de Achala son en general similares a los descritos para otros zorros sudamericanos en estudios previos (Martin 1998; Mondini 2000, 2012; Gómez y Kaufmann 2007; Gómez 2007; Cruz *et al.* 2010; Rafuse *et al.* 2014) y que estos resultados respaldan la conclusión de que el zorro colorado de Achala encaja mejor en la categoría extrema de modificación (categoría 5) definida por Andrews (1990), junto con otros mamíferos carnívoros y muestra tipos y proporciones de atributos tafonómicos similares a otros depredadores mamíferos sudamericanos (Fig. 20).

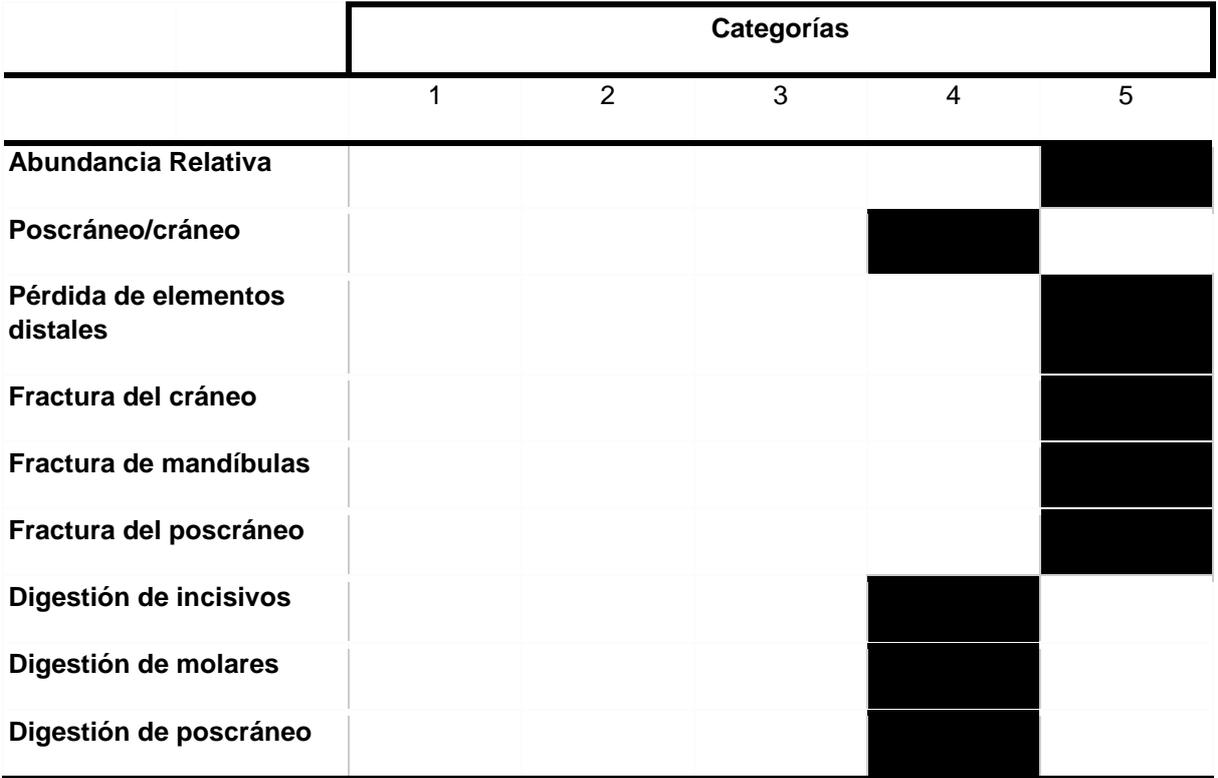


Figura 20. Categorización de *Lycalopex culpaeus smithersi* según los diferentes atributos considerados (categorías basadas en Andrews 1990).

