

EN BUSCA DE LOS PRIMEROS EUROPEOS: EL EXCEPCIONAL REGISTRO FÓSIL DE ORCE (CUENCA DE GUADIX-BAZA, GRANADA) COMO VENTANA AL ESTUDIO DE LOS ECOSISTEMAS DE INICIOS DEL PLEISTOCENO EN LA EUROPA MERIDIONAL

PAUL PALMQUIST BARRENA¹

Abstract. The chronology of the first dispersal of the genus *Homo* in Europe has been subjected to intense debate and controversy during the last two decades. Until the mid-nineties most paleoanthropologists believed that there was no conclusive evidence of permanent human settlements before 0.6-0.4 Ma (Mauer, Boxgrove), with most localities concentrating at 0.3-0.2 Ma (Arago, Petralona, Swanscombe, Steinheim, Atapuerca Sima de los Huesos). However, a number of new findings and the re-evaluation of the evidence available pointed to an earlier dispersal, suggesting that the first arrival of hominids in the Levantine Corridor and Southern Asia took place during late Pliocene times. In addition, there is growing evidence of an early colonization of Western Eurasia, including the fossil remains and lithic tools from Atapuerca TD-6 and Sima del Elefante in NW Spain (both placed below the Bruhnes-Matuyama magnetic reversal, with an age tentatively estimated in 0.8 and 1.2-1.1 Ma, respectively), the archaeological evidence from Fuente Nueva and Barranco León in the Orce area, SE Spain (1.4-1.3 Ma) and, specially, the impressive paleoanthropological record from Dmanisi in the Caucasus (1.77 Ma). The use of combined biogeochemical and ecomorphological approaches has provided an emerging view of the early Pleistocene fauna from Western Europe, making possible to derive inferences on the dietary regimes, habitat preferences and ecological interactions of the large mammals

¹ Catedrático de Paleontología de la Universidad de Málaga
Departamento de Ecología y Geología, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga, Campus Universitario de Teatinos, 29071-Málaga. Telf.: 952 132002, Fax: 952 137386, Correo electrónico: ppb@uma.es

that composed the community inhabited by the hominids. These studies, developed in the Lower Pleistocene assemblage from Venta Micena (Guadix-Baza basin, Granada), have allowed reconstructing the paleoecological and environmental scenario of the first human dispersal from Africa.

Keywords: paleoanthropology, lithic assemblages, large mammal fauna, first human dispersal in Europe.

Resumen. La cronología de la primera dispersión del género *Homo* en Europa se ha visto sometida a un debate intenso durante las dos últimas décadas. Así, hasta mediados los noventa la mayoría de los paleoantropólogos pensaba que no existían evidencias concluyentes sobre asentamientos humanos permanentes antes de 0,6-0,4 Ma (Mauer, Boxgrove), con la mayoría de las localidades concentrándose en torno a 0,3-0,2 Ma (Arago, Petralona, Swanscombe, Steinheim, Sima de los Huesos de Atapuerca). Sin embargo, una serie de hallazgos y la reevaluación de las evidencias disponibles han venido a indicar una dispersión anterior, al sugerir que la llegada de los homínidos al corredor levantino y el sur de Asia tuvo lugar a finales del Plioceno. Además, no deja de crecer el número de evidencias que apuntan a una colonización temprana del margen occidental de Eurasia, entre ellas los restos fósiles y asociaciones líticas del nivel TD-6 de Gran Dolina y el yacimiento de Sima del Elefante, ambos en Atapuerca (situados bajo la inversión magnética Bruhnes-Matuyama, con una edad estimada en 0,8 y 1,2-1,1 Ma, respectivamente), las evidencias arqueológicas recuperadas en dos localidades de Orce, Fuente Nueva y Barranco León, en el sureste de España (1,4-1,3 Ma) y, especialmente, el impresionante registro paleoantropológico de Dmanisi en el Caúcaso (1,77 Ma). El uso combinado de métodos biogeoquímicos y ecomorfológicos ha proporcionado una imagen emergente sobre la fauna del Pleistoceno inferior de Europa occidental, posibilitando deducir inferencias sobre el régimen trófico, las preferencias de hábitat y las interacciones ecológicas entre las especies de grandes mamíferos que conformaban la comunidad en la que se asentaron estas primeras poblaciones humanas. Tales estudios, desarrollados en la asociación fósil de Venta Micena (cuenca de Guadix-Baza, Granada), han permitido reconstruir el escenario paleoecológico y ambiental en el que tuvo lugar la primera dispersión humana desde África.

Keywords: paleoantropología, asociaciones líticas, fauna de grandes mamíferos, primera dispersión humana en Europa.

Durante las dos últimas décadas ha tenido lugar un debate intenso sobre el momento en que se produce la primera dispersión del género humano desde el continente natal africano hacia Europa. Así, hasta mediada la década de los noventa la mayor parte de los prehistoriadores eran partidarios de que los primeros asentamientos europeos no habrían tenido lugar antes de seiscientos o quinientos mil años atrás (600-500 ka), fechas documentadas en localidades como Aragón (Francia), Boxgrove (Reino Unido) o Maüer (Alemania), situándose la mayor parte de las evidencias en torno a 300 ka, la edad de la Sima de los Huesos de Atapuerca, yacimiento que ha suministrado más del 90% del registro paleoantropológico mundial para el Pleistoceno medio. No obstante, una serie de evidencias disponible desde los noventa permitían anticipar una colonización más temprana de Eurasia, entre ellas las dataciones absolutas de ciertos fósiles javaneses, como los cráneos de Modjokerto y Sangiran, con una edad de 1,8-1,6 millones de años (Ma), o los restos humanos e industrias líticas recuperados en Dmanisi (Georgia), fechados en 1,77 Ma, a los que se les sumarían los descubiertos en diversos yacimientos de la sierra burgalesa de Atapuerca, como Gran Dolina (>800 ka) y Sima del Elefante (1,2-1,1 Ma), o las evidencias arqueológicas provenientes del sector Orce-Venta Micena en el borde nororiental de la cuenca intramontañosa de Guadix-Baza, en Granada (1,4-1,3 Ma). Tales hallazgos, en particular los efectuados en Dmanisi, localidad caucásica situada a las puertas de Europa, forzaron un cambio de opinión en los investigadores que defendían una cronología más tardía para los primeros asentamientos humanos en la ribera norte del área circunmediterránea, de forma que comenzó a emerger un elevado grado de consenso en torno a una primera dispersión del género *Homo* hacia Europa a comienzos de la época Pleistocena o, incluso, a finales del Plioceno.

Hasta el momento, las discusiones sobre este importante evento se circunscriben en torno a la cronología de las localidades que conservan este importante registro paleoantropológico o al tipo humano implicado en la dispersión (es decir, a quién se puede calificar con propiedad como “el primer europeo”), así como en aspectos tecnoculturales, relacionados con el modo de talla de las industrias líticas documentadas en estos yacimientos, temas en los que tanto Atapuerca como Dmanisi aportan información de primera mano. En cambio, se han dejado de lado otras cuestiones relevantes en la discusión, como el escenario biogeográfico, el contexto ambiental y el marco ecológico en el que tuvo lugar la primera salida del género *Homo* de África, aspectos en los que resulta clave la contribución de los estudios realizados en Orce. A esta problemática se le sumarían otros enfoques, como las adaptaciones ecológicas y fisiológicas que facilitarían la expansión del rango de distribución de los representantes más tempranos de nuestro género, las posibles rutas de dispersión que habrían

seguido estas poblaciones de homínidos y su continuidad en Europa, tanto espacial como temporal.

DMANISI: PRIMERAS POBLACIONES HUMANAS A LAS PUERTAS DE EUROPA

Las excavaciones efectuadas bajo el enclave medieval de Dmanisi, próximo a Tbilisi, han suministrado diversos restos humanos, asociados a abundantes útiles líticos de tipología preolduvayense y una fauna fósil de grandes mamíferos de edad villafranquiense (Plioceno superior-Pleistoceno inferior). La datación por el método $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$ de los basaltos infrayacentes a los depósitos sedimentarios, cuya superficie no está meteorizada, suministró una edad de $1,81 \pm 0.1$ Ma; el estudio de paleomagnetismo mostró que tanto el basalto como los niveles sedimentarios suprayacentes muestran polaridad positiva, mientras que el relleno de las fisuras que aparecen en estos últimos presenta polaridad negativa, por lo que la edad del yacimiento se situaría, dentro del cron Matuyama de polaridad inversa, hacia el techo del subcrón de polaridad normal Olduvai, en torno a 1,77 Ma. Al tratarse de las evidencias más antiguas conocidas por el momento sobre presencia humana a la entrada del continente europeo, el estudio de esta localidad reviste un interés especial.

