

CARACTERÍSTICAS ECOLÓGICAS DE LA PUNA AUSTRAL Y SU RELACIÓN CON EL ANÁLISIS TAFONÓMICO DE UNGULADOS MODERNOS

Atilio NASTI

División Arqueología Museo de La Plata, Venezuela 306, 1704.
Ramos Mejía, Buenos Aires, Argentina. atilionasti@infovia.com.ar

Nasti, A. 2001. Características ecológicas de la Puna Austral y su relación con el análisis tafonómico de ungulados modernos. [Ecological characteristics of the Puna Austral and their relation with modern ungulate taphonomy.] *Revista Española de Paleontología*, 16(2), 169-176. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

Present day environments are often used as a model to reconstructing ancient paleoenvironments. During upper Holocene, environmental characteristics of the Puna, offered slightly different possibilities from the present. An extra amount of humidity has been the principal characteristic of these changes, affecting the regional biomass. The comparison between present and past environments may be very productive to understand and re-build the fossil formation process. A general approach is made to show the interaction between ecology and vertebrate taphonomy in an extreme environment. The taphonomic research on different habitats in Antofagasta de la Sierra, provides relevant information in relation to the spatial distribution of modern ungulate bones. It also helps understand the effects of some ecological variables, such as the proximity to humid areas, the sedimentary context and vegetation density on the formation of bone deposits. This information is meaningful to the taphonomic interpretation of fossil distribution in the Puna paleoenvironments.

Results show that in high dryland areas bone deposits on land surface are apparently more important in desert areas than in vegetation zones (vegas, and lagoon coast). It is just in these last habitats where we should expect a higher concentration of animal biomass. However, these differences are not present when compared to the MNI (minimal number of individuals) on the basis of buried bones. In this context the densities of recent ungulates are very much closer to the frequencies inferred for buried bones. This would mean that the overrepresentation of some taxa such as *Equus*, may be due to the higher bone density of these taxa.

Keywords: High desert, paleoecology, Holocene, vertebrate taphonomy.

RESUMEN

Muchos ambientes modernos se utilizan con frecuencia para construir modelos paleoambientales. Durante fines del Holoceno, las características ambientales de la Puna ofrecían posibilidades un poco diferentes a las actuales. Una cantidad extra de humedad parece haber sido la característica principal de estos cambios, afectando no sólo al paisaje sino también a la biomasa regional. Por lo tanto, un acercamiento a esa realidad podría ser muy productivo para comprender y reconstruir algunos aspectos sobre los procesos de formación de fósiles. Este trabajo intenta una aproximación a la interacción entre ecología y tafonomía de vertebrados en ambientes extremos de la Puna Austral. El análisis tafonómico de los diferentes hábitats que forman la cuenca de Antofagasta de la Sierra brinda información acerca de la distribución espacial de los huesos de ciertos ungulados modernos y los efectos de ciertas variables ecológicas en la formación de los depósitos de huesos, como la proximidad a las zonas de humedad, contexto sedimentario y densidad de vegetación. Esta información es significativa para la interpretación tafonómica de la distribución de fósiles en los paleoambientes de la Puna Austral.

Los resultados muestran que en estos sectores de desierto de altura, los depósitos de huesos que se encuentran en superficie son aparentemente mayores en los espacios desérticos que en las zonas de vegetación, que es donde esperaríamos la principal concentración de biomasa animal. Sin embargo, cuando se compara el número mínimo de individuos reconstruido sobre la base de los huesos sedimentados en ambos hábitats, la frecuencia inferida se acerca a la densidad de biomasa de herbívoros actuales, explicándose la sobrerrepresentación de taxones de mayor talla, como *Equus* sp., por su mayor densidad ósea.

Palabras clave: Desierto de altura, paleoecología, Holoceno, tafonomía de vertebrados.

INTRODUCCIÓN

Durante los últimos años, muchos ecosistemas modernos han sido utilizados como analogía del pasado. La sabana africana es un ejemplo de esta utilización para construir modelos sobre la adaptación de los homínidos al medio ambiente (Behrensmeyer y Dechant Boaz, 1980; Vrba, 1980; Brain, 1981; Behrensmeyer, 1983; Binford, 1984; Blumenschine, 1986, 1987, 1989; Blumenschine y Marean, 1993; Blumenschine *et al.*, 1994).

La reconstrucción de algunos aspectos paleoambientales para la Puna Austral ha utilizado la dinámica de las comunidades vegetales en relación con los ambientes geomorfológicos para construir modelos de dispersión polínica. Estos modelos constituyen la base para interpretar la dinámica de la vegetación con relación al clima y los ambientes geomorfológicos durante parte del Holoceno (Pastorino *et al.*, 1993; Prieto *et al.*, 1993; Fernández, 1994; Nasti, 1996, 1998, 2000; Olivera y Barandica, 1996).

A diferencia de los estudios a partir de las comunidades vegetales, la construcción de modelos paleoambientales basada en el análisis de restos de vertebrados modernos requiere un conocimiento básico de la relación entre los ecosistemas, la mortalidad de los individuos en ese ecosistema, las localidades en donde los esqueletos se depositan y las condiciones iniciales de los huesos antes de ser enterrados, como por ejemplo los grados de meteorización (Behrensmeyer, 1978; Nasti, 1998).