5. Conclusiones

Este trabajo constituye el primer estudio tafonómico actualístico de elementos óseos y dentales de micromamíferos recuperados de excrementos del zorro colorado de Achala. El objetivo general de esta tesis plantea el análisis desde un punto de vista tafonómico de los contenidos óseos de los conjuntos escatológicos producidos por *Lycalopex culpaeus smithersi* en Pampa de Achala, durante los años 2000 a 2008. Para llevarlo a cabo se evaluaron los contenidos esqueléticos de 360 fecas de este zorro, siguiendo una metodología que permitiera comparaciones con estudios sobre otros individuos de su mismo género y con otros carnívoros en general. La abundancia relativa promedio para el conjunto agregado total fue de 22,1%. Se encontró que los huesos craneales, dientes y, en menor medida, los huesos proximales de los miembros fueron los elementos más abundantes, con pequeñas variaciones entre los años. En cuanto a la fragmentación, se observó un alto grado de alteración en elementos craneales, tanto maxilas como mandíbulas, así como en elementos poscraneales. Se observó una alta proporción de elementos con corrosión por ácidos digestivos, donde fueron relativamente frecuentes los niveles fuerte y extremo, aunque la mayor proporción de los elementos presentó trazas de digestión leve. Al compararlo con otros zorros (*Lycalopex culpaeus* y *Lycalopex gymnocercus*), el zorro colorado de Achala mostró patrones tafonómicos muy similares. Se puede concluir que en general, *Lycalopex culpaeus smithersi* entra en la categoría de modificación extrema, junto con otros mamíferos carnívoros y muestra tipos y proporciones de atributos tafonómicos similares a otros mamíferos depredadores sudamericanos. Este estudio además presenta información taxonómica que suma al conocimiento sobre comunidades actuales de micromamíferos en Pampa de Achala, Córdoba, contribuyendo a consolidar reconstrucciones y análisis en estudios arqueológicos y paleontológicos.

El registro de la presencia del zorro colorado de Achala en sitios de acumulación de restos óseos como letrinas, madrigueras, e incluso abrigos rocosos también ocupados por humanos, demanda la necesidad de evaluar su función como agente acumulador de restos de pequeños mamíferos, siendo clave en el desarrollo de un acervo de datos y modelos tafonómicos regionales, que posibiliten la identificación precisa de los agentes causantes de dichas acumulaciones. La importancia de análisis tafonómicos que incluyan el registro de trazas de corrosión y los patrones de abundancia relativa radica en que estos atributos son los más eficaces a la hora de evaluar el origen de una acumulación de microvertebrados de contextos paleontológicos y arqueofaunísticos, teniendo en cuenta que las marcas de corrosión digestivas en los restos óseos no parecen alterarse con los procesos postdeposicionales

tanto como otros atributos tafonómicos, tales como los patrones de fractura y la pérdida dentaria. Esto constituye una herramienta útil para reducir sesgos y posibles interpretaciones erróneas sobre las asociaciones, así como también reforzar y fortalecer las inferencias paleoambientales, ayudar a determinar las condiciones en las cuales distintos especímenes fósiles han sido incorporados al registro y las posibles mezclas espaciales y temporales durante las etapas iniciales de formación del mismo, y diferenciar la digestión de otros procesos bioestratinómicos, como la meteorización, y de procesos diagenéticos, que también pueden alterar las asociaciones hasta el momento de su recuperación.

En suma, este es el primer estudio tafonómico actualístico sobre restos de presas del zorro colorado de Achala, y uno de los pocos estudios tafonómicos disponibles sobre la digestión de huesos por zorros sudamericanos. Los resultados obtenidos son relevantes para comprender los procesos tafonómicos regionales en las tierras altas del centro de Argentina, y ayudan a caracterizar las modificaciones digestivas de los zorros *Lycalopex* en el Neotrópico en general, donde el registro más antiguo data del Plioceno tardío y procede de la provincia de Buenos Aires, Argentina (ver Prevosti y Forasiepi 2018 y referencias allí citadas). Dada la similitud de las muestras producidas por *L. culpaeus smithersi* con las de otros representantes del género, las implicaciones de estos resultados son relevantes para comprender la presencia de restos de micromamíferos en los registros arqueológico y paleontológico y pueden ayudar a arrojar luz sobre el impacto de los zorros *Lycalopex*, los más conspicuos en las tierras áridas del Cono Sur, en su formación.