El primer fósil exhumado en Dmanisi, en 1989, fue la rama horizontal de una mandíbula (D-211) con la dentición permanente completa, asociada a algunos elementos del esqueleto postcranial, industrias líticas y huesos de mamíferos con marcas de corte y evidencias de rotura por percusión. La mandíbula, relativamente grácil, presenta algunas características anatómicas modernas, como la ausencia de espacio retromolar, por lo que se asignó inicialmente a *Homo erectus*. Con ello, la edad del yacimiento se rebajó, de manera arbitraria, a sólo un millón de años, especulando con la posibilidad de depósitos diacrónicos en la asociación faunística, cuya edad es claramente anterior. No obstante, el fósil muestra características que lo asemejan a los representantes tempranos del género *Homo* en África, como el espécimen WT-15000 de *Homo ergaster*, entre ellas una secuencia decreciente de tamaño del primer al tercer molar. En 1999 se produjo un hallazgo espectacular en este yacimiento, al aparecer dos cráneos relativamente completos, que podrían corresponder a un macho y una hembra (ver Figura 1). Uno de ellos, bastante robusto, conserva sólo la bóveda (D-2282) y muestra una capacidad craneana reducida (775 cm^3). El otro (D-2280), de menor volumen endocraneal (655 cm^3) y deformado por compactación diagenética, es más grácil, conserva la región facial y se ha asociado a la mandíbula D211. La morfología de estos especímenes es similar a la de *H. ergaster*, aunque su capacidad craneana es más reducida, como en *H. habilis*. En 2001 se encontró un nuevo fósil, bastante completo

(D-2700, con una capacidad craneana de tan sólo 600 cm³), asociado a una mandíbula robusta y masiva (D-2735). El cráneo es prognato, con caninos bien desarrollados, características que recuerdan a *H. habilis*, y perteneció a un individuo joven, pues el tercer molar no había comenzado aún a erupcionar. Ese mismo año apareció también en el yacimiento una mandíbula muy robusta (D-2600), que podría ser a un ejemplar de sexo masculino (se ha asociado al cráneo D-2282), con la que se ha descrito una nueva especie, *H. georgicus*. Finalmente, en 2004 se descubrieron un cráneo de 625 cm³ de capacidad y una mandíbula en conexión anatómica (D-3444/D-3900). Ambos carecen de dentición, salvo un canino inferior, mostrando una intensa reabsorción del tejido óseo mandibular, lo que indica que este individuo perdió los dientes en vida años antes de sobrevenirle la muerte. Dado que esta condición le imposibilitaría el masticar alimentos, cabe especular entonces con la posibilidad de que sus congéneres se los procesasen oralmente. Conviene recordar aquí que, antes de este descubrimiento, las evidencias más antiguas sobre cuidado de ancianos e individuos discapacitados se encontraban con los neandertales, como por ejemplo en el caso del cráneo del “viejo de La Chapelle”, de una antigüedad de “sólo” 60.000-50.000 años, en el que aparece un grado avanzado de reabsorción alveolar asociado a la pérdida de la mayor parte de los dientes. Por ello, el hallazgo de Dmanisi, con una cronología próxima a los dos millones de años, representa un cambio importante de paradigma en relación a la evolución de la sociabilidad en el linaje humano.

Las industrias de Dmanisi son similares a las encontradas en el este de África asociadas a *H. habilis* (Kada Gona, Lokalelei y Fejej, 2,55-1,95 Ma) o a las de los yacimientos de Orce, aunque en este caso están realizadas esencialmente en lava. Destacan la elevada proporción de cantos enteros o con extracciones aisladas, así como los residuos de talla. Algunos cantos muestran estigmas de percusión en una de sus caras, por lo que se habrían usado como yunques. Los núcleos muestran un grado débil de explotación de los soportes, con frecuentes planos de talla cortical en una sola cara. Las lascas, muy numerosas, tienen dimensiones reducidas. Algunos cantos, núcleos y lascas presentan estigmas de abrasión sobre su borde cortante, provocados por un uso intensivo. Tales características tecnopológicas permiten atribuir las industrias al horizonte cultural preolduvayense, caracterizable por la extracción de lascas de pequeñas dimensiones, que se usarían en estado bruto, y por la práctica ausencia de retoques, horizonte que aparece en África oriental hace 2,55 Ma, se encuentra a las puertas de Europa en Dmanisi en torno a 1,8 Ma y, posteriormente, en la franja meridional de Europa occidental hace 1,4 Ma en dos yacimientos de la región de Orce, Barranco León y Fuente Nueva-3, y sobre 1,1 Ma en Atapuerca Sima del Elefante y Le Vallonnet en Francia. Tales industrias son anteriores al horizonte cultural

olduvayense (el llamado Modo 1 de Clarke), definible por la presencia de un utillaje pequeño, retocado y estandarizado, que aparece en África del este hace 1,85 Ma y se constata en la Europa mediterránea (Atapuerca Gran Dolina en España, Isernia y Monte Poggiolo en Italia) en torno a 800 ka, así como a los útiles clasificables en el achelense o Modo 2 de talla, en el que se encuentran ya representados los bifaces, el cual hace irrupción en el registro africano hace 1,5 Ma (yacimiento de Konso Gardula, en Etiopía) y bastante más tarde en Europa, en torno a 0,6-0,5 Ma, asociado a las poblaciones de *H. heidelbergensis* del Pleistoceno medio.

Finalmente, conviene indicar que los estudios morfométricos sugieren que *H. georgicus* sería una forma intermedia entre los representantes tempranos africanos de nuestro género (*H. habilis*, *H. rudolfensis* y *H. ergaster*), diferente a los *H. erectus* asiáticos, lo cual resulta coherente con la edad de esta localidad y, de paso, contribuye a reabrir el debate sobre la validez taxonómica de tales especies, al encontrarse una variabilidad morfológica similar a la del conjunto en un único yacimiento. Por otra parte, un estudio reciente del esqueleto juvenil asociado al cráneo y la mandíbula D2700/2735, junto a diversos huesos largos de tres individuos adultos, ha permitido constatar que *H. georgicus* presentaba un mosaico de características primitivas y derivadas. Entre las primeras se encontrarían el pequeño tamaño corporal, la baja encefalización y la ausencia de torsión humeral; las segundas incluirían unas proporciones corporales ya parecidas a las de la humanidad actual y una morfología de los miembros inferiores indicativa de la capacidad de desplazarse largas distancias, similar a la de *H. ergaster*, que es la primera especie adaptada a los medios abiertos, con potencial para dispersarse desde el continente africano al resto del Viejo Mundo.

LA ADAPTACIÓN A UNA DIETA CARNÍVORA COMO CLAVE DEL ORIGEN DEL GÉNERO HOMO Y DE LA PRIMERA DISPERSIÓN HUMANA FUERA DE ÁFRICA

El tracto digestivo de los primates presenta variaciones en función de su dieta, con un mayor desarrollo del intestino en las especies de alimentación herbívora. De hecho, en el caso de ciertos monos colobinos, como los langures, el estómago se encuentra compartimentado en una cámara anterior alcalina, que contiene bacterias celulolíticas, y una porción posterior ácida, similar a la de los cercopitecinos y los restantes primates, que muestran un estómago no dividido. Esta especialización, convergente con los rumiantes, les permite digerir de manera más eficiente la celulosa. Además, el ciego intestinal aparece más desarrollado en los primates folívoros que en los omnívoros, lo que les ayuda a asimilar los carbohidratos liberados al degradar

la celulosa; en cambio, en los humanos este apéndice está reducido y no es funcional desde el punto de vista digestivo (de hecho, llega a plantear serios problemas de salud en muchos individuos).