Durante los últimos años, los investigadores han tratado de integrar la información sobre los fenómenos medioambientales y la distribución espacial de los restos óseos para desarrollar correlaciones entre la formación de depósitos de huesos y la ecología (Western, 1980). La tafonomía ha aportado muchos modelos explicativos sobre las modificaciones óseas y los procesos de formación del registro zooarqueológico. Las modificaciones óseas debidas a la acción de carnívoros, de carroñeros, a la alteración mecánica y a diversos fenómenos post-deposicionales son algunos ejemplos de los temas estudiados en las últimas décadas (Hill, 1980; Binford, 1981; Bonnicksen y Sorg, 1989; Cavallo y Blumenschine, 1989; Blumenschine, 1991; Domínguez – Rodrigo, 1994 a y b, 1998; Lyman, 1994; Fisher, 1995; Palmqvist *et al.*, 1996). La base del argumento que presentamos en este trabajo fue construida a partir de una muestra de huesos de vertebrados modernos (*Lama* sp., *Equus* sp. y *Ovis* sp.) en un sector del ambiente puneño austral: la Cuenca de Antofagasta de la Sierra, (Fig.1).

El objetivo de este trabajo es intentar una aproximación a la tafonomía de vertebrados en ambientes extremos de la Puna Austral. La evaluación sobre la representatividad que tiene la muestra de huesos modernos con relación a la existencia de ungulados modernos, y el análisis de los diferentes hábitats que forman la cuenca de Antofagasta de la Sierra aportan información acerca de la distribución espacial de los huesos de ciertos ungulados modernos y los efectos de algunas variables ecológicas en la formación de los



Figura 1. Antofagasta de la Sierra. Área general de estudio.
The Antofagasta de la Sierra studied area.

depósitos de huesos. Esta información puede ser muy útil para la interpretación tafonómica de la distribución de fósiles en los paleoambientes de la Puna Austral.

ÁREA DE ESTUDIO

El sector de estudio, donde se ubica la cuenca de Antofagasta de la Sierra, forma parte del Departamento de Antofagasta de la Sierra y constituye una unidad de división política de la Provincia de Catamarca (República Argentina). La Puna de Atacama es continuación del Altiplano Peruano-Boliviano y se la define como un desierto de altura. La porción correspondiente a Argentina se ubica entre los 65° 10' y los 65° 50' de longitud oeste y los 24 a 27 de latitud sur.

El área no es una planicie nivelada ya que es recorrida por cordones montañosos con una altitud media de 3.700 metros. La red hidrográfica está pobremente desarrollada, siendo de características endorreicas debido a la escasez de precipitaciones, esto es, menos de 100 milímetros anuales (Bianchi y Yañez, 1992). Los caudales de agua (permanentes o semi permanentes) son bajos, dependiendo del régimen de deshielo y de aguas subterráneas. Al final del verano el caudal de agua puede promediar los 2 metros cúbicos por segundo (García Salemi, 1988). La temperatura media anual es de 9 grados centígrados, con gran amplitud térmica, mientras

que la presión atmosférica es baja (500 milibares), debido a la altitud.

El territorio está surcado por valles y quebradas a diversa altitud que nacen en las laderas de las montañas y descienden a los valles. En el fondo de la cuenca, la altitud varía entre 3.400 y 3.500 metros sobre el nivel del mar, siendo el valor medio 3.450 metros sobre el nivel del mar.

Dentro de este sector, las características topográficas y bióticas no son uniformes, sino que poseen propiedades ambientales diferenciadas, siendo la presencia de agua, luz y velocidad del viento, entre otras de menor importancia, las variables críticas que se manifiestan de diferentes maneras en el ámbito local. Este fenómeno ha dado como resultado la existencia de los llamados microclimas. Existirían tres unidades principales que son definidas en función de su comunidad vegetal y que tendrían importancia crucial para la formación del registro fósil: vega, tolar y borde de laguna (Fig. 2).

La zona de vega está compuesta por un manto de gramíneas dominando el *Juncus* sp. La cobertura vegetal es de un 68 por ciento. Los suelos son orgánicos y muy húmedos de reacción neutra con un valor de pH de 6,5 a 7 (Haber, 1988). Hacia los bordes de vega, la presencia de agua proviene del riego artificial y la pendiente natural. La cobertura vegetal ocupa un 67 por ciento, con presencia de gramíneas, como *Distichlis* sp. y juncáceas como *Juncus balticus* (Griseb). Los suelos son orgánicos, algo arenosos, con reacción levemente ácida a neutra ligeramente alcalina (pH 5,5 a 8,5).

El hábitat de tolar se caracteriza por ser una estepa de arbustos bajos (40 a 20 centímetros). La cobertura vegetal no llega al 4 por ciento. El suelo es arenoso, muy seco y de reacción neutra (pH 7). La vegetación dominante la forman pequeños arbustos como *Acantholipia salsoloides* (Remy) y el tolar de *Atriplex* sp. En las hondonadas suaves aparecen gramíneas y vegetación de tipo herbáceo como *Xanthim* sp., que suelen estar asociadas a la presencia de focos húmedos originados por mantos acuíferos subterráneos.

Por último, el borde de la laguna constituye un terreno con forma de playa ubicada en el cuadrante sur. Predomina la vegetación de juncos [*Scirpus californicus* (Remy)] y pastos altos formando parte de una cobertura vegetal del 7 por ciento. En una región de desierto de altura, la disponibilidad de agua constituye una variable crítica para el ecosistema. Los niveles de radiación y la cantidad de agua son dos de los factores limitantes de los ecosistemas que estarían correlacionados con las variaciones de las comunidades vegetales y con la estructura total de la biodiversidad del ambiente (Pianka, 1982).

