

UCH-FC
RAB-B
SIII
C. I

**ENSAMBLES FOSILES DE MICROMAMIFEROS:
TYTO ALBA COMO AGENTE TAFONOMICO**

**Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Magister en Ciencias Biológicas
con mención en Ecología**

Facultad de Ciencias

por

BARBARA SAAVEDRA PEREZ

Tutor: Dr. Javier A. Simonetti

1994

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Magister presentada por

BARBARA SAAVEDRA PEREZ

ha sido aprobada por la Comisión informante de Tesis como parte de los requisitos para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología.

Tutor:

Dr. Javier A. Simonetti

Comisión Informante de Tesis:

Dr. Fabián M. Jaksic

Dr. Rodrigo G. Medel

Dr. Francisco Mena

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a mi tutor Javier Simonetti por su inicial acogida en el ámbito de la ecología, así como su constante apoyo y estímulo durante todas las etapas de desarrollo de mis estudios de postgrado.

Agradezco a Fabián Jaksic, Rodrigo Medel y Francisco Mena, miembros de mi comisión, los valiosos comentarios hechos sobre versiones iniciales de este trabajo. Ellos me permitieron mejorar sustancialmente la calidad del mismo.

Deseo agradecer también a Luis Cornejo y Nuriluz Hermosilla. Ellos recuperaron el material zooarqueológico utilizado en esta tesis y me han dado la posibilidad de conocer parte de la exquisita prehistoria de Chile. En particular agradezco también la ayuda de Marcelo Fuentes, quién preparó parte importante del material contemporáneo utilizado en estos análisis. Agradezco a Elizabeth Wing por la cálida acogida que me dio en su laboratorio y por el apoyo que me entregó durante la etapa inicial del desarrollo de esta tesis.

Gracias también para Ramiro Bustamante, quien desde siempre me ha enseñado biología y quién desde hace mucho tiempo me viene acercando a la ecología.

Por supuesto doy las gracias a mis amigos Claudia, Susana, Yaya, Rodrigo, Carola, Jano, Verónica, Loreto y a mis hermanos Marcelo, Catalina, Nicolás y Tomás. Ellos

siempre me han apoyado, alentado y en especial me han hecho reír cuando más lo he necesitado.

En este momento quiero agradecer también a muchas personas, que debido a su apoyo directo o indirecto, hicieron más grata la realización de todos mis estudios universitarios. Ellos son mis Abuelos Alicia, Alberto y Miguel, Tío Antonio, Tía Angelina y Patricia.

Especialmente menciono el apoyo casi incondicional de Claudio Veloso. Para él van los agradecimientos más especiales de esta tesis.

Finalmente agradezco el apoyo eterno de mis padres Mariana y Alberto. A ellos dedico este trabajo.

Esta Tesis fue financiada por la Beca 095-93 del Departamento de Postgrado y Postítulo de la Universidad de Chile y por el Proyecto Fondecyt 1040-93.

INDICE

LISTA DE TABLAS	vi
LISTA DE FIGURAS	viii
RESUMEN	ix
INTRODUCCION	1
METODOS	10
RESULTADOS	15
Ensamblés óseos contemporáneos	15
Ensamblés óseos zooarqueológicos	31
Comparación entre ensambles óseos contemporáneos y zooarqueológicos	50
DISCUSION	57
REFERENCIAS	64

LISTA DE TABLAS

TABLA 1.	Número de especímenes óseos (NISP), número mínimo de individuos (MNI) y tipo de resto óseo analizados en ensambles contemporáneos	16
TABLA 2.	Porcentaje de completitud (Ri) por elemento óseo, craneano, post-craneano y total en ensambles contemporáneos chilenos	17
TABLA 3.	Porcentaje de completitud (Ri) por elemento óseo, post-craneano y total en ensambles contemporáneos norteamericanos	18
TABLA 4.	Completitud para cada elemento óseo: comparación entre ensambles contemporáneos .	20
TABLA 5.	Fragmentación ósea en ensambles contemporáneos chilenos	21
TABLA 6.	Fragmentación ósea en ensambles contemporáneos norteamericanos	22
TABLA 7.	Fragmentación ósea: comparación entre ensambles contemporáneos	23
TABLA 8.	NISP y MNI analizados en ensambles fósiles	34
TABLA 9.	NISP y MNI para cada elemento óseo en La Batea 1	35
TABLA 10.	NISP y MNI para cada elemento óseo en El Manzano 1	37
TABLA 11.	NISP y MNI para cada elemento óseo en Las Chilcas 1	38
TABLA 12.	Porcentaje de completitud (Ri) para cada elemento óseo en La Batea 1, El Manzano 1 y Las Chilcas 1	39
TABLA 13.	Fragmentación ósea: NISP por categoría de fragmentación en La Batea 1	42
TABLA 14.	Fragmentación ósea: NISP por categoría de fragmentación en El Manzano 1	44
TABLA 15.	Fragmentación ósea: NISP por categoría de fragmentación en Las Chilcas 1	46

TABLA 16.	Porcentaje de completitud (Ri) craneano, post-craneano y total: comparación entre ensambles contemporáneos y ensambles fósiles de La Batea 1 y El Manzano 1	51
TABLA 17.	Fragmentación elementos óseos: comparación entre ensambles contemporáneos y ensambles fósiles de La Batea 1 y El Manzano	52
TABLA 18.	Completitud craneana, post-craneana y total: comparación entre ensamble contemporáneo Las Chilcas y ensamble fósil Las Chilcas 1	54
TABLA 19.	Fragmentación de elementos óseos: comparación entre ensamble contemporáneo Las Chilcas y ensamble fósil Las Chilcas 1	55
TABLA 20.	Composición específica de ensambles contemporáneos y fósil	56

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1.	Principales procesos de transformación tafonómica que participan en la formación de un ensamble fósil	3
FIGURA 2.	Categorías de fragmentación para elementos craneanos y post-craneanos	11
FIGURA 3.	Proporción de elementos post-craneanos y craneanos	24
FIGURA 4.	Proporción de fémures-húmeros respecto de elementos craneanos mandibulares-maxilares	25
FIGURA 5.	Proporción de tibias y radios respecto de fémures y húmeros	27
FIGURA 6.	Proporción de molares observados respecto al total de molares esperados	28
FIGURA 7.	Proporción de incisivos observados respecto al total de incisivos esperados ..	29
FIGURA 8.	Proporción de molares aislados respecto al total de alvéolos vacíos	30
FIGURA 9.	Proporción de incisivos aislados respecto al total de alvéolos vacíos	32
FIGURA 10.	Proporción de molares quebrados respecto al total de molares	33
FIGURA 11.	Proporción de incisivos quebrados respecto al total de incisivos	49

RESUMEN

La estructura de los paleoensambles animales se infiere a través del análisis de muestras fósiles. Sin embargo, estas muestras pueden no representar totalmente al ensamble viviente desde el cual se originaron. Diversos procesos tafonómicos operan sobre este ensamble viviente durante su transformación en ensamble fósil, introduciendo sesgos que modifican la composición de la muestra fósil respecto del ensamble original. Esto dificulta la reconstrucción del paleoensamble, por cuanto la estructura y composición de la muestra fósil podrían estar determinadas por procesos tafonómicos y no corresponder a cambios reales de estructura y composición del paleoensamble. Es fundamental entonces identificar estos sesgos, para así realizar reconstrucciones más precisas de los ensambles animales pasados.

Los depredadores son los agentes de depositación más comunes de restos de micromamíferos, generando con ello muestras fósiles. Los depredadores pueden introducir sesgos particulares a la muestra ósea que generan, lo cual está determinado por los atributos ecológicos propios de cada depredador. La identificación de los depredadores responsables de depositaciones fósiles se realiza suponiendo que ellos tienen una conducta de depositación de restos óseos invariantes en el tiempo y en el espacio. Esta

tesis intenta determinar si es posible demostrar la presencia de sesgos específicos en muestras fósiles a través de la demostración de la participación de depredadores en la formación de depositaciones fósiles. Para hacerlo se comparó patrones contemporáneos de depositación óseos de la lechuga blanca, Tyto alba en diferentes sitios y se comparó el patrón de depositación contemporáneo producido por esta rapaz en un sitio en Chile con restos zooarqueológicos provenientes de la misma localidad.

En la actualidad T. alba produce patrones de depositación óseos variables espacialmente. Además, el patrón de depositación óseo generado actualmente difiere del encontrado en una muestra arqueozoológica proveniente del mismo sitio y supuestamente depositada por esta misma rapaz. Esto impide demostrar la participación de Tyto alba en la formación de un acúmulo fósil y con ello demostrar los sesgos que este ensamble lleva incorporados. Se restringen así las inferencias paleoecológicas que puedan ser hechas a partir de muestras fósiles y se obliga a realizar paleorreconstrucción con mayor cautela.

INTRODUCCION

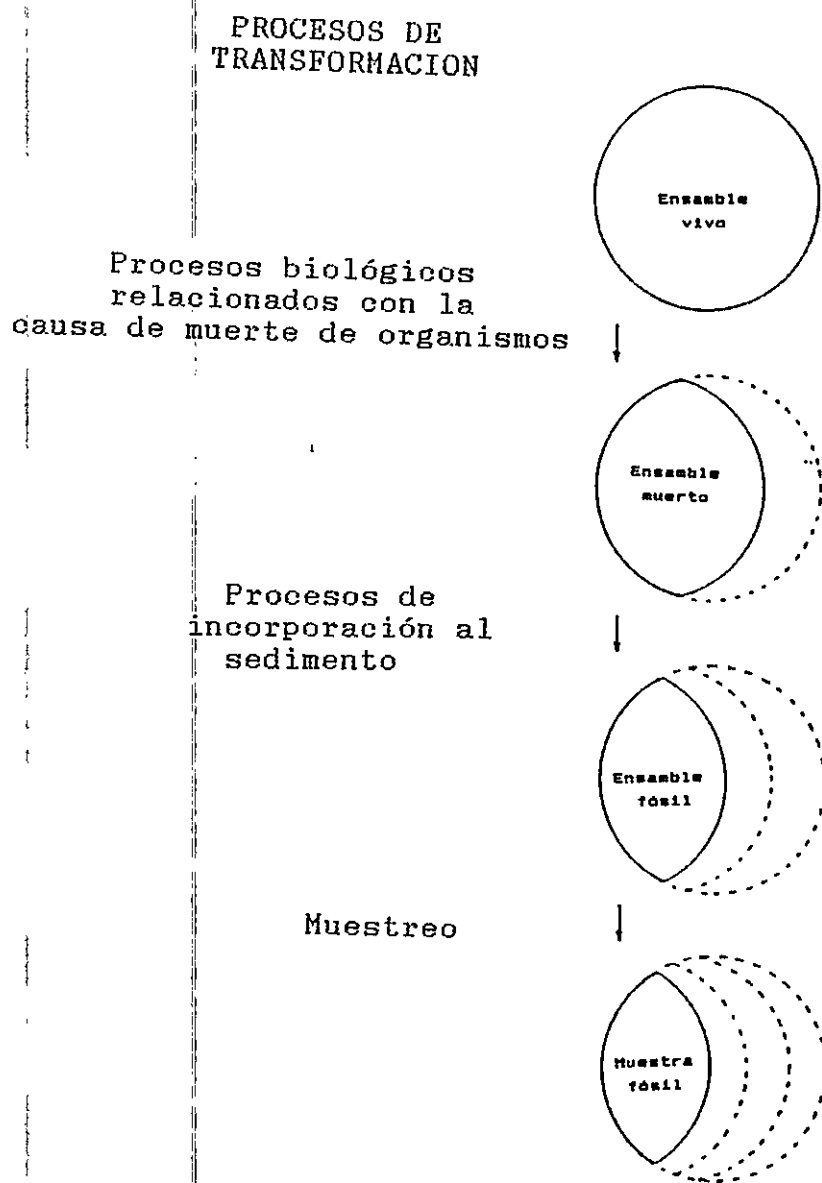
Las comunidades biológicas varían a través del tiempo. Ellas muestran cambios tanto en la composición como en el número de especies que las integran (e.g. Graham 1985, Davis 1986, Graham 1986, Webb & Barnosky 1989, Schoonmaker & Foster 1991). La estructura de los ensambles animales en una escala temporal extensa se infiere a través del análisis de muestras recuperadas desde yacimientos fósiles. Las variaciones en el número e identidad de las especies recuperadas desde yacimientos de diferente edad son interpretadas como cambios en la estructura comunitaria (Grayson 1981, Behrensmeyer 1984). Sin embargo, las muestras fósiles pueden representar subconjuntos sesgados de las comunidades biológicas desde las cuales se originan, y a las que supuestamente representan (Behrensmeyer & Kidwell 1985).

Diversos procesos (tafonómicos) operan sobre los organismos durante su transformación en ensamble fósil, los que alteran el número e identidad de las especies que componen dicho ensamble respecto del ensamble viviente original. Estos procesos operan desde el momento en que los organismos mueren, durante su incorporación al sedimento y hasta que finalmente son recuperados desde un yacimiento fósil (Holtzman 1979, Andrews 1990a, b; Figura 1). Factores

bióticos, tales como los agentes de depositación de los restos óseos, el pisoteo sobre estos restos y factores abióticos tales como la descalcificación y erosión pueden modificar la composición del ensamble fósil respecto del ensamble animal original (Holtzman 1979, Andrews 1990a, b, Behrensmeyer 1991). Con esto, se puede producir sobrerrepresentación de restos óseos con alta densidad ósea o una subrepresentación de aquellos que presentan baja densidad ósea, entre otros posibles sesgos (Lyman 1984). Por consiguiente, es necesario distinguir e idealmente cuantificar las alteraciones que los procesos tafonómicos habrían incorporado al ensamble fósil. Ello permitiría, al momento de analizar las muestras fósiles, discriminar la variación correspondiente a la dinámica natural de los ensambles vivientes de la variabilidad incorporada por el operar de los procesos tafonómicos que originaron el acúmulo fósil (Korth 1979, Brain 1980, Hill 1980, Damuth 1982, Andrews & Evans 1983, Dodson 1983, Behrensmeyer 1984, Behrensmeyer & Kidwell 1985).

La depredación constituye un factor de importancia en la acumulación de restos de animales, particularmente de micromamíferos (Mellet 1974). Los depredadores no son capaces de digerir completamente las presas que consumen, por lo que eliminan restos óseos, pilosos y tegumentarios a través de egagrópilas o fecas. Esto produce acumulaciones de huesos de las presas consumidas en cuevas y aleros

FIGURA 1. Principales procesos de transformación tafonómica que participan en la formación de un ensamble fósil (modificado de Holtzman 1979).



rocosos, los que constituyen refugios y sitios de anidamiento utilizados comúnmente por los depredadores, favoreciendo así la formación de ensambles fósiles (Mellet 1974, Mayhew 1977, Behrensmeyer y Dechant Boaz 1980, Behrensmeyer 1984, Graham 1986, Hoffman 1988, Andrews 1990a, b). Los depredadores determinan las características del ensamble óseo que depositan, tanto en la composición de especies como en el número y tipo de piezas óseas que lo componen (Holtzman 1979). Ellos incorporan sesgos particulares al conjunto de restos depositado, determinados por los atributos ecológicos propios del depredador, tales como sus preferencias alimenticias o de hábitat y su forma de procesar sus presas, sesgando con ello el potencial ensamble fósil que generan, respecto del ensamble animal sobre el cual depredaron (Grayson 1981, Behrensmeyer & Kidwell 1985).

El reconocimiento de los depredadores responsables de la formación de un ensamble fósil permitiría distinguir, al menos parcialmente, el origen de la variabilidad presente en dicho ensamble y discriminar así la variación perteneciente al ensamble animal de la variación incorporada al ensamble fósil producto de los procesos tafonómicos que le dieron origen. Este reconocimiento demanda estudios actualistas que incluyan el análisis tanto de la evidencia fósil como de los procesos que hoy producen trazas análogas a las encontradas en el registro fósil

(Gifford 1981, Lyman 1982, Young 1989, Behrensmeyer 1991).

Generalmente los análisis paleoecológicos basados en muestras arqueozoológicas, no demuestran la participación de depredadores específicos como agente responsable de depositaciones fósiles. Hasta el momento, sólo se han realizado estudios generales que describen patrones de depositación de las osamentas (en adelante patrón óseo) generados por grupos de depredadores (e.g. lechuzas, falconiformes, mamíferos carnívoros terrestres; Mayhew 1977, Andrews & Evans 1983, Hoffman 1988), suponiéndose que cada depredador genera patrones óseos específicos (Dodson & Wexlar 1979, Brain 1980, Brain 1981, Gifford 1981, Hoffman 1988, Andrews 1990a). Sin embargo, no se ha estudiado si cada especie de depredador genera un patrón de depositación óseo único, invariante en el espacio y en el tiempo, y por lo tanto, reconocible inequívocamente.

