



Magallania

ISSN: 0718-0209

fmorello@aoniken.fc.umag.cl

Universidad de Magallanes

Chile

Borrero, Luis A.; Martin, Fabiana M.; Vargas, José
Tafonomía de la interacción entre pumas y guanacos en el parque nacional torres del Paine, Chile
Magallania, vol. 33, núm. 1, agosto, 2005, pp. 95-114
Universidad de Magallanes
Punta Arenas, Chile

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=50633107>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica
Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

TAFONOMÍA DE LA INTERACCIÓN ENTRE PUMAS Y GUANACOS EN EL PARQUE NACIONAL TORRES DEL PAINE, CHILE

LUIS A. BORRERO*, FABIANA M. MARTIN** Y JOSÉ VARGAS***

RESUMEN

Se presenta un estudio de la tafonomía de la interacción entre guanacos y pumas en el Parque Nacional Torres del Paine. Para cumplir este objetivo se utilizaron los estudios biológicos disponibles, se realizaron transectas y se analizaron las carcasas de guanacos cazados por pumas en fechas conocidas. Estos restos fueron analizados en diferentes visitas, registrando marcas de carnívoros, grado de desarticulación, enterramiento y otros marcadores. Se discute la relevancia arqueológica de estas observaciones.

TAPHONOMY OF THE PUMA-GUANACO INTERACTION AT TORRES DEL PAINE NATIONAL PARK, CHILE

ABSTRACT

A taphonomic study of the interaction between pumas and guanacos at Torres del Paine National Park is presented. Previous biological studies, transects and longitudinal observations on carcasses resulting from puma predation were used to attain this goal. Carnivore marks, disarticulation, burial and other markers were recorded in different visits to the carcasses. The archaeological relevance of this observations is finally discussed.

INTRODUCCIÓN

La tafonomía es la disciplina que se ocupa principalmente de los procesos de depositación y preservación de huesos, con el objetivo de comprender la formación del registro fósil. Por este motivo ha resultado muy importante su incorporación dentro de la investigación arqueológica (ver Lyman 1994). Una función principal en Patagonia ha sido la separación

de restos óseos de ungulados atribuibles a actividad humana de aquellos incorporados por otras vías a conjuntos arqueológicos (Borrero 1990). Recientes estudios han incorporado evaluaciones para restos de zorros (Martin 1998), cetáceos (Borella 2004), aves (Cruz 2003) o pinnípedos (Borella y Muñoz 2001, Borrero 2004).

A esto hay que agregar que los sitios arqueológicos muchas veces presentan restos de carní-

* DIPA, IMHICIHU, CONICET, Saavedra N° 15, piso 5° (1083ACA) Buenos Aires, Argentina. laborrero@hotmail.com

** Centro de Estudios del Cuaternario de Fuego-Patagonia (CEQUA), Universidad de Magallanes, Av. Bulnes 01890, Casilla 113-D, Punta Arenas, Chile. fabiana1917@yahoo.com.ar

*** Parque Nacional Torres del Paine, Conaf, Última Esperanza, Puerto Natales, Chile.

voros, para los que raramente existe evidencia de procesamiento humano (Clutton-Brock 1988, Trejo y Jackson 1998). En algunos casos ha sido posible defender que su incorporación no es resultado de actividad humana (Caviglia 1976-1980). Si esto es así, vale la pena preguntarse si los carnívoros pudieron ser los creadores de al menos parte del registro que se encuentra en los mismos depósitos. Ese parece ser el caso, por ejemplo, de la Cueva Fell (Borrero y Martin 1996). Si bien el tema está bien estudiado en otras regiones, como África (Brain 1981, Blumenschine 1986, Haynes 1988, Marean y Spencer 1991, Blumenschine y Marean 1993, Pickering 2002, Pickering *et al.* 2004) o Norteamérica (Binford 1981, Haynes 1982), es muy poco lo que se conoce sobre los efectos de carnívoros del sur de Sudamérica (Borrero y Martin 1996, Martin y Borrero 1997, Mondini 1995, 2002, Nasti 1996, Jackson y Jackson 1999, Martin 1998, 2002). Para estudiar el panorama en Patagonia se pueden usar tanto casos contemporáneos como fósiles. Los escasos estudios arqueológicos disponibles han estado guiados por el reconocimiento de marcas, la presencia de excrementos o de huesos de carnívoros, pero no han podido beneficiarse de un conocimiento de la evidencia material asociada con la interacción entre pumas y guanacos. En este trabajo presentaremos un estudio realizado en el Parque Nacional Torres del Paine, Chile, desde la perspectiva que brindan los estudios actualísticos naturalistas (Marean 1995).

Decidimos trabajar en Torres del Paine porque, al tratarse de una Reserva de la Biosfera, da una oportunidad para analizar la interacción entre guanacos, pumas y zorros en un ambiente dominado por especies nativas (ver Franklin *et al.* 1999: 39). Esto no significa que no haya especies introducidas. Por ejemplo, la liebre europea es muy abundante, y

constituye una presa habitual de los zorros o pumas (Iriarte *et al.* 1991). Además, en las zonas limítrofes del Parque pueden entrar perros de las estancias vecinas o, lo que es más común, salen los pumas para cazar ovejas fuera del Parque (Yáñez *et al.* 1986). Asimismo las densidades de animales son muy altas debido a la protección. De todas maneras las condiciones para un estudio tafonómico relevante para el pasado son mejores en Torres del Paine que en la mayor parte del resto de la Patagonia. Otra ventaja es la existencia de estudios locales sobre conducta de esos animales, que se están realizando desde hace más de 25 años (Ortega y Franklin 1995, Bank *et al.* 2003).

El trabajo que aquí informamos se cumplió en varias etapas. Trabajamos en enero y marzo de 1994 en laguna Amarga y lago Nordenskjöld. En febrero de 1995 el trabajo se concentró en dos zonas, Portería Lago Sarmiento y Guardería Lago Pehoe. En junio de 1997, enero de 2000, diciembre de 2002 y enero de 2003 se trabajó nuevamente en esos lugares (ver Fig. 1 y Tabla 1). Nuestro proyecto se concentra en el estudio de las interacciones entre pumas, zorros y guanacos, aunque también considera aves de presa como el carancho [*Polyborus plancus*] o el cóndor [*Vultur gryphus*] y otros animales. Nuestros objetivos básicos incluyen el reconocimiento de las evidencias materiales de la interacción entre un carnívoro cazador, sus presas y algunos de los carroñeros de éstas. En otras palabras, una de las preguntas básicas es si las posibilidades de enterramiento y preservación de los restos de cazadores y presas permitirían la identificación de las interacciones ecológicas registradas actualmente. A su vez uno de los objetivos a corto plazo es obtener información acerca de los daños causados por pumas sobre huesos de guanacos, con el fin de identificar patrones que permitan analizar los efectos de su acción sobre huesos recuperados en el registro fósil.

TABLA 1. Campañas realizadas, y número de nuevos esqueletos completos registrados en los rangos veraniego e invernal del Parque Nacional Torres del Paine.

Año	Rango veraniego	Rango invernal
1994	10	-
1995	13	7
1997	12	12
2000	13	-
2002	7	-
2003	7	-
Total	62	19



Más allá de esto, y como parte de la relevancia arqueológica del estudio, nos preguntamos si los restos de herbívoros abandonados por cazadores y carroñeros no humanos presentan suficiente alimento potencial para crear un nicho carroñero para humanos. Si esto fuera así, permitiría explorar, por analogía, modelos alternativos para la utilización

Por otra parte también tienen relevancia paleoecológica, al contribuir a la construcción de modelos de los cambios en las interacciones entre distintos organismos que están asociados con diferentes estados de un ecosistema.

REGIÓN DE ESTUDIO

El Parque Nacional Torres del Paine, ubicado al occidente de la cordillera de los Andes, fue creado en 1959 y expandido en varias oportunidades. Desde 1975 está administrado por la CONAF y tiene unas 250.000 hectáreas de extensión. Desde el año 1978 es una Reserva de la Biosfera. Hacia el oeste se caracteriza por la presencia de bosques de *Nothofagus pumilio*, y suelos podzólicos, que hacia el este son reemplazados por ambientes de lomadas bajas más abiertos, con dominio de coirón (*Festuca* sp.), matorrales, especialmente de mata barrosa (*Mulinum spinosum*) y bosquetes. Los ambientes ubicados por debajo de los 500 msnm son básicamente de estepa (Pisano 1974). Se destaca la presencia de vegas y turberas. Las descripciones de viajeros permiten mantener la existencia de estas grandes unidades ambientales al menos desde fines del siglo XIX (Dixie 1996, Rogers en Martinic 2002), aunque ha habido muchos cambios dentro de estas unidades.

En lago Paine, y laguna Azul se registran las temperaturas más elevadas del Parque (hasta unos 30°C); en invierno es la zona que primero se cubre de nieve (Garay y Guineo 1991). En cambio en laguna Amarga se registran las temperaturas más bajas del Parque, hasta menos de -15°C. El área del lago Sarmiento es árida y en otoño se caracteriza por los bancos de niebla (Ibíd.). Las lluvias varían entre aproximadamente 1.400 y 300 mm anuales, pero la evaporación es muy alta debido a los fuertes vientos, por lo que la zona es clasificada como xérica (Iriarte *et al.* 1991).