Las observaciones y registros de otros sectores áridos semejantes al de la Cuenca de Antofagasta (Muscio, 1996), han argumentado que la baja productividad primaria, esto es, la tasa de energía vegetal por fotosíntesis dentro de un ciclo anual, por el valor promediado de 53,33 gramos por metro cuadrado por año, conllevaría una baja biomasa teórica esperada de herbívoros. En la Cuenca de Antofagasta de la Sierra,

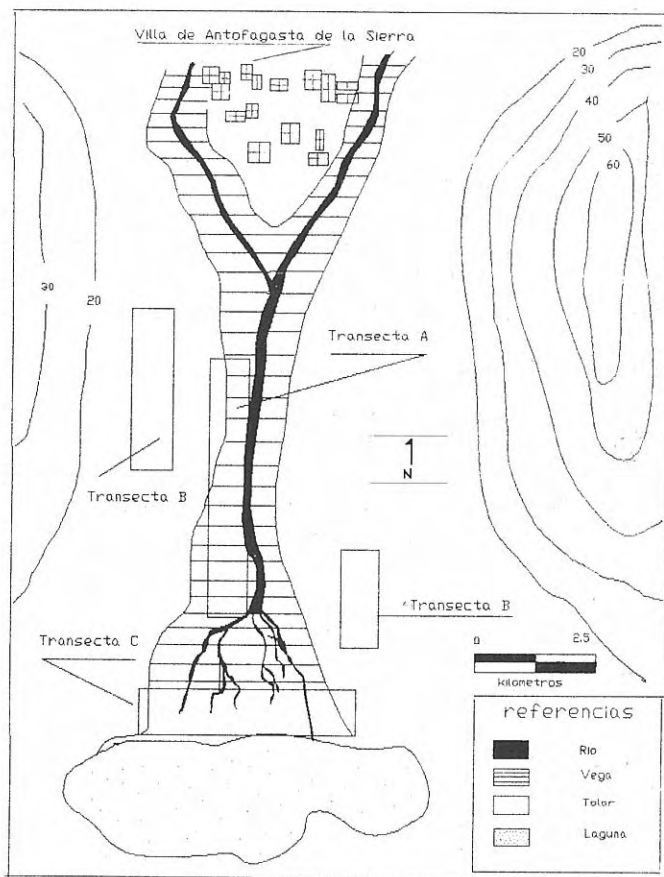


Figura 2. Detalle del área estudiada.

Sketch map showing the location of survey on different habitats in the central part of the Antofagasta de la Sierra basin.

pese a esta baja densidad teórica de herbívoros la zona de vega y el borde de la laguna actúan como el principal sustrato de soporte de los herbívoros desempeñando una función de atracción de biomasa. Es por esta razón por lo que, dentro de la cuenca, existirían algunas áreas donde habría una mayor expectativa de encontrar una mayor cantidad de registro óseo.

METODOLOGÍA

Para poner a prueba esta hipótesis, se realizó un muestreo de la Cuenca de Antofagasta de la Sierra, sobre la base de tres hábitats diferentes: vega, tolar y el borde de la laguna. El área estudiada comprende aproximadamente 14 kilómetros cuadrados que fueron recorridos por medio de corredores de 5 x 0,2 kilómetros para cada uno de los hábitats, cubriendo aproximadamente en total unos 3 kilómetros cuadrados:

a- Los diferentes hábitats fueron recorridos a pie por medio de corredores lineales (transectas A, B y C), cuya longitud y dirección fueron establecidas a partir de fotografías aéreas (Fig. 2).

b- Por su buena conservación, todos los elementos constituyeron piezas anatómicas enteras o fragmentos identificables.

Elemento anatómico	Vega			Tolar			Laguna		
	Lama	Ovis	Equus	Lama	Ovis	Equus	Lama	Ovis	Equus
	Cráneo	0	2	1	2	3	5	0	2
Mandíbula	0	3	0	0	5	5	0	0	1
Vértebra	1	0	0	0	5	70	1	1	4
Pelvis	1	1	1	0	0	6	2	0	3
Costilla	0	2	0	0	0	15	0	0	0
Escápula	0	0	0	0	1	11	0	0	1
Húmero	1	2	0	0	2	7	3	0	3
Radiocúbito	0	1	0	0	0	3	1	0	2
Carpo	0	0	0	0	0	5	1	2	1
Metacarpo	0	1	0	0	0	5	2	0	0
Fémur	2	1	0	1	0	10	0	1	7
Tibia	1	0	1	0	0	8	0	0	7
Tarso	0	0	1	1	0	4	0	0	1
Metatarso	0	2	1	0	0	6	0	0	1
Falange	0	1	1	0	0	17	1	0	3
Subtotal	6	16	6	4	16	177	11	6	35
TOTAL	28			197			53		

Tabla 1. Número de elementos recuperados por hábitat. *Number of bone elements recovered by habitat.*

c- Los grupos de edad se clasificaron en neonatos (epífisis sin fusionar), juveniles (epífisis con huellas de fusión) y adultos (totalmente fusionados).

d- El grado de meteorización (Behrensmeyer, 1978) asignado fue establecido a partir del grado más avanzado, independientemente de la cantidad de superficie que cubra.

e- Los elementos que tuvieran más del 50 por ciento de su superficie enterrada serían considerados elementos sedimentados (Behrensmeyer y Dechant Boaz, 1980).