En este contexto, resulta interesante poner de manifiesto la posible conexión entre la adaptación a una dieta carnívora por parte de los representantes tempranos del género *Homo*, como requisito para colonizar las latitudes meridionales en las que el alimento vegetal es escaso durante la estación fría, y la evolución de la sociabilidad, evidenciada en Dmanisi por la supervivencia de un individuo sin capacidad de masticar. Entre las características que indican nuestra adaptación temprana a una dieta con mayor aporte de proteínas de origen animal que la de los grandes simios se encuentran la relación entre la longitud del intestino y la del cuerpo (5:1) o entre la superficie gastrointestinal y la corporal (0,8:1), más próximas a las de los grandes carnívoros (4-5:1 y 0,6:1, respectivamente) que a las de los primates de alimentación omnívora (8:1 y 1,1:1, respectivamente). Otra adaptación fisiológica es la absorción preferente del hierro de la hemoglobina frente al de la materia vegetal, así como el hecho de que los humanos hospedemos diversas especies de cestodos del género *Taenia*, parásitas también de carnívoros. Tales evidencias sugieren la adaptación temprana de nuestros antepasados al consumo de carne, lo que quizás se podría situar hacia el origen del propio género *Homo*, hace 2,5 Ma. De hecho, este tránsito hacia una dieta más carnívora parece haber desempeñado un papel relevante en el origen del género, favoreciendo el incremento de tamaño corporal y la expansión cerebral, el aumento de la sociabilidad, el desarrollo de la tecnología lítica y, en definitiva, la capacidad de dispersión fuera del continente africano, al propiciar el aumento del tamaño de los grupos y, con ello, de la superficie de territorio a prospectar en la búsqueda de recursos animales.

El tamaño relativo del encéfalo (M_{cerebro}) frente a la masa corporal (M_{corporal}) se puede estimar mediante el índice de encefalización (IE), que se calcula a partir de la siguiente ecuación: $IE = M_{\text{cerebro}} \text{ (en g)} / [11,22 \times M_{\text{corporal}} \text{ (en kg)}^{0,76}]$. Esta ecuación, ajustada con primates haplorrinos del Viejo Mundo, indica que nuestro cerebro es unas cinco veces mayor del esperable en un mono de nuestro tamaño. Si tomamos como referencia al conjunto de los mamíferos, la ecuación que permite comparar el tamaño del cerebro en relación al del cuerpo es la siguiente: $IE = M_{\text{cerebro}} \text{ (en g)} / [0,12 \times M_{\text{corporal}} \text{ (en g)}^{0,67}]$ y nos indica que el encéfalo de *Homo sapiens* es unas siete veces mayor de lo que le correspondería a un mamífero de su masa. Finalmente, si usamos la ecuación ajustada sólo para los antropoides, excluido el género *Homo*, $IE: M_{\text{cerebro}} \text{ (en g)} / [22,39 \times M_{\text{corporal}} \text{ (en kg)}^{0,72}]$, se comprueba que nuestro encéfalo es unas tres veces mayor que el encontrado en simios de nuestras dimensiones. Dado el enorme coste

metabólico, en términos de consumo de glucosa, que representa el tejido nervioso para un animal, cabe plantearse qué ventaja adaptativa representó la expansión cerebral en el transcurso de la evolución humana. De hecho, la masa del cerebro representa sólo un 2,5% de la masa corporal de *Homo sapiens*, pero su consumo asciende al 22% de la tasa metabólica basal, mientras que en los grandes simios no supera el 8% del gasto energético. Por ello, el cerebro compite metabólicamente con otros órganos vitales, como el tracto digestivo, el corazón, los riñones y el hígado; el tamaño de los tres últimos no se puede reducir de manera significativa, obviamente, por lo que la economía energética llevó ineludiblemente a que las dimensiones del aparato digestivo en los humanos fuesen más propias de un carnívoro. Así, dado que nuestro cerebro es tres veces mayor de lo esperable en un simio antropomorfo, el peso del sistema digestivo representa sólo un 58% frente al esperado.

Este modelo, desarrollado por Aiello y Wheeler, se ha denominado como “*expensive tissue hypothesis*”. En su opinión, el desarrollo cerebral progresivo que caracteriza a la evolución humana estuvo ineludiblemente asociado a la adaptación progresiva a una dieta más carnívora, único recurso que podía satisfacer las elevadas necesidades energéticas de este órgano, el más exigente para el metabolismo animal. A su vez, el cambio en la dieta implicó, habida cuenta de nuestro legado evolutivo como primates, la necesidad de desarrollar una tecnología lítica adecuada para procesar estos recursos, como las lascas de sílex de borde cortante que permitían cortar la piel y la carne de los cadáveres de los ungulados, algo para lo que nuestra dentición se encuentra incapacitada, a diferencia de los grandes depredadores, que disponen de muelas carniceras secantes, o los bloques calizos, usados para fracturar por percusión los huesos largos a efectos de acceder al tuétano de su interior.

Por otra parte, la adaptación a una dieta más carnívora favoreció las posibilidades de dispersión del género *Homo* frente a las de otras especies de homínidos preexistentes (los australopitécinos gráciles) o contemporáneos (los australopitécinos robustos), pues el tamaño del territorio a prospectar en la búsqueda de recursos de origen animal se incrementó, al igual que probablemente también las dimensiones de los grupos familiares, lo que conllevaría la necesidad de relaciones sociales más elaboradas, como las evidenciadas por el individuo desdentado de Dmanisi, traducándose en un mayor potencial de dispersión. Además, tales recursos habría que defenderlos frente a otros carnívoros, debiendo elegirse lugares apropiados a los que transportar los cadáveres de los animales para procesarlos. Finalmente, la dieta carnívora, rica en grasas de origen animal con elevado rendimiento energético, permitió colonizar las latitudes templadas de Eurasia, donde en el transcurso de la estación invernal los recursos vegetales son escasos, ayudando a combatir el frío en una época en la que

todavía no se había conseguido el dominio del fuego. Por todo ello, no es contingente que la primera salida humana del continente africano se produzca precisamente tras la aparición del género *Homo*, como evidencia el registro de Dmanisi, y no antes, gracias a las innovaciones tecnológicas y la ampliación del ambiente explotable que supuso el cambio en la dieta.

Un ejemplo similar al del cráneo sin dientes de Dmanisi, que refuerza estos argumentos en favor del desarrollo de la sociabilidad con la dieta carnívora, es el representado por los hallazgos de licaones fósiles en el Pleistoceno inferior de Orce. En este caso, se trata de un cráneo y una mandíbula pertenecientes a un ejemplar adulto de la especie *Lycyon lycaonoides*, cuyas extremidades anteriores tetradáctilas la sitúan como ancestro de los lobos pintados africanos actuales. Este ejemplar presenta una fuerte asimetría bilateral, asociada a fenómenos de agenesia dental. En diversos carnívoros modernos, como el guepardo y el lobo gris, se ha comprobado que tales alteraciones resultan de la homocigosis genética, producto de la endogamia, por lo que este hallazgo permite efectuar inferencias sobre la paleodemografía de la especie que habitaba en la cuenca de Guadix-Baza. Así, se trataría de una pequeña población de cánidos hipercarnívoros, cuyo tamaño efectivo sería incluso más limitado si sólo se reproducían el macho y la hembra alfa de cada manada, como ocurre en los licaones modernos, población que estaría aislada en la cuenca de otras similares. Además, el hallazgo permite efectuar inferencias respecto a la evolución del altruismo y la sociabilidad en estos carnívoros, pues la carencia de un canino superior, entre otros dientes, incapacitaría para la caza a este individuo, cuya supervivencia probablemente se debió al apoyo prestado por el resto de la jauría.

EL REGISTRO PALEOANTROPOLÓGICO Y ARQUEOLÓGICO DE EUROPA OCCIDENTAL

Los restos humanos e industrias preachelenses de la Gran Dolina de Atapuerca, en Burgos, suministran la información más precisa sobre los primeros pobladores de la Península Ibérica. Conforme a las dataciones por paleomagnetismo, el nivel más antiguo del yacimiento con evidencias paleoantropológicas (TD-6) muestra polaridad negativa; la presencia del arvicólido *Mimomys savini*, roedor característico del Galeariense, indicaría que estos depósitos cársticos se sitúan bajo la inversión magnética Bruhnes-Matuyama, a finales del Pleistoceno inferior, con una edad en torno a 800 ka. A partir de los restos fósiles de TD-6 se ha descrito una nueva especie humana, *H. antecessor*, que se interpreta como el último ancestro común de los “*sapiens*” arcaicos (*H. heidelbergensis*) y los neandertales (*H. neanderthalensis*). El holotipo de la nueva especie,

un maxilar de un ejemplar juvenil, muestra una morfología del hueso malar similar a la de la humanidad moderna. Un frontal de otro individuo, adulto y posiblemente de sexo femenino, muestra la frente huidiza y arcos supraorbitales marcados. Ahora bien, tras estos hallazgos se encontró en el yacimiento una mandíbula grácil, que presumiblemente perteneció a un individuo femenino, con características anatómicas inequívocas de *H. erectus*, como la ausencia de sínfisis mentoniana. En todo caso, un indicio muy interesante es que han aparecido en algunos fósiles del yacimiento marcas de descarnación producidas con útiles líticos, interpretadas en función de su antigüedad como evidencia de canibalismo gastronómico.