Dentro de la región se trabajó especialmente en dos zonas (Fig. 2), la primera es Laguna Amarga-Lago Sarmiento y la segunda es Lagos Nordenskjöld-Pehoe. El fundamento para esta división está dado por la distribución estacional de guanacos -rangos veraniego e invernal respectivamente- registrada en las últimas décadas del siglo XX (Ortega y Franklin 1995). El ambiente de laguna Amarga ha sido caracterizado como matorral halófito y matorral mesófito pre-andino. Lago Sarmiento presenta estepa patagónica en la costa y matorral xerófito pre-andino en la divisoria con laguna Amarga. Esta comunidad se extiende a los lagos Nordenskjöld y Pehoe (Pisano 1974). La distribución de los guanacos, por otra parte, tiene sentido en términos de una selección por hábitats

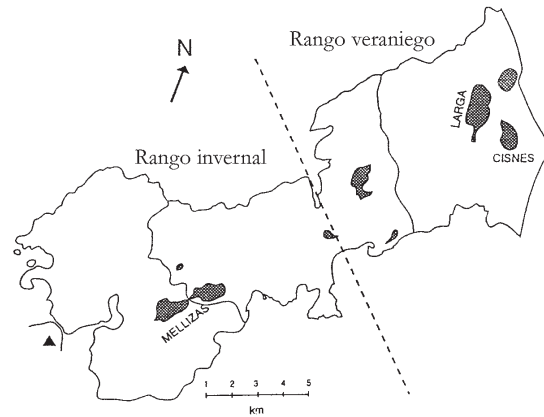


Fig. 2 Rango veraniego e invernal de guanacos en el Parque Nacional Torres del Paine. Tomado y modificado de Figura 1 de Ortega y Franklin (1995).

abiertos y relativamente llanos para el período de reproducción (Bank *et al.* 2003).

LAS COMUNIDADES ANIMALES

Guanacos

Los estudios realizados por el equipo de la Universidad de Iowa, dirigido por William Franklin, a lo largo de muchos años, dan un panorama sumamente completo de la conducta y distribución de guanacos y otros animales (Franklin 1982, Garay *et al.* 1995, Bank *et al.* 2003).

Varios censos realizados a partir de 1975 mostraron que había más guanacos en verano cerca de laguna Amarga, mientras que en otoño e invierno se concentraban en lago Pehoe, lo que indicó su carácter migratorio (Franklin 1982, Ortega 1985, Ortega y Franklin 1995). Esto es el fundamento para nuestra distinción de dos áreas de estudio principales. Recientes observaciones han mostrado un desplazamiento de los circuitos migratorios a otras áreas, lo que puede crear condiciones adecuadas para la evaluación de cambios en escalas supra-ecológicas.

La densidad de guanacos en el Parque es de unos 11.7 individuos/Km² (Iriarte *et al.* 1991), aunque para el sector veraniego los registros varían entre 32.5 y 36.8 guanacos/Km² (Bank *et al.* 2003: 428). Un importante factor de muerte de guanacos en Torres del Paine es la caza por pumas (Wilson

1984, Bank y Franklin 1998, Bank *et al.* 2002), y sobre una muestra de 304 cráneos de guanacos, el 42% presentaba evidencias de caza por pumas (Iriarte 1988). Los guanacos son más vulnerables durante sus primeros dos años de vida (Franklin y Fritz 1991), que comprende el período durante el cual son expulsados los jóvenes (Sarno *et al.* 2003). Los guanacos también mueren por otras causas, como *stress* invernal (Raedeke 1976), ahogados, atropellados por autos, por peleas intra-específicas (Franklin y Fritz 1991) y, en el borde del Parque, enredados en los alambrados (Bank *et al.* 2002). Esto es particularmente el caso para los chulengos. Por ejemplo, nuestros trabajos registraron abundantes carcasas de chulengos que murieron durante los primeros días de diciembre de 1999 enredados en alambrados del límite oriental del Parque (ver más abajo).

Pumas

Los pumas fueron objeto de estudios especiales dentro de las actividades de la Universidad de Iowa (Wilson 1984, Iriarte 1988, Bank y Franklin 1998, Bank *et al.* 2002). Se trata de animales solitarios que, en general, mantienen grandes rangos de acción. De todas maneras hay que destacar que los rangos de acción de pumas son, en relación con los del resto de América (ver Franklin *et al.* 1999:38), pequeños y la densidad de pumas es más alta. Los pumas en Torres del Paine tienen densidades del orden de 0.06 individuos/Km² (Iriarte *et al.* 1991, Franklin *et al.* 1999:36), con registros de unos 12 pumas/43 Km² en el sector veraniego (Bank *et al.* 2003: 429).

Algunos de los estudios realizados en Torres del Paine mostraron que el 92% de los recursos de subsistencia de los pumas son mamíferos (Iriarte *et al.* 1991). No existen diferencias estacionales significativas en la dieta del puma, pero sí diferencias anuales significativas, por ejemplo un incremento de restos de guanaco desde un 9% en 1982 a un 29% en 1988 (Iriarte *et al.* 1991). Los restos de oveja son más comunes en excrementos de puma de las estancias vecinas que en el Parque (Yáñez *et al.* 1986).

El guanaco contribuye menos a la dieta del puma que lo esperado a partir de su abundancia estimada; el recurso más consumido es la liebre europea, la que abunda más en excrementos de la zona de baja densidad de guanacos del Parque (Iriarte *et al.* 1991). De todas maneras se observó que, a través

del tiempo, aumentó la importancia del guanaco en la dieta del puma (Sarno *et al.* 1999: 942).

Las observaciones de pumas realizadas por José Vargas en las dos áreas de estudio sobre las que informamos aquí son abundantes, así como los restos materiales de sus actividades, que constituyen la base de este trabajo.

Zorros

En el Parque existen el zorro gris (*Dusicyon griseus*) y el zorro colorado (*Dusicyon culpaeus*). Ambas especies seleccionan los mismos hábitats -bosques de *Nothofagus* y matorrales- pero mantienen rangos de acción no superpuestos distribuidos en mosaico (Johnson y Franklin 1994a, Johnson 1992).

Se observaron diferencias en la selección de presas relacionadas con diferencias en la disponibilidad de alimento en sus hábitats (Johnson y Franklin 1994b). El zorro gris come ratones, huevos, escarabajos, frutos, semillas, lagartijas, aves y especialmente liebres. Carroña carcasas de guanacos, ovejas o ganado en general. El zorro colorado come principalmente ratones y liebres, pero también consume la mayoría de los alimentos de la dieta del zorro gris. Una diferencia importante es la proporción en que participan los distintos recursos, los que además fluctúan estacionalmente.

Su importancia para nuestro estudio es que, al igual que otros carnívoros pequeños en otros lugares del mundo (cf. Logan y Sweaner 2001: 304), carroñean las presas de los pumas. El carroñeo de guanacos es más importante para los zorros grises, quienes así muestran una mayor flexibilidad alimenticia (Johnson y Franklin 1994b: 169-170).

METODOLOGÍA

Dentro de las limitaciones ofrecidas por la presencia de liebres y otras características derivadas de la historia previa a la formación del Parque, se trabajó con algunos aspectos de la metodología de paisajes tafonómicos (Blumenshine 1989), complementada con observaciones relevantes para evaluar la posibilidad de preservación de la evidencia ósea (cf. Behrensmeyer 1993), por considerarla la más adecuada para estudiar el funcionamiento de una serie de especies dentro de un ecosistema. La disponibilidad de estudios ecológicos en la región permitió elegir esta

metodología. Inicialmente se buscó caracterizar los paisajes tafonómicos de las dos zonas contrastantes, sobre las que comenzaremos a informar aquí.

Las dos zonas, como ya adelantáramos, fueron elegidas sobre la base de su significado estacional para las poblaciones de guanacos y pumas, y coincidieron, a grandes rasgos, con las regiones oeste y este definidas por Ortega y Franklin (1995) (Fig. 2). Aquí las denominamos rango invernal y veraniego respectivamente. Desde el punto de vista de la organización social de los guanacos, el primero es un sector donde estos animales tienen una conducta de agregación, en tanto que en el segundo -el correspondiente al ciclo de reproducción- es importante la territorialidad. Si bien tomamos algunos datos para la región central de estos autores, no desarrollamos aquí esa parte, que aún requiere trabajo de campo.

El trabajo tafonómico se desarrolló utilizando dos técnicas observacionales básicas, transectas y seguimientos longitudinales. Las transectas consisten en muestreos lineales registrando huesos en superficie a lo largo de tres kilómetros, siguiendo rumbos de brújula. Durante las mismas se registró exhaustivamente toda la información relacionada con huesos y esqueletos dentro de una franja de seis metros de ancho. Estas brindaron la información básica para estudiar paisajes tafonómicos. En las transectas se realizaron observaciones sobre distintas propiedades de los huesos, incluyendo la meteorización, que es el proceso de destrucción sucesiva de un hueso como resultado de su exposición al sol y otros agentes (Behrensmeyer 1978), y los daños que producen los carnívoros con sus dientes (Binford 1981, Haynes 1983, 1985, Iriarte 1988, Borrero y Martin 1996), con la aspiración de contribuir a distinguir las marcas que producen los felinos, como el puma, de las de cánidos, como los zorros.

También se evaluó el proceso de enterramiento, para lo que se contabilizaron aquellos huesos que presentaban el 50% de su superficie o más cubierta por sedimentos. El pisoteo se midió a través de la producción de marcas, que resultan de partículas minerales que rayan el hueso cuando son pisados (Fiorillo 1984, Haynes 1988). Estas marcas tienen el potencial para ser confundidas con huellas de corte (Behrensmeyer *et al.* 1986). Se registró la presencia de líquenes (Borella 1994), la que sirve tanto para evaluar la antigüedad relativa de la exposición de un hueso, como el grado de estabilidad que ha tenido sobre la superficie.

Un importante proceso analizado es el de desarticulación, que se refiere a la secuencia con que se va desarmando un esqueleto (Hill y Behrensmeyer 1984). Este proceso se analizó tanto mediante observaciones de la correlación entre grado de desarticulación e indicadores de paso del tiempo (meteorización, crecimiento de líquenes, etc.), como por seguimientos longitudinales.

Un seguimiento longitudinal consiste en el estudio de las transformaciones de un esqueleto a través del tiempo. Éstos apuntaron a la comprensión de algunas variables con claras implicaciones arqueológicas o fósiles en general. Las variables analizadas fueron las mismas, aunque enfatizando el potencial de enterramiento, y los procesos de desarticulación y meteorización. En particular se le dio importancia al estudio de los factores retardatorios de la meteorización. A cada carcasa registrada se le asignó un número consecutivo y, separado por una barra, el año del primer registro.