Cierto es que, en la Cuenca de Antofagasta, la variedad de hábitats es más compleja y diversificada que lo que aquí se presenta, pero no es menos cierto que vega, tolar y el borde de la laguna representan los tres sectores con el mayor contraste medioambiental de la región.

RESULTADOS Y ANÁLISIS

DISTRIBUCIÓN DE ESQUELETOS POR HÁBITAT

La cantidad de huesos distribuidos en cada uno de los hábitats debería reflejar, al menos de forma aproximada, la localización de la biomasa y su distribución actual dentro de esos ambientes. Sin embargo, es interesante notar que la relación entre el tipo de hábitat y la densidad de huesos depositados no siempre resulta tan obvia. Pese a los argumentos que apoyan a la vega como el hábitat más importante para sustentar la biomasa, no parece existir una correlación positiva entre la preferencia de este hábitat por los herbívoros actuales y el número de huesos recuperados. Como puede verse en la Tabla 1, los ambientes óptimos para soportar la biomasa animal, como vega y el borde de la laguna, obtienen cantidades de registro óseo significativamente inferiores al tolar.

La diferencia observada entre el número de elementos recolectados en los tres ambientes podría estar relacionada con el índice de sedimentación (número de huesos enterrados respecto al número de elementos recolectados) obtenido para cada uno de esos hábitats. En la Tabla 2, podemos diferenciar la zona del tolar de los

Hábitat	NER	NMI	ZCN	I/S	Chi ²	P
Vega	28	5	Alta	32,14	3,694	<0,05
B. De Laguna	53	5	Alta	52,17	7,559	<0,05
Tolar	197	10	Baja	0	16,72	>0,05

Tabla 2. Densidad de elementos recolectados y número mínimo de individuos por hábitat con relación al índice de sedimentación. NER, número de elementos recuperados. NMI, Número Mínimo de Individuos. ZCN, zona de concentración de nutrientes (Yacobaccio, 1994). I/S, índice de sedimentación (número total de huessos enterrados/ número total de huesos x 100). Chi², diferencia entre huesos recuperados y esperados. *Relationship between bones recovered and minimum number of individual by habitat versus the sedimentation index. NER, Number of recovered bone elements. NMI, Minimum Number of Individual. ZCN, Nutrient concentration zone (Yacobaccio, 1994). I/S, sedimentation index (Total number of buried bones/ total number of bones x 100). Chi², relationship between recovered and expected bones.*

otros dos hábitats (vega y el borde de la laguna). Los resultados del índice de sedimentación son: 32,14 para vega; 52,7 para el borde de la laguna y 0,00 para tolar. De esta manera, al no haber sedimentación en la zona de tolar, resulta lógico que allí se registren más huesos.

Un análisis más profundo de la muestra ósea de este último hábitat indicó que la diferencia entre los huesos recuperados en comparación con los esperados es menor. Para probar estadísticamente que las diferencias no se deben al azar, utilizamos la prueba del Chi²: 16,720; p > 0,05. Este resultado muestra que, estadísticamente, no parece haber diferencias significativas entre ambas frecuencias.

A diferencia de este último sector, en aquellos hábitats en donde el índice de sedimentación es más alto (vega y el borde de la laguna), el análisis de la muestra ósea indica que existen diferencias significativas entre la frecuencia de huesos recuperados y los esperados (Chi²: 3,694 y 7,559; p < 0,05). De acuerdo con estos resultados, parece existir una correlación positiva entre la diferencia de frecuencias que hay entre los huesos recuperados y los esperados, y el índice de sedimentación. Este argumento podría explicar por qué en vega y el borde de la laguna, donde existe atracción de biomasa y donde hay una alta expectativa de encontrar huesos, se desarrolla una alta tasa de sedimentación dando como resultado el registro de pocos huesos en superficie.

Existen también importantes variaciones en relación con la cantidad de individuos inferidos a partir de la muestra de huesos. En la Tabla 3, podemos ver el NMI (número mínimo de individuos) de las tres especies por hábitat. El hábitat de vega y el borde de la laguna presentan valores mucho menores que el área del tolar. Por su parte, la Tabla 4 muestra la densidad de individuos (NMI/km² en cada hábitat). Vemos nuevamente que la zona de vega posee los valores más bajos, pese a ser el

	Vega	Tolar	B. De Laguna	NMI
<i>Lama</i>	3	2	1	6
<i>Equus</i>	1	5	3	9
<i>Ovis</i>	1	3	1	5
NMI por hábitat	5	10	5	20

Tabla 3. Número Mínimo de Individuos (NMI) por taxón y por hábitat en la cuenca de Antofagasta de la Sierra.

Antofagasta de la Sierra basin: Overall analysis, taxa represented and minimum number of individual involved.

sector ambiental en donde se espera una mayor densidad de herbívoros.