El patrón de depositación óseo de los depredadores contemporáneos puede ser descrito a través del análisis de frecuencias de huesos presentes entre los restos depositados, a través del grado de fragmentación que ellos presenten, o del grado de digestión de los mismos (Noe-Nygaard 1977, Behrensmeyer & Dechant Boaz 1980, Gifford 1981, Andrews & Evans 1983, Andrews 1990a). Estas variables permitirían caracterizar un patrón óseo para cada depredador (Korth 1979, Andrews 1990a). Usualmente se supone que la lechuza *Tyto alba* es el único agente

responsable de la formación de acumulaciones fósiles y las inferencias acerca de ensambles prehistóricos se basan sólo en atributos ecológicos de *T. alba* contemporáneos (e.g. Brain 1981, Pearson & Pearson 1982, Avery 1992 a, b). Si un depredador genera un patrón de depositación óseo único, independiente de las especies presa que consume, podría demostrarse su participación en las acumulaciones fósiles que presenten patrones de depositación óseo idénticos a los descritos para el depredador estudiado. Esto permitiría conocer los sesgos que dicho depredador habría incorporado al ensamble fósil y se podrían diferenciar las variaciones reales del ensamble animal original de las variaciones ocasionadas por los procesos que le originaron. Si por el contrario, un depredador genera patrones de depositación variables, es decir que cambia entre diferentes poblaciones del depredador, no se podría reconocer su participación en la generación del ensamble fósil. Con ello no sería posible caracterizar los sesgos que el depredador habría incorporado a dicha muestra. Este hecho restringiría la interpretación del ensamble fósil, ya que no se podrá distinguir si las variaciones temporales en la composición y riqueza de especies observadas en el registro fósil corresponden a la dinámica natural de la comunidad preexistente, son el producto de una conducta trófica selectiva de depredadores generadores de las acumulaciones fósiles, o si corresponden a variaciones en la capacidad de

fosilización específica de las presas consumidas.

En este trabajo se evaluará el supuesto que especies particulares de depredadores generen patrones óseos invariantes. Para ello, se examinará la posibilidad que la lechuza Tyto alba genere patrones óseos únicos, independiente de los componentes del ensamble animal original sobre el cual depreda. Se evaluará además la posibilidad de reconocer a T. alba como agente depositador en acumulaciones fósiles.

Tyto alba es un depredador nocturno, ampliamente citado como agente depositador de restos óseos y generador de acumulaciones fósiles de micromamíferos (Payne 1972, Andrews 1990a, Dodson & Wexlar 1979, Grayson 1981, Klein & Cruz-Urbe 1984, Avery 1992 a, b). Debido a que no destroza las presas que consume (Mayhew 1977) y a su bajo pH estomacal (Dodson & Wexlar 1979), el esqueleto del animal consumido por T. alba es depositado casi completo a través de las egagrópilas que esta rapaz regurgita una vez finalizado el proceso digestivo (Andrews 1990a). La productividad diaria de egagrópilas de T. alba (1,4 por día) favorece la formación de acumulaciones óseas en sus lugares de refugio y anidamiento (generalmente cuevas o aleros rocosos). Estas características han hecho que se considere a T. alba como el principal agente de depositación de ensambles fósiles de micromamíferos tanto en cuevas como aleros rocosos (Tchernov 1965, Dodson &

Wexlar 1979, Gifford 1981, Grayson 1981, Hockett 1991). Sin embargo, análisis paleoecológicos basados en muestras fósiles provenientes de estos sitios no demuestran, sino que suponen la participación de *T. alba* como el agente de depositación (e.g. Pearson & Pearson 1982, Hoffman 1988). Además, dado que *T. alba* selecciona las presas que consume por tamaño, abundancia relativa, actividad de la presa o por la configuración del ensamble de lechuzas sintópicas de que forma parte (Jaksic & Yáñez 1979, Simonetti & Walkowiak 1979, Jaksic et al. 1982, Jaksic 1983, Torres-Mura & Contreras 1989), los ensambles óseos producidos por la acumulación de regurgitados de *T. alba* no representarían adecuadamente al ensamble original.

En este trabajo se caracteriza el patrón óseo generado actualmente por diferentes poblaciones de *Tyto alba*. El patrón óseo contemporáneo se compara con el patrón, supuestamente homólogo, encontrado en acumulaciones fósiles de micromamíferos. Si se puede demostrar la participación del agente depositador responsable de la acumulación fósil, se podrá evaluar los sesgos que *T. alba* incorporó al ensamble fósil e interpretar correctamente las variaciones observadas en las muestras fósiles.

Esta tesis representa un intento actualista por reconocer el origen de la variación mostrada por comunidades pasadas. Mientras más uniforme se presente una relación entre un atributo (patrón óseo) y sus causas

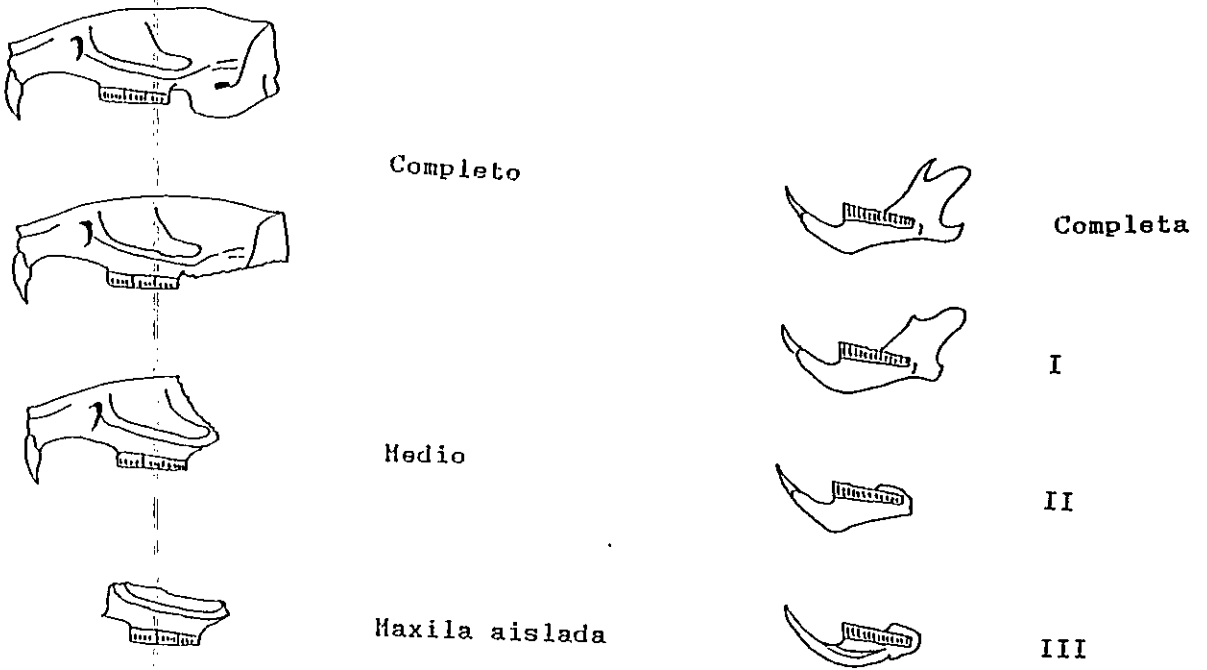
(especie depredadora) en especímenes contemporáneos provenientes de comunidades diferentes, más plausible es el supuesto que esta relación se ha mantenido constante a través del tiempo (Gifford 1981, Lyman 1982, Gifford-González 1989, Young 1989). Si esto se verifica, entonces se podría demostrar la participación de un agente acumulador en un ensamble fósil, reconocer las modificaciones que habría introducido respecto a la comunidad original y validar así la utilización del ensamble fósil como elemento de análisis.

METODOS

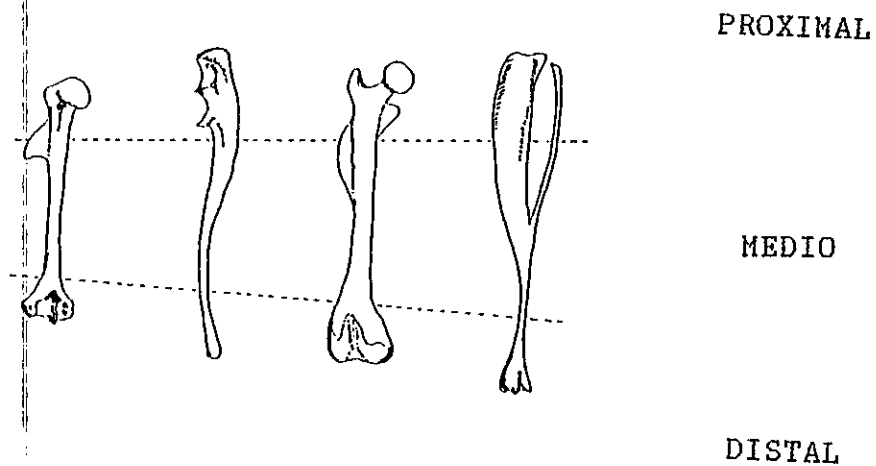
Se colectaron egagrópilas frescas y enteras de Tyto alba en tres localidades de Chile central: 90 en El Pangué (90 Km al NW de Santiago), 31 en La Campana (100 Km al NW de Santiago) y 50 en Las Chilcas (70 Km al N de Santiago) (véanse Zunino & Arcos 1989, Ebensperguer et al. 1991, M Fuentes y JA Simonetti, datos no publicados, para detalle de la dieta en cada sitio, respectivamente). Los elementos óseos fueron recuperados desde cada egagrópila manualmente. Se analizaron elementos craneanos (cráneo, mandíbula, molares e incisivos) y post-craneanos (fémur, tibia, peroné, ulna, radio, húmero, pelvis y escápula). Para cada uno de ellos se cuantificó el número de veces que se encontraba presente en la muestra ósea recuperada en cada sitio y su estado de fragmentación. Las categorías de fragmentación registradas para cráneo, mandíbula y extremidades se muestran en la Figura 2. Para molares e incisivos se determinó si éstos se encontraban aislados o in situ y si estaban o no quebrados. Para los elementos post-craneanos se registró si estos estaban completos o si presentaban sólo su porción proximal, media o distal (Fig. 2b). En el caso de la pelvis y escápula se registró sólo si los restos estaban completos o quebrados. Con el fin de diferenciar agentes de depositación ósea que podrían discriminar a sus presas por tamaño, los análisis de

FIGURA 2. Categorías de fragmentación para elementos a) craneanos y b) post-craneanos (modificado de Andrews 1990a).

a)



b)



fragmentación y completitud se hicieron diferenciando los restos de roedores cricétidos de los restos de roedores caviomorfos.

Para determinar la existencia de patrones óseos invariantes en el espacio se compararon los porcentajes de completitud y el grado de fragmentación observado entre las diferentes poblaciones contemporáneas de *Tyto alba*. En cada sitio se determinó el número de especímenes (NISP), esto es, el número de huesos, dientes o fragmentos de ellos presente en la muestra. De igual forma se documentó el número mínimo de individuos (MNI) en la muestra, esto es el número de individuos que da cuenta del total de especímenes recuperados (Grayson 1984). Se analizó además el patrón de fragmentación óseo para cinco poblaciones de *T. alba* de América del Norte, utilizando para ello datos de Korth (1979) y Kusmer (1990), los cuales fueron obtenidos en experimentos de campo y de Dodson & Wexlar (1979) y Hoffman (1988), que se obtuvieron en experimentos de laboratorio.

En cada ensamble óseo se determinó el porcentaje de completitud (R_i), esto es la proporción de elementos óseos presentes en la muestra, respecto del número de elementos esperados si los individuos que componen el ensamble hubiesen sido regurgitados completos. Se calculó el porcentaje de completitud total dado por nueve elementos óseos comunes (mandíbula, maxilas, fémur, tibia, ulna, radio, humero, pelvis y escápula), el porcentaje de

completitud sólo para elementos post-craneanos y el porcentaje de completitud para elementos craneanos. Los datos recolectados de la literatura no permitieron obtener porcentajes de completitud craneanos homólogos a los obtenidos en los ensambles chilenos.

Se determinó el patrón de depositación óseo para tres muestras fósiles recuperada en aleros en Chile central: alero El Manzano 1, alero La Batea 1, ambos ubicados en el Cajón del Maipo y alero Las Chilcoas 1, ubicada en el Cordón Chacabuco. Las muestras fósiles corresponden a restos óseos de micromamíferos rescatados desde distintos niveles de profundidad. Estos provienen de la remoción de sedimento desde cuadrículas de diferente tamaño, dependiendo de la potencia del sitio. Los análisis se realizaron por nivel es decir, determinando el patrón óseo por estrato natural de depositación.

Para demostrar la participación de un agente acumulador en un ensamble fósil se comparó ensambles óseos contemporáneos con cada nivel de ocupación de los sitios. Las comparaciones se realizaron separando cada tipo de resto. Se utilizaron sólo aquellos niveles de ocupación que presentaban un número adecuado de especímenes óseos. En primer lugar se comparó los ensambles contemporáneos de El Pangue y de La Campana con los ensambles zooarqueológicos de El Manzano 1 y La Batea 1. En segundo lugar se comparó los ensambles óseos contemporáneos de Las Chilcoas con los

restos zooarqueológicos recuperados desde el mismo sitio, Las Chilcas 1.

Para los niveles en que fue posible rescatar muestras de carbono se obtuvo fechado radiocarbónico. El resto de los niveles fue fechado según marcadores culturales de edad conocida (para detalles de los sitios arqueológicos véase Cornejo & Simonetti 1992, Hermosilla 1994, Simonetti & Saavedra en prensa).

Las comparaciones de los patrones óseos encontrados entre ensambles óseos contemporáneos y fósiles se realizaron utilizando pruebas de proporciones (Zar 1984).

RESULTADOS

Ensamblés óseos contemporáneos.

Se analizaron 3.949 especímenes óseos, los cuales representan 232 individuos provenientes de ensamblés óseos generados por poblaciones chilenas de Tyto alba (Tabla 1). Los restos óseos de El Pangue están compuestos sólo por roedores cricétidos, mientras que los ensamblés provenientes de La Campana y de Las Chilcas están conformados tanto por roedores cricétidos como caviomorfos (Tabla 1). Ensamblés óseos norteamericanos incluyen sólo restos de Mus musculus (Dodson & Wexlar 1979, Hoffman 1988) o diversos géneros de micromamíferos (e.g. Sorex, Peromyscus, Microtus; Korth 1979, Kusmer 1980).

El porcentaje de completitud en ensamblés óseos generados por Tyto alba en la actualidad varía espacialmente, cambiando según el elemento óseo y el tipo de resto analizado. En Chile, los restos óseos de La Campana y las Chilcas muestran porcentajes de completitud ósea menores que los restos de El Pangue para casi todos los elementos analizados (Tabla 2). Ensamblés óseos generados por T. alba norteamericanas muestran porcentajes de completitud mayores que ensamblés producidos por la misma rapaz en Chile central (Tabla 3). En la mayoría de los casos, los roedores caviomorfos presentan porcentajes de completitud menores que los cricétidos y múridos (Tablas

TABLA 1. Número de especímenes óseos (NISP), número mínimo de individuos (MNI) y tipo de resto óseo analizados en ensamblajes óseos contemporáneos.