Otros restos fósiles europeos interesantes son la calota de Ceprano, encontrada en esta localidad próxima a Roma bajo arenas y gravas volcanoclásticas, datadas en 0,8 Ma por el método $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$, cuya anatomía permite clasificarla como de *H. erectus*, aunque presenta algunas características diferenciales respecto a los fósiles asiáticos de esta especie. Igualmente, una falange del yacimiento cartagenero de Cueva Victoria ha sido adscrita al género *Homo*, aunque un estudio anatómico comparativo reciente ha revelado que podría pertenecer al gelada extinto *Theropithecus oswaldi*.

Finalmente, las evidencias más antiguas de presencia humana en la margen occidental de Eurasia son las procedentes de los yacimientos arqueológicos del sector Orce-Venta Micena en la provincia de Granada, Fuente Nueva-3 y Barranco León, datadas por paleomagnetismo bajo el subcrón de polaridad normal Jaramillo (>1,07 Ma), consistentes en importantes asociaciones líticas asociadas a restos de fauna de grandes mamíferos con especies de origen africano, como el férido con dientes de sable *Megantereon whitei*, presente también en Dmanisi.

TRASVASES FAUNÍSTICOS ENTRE ÁFRICA Y EURASIA EN EL LÍMITE PLIO-PLEISTOCENO: EL MARCO ECOLÓGICO DE LA PRIMERA DISPERSIÓN HUMANA

El estudio comparativo de las asociaciones fósiles de edad Villafranquiense con restos de grandes mamíferos de Europa, el corredor levantino y el Cáucaso muestra que la dispersión faunística afectó no sólo al género humano, pues en torno al límite Plio-Pleistoceno se producen importantes trasvases de especies entre África y Eurasia, con la llegada a Europa occidental de una serie de inmigrantes africanos y asiáticos, como los hipercarnívoros ya citados *M. whitei* y *L. lycaonoides*, la hiena gigante *Pachycrocuta brevirostris*, el gelada *T. oswaldi*, el ovibovino *Soergelia minor*, el équido *Equus altidens* o el megaherbívoro *Hippopotamus antiquus*. Es precisamente este reemplazamiento faunístico el que permite explicar la presencia de poblaciones humanas en nuestras

latitudes afines anatómicamente a los representantes africanos más tempranos del género *Homo*, poblaciones que continúan usando hasta bien entrado el Pleistoceno medio una tecnología lítica poco elaborada, el olduvayense, pese a que un modo de talla tecnológicamente más avanzado, el achelense, hace su irrupción en el registro arqueológico del África oriental en torno a 1,5 Ma y se encuentra ya en el corredor levantino a 1,4 Ma, según se evidencia en el yacimiento israelí de Ubeidiyah. En este contexto, el desfase de prácticamente un millón de años entre el recambio tecnológico en África y en Europa, donde las bifaces achelenses no aparecen antes de 0,6-0,5 Ma, tiene una posible explicación en la composición de las comunidades de grandes mamíferos en las que se insertaban las poblaciones humanas.

Tal y como evidencia el estudio de ciertas localidades africanas, como el FLK 22 *Zinjanthropus site* (1,76 Ma) de la garganta de Olduvai, las lascas, núcleos y *choppers* del olduvayense eran plenamente adecuadas para aprovechar los cadáveres de las presas unguladas de porte mediano a grande abandonadas por los macairodontinos, depredadores con dientes en forma de sable a los que su anatomía craneodental sumamente especializada les restringía al consumo de las vísceras y los paquetes musculares más delicados de sus presas. Ahora bien, hace 1,5 Ma se produce en África la extinción de los últimos félidos con dientes de sable, que son reemplazados por leones y leopardos como depredadores dominantes en los ecosistemas terrestres; dado que estos últimos serían capaces de aprovechar más a fondo los cadáveres de sus presas, en función de su dentición menos especializada, dicho factor pudo forzar el desarrollo del achelense. En Europa, en cambio, al sobrevivir los félidos con dientes de sable un millón de años más, momento en el que son sustituidos por los félidos panterinos africanos, se mantienen las condiciones ecológicas del continente austral, por lo que el recambio tecnológico no tiene lugar hasta ya entrado el Pleistoceno medio. Este último aspecto justifica el interés en el estudio de las asociaciones de grandes mamíferos del Pleistoceno inferior de la cuenca de Guadix-Baza, en particular la importante tafocenosis registrada en Venta Micena, yacimiento granadino que ha permitido efectuar inferencias detalladas sobre el marco ecológico y ambiental en el que se desarrollaron las primeras poblaciones humanas, así como las asociaciones líticas de la región, que suministran información sumamente precisa sobre sus capacidades tecnológicas.

VENTA MICENA: UNA VENTANA EXCEPCIONAL PARA EL ESTUDIO DE LOS ECOSISTEMAS CONTINENTALES DE INICIOS DEL PLEISTOCENO

El yacimiento de Venta Micena se ubica en el borde nororiental de la cuenca intramontañosa de Guadix-Baza, en un paisaje de belleza insólita y agreste. Esta

importante cuenca postorogénica se encuentra rodeada por las sierras más altas de la Cordillera Bética, en el contacto entre sus zonas externas e internas. A finales del Mioceno se cierra su conexión con el mar por el corredor de Huércal-Overa y la cuenca pasa a ser endorreica, vertiendo sus aguas la red hidrográfica en un gran lago desplazado hacia el sector de Baza, lo que propicia el depósito de sedimentos carbonatados en un contexto palustre/lacustre y, con ello, el registro de las tafocenosis que conservan los restos de los vertebrados que habitaban en su entorno. A partir del Pleistoceno superior, momento en que las aguas del paleolago son capturadas por el Guadiana menor, la cuenca pasa a ser exorreica y, al bajar el nivel de base de los ríos, la erosión retrogradante, acelerada en este paisaje de *badlands*, excava profundas gargantas, como la cañada de Vélez, en la que se encuentran los principales yacimientos paleontológicos.

La superficie excavada en Venta Micena (320 m²) ha proporcionado una ingente asociación de fósiles, compuesta por casi 8000 elementos esqueléticos identificables, pertenecientes a un número mínimo de 302 individuos de 22 especies de mamíferos (excluidos roedores e insectívoros), así como unos 10,000 fragmentos óseos y astillas no determinables, que varían en tamaño desde premolares y falanges aisladas de pequeños carnívoros hasta mandíbulas de proboscídeos. Los restos de herbívoros dominan la asociación, tanto en número de especímenes identificables como en estimaciones de números mínimos de individuos.

Los huesos largos de Venta Micena no muestran alineaciones preferentes, lo que indica que no fueron depositados por el agua. La estratigrafía revela igualmente la ausencia de corrientes hidráulicas en el área de acumulación. La proporción de dientes aislados frente a vértebras y las frecuencias de huesos agrupados conforme a su potencial de dispersión por el agua son similares a las esperables en ausencia de selección hidrodinámica. Además, la superficie de los restos óseos está bien conservada, sin evidencias de abrasión ni pulido. El análisis de la meteorización cortical de los huesos indica un intervalo de tiempo muy corto de exposición subaérea antes del enterramiento, inferior a un año para la mayoría de los restos óseos, pues sólo un 10% presentan estrías longitudinales debidas a la insolación, sin desarrollar agrietamiento en mosaico de la cortical. Los huesos conservados completos muestran las cavidades internas huecas, sin rellenos geopetales de micrita, incluso en las zonas próximas a los forámenes nutricios, lo que evidencia su enterramiento en estado fresco, cuando se encontraban recubiertos todavía por el periostio. Las fracturas diagenéticas, muy abundantes, dejan siempre en conexión ambas porciones anatómicas, lo que pone de manifiesto la ausencia de reelaboración tafonómica.