REPRESENTACIÓN DE SECCIONES ANATÓMICAS

La frecuencia de partes anatómicas en la muestra de huesos nos aporta información sobre los procesos post-depositacionales. Si bien sólo un 5 por ciento de los huesos muestreados en la cuenca se encontraban sedimentados, la mayoría de las secciones anatómicas están representadas en forma más equitativa en aquel hábitat donde hay un índice de sedimentación menor, como en tolar. La razón es que, en el hábitat del tolar, muchos huesos están sobrerrepresentados debido a la momificación de los esqueletos, incluso aquéllos de baja densidad ósea, como las vértebras (Elkin, 1995; Nasti, 1998). La presencia del cuero en los restos esqueléticos hace que las vértebras queden más protegidas de la meteorización y otros agentes destructivos. En vega y el borde de la laguna, donde existe una tasa de sedimentación más alta, están representadas ciertas partes anatómicas con una proporción mayor que en tolar. Es notable la presencia de extremidades que, por otra parte, son los elementos que más se sedimentan (Nasti, 1991).

Para los tres taxones, las causas principales de la sedimentación son factores evolutivos propios de los sectores de vega y el borde de la laguna (formación de suelos o pedogénesis). En el borde de la laguna, la saturación de los sedimentos (limos) en agua permite una mayor tasa de sedimentación debido a procesos físicos de gravedad y pisoteo animal (Nasti, 1991).

INTERPRETACIÓN

ESTRUCTURA DE LA POBLACIÓN DE UNGULADOS

Como en otros contextos medioambientales áridos del mundo, la aplicación de la ecuación "biomasa primaria + biomasa de herbívoros" al gradiente de productividad regional daría como resultado una baja biomasa regional de plantas y herbívoros así como una distribución no homogénea (Muscio, 1996). No obstante, si bien esta variación responde a procesos que operan a escala regional, al analizar el interior de cada uno de los hábitats, observamos que la distribución de la energía tampoco presenta un patrón homogéneo (Pianka, 1982).

Hábitat	Área Total en km ²	Densidad por taxón en km ²			Densidad total de ungulados en km ²
		<i>Lama</i>	<i>Equus</i>	<i>Ovis</i>	
Vega	7,28	0,41	0,14	0,14	0,69
Tolar	5,5	0,36	0,91	0,55	1,82
B. De Laguna	1,36	0,73	2,2	0,73	3,68
Total	14,14	1,5	3,25	1,42	6,17

Tabla 4. Densidad de herbívoros en km² por taxón y por hábitat según el Número Mínimo de Individuos (NMI).

Relationship between density of ungulates taxa in km² and the minimum number of individual.

La distribución heterogénea de los nutrientes en el paisaje afectaría a la movilidad y al uso del espacio por los herbívoros. Al mismo tiempo, la conducta de los animales facilitaría el reciclado de los nutrientes creando áreas localizadas de alto contenido energético en aquellos puntos con agua permanente. De ahí la importancia biológica de la reutilización de espacios discretos, lo cual afectaría a la distribución regional de la biomasa (Mc Naughton *et al.*, 1989). En la Cuenca de Antofagasta, el hábitat de vega constituye un lugar de concentración de nutrientes (Haber, 1988) a lo que se puede agregar, en menor escala, el borde de la laguna. De esta manera, se espera una correlación positiva entre estos dos sectores de mayor concentración de biomasa y la presencia de huesos.

La lista taxonómica derivada del registro óseo en la Cuenca de Antofagasta de la Sierra incluye los tres taxones (*Equus*, *Lama* y *Ovis*). Aunque la muestra es reducida (278 huesos), es posible estimar en qué medida representa la proporción de estos ungulados en la cuenca hoy en día. Es interesante notar que las proporciones de taxones representados en el muestreo de huesos en la cuenca son inversas a las frecuencias con que los tres taxones están representados actualmente en la región (Fig. 2). De acuerdo con lo observado en la Fig. 2, existiría una sobrerrepresentación de los taxones con

	<i>Fe</i>	<i>Fc</i>	<i>Fs</i>	Peso Kg
<i>Equus</i>	0,11	0,25	0,2	150
<i>Lama</i>	0,22	0,5	0,17	50
<i>Ovis</i>	0,66	0,3	0,22	30

Tabla 5. Comparación de la frecuencia relativa de herbívoros en la población viva y en los esqueletos analizados. *Fe*, frecuencia de esqueletos sobre la base de la densidad actual de animales vivos. *Fc*, frecuencia de esqueletos sobre la base de NMI. *Fs*, frecuencia de población (NMI) sobre la base de los huesos sedimentados.

Comparison of the relative frequencies in the living population and the carcass assemblage. Fe, frequency of skeletal assemblage from living population density. Fc, frequency of skeletal assemblage from minimum number of individual. Fs, frequency of population (NMI) from buried bone assemblage.

	Fe/Fc	log (Fe/Fc)	log. Peso
Equus	4,55	1,66	2,3
Lama	1,36	1,13	1,7
Ovis	0,38	0,58	1,48

Tabla 6. Grado de representación de cada taxón en relación con su peso corporal. Fe, frecuencia de esqueletos sobre la base de la densidad actual de animales vivos. Fc, frecuencia de esqueletos sobre la base de NMI.

Relationship between different taxa and body weight. Fe, frequency of skeletal assemblage from living population density. Fc, frequency of skeletal assemblage from minimum number of individual.

mayor talla, como *Equus* sp. La mayor representación de este taxón estaría relacionada con la integridad de la muestra de esta especie, sobre todo en el hábitat tolar. En este sentido, la supervivencia de los elementos anatómicos de este taxón debido a la densidad ósea podrían introducir alteraciones discriminantes en la muestra (Lyman, 1994).