Estas técnicas se aplicaron según su utilidad, la que fue variable en distintos sectores del Parque. En lago Pehoe era inadecuado utilizar transectas por la mala visibilidad. Se eligió, entonces, hacer seguimientos, complementados con censos óseos de superficie en los sectores en los que la visibilidad era buena. En los trabajos cumplidos en invierno tampoco se utilizaron transectas, por la cobertura de nieve que dificultaba el reconocimiento de huesos aislados.

Algunos eventos de caza o de carroñeo fueron observados, en tanto que otros fueron registrados poco después de haber ocurrido. Sobre esta base contamos con fechas de muerte para la mayoría de los casos.

RESULTADOS

Sitios de matanza

Los guanacos constituyen una de las presas importantes de los pumas dentro del Parque. Como resultado de la interacción entre ambas especies producen una distribución de sitios de matanza y consumo, de carcasas de guanacos relativamente poco consumidas, y de excrementos con mínimos restos de guanaco. Los zorros utilizan, junto con las aves de presa, los restos que dejan los pumas, produciendo una redistribución en rangos pequeños de los restos. La forma de estas distribuciones varía en los rangos veraniego e invernal.

TABLA 2. Daños registrados en el Caso 3/94 el 18 de enero de 1994.

Hueso	Daños	Observaciones
Cráneo	Rostro destruido	Mandíbula y maxilar sin cuero
Vértebras cervicales 5 y 6	Daños en las apófisis laterales	
Esternebras	Desconectadas, muy mordidas. Perforaciones	
Costillas derechas 2 a 6	Daños en extremos asternales	Daños en cara ventral de las costillas
Vértebras torácicas 2 a 12 y lumbares 1 a 6	Daños en apófisis neurales	
Vértebras torácicas 2 a 12	Daños en apófisis laterales (Fig. 3)	
Sacro, iliaco	Mordidos	
Escápula	Perforación en hoja	
Húmero	Daño en extremo proximal	Aún tiene carne
Proximal de tibia	Daños	Articulada con fémur

Rango veraniego

Como ejemplo de un lugar de matanza en el rango veraniego describiremos el caso 3/94 registrado en la primera campaña en enero de 1994. Se trata de un guanaco adulto (ca. 2 años) localizado en un matorral alto de mata negra (*Verbenia tridens*), cerca del lago Nordenskjöld, sobre la margen izquierda del río Paine. En el momento de la primera observación no tenía más de una semana de muerto (R. Sarno y M. Bank, com. pers.).

En el lugar en que estaba depositada la carcasa había una concentración de fibras de guanaco y se observaron los arbustos aplastados sobre los que se había echado el puma. En los alrededores había excrementos de puma. Estas evidencias se relacionan con el hábito del puma de ubicar su presa sobre matorrales o cubrirla con plantas (Bank y Franklin 1998: 601; J. Vargas, observaciones personales; ver también Logan y Sweanor 2001: 58), y luego alimentarse durante sucesivos periodos (Bank y Franklin 1998: 600, José Vargas, obs. pers., ver también Pierce *et al.* 1998).

Se hallaron varios segmentos articulados en el caso 3/94.

- Columna vertebral completa (las cervicales # 5, 6 y 7 estaban expuestas). Incluye pelvis y costillas.
- Escápula-pezuña (a 3.5 metros) (escápula-húmero-radio-cúbito sin piel).
- Escápula-pezuña (escápula a mitad del radio-cúbito sin piel).
- Fémur-tibia (pelados) (unida al resto por el cuero).
- Fémur-pezuña (izquierdos) (pelado hasta la mitad de la tibia).

Se registraron numerosos daños en los huesos (Tabla 2). El número de huesos que presentan marcas es 33, aunque hay que destacar que al tratarse de restos tan frescos, que conservaban abundante tejido adosado, éste es sólo un número mínimo.



Fig. 3 Perforaciones producidas por puma en apófisis laterales de vértebras torácicas de guanaco.



Fig. 4 Paisaje de caza, caracterizado por suaves lomadas.



Fig. 5 Restos de carcasa de chulengo consumido por pumas.

Comentarios generales sobre los sitios de matanza del rango veraniego

Los lugares relacionados con caza de guanacos por pumas dentro de este sector presentan desniveles de terreno, no necesariamente muy pronunciados (Fig. 4). Ciertas zonas adecuadas para la caza al acecho presentan una mayor recurrencia de eventos. Disponemos de observaciones sistemáticas sobre 57 carcasas.

Ante todo observamos casos de carcasas muy aprovechadas, en particular de chulengos (ver más abajo), en las que el procesamiento ha sido intensivo (Fig. 5).

Llaman la atención las fracturas de huesos largos en el caso 2/94 registrado en enero de 1994¹, hecho que ya fue observado por Wilson al enfatizar que sólo los pumas son: ... *capaces de romper huesos de las patas y la pelvis de guanacos adultos* (Wilson 1984: 517; ver también Logan y Sweanor 2001: 58).

En cuanto a los daños sobre los huesos, hay que destacar que los daños en el proximal del fémur (Fig. 6) son muy recurrentes (por ejemplo casos 3/94, 5/94, 7/94 y 9/94, 6/95, 8/95, 4/97). También se observan daños en las vértebras cervicales, seguramente relacionados con la táctica de caza, que implica mordiscos en el cuello² (Wilson

1984). La intensidad de los daños sobre la pelvis es muy alta (Fig. 7).

Entonces, se observaron, en general, daños en cráneo, pelvis, atlas, axis, cervicales, en las epífisis del fémur, especialmente la proximal, lo mismo para el húmero, la tibia y el radio-cúbito. En este último la mayoría de las marcas se presenta en el olécranon. Una comparación con la cantidad de masa muscular en cada hueso muestra que no hay mayor correlación. Probablemente sean el resultado tanto de las actividades de caza como de alimentación.

Rango invernal

Como ejemplo de matanza en rango invernal presentaremos el caso 8/97. Se trata de un macho adulto cazado en el invierno de 1995 por un puma, que fue registrado el 8 de septiembre de 1995 a unos 300 m del refugio Pudeto, en ámbito boscoso. Presentaba evidencias de haber sido cazado poco antes por pumas. En ese momento José Vargas identificó también los esqueletos de dos chulengos cazados por puma, de los que no nos ocuparemos en este lugar. El adulto había sido trasladado unos pocos metros barranca abajo desde el lugar de matanza. En el momento de la matanza se registró la presencia de un puma y dos cachorros en la zona (observaciones de J. Vargas y H. Miles).

Fue estudiado el 25 de junio de 1997, casi dos años después de la matanza. Observamos que aún estaban presentes varias articulaciones:

- Diez vértebras torácicas, más siete vértebras lumbares, pelvis, 14 costillas (principalmente extremos proximales). No presentaban meteorización.

¹ Fracturas similares se observan en huesos de oveja cazadas por pumas en La Leona y La Colorada, entre los lagos Viedma y Argentino, en Santa Cruz, Argentina (Borrero y Martín 1996)

² Se realizaron observaciones semejantes en los casos de ovejas cazadas en Santa Cruz (Borrero y Martín 1996).



Fig. 6 Perforaciones producidas por puma en trochanter mayor de fémur de guanaco.



Fig. 7 Pits y otros daños causados por puma en ilium de guanaco.

- Cráneo-atlas.
- Escápula a pezuñas (húmero y escápula sin cuero, el primero con meteorización igual a 1).
- Axis a dos vértebras lumbares (aún con carne).
- Húmero a metacarpo (sin cuero).
- Fémur a pezuñas (fémur sin cuero).
- Se localizó un segmento de una primera falange a pezuña sobre una mata barrosa.

También se observaron algunos restos sueltos. fémur, mandíbula, tibia, falange primera, costillas. El fémur y la tibia presentaban meteorización de valor 1. Arriba de mata barrosa se registraron un metatarso (grasoso), dos articulaciones, un calcáneo, una rótula y una escápula. Se destaca la presencia de abundante lana.

Todos los elementos estaban parcialmente cubiertos por hielo. Esto se puede considerar un factor retardatorio de la meteorización. En conjunto con la cobertura vegetal llevan a que la totalidad de los elementos articulados no estén meteorizados, y a que sólo dos de los elementos aislados, y pelados (fémur y tibia), presenten meteorización de valor 1. En la Tabla 3 se presentan los daños registrados.

Comentarios generales sobre los sitios de matanza del rango invernal

La topografía de este sector es mucho más accidentada que en el rango veraniego (ver Bank y Franklin 1998). Las actividades de caza ocurren *in habitats with dense cover, namely tree and shrub habitats* (Bank *et al.* 2003: 432). Se trata, entonces, de condiciones muy adecuadas para la caza por acecho de los pumas.

Disponemos de observaciones sistemáticas sobre 19 carcasas y abundantes concentraciones de huesos (ver Tabla 8). Muchos huesos están unidos por el cuero en etapas relativamente avanzadas de la desarticulación. Se puede defender que las partes menos peladas son las menos aprovechadas. La nieve permitió, durante las observaciones invernales, controlar la visita de zorros que carroñeaban carcasas.

Contamos con fechas conocidas de muerte. Varios animales bajo seguimiento longitudinal fueron muertos por pumas durante el llamado “terremoto blanco”, el terrible invierno de 1995 (ver Endlicher y Santana 1997). Bank *et al.* (2002: 218) infor-

TABLA 3. Daños registrados en el Caso 8/97 el 25 de junio de 1997.

Hueso	Articulado	Daños
Pelvis	X	Festoneado en ilium
Vértebras lumbares	X	Apófisis mordisqueadas
Cráneo	X	Marcas sobre el orbital
Escápula	-	Hoja mordida
Fémur	X	Mordido alrededor de la cabeza

man que después de ese invierno registraron 45 carcasas dentro de su área de estudio. De éstas el 74% (n=33) murieron cazadas por puma y el 13% de malnutrición.