6. Referencias

- Alunni, D., Alvarez, M.C. 2017. Introduction to the special issue Actualistic Taphonomy in Argentina: current status of the research and future perspectives. *Journal of Taphonomy* 15:1–9.
- Andrews, P. 1990. *Owls, Caves and Fossils. Predation, Preservation, and Accumulation of Small Mammal Bones in Caves, with the Analysis of the Pleistocene Cave Faunas from Westbury-sub-mendip, Somerset*. UK. Natural History Museum Publications, London, pp. 231.
- Andrews, P., Evans, E.M. 1983. Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. *Paleobiology* 9:289–307.
- Andrews, P., Fernández- Jalvo, Y. 2018. Seasonal variation in prey composition and digestion in small mammal predator assemblages. *International Journal of Osteoarchaeology* 28:318–331.
- Andrews, P., O'Brien, E.M. 2000. Climate, vegetation, and predictable gradients in mammal species richness in southern Africa. *J. Zool.* 251:205–231.
- Andrews, P., O'Brien, E. 2010. Mammal species richness in Africa, En: Werdelin, L., Sanders, W. (eds.), *Cenozoic Mammals of Africa*, Chapter 47. *Columbia University Press*. New York, pp. 929–947.
- Badgley, C. 1986. Counting individuals in mammalian fossil assemblages from fluvial environments. *Palaïos* 1:328–338.
- Barquez, R.M., Díaz, M.M., Ojeda, R.A. (eds.) 2006. *Mamíferos de Argentina: sistemática y distribución*. San Miguel de Tucumán: Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, pp. 1–330.
- Behrensmeyer, A.K. 1984. Taphonomy and the fossil record. *American Scientist*, 72:558–566.
- Behrensmeyer, A.K., Kidwell, S. M. 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology* 11:105–119.
- Belardi, J.B. 1999. Hay choiques en la terraza: Información tafonómica y primeras implicaciones arqueofaunísticas para Patagonia. *Arqueología* 9:163–185.
- Berta, A. 1987. Origin, diversification, and zoogeography of the South American Canidae. *Studies in Neotropical Mammalogy: Essays in Honor of Philip Hershkovitz*. Patterson, B. D. y Timm, R. M. (eds.), *Fieldiana Zoology, New Series* 39:455–471.
- Binford, L.R. 1981. *Bones. Ancient Men and Modern Myths*. Academic Press, New York, pp. 1–349.
- Borrero, L.A. 1988a. Tafonomía regional. En: Ratto N, Haber AF, editores. *De procesos, contextos y otros huesos*. Buenos Aires: Instituto de Ciencias Antropológicas (Sección Prehistoria) FFyL UBA, pp. 9–15.
- Borrero, L.A. 1988b. Estudios tafonómicos en Tierra del Fuego: su relevancia para entender procesos de formación del registro arqueológico. En: Yacobaccio HD, editor. *Arqueología contemporánea argentina: actualidad y perspectivas*. Buenos Aires: Ediciones Búsqueda; pp. 13–32.
- Borrero, L.A. 1989. Sites in action: the meaning of guanaco bones in Fuegian archaeological sites. *ArchaeoZoologia* III:9–24.