La representación de herbívoros se puede expresar como la frecuencia de carcasas observadas (*Fc*) a partir del número mínimo de individuos, dividida por la frecuencia de carcasas esperadas a partir de la densidad actual (*Fe*), y se puede relacionar con el peso vivo. La Tabla 5 muestra la representación de los tres taxones de herbívoros, tomando la frecuencia de los esqueletos reconstruidos a partir del NMI y la frecuencia de población a partir de los huesos sedimentados. Se puede apreciar cómo es *Equus* quien tiene una alta expectativa de representación a través de sus restos óseos (*Fc*). Sin embargo, a partir de la frecuencia de la representación de especies en función de los huesos sedimentados (*Fs*), es donde la muestra se acercaría notablemente a las proporciones con que están representadas las poblaciones actuales. Esto mostraría la importancia de la conservación del registro óseo para la evaluación cuantitativa de cada taxón.

Si se considerara la muestra total de los elementos óseos muestreados en los tres hábitats, asumiríamos que *Equus* es el taxón más abundante en la cuenca. Como sabemos, esto no es verdad. La representación de los tres taxones se acerca más a la frecuencia real de la cuenca si tomamos en cuenta únicamente los huesos sedimentados (*Fsm*), aunque todavía hay una sobrerrepresentación de *Ovis*. En la Tabla 6, se pueden ver en detalle ciertas proporciones que interesan al grado de representación de cada taxón con relación a su peso corporal. El coeficiente de regresión ($r = 0,8986$; $p < 0,05$), muestra que estadísticamente existe una correlación positiva entre ambas variables.

En la Fig. 3, podemos observar que el número mínimo de individuos construido a partir de la muestra total de huesos en la Cuenca de Antofagasta, muestra una frecuencia acumulativa hacia los taxones de mayor talla, mientras disminuye la frecuencia de estos ejemplares con relación al número de representantes actuales. Si hacemos

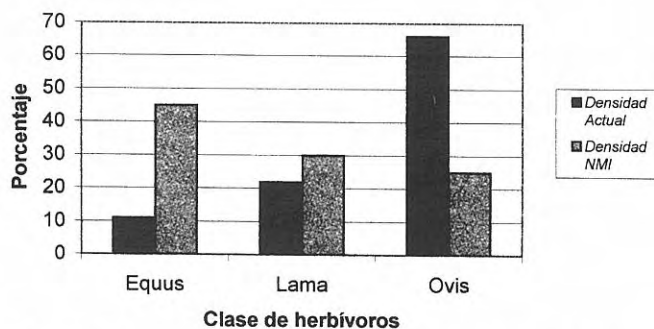


Figura 3. Comparación de frecuencia de herbívoros a partir de las densidades actuales y el Número Mínimo de Individuos (NMI).

Comparison of frequencies between the living population and the Minimum Number of Individual.

un análisis más detallado, *Equus* estaría mayormente representado sobre la base del número mínimo de individuos, pese a ser el taxón con menor densidad de población en la actualidad. Por otro lado, *Ovis*, con densidades mayores en la actualidad, estaría en el extremo de mínima representación a partir del número mínimo de individuos.

El tamaño del taxón (peso vivo) y la curva de representación por medio de la carcasa parecen mostrar una correlación positiva. Esto es, los herbívoros mayores de 100 kilogramos, como *Equus*, tienen una mayor representación a partir de la muestra de huesos, mientras que la representación de las especies vivas desciende hacia los taxones de menor talla. En definitiva, existiría una correlación negativa entre la frecuencia de representación de las especies vivas y la representación esquelética con relación al peso.

Debido al mayor tamaño y densidad ósea en comparación con los de *Ovis* y *Lama* (Lyman, 1994), los huesos de *Equus* tardarían más tiempo en ser afectados por la meteorización, sufrirían menos alteración por carroñeros y tendrían un enterramiento más lento con relación al tamaño. Este sería el motivo principal de la sobrerrepresentación de *Equus* en la muestra de huesos en este ecosistema de desierto de altura.

CONCLUSIONES

En la Cuenca de Antofagasta, la variabilidad edáfica que existe en los tres hábitats dentro de la cuenca constituye un factor de discriminación en cuanto a los procesos de enterramiento de los huesos (Nasti, 1991, 1998; Olivera y Barandica, 1996). En las litofases que se distinguen geológicamente, como el borde de la laguna y la zona de vega, esperamos una importante relación entre los sedimentos de estos hábitats y la presencia de fósiles (Nasti, 1991, 1998).

Gran parte de la interpretación paleoecológica de la cuenca depende del supuesto de que los animales usualmente mueren donde viven y que los restos esqueléticos no serán dispersados al azar dentro del hábitat antes del enterramiento. Los datos de la cuenca

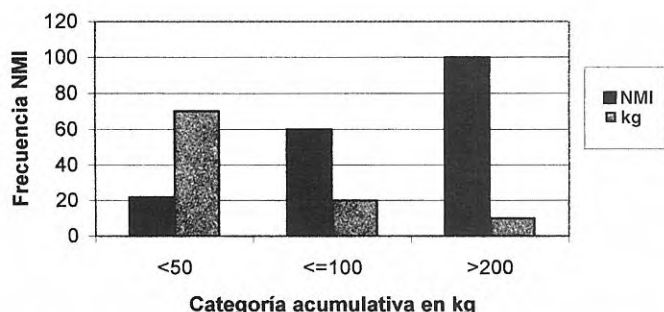


Figura 4. Frecuencias acumulativas a partir del Número Mínimo de Individuos (NMI) con relación al peso. *Relationship between minimum numbers of individual versus body weight categories.*

parecen no reflejar este principio si se tiene en cuenta la muestra de huesos en superficie, es decir, aquéllos no sedimentados. Sin embargo, una evaluación de los huesos enterrados (futuro registro fósil) hace que este supuesto se convierta en un argumento más predecible, ya que para algunos taxones, como *Lama*, *Equus* y *Ovis*, hay una clara correspondencia entre la distribución de las carcasas y la preferencia de hábitats.