Localidad	NISP	MNI	Tipo de resto	Referencia
Chile central (El Pangué)	1.665	81	cricétidos	Esta tesis
Chile central (La Campana)	589	57	cricétidos caviomorfos	Esta tesis
Chile central (Las Chiloas)	1.685	94	cricétidos caviomorfos	Esta tesis
Sub Total	3.949	232		
Nebraska	286	20	cricétidos	Korth (1979)
Philadelphia	253	17	múridos	Dodson & Wexlar (1979)
Tennessee	825	50	múridos	Hoffman (1988)
Fraser River A	1.333	94	cricétidos sorícidos	Kusmer (1990)
Fraser River B	509	34	cricétidos sorícidos	Kusmer (1990)
Sub Total	3.206	215		
Total	7.155	447		

TABLA 2. Porcentaje de Completitud (Ri) por elemento óseo, craneano, post-craneano y total en ensambles contemporáneos chilenos.

elemento	El Pangue		La Campana		Las Chilcas	
	cricétidos		cricétidos	caviomorfos	cricétidos	caviomorfos
maxilar	72,2		34,8	22,9	58,3	53,3
mandíbula	70,4		32,6	17,1	63,8	43,3
molar						
superior	58,0		24,6	18,6	53,2	53,3
inferior	46,1		34,6	9,3	53,2	41,7
incisivo						
superior	68,5		28,3	14,3	53,6	33,3
inferior	70,4		30,4	15,7	62,0	36,7
Ri Cráneo	59,1		31,6	15,1	55,5	45,6
fémur	75,3		52,3	51,4	59,5	13,3
tibia	77,8		50,0	57,1	65,8	13,3
peroné	42,6		41,3	45,7	43,0	26,7
ulna	58,0		32,6	36,6	62,2	46,7
radio	51,2		26,1	31,4	50,0	46,7
húmero	71,6		30,4	32,9	59,5	40,0
pelvis	72,8		47,8	51,4	45,6	20,0
escápula	48,8		19,6	27,1	50,0	36,7
Ri Post-cráneo	62,3		37,5	42,0	54,0	30,4
Ri Total	68,5		36,5	36,7	57,0	38,0

TABLA 3. Porcentaje de Completitud (Ri) por elemento óseo, post-craneano y total en ensambles contemporáneos norteamericanos. FrRiver A = Fraser River A; FrRiver B = Fraser River B (véase Tabla 1 para Referencias).

elemento	Nebraska	Philadelphia	Tennessee	FrRiver A	FrRiver B
maxilar	87,5	100,0	86,0	93,2	73,5
mandíbula	92,5	94,1	98,0	94,1	89,7
fémur	85,0	70,6	94,0	81,4	91,2
tibia	87,5	87,7	101,0	83,5	97,1
ulna	82,5	79,4	92,0	79,3	80,9
radio	62,5	85,3	75,0	68,1	78,5
húmero	82,5	82,4	99,0	82,4	86,8
pelvis	72,5	78,5	92,0	85,4	88,2
escápula	82,5	88,2	88,0	81,2	84,7
Ri Post-craneano	78,4	78,8	91,8	74,5	83,8
Ri Total	79,4	82,7	81,7	78,8	83,2

2 y 3). La completitud de todos los elementos óseos varía entre las diferentes poblaciones de *T. alba* comparadas (Tabla 4). Ensamblés óseos generados por poblaciones de *T. alba* chilenas y norteamericanas varían en completitud total ($X^2 = 1.129,96$; 7 g.l.; $P \ll 0,0001$) y completitud post-craneana ($X^2 = 822,4$; 7 g.l.; $P \ll 0,0001$) (Tablas 2 y 3).

Tyto alba produce en la actualidad ensambles óseos que difieren en el grado de fragmentación (Tablas 5 y 6). Tanto en Chile como en Norteamérica, los ensambles óseos presentan diferencias significativas en todas las categorías de fragmentación analizadas, con la sola excepción de mandíbulas III, maxilares aislados y molares (Tabla 7).

En Chile, la proporción de elementos post-craneanos respecto al total de restos craneanos varía entre los ensambles óseos generados por *T. alba* ($X^2 = 33,6$; g.l. = 4; $P \ll 0,001$, Fig. 3a). La proporción de fémures y húmeros, respecto al total de maxilas y mandíbulas indica el grado de destrucción de elementos craneanos respecto a elementos post-craneanos (Andrews 1990 a, b). En Chile esta razón muestra gran variabilidad ($X^2 = 76,7$; g.l. = 4; $P \ll 0,001$; Fig. 4a). Los restos craneanos de caviomorfos de La Campana aparecen subrepresentados respecto de fémures y húmeros: la proporción de fémures y húmeros dobla la cantidad de restos mandibulares y maxilares (Fig. 4a). Sin embargo, en Las Chilcas se observa el patrón opuesto.

TABLA 4. Completitud para cada elemento óseo: comparación entre ensambles óseos contemporáneos. EP = El Pangue; LCcri = La Campana, restos de cricétidos; LCcav = La Campana, restos caviomorfos; Nebka = Nebraska; Phil = Philadelphia; Tenn = Tennessee; FrRiver = Fraser River A y B.

elemento óseo	Poblaciones comparadas	X ⁿ	g.l.	P
maxilares	EP, LCcri, LCcav, Nebka, Phil, Tenn, FrRiver	197,8	6	0,00
mandíbula	EP, LCcri, LCcav, Nebka, Phil, Tenn, FrRiver	270,2	6	0,00
molares superiores	EP, LCcri, LCcav	313,9	2	0,00
molares inferiores	EP, LCcri, LCcav	162,3	2	0,00
incisivos superiores	EP, LCcri, LCcav	60,1	2	0,00
incisivos inferiores	EP, LCcri, LCcav	66,8	2	0,00
Fémur	EP, LCcri, LCcav, Nebka, Phil, Tenn, FrRiver	72,6	6	0,00
tibia	EP, LCcri, LCcav, Nebka, Phil, Tenn, FrRiver	98,9	6	0,00
peroné	EP, LCcri, LCcav	0,3	2	0,87
ulna	EP, LCcri, LCcav, Nebka, Phil, Tenn, FrRiver	111,5	6	0,00
radio	EP, LCcri, LCcav, Nebka, Phil, Tenn, FrRiver	82,4	6	0,00
húmero	EP, LCcri, LCcav, Nebka, Phil, Tenn, FrRiver	155,4	6	0,00
pelvis	EP, LCcri, LCcav, Nebka, Phil, Tenn, FrRiver	59,8	6	0,00
escápula	EP, LCcri, LCcav, Nebka, Phil, Tenn, FrRiver	113,0	6	0,00

TABLA 5. Fragmentación ósea en ensambles chilenos contemporáneos. Números son NISP. cri = restos de cricétidos; cav = restos de caviomorfos.

Categoría de fragmentación	El Pangue		La Campana		Las Chiloas	
	cri		cri	cav	cri	cav
Cráneo						
completo	0		0	4	3	2
medio	32		3	2	20	2
maxilar	30		0	4	23	0
fragmento	15		2	0	0	0
Maníbula						
completa	72		10	10	00	12
I	29		3	3	0	1
II	0		0	0	7	0
III	5		1	1	1	0
fragmento	2		1	1	5	0
Molar						
aislado entero	50		0	3	44	11
aislado quebrado	5		1	1	0	0
in situ entero	443		00	74	400	103
in situ quebrado	2		0	0	0	0
Incisivos						
aislado entero	52		4	3	21	12
aislado quebrado	1		0	0	1	0
in situ entero	100		23	10	101	0
in situ quebrado	0		0	0	0	0
Sub Total	024		142	124	001	100
Extremidades						
completo	511		70	130	442	45
proximal	22		2	0	15	3
medio	1		1	2	2	0
distal	10		7	7	10	0
Pelvis y Escápula						
completo	95		11	0	00	2
quebrado	102		20	40	05	15
Sub Total	741		120	203	020	05
Total						
NISP	1.005		202	327	1.470	225
MNI	01		22	35	70	15

TABLA 6. Fragmentación ósea en ensambles norteamericanos contemporáneos. Números son NISP. FrRiverA = Fraser River A; FrRiverB = Fraser River B (véase Tabla 1 para Referencias).

categoria fragmentación	Philadelphia	Tennessee	FrRiver A	FrRiver B
Extremidades				
completo	107	441	656	262
proximal	17	12	70	26
medio	0	5	-	-
distal	8	3	44	16
Pelvis y Escápula				
completo	20	34	70	44
quebrado	27	146	255	117
Total				
NISP	179	641	1.095	465
MNI	17	50	94	34

TABLA 7. Fragmentación ósea: comparación entre ensambles contemporáneos. EP = El Pangue; LCeri = La Campana, restos de cricétidos; LCcav = La Campana, restos de caviomorfos; Phil = Philadelphia; Tenn = Tennessee; FrRiver = Fraser River A y B (véase Tabla 1 para referencias).

24

categoria fragmentación	Poblaciones comparadas	X ² obs	g.l.	P
Cráneo				
completo	EP, LCeri, LCcav	95,0	5	0,00
medio	LCHeri, LCHcav,	59,9	5	0,00
maxilar	FrRiver	8,9	5	0,11
fragmento		90,2	5	0,00
Mandíbula				
completa	EP, LCeri, LCcav,	75,4	7	0,00
I:	LCHeri, LCHcav,	38,6	7	0,00
II	Tenn, Phil,	44,7	7	0,00
III	FrRiver	10,8	7	0,14
fragmento		24,8	7	0,00
Molares				
aislado entero	EP, LCeri, LCcav,	5,7	7	0,22
in situ entero	LCHeri, LCHcav	6,7	7	0,15
Incisivos				
aislado entero	EP, LCeri, LCcav,	29,2	4	0,00
in situ entero	LCHeri, LCHcav	28,7	4	0,00
Extremidades				
completo	EP, LCeri, LCcav;	77,8	7	0,00
proximal	LCHeri, LCHcav,	49,2	7	0,00
distal	Tenn, Phil,	44,7	7	0,00
Pelvis y Escápula				
completo	EP, LCeri, LCcav,	78,1	7	0,00
	LCHeri, LCHcav,			
	Tenn, Phil,			
	FrRiver			

FIGURA 3. Proporción de elementos post-craneanos (PC) y craneanos (C). EP = El Pangué; LC = La Campana; LCH = Las Chilcas. Barras negras = restos de cricétidos; barras achuradas = restos de caviomorfos.

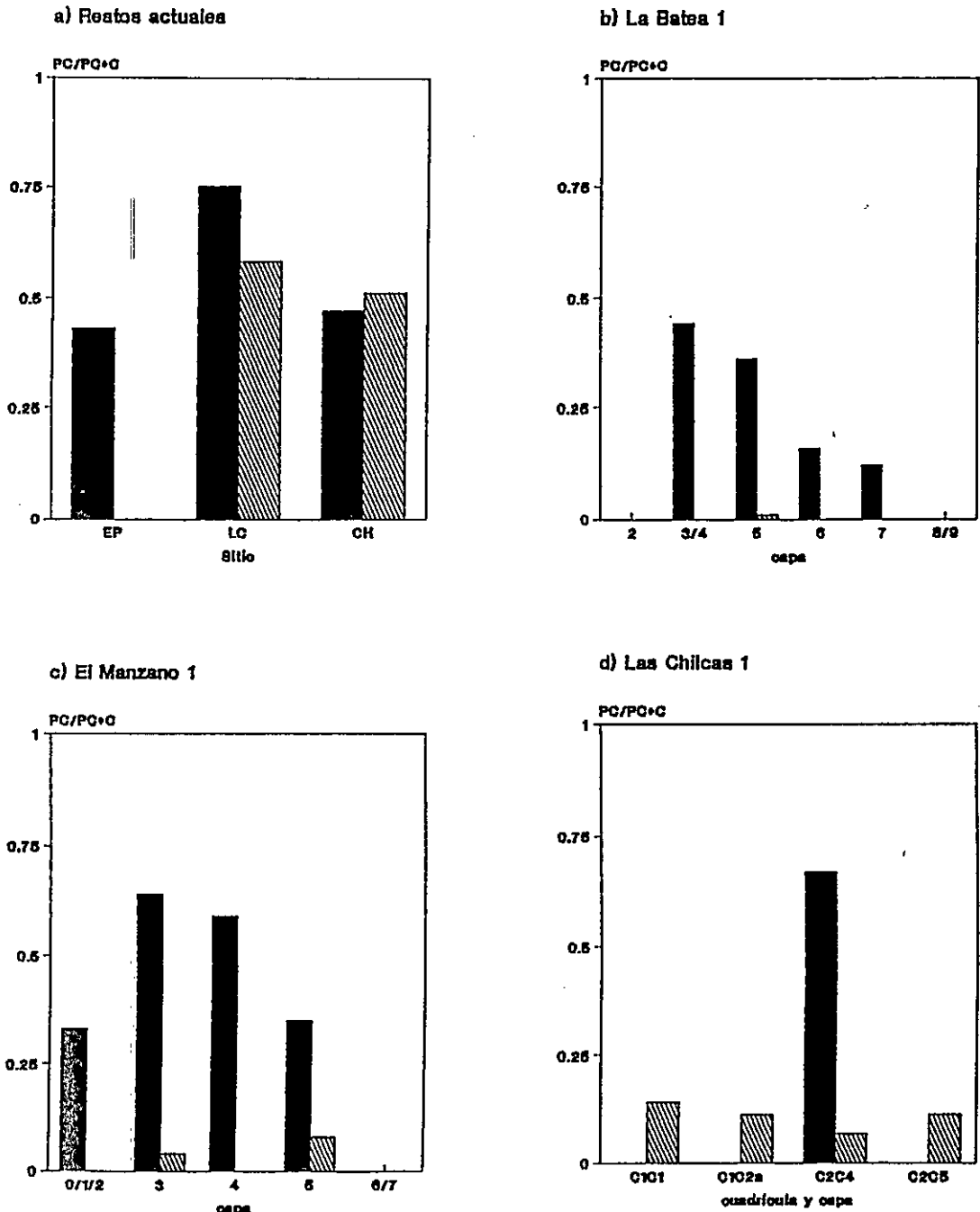
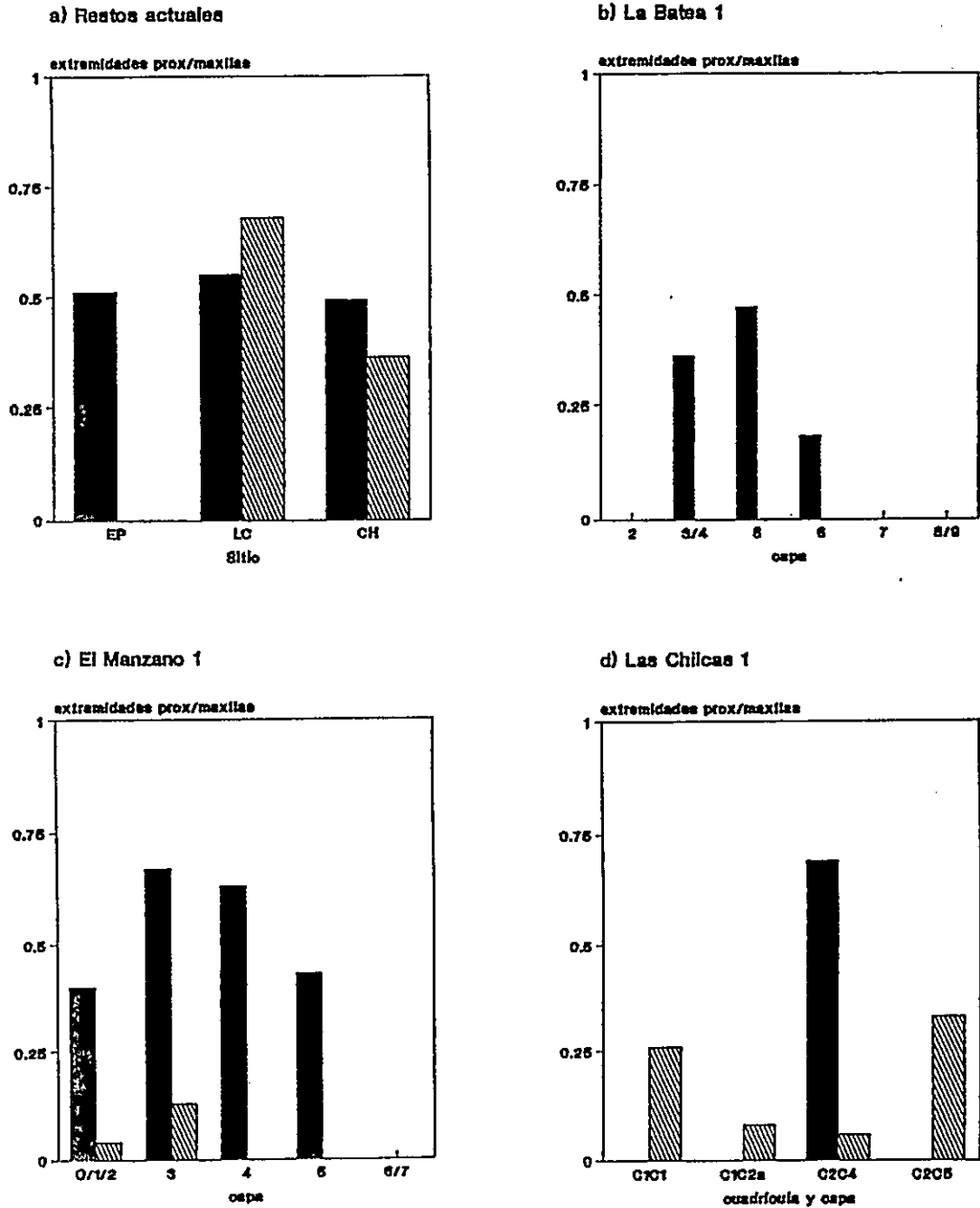


FIGURA 4. Proporción de fémures-húmeros (extremidades prox) y elementos craneanos mandibulares-maxilares (maxilas). EP = El Pangue; LC = La Campana; LCH = Las Chilcoas. Barras negras = restos de cricétidos; barras achuradas = restos de caviomorfos.