- Borrero LA. 1990. Taphonomy of guanaco bones in Tierra del Fuego. *Quaternary Research* 34:361–371.
- Cabido, M., Acosta, A. 1985. Estudio fitosociológico en bosques de *Polylepis australis* BITT. (Tabaquillo) en las Sierras de Córdoba., Argentina. *Documents Phytosociologiques* 9:385–400.
- Cabido, M., Breimer, R., Vega, G. 1987. Plant communities and associated soil types in a high plateau of the Córdoba mountains, central Argentina. *Mountain research and development* 7: 25–42.
- Cabido, D., Cabido, M.R., Garré, S.M., Gorgas, J.A., Miatello, R.A., Ravelo, A.C., Rambaldi S.G., Tassile, J.L., Abril, E., Acuña, H., Argüello, L. 2003. *Regiones naturales de la provincia de Córdoba*, pp. 1–104.
- Cabrera, A. 1931. On some South American canine genera. *Journal of Mammalogy* 12:54–67.
- Cabrera, A.L. 1958. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” Zoología* 4:1–308.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. En: Kugler, W.F. (ed.) *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*. Tomo 2. Acme. Buenos Aires, pp. 1–85.
- Capitanelli, R. 1979. Clima. En: Vazques, J.B, Miatello, R., Roqué, M. (eds.) *Geografía Física de la Provincia de Córdoba*, Boldt, Buenos Aires, pp. 214–296.
- Castellanos, A. 1944. *Paleontología estratigráfica de los sedimentos neógenos de la Provincia de Córdoba*, Instituto de fisiografía y geología de Rosario, 23:3–47.
- Chemisquy, M.A., Morinigo, F.M., Prevosti, F.J. 2018. ¿Qué hacemos con los zorros grises? Estado actual de los estudios taxonómicos en *Lycalopex griseus* y *L. gymnocercus*. Libro de resúmenes de las XXXI Jornadas Argentinas de Mastozoología, La Rioja. Argentina.
- Chemisquy, M.A., Prevosti, F.J., Martínez, P., Raimondi, V., Cabello Stom, J.E, Acosta-Jamett, G. 2019 How many species of grey foxes (Canidae, carnivora) are there in southern south America, *Mastozoología Neotropical* 26(1):81–97.
- Cingolani, A., Falczuk, V. 2003. *Elaboración Plan de Manejo Integrado del Parque Nacional Quebrada del Condorito y la Reserva Hídrica Provincial de Achala*. Cuarto informe de Consultoría, pp. 222.
- Cione, A.L. Tonni, E.P. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European vertebrate-bearing units. *Bollettino-Societa Paleontologica Italiana* 40 4:1–7.
- Coll, D.G., Montalvo, C.I., Fernández, F.J., Pia, M.V., Mondini, M. 2021. Actualistic taphonomic study of the rodents digested by the Achala culpeo fox (*Lycalopex culpaeus smithersi*) in the highlands of central Argentina. *Boreas* 50:1146–1160.
- Crandall, B.D., Stahl, P.W. 1995 Human digestive effects on a micromammalian skeleton. *Journal of Archaeological Science* 22:789–797.
- Cruz, I., Montalvo, C., Fernández, P.M., Kin, M. 2010. Análisis tafonómico de huesos contenidos en fecas de zorro colorado (*Lycalopex culpaeus*, Carnivora, Canidae) de la Patagonia argentina. Póster presentado en: Congreso Internacional Culturas Americanas y su Ambiente: Perspectivas desde la Zooarqueología, Paleobotánica y Etnobiología; Universidad Autónoma de Yucatán; Mérida.
- Dauphin, Y., Castell-Michel, H., Farre, B., Mataame, A., Rbii, K., Rihane, A., Stoetzel, E., Denys, C. 2015. Identifying predation on rodent teeth through the structure and composition: a case from Morocco. *Micron* 75:34–44.

Dauphin, Y., Denys, C. 1988. Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés. I - Composition chimique élémentaire des tissus mineralisés de quelques rongeurs sauvages actuels. *Revue de Paléobiologie* 7:307–316.

Dauphin, Y., Denys, C., Denis, A. 1988. Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés: modifications de la composition chimique des os et dents de rongeurs issus de pelotes de régurgitation de rapaces. *Academie des Sciences, Paris, Comptes Rendus* 307:603–608.

Dodson, P., Wexlar, D. 1979. Taphonomic investigations of owl pellets. *Paleobiology* 5:275–284.

Elkin, D., Mondini, M. 2001. Human and small carnivore gnawing damage on bones: an exploratory study and its archaeological implications. En: Kuznar, L.A, (ed.) *Ethnoarchaeology of Andean South America: contributions to archaeological method and theory*. Ann Arbor (MI): International Monographs in Prehistory, pp. 255–265.

Efremov, I.A. 1940. Taphonomy: a new branch of paleontology. *Pan-American Geologist* 74:81–93.

Fernández, P.M., Cruz, I. 2010. The fox, the hare, and the sheep: bone modifications in a modern carnivore den at the deciduous Andean forest (Cholila, Argentina). Póster presentado en: 11th ICAZ International Meeting; Paris.

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., Giardina, M., Gil, A., Izeta, A., Neme, G., Yacobaccio, H., (eds.) *Zooarqueología a principios del siglo XXI: aportes teóricos, metodológicos y casos de estudio*. Ayacucho: Libros del Espinillo, pp. 409–417.