En la Cuenca de Antofagasta, los esqueletos se encuentran aislados. La densidad de restos óseos varía según las distintas áreas pero dentro de cada hábitat la distribución es al azar y los patrones de concentración son raros. Este hecho no es de extrañar si tenemos en cuenta que, en la sabana africana, Tappen (1995) encontró que el 80,7 por ciento de las 343 concentraciones de huesos pertenecían a un solo individuo. Unos resultados similares son obtenidos por Behrensmeier (1981) en Amboseli donde en un cuadrante de 20x30 metros obtuvo un número mínimo de individuos de tres ejemplares.

El estudio en la Cuenca de Antofagasta muestra el papel desempeñado por los diferentes contextos sedimentarios en la incorporación de material al registro óseo y la importancia de este fenómeno en la interpretación cuali-cuantitativa de ese material. En este sentido, vega y borde de la laguna serían los ambientes más favorables para la sedimentación y conservación del registro óseo de los tres taxones debido a la alta velocidad de enterramiento.

La investigación sobre la formación de los depósitos de huesos en la Cuenca de Antofagasta de la Sierra podría contribuir a la interpretación del paisaje del pasado ya que existirían ciertos principios vinculados a la sedimentación de los huesos que se espera que ocurran en aquellos hábitats donde se observan las mayores densidades de muestras fósiles (Nasti, 1991). Seguramente, la construcción de nuevos modelos ecológicos en ambientes de desiertos de altura podría hacer más claras las complejas relaciones entre la comunidad biológica, el hábitat de desarrollo de esa comunidades y la formación de depósitos fósiles.

BIBLIOGRAFÍA

- Behrensmeier, A. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, **4**, 150-162.
- Behrensmeier, A. 1981. Vertebrate Paleocology in a recent east african ecosystem. In: *Communities of the past* (Eds. J. Gray, A. Boucot and N. Berry). Hutchinson Publishing Co., Stroudsburg, 591-615.
- Behrensmeier, A. 1983. Patterns of natural bone distribution on recent land surfaces: Implications for archaeological site formation. In: *Animals and archaeolog. Hunters and their prey* (Eds. J. Clutton-Brock and G. Grigson). British Archaeological Reports International Series, vol **1**, 87-92.
- Behrensmeier, A.K. and Dechant-Boaz, D. 1980. The recent bones of Amboseli National Park, Kenya, in relation to east african paleocology. In: *Fossils in the making* (Eds. A. K. Behrensmeier and A. Hill). University of Chicago Press, 72-93.
- Bianchi, A. y Yáñez, E. 1992. Las precipitaciones en el noroeste argentino. *INTA*, Salta, 23-41.
- Binford, L. 1981. *Bones: Ancient men and modern myths*. Academic Press, New York, 335 págs.
- Binford, L. 1984. *Faunal Remains from Klasies River Mouth*. Academic Press, Orlando, 287 págs.
- Blumenschine, R. 1986. Carcass consumption sequences and the archaeological distinction of scavenging and hunting. *Journal of Human Evolution*, **15**, 639-659.
- Blumenschine, R. 1987. Characteristics of an early hominid scavenging niche. *Current Anthropology*, **28**, 383-407.
- Blumenschine, R. 1989. A landscape taphonomic model of the scale of prehistoric scavenging opportunities. *Journal of Human Evolution*, **18**, 345-371.
- Blumenschine, R. 1991. Hominid carnivory and foraging strategies, and the socioeconomic function of early archaeological sites. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **334**, 211-21.
- Blumenschine, R. J. and Marean, C. 1993. A carnivore's view of archaeological bone assemblages. In: *From bones to behavior: Ethnoarchaeological and experimental contributions to the interpretation of faunal remain* (Ed. J. Hudson). Southern Illinois University, Carbondale, 273-300.
- Blumenschine, R. J, Cavallo, A. and Capaldo, S. 1994. Competition from carcasses and early hominid behavioral ecology: A case study and conceptual framework. *Journal of Human Evolution*, **27**, 197-213.
- Bonnichsen, R. and Sorg, M. (Eds.) 1989. *Bone Modification*. Center for the study of the First Americans, University of Maine, Orono, 535 págs.
- Brain, C. K. 1981. *The Hunters or the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy*. University of Chicago Press, 365 págs.
- Cavallo, A. and Blumenschine, R. 1989. Tree-stored leopard kills: Expanding the hominid scavenging niche. *Journal of Human Evolution*, **1**, 393-399.
- Domínguez-Rodrigo, M. 1994a. Las razones adaptativas del comportamiento subsistencial de los animales carnívoros y sus estrategias iniciales de consumo de presas:

- relevancia en el proceder tafonómico. *Quaderns de Prehistoria y Arqueología de Castelló*, **16**, 9-17.
- Domínguez-Rodrigo, M. 1994b. Dinámica trófica, estrategias de consumo y alteraciones óseas en la sabana africana: Resumen de un proyecto de investigación etoarqueológico (1991-1993). *Trabajos de Prehistoria*, **51**, 15-37.
- Domínguez-Rodrigo, M. 1998. La formación de las acumulaciones óseas de macrofauna: Revisión de los criterios de discernimiento de los agentes biológicos no antrópicos desde un enfoque ecológico. *Zephyrus*, Universidad de Salamanca, España, **46**, 103-122.
- Elkin, D. 1995. Volume density of south american camelid skeletal parts, *International Journal of Osteoarchaeology*, **5**, 29-37.
- Fernández, J. 1994. Potrero del Caballo Muerto: Aspectos arqueológicos, cronológicos y paleoambientales del precerámico tardío en el ecosistema hidrófilo de las vegas puneñas. *Actas del XI Congreso Nacional de Arqueología Argentina*, San Rafael, Mendoza, Argentina, **2**, 22-26.
- Fisher, J. 1995. Bone surface modifications in Zooarchaeology. *Journal of Archaeological Method and Theory*, **2**, 7-69.
- García Salemmi, M. 1988. Geomorfología de regiones secas: Antofagasta de la Sierra, Provincia de Catamarca. *Centro de estudios de regiones secas*, Tucumán, **5**, 5-13.
- Haber, A. 1988. *Análisis de disponibilidad de recursos en Antofagasta de la Sierra*. Informe de Investigación. Universidad de Buenos Aires, 1-78.
- Hill, A. 1980. Early postmortem damage to the remains of some contemporary east african mammals. In: *Fossils in the Making* (Eds. A. K. Behrensmeyer and P. Hill). University of Chicago Press, 131-152.
- Lyman, R. 1994. *Vertebrate taphonomy*. Academic Press, New York, 524 págs.
- Mc Naughton, S., Oesterheld, M. and Frank, D. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*, **341**, 142-144.
- Muscio, H. 1996. *Poblamiento humano y evolución en la Puna Argentina*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires, 338 págs. (inérita).
- Nasti, A. 1991. Tafonomía de vertebrados en contextos sedimentarios modernos de la Puna Sur: Chances de enterramiento y formación del registro arqueológico. *Shincal*, Universidad de Catamarca, Argentina, **3**, 35-62.
- Nasti, A. 1994. Observaciones tafonómicas sobre la desarticulación natural y supervivencia de partes anatómicas en vertebrados modernos en medioambientes Puneños. *Palimpsesto*, **3**, 12-27.
- 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. *II Reunión de Tafonomía y Fosilización* (Eds. G. Meléndez, M. F. Blasco e I. Pérez-Urresti). Institución Fernando el Católico, Zaragoza, España, 122-126.
- Nasti, A. 1998. *Tafonomía y Etnoarqueología en la Puna Austral: Criterios integrativos sobre las modificaciones óseas y procesos de formación del registro arqueológico*. Tesis de doctorado, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina, 450 págs. (inérita).
- Nasti, A. 2000. Modification of Vicuña carcasses in high-altitude desert. *Current Anthropology*, **41**, 279-283.
- Olivera, D. y Barandica, M. 1996. Procesos de formación del registro arqueológico en vegas de altura de la Puna de Atacama: aportaciones tafonómicas y geomorfológicas. *II Reunión de Tafonomía y Fosilización* (Eds. G. Meléndez, M. F. Blasco e I. Pérez-Urresti). Institución Fernando el Católico, Zaragoza, España, 271-279.
- Palmqvist, P., Martínez-Navarro, B. and Arribas, A. 1996. Prey selection by terrestrial carnivores in a Lower Pleistocene Palaeocommunity. *Paleobiology*, **22**, 514-534.
- Pastorino, S., Perez, C. y Mancini, V. 1993. Relación polen-vegetación a través de registros polínicos atmosféricos y de suelo superficial en Antofagasta de la Sierra (Catamarca, Argentina). *XVI Reunión Argentina de Ecología*, 32-36.
- Pianka, E. 1982. *Ecología Evolutiva*. Omega, Barcelona, 254 págs.
- Prieto, A., Páez, M. y Mancini, V. 1993. Modelo polínico actual de un sistema árido en la Puna Sur, Argentina. *Taller internacional del cuaternario de Chile*. Climas Cuaternarios de América del Sur, Chile, 67-74.
- Tappen, N. 1995. Savanna ecology and natural bone deposition. *Current Anthropology*, **36**, 223-260.
- Vrba, E. 1980. The significance of bovid remains as indicators of environment and predation patterns. In: *Fossils in the making* (Eds. A. Behrensmeyer and A. Hill). University of Chicago Press, 247-272.
- Western, D. 1980. Linking the ecology of past and present mammal communities. In: *Fossils in the Making* (Eds. A. Behrensmeyer and A. Hill). University of Chicago Press, 41-54.
- Yacobaccio, H. 1994. Biomasa animal y consumo en el Pleistoceno-Holoceno surandino. *Arqueología*, Instituto de Ciencias Antropológicas, Universidad de Buenos Aires, **2**, 23-40.

Manuscrito recibido: 17 de marzo, 2000
Manuscrito aceptado: 29 de diciembre, 2000