En ensambles óseos contemporáneos, el número de extremidades distales (tibia y radio) respecto a extremidades proximales (fémur y húmero) se presenta siempre cercana a la unidad, sin mostrar diferencias significativas entre los ensambles contemporáneos chilenos ($X^2 = 1,3$; g.l. = 4; $P = 0,85$; Fig. 5a). Esto indica que existe una depositación insesgada entre estos elementos óseos.

Los ensambles óseos generados por poblaciones chilenas de *T. alba* presentan diferencias en el número de molares observados respecto al total de molares esperados si los individuos hubiesen sido regurgitados completos ($X^2 = 131,1$; g.l. = 4; $P \ll 0,001$; Fig. 6a). Los ensambles óseos de La Campana muestran la mayor pérdida de molares, particularmente en el caso de los cricétidos. Los ensambles restantes muestran un 60% de pérdida aproximada de molares. Un patrón similar emerge al evaluar la proporción de incisivos observados respecto al esperado en ensambles de *T. alba* contemporáneos ($X^2 = 52,7$; g.l. = 4; $P \ll 0,001$; Fig. 7a).

El número de molares (y/o incisivos) aislados respecto al total de alvéolos maxilares y mandibulares encontrados en el ensamble indican la pérdida de maxilares y/o mandíbulas. En Chile, esta proporción de molares es altamente variable ($X^2 = 118,9$; g.l. = 4; $P \ll 0,001$; Fig. 8a). El ensamble óseo encontrado en El Pangue y el de los

FIGURA 5. Proporción de tibias y radios (extrm dist) y fémures y húmeros (extrm prox). EP = El Pangue; LC = La Campana; LCH = Las Chilcas. Barras negras = restos de cricétidos; barras achuradas = restos de caviomorfos.

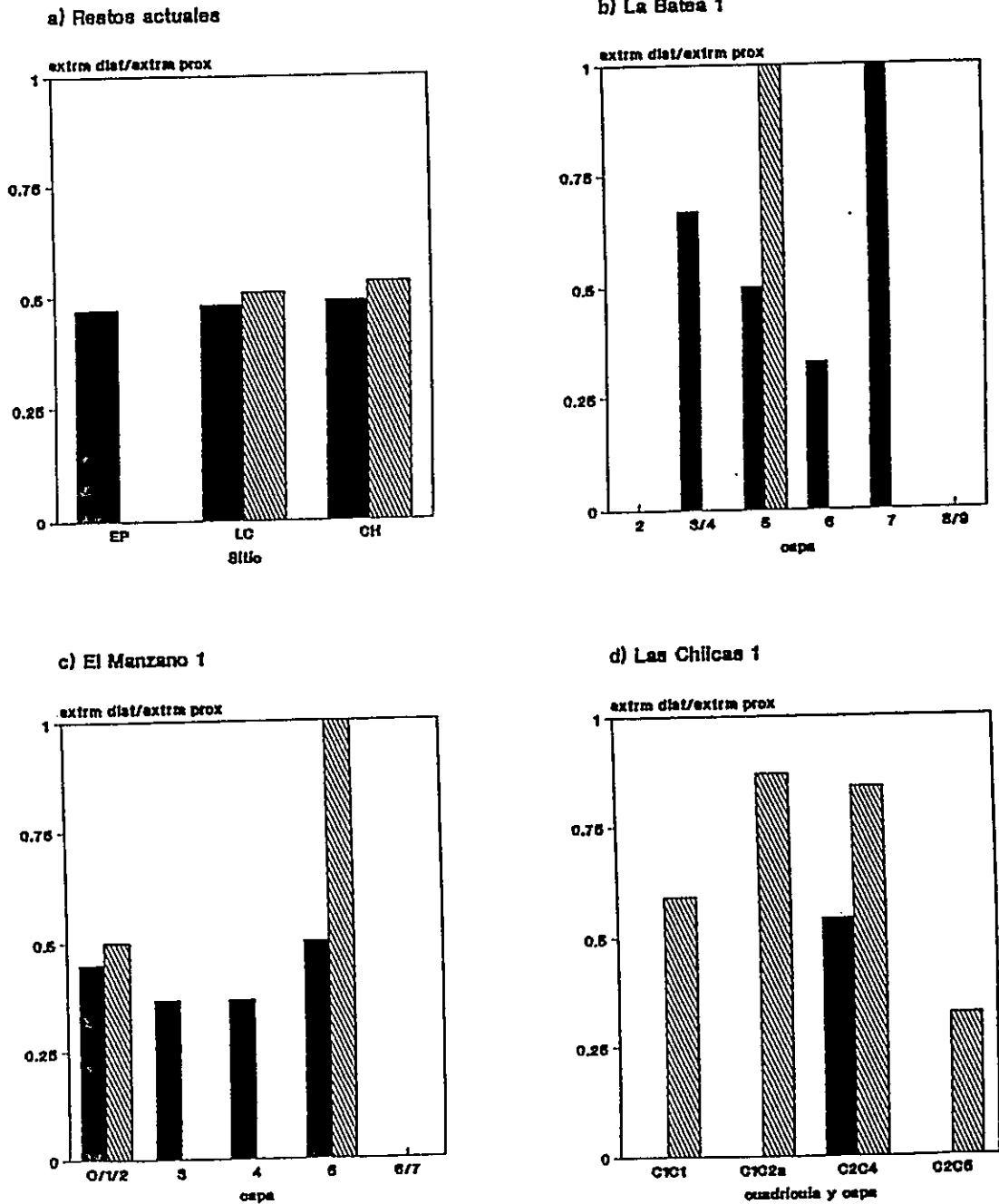


FIGURA 6. Proporción de molares observados (molar obs) y total de molares esperados (total esp). EP = El Pangue; LC = La Campana; LCH = Las Chilcas. Barras negras = restos de cricétidos; barras achuradas = restos de caviomorfos.

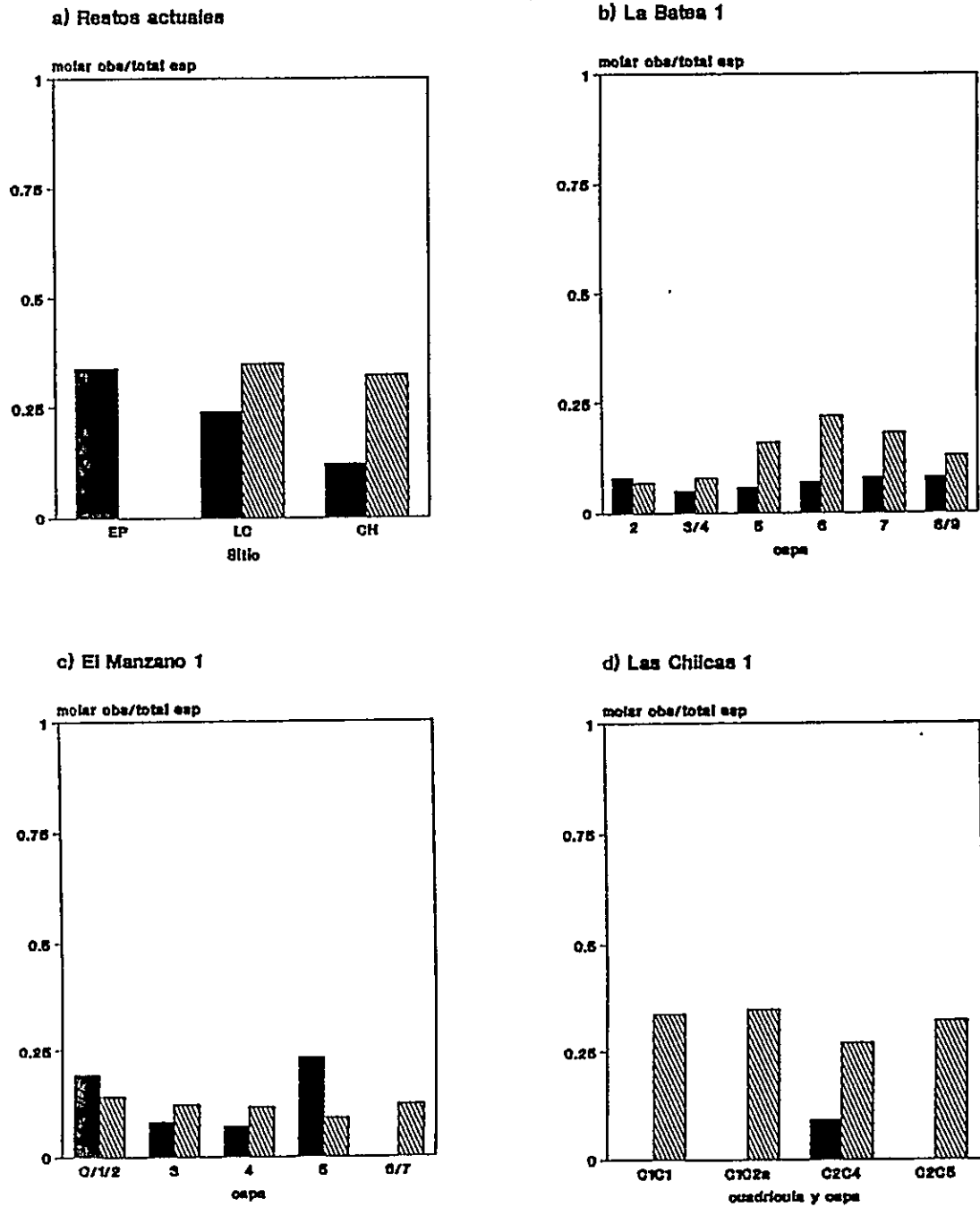


FIGURA 7. Proporción de incisivos observados (incisivos obs) y total de incisivos esperados (total esp). EP = El Pangue; LC = La Campana; LCH = Las Chilcas. Barras negras = restos de cricétidos; barras achuradas = restos de caviomorfos.

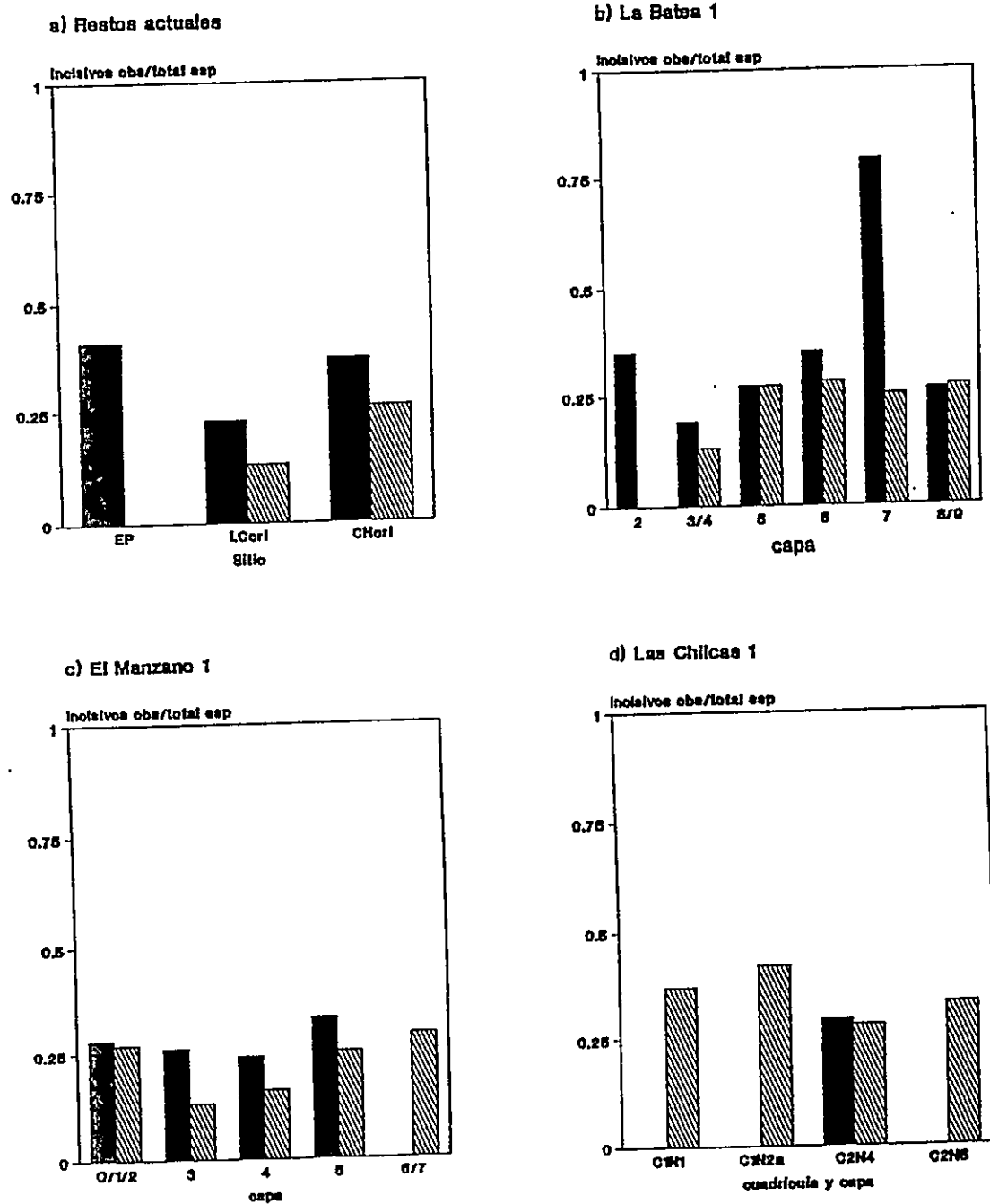
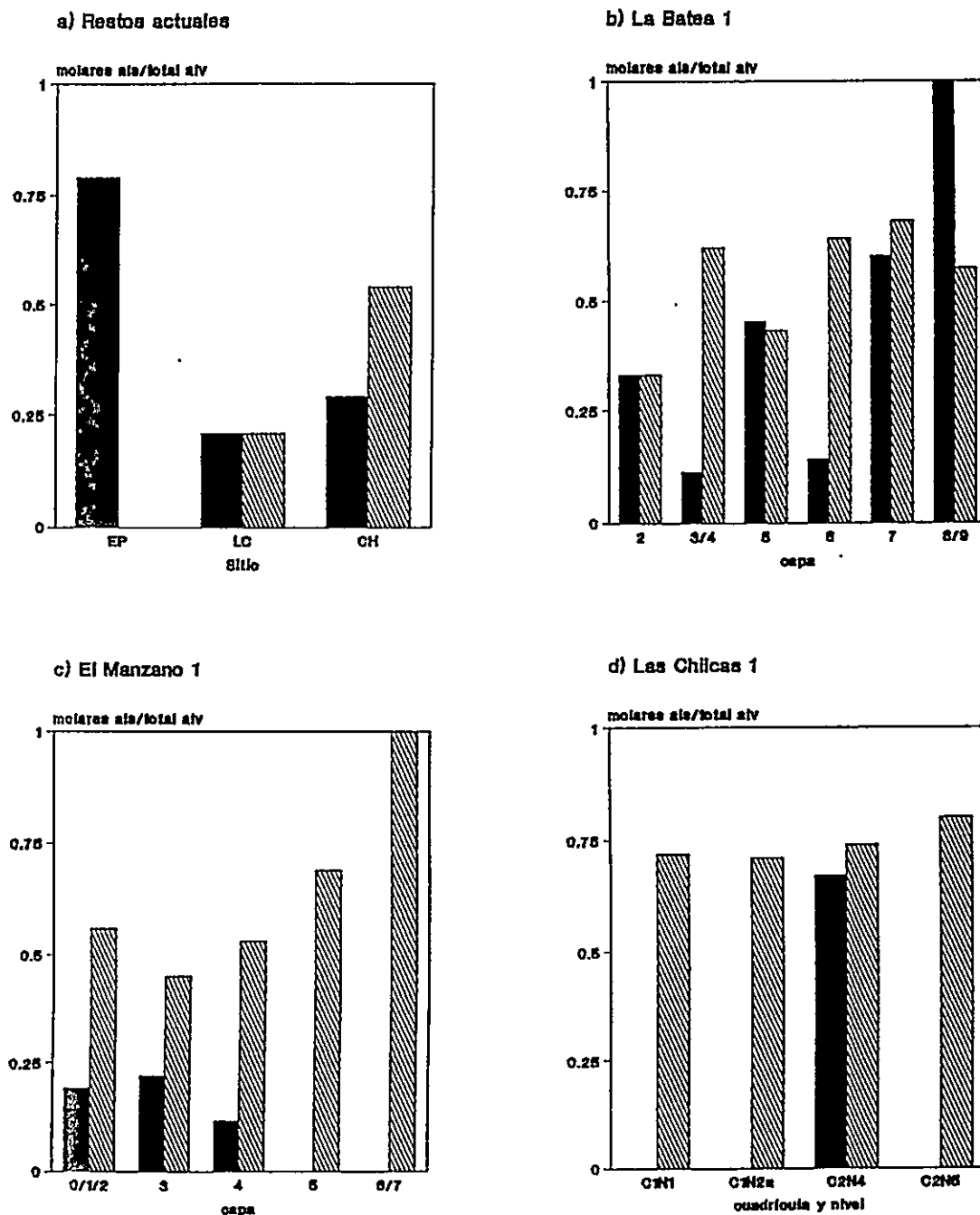


FIGURA 8. Proporción de molares aislados (molares ais) y total de alvéolos (total alv). EP = El Pangue; LC = La Campana; LCH = Las Chilcas. Barras negras = restos de cricétidos; barras achuradas = restos de caviomorfos.



caviomorfos de Las Chilcas presentan alta pérdida de maxilares y mandíbulas. Mientras que en La Campana y en los restos de cricétidos de Las Chilcas, ésta es baja. Existe además, pérdida importante de alvéolos de incisivos generando una sobrerrepresentación de incisivos en los ensambles analizados, particularmente en el caso de los cricétidos ($X^2 = 16,4$; g.l. = 4; $P = 0,002$; Fig. 9a). La proporción de molares quebrados respecto al total recuperado se mantiene constante y cercana a cero en todos los ensambles contemporáneos ($X^2 = 7,0$; g.l. = 4; $P = 0,13$; Fig. 10a) y para los incisivos esta proporción es efectivamente cero en todos los ensambles contemporáneos, por lo que no se muestra en forma gráfica.