El análisis de los patrones de mortandad deducidos para las especies de ungulados a partir de las proporciones de ejemplares con dentición de leche y permanente ha revelado que la mayor parte de los restos procedían de cadáveres carroñeados por las hienas a partir de presas cobradas selectivamente por los félidos con dientes de sable y los cánidos hipercarnívoros. Concretamente, la frecuencia en que están representadas en Venta Micena las especies de herbívoros por individuos con dientes de leche se relaciona inversamente con la masa corporal estimada para los ejemplares adultos. Habida cuenta de que en las poblaciones modernas de ungulados tal frecuencia no depende del tamaño de las especies, este hallazgo evidencia una selección de presas por los depredadores dominantes en estos ecosistemas de inicios del Pleistoceno, los félidos con dientes de sable *Homotherium latidens* y *M. whitei*, el jaguar europeo *Panthera gombaszoegensis* y el perro salvaje *L. lycaonoides*, selección particularmente acusada sobre los ejemplares jóvenes en el caso de las especies de herbívoros de mayor porte, como el hipopótamo *H. antiquus* o el proboscídeo *Mammuthus meridionalis*. Esta conclusión se ve reforzada por el hallazgo de numerosos especímenes fósiles que presentan osteopatologías, como procesos de artrosis en las epífisis distales de los metapodios, ribetes osteofíticos en los bordes de inserción muscular o recrecimientos óseos a nivel de la diáfisis. Tales patologías debieron restringir la capacidad locomotriz de los animales y, con ello, su capacidad de huida frente a los depredadores.

Aunque no hay datos disponibles en la bibliografía sobre la incidencia de estas patologías óseas en las poblaciones salvajes de ungulados, restringiéndose los informes puntuales a animales de zoológico o a restos recuperados en yacimientos arqueológicos, la proporción de restos patológicos observada en Venta Micena es significativa, lo que sugiere una selección de tales individuos por los depredadores. De hecho, aunque la incidencia de estas patologías sea relativamente baja, según se deduce de los escasos porcentajes de elementos anatómicos afectados, su representación no es en absoluto despreciable. Así, los metapodios de équidos afectados suponen un 3,7% del total, porcentaje que se cuatuplicaría si se traduce en la proporción de caballos con capacidad osteocomotriz restringida (en tanto en cuanto un ejemplar con una afección en una de sus extremidades ya se encontraría discapacitado funcionalmente), lo que eleva la cifra de ejemplares con tales deficiencias hasta casi un 15%. Por otra parte, se observa una incidencia diferencial para este tipo de anomalías en su distribución según elementos óseos de las extremidades delanteras y traseras, pues curiosamente se concentran en las extremidades posteriores, lo que quizás señale al hecho de que las que afectaban a los cuartos traseros comprometían más la locomoción del animal en su huida de los depredadores, pues en la mayoría de los mamíferos terrestres (a excepción de los proboscídeos) las extremidades posteriores desempeñan un papel más importante que las delanteras en la propulsión del cuerpo durante la carrera.

Por otra parte, tales osteopatologías están representadas en especies de ungulados de gran porte, como el caballo, el bisonte y el ciervo megacerino, cuyos principales depredadores serían presumiblemente los félidos con dientes de sable *H. latidens* y *M. whitei*, según sugieren los datos biogeoquímicos. En el caso de *Homotherium*, los valores de los índices braquial y crural (longitud del radio frente al húmero y de la tibia frente al fémur, respectivamente) indican que se trataba de un depredador con extremidades alargadas y relativamente gráciles, que abatía sus presas a la carrera en espacios despejados de árboles, mientras que *Megantereon* tenía miembros más cortos y robustos, cazando por emboscada en ambientes forestados. Por ello, dado el diferente comportamiento depredatorio de ambos macairodontinos, se puede concluir que este tipo de lesiones óseas incapacitaban a los animales sobre todo en el momento de emprender la huida, convirtiéndose así en el principal factor selectivo que propició su caza por estos depredadores (selección activa en el caso de *Homotherium*, al optar por los ejemplares rezagados, y pasiva en el de *Megantereon*, al disminuir sus posibilidades de escape en las emboscadas).

Por otra parte, la comparación de la abundancia de los ungulados distribuidos según clases de tamaño corporal con la mostrada por los ejemplares que cazan las hienas manchadas actuales y los que carroñean de las presas abatidas por otros depredadores, revela que en Venta Micena la hiena gigante *Pachycrocuta brevirostris*, el agente acumulador/modificador de la asociación ósea, estaba especializada en aprovechar los cadáveres de las presas cobradas por los hipercarnívoros, quizás ejerciendo un comportamiento cleptoparásito (esto es, arrebatándoles sus capturas, tal y como suelen hacer las hienas manchadas con las presas de los leones cuando los superan claramente en número). Habida cuenta de que hoy en día los ungulados abatidos por los carnívoros apenas representan un 10% de la mortandad en la población de presas, este hallazgo evidencia la estricta dependencia trófica de *Pachycrocuta* hacia los macairodontinos.

Las evidencias tafonómicas derivadas del análisis cuantitativo de la asociación revelan también que las hienas transportaron selectivamente los cadáveres de los ungulados y porciones anatómicas de los mismos hasta sus cubiles de cría, en función de la masa corporal de las especies. Así, en el caso de los herbívoros de menor porte, como caprinos y gamos, las estimaciones de números mínimos de individuos obtenidas a partir de la dentición adulta son mayores que las basadas en los números mínimos de elementos de las extremidades, lo que revela que sus cadáveres eran transportados completos hasta los cubiles, donde buena parte de los huesos del esqueleto apendicular eran fracturados para acceder a la médula ósea de su interior. En cambio, en las especies de mayor tamaño, como el caballo y el bisonte, se aprecia que pese a que un

70% de los huesos largos aparecen fracturados por las hienas, el número mínimo de individuos calculado con los porciones conservadas es sustancialmente mayor que el inferido a partir de los elementos del esqueleto craneal y axial, lo que muestra que las hienas desmembraban estos cadáveres y seleccionaban las porciones anatómicas más provistas de médula ósea para su consumo posterior en el seno de los cubiles (extremidades posteriores en el caso del caballo y cuartos delanteros en los bisontes). La excepción a este patrón es el gran ciervo megacerino, representado por números similares de cabezas y extremidades, debido a la costumbre de las hienas de transportar a sus cubiles las astas de los machos, ricas en tejidos hematopoyéticos y fases minerales para sus crías. Una vez en el seno de los cubiles, la fracturación de los restos esqueléticos por las hienas adultas era también altamente selectiva, conforme a su contenido en médula ósea y densidad mineral, conservándose mejor en el basurero circundante aquellas porciones óseas nutricionalmente menos atractivas. De todo ello se deduce que el comportamiento de esta especie, al menos en la cuenca de Guadix-Baza, era básicamente carroñero, actuando en solitario o en grupos pequeños, pues en caso contrario no se habrían conservado las evidencias de transporte selectivo, ya que un clan numeroso podría haber llevado la totalidad de los cadáveres a los cubiles tras su desmembramiento.

FÉLIDOS CON DIENTES DE SABLE, HIENAS Y HOMININOS: EL MARCO ECOLÓGICO DE LAS PRIMERAS POBLACIONES EUROPEAS

Con un tamaño corporal un 20% mayor que el de la hiena manchada actual, *Crocuta crocuta*, y una masa estimada en 110 kg, similar a la de una leona, *P. brevirostris* fue el hiénido de mayores dimensiones que jamás haya existido, lo que le capacitaba para desmembrar eficientemente los cadáveres de los ungulados y fracturar sus huesos, tal y como evidencia el estudio tafonómico de Venta Micena, por lo que debió representar un serio competidor para los homininos en el acceso a estos recursos. Aparte de su enorme tamaño, esta hiena difería de las modernas en mostrar un radio y una tibia relativamente cortos frente a las dimensiones del húmero y el fémur. Como resultado, su altura en la cruz no era mucho mayor que la de una hiena manchada, aunque duplicase su masa corporal. El acortamiento de los segmentos distales de las extremidades sugiere, además, que esta hiena extinta tendría hábitos menos corredores que las especies modernas de la familia, obteniendo a cambio mayor fuerza y estabilidad a la hora de desmembrar los cadáveres de ungulados y transportar grandes porciones corporales de los mismos hasta sus cubiles de cría. La dentición muestra igualmente sus adaptaciones para fracturar elementos esqueléticos, pues el

tercer y el cuarto premolares aparecen muy desarrollados, mientras que las muelas carníceras están comparativamente reducidas.

El estudio mediante tablas de contingencia y análisis de correspondencias de las frecuencias en que se conservan las porciones anatómicas de los huesos largos de las especies de ungulados de Venta Micena revela un comportamiento fracturador altamente especializado en esta hiena, en función del tipo de elemento esquelético considerado y del taxón de procedencia. Así, tanto el húmero como la tibia son fracturados siguiendo una secuencia invariante de consumo, comenzando con el roído de la epífisis proximal y finalizando con la liberación de su extremo distal, mientras que en el caso del fémur ambas epífisis son atacadas, por lo que sólo tienden a conservarse las diáfisis. Estos patrones específicos se correlacionan estrechamente con la cantidad de médula ósea que suministra cada elemento esquelético, variable según los diferentes grupos de ungulados.