Fernández, F.J., Ballejo, F., Moreira, G.J., Tonni, E.P, De Santis, L.J.M. 2011. *Roedores cricétidos de la provincia de Mendoza. Guía cráneo-dentaria orientada para su aplicación en estudios zooarqueológicos*. Sociedad Argentina de Antropología. Jorge G. Sarmiento (ed.) Universitas, pp. 116.

Fernández, F.J., Montalvo, C.I., Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., López, J.M., 2017. A reevaluation of the taphonomic methodology for the study of small mammal fossil assemblages of South America. *Quaternary Science Reviews* 155:37–49.

Fernández-López, S.R. 1991. Taphonomic concepts for a theoretical biochronology. *Revista Española de Paleontología* 6:37–49.

Fernández-Jalvo, Y. 1992. Tafonomía de microvertebrados del complejo cárstico de Atapuerca (Burgos). Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid.

Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P. 1992. Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science* 19:407–428.

Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P. 2016. *Atlas of taphonomic identifications: 1001+ images of fossil and recent mammal bone modification*. Springer, pp. 359.

Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Denys, C., Sesé, C., Stoetzel, E., Marin-Monfort, D., Pesquero, D. 2016. Taphonomy for taxonomists: implications of predation in small mammal studies. *Quaternary Science Reviews* 139:138–157.

Fernández- Jalvo, Y., Andrews, P., Sevilla, P., Requejo, V. 2014. Digestion versus abrasion features in rodent bones. *Lethaia* 47:323–336.

- Fernández-Jalvo, Y., Sánchez-Chillón, B., Andrews, P., Fernández-López, S., Alcalá Martínez, L. 2002. Morphological taphonomic transformations of fossil bones in continental environments, and repercussions on their chemical composition. *Archeometry* 44:353–361.
- Gifford, D.P. 1981. Taphonomy and paleoecology: a critical review of archaeology's sister disciplines. En: Schiffer, M.B (ed.) *Advances in archaeological method and theory* 4:365–438.
- Gifford-Gonzalez, D. 1991. Bones are not enough: Analogues, knowledge, and interpretive strategies in zooarchaeology. *Journal of Anthropological Archaeology* 10:215–254.
- Gifford-Gonzalez, D. 2018. *An introduction to zooarchaeology*. Cham: Springer, pp. 604.
- Gilbert, A.S., Singer, B.H. 1982. Reassessing zooarchaeological quantification. *World Archaeology* 14:21–40.
- Ginsberg, J.R., MacDonald, D.W. 1990. *Foxes, Wolves, Jackals, and Dogs. An Action Plan for the Conservation of Canids*. IUCN/SSC, Gland, pp. 117.
- Grayson, D.K. 1984. *Quantitative zooarchaeology: topics in the analysis of archaeological faunas*. Orlando: Academic Press, pp. 202.
- Gómez, G. 2007. Predators categorization based on taphonomic analysis of micromammals bones: a comparison to proposed models. En: Gutiérrez, M.A., Miotti, L., Barrientos, G., Mengoni Goñalons, G., Salemme, M. (eds) *Taphonomy and zooarchaeology in Argentina*. Oxford: BAR. International Series S1601; pp. 89–103.
- Gómez, G., Kaufmann, C.A. 2007. Taphonomic analysis of *Pseudalopex griseus* (Gray, 1837) scat assemblages and their archaeological implications. *Journal of Taphonomy* 5:59–70.
- Google, (s.f.). [Parque Nacional Quebrada del Condorito]. Recuperado el 21 de enero de 2022 de <https://earth.google.com/web/search/parque+nacional+quebrada+del+condorito>.
- Gutiérrez, M.A., Kaufmann, C.A., González, M.E., Scheifler, N.A., Rafuse, D.J., Massigoge, A., Álvarez, M.C. 2016. The role of small carnivores in the movement of bones: implications for the Pampas archaeofaunal record, Argentina. *Archaeological and Anthropological Sciences* 8:257–276.
- Haynes, G. 1983. A guide for differentiating mammalian carnivore taxa responsible for gnaw damage to herbivore limb bones. *Paleobiology* 9:164–172.
- Holtzman, R.C. 1979. Maximum likelihood estimation of fossil assemblage composition. *Paleobiology* 5:77–89.
- Jimenez, J. E., Novaro, A. J. 2004. *Pseudalopex culpaeus*. En Sillero-Zubiri, C., Hoffmann, M., & Macdonald, D. W. (eds.) *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*, 84–97, IUCN/SSC Canid Specialist Group. Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Kaufmann, C.A. 2016. Análisis tafonómico de una asociación faunística generada por pequeños carnívoros de la Región Pampeana. *Intersecciones en Antropología* 17:363–373.
- Kowalewski, M., Labarbera, M. 2004. Actualistic taphonomy: death, decay, and disintegration. *Palaos* 19:423–427.
- Krapovickas, J.M., Tauber, A.A. 2016. Estratigrafía de las áreas cumbres de las Sierras Pampeanas de Córdoba: geocronología, modelo regional, paleoambiente y paleoclima en una región poco conocida de Argentina. *Revista mexicana de ciencias geológicas* 33:105–121.
- Lopez-Antoñanzas, R., Cuenca-Bescós, G. 2002. The Gran Dolina site (Lower to Middle Pleistocene, Atapuerca, Burgos, Spain): new palaeoenvironmental data based on the