Ensamblés óseos zooarqueológicos.

Se analizaron 3.097 especímenes (NISP) en los ensambles fósiles de la Batea 1, El Manzano 1 y Las Chilcas 1, los cuales representan 478 individuos. (Tabla 8). En la Batea 1 el número restos craneanos de caviomorfos en general excede al total de restos craneanos de cricétidos. (Tabla 9). El número de restos post-cranenanos es en general bajo, siendo nulo para los caviomorfos recuperados desde este sitio (Tabla 9). El Manzano 1 muestra un mayor número de especímenes de roedores cricétidos, respecto a La Batea 1 (Tabla 10). Los restos post-cranenanos de roedores caviomorfos son escasos en este sitio, encontrándose sólo

FIGURA 9. Proporción de incisivos aislados y total de alvéolos (total alv). EP = El Pangue; LC = La Campana; LCH = Las Chilcas. Barras negras = restos de cricétidos; barras achuradas = restos de caviomorfos.

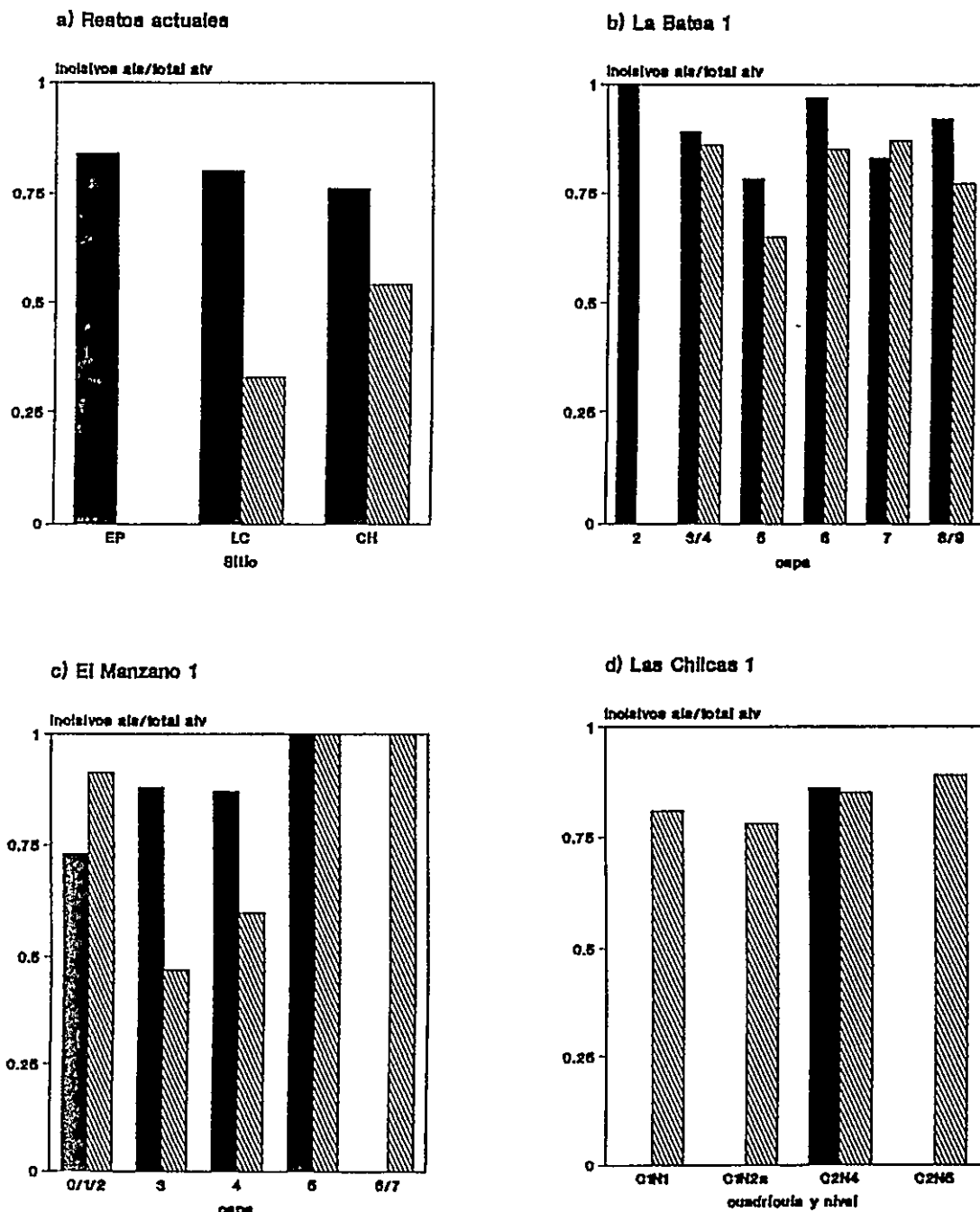


FIGURA 10. Proporción de molares quebrados (molares queb) y total de molares. EP = El Pangué; LC = La Campana; LCH = Las Chilcas. Barras negras = restos de cricétidos; barras achuradas = restos de caviomorfos.

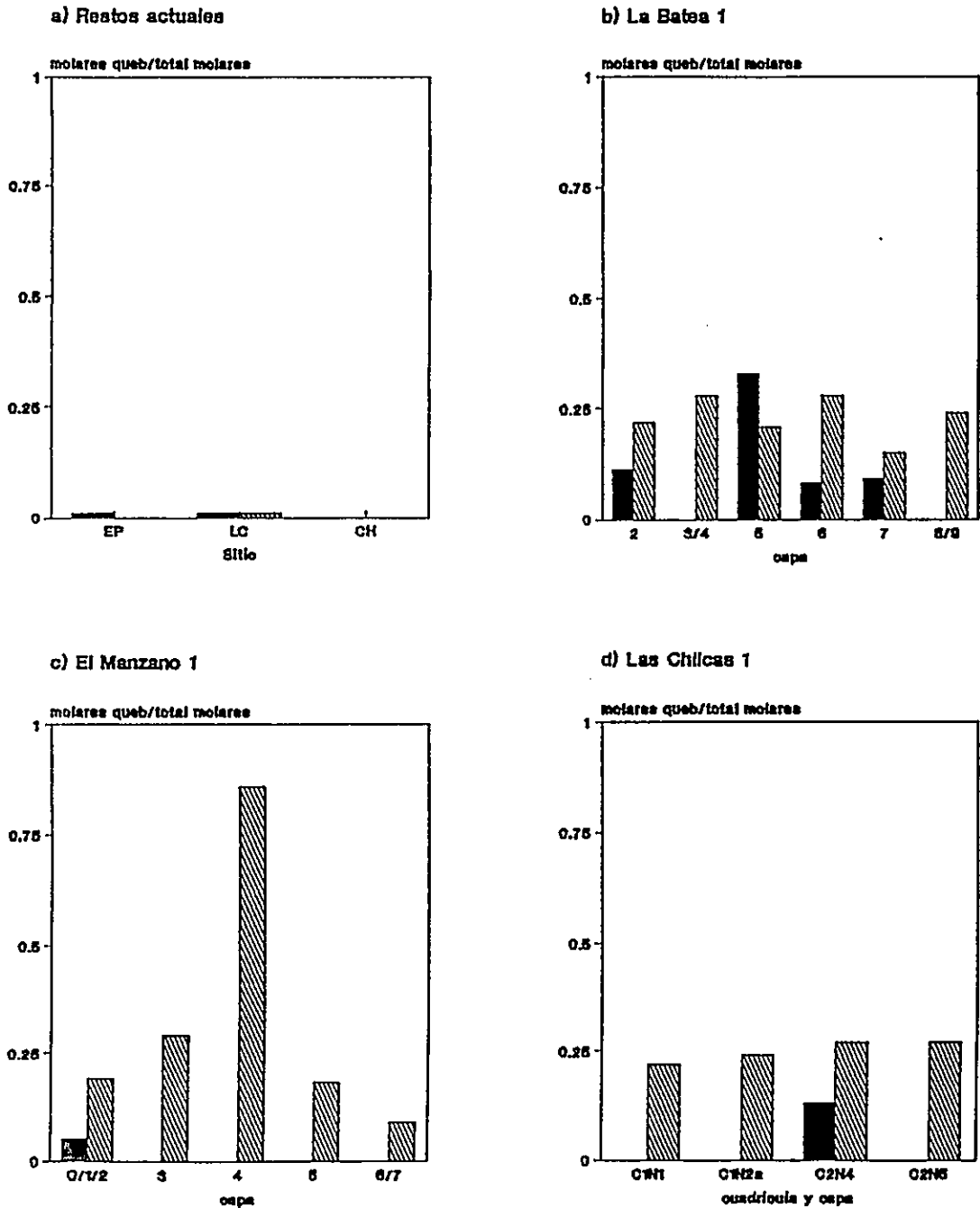


TABLA 8. NISP y MNI analizados en ensambles fósiles para cada capa y/o cuadrícula.

Sitio, capa o nivel	Fechas	NISP	MNI
El Manzano 1			
Capa 0/1/2		330	54
Capa 3	1.500 AP (a)	291	49
Capa 4		74	18
Capa 5		41	8
Capa 8/7	8.800 ± 120 AP (b)	23	5
Sub Total		759	132
La Batea 1			
Capa 2		37	14
Capa 3/4	1.500 ± 280 AP (b)	92	32
Capa 5	2.300 ± 130 AP (b)	151	31
Capa 6	4.400 ± 180 AP (b)	349	80
Capa 7		197	42
Capa 8/9	5.500 ± 250 AP (b)	115	32
Sub Total		941	211
Las Chilcas 1			
Cuadrícula 1 Capa 1	1.380 ± 120 AP (b)	403	29
Capa 2a	1.930 ± 110 AP (b)	214	15
Cuadrícula 2 Capa 4	700 ± 70 AP (b)	523	80
Capa 5	1.400 AP (a)	257	31
Sub Total		1.387	135
Total		3.087	478

(a) fechado cultural

(b) fechado radiocarbónico

TABLA 9. NISP y MNI para cada elemento óseo en La Batea 1.

Restos de cricétidos

elemento	Capa 2	Capa 3/4	Capa 5	Capa 6	Capa 7	Capa 8/9
maxilar	0	0	1	2	1	1
mandíbula	3	14	5	7	4	2
molar						
superior	1	0	2	8	4	4
inferior	7	13	8	8	6	8
incisivo						
superior	10	5	3	4	4	4
inferior	7	18	5	4	7	9
Sub Total	28	48	22	29	28	28
fémur	0	2	3	2	0	0
tibia	0	7	4	1	0	0
peroné	0	1	0	0	0	0
ulna	0	2	0	1	0	0
radio	0	3	0	0	0	0
húmero	0	3	1	1	0	0
pelvis	0	0	2	0	0	0
escápula	0	1	0	0	0	0
Sub Total	0	19	10	5	0	0
Total						
NISP	28	87	32	34	28	28
MNI	8	22	11	14	10	9

Restos de caviomorfos

elemento	Capa 2	Capa 3/4	Capa 5	Capa 6	Capa 7	Capa 8/9
maxilar	0	2	9	9	6	0
mandíbula	2	4	20	32	12	12
molar						
superior	3	2	10	88	48	13
inferior	4	11	51	136	85	41
incisivo						
superior	0	1	10	23	14	10
inferior	0	5	19	49	28	13
Sub Total	9	25	119	315	171	89
fémur	0	0	0	0	0	0
tibia	0	0	0	0	0	0
peroné	0	0	0	0	0	0
ulna	0	0	0	0	0	0
radio	0	0	0	0	0	0
húmero	0	0	0	0	0	0
pelvis	0	0	0	0	0	0
escápula	0	0	0	0	0	0
Sub Total	0	0	0	0	0	0
Total						
NISP	9	25	119	315	171	89
MNI	6	10	20	46	32	23

tres fémures, un radio y un húmero en toda la muestra. El ensamble óseo fósil más numeroso proviene de Las Chilcas 1 (Tabla 11). En este sitio los restos de roedores cricétidos se encuentran restringidos sólo al nivel 4 de la Cuadrícula 2 (Tabla 11).

El porcentaje de completitud cambia entre los ensambles fósiles en todas las capas, siendo éste en general más bajo en los restos óseos de La Batea 1 y los restos de caviomorfos de El Manzano 1, respecto a Las Chilcas 1 (Tabla 12). La Batea muestra el porcentaje de completitud total más bajo para restos de roedores cricétidos (Tabla 12). La completitud craneana se presenta casi siempre más alta que la post-craneana entre los ensambles fósiles analizados (Tabla 12).

Los restos óseos de caviomorfos se encuentran altamente fragmentados en cualquiera de los ensambles fósiles analizados (Tablas 13, 14 y 15). El número de cráneos completos o cráneos medios en las capas analizadas es escaso. Las mandíbulas fragmentadas se encuentran entre las categorías más numerosas. Los molares recuperados se conservan en su mayoría enteros ya sea *in situ* o aislados, mientras que los incisivos generalmente están aislados y quebrados. Los restos de cricétidos muestran grados de fragmentación menores: aparecen mandíbulas completas, gran cantidad de molares *in situ* enteros e incisivos aislados enteros. Además se observan elementos distales completos,

TABLA 10. NISP y MNI para cada elemento óseo en 'El Manzano
1.