El estudio de la biomecánica de la masticación en *Pachycrocuta* muestra igualmente la enorme capacidad de esta hiena para fracturar huesos, pues presenta un desarrollo del proceso coronoides y una profundidad de la rama horizontal de la mandíbula, en relación a su tamaño, similar a los de las hienas modernas, en las que ambos aspectos están muy potenciados, lo que revela el enorme desarrollo de la musculatura temporal y la elevada resistencia de la mandíbula a los esfuerzos dorsoventrales ocasionados durante la fracturación de los huesos, así como un mayor desarrollo del proceso angular frente a sus dimensiones en las restantes hienas, lo que indica que la musculatura masetérica era comparativamente más potente, y una menor fuerza en los caninos, aspecto que confirma los hábitos hipercarroñeros de la especie.

Llegados a este punto, cabe preguntarse por el contexto ecológico en el que tuvo lugar la evolución de un hiénido de tal porte, con una etología tan sumamente especializada. La clave está en la composición, durante el Plioceno superior e inicios del Pleistoceno, de la asociación de carnívoros del Viejo Mundo. A diferencia de los ecosistemas modernos, en los que los grandes depredadores terrestres son los félidos panterinos y, en menor medida, los cánidos hipercarnívoros, durante estas épocas se encuentran todavía en los continentes africano y euroasiático depredadores con dientes en forma de sable, como *Megantereon* y *Homotherium*. La anatomía craneodental y postcraneal de estos félidos, que se engloban en la subfamilia de los macairodontinos, muestra numerosas especializaciones que vienen impuestas, en buena medida, por el desarrollo hipertélico de los caninos superiores, los cuales condicionaban tanto sus técnicas de caza como las posibilidades de procesar con la dentición yugal los cadáveres de sus presas. Es precisamente la dinámica evolutiva y biogeográfica de

estos carnívoros la que permite enmarcar el contexto en el que tiene lugar la evolución de carroñeros tan especializados como las hienas gigantes o los homínidos que desarrollan las primeras tecnologías de talla lítica. Así, durante la época Pliocena se encuentra en Europa el félido con dientes de sable *M. cultridens*, que es reemplazado en la base del Pleistoceno por *M. whitei*, especie africana cuya anatomía craneodental, más derivada, muestra importantes diferencias, particularmente a nivel de las dimensiones de la dentición yugal, donde se observa que los premolares aparecen sumamente reducidos, en particular el tercero, así como la cúspide anterior de la muela carnífera, lo que se relaciona con un mayor desarrollo de los caninos superiores. Esta especie se registra a finales del Plioceno a las puertas de Europa en Dmanisi y, ya entrado el Pleistoceno, su presencia se constata en diversos yacimientos de la ribera norte del Mediterráneo, como Venta Micena, Pirro Nord (Italia), Apollonia (Macedonia) y Untermassfeld (Alemania). La clave del papel ecológico desempeñado por *M. whitei* en los ecosistemas de la Europa meridional se encuentra en la relación entre las dimensiones de su dentición y la configuración anatómica de su esqueleto postcraneal. Así, al estimar la masa corporal de esta especie extinta a partir del tamaño de sus muelas carníferas, utilizando las ecuaciones de regresión ajustadas en carnívoros modernos, se obtiene un valor de unos 55 kg, similar al de un leopardo. Si, por el contrario, se calcula la masa usando las dimensiones de la epífisis distal del húmero en su articulación con el radio y la ulna, lo que permite estimar la potencia del antebrazo para inmovilizar sus presas antes de darles muerte con los sables, el valor ajustado es de unos 200 kg, parecido al de un león macho. Finalmente, si se usa en las estimaciones la superficie de la tróclea del húmero o el perímetro de la diáfisis de este elemento, que informan sobre la superficie de sustentación del cuerpo por las extremidades anteriores, se obtienen unos 100 kg de masa corporal, valor similar al de un jaguar. Ello indica que se trataba de un depredador con capacidad de abatir presas unguladas de un porte considerablemente superior a su capacidad de consumir tales cadáveres, por lo que probablemente se limitaba a las vísceras y paquetes musculares más delicados, dejando porciones sustanciales de carne abandonadas en sus presas y la totalidad de los nutrientes óseos internos. Tales recursos podrían ser aprovechados posteriormente por las hienas y los homínidos, en competencia directa, lo que explica la pervivencia en Eurasia de las hienas gigantes y de las poblaciones de homínidos que desarrollaban el modo 1 de talla, adecuado para el carroñeo de estos cadáveres pero no para la caza activa, hasta ya entrado el Pleistoceno medio, cuando se produce la desaparición de estos depredadores y su sustitución por los félidos panterinos modernos, provenientes de África. Es precisamente en estos momentos cuando se extingue *Pachycrocuta*, siendo reemplazada en los ecosistemas europeos por la hiena manchada africana, y cuando hace irrupción en el escenario evolutivo

una nueva especie, *H. heidelbergensis*, que porta ya el modo 2 de talla o achelense, de mayor versatilidad en estas nuevas condiciones.

ECOLOGÍA DE LAS COMUNIDADES DE GRANDES MAMÍFEROS DE INICIOS DEL PLEISTOCENO: ENFOQUES BIOGEOQUÍMICOS Y ECOMORFOLÓGICOS

La Paleoecología se ocupa de efectuar retrodicciones sobre el género de vida de las especies extintas y sus interacciones en el seno de las paleocomunidades, así como sobre las relaciones funcionales entre los organismos del pasado y el medio en el que se desenvolvían. Dentro de esta disciplina se distinguen la Paleoautoecología, centrada en el estudio de la paleobiología de las especies pretéritas (vg., tipo de hábitat, preferencias tróficas y modo de locomoción) y la Paleosinecología, que se enfoca hacia la reconstrucción de sus comunidades. Desde esta perspectiva, la Paleoecología Evolutiva estudia el contexto físico y biótico de los organismos extintos, así como las consecuencias de los cambios en dicho contexto sobre la evolución de los linajes pretéritos. Los cuatro objetivos principales de este enfoque comparativo serían los siguientes: (i) evaluar si los conceptos ecológicos basados en el análisis de las comunidades modernas resultan válidos para estudiar los cambios espaciotemporales en la composición de las comunidades; (ii) determinar qué propiedades e interacciones ecológicas son independientes de la composición taxonómica y del período de tiempo estudiado; (iii) estudiar las respuestas a largo plazo de los ecosistemas a las condiciones físicas y bióticas cambiantes; y (iv) dilucidar la influencia de las relaciones ecológicas sobre la historia evolutiva de los linajes del pasado.

Una vez estimado, mediante análisis tafonómico, el grado de resolución de la asociación fósil, valorando la fidelidad que guarda respecto a la composición de la biocenosis original, resulta necesario inferir las características autoecológicas de las especies conservadas en la tafocenosis antes de proceder al análisis sinecológico de la comunidad. Las propiedades autoecológicas de las especies extintas se pueden reconstruir siguiendo tres métodos complementarios: (i) los basados en el análisis funcional de la morfología de los fósiles, con vistas a obtener inferencias biomecánicas y ecomorfológicas, lo que se ve facilitado si existen en la actualidad especies emparentadas estrechamente; (ii) los centrados en el uso de técnicas biogeoquímicas, como el análisis de la abundancia relativa de elementos traza e isótopos estables, para inferir los requerimientos tróficos de las especies extintas y sus preferencias de hábitat; y (iii) los que se basan en el contexto sedimentario y los atributos tafonómicos de los fósiles, así como en su distribución según facies. Los resultados obtenidos en la caracterización autoecológica de las especies de grandes mamíferos de Venta Micena,

efectuado combinando aproximaciones ecomorfológicas y biogeoquímicas, permiten efectuar una reconstrucción sinicológica del conjunto de la comunidad, lo cual resulta indispensable con vistas a establecer el marco ambiental en el que se asentaron las primeras poblaciones europeas del género *Homo*.