La dispersión de los restos en el rango invernal es menor. Los restos de un individuo permanecen con distribuciones limitadas, lo que facilita el seguimiento a través del tiempo. Esto se relaciona con la topografía, la menor importancia de la acción de zorros grises y aves de presa. De todas maneras, la mayor frecuencia de lugares apropiados para la caza lleva a una menor redundancia en el uso de algunas zonas.

Los daños observados, en general, no difieren de los descritos para el rango veraniego. Tan sólo se ha registrado una tendencia a que el tamaño de las perforaciones sea menor.

DIFERENCIAS Y SIMILITUDES

En el sector de Sarmiento-Amarga las carcasas de guanacos, en especial de chulengos, desaparecen relativamente rápido. Esto puede deberse en parte a que en verano -temporada principal de caza en ese sector- las carcasas se descomponen muy rápido. En cambio en el sector de Pehoe las carcasas parecen durar más, incluso en invierno se mantienen congeladas y con carne. En Sarmiento-Amarga también registramos casos semejantes durante el invierno. Observamos carcasas que presentaban cuero congelado, el que comían los zorros, pero estas prácticamente carecían de otros tejidos blandos. Esta diferencia en la velocidad de destrucción puede relacionarse con la mayor abundancia de zorros grises en Sarmiento. Nos preguntamos también si esto puede relacionarse con una mayor facilidad de caza invernal en Pehoe y con la menor intensidad de consumo derivada de esta situación.

También hay diferencias en topografía y vegetación que pueden contribuir a la diferencia. El rango invernal es de relieve más abrupto, donde las plantas fácilmente se transforman en trampas que obstaculizan el desplazamiento de huesos. Esto facilita el enterramiento (por ejemplo, caso 11/97). En cambio en el rango veraniego el terreno es más llano, aumentando las oportunidades para la dispersión.

Desde el punto de vista distribucional, el principal contraste lo da la mayor posibilidad de

concentración de carcasas en lugares favorables para la caza en el rango veraniego, comparada con una distribución más homogénea en el rango invernal. Un ejemplo de lo primero está dado por la "línea de carcasas" que bordea colinas en las cercanías de la portería Sarmiento, la costa con depósitos de tufa del lago Sarmiento, o por las topografías negativas, o los bosquetes cercanos a lagunas, que recurrentemente presentan restos de animales cazados. En el rango invernal, en cambio, sin que se pueda decir que todo el espacio es utilizado como coto de caza, puede afirmarse que son mucho más abundantes las localidades adecuadas para coleccionar huesos que resultan de eventos de caza. Las facilidades de caza ofrecidas por la nieve constituyen parte de la posible explicación (Sarno *et al.* 1999).

Un patrón general, que nuestras observaciones simplemente confirman, es que los pumas tiran sus presas sobre matas y que en muchos casos también pueden taparlos (Bank y Franklin 1998, J. Vargas, observaciones personales).

LA ACCIÓN DE LOS CARROÑEROS

Las observaciones mencionadas, realizadas en el invierno de 1997, muestran consumo de cuero y redistribución de partes óseas por parte del zorro gris (Martin 2005a). Al pelar los huesos los zorros aceleran el proceso de meteorización. Debido a la mayor cantidad de chulengos en el sector de Sarmiento-Amarga, donde también hay mayor abundancia de zorros grises, esto acelera marcadamente la destrucción de los conjuntos óseos. Esto coincide con la observación de Ortega y Franklin (1995: 497), quienes encontraron mayor número de chulengos muertos para este sector en 1980. El proceso mencionado puede explicar la observación de Franklin y Fritz (1991: 326) en el sentido de la dificultad para encontrar los esqueletos de chulengos, *especially during the first few weeks after their birth*, a pesar de la alta mortandad registrada. Nuestras observaciones ratifican la velocidad con que desaparecen las carcasas. Por ejemplo, el chulengo 1/95, cazado por puma, fue registrado el 14 de febrero de 1995 con muy pocas partes articuladas y con presencia de cuero. Ocho días más tarde ya no presentaba cuero. Se registró la presencia de excrementos de zorro, que atestiguaban sucesivas visitas a la carcasa.

Los datos de chulengos muertos al intentar cruzar alambrados permiten analizar marcas atribuibles en su mayoría a la acción de zorros y aves carroñeras.

Poseemos la información distribucional sobre la abundancia de zorros colorados en el rango invernal, al oeste del Paso de la Muerte, y sobre la poca importancia del guanaco en su dieta (Johnson y Franklin 1994b: 169-170). Además registramos poca intensidad de daño posterior al consumo de puma, pero es muy inferior la cantidad y calidad de la información disponible para el zorro colorado.

No poseemos información sobre madrigueras de puma en el Parque, pero sobre la base de información de otras regiones podemos suponer la existencia de ciertos *loci* a donde se han transportado fragmentos de guanaco durante periodos de unos dos meses para alimentar camadas de pumas (Martin y Borrero 1997). Igualmente los zorros redistribuyen huesos sueltos, pudiéndolos transportar hasta sus madrigueras u otros lugares seguros. Un porcentaje pequeño de las presas de los pumas, entonces, puede ser transportado algunos cientos de metros desde el lugar de matanza, ingresando a espacios donde la posibilidad de preservación es buena.

Finalmente, sobre la base de nuestros registros y de datos previos, los fragmentos óseos y huesos pequeños y pelos de guanacos y otras presas se redistribuyen a través de excrementos de pumas (ver Iriarte 1988). Las partes blandas se redistribuyen en excrementos de zorro. Esta redistribución es mucho más importante que la de partes para consumo. Un porcentaje de estos excrementos puede depositarse en madrigueras u otros lugares protegidos, mejorando su potencial de preservación.

Desarticulación y dispersión

Es importante destacar que los datos sobre desarticulación y dispersión no informan exclusivamente sobre la acción del puma. Constituyen importante información paleoecológica referida a la intensidad de acción de carnívoros y otros agentes desarticuladores que, en suma, desorganizan la escena en que ocurrió la matanza. Un ejemplo lo constituye el caso 2/2002, en laguna Sin Nombre, donde se registró la dispersión amplia de huesos con respecto al sitio de consumo inicial, que quedó marcado por abundante presencia de fibras. Esta

dispersión es el resultado tanto de la acción de los pumas, como de la de posteriores carroñeros.

Una primera observación se refiere a la secuencia de desarticulación, que se basa sobre la distinción entre las primeras partes y las últimas que se desarticulan.

Primeras desarticulaciones

En los casos en que se registraron carcasas casi totalmente articuladas, fue posible observar qué unidades faltaban. Esos son los primeros segmentos en desarticularse. En el caso de los sitios de matanza, parece sostenible que la separación de estos segmentos se debe a la acción de los pumas.

En general cuando la desarticulación ocurre por la acción de carnívoros, entre las partes que se desprenden primero están las patas (Binford 1981) (ver abajo). Muchas veces, cuando se registra una articulación de los miembros, éstos aún tienen tejido o registran meteorización de valor cero o, a lo sumo de valor uno, lo que indica que no son últimas desarticulaciones.

Efectivamente, la evidencia disponible apunta a que el esqueleto apendicular³ está entre los primeros segmentos en separarse. Dentro del apendicular primero se desarticulan las patas delanteras. Hay condiciones bajo las cuales también la cabeza, algunas cervicales y algunas costillas se desarticulan temprano.

Últimas desarticulaciones

En general esto depende de un análisis contextual, que permite decidir su pertenencia a un mismo individuo ya registrado por huesos sueltos. Esto se puede observar mejor en casos aislados a cielo abierto. En general las 'últimas articulaciones' pueden tener signos de meteorización y raramente se asocian con la presencia de cuero o carne.

Por ejemplo, en enero de 1994 se registraron doce casos en lago Sarmiento de segmentos del esqueleto axial⁴ (n=126 huesos) contra ocho del esqueleto apendicular (n=42 huesos)⁵. Esta información puede usarse como evidencia de que la columna vertebral es el segmento más resistente.

³ Se refiere a los huesos de los miembros.

⁴ Se refiere a los huesos de la columna vertebral.

⁵ Hemos incluido tarsianos o carpianos respectivamente como un hueso, e incluyendo los huesos de fémur a calcáneo que están articulados con parte de un esqueleto axial.

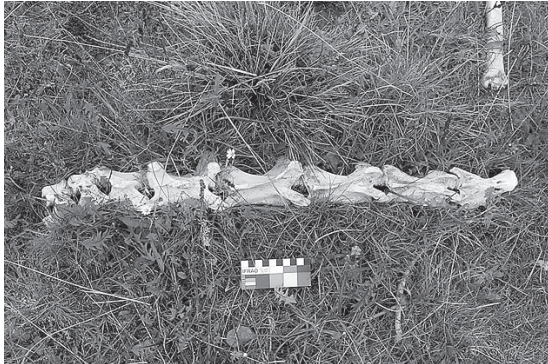


Fig. 8 Segmento de la columna vertebral articulado.

El caso 4/95 es un guanaco muerto antes de 1988, en el sector de lago Sarmiento, año en que estaba “completo” (Floridor Aro Gómez, com. pers.). En febrero de 1995 presentaba la mayoría de los huesos sueltos y las siguientes articulaciones:

- Cinco vértebras torácicas a tres vértebras caudales y pelvis.
- Cuatro vértebras cervicales a siete vértebras torácicas y una vértebra lumbar.
- Axis a vértebra cervical 3.

O sea, todos los segmentos articulados presentes correspondían al esqueleto axial. En junio de 1997 presentaba cuatro conjuntos articulados -última sacra a tres vértebras caudales, cuatro vértebras cervicales a dos vértebras torácicas, cinco vértebras lumbares y cinco vértebras torácicas respectivamente. El aumento del número de conjuntos articulados se debe, por supuesto, a la subsegmentación de los registrados en 1995. En diciembre de 2002 estaba totalmente desarticulado.