Restos de cricétidos

elemento	Capa 0/1/2	Capa 3	Capa 4	Capa 5
maxilar	10	8	3	2
mandíbula	19	19	4	2
molar				
superior	24	8	2	4
inferior	30	18	4	3
incisivo				
superior	12	14	4	2
inferior	17	20	5	2
Sub Total	112	87	22	15
fémur	7	29	10	2
tibia	11	18	5	2
peroné	1	2	0	0
úlna	5	14	0	0
radio	6	12	2	1
húmero	14	21	2	1
pelvis	4	10	2	1
escápula	3	4	0	0
Sub Total	51	110	21	7
Total				
NISP	163	197	43	22
MNI	19	24	7	2

Restos de caviomorfos

elemento	Capa 0/1/2	Capa 3	Capa 4	Capa 5	Capa 6/7
maxilar	8	4	0	0	0
mandíbula	14	16	8	3	0
molar					
superior	38	17	3	5	6
inferior	51	39	15	4	5
incisivo					
superior	19	5	2	3	4
inferior	34	10	5	3	8
Sub Total	164	91	31	18	23
fémur	1	2	0	0	0
tibia	0	0	0	1	0
peroné	0	0	0	0	0
ulna	0	0	0	0	0
radio	1	0	0	0	0
húmero	0	1	0	0	0
pelvis	1	0	0	0	0
escápula	0	0	0	0	0
Sub Total	3	3	0	1	0
Total					
NISP	167	94	31	19	23
MNI	35	25	9	6	5

TABLA 11. NISP y MNI para cada elemento óseo en Las Chilcas

1. Cuad = cuadrícula; cri = restos de cricétidos; cav = restos caviomorfos.

elemento	Cuad 1 Capa 1 cav	Cuad 1 Capa 2a cav	Cuad 2 Capa 4 cri	Cuad 2 Capa 4 cav	Cuad 2 Capa 5 cav
maxilar	21	6	3	15	9
mandíbula	27	18	5	35	11
molar					
superior	115	48	6	109	64
inferior	119	80	6	178	64
incisivo					
superior	33	16	7	22	11
inferior	36	27	11	53	25
Sub Total	351	193	138	412	164
fémur	9	2	11	2	9
tibia	20	12	17	9	3
peroné	0	0	0	0	1
ulna	5	2	4	5	4
radio	6	2	4	7	1
húmero	9	0	7	1	2
pelvis	1	3	1	3	2
escápula	2	0	1	1	0
Sub Total	52	21	45	28	22
Total					
NISP	403	214	83	440	208
MNI	29	15	11	49	19

TABLA 12. Porcentaje de completitud para cada elemento óseo en La Batea 1, El Manzano 1 y Las Chilcas 1. Abreviaciones como en Tabla 11.

La Batea 1, roedores oricéidos

elemento óseo	Capa 2	Capa 3/4	Capa 5	Capa 6	Capa 7	Capa 8/9
maxilares	0	0	4,5	7,1	5,0	5,6
mandíbula	18,7	20,4	22,7	25,0	20,0	11,1
molar superior	2,1	0	3,0	7,1	6,7	7,4
molar inferior	15,6	9,8	9,1	7,1	10,0	11,1
incisivo superior	62,5	11,4	13,6	57,1	20,0	22,2
incisivo inferior	43,7	36,4	59,1	50,0	35,0	50,0
Ri Cráneo	17,5	10,9	9,5	18,2	13,0	14,4
fémur	0	4,5	13,6	3,6	0	0
tibia	0	15,9	18,2	3,6	0	0
peroné	0	2,3	0	0	0	0
ulna	0	4,5	0	3,6	0	0
radio	0	6,8	0	0	0	0
húmero	0	6,8	4,5	3,6	0	0
pelvis	0	2,9	9,1	0	0	0
escápula	0	0	0	0	0	0
Ri Post-Cráneo	0	5,8	6,5	2,6	0	0
Ri Total	2,1	8,1	7,6	5,6	2,8	1,9

La Batea 1, roedores cavionorfos

elemento óseo	Capa 2	Capa 3/4	Capa 5	Capa 6	Capa 7	Capa 8/9
maxilares	0	10,0	22,5	9,9	8,4	0
mandíbula	12,5	20,0	50,0	34,8	16,6	27,9
molar superior	4,7	10,0	6,2	17,9	18,0	7,1
molar inferior	6,2	55,0	31,8	36,9	25,4	22,3
incisivo superior	0	5,0	25,0	25,0	21,9	15,2
incisivo inferior	0	25,0	47,5	53,3	43,7	34,8
Ri Cráneo	8,4	10,4	24,8	28,5	20,6	16,7
fémur	0	0	0	0	0	0
tibia	0	0	0	0	0	0
peroné	0	0	0	0	0	0
ulna	0	0	0	0	0	0
radio	0	0	0	0	0	0
húmero	0	0	0	0	0	0
pelvis	0	0	0	0	0	0
escápula	0	0	0	0	0	0
Ri Post-Cráneo	0	0	0	0	0	0
Ri Total	1,9	3,3	8,1	5,0	3,1	2,8

TABLA 12. Continuación

El Manzano 1, roedores criótidós

elemento óseo	Capa 0/1/2	Capa 3	Capa 4	Capa 5
maxilares	31,6	18,7	21,4	50,0
mandíbula	50,0	37,5	28,6	50,0
molar superior	21,0	11,1	7,1	33,3
molar inferior	28,3	25,0	4,3	25,0
incisivo superior	31,6	29,2	28,6	50,0
incisivo inferior	44,7	41,7	35,7	50,0
Ri Cráneo	29,5	18,1	15,7	37,5
fémur	18,4	60,4	71,4	50,0
tibia	28,9	37,5	35,7	50,0
peroné	2,8	4,2	0	0
ulna	13,2	20,2	0	0
radio	15,8	25,0	14,3	25,0
húmero	38,8	43,7	14,3	25,0
pelvis	10,5	20,8	14,3	25,0
escápula	7,9	6,3	0	0
Ri Post-Cráneo	18,8	32,1	21,4	25,0
Ri Total	23,1	31,2	22,2	30,6

El Manzano 1, roedores caviomorfos

elemento óseo	Capa 0/1/2	Capa 3	Capa 4	Capa 5	Capa 8/7
maxilares	11,4	8,0	0	0	0
mandíbula	20,0	32,0	33,3	25,0	0
molar superior	13,8	8,5	42,0	10,4	15,0
molar inferior	18,2	20,0	20,8	8,3	12,5
incisivo superior	27,1	10,0	11,1	25,0	40,0
incisivo inferior	48,6	20,0	27,8	25,0	80,0
Ri Cráneo	18,5	15,2	14,4	12,5	19,2
fémur	1,4	4,0	0	0	0
tibia	0	0	0	8,3	0
peroné	0	0	0	0	0
ulna	0	0	0	0	0
radio	1,4	0	0	0	0
húmero	0	2,0	0	0	0
pelvis	1,4	0	0	0	0
escápula	0	0	0	0	0
Ri Post-Cráneo	0,8	0,9	0	1,1	0
Ri Total	4,0	5,1	3,7	3,7	10,5

TABLA 12. Continuación

Las Chilcas 1

elemento óseo	Cuad 1 Nivel 1 cav	Cuad 1 Nivel 2 cav	Cuad 2 Nivel 4 cri	Cuad 2 Nivel 4 cav	Cuad 2 Nivel 5 cav
maxilaron	41,3	23,3	13,0	15,3	23,7
mandíbula	48,6	53,3	22,7	35,7	28,3
molar superior	48,6	40,0	10,6	27,8	42,1
molar inferior	51,2	66,7	9,1	45,4	42,1
incisivo superior	56,9	53,3	31,8	22,4	28,3
incisivo inferior	62,1	90,0	50,0	54,1	60,5
Ri Cráneo	50,8	53,9	17,7	35,0	39,5
femur	15,5	8,7	50,0	2,0	21,1
tibia	34,5	40,0	77,3	9,2	7,9
peroné	0	0	0	0	2,6
ulna	8,6	8,7	18,2	5,1	10,3
radio	10,3	6,7	18,2	7,1	2,3
húmero	15,5	0	31,8	1,0	5,8
pelvis	12,1	10,0	4,5	3,1	5,2
escápula	10,4	0	4,5	1,0	0
Ri Post-Cráneo	15,3	10,0	28,2	4,1	7,5
Ri Total	21,7	16,3	26,8	8,8	11,4

TABLA 13. Fragmentación ósea: NISP por categoría de fragmentación en La Batea 1.

Restos de oricótidios

categoría fragmentación	Capa 2	Capa 3/4	Capa 5	Capa 6	Capa 7	Capa 8/9
Cráneo						
completo	0	0	0	0	0	0
medio	0	0	0	0	0	0
maxilar	0	0	1	2	1	1
fragmento	0	0	0	0	0	0
Mandíbula						
completa	0	2	0	0	0	0
I	3	3	0	2	1	2
II	0	0	0	1	0	0
III	0	0	1	0	1	0
fragmento	0	0	4	4	2	0
Molar						
aislado entero	1	1	1	1	2	1
aislado queb	0	0	4	0	1	0
in situ entero	0	12	3	10	7	9
in situ queb	1	0	0	1	0	0
Incisivos						
aislado entero	9	5	2	2	4	4
aislado queb	0	12	5	5	0	0
in situ entero	2	4	0	0	1	1
in situ queb	0	0	1	1	0	0
Extremidades						
completo	0	2	0	0	0	0
proximal	0	0	2	2	0	0
medio	0	4	4	2	0	0
distal	0	0	2	1	0	0
Pelvis y escápula						
completo	0	0	0	0	0	0
quebrado	0	1	2	0	0	0
Total						
NISP	28	67	32	34	26	26
MNI	8	22	11	14	10	8

TABLA 13. Continuación.

Restos de oviomorfos

categoria fragmentación	Capa 2	Capa 3/4	Capa 5	Capa 6	Capa 7	Capa 8/9
Cráneo						
completo	0	0	0	0	0	0
medio	0	0	0	0	0	0
maxilar	0	0	0	0	5	0
fragmento	0	2	3	3	1	0
Mandíbula						
completa	1	0	1	4	1	3
I	0	0	3	5	1	2
II	1	2	12	10	0	4
III	0	1	0	1	1	1
fragmento	0	1	4	12	3	2
Molar						
aislado entero	5	5	27	113	77	37
aislado queb.	2	5	10	70	10	17
in situ entero	0	3	10	14	15	0
in situ queb.	0	0	0	5	1	0
Incisivos						
aislado entero	0	0	2	3	5	10
aislado queb.	0	4	24	53	29	10
in situ entero	0	0	0	5	2	2
in situ queb.	0	2	3	11	0	1
Extremidades						
completo	0	0	0	0	0	0
proximal	0	0	0	0	0	0
medio	0	0	0	0	0	0
distal	0	0	0	0	0	0
Pelvis y Escápula						
completo	0	0	0	0	0	0
quebrado	0	0	0	0	0	0
Total						
NISP	9	25	119	315	171	89
MNI	6	10	20	46	32	23

TABLA 14. Fragmentación ósea: NISP por categoría de fragmentación en El Manzano 1.

Restos de cricétidos

categoría fragmentación	Capa 1/2	Capa 3	Capa 4	Capa 5
Cráneo				
completo	0	0	0	0
medio	2	0	0	0
maxilar	0	2	2	1
fragmento	0	6	1	1
Handíbula				
completa	4	1	1	0
I	9	3	2	0
II	2	4	0	1
III	0	3	0	0
fragmento	4	8	1	1
Molar				
aislado entero	9	7	1	0
aislado queb	2	0	0	0
in situ entero	42	19	5	7
in situ queb	1	0	0	0
Incisivos				
aislado entero	4	14	3	2
aislado quebr	7	10	4	1
in situ entero	18	10	2	1
in situ queb	0	0	0	0
Extremidades				
completo	25	42	9	1
proximal	5	32	2	1
medio	2	5	2	3
distal	12	17	6	1
Pelvis y escápula				
completo	0	1	0	0
quebrado	7	13	2	1
Total				
NISP	163	197	43	22
HNI	19	24	7	2

TABLA 14. Continuación.

Roedores cavimorfos

categoria fragmentación	Capa 1/2	Capa 3	Capa 4	Capa 5	Capa 8/7
Cráneo					
completo	0	0	0	0	0
medio	0	0	0	0	0
maxilar	5	4	0	0	0
fragmento	3	0	0	0	0
Mandíbula					
completa	2	0	0	0	0
I	2	2	1	0	0
II	7	8	1	1	0
III	1	1	3	0	0
fragmento	2	5	1	2	0
Molar					
aislado entero	59	30	5	7	10
aislado queb	15	12	3	2	1
in situ entero	0	14	10	0	0
in situ queb	0	0	0	0	0
Incisivos					
aislado entero	14	4	1	3	0
aislado queb	29	7	2	2	12
in situ entero	6	4	2	0	0
in situ queb	4	0	2	1	0
Extremidades					
completo	0	0	0	0	0
proximal	2	2	0	0	0
medio	0	1	0	0	0
distal	0	0	0	1	0
Pelvis y					
escápula					
completo	0	0	0	0	0
quebrado	1	0	0	0	0
Total					
NISP	187	94	31	19	23
MNI	35	25	0	6	5

TABLA 15. Fragmentación ósea: NISP por categoría de fragmentación en Las Chilcas 1. Abreviaciones como en Tabla 11.

Categoría fragmentación	Cuad 1 Capa 1 cav	Cuad 1 Capa 2a cav	Cuad 2 Capa 4 cri	Cuad 2 Capa 4 cav	Cuad 2 Capa 5 cav
Cráneo					
completo	3	0	0	0	0
medio	0	1	0	0	0
maxilar	1	3	1	7	1
fragmento	17	2	2	8	8
Mandíbula					
completa	3	0	0	3	2
I	3	3	1	4	1
II	6	8	1	16	5
III	1	0	0	0	0
fragmento	14	5	3	12	3
Molar					
aislado entero	107	48	2	122	56
aislado queb	64	40	2	98	48
in situ entero	61	39	8	58	24
in situ queb	2	1	0	9	0
Incisivos					
aislado entero	14	9	6	18	5
aislado queb	40	26	6	43	28
in situ entero	8	6	6	7	4
in situ queb	7	2	0	7	1
Extremidades					
completo	12	4	5	1	4
proximal	19	3	12	13	8
medio	8	7	13	3	3
distal	10	4	13	7	3
Pelvis y Escápula					
completo	1	0	0	0	0
quebrado	2	3	2	4	2
Total					
NISP	403	214	83	440	206
MNI	29	15	11	49	19

especialmente en los primeros niveles de ocupación (Tablas 13, 14 y 15).

Los cricétidos recuperados desde La Batea 1 muestran baja proporción de elementos craneanos en los niveles más antiguos de ocupación (Fig. 3b). Para restos de caviomorfos esta proporción es igual a cero en todas las capas, exceptuando sólo la quinta capa (Fig. 3b). El número de elementos post-cranianos disminuye hacia las capas más antiguas. En El Manzano 1 se observa este mismo patrón, excepto por la anomalía de la Capa 0/1/2 (Fig. 3c). En Las Chilcas 1, la proporción de restos post-cranianos de caviomorfos respecto a los restos craneanos se mantiene baja en todas las capas (Fig. 3d). Lo opuesto ocurre con los restos de cricétidos, los cuales muestran una sobrerrepresentación en la única capa analizada. La disminución de elementos óseos hacia las capas más antiguas se mantiene al analizar la proporción de fémures y húmeros respecto del total de maxilares y mandíbulas de roedores cricétidos presentes en los sitios fósiles (Fig. 4b, c y d). La proporción de extremidades distales respecto a las proximales no presenta diferencias entre las capas tanto para cricétidos como para caviomorfos en La Batea 1 ($X^2 = 2,9$; g.l. = 4; $P = 0,57$) y en El Manzano 1 ($X^2 = 4,6$; g.l. = 6; $P = 0,61$; Fig. 5b y c). Sin embargo, en Las Chilcas 1 esto no ocurre y se observan diferencias significativas entre extremidades distales y proximales ($X^2 = 23,3$; g.l. =

TABLA 15. Fragmentación ósea: NISP por categoría de fragmentación en Las Chilcas 1. Abreviaciones como en Tabla 11.

Categoría fragmentación	Cuad 1 Capa 1 cav	Cuad 1 Capa 2a cav	Cuad 2 Capa 4 ori	Cuad 2 Capa 4 cav	Cuad 2 Capa 5 cav
Cráneo					
completo	3	0	0	0	0
medio	0	1	0	0	0
maxilar	1	3	1	7	1
fragmento	17	2	2	8	8
Mandíbula					
completa	3	0	0	3	2
I	3	3	1	4	1
II	6	8	1	18	5
III	1	0	0	0	0
fragmento	14	5	3	12	3
Molar					
aislado entero	107	48	2	122	56
aislado queb	64	40	2	98	48
in situ entero	61	39	8	58	24
in situ queb	2	1	0	9	0
Incisivos					
aislado entero	14	9	6	18	5
aislado queb	40	26	6	43	28
in situ entero	8	6	6	7	4
in situ queb	7	2	0	7	1
Extremidades					
completo	12	4	5	1	4
proximal	19	3	12	13	8
medio	8	7	13	3	3
distal	10	4	13	7	3
Pelvis y Escápula					
completo	1	0	0	0	0
quebrado	2	3	2	4	2
Total					
NISP	403	214	83	440	208
MNI	29	15	11	49	19

6; $P < 0,001$; Fig. 5d).

La Batea 1 muestra una mayor representación de molares observados de caviomorfos respecto a cricétidos (Fig. 6b). El mismo patrón aparece en El Manzano 1 y Las Chilcas 1 (Fig. 6c y d). La proporción de incisivos presentes en ensambles óseos fósiles es mayor que la observada para molares, tanto para cricétidos como para caviomorfos (Fig. 7b, c y d). Esta proporción de incisivos se asemeja a la proporción encontrada en ensambles óseos contemporáneos, indicando que hay una alta conservación de este elemento.