Los enfoques ecomorfológicos se basan en la relación funcional que muestra la anatomía craneodental y postcraneal de los mamíferos con determinadas características de las especies, tales como el tipo de hábitat y modo de locomoción, o las preferencias alimenticias, correlación que permite inferir las propiedades autoecológicas de las especies extintas. Así, por ejemplo, en los ungulados modernos diversas características del cráneo, la mandíbula y la dentición se correlacionan estrechamente con su dieta, como ocurre con el índice de hipsodoncia, que estima la altura relativa de la corona dentaria en los dientes yugales: los herbívoros pacedores, que se alimentan de plantas herbáceas con alto contenido en silicofitolitos en hábitats despejados de árboles, donde el polvo es otra fuente de material abrasivo, muestran dientes más hipsodontos que los ramoneadores de ambientes boscosos, que consumen hojas suculentas. Los valores de hipsodoncia de los ungulados de Venta Micena permiten apreciar la diversidad de tipos de alimentación y estrategias de uso del hábitat por estas especies. De esta manera, una vez agrupadas las especies identificadas en la tafocenosis según clases de tamaño corporal, estrategias de alimentación y modos de locomoción, la comparación de su abundancia con la mostrada por tales categorías bionómicas en los ecosistemas modernos de África y Asia, ha permitido deducir que la paleomastocenosis de Venta Micena ocupaba un hábitat similar al de las sabanas africanas con parches de árboles.

Durante las últimas décadas, los isótopos estables se han revelado como una herramienta sumamente útil con vistas a obtener inferencias ecofisiológicas de los mamíferos extintos y, también, sobre el medio en el que habitaban. Los diferentes isótopos estables de un mismo elemento químico (^{13}C vs. ^{12}C , ^{15}N vs. ^{14}N , ^{18}O vs. ^{16}O) son trazadores paleobiológicos pues, como resultado de las diferencias de masa atómica, muestran diferentes propiedades termodinámicas y cinéticas. En los elementos de masa atómica <40, tales diferencias pueden llevar a un fraccionamiento isotópico durante los procesos fisicoquímicos que intervienen en las reacciones metabólicas, traduciéndose en proporciones isotópicas características.

El fraccionamiento natural es muy bajo, por lo que estas proporciones se miden en tantos por mil (‰) de desviación frente a un estándar, usando la notación δ :

$$\delta X = [(R_{\text{muestra}} / R_{\text{estándar}}) - 1] \cdot 10^3,$$

donde $X = {}^{13}\text{C}, {}^{15}\text{N}, {}^{18}\text{O}$ y $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}, {}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}, {}^{18}\text{O}/{}^{16}\text{O}$. R_{muestra} y $R_{\text{estándar}}$ son las proporciones del isótopo pesado frente al ligero en la muestra analizada y en una estándar de referencia. Los estándares de comparación para $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{18}\text{O}$ son una muestra de carbonato de calcio proveniente de un belemnites del Cretácico (PDB), el N_2 atmosférico y la composición media de las aguas oceánicas (SMOW), respectivamente. Los valores positivos de δX indican un enriquecimiento en el isótopo pesado respecto al estándar y los negativos un empobrecimiento.

Las proporciones de $\delta^{18}\text{O}$ en el esmalte dentario y el hidroxiapatito del hueso permiten estimar cambios en las paleotemperaturas. Ahora bien, en una fauna local indican la fuente principal de agua de los organismos. La razón es que el contenido hídrico de las hojas está enriquecido en $\text{H}_2{}^{18}\text{O}$ por evapotranspiración diferencial, por lo que los ungulados que obtienen una parte significativa del agua a partir de la vegetación muestran valores de $\delta^{18}\text{O}$ superiores a los de aquellos que precisan abreviar más. Por otra parte, los carbohidratos están enriquecidos en ${}^{18}\text{O}$ en comparación con las proteínas, por lo que los carnívoros muestran valores de $\delta^{18}\text{O}$ más bajos que los herbívoros. En el caso de Venta Micena, los isótopos de oxígeno han permitido estimar los requerimientos hídricos de estas especies villafranquienses. Así, los megaherbívoros *M. meridionalis*, *H. antiquus* y *Stephanorhinus etruscus*, junto al ciervo megacerino, muestran los valores de $\delta^{18}\text{O}$ más bajos entre los ungulados, lo que indica que estas especies necesitarían abreviar con regularidad, mientras que *Hemitragus albus*, *Soergelia minor* y *Pseudodama* sp. presentan los más altos, lo que sugiere que obtendrían buena parte de sus requerimientos hídricos de la vegetación. Los carnívoros muestran valores de $\delta^{18}\text{O}$ empobrecidos respecto a los medidos en los herbívoros. Tales inferencias concuerdan con lo observado en los análogos modernos de estas especies.

La mayoría de las plantas terrestres se pueden dividir en dos grupos conforme a su ruta de asimilación del carbono (esto es, según la molécula receptora del CO_2 y el enzima implicado en ello): plantas C_3 que comprenden los árboles, matorrales de las zonas templadas y herbáceas adaptadas a condiciones frías y húmedas o a zonas de altitud, y plantas C_4 que incluyen básicamente monocotiledóneas tropicales como las gramíneas, adaptadas a condiciones áridas. Todas las plantas toman el ${}^{12}\text{CO}_2$ con preferencia al ${}^{13}\text{CO}_2$ pero existen diferencias importantes en su composición isotópica. Así, las plantas C_3 siguen el ciclo de Calvin-Benson, usando exclusivamente como enzima fotosintética la RuBisco, sumamente efectiva al discriminar contra el carbono isotópicamente pesado, de forma que, frente a la composición del CO_2 atmosférico ($\delta^{13}\text{C} = -6,5\text{‰}$), sus tejidos muestran un valor de $\delta^{13}\text{C}$ en torno a un $-26,0\text{‰} \pm 2,3\text{‰}$ (rango: desde -35‰ en bosque cerrado a -20‰ en zonas despejadas de vegetación

arbórea). Las plantas C_4 siguen el ciclo de Hatch-Slack, en el que interviene otra enzima (PEP-carboxilasa) como paso previo a la fijación del carbono por la RuBisco; esta enzima discrimina menos efectivamente, por lo que presentan valores de $\delta^{13}C$ más altos ($-12,0\text{‰} \pm 1,1\text{‰}$; rango: -19‰ a -8‰). Las plantas C_4 aparecieron a finales del Mioceno, hace unos 7 Ma, según ponen de manifiesto los valores de $\delta^{13}C$ medidos en los paleosuelos y el esmalte dentario de mamíferos. Al comparar el valor de $\delta^{13}C$ en la dieta de los animales y la composición del carbono que se incorpora a sus tejidos se observan también diferencias, en este caso de signo opuesto, pues el metabolismo animal produce un enriquecimiento en el isótopo pesado; así, en el caso del colágeno, el incremento es en promedio de $+4,5\text{‰}$, por lo que un herbívoro ramoneador de hojas de plantas C_3 mostrará un valor medio de $\delta^{13}C$ próximo a $-21,5\text{‰}$, mientras que para un ungulado pacedor de hierbas C_4 se encontrará en torno a $-7,5\text{‰}$.

La composición isotópica del nitrógeno en el colágeno de los mamíferos se relaciona directamente con su posición en la cadena trófica, pues cada nivel experimenta un aumento de $\delta^{15}N$ en torno a $+3,4\text{‰}$. Los principales factores que afectan a la composición isotópica del nitrógeno en el colágeno de los herbívoros son los siguientes: (i) la síntesis de nitrógeno en el suelo; (ii) la dieta del animal (esto es, si las plantas que consume tienen o no la capacidad de fijar el N_2); y (iii) su metabolismo del nitrógeno. Los herbívoros de bosques húmedos muestran valores de $\delta^{15}N$ más bajos que los que se desenvuelven en ambientes abiertos y secos, como consecuencia de la acidez del suelo en los medios forestados. Las plantas que fijan el nitrógeno tienen valores de $\delta^{15}N$ similares a la composición del N_2 atmosférico (0‰), mientras que las que no asimilan este elemento por sí mismas y usan otras fuentes (iones NH_4^+ y NO_3^- del suelo) muestran un rango de valores más amplio, en general más positivos. En consecuencia, los herbívoros que consumen plantas fijadoras de N_2 presentan valores de $\delta^{15}N$ comprendidos entre 0‰ y $+4\text{‰}$, mientras que en los que se alimentan de plantas que no fijan el N_2 el rango oscila entre $+2\text{‰}$ y $+8\text{‰}$. Finalmente, las plantas que habitan en ambientes próximos al mar o afectados por la sal se encuentran notablemente enriquecidas en ^{15}N , lo que refleja el mayor contenido en este isótopo de los nitratos y el amonio propios de los suelos salinos. Los efectos del metabolismo del nitrógeno en los animales son también muy importantes. Así, se observan valores superiores de $\delta^{15}N$ en las especies de regiones áridas, con dieta pobre en proteínas, que excretan urea empobrecida en ^{15}N . Por otra parte, los valores de $\delta^{15}N$ son más altos en los grandes herbívoros monogástricos, como el elefante, que en los rumiantes. Igualmente, se encuentran valores isotópicos elevados en los ejemplares lactantes, debido a la ingestión de leche materna enriquecida en proteínas, lo que lleva a un incremento aparente en el nivel trófico del animal. Se ha observado también en los

osos de las cavernas (*Ursus spelaeus*) que los valores más altos de $\delta^{15}\text{N}$ aparecen en los momentos fríos, debido a la reutilización de la urea en la síntesis de aminoácidos durante los períodos prolongados de hibernación.