Hay que destacar que muchas veces se preservan falanges articuladas, por ejemplo 1/95, lo que constituye un patrón general compartido con numerosos vertebrados.

En general, las desarticulaciones tardías registradas en Torres del Paine son: sacro-pelvis (ver Hill y Behrensmeyer 1984 para otras especies), pelvis-lumbares (Ibíd.), segmentos de vértebras cervicales o lumbares (Fig. 8). Más inusualmente la pata inferior (cf. Toots 1965, Richardson 1980).

Se puede sostener, entonces, que las últimas desarticulaciones son las del esqueleto axial (semejante a otros casos [Binford 1981, Hill y Behrensmeyer 1984]), y que incidentalmente incluyen segmentos

del esqueleto apendicular, usualmente son los huesos distales.

Hay variaciones en la velocidad de desarticulación, por ejemplo un efecto asociado con la edad de los individuos. En muchos casos la acción combinada de pumas y carroñeros destruye tan intensamente los restos de crías, que éstos desaparecen en días. Ya mencionamos que los chulengos se desarticulan más rápidamente que los adultos (Martin 2005b).

En algunos casos, como el 2/2002 de laguna Sin Nombre, se registró la desarticulación rápida de la columna vertebral en dos segmentos, entre la segunda y tercera vértebras torácicas. Un factor contribuyente puede ser que los consumidores (pumas) incluían crías.

Por otra parte sabemos que es alto el número de chulengos cazados por los pumas en la región (R. Sarno, com. pers.)⁶ (Iriarte 1988), lo que lleva a sospechar que muchos huesos pueden sobrellevar una destrucción aún mayor. En un chulengo no habría necesidad de atenerse a las secuencias clásicas de desmembramiento (Hill y Behrensmeyer 1984), debido a que los limitantes no actuarían con tanta eficacia. Quizá eso explique el caso 4/94, en el que algunos huesos pueden haber sido directamente comidos.

Andrew Hill presentó un modelo de desarticulación para ‘topi’ (*Damaliscus korrigum*)⁷ (en Binford 1981: 43) que presentaba la siguiente secuencia:

1. cráneo más atlas
2. patas delanteras
3. patas traseras
4. esqueleto axial.

Binford encontró que este modelo era válido para muchas especies (Binford 1981: 42-43). En ese orden se separarían los segmentos del animal. El caso en Torres del Paine es parecido, tanto en el rango veraniego como en el invernal. Aunque hay que aclarar que en el verano el proceso es más rápido, probablemente debido a la acción carroñera de zorro gris y a que muchos eventos de caza ocurren sobre recién nacidos (Franklin y Fritz 1991). En invierno

⁶ Esta es la situación en primavera, cuando los guanacos son más vulnerables (Iriarte *et al.* 1990). Para el período 1980-81 el 35% de los guanacos muertos por puma eran menores de 15 meses (Wilson 1984: 519).

⁷ Ungulado africano de tamaño comparable al guanaco.

TABLA 4. Huesos de guanaco. Información obtenida en transectas desde Portería Lago Sarmiento. Febrero 1995.

Transecta	Huesos aislados	Segmentos articulados
F0° (Ea. Laguna Amarga)	21	1
F45° (Laguna Amarga)	20	-
F135° (Ea. Lag. Amarga, hacia margen NW de Lago Sarmiento)	1	-
F-P 315° (Laguna Goic)	26	1
P180° (Hacia costa Lago Sarmiento)	46	-
P225° (Laguna Pato-Rana)	27	-
P270° (Hacia Sitio Lago Sarmiento 1, ver Bate 1971: 34)	55	-

P = Dentro del Parque; F = Fuera del Parque; FP = Se reparte dentro y fuera del Parque.

también se cazan abundantes crías, debido a que la nieve aumenta la factibilidad de caza (Sarno *et al.* 1999), pero la topografía, la vegetación y el clima del rango invernal son factores retardatorios de la desarticulación y dispersión.

Comparando con otros casos conocidos de guanacos, el proceso de desarticulación puede ser un poco más rápido que el registrado en el bosque de Tierra del Fuego (Borrero 1990), a pesar de que en Torres del Paine las bajas temperaturas deben retardar igual o aún más la supervivencia del cuero. Ambos ambientes comparados son, por otra parte, húmedos. La causa principal para la diferencia es probablemente que en Torres del Paine la desarticulación inicial se relaciona con la acción de pumas, que faltan en Tierra del Fuego.

LA FORMA DEL REGISTRO TAFONÓMICO

Para evaluar este tema se realizaron transectas, centralizadas en la Portería Sarmiento. Además se realizaron observaciones fuera de las transectas, usualmente para casos de esqueletos articulados o semiarticulados, las que se utilizan independientemente de los resultados de las transectas. Además se registró información fuera de transectas: (a) siguiendo el sector paralelo al alambrado que limita el Parque al este, a lo largo de la línea de la picada que une a las Porterías Sarmiento y Amarga, (b) la margen N.O. de laguna Juncos, (c) el cañadón de desagüe de laguna Juncos, (d) la costa norte del lago Sarmiento.

En la Tabla 4 se presentan las frecuencias de hallazgos aislados y articulados. En general es posible decir que existe muy poca variación en la densidad de huesos registrados en un radio de aproximadamente tres kilómetros alrededor de

la Portería Sarmiento con densidades muy bajas. Además, registramos que los huesos de zorro son abundantes, detectándose también la existencia de una "letrina" y de "dormideros" entre los arbustos (Martin 1998).

Una característica de la distribución regional, tanto en el rango veraniego como en el invernal, donde se concentra la caza, es que no es puntual como ocurre en el caso de áreas de depredación en las charcas sudafricanas (Binford 1983). La distribución es mucho más homogénea. Esto en parte se debe a que, por un lado el agua no es un factor limitante en el Parque, y por otro a que los guanacos no son animales que necesiten beber con frecuencia. Estos elementos contribuyen a producir un paisaje tafonómico en el que las osamentas no se agrupan en relación con los cuerpos de agua, sino en función de la topografía requerida por la caza. De todas maneras hay regularidades espaciales. Los requerimientos de la caza llevan a que los esqueletos se acumulen usualmente en zonas deprimidas o relacionadas con alguna prominencia, desde donde acecha el puma.

En el rango veraniego se observan superposiciones de carcasas exclusivamente en áreas con líneas de bosquetes. Claramente hay más huesos en sectores dentro del Parque, que fuera del mismo. Efectivamente, los valores más bajos corresponden a las transectas realizadas fuera del Parque, con el caso de la Transecta 315°, que en realidad transita por el borde del Parque, como el valor intermedio.

En la Tabla 5 se presenta la información registrada sobre la meteorización de huesos. Se observa que en general son unimodales, y que presentan perfiles maduros de meteorización.

Una importante característica del paisaje tafonómico se da en las orillas del lago Sarmiento,

TABLA 5. Meteorización registrada en huesos de guanaco. Portería Lago Sarmiento.

Transecta	0	1	2	3	4	5
0°	1	8	6	2	2	0
45°	0	6	11	2	0	0
180°	5	21	2	5	0	0
225°	0	4	8	4	0	0
270°	14	21	3	2	0	0



Fig. 9 Acumulaciones de tufas en las orillas de lago Sarmiento, en las que se incorporan restos de guanaco.

que se caracterizan por la formación de depósitos de tufa (Fig. 9). Los huesos que se depositan allí quedan incorporados en la misma. Algunos de éstos mostraban meteorización, llegando en un caso hasta un valor 3 en la escala de Behrensmeyer. También se encontraron restos de un guanaco, cazado por un puma, depositados en una grieta en la tufa (Caso 20/97). En este punto es pertinente recordar que Omar Ortiz Troncoso publicó materiales arqueológicos recogidos a orillas del lago Sarmiento, los que describió como cubiertos por una capa de carbonato de un solo lado (Ortiz Troncoso 1972), lo que sugiere una rápida depositación.

Los alambrados constituyen una causa de muerte de guanacos (Raedeke 1976), por lo que se examinó si allí se acumularon huesos. Son abundantes

los restos de guanaco, en especial de chulengo, sobre el alambrado que delimita el Parque al Este (Borrero 2001) (Tabla 6). En algunos casos hay evidencias de carroñeo por zorros. Aquí las densidades son bastante altas, en espacios de muestreo limitados y elegidos, por lo que no deben compararse con los resultados de las transectas. Al comparar los resultados obtenidos en 1994 y en 1995 (antes del invierno) para carcasas previamente identificadas se observa que aumentó tanto la desarticulación, como la fragmentación.

Las densidades en las cercanías del alambrado, como se mencionara, son sensiblemente mayores a las observadas en las transectas (Tabla 7).

Por el momento es muy difícil presentar una comparación de los resultados observados en el rango invernal con los del rango veraniego, pero podemos presentar algunas estimaciones de densidad para sectores seleccionados del lago Pehoe (Tabla 8). Esta comparación con los datos de la Tabla 6 robustece la impresión de cierta densidad diferencial mayor en el rango veraniego si se analizan los sectores de actividad redundante. A su vez las transectas muestran la muy baja densidad regional. El perfil de meteorización (Tabla 5) autoriza a pensar en pérdida ósea para las muestras representadas en superficie en las transectas. Lo que esto hace es avalar que en el sector veraniego la depositación de huesos ocurre con un patrón en mosaico. Sin duda que aún persisten problemas de muestreo, que deberán ser solucionados en el futuro, pero el patrón es claro.

TABLA 6. Concentraciones de huesos registrados en años consecutivos en un espacio de 800 x 4 metros a lo largo del alambrado que limita el Parque al Este, Portería Sarmiento. Las densidades dan cuenta de todos los especímenes óseos.