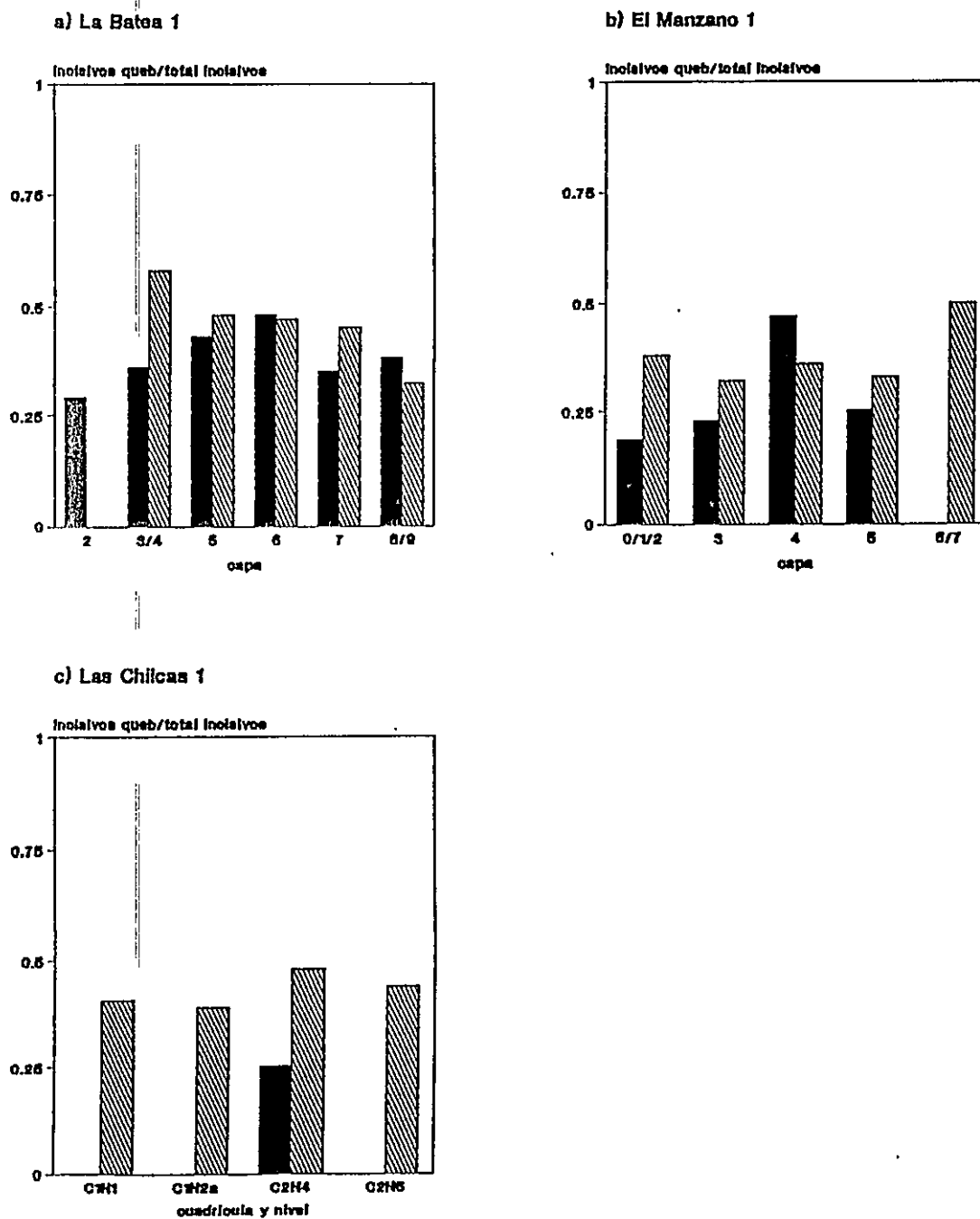
Existe pérdida de maxilares y mandíbulas en los restos zooarqueológicos de roedores caviomorfos en los tres sitios analizados (Fig. 8b, c y d). En los tres ensambles fósiles, la proporción de molares aislados es alta, especialmente para los restos de caviomorfos (Fig. 8b, c y d). Mientras que los incisivos se encuentran en su mayoría aislados (Fig. 9b, c y d).

La proporción de molares e incisivos quebrados en ensambles fósiles difiere de la observada en ensambles contemporáneos, siendo esta última menor que en la encontrada en ensambles fósiles (Fig. 10 y 11, respectivamente).

Ensambles contemporáneos v/s ensambles zooarqueológicos

Los ensambles zooarqueológicos de El Manzano 1 y La Batea 1 difieren en completitud respecto de los ensambles

FIGURA 11. Número de incisivos quebrados (ncisivos queb) y total de incisivos presentes en ensambles zooarqueológicos a) La Batea 1; b) El Manzano 1; c) Las Chilcas 1. Barras negras = restos de cricétidos; barras achuradas = restos de caviomorfos.



óseos contemporáneos de El Pangue y La Campana. Todos los niveles analizados difieren significativamente en completitud con los ensambles contemporáneos, independientemente del tipo de resto que se trate (Tabla 18). Los ensambles fósiles de La Batea 1 y El Manzano 1 difieren en fragmentación con los ensambles contemporáneos chilenos antes mencionados (Tabla 17). Estas diferencias se mantienen en todas las categorías de fragmentación, en todas las capas estudiadas y para los distintos tipos de restos. Algunos niveles fósiles no muestran diferencias con los ensambles contemporáneos, sin embargo éstas no develan un patrón consistente.

En un mismo sitio (Las Chilcas), el patrón óseo de una muestra fósil difiere del encontrado para una muestra ósea contemporánea, tanto en completitud como en la fragmentación de los restos recuperados (Tablas 18 y 19 respectivamente). La muestra contemporánea se presenta en general más completa y menos fragmentada que la muestra fósil. Por último, la composición específica de los ensambles zooarqueológicos y contemporáneos difiere, siendo la riqueza de especies mayor en los ensambles fósiles, donde alcanza 10 especies (Tabla 20).

TABLA 16. Porcentaje de completitud (Ri) craneano, post-craneano y total: comparación entre ensambles contemporáneos de El Pangue y La Campana v/s ensambles fósiles La Batea 1 y El Manzano 1. Sólo se explicitan los niveles zooarqueológicos comparados: EMi = El Manzano 1, Capa i; LBi = La Batea 1, Capa i; X^2 obs = X^2 observado; g.l.=grados de libertad.

Tipo completitud	Ensambls fósiles comparados	X^2 obs	g.l.	P
Ri Cráneo cricétidos	EH0/1/2, EH3	390,1	3	0,000
	LB3/4, LB5, LB6	631,7	5	0,000
caviomorfos	EH0/1/2, EH3	161,8	3	0,000
	LB5, LB6, LB7, LB8/9	257,2	5	0,000
Ri post-cráneo cricétidos	EH0/1/2, EH3	315,2	3	0,000
	LB3/4, LB5, LB6	706,5	5	0,000
caviomorfos	EH0/1/2, EH3	439,3	3	0,000
Ri Total cricétidos	EH0/1/2, EH3	360,4	4	0,000
	LB3/4, LB5, LB6	631,2	5	0,000
caviomorfos	EH0/1/2, EH3	329,5	3	0,000
	LB5, LB6, LB7, LB8/9	527,7	5	0,000

TABLA 17. Fragmentación elementos óseos: comparación ensambles contemporáneos chilenos de El Pangue y La Campana v/s ensambles fósiles La Batea 1 y El Manzano 1. Sólo se explicitan los niveles zooarqueológicos comparados: EMI = El Manzano 1, Capa i; LBi = La Batea 1, Capa i; X² obs = X² observado; g.l. = grados de libertad.

categoria fragmentación	Ensamblés fósiles comparados	X ² obs	g.l.	P	
Cráneo completo oricéttidos	EH012, EH3	12,5	4	0,014	
	cavimorfos	EH012	6,7	2	0,030
		LB5, LB6	11,8	3	0,009
Cráneo medio oricéttidos	EH012, EH3	17,9	4	0,001	
Maxilar aislado oricéttidos	EH012, EH3	11,5	4	0,020	
	cavimorfos	EH012	7,5	2	0,020
Fragmento maxilar oricéttidos	EH012, EH3	30,6	4	0,000	
	cavimorfos	EH012	12,1	2	0,002
		LB5, LB6	12,1	3	0,007
Mandíbula completa oricéttidos	EH012, EH3	54,4	4	0,000	
		LB34	25,2	3	0,000
	cavimorfos	EH012, EH3	34,9	3	0,000
		LB2, LB6	42,8	3	0,000
Mandíbula I oricéttidos	EH012, EH3	21,2	4	0,000	
		LB34	11,4	3	0,010
Mandíbula II cavimorfos	EH012, EH3	17,3	3	0,001	
		LB5, LB6	19,8	3	0,000
Mandíbula III oricéttidos	EH012, EH3	10,4	4	0,030	
Mandíbula fragmento oricéttidos	EH012, EH3	47,2	4	0,000	
		LB34	78,1	3	0,000
	cavimorfos	EH012, EH3	8,5	3	0,040
		LB5, LB6	11,9	3	0,000

TABLA 17. Continuación.

Categoría fragmentación	Ensamblajes fósiles comparados	X ^a obs	g.l.	p	
Molares aislados enteros	oricéctidos	EH012, EH3	13,4	4	0,010
	caviomorfos	EH012, EH3, EH4	118,8	4	0,000
		LB5, LB6, LB7, LB89	180,2	5	0,000
Molares aislados quebrados	caviomorfos	EH012, EH3, EH4	35,5	4	0,000
		LB5, LB6, LB7, LB89	79,8	5	0,000
Molares In situ enteros	oricéctidos	EH012, EH3	18,2	4	0,001
	caviomorfos	EH012, EH3, EH4	202,6	4	0,000
		EH5, EH6, EH7, EH89	393,4	5	0,000
Incisivos aislados enteros	oricéctidos	EH012, EH3	21,8	4	0,000
		LB2, LB34	23,3	4	0,000
	caviomorfos	EH012, EH3	10,2	3	0,020
		LB5, LB6, LB7, LB89	48,8	5	0,000
Incisivos In situ enteros	oricéctidos	EH012, EH3	80,8	4	0,000
		LB2, LB34	91,5	3	0,000
	caviomorfos	LB5, LB6, LB7, LB89	98,9	5	0,000
Extremidad completa	oricéctidos	EH012, EH3, EH4	288,8	5	0,000
		LB34	155,9	3	0,000
Extremidad proximal	oricéctidos	EH012, EH3, EH4	135,3	5	0,000
		LB34	30,1	3	0,000
Extremidad distal	oricéctidos	EH012, EH3, EH4	128,7	5	0,000
		LB34	72,8	3	0,000
Pelvis y Escápula	oricéctidos	EH3	10;1	3	0,020

TABLA 18. Completitud craneana, post-craneana y total: comparación restos contemporáneos Las Chilcas v/s ensamble fósil Las Chilcas 1. Abreviaciones como en Tabla 11. Números son z; (P).

completitud	Cuad 1 Capa 2 cav	Cuad 2 Capa 5 cav	Cuad 1 Capa 1 cav	Cuad 2 Capa 4 cri	Cuad 2 Capa 4 cav
Cráneo	10,8 (0,00)	1,9 (0,02)	-1,5 (0,9)	10,8 (0,00)	3,8 (0,00)
Post-cráneo	8,7 (0,00)	7,5 (0,00)	5,4 (0,00)	8,7 (0,00)	8,7 (0,00)
Total	5,1 (0,00)	8,5 (0,00)	3,9 (0,00)	7,7 (0,00)	10,5 (0,00)

TABLA 19. Fragmentación elementos óseos: comparación restos contemporáneos Las Chilcas v/s ensamble fósil Las Chilcas
1. Abreviaciones como en Tabla 12. Números son z; (P); (-) = sin datos.

categoria fragmentación	Cuad 1 Capa 2a cav	Cuad 1 Capa 1 cav	Cuad 2 Capa 3 cav	Cuad 2 Capa 4 cri	Cuad 2 Capa 4 cav	Cuad 2 Capa 5 cav
Cráneo						
completo	-	0 (0,5)	-	-	-	-
maxilar	-0,2 (0,00)	-	-	-	0,2 (0,42)	-
fragmento	1,0 (0,20)	-	-	-	-	-
Handíbula						
completa	-	4,8 (0,00)	-	-	5,6 (0,00)	3,7 (0,00)
I	-0,8 (0,00)	-	3,5 (0,00)	-0,9 (0,81)	-0,4 (0,65)	-0,1 (0,54)
II	-	-	-1,4 (0,9)	-1,1 (0,86)	-	-
fragmento	-	-	-	4,6 (0,00)	-	-
Molar aislado						
entero	-5,0 (0,00)	8,7 (0,00)	-8,5 (0,91)	-0,9 (0,82)	-8,5 (0,91)	-5,9 (0,9)
quebrado	-	-	-	-	-	-
Molar in situ						
entero	9,4 (0,00)	11,3 (0,00)	9,8 (0,00)	2,9 (0,00)	-12,9 (0,9)	11,1 (0,00)
quebrado	-	-	-	-	-	-
Incisivos aislado						
entero	2,9 (0,02)	3,3 (0,00)	3,5 (0,00)	-2,6 (0,9)	2,9 (0,02)	3,5 (0,00)
quebrado	-	-	-	-	-	-
Incisivos in situ						
entero	2,6 (0,00)	3,2 (0,00)	2,9 (0,00)	5,9 (0,00)	3,7 (0,00)	2,6 (0,00)
quebrado	-	-	-	-	-	-
Extremidades						
completo	5,9 (0,00)	6,9 (0,00)	-	15,6 (0,00)	7,4 (0,00)	5,9 (0,00)
proximal	-1,3 (0,9)	-3,8 (0,8)	-3,6 (3,9)	-6,9 (0,9)	-4,6 (0,8)	-3,7 (0,9)
medio	-	-	-	-	-	-
distal	-	-	-	-8,5 (0,9)	-	-
Pelvis y Escápula						
completo	-	0,7 (0,24)	-	-	-	-

TABLA 20. Composición específica de ensamblajes óseos contemporáneos y fósiles. ind = indeterminado

Ensamblajes contemporáneos

Especie	El Pangue	La Campana	Las Chiloas
Caviomorpha			
<i>Abrocoma bennetti</i>		X	X
<i>Ootodon lunatus</i>		X	
<i>Ootodon</i> sp.			X
Caviomorpha ind		X	X
Cricetidae			
<i>Abrothrix longipilis</i>	X	X	X
<i>Abrothrix olivaceus</i>	X	X	X
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	X	X	X
<i>Phyllotis darwini</i>	X	X	X
Cricetidae ind		X	X
Total especies	4	6	6

Ensamblajes fósiles

Especie	El Manzano 1	La Batea 1	Las Chilcas 1
Caviomorpha			
<i>Abrocoma bennetti</i>	X	X	X
<i>Aconaemys fuscus</i>	X	X	
<i>Ootodon degus</i>	X	X	X
<i>Ootodon lunatus</i>	X	X	
<i>Spalacopus cyanus</i>	X	X	X
<i>Ootodon</i> sp.	X		X
Caviomorpha ind	X	X	X
Cricetidae			
<i>Abrothrix longipilis</i>	X	X	X
<i>Abrothrix olivaceus</i>	X		
<i>Euneomys chinohilloides</i>		X	
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	X	X	X
<i>Phyllotis darwini</i>	X	X	X
Cricetidae ind.		X	X
Total especies.	10	9	7

DISCUSION

La ecología intenta explicar los patrones que se detectan en la naturaleza proponiendo las causas que los generan (Wiens 1984). Sin embargo, los patrones que caracterizan los ensambles animales prehistóricos, inferidos a través del análisis de muestras fósiles, pueden conducir a interpretaciones erróneas de las comunidades pasadas. Esto se debe en parte, a que las variaciones detectadas en el registro fósil son el resultado de los procesos tafonómicos y no a variaciones en los atributos ecológicos de las comunidades pretéritas. Así, para realizar paleorreconstrucciones más reales y precisas es fundamental conocer la naturaleza de dichas muestras fósiles, esto es conocer su historia tafonómica. Específicamente se deben conocer los potenciales sesgos que los agentes bióticos de depositación incorporan a las muestras fósiles.