distribution of small mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 186:311–334.

Luti, R., De Solis, M.A.B., Galera, F.M., De Ferreira, N.M., Berzal, M., Nores, M., Herrera, M.A., Barrera, J.C. 1979. Vegetación. En: Vazquez, J.B., Miatello, R., Roqué, M. (eds) *Geografía Física de la Provincia de Córdoba*. Boldt, Buenos Aires, pp. 297–368.

Lyman, R.L. 1980. Inferences from bone distributions in prehistoric sites in the lower Granite Reservoir area, southeastern Washington. *Northwest Anthropological Research Notes* 14:107–123.

Lyman, R. L. 1994: Quantitative units and terminology in zooarchaeology. *American Antiquity* 59:36–71.

Manera, E. 1991. *El quichua santiagueño en la toponimia cordobesa*. Compartiendo el Camino Ediciones, Códona, pp. 81.

Martín, F.M. 1998. Madrigueras, dormideros y letrinas: Aproximación a la tafonomía de zorros. En: Borrero, L.A (ed.) *Arqueología de la Patagonia meridional (Proyecto "Magallania")*, Búsqueda de Ayllu, Concepción del Uruguay, pp. 73–96.

Massigoge, A., Gutiérrez, M.A, Álvarez, M.C., Kaufmann, C.A., Rafuse, D.J., González, M.E. 2014. Estudio comparativo de las marcas de dientes producidas por dos pequeños carnívoros sudamericanos. *Revista Chilena de Antropología* 30:42–49.

Medina, M., Rivero, D., Teta, P. 2011. Consumo antrópico de pequeños mamíferos en el Holoceno de Argentina Central: perspectivas desde el abrigo rocoso Quebrada del Real 1 (Pampa de Achala, Córdoba). *Latin American Antiquity* 22:618–631.

Mellet, J.S. 1974. Scatological origin of microvertebrate fossil accumulations. *Science* 185:349–350.

Mondini, M. 1995. Artiodactyl prey transport by foxes in Puna rock shelters. *Current Anthropology* 36:520–524.

Mondini, M. 1998. Los zorros como agentes tafonómicos: su acción en cuevas y abrigos de Puna. Actas y Memorias del XI Congreso Nacional de Arqueología Argentina, 8º Parte: Metodología y Ciencia en Arqueología, Revista del Museo de Historia Natural de San Rafael, Mendoza) XX:95–106.

Mondini, M. 2000. Tafonomía de abrigos rocosos de la Puna. Formación de conjuntos escatológicos por zorros y sus implicancias arqueológicas. *Archaeofauna* 9:151–164.

Mondini, M. 2003. Formación del registro arqueofaunístico en abrigos rocosos de la Puna argentina. Tafonomía de carnívoros. Unpublished Doctoral Dissertation. Facultad de Filosofía y Letras, UBA, Buenos Aires, pp. 339.

Mondini, M. 2004. Accumulation of small and large vertebrates by carnivores in Andean South America. En: Brugal, J.P, Desse, J. (eds.) *Petits animaux et sociétés humaines: du complément alimentaire aux ressources utilitaires*; Éditions APDCA, Antibes, pp. 513–517.