Año	Fragmentos aislados	Huesos completos aislados*	Huesos en segmentos articulados	Total huesos	Densidad de huesos/m ²
1994	6	21	153	180	0.056
1995	35	67	111	213	0.066

* Se excluyen dientes y epífisis sin fusionar

TABLA 7. Densidades de huesos de guanaco por metro cuadrado en el rango veraniego (muestras de 18.000 m²).

Transecta	Densidad huesos m ²
0°	0.001
45°	0.001
180°	0.002
225°	0.001
270°	0.003

TABLA 8. Densidades de huesos de guanaco por metro cuadrado en el rango invernal (muestras de c. 6.000 m²)

Transecta	Densidad huesos por m ²
Paso de la Muerte	0.01
Laguna Totorá	0.007

ACCIÓN CARROÑERA DE AVES

Se observaron casos de acción de aves sobre carcasas de guanacos. Por ejemplo en dos casos del sector norte de Las Mellizas, y uno en lago Sarmiento. En todos los casos se trata de huesos en los que se presenta el cuero dado vuelta, como si fuera una media. Este sería el resultado del tironeo por las aves, que incluyen cóndores, caranchos, águilas y chimangos. Pero también hemos registrado que los zorros producen el mismo efecto.

Se cuenta con comunicaciones sobre la abundancia de cóndores (*Vultur gryphus*) que pueden converger en una carcasa, y la acción de limpieza que pueden ejercer (F. Aro Gómez com. pers., A. Iriarte com. pers., J. Vargas, observaciones personales). De manera que se puede sostener la importancia de la acción de los cóndores.

En Tierra del Fuego ya fue registrada la acción de caranchos (*Polyborus plancus*) sobre carcasas de guanacos, incluyendo el transporte de una cabeza a lo largo de varios metros (Borrero 1990). Agreguemos las observaciones de abundantes mandíbulas de chulengo en un nido de águila mora (*Geranoetus melanoleucus*) registrado en el Parque (F.M. Martín, observaciones personales), que claramente indican transporte selectivo según la edad del animal carroñado. A esto se unen las referencias clásicas de la literatura, tales como las de Charles Darwin quien escribió que los cóndores: *viven de los guanacos que murieron naturalmente o que, como es más común, han sido muertos por pumas* (Darwin 1958: 157); *...limpiando el esqueleto antes de que la carne haya alcanzado a descomponerse* (p. 158).

Coinciden las detalladas observaciones de Hatcher en la Patagonia oriental (1985: 63-65). Distintas aves carroñeras pueden llegar al mismo tiempo, pero el cóndor es el que desplaza a las demás. Aún sabemos poco sobre este tema, el que debe ser estudiado en profundidad. Estas observaciones deberán sistematizarse antes de que puedan aplicarse para la determinación de casos arqueológicos.

INTENSIDAD DE CONSUMO: COMPARACIÓN DE GUANACOS Y OVEJAS COMO PRESAS

El porcentaje de huesos registrados que presentan marcas es muy alto, mayor que los conocidos para otras regiones donde la oveja es la presa (Borrero y Martín 1996). Estos datos parecen mostrar que muchos de los huesos marcados tienen vida corta, y que desaparecen más rápidamente en comparación con los no dañados. Sin duda que el procesamiento y eventual fractura de un hueso abre el camino para una serie de procesos destructivos.

Los huesos regularmente faltantes incluyen vértebras sacras, vértebras caudales, cabezas de fémur, -separadas a veces, e intensamente aprovechadas- y huesos de la pelvis de chulengos recién nacidos.

En cuanto a la intensidad de la mortandad de ovejas por pumas sabemos que:

- se reportaron muertes de hasta 100 ovejas por mes en las estancias linderas a Torres del Paine para el verano 1980-81 (Wilson 1984); como promedio el puma mató cuatro ovejas por redada llegando a matar en una oportunidad 15 animales (n=12 casos).
- estimaciones de hasta 1000 ovejas por año para la margen norte de lago Argentino, Santa Cruz (Manger, com. pers.).

Comparando los datos de daños sobre huesos de guanaco de Torres del Paine con los de oveja de río La Leona, Santa Cruz (Borrero y Martín 1996) o el cordón Baguales (observaciones inéditas), surge que los pumas parecen explotar a los guanacos mucho más intensa y eficientemente⁸ que a las ovejas. El daño sobre las ovejas es leve, mientras que sobre guanacos llega a moderado (*sensu* Haynes 1982). Raramente llega a una explotación plena, y no se registra explotación exhaustiva⁹. También en Última Esperanza, en una estancia vecina al Parque, las múltiples cacerías de ovejas culminan con una mínima ingestión (Iriarte *et al.* 1991). ¿Se relaciona esto con los mayores costos de obtención de los guanacos? Para otros carnívoros ha sido reconocido que *Cuando la caza es comparativamente fácil, las presas no son tan completamente utilizadas como cuando la caza es difícil* (Haynes 1982: 266).

Los costos menores de obtener ovejas se deben a:

- Ausencia de estrategias defensivas por parte de las ovejas (Haynes 1982: 271).
- Mayor densidad de ovejas, lo que implica una mayor tasa de encuentro.
- Mayor lentitud de las ovejas.
- Mayor inmovilidad en invierno (ver Osborn 1993).

Haynes (1980) ha defendido que la intensidad de consumo de una presa es una medida de la facilidad de caza. En otras palabras, cuando la caza es más fácil es menor el consumo.

Iriarte menciona que, entre pumas y carroñeros, el consumo es de aproximadamente el 50% del total consumible de un guanaco. El consumo promedio para 15 casos, es de alrededor del 30% (Iriarte 1988: 42). Estos valores aparecen corroborados por nuestras observaciones. En general los resultados parecen bajos al comparar con el consumo que hacen los lobos en Canadá (ca. 75% cuando la caza no es ni fácil ni difícil) (Haynes 1982) o los leones en África del Este (ca. 60-70%) (Schaller 1972, Domínguez-Rodrigo 1999). En este sentido

se puede inferir que existe cierta facilidad de caza para los pumas en el Parque y sus alrededores¹⁰. En términos estacionales es esperable que haya más carcasas muy consumidas en verano, debido a que en esa época las hembras cazan con las crías (Hansen 1992: 11). En el rango invernal los guanacos aparecen menos consumidos, lo que se debe relacionar con su mayor vulnerabilidad ante los pumas en esa estación (ver también el caso de la Reserva San Guillermo, San Juan, Argentina; Cajal y López 1987). Pero hay que destacar que al comparar con los casos de ovejas en Santa Cruz (consumo que raramente llega al 15-20%) el consumo de guanaco en Torres del Paine es intenso. Es claro que la facilidad de caza ofrecida por las ovejas es mucho mayor que la de los guanacos.

RELEVANCIA ARQUEOLÓGICA

En primer lugar, este estudio permitió mejorar los criterios de reconocimiento de marcas causadas por pumas, así como las causadas por zorros. La formación de colecciones controladas, hoy depositadas en el Instituto de la Patagonia, constituye una herramienta básica para la interpretación de casos arqueológicos. Más allá de la morfología de las marcas, los análisis de casos informan sobre cuáles son los huesos más marcados en relación con eventos de caza y consumo. Este conocimiento, que funciona en la escala del conjunto óseo, es de gran ayuda en la interpretación de casos fósiles. Estas y otras líneas de investigación, especialmente el análisis de registros fósiles, ayudan a discutir el grado de contaminación del registro arqueológico de una región. Para esto se analiza la forma en la distribución de sitios arqueológicos y de localidades generadas por pumas, como Cueva del Puma (Martín *et al.* 2005), Porfía (Martín y Borrero 1997), o Cueva de los Chingues (San Román *et al.* 2000, F. M. Martín, observaciones personales). Además se considera la presencia de restos de pumas -huesos (Silveira 1979), excrementos (Borrero 1981) o marcas (F.M. Martín, observaciones personales)-, en sitios arqueológicos. Esta combinación de análisis es adecuada para discutir la interacción entre poblaciones humanas, de carnívoros y las presas de ambos.

⁸ En favor de esto se anota que en el Parque se ha registrado que el puma retorna varias veces a una carcasa. Observaciones publicadas indican casos de hasta tres (Yáñez *et al.* 1986, J. Iriarte, com. pers.) o cinco retornos (Bank y Franklin 1998: 600).

⁹ El consumo parece mucho menos intensivo que el que realizan los cheetas sobre sus presas (Phillips 1993).

¹⁰ Existen algunas excepciones, en particular en el consumo más intenso de chulengos.

La otra línea importante de investigación derivada de este estudio se relaciona con la existencia de un nicho carroñero. Existen condiciones bajo las cuales los pumas abandonan carcasas parcialmente consumidas (ver más arriba), las que ofrecen un potencial para ser carroñeadas. Nuestros registros muestran sistemáticamente la presencia de carne en carcasas abandonadas por los pumas, aun después de transcurrido mucho tiempo (Martin y Borrero, en prep.). El carroñeo por parte de aves de presa puede ser inmediato y muy efectivo limpiando carcasas, como ocurre en los casos en que actúan cóndores, pero no ocurre siempre. El carroñeo por parte de zorros es más sostenido a través del tiempo, pero tarda mucho en agotar el recurso. Esta oferta alimenticia, que parece ser mayor en invierno, o en períodos climáticamente adversos, se presenta como una alternativa de explotación para poblaciones humanas. Es poco costosa, está asociada con pocos riesgos y puede estar presente en una variedad de localizaciones topográficas. Su potencial debe ser explorado en relación con el poblamiento del sur del continente. Es postulable que los primeros exploradores de un territorio utilizaran todas las alternativas alimenticias posibles, no descuidando aquéllas más económicas en relación con su demografía. Es probable que sólo bajo las condiciones de la exploración de un espacio se pueda postular el uso sistemático de una estrategia de carroñeo. Para períodos posteriores, con densidades humanas más altas, los requisitos de las poblaciones han de haber impedido la incorporación efectiva de esta estrategia. Para estos tiempos se puede pensar en un uso oportunista, muy difícil de discutir en el registro arqueológico.