En esta tesis se ha demostrado que una especie de depredador genera patrones de depositación óseo variables en completitud y fragmentación. Esto dificulta demostrar la participación de agentes acumuladores en la formación de una muestra fósil. Ello impide la demostración de los sesgos que la muestra zooarqueológica lleva asociados y dificulta finalmente la reconstrucción de la paleocomunidad.

A pesar de ello, los estudios actualistas hechos hasta este momento, realizados sobre la base de restos de micromamíferos depositados por depredadores, han supuesto que los depredadores generan ensambles óseos invariantes. Andrews (1990a) por ejemplo, caracteriza patrones de depositación óseo para diversos rapaces diurnos y nocturnos. Utiliza para ello datos de fragmentación y completitud provenientes de diferentes poblaciones de rapaces (Andrews 1990a). En esta tesis se demuestra, sin embargo, que las diferentes poblaciones de rapaces generan ensambles óseos distintos. Por lo tanto, la obtención de un patrón óseo único, producto de un promedio, reduce su validez analítica.

Las paleorreconstrucciones que ignoran la historia tafonómica de los ensambles zooarqueológicos pueden resultar particularmente erradas. Pearson & Pearson (1982) por ejemplo, reconstruyen la dinámica de ensambles de roedores en la Cueva Trafal (en Argentina) a partir de cambios observados directamente en la estructura y abundancia de los ensambles de roedores de la muestra fósil. Ellos basaron su análisis en el supuesto de que sólo Tyto alba habría depositado los roedores presentes en dicha cueva. Los autores ignoraron sin embargo, que numerosos agentes podrían haber participado en la formación del ensamble arqueozoológico (Wing 1980, Gifford 1981, Hockett 1991), y que la fauna fósil presente en la cueva Trafal,

podría no haber sido depositada solamente por *T. alba*. De esta manera, no todos los micromamíferos que componen el ensamble zoológico provendrían de las inmediaciones de la cueva. Por lo tanto la dinámica del ensamble de micromamíferos inferida a partir de los restos óseos presentes en la cueva, podría estar errada.

Diversos factores fisiológicos y conductuales podrían ser los causantes de la gran variabilidad observada en los patrones óseos producidos por depredadores contemporáneos (Kusmer 1990). Los huesos de un esqueleto podrían responder independientemente y al azar a los procesos tafonómicos que los afectan, lo que generaría un número muy grande de combinaciones posibles de fragmentación y de abundancia relativa en los ensambles óseos recuperados (Behrensmeier 1987). Comúnmente se ha descrito que los rapaces engullirían a las presas de menor tamaño completas produciendo ensambles óseos con baja fragmentación y alta completitud. Presas de mayor tamaño serían desmembradas antes de ser consumidas, produciendo durante este proceso ensambles óseos con mayor fragmentación y baja completitud (véase Reed & Reed 1925, Raczynsky & Ruprech 1974). Hasta ahora se ha supuesto que las conductas de este tipo eran específicas, produciendo finalmente ensambles óseos invariantes. Los resultados descritos en esta tesis demuestran sin embargo, que esta generalización es errónea.

La respuesta de los elementos óseos a variables

físicas podría determinar la alta variabilidad detectada en los ensambles zooarqueológicos. Para explicar dicha variabilidad son necesarios experimentos específicos que evalúen estas variables. Con ellos se pueden poner a prueba hipótesis como la de origen fluvial de los ensambles, o de sobrevivencia diferencial de huesos de distinta densidad (Wolff 1973, Korth 1979, Behrensmeyer 1984, Lyman 1984). Se controlaría así el patrón tafonómico característico de muestras fósiles por atributos intrínsecos de cada elemento óseo tales como densidad, forma o longitud de los huesos. Las causas particulares de la variabilidad detectada en los ensambles fósiles analizados en esta tesis se discuten en otra parte (Saavedra 1994).

A pesar de que el pasado es en definitiva no conocible (Damuth 1982), la identificación de los sesgos como estructuradores de las muestras fósiles permitiría un acercamiento más preciso a la reconstrucción de las comunidades prehistóricas. En este sentido, los trabajos tafonómicos como éste, enfatizan lo que es conocible a partir del análisis de ensambles fósiles y determinan lo que no es posible conocer a partir del mismo (Gifford 1981). Por ejemplo, dado que no es posible demostrar el origen de todos los restos de micromamíferos encontrados en sitios arqueológicos, los análisis de dieta del hombre prehistórico deberían incluir sólo aquellas porciones del ensamble zooarqueológico que presenten huellas de fuego o

corte, indicador inequívoco de un origen antrópico de los restos (e.g., Simonetti & Cornejo 1991). El resto de la muestra no debería ser incluida en dicho análisis.

La demostración de los sesgos particulares de muestras fósiles permitiría la realización de comparaciones directas entre ensambles arqueozoológicos diferentes. Las comparaciones entre paleocomunidades deberían restringirse, por ejemplo, sólo a muestras fósiles que posean sesgos idénticos. Dichas comparaciones carecerán de sentido si se desconocen los sesgos característicos de las muestras analizadas. Debido a que las diferencias (o similitudes) que puedan emerger de ellas podrían ser explicadas sólo por diferencias en los sesgos de cada muestra fósil y en ningún caso reflejarían las diferencias (o similitudes) entre las comunidades prehistóricas supuestamente comparadas.

Análisis paleoecológicos basados en muestras fósiles deberían incorporar estudios tafonómicos que permitan validar y dar fuerza a las paleorreconstrucciones. Para evaluar agentes de depositación ósea en ensambles zooarqueológicos se deberían incorporar nuevos parámetros. La presencia de restos óseos carbonizados por ejemplo, es prueba casi inequívoca de la participación del hombre en dicha acumulación; los puercoespines dejan marcas específicas en los huesos producto de su actividad roedora, facilitando la demostración de su participación en ensambles fósiles africanos (Brain 1980). Pruebas de

microscopía electrónica y análisis de contexto de la depositación ósea representan alternativas novedosas para demostrar la participación de depredadores en acumulaciones fósiles.

Explícitamente se ha mencionado que la utilización de la información tafonómica en el análisis de muestras fósiles debe pasar primero por una revisión de la demostración de existencia de patrones óseos (Hoffman 1988). Sin embargo, este trabajo representa el primer intento por demostrar la existencia de estos patrones y en poner a prueba la validez analítica de los patrones de depositación ósea.

Los patrones ecológicos son preservados en ensambles fósiles. Sin embargo, la maximización de la interpretación paleoecológica basada en un ensamble fósil cualquiera, dependerá del conocimiento que se tenga de los procesos tafonómicos que participaron en su formación (Behrensmeyer 1987, 1991). Por esto, la determinación precisa de agentes tafonómicos es de importancia crucial para la realización de modelos tafonómicos que faciliten los análisis de las comunidades prehistóricas. Sin estos modelos, todos los análisis posteriores basados en muestras fósiles deberán realizarse con máxima cautela (Bonnischen 1989). Esto permitirá generar paleorreconstrucciones más poderosas y los patrones que de ellas emerjan reflejarán mejor la dinámica de los ensambles animales en el pasado, entregando

con ello una herramienta más eficaz para conocer los mecanismos que han estructurado las comunidades a través de su historia.

REFERENCIAS

- ANDREWS P (1990a) Owls, caves and fossils. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- ANDREWS P (1990b) Small mammal taphonomy. En: Lindsay EH, V Fahlbush & P Main (eds). European Neogene mammal chronology. Plenum Press, New York: 487-494.
- ANDREWS P & EMN EVANS (1983) Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. Paleobiology 9: 289-307.
- AVERY DM (1992a) Micromammals and the environment of early pastoralists at Spoeg River, western Cape Province, South Africa. South African Archaeological Bulletin 47: 116-121.
- AVERY DM (1992b) Man and/or climate? Environmental degradation and micromammalian community structure in South Africa during the last millenium. South African Journal of Science 88: 483-489.
- BEHRENSMEYER AK (1984) Taphonomy and the fossil record. American Scientist 74: 558-566.
- BEHRENSMEYER AK (1987) Taphonomy and hunting. En: Nitecki MH & DV Nitecki (eds). The evolution of human hunting. Plenum Press, New York: 423-451.
- BEHRENSMEYER AK (1991) Terrestrial vertebrate accumulations. En: Allison PA & DEG Briggs (eds). Releasing the data locked in the fossil record. Plenum Press, New York: 291-335.
- BEHRENSMEYER AK & DE DECHANT BOAZ (1980) The recent bones of Ambroseli Park, Kenya, in relation to the East African paleoecology. En: Behrensmeyer AK & AP Hill (eds). Fossils in the making: vertebrate taphonomy and paleobiology. University of Chicago Press, Chicago, Illinois: 79-92.
- BEHRENSMEYER AK & SM KIDWELL (1985) Taphonomy's contributions to paleobiology. Paleobiology 11: 105-119.
- BONNICHSEN R (1989) An introduction to taphonomy with an archaeological focus. En: Bonichsen R & Sorg M

- (eds). Bone Modification. Center for the Study of the First Americans, Orono, Maine: 1-5.
- BRAIN CK (1980) Some criteria for the recognition of bone collecting agencies in African caves. En: Behrensmeier AK & AP Hill (eds). Fossils in the making: vertebrate taphonomy and paleobiology. University of Chicago Press, Chicago, Illinois: 108-130.
- BRAIN CK (1981) The hunters or the hunted? An introduction to African cave taphonomy. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- CORNEJO LE & JA SIMONETTI (1992) Asentamiento prehistóricos en los Andes de Chile central: tradición y flexibilidad. Clava 5: 81-98.
- DAMUTH J (1982) Analysis of the preservation of community structure in assemblages of fossil mammals. Paleobiology 8: 434-446.
- DAVIS MB (1986) Climatic instability, time lags and community disequilibrium. En: Diamond J & TJ Case (eds). Community Ecology. Harper & Row, New York: 269-284.
- DODSON P (1983) The significance of small bones in paleoecological interpretation. University of Wyoming Contributions to Geology 12: 15-19.
- DODSON P & D WEXLAR (1979) Taphonomic investigations of owl pellets. Paleobiology 5: 275-284.
- EBENSPERGUER LA, JE MELLA & JA SIMONETTI (1991) Trophic-niche relationships among Galictis cuja, Dusicyon culpaeus and Tyto alba in central Chile. Journal of Mammalogy 72:820-823.
- GIFFORD DP (1981) Taphonomy and paleoecology: a critical review of archaeology's sister disciplines. En: Schiffer M (ed.) Advances in Archaeological Method and Theory 4. Academic Press, New York.
- GIFFORD-GONZALEZ D (1989) Modern analogues: developing an interpretive framework. En: Bonnichen R & M Sorg (eds). Bone modification. Center for the Study of the First Americans, Orono, Maine: 43-52.
- GRAHAM RW (1985) Diversity and community structure of the late Pleistocene mammal fauna of North America. Acta Zoologica Fennica 170: 181-192.

- GRAHAM RW (1986) Response of mammalian communities to environmental changes during the late Quaternary. En: Diamond J & TJ Case (eds). Community Ecology. Harper & Row, New York: 300-313.
- GRAYSON DK (1981) A critical view of the use of archaeological vertebrates in paleoenvironmental reconstruction. Journal of Ethnobiology 1: 28-38.
- GRAYSON DK (1984) Quantitative zooarchaeology. Academic Press, Orlando, Florida.
- HERMOSILLA N (1994) Alero Las Chilcas 1: 3.000 años de secuencia ocupacional. En: Arqueología de Chile Central, Falabella F & LE Cornejo (eds). En preparación.
- HILL AP (1980) Early postmortem damage of some contemporary east African mammals. En: Behrensmeyer AK & AP Hill (eds). Fossils in the making: vertebrate taphonomy and paleobiology. University of Chicago Press, Chicago, Illinois: 131-155.
- HOCKETT BS (1991) Toward distinguishing human and raptor patterning on leporid bones. American Antiquity 56: 667-679.
- HOFFMAN R (1988) The contribution of raptorial birds to patterning in small mammal assemblages. Paleobiology 14: 81-90.
- HOLTZMAN RC (1979) Maximum likelihood estimation of fossil assemblage composition. Paleobiology 5: 77-89
- JAKSIC FM (1983) The trophic structure of sympatric assemblages of diurnal and nocturnal birds of prey. The American Midland Naturalist 109: 152-162.
- JAKSIC FM & JL YANEZ (1979) The diet of the Barn Owl in central Chile and its relation to the availability of prey. Auk 96: 619-621.
- JAKSIC FM, RL SEIB & CM HERRERA (1982) Predation by the Barn Owl (*Tyto alba*) in mediterranean habitats of Chile, Spain and California: a comparative approach. American Midland Naturalist 107: 151-162.
- KLEIN RG & K CRUZ-URIBE (1984) The analysis of animal bones from archaeological sites. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

- KORTH WW (1979) Taphonomy of microvertebrate fossil assemblages. *Annals of The Carnegie Museum* 48: 235-285.
- KUSMER KC (1990) Taphonomy of owl pellet deposition. *Journal of Paleontology* 64: 629-637.
- LYMAN RL (1982) Archaeofaunas and subsistence studies. *Advances in Archaeological Method and Theory* 25: 331-393.
- LYMAN RL (1984) Bone density and differential survivorship of fossil classes. *Journal of Anthropological Archaeology* 3: 259-299.
- MAYHEW DF (1977) Avian predators as accumulators of fossil mammal material. *Boreas* 6: 25-31.
- MELLET JB (1974) Scatological origin of microvertebrate fossil accumulations. *Science* 185: 349-350.
- NOE-NYGAARD N (1977) Butchering and marrow fracturing as a taphonomic factor in archaeological deposits. *Paleobiology* 3: 218-237.
- PAYNE S (1972) On the interpretation of bone samples from archaeological sites. En: Higgs ES (ed). *Papers in Economic Prehistory*. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts: 65-81.
- PEARSON OP & AK PEARSON (1982) Ecology and biogeography of the southern rainforests of Argentina. En: Mares MA & HH Genoways (eds). *Mammalian biology in South America*. Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh 6: 129-142.
- RACZYNSKI J & AL RUPRECHT (1974) The effect of digestion on the osteological composition of owl pellets. *Acta Ornithologica* 14: 25-37.
- REED CI & BP REED (1925) The mechanism of pellet formation in the Great Horned Owl (*Bubo virginianus*). *Science* 68: 359-360.
- SAAVEDRA B (1994) *Tafonomía de micromamíferos en aleros de Chile central*. 2º Taller de Arqueología de Chile central. Santiago, Chile.
- SCHOONMAKER PK & DR FOSTER (1991) Some implications of paleoecology for contemporary ecology. *Botanical Review* 57: 204-245.

- SIMONETTI J & A WALKOWIAK (1979) Presas de Tyto alba Gray, 1829 (Aves: Strigidae) en el Parque Nacional La Campana. Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso 12: 89-91.
- SIMONETTI JA & B SAAVEDRA (en prensa) Excursiones zoológicas: reemplazando el espacio por tiempo. Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile).
- SIMONETTI JA & LE CORNEJO (1991) Archaeological evidence of rodent consumption in central Chile. Latin American Antiquity 2: 92-96.
- TCHERNOV E (1965) Rodent faunas and environmental changes in the Pleistocene of Israel. En: Prakash I & PK Ghosh (eds). Rodents in desert environments. W. Junk, The Hague, Netherlands: 331-362.
- TORRES-MURA JC & LC CONTRERAS (1989) Ecología trófica de la lechuza blanca (Tyto alba) en los Andes de Chile central. Studies on Neotropical Fauna and Environment 24: 97-103.
- WEBB JA & AD BARNOSKY (1989) Faunal dynamics of Pleistocene mammals. Annual Review of Earth and Planet Science 17: 413-438.
- WIENS JA (1984) On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. En: Strong D, D Simberloff, J Abele & AB Thiistle (eds). Ecological communities: conceptual issues and the evidence. Princeton University Press, Princeton, New Jersey: 439-467.
- WING ES (1980) Faunal remains. En: L Kaplan (ed). Guitarrero Cave: early man in the Andes. Academic Press, New York: 149-172.
- WOLFF RG (1973) Hydrodynamic sorting and ecology of a Pleistocene mammalian assemblage from California (U.S.A.). Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoeecology 13: 91-101.
- YOUNG DE (1989) How powerful are archaeological inferences based upon experimental replication? En: Bonnischen R & M Sorg (eds). Bone Modification. Center for the Study of the First Americans, Orono, Maine: 53-60.
- ZAR JH (1984) Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, New Jersey.

ZUNINO S & M ARCOS (1989) Nuevos antecedentes de la dieta de Tyto alba en el Parque Nacional La Campana. Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile) 20: 99-101.