Mondini M. 2005. Use of rockshelters by carnivores in the Puna: implications for hunter-gatherer archaeology. *Before Farming* 2:1–25.

Mondini, M. 2012. Tafonomía de carnívoros en los Andes Centro- Sur: madrigueras actuales y sus implicaciones para el registro arqueofaunístico. En: Acosta, A., Loponte, D., Mucciolo, L. (comps.) *Temas de arqueología: estudios tafonómicos y zooarqueológicas (II)*, Buenos Aires, pp. 67–105.

Mondini, M. 2017. Four decades of actualistic carnivore taphonomy in the Southern Neotropics: A state of the art. *Journal of Taphonomy* 15:123–137.

- Mondini, M. 2018. Carnivore taphonomy in South America: a review of actualistic studies and their implications in the southern Neotropics. *Historical Biology* 30:774–785.
- Mondini, M., Muñoz, A.S. 2011. Aproximaciones y escalas de análisis en la zooarqueología y tafonomía sudamericanas. Algunas reflexiones sobre su estado actual y perspectivas para su desarrollo. *Antípoda. Revista de Antropología y Arqueología* 13:229–250.
- Montalvo, C.I., Fernández, F.J. 2019. Review of the actualistic taphonomy of small mammals ingested by south american predators: its importance in the interpretation of the fossil record. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 19:18–46.
- Montalvo, C.I., Fernández, F.J., Tomassini, R.L., Mignino, J., Kin, M.S., Santillán, M.A. 2020. Spatial and temporal taphonomic study of bone accumulations of the burrowing owl (*Athene cunicularia*) in central Argentina. *Journal of Archaeological Science: Reports* 30:102197.
- Montalvo, C.I., Pessino, M.E.M., González, V.H. 2007. Taphonomic analysis of remains of mammals eaten by pumas (*Puma concolor*, Carnivora, Felidae) in central Argentina. *Journal of Archaeological Science* 34:2151–2160.
- Novaro, A.J. 1997a. *Pseudalopex culpaeus*. *Mammalian Species* 558:1–8.
- Novaro, A.J. 1997b. “Source-sink dynamics induced by hunting: case study of culpeo foxes on rangelands in Patagonia, Argentina”. Ph.D. dissertation, University of Florida, Gainesville, Florida, USA.
- O’Brien, S.J. 1992. La evolución molecular de los felinos. En: Seidensticker, J., Lumpkin, S. (eds.) *Felinos*, Edición española: Encuentro editorial SA Barcelona, pp. 240.
- Pastor, S. 2005. El sitio Río Yuspe 14 (Pampa de Achala, Córdoba). Perspectivas sobre el uso prehispánico tardío de los ambientes serranos de altura. *Mundo de Antes* 4:87–104.
- Pastor, S., Medina, M., Recalde, A., López, L., Berberían, E. 2012. Arqueología de la región montañosa central de Argentina. Avances en el conocimiento de la Historia Prehispánica Tardía. *Relaciones-Sociedad Argentina de Antropología* 37:89–112.
- Patton, J.L., Pardiñas, U.F.J. D’Elía, G. 2015. *Mammals of South America, Volume 2: rodents*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 1336.
- Perini, F.A., Russo, C.A.M., Schrago, C.G. 2010. The evolution of South American endemic canids: a history of rapid diversification and morphological parallelism. *Journal of evolutionary biology* 23:311–322.
- Pia, M.V., López, M.S., Novaro, A.J. 2003. Effects of livestock on the feeding ecology of endemic culpeo foxes (*Pseudalopex culpaeus smithersi*) in central Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 76:313–321.
- Pia, M. 2011. Influencia conjunta de la vegetación, asentamientos humanos, caminos y actividades ganaderas sobre la ocurrencia y dieta de los carnívoros tope de Achala (Córdoba, Argentina). Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, pp. 116.
- Pia, M.V. 2013. Trophic interactions between puma and endemic culpeo fox after livestock removal in the high mountains of central Argentina. *Mammalia* 77:273–283.
- Pia, M. V., Baldi, R., Mangeaud, A. 2014. La importancia de los roedores en la dieta de dos carnívoros simpátricos bajo diferentes contextos de disponibilidad de presas en la Pampa de Achala, Córdoba. *Nótulas Faunísticas* 164:1–7
- Pía, M.V., Novaro, A.J., Lucherini, M., Reppucci, J.I. Valenzuela, A.E.J. 2019. *Lycalopex culpaeus*. En: SayDS y SAREM (eds.) *Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina*

según su riesgo de extinción. *Lista Roja de los mamíferos de Argentina*. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.