Este trabajo se realizó en el Parque Torres del Paine, pero analógicamente sus resultados sirven para modelar situaciones de otros lugares de la Patagonia. Más aún, es posible considerar que lo que hoy, en nuestros trabajos actualísticos, es la interacción de guanacos y pumas, puede ser visto como la interacción de otros carnívoros con guanacos y otros herbívoros, no todos ellos aún existentes, pero sí presentes en Patagonia a fines del Pleistoceno. Un paso inicial en esta dirección fue dado por Earl C. Saxon, al reconocer ... *the pre-eminence once held by Felis onca* /cf. *Panthera onca mesembrina* /*Myiodon darwini* (Saxon 1979: 338). Nuestra discusión muestra los bajos costos del carroñeo en la Patagonia y su factibilidad para consumidores humanos, cuando el

depredador y la presa son de tamaño mediano. Si consideramos los felinos de gran tamaño como las panteras patagónicas (*Panthera onca mesembrina*) y los herbívoros extinguidos como los caballos fósiles americanos (*Hippidion saldiasi*) y los milodones, el cálculo de una estrategia de carroñeo es aún más positivo. Este tema, cuyo desarrollo recién comienza, se vuelve absolutamente obligatorio para la exploración sistemática de los conjuntos fósiles asociados a conjuntos líticos arqueológicos tempranos de la Patagonia. Actualmente no es posible saber qué componentes no antrópicos están registrados en muchos de los sitios clave, tales como Cueva Lago Sofía 1, Cueva Fell, Cueva de los Chingues o Las Buitreras, pues faltan análisis tafonómicos en casi todos los casos. La aplicación de datos y criterios derivados de la tafonomía de la interacción entre pumas y guanacos deberá permitir un análisis más discriminativo.

AGRADECIMIENTOS

A Guillermo Santana Macías, Juan Toro, Floridor Aro Gómez, Rolando Ulloa Domínguez de CONAF. A los miembros de la Iowa Research Station en Torres del Paine, especialmente a Ron Sarno y Mike Bank, por su generosidad al indicarnos localizaciones de carcasas. A Mateo Martinic, Alfredo Prieto y Pedro Cárdenas del Instituto de la Patagonia, Punta Arenas. A Mary y Daniel Vargas S., Alejandra Toro, Jaime Sapunar, Juan José Romero Morano, Agustín Iriarte, Donald McIver, Hugh Miles. Además agradecemos a Florencia Borella por su apoyo con el estudio de los líquenes. Hugo Mercado España, Carlos Barría, Morty Ortega (University of Connecticut), Pancho Prevosti, Simon Littlejohn, Manuel San Román, Flavia Morello, Alejandra Silva, Gonzalo Cisternas, familia Goic. Finalmente agradecemos a los evaluadores de *Magallania* y a L. L'Heureux y D. Hereñú por su ayuda en la elaboración de las figs. 1 y 2.

BIBLIOGRAFÍA

- BANK, M. S. y W. L. FRANKLIN. 1998. Puma (*Puma concolor patagonica*) feeding observations and attacks on guanacos (*Lama guanicoe*). *Mammalia* 62(4):599-605.
- BANK, M. S., R. J. SARNO, N. K. CAMPBELL y W. L. FRANKLIN. 2002. Predation of guanaco (*Lama guanicoe*) by southernmost mountain lions (*Puma concolor*) during a historically severe winter in Torres del Paine National Park, Chile. *Journal of Zoology* 258: 215-222.

- BANK, M. S., R. J. SARNO y W. L. FRANKLIN. 2003. Spatial Distribution of Guanaco Mating Sites in Southern Chile: Conservation Implications. *Biological Conservation* 112: 427-434.
- BATE, L. F. 1971. Primeras investigaciones sobre el arte rupestre de la Patagonia chilena (Segundo informe). *Anales del Instituto de la Patagonia* II (1-2):33-41.
- BEHRENSMEYER, A. 1978. Taphonomic and ecological information from bone weathering. *Paleobiology* 4: 150-162.
- BEHRENSMEYER, A. K. 1993. The Bones of Amboseli. The Taphonomic Record of Ecological Change in Amboseli Park, Kenya. *National Geographic Research and Exploration* 9: 402-421.
- BEHRENSMEYER, A. K., K. D. GORDON y G. T. YANAGI. 1986. Trampling as a Cause of Bone Surface Damage and Pseudo-Cutmarks. *Nature* 319 (27):768-771.
- BINFORD, L. R. 1981. *Bones. Ancient Men and Modern Myths*. Academic Press, New York.
- BINFORD, L. R. 1983. *In Pursuit of the Past*. Thames and Hudson, London.
- BLUMENSCHINE, R. 1986. *Early Hominid Scavenging Opportunities. Implications of Carcass Availability in the Serengeti and Ngorongoro Ecosystems*. British Archaeological Reports International Series 283, Oxford.
- BLUMENSCHINE, R. 1989. A Landscape Taphonomic Model of the Scale of Prehistoric Scavenging Opportunities. *Journal of Human Evolution* 18: 345-371.
- BLUMENSCHINE, R. y C. MAREAN. 1993. A Carnivore's View of Archaeological Bone Assemblages. *From Bones to Behavior* (Ed. J. Hudson), pp. 273-300, Southern Illinois University at Carbondale.
- BORELLA, F. 1994. Tafonomía. Liqueños y musgos en el Norte de Tierra del Fuego. Notas preliminares. *Actas y Memorias* (Primera parte), XI Congreso Nacional de Arqueología Argentina, San Rafael.
- BORELLA, F. 2004. *Tafonomía Regional y Estudios Arqueofaunísticos de Cetáceos en Tierra del Fuego y Patagonia Meridional*. British Archaeological Report (BAR 1257), Archaeopress, Oxford.
- BORELLA, F. y A. S. MUÑOZ. 2001. Tafonomía de pinnípedos en Tierra del Fuego. Trabajo presentado al X Congreso Nacional de Arqueología Argentina, Rosario.
- BORRERO, L. A. 1981. La economía prehistórica de los habitantes del Alero de los Sauces. *Trabajos de Prehistoria* 1: 111-124.
- BORRERO, L. A. 1990. Taphonomy of Guanaco Bones in Tierra del Fuego. *Quaternary Research* 34: 361-371.
- BORRERO, L. A. 2001. Regional Taphonomy. Background Noise and the Integrity of the Archaeological Record. *Ethnoarchaeology of Andean South America. Contributions to Archaeological Method and Theory* (Ed. L. Kuznar), pp. 243-254, International Monographs in Prehistory, Ann Arbor.
- BORRERO, L. A. 2004. Tafonomía regional: el caso de los pinnípedos. *Contra Viento y Marea* (Eds. A.M. Civalero, P. Fernández y G. Guráieb), pp. 445-454, INAPL-Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires.
- BORRERO, L. A. y F. M. MARTIN. 1996. Tafonomía de carnívoros. Un enfoque regional. *Arqueología. Sólo Patagonia* (Ed. J. Gómez Otero), pp. 189-198, CENPAT-CONICET, Puerto Madryn.
- BORRERO, L. A. y F. M. MARTIN. 2003. Taphonomic Models of the Puma-Guanaco Interaction and its Archaeological Relevance. Trabajo presentado al 68th Annual Meeting of the Society for American Archaeology, Milwaukee.
- BRAIN, R. 1981. *The Hunters or the Hunted?* The University of Chicago Press, Chicago.
- CAJAL, J. L. y N. E. LÓPEZ. 1987. El puma como depredador de camélidos silvestres en la Reserva San Guillermo, San Juan, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 87-91.
- CAVIGLIA, S. E. 1976-1980. La presencia de *Dusicyon avus* (Burmeister), 1864 en la Capa VIII de la Cueva Las Buitreras (Patagonia, Argentina): su relación con otros hallazgos en la Patagonia meridional. *Runa* 13: 31-33.
- CLUTTON-BROCK, J. 1988. The carnivore remains excavated at Fell's Cave in 1970. *Travels and Archaeology in South Chile* (Ed. J. Hyslop), pp. 188-195, University of Iowa Press, Iowa City.
- CRUZ, I. 2003. Paisajes tafonómicos de restos de aves en el sur de Patagonia continental. Aportes para la interpretación de conjuntos avifaunísticos en registros arqueológicos del Holoceno. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires.
- DARWIN, C. 1958. *The Voyage of the Beagle*. Bantam Books, New York.
- DIXIE, F. 1996. *A través de la Patagonia*. Universidad de Magallanes, Punta Arenas.
- DOMÍNGUEZ-RODRIGO, M. 1999. Flesh Availability and Bone Modifications in Carcasses Consumed by Lions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 149: 373-388.
- ENDLICHER, W. y A. SANTANA. 1997. El invierno de 1995: un fenómeno climático muy severo en la Patagonia austral. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Naturales*, 25: 77-88.
- FIORILLO, A. R. 1984. An Introduction to the identification of trample marks. *Current Research* 1: 47-48.
- FRANKLIN, W. L. 1982. Biology, ecology, and relationships to man of the South American camelids. *Mammalian Biology in South America* (Ed. M.A. Mares y H.H. Genoways), pp. 457-489, University of Pittsburgh.
- FRANKLIN, W. L. y M. A. FRITZ. 1991. Sustained Harvesting of the Patagonian Guanaco: Is It Possible or Too late?. *Neotropical Wildlife Use and Conservation* (Ed. J.G. Robinson y K.H. Redford), pp. 317-336, The University of Chicago Press, Chicago.
- FRANKLIN, W. L., W. E. JOHNSON, J. A. IRIARTE y R. J. SARNO. 1999. Ecology of the Patagonia Puma in Southern Chile. *Biological Conservation* 90: 33-40.
- GARAY, G. y O. GUINEO G. 1991. *Conociendo Torres del Paine*, Punta Arenas.
- GARAY, G., W. L. FRANKLIN, R.J. SARNO y W.E. JOHNSON. 1995. Development of Juvenile Guanaco Social Behavior: First Study from a Wild Population from the Chilean Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 429-438.
- HANSEN, K. 1992. *Cougar. The American Lion*. Northland Publishing.

- HATCHER, J. B. 1985. *Bone Hunters in Patagonia. Narrative of the Expedition*. OxBow Press, Woodbridge.
- HAYNES, G. 1980. Prey bones and Predators: Potential Ecological Information from Analysis of Bone Sites. *Ossa* 7: 75-97.
- HAYNES, G. 1982. Utilization and Skeletal Disturbances of North American Prey Carcasses. *Arctic* 35: 266-281.
- HAYNES, G. 1983. A Guide for Differentiating Mammalian Carnivore Taxa Responsible for Gnaw Damage to Herbivore Limb Bones. *Paleobiology* 9: 164-172.
- HAYNES, G. 1985. On Watering Holes, Mineral Licks, Death and Predation. *Environment and Extinction: Man in Late Glacial North America* (Eds. J. Mead and D. Meltzer), pp. 53-71, Center for the Study of Early Man, Orono.
- HAYNES, G. 1988. Longitudinal Studies of African Elephant Death and Bone Deposits. *Journal of Archaeological Science* 15: 131-157.
- HILL, A. y A. K. BEHRENSMEYER. 1984. Disarticulation patterns of some modern East African Mammals. *Paleobiology* 10: 366-376.
- IRIARTE, J. A. 1988. Feeding Ecology of the Patagonia puma (*Felis concolor patagonica*) in Torres del Paine National Park, Chile. M.A. Thesis, University of Florida, Gainesville.
- IRIARTE, J. A., W. L. FRANKLIN y W. E. JOHNSON. 1990. Diets of Sympatric Raptors in Southern Chile. *Journal of Raptor Research* 24(3):41-46.
- IRIARTE, J. A., W. E. JOHNSON y W. L. FRANKLIN. 1991. Feeding Ecology of the Patagonia Puma in Southernmost Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 145-156.
- JACKSON, D. y D. JACKSON. 1999. Tafonomía de zorros: preservación diferencial e implicancias para el registro arqueológico de la provincia de Choapa. *Conserva* 3: 99-113.
- JOHNSON, W. E. 1992. Patagonia's Little Foxes. *Natural History* 4/92: 26-31.
- JOHNSON, W. E. y W. L. FRANKLIN. 1994a. Spatial Resource Partitioning by Sympatric Grey Fox (*Dusicyon griseus*) and culpeo fox (*Dusicyon culpaeus*) in Southern Chile. *Canadian Journal of Zoology* 72: 1788-1793.
- JOHNSON, W. E. y W. L. FRANKLIN. 1994b. Role of Body Size in the Diets of Sympatric Grey and Culpeo Foxes. *Journal of Mammalogy* 75: 163-174.
- LOGAN, K. A. y L. L. SWEANOR. 2001. *Desert Puma. Evolutionary Ecology and Conservation of an Enduring Carnivore*. Hornocker Wildlife Institute, Island Press, Washington.
- LYMAN, R. L. 1994. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MAREAN, C. 1995. Of Taphonomy and Zooarchaeology. *Evolutionary Anthropology* 4: 64-72.
- MAREAN, C., y L.M. SPENCER. 1991. Impact of Carnivore Ravaging of Zooarchaeological Measures of Element Abundance. *American Antiquity* 56: 645-658.
- MARTIN, F.M. 1998. Madrigueras, dormideros y letrinas: Aproximación a la tafonomía de zorros. *Arqueología de la Patagonia Meridional (Proyecto Magallania)* (Comp. L.A. Borrero), pp. 73-96, Ediciones Búsqueda de Ayllu, Concepción del Uruguay.
- MARTIN, F. M. 2002. La marca del zorro. Cerro Johnny: un caso arqueológico de carroñeo sobre un esqueleto humano. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas*, 30: 133-146.
- MARTIN, F. M. 2005a. Frozen Storage. *Journal of Taphonomy* 2(1):55-56.
- MARTIN, F. M. 2005b. Matanza y consumo de crías de puma por pumas. MS.
- MARTIN, F. M. y L. A. BORRERO. 1997. A Puma Lair in Southern Patagonia: Implications for the Archaeological Record. *Current Anthropology* 38: 453-461.
- MARTIN, F. M., A. PRIETO, M. SAN ROMÁN, F. MORELLO, F. PREVOSTI, P. CÁRDENAS y L.A. BORRERO. 2005. Late-Pleistocene Megafauna at Cueva del Puma, Pali-Aike Lava Field, Chile. *Current Research in the Pleistocene* 21: 101-103.
- MARTIN, F. M. y L. A. BORRERO, en preparación. Elementos para la definición de un nicho carroñero en Patagonia. MS.
- MARTINIC, M. 2002. *Marinos de a caballo*. Universidad de Playa Ancha - Universidad de Magallanes. Valparaíso.
- MONDINI, M. 1995. Artiodactyle Prey Transport by Foxes in Puna Rockshelters. *Current Anthropology* 36: 520-525.
- MONDINI, M. 2002. Carnivore Taphonomy and the Early Human Occupations in the Andes. *Journal of Archaeological Science* 29: 791-801.
- NASTI, A. 1996. Predadores, carroñeros y huesos: la acción del puma y el zorro como agentes modificadores de esqueletos de ungulados en la Puna meridional, Argentina. *II Reunión de Tafonomía y Fossilización* (Eds. G. Meléndez Hevia, M.F. Blasco Sancho y I. Pérez Urresti), pp. 265-269, Zaragoza.
- ORTEGA, I. M. 1985. *Social organization and ecology of a migratory guanaco population in Southern Patagonia*. A Thesis submitted in partial fulfillment of the Requirements for the Degree of Master of Science, Iowa State University, Ames, Iowa.
- ORTEGA, I. M. y W. L. FRANKLIN. 1995. Social Organization, Distribution and Movements of a Migratory Guanaco Population in the Chilean Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 489-500.
- ORTIZ TRONCOSO, O., 1972. Material lítico de Patagonia austral. Seis yacimientos de superficie. *Anales del Instituto de la Patagonia* 3: 49-82.
- OSBORN, A. J. 1993. Snowblind in the Desert Southwest: Moisture Islands, Ungulate Ecology, and Alternative Prehistoric Overwintering Strategies. *Journal of Anthropological Research* 49: 135-164.
- PHILLIPS, J. A. 1993. Bone consumption by cheetahs at undisturbed kills: evidence for a lack of focal-palatine erosion. *Journal of Mammalogy* 74(2): 487-492.
- PICKERING, T. R. 2002. Reconsideration of Criteria for Differentiating Faunal Assemblages Accumulated by Hyenas and Hominids. *International Journal of Osteoarchaeology* 12: 127-141.
- PICKERING, T. R., M. DOMÍNGUEZ-RODRIGO, C. P. EGE-LAND y C. K. BRAIN. 2004. Beyond Leopards: Tooth Marks and the Contribution of Multiple Carnivore Taxa to the Accumulation of the Swartkrans Member 3 Fossil Assemblage. *Journal of Human Evolution* 46(5):595-604.

- PIERCE, B. M., V. C. BLEICH, C-L. B. CHETKIEWICZ y J. D. WEHAUSEN. 1998. Timing of Feeding Bouts of Mountain Lions. *Journal of Mammalogy* 79(1):222-226.
- PISANO, E. 1974. Estudio ecológico de la región continental sur del área andino patagónica. II. Contribución a la fitogeografía de la zona del Parque Nacional Torres del Paine. *Anales del Instituto de la Patagonia* 5: 59-104.
- RAEDEKE, K. L. 1976. *El guanaco de Magallanes, Chile. Distribución y geografía*. CONAF, Punta Arenas.
- RICHARDSON, P. R. K. 1980. Carnivore damage to antelope bones and its archaeological implications. *Paleontologica Africana* 23: 109-125.
- SAN ROMÁN, M., F. MORELLO y A. PRIETO. 2000. Cueva de los Chingues (Parque Nacional Pali Aike), Magallanes, Chile. Historia natural y cultural. I. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas*, 28: 125-143.
- SARNO, R. J., W. R. CLARK, M. S. BANK, W. S. PREXL, M. J. BEL, W. E. JHONSON y W. L. FRANKLIN. 1999. Juvenile guanaco survival: management and conservation implications. *Journal of Applied Ecology* 36: 937-945.
- SARNO, R. J., M. S. BANK, H. S. STERN y W. L. FRANKLIN. 2003. Forced Dispersal of Juvenile Guanacos (*Lama guanicoe*): Causes, Variation, and Fates of Individuals Dispersing at Different Times. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54(1):22-29.
- SAXON, E. C. 1979. Natural Prehistory. The Archaeology of Fuego-Patagonian Ecology. *Quaternaria* 21: 329-356.
- SCHALLER, G. B. 1972. *The Serengeti Lion: A Study in Predator-Prey Relations*. The University of Chicago Press, Chicago.
- SILVEIRA, M. 1979. Análisis e interpretación de los restos faunísticos de la Cueva Grande del Arroyo Feo. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* XIII: 229-253.
- TOOTS, H. 1965. Sequence of disarticulation in mammalian skeletons. *Contributions to Geology* 4(1):37-39.
- TREJO, V. y D. JACKSON. 1998. Cánidos patagónicos: identificación taxonómica de mandíbulas y molares del sitio arqueológico Cueva Baño Nuevo-1 (Alto Nirehuao, XI Región). *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas*, 26: 181-194.
- WILSON, P. 1984. Puma Predation on Guanacos in Torres del Paine National Park, Chile. *Mammalia* 48: 515-522.
- YÁÑEZ, J., J. C. CÁRDENAS, P. GAZELLE y F. D. M. JAKSIC. 1986. Food habits of the Southernmost Mountain Lions (*Felis concolor*) in South America: Natural versus Livestocked Range. *Journal of Mammalogy* 67: 604-606.