Polop, J.J. 1989. Distribution and ecological observations of wild rodents in Pampa de Achala, Córdoba, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 24:53–59.

Polop, J.J. 1991. Distribución de cricétidos en las Sierras de Achala (provincia de Córdoba, República Argentina). *Revista UNCR* 11:115–121.

Prevosti, F.J., Forasiepi, A. 2018. *Evolution of South American Mammalian Predators during the Cenozoic: Paleobiogeographic and Paleoenvironmental Contingencies*. Springer, Cham, pp. 196.

Raczynski, J., Ruprecht, A.L. 1974. The effect of digestion on the osteological composition of owl pellets. *Acta ornithologica* 14:1–12.

Rafuse, D.J., González, M.E., Kaufmann, C.A., Álvarez, M.C., Gutiérrez, M.A., Massigoge, A. 2014. Análisis comparativo de los patrones de modificaciones óseas de dos carnívoros sudamericanos (*Leopardus geoffroyi* y *Lycalopex gymnocercus*): aportes para la identificación de la acción de pequeños carnívoros en el registro arqueológico. *Magallania* 42:165–184.

Redford, K.H., Eisenberg J.F. 1992. *Mammals of the neotropics; Vol. 2: The southern cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 430.

Richter, R. 1928. Aktuopaläontologie und Paläobiologie, eine Abgrenzung. *Senckenbergiana* 10:285–292.

Rivero, D. 2009. *Ecología de Cazadores-Recolectores del Sector Central de las Sierras de Córdoba (Rep. Argentina)*. BAR Internacional Series 2007, Oxford.

Rivero, D. 2019. Arqueología prehispánica del Parque Nacional Quebrada del Condorito. MS. Disponible en: https://sib.gob.ar/area/APN*CO*QUEBRADA%20DEL%20CONDORIT.

Rivero, D., Medina, M. 2016. Human Holocene colonization, diet breadth and niche construction in Sierras of Córdoba (Argentina). En: Cardillo, M., Muscio, H. (eds.) *Darwin's Legacy: The Status of Evolutionary Archaeology in Argentina*, pp. 67–81.

Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación y Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (eds.) 2019. Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. *Lista Roja de los mamíferos de Argentina*. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.

Schmitt, D.N., Juell, K.E. 1994. Toward the identification of coyote scatological faunal accumulations in archaeological contexts. *Journal of Archaeological Science* 21:249–262.

Teta, P., Campo, D.H. 2017. Is *Galea tixiensis* Quintana, 2001 a synonym of *G. leucoblephara* Burmeister, 1861?. *Therya* 8:209–216.

Teta, P., Medina, M., Pastor, S., Rivero, D., Paradela, H. 2005. *Holochilus brasiliensis* (Rodentia, Cricetidae) en conjuntos arqueofaunísticos del Holoceno tardío de la provincia de Córdoba (Argentina). *Mastozoología Neotropical* 12:271–275.

Thomas, O. 1916. XVI.—Notes on Argentine, Patagonian, and Cape Horn Muridæ. *Journal of Natural History* 17:182–187.

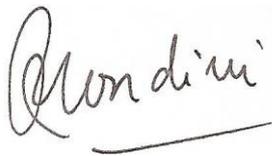
Tognelli, M.F., Campos, C.M., Ojeda, R.A. 2001. *Microcavia australis*. *Mammalian species* 648:1–4.

Turner, A. 1983. The quantification of relative abundances in fossil and subfossil bone assemblages. *Annals of the Transvaal Museum* 33:311–321.

Wilson, D.E., Reeder, D.M. 2005. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference (Vol. 1)*. JHU press, pp. 2142.



Autora: Daiana Geraldine Coll



Directora: Dra. Mariana Mondini



Co-Director: Dr. Darío G. Lazo