En el caso de Venta Micena, los estudios realizados han permitido obtener colágeno fósil en aproximadamente un 50% de las muestras analizadas, permitiendo estimar la abundancia relativa de los isótopos de carbono y nitrógeno en las especies de grandes mamíferos. Tales proporciones isotópicas revelan, por ejemplo, diferencias ecofisiológicas significativas entre los perisodáctilos y los rumiantes, pues estos últimos presentan valores enriquecidos de $\delta^{13}\text{C}$ como consecuencia de su mayor eficiencia digestiva. De manera similar, los niveles de $\delta^{15}\text{N}$ permiten estimar qué especies se desenvolvían en las zonas boscosas, como los cérvidos, y cuáles se alimentaban en un hábitat más abierto, el caso de los bóvidos, ayudando a detectar aspectos insólitos de la paleobiología de algunos ungulados, como en el caso de *H. antiquus*, especie cuya masa corporal duplicaba la del hipopótamo actual y que parece haber tenido hábitos más anfibios, alimentándose exclusivamente de vegetación acuática.

Relaciones depredador-presa en Venta Micena: el juego de la vida y la muerte en el Pleistoceno inferior

Las proporciones isotópicas del carbono y el nitrógeno mostradas en la Figura 15 permiten poner de manifiesto la segregación ecológica entre los carnívoros que cazaban por emboscada en medios boscosos (*M. whitei* y *P. gombaszogensis*) y los que abatían sus presas a la carrera en ambientes despejados de árboles (*H. latidens* y *L. lycaonoides*), lo cual abre la posibilidad de efectuar inferencias sobre las relaciones depredador-presa en el seno de la paleocomunidad, por ejemplo entre el macairodontino *M. whitei* y los cérvidos megacerinos, o entre *H. latidens* y las crías de megaherbívoros, confirmando el papel desempeñado por la hiena gigante *P. brevirostris* en la génesis de la tafocenosis, como agente recolector y modificador de elementos óseos.

Además, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ permiten estimar cuantitativamente la contribución proporcional de diversas presas a la dieta de cada depredador, usando el modelo lineal de mezcla dual de Phillips, en el que se asume el siguiente balance isotópico para tres presas potenciales, dos isótopos estables y un depredador:

$$\begin{aligned}\delta^{13}\text{C}_{\text{depredador}} &= f_A \delta^{13}\text{C}'_{\text{presa A}} + f_B \delta^{13}\text{C}'_{\text{presa B}} + f_C \delta^{13}\text{C}'_{\text{presa C}} \\ \delta^{15}\text{N}_{\text{depredador}} &= f_A \delta^{15}\text{N}'_{\text{presa A}} + f_B \delta^{15}\text{N}'_{\text{presa B}} + f_C \delta^{15}\text{N}'_{\text{presa C}} \\ 1 &= f_A + f_B + f_C\end{aligned}$$

donde $\delta^{13}C'_{presa}$ y $\delta^{15}N'_{presa}$ son las proporciones de isótopos de carbono y nitrógeno en cada presa, corregidas para el fraccionamiento isotópico respecto al depredador (+1‰ para el carbono y +3‰ para el nitrógeno), y f representa la contribución relativa, en tantos por uno, de las presas A , B y C a la dieta del carnívoro.

Los resultados obtenidos al aplicar este modelo a la comunidad de Venta Micena permiten apreciar que el caballo, especie mejor representada en la tafocenosis, sería la presa principal de *M. whitei* y *L. lycaonoides*, situándose como la segunda en importancia en el caso de *H. latidens*, mientras que los dos ungulados que le siguen en abundancia, *Bison* sp. y *P. verticornis*, serían las presas más importantes de *H. latidens* y de *P. gombaszoegensis*, respectivamente.

Las inferencias sobre el género de vida y el hábitat en el que se desenvolvían estas especies del Pleistoceno inferior, así como las relativas a las relaciones depredador-presa en el seno de la paleocomunidad, ayudan a definir el nicho ecológico que ocuparían los homínidos. No obstante, la ausencia de registro paleoantropológico en Venta Micena impide efectuar estimaciones directas sobre su paleodieta y las interacciones ecológicas que mantenían con otras especies. Ahora bien, dos localidades próximas, Barranco León y Fuente Nueva-3, han suministrado importantes asociaciones de útiles con tipología preolduvayense, que incluyen abundantes lascas, núcleos, *choppers* y *manuports*, en sílex y caliza, estando representada toda la lítica cadena operativa. Además, en toda una serie de restos esqueléticos exhumados en estos yacimientos aparecen evidencias de acción antrópica, como huellas de descarnación efectuadas con lascas y huesos fracturados por percusión, aunque también se encuentran marcas en la superficie de los huesos ocasionadas por la dentición de los carnívoros. En el caso concreto de Fuente Nueva-3, yacimiento en el que se han identificado numerosos restos de proboscídeos, un esqueleto desmembrado de un individuo femenino de *M. meridionalis*, con una edad de muerte calculada en torno a 60 años, aparece rodeado parcialmente por treinta y cuatro coprolitos de hiena y diecisiete lascas de sílex, según reveló el estudio efectuado por P. Espigares. El hallazgo permite, sin duda, especular por la competencia entre hienas y homínidos por el acceso a los cadáveres de los megaherbívoros. El estudio en profundidad de estos nuevos yacimientos, junto a las inferencias obtenidas en otras localidades, como las del Pleistoceno inferior de Atapuerca, permitirá sin duda definir con mayor precisión el nicho ecológico que ocupaban los primeros inmigrantes del género *Homo* en Europa occidental.

PARA SABER MÁS:

- AIELLO, L.C. & WHEELER, P. 1995. The expensive tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Current Anthropology* 36: 199-221.
- ARRIBAS, A. & PALMQVIST, P. 1999. On the ecological connection between sabre-tooths and hominids: faunal dispersal events in the lower Pleistocene and a review of the evidence for the first human arrival in Europe. *Journal of Archaeological Science* 26: 571-585.
- CARBONELL, E., BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M., PARÉS, J., PÉREZ-GONZÁLEZ, A., CUENCA-BESCÓS, G., et al. 2008. The first hominin of Europe. *Nature* 452: 465-469.
- LORDKIPANIDZE, D., VEKUA, V., FERRING, R., RIGHTMIRE, G.P., AGUSTI, J., KILADZE, G., MOUSKHELISHVILI, A., NIORADZE, M., PONCE DE LEÓN, M., TAPPEN, M. Y ZOLLIKOFER, C.P.E. 2005. The earliest toothless hominin skull. *Nature* 434: 717-718.
- LORDKIPANIDZE, D., JASHASHVILI, T., VEKUA, A., DE LEON, M.S.P., ZOLLIKOFER, C.P.E., RIGHTMIRE, G.P., PONTZER, H., FERRING, R., OMS, O., TAPPEN, M., BUKHSIANIDZE, M., AGUSTI, J., KAHLKE, R., KILADZE, G., MARTINEZ-NAVARRO, B., MOUSKHELISHVILI, A., NIORADZE, M. Y ROOK, L. 2007. Postcranial evidence from early Homo from Dmanisi, Georgia. *Nature* 449: 305-310.
- MENDOZA, M. & PALMQVIST, P. 2008. Hypsodonty in ungulates: an adaptation for grass consumption or for foraging in open habitat? *Journal of Zoology (London)* 274: 134-142.
- MENDOZA, M., JANIS, C.M. Y PALMQVIST, P. 2005. Ecological patterns in the trophic-size structure of large mammal communities: a 'taxon-free' characterization. *Evolutionary Ecology Research* 7: 505-530.
- PALMQVIST, P., ARIBAS, A. Y MARTÍNEZ-NAVARRO, B. 1999. Ecomorphological study of large canids from southeastern Spain. *Lethaia* 32: 75-88.
- PALMQVIST, P. & ARIBAS, A. 2001. Taphonomic decoding of the paleobiological information locked in a lower Pleistocene assemblage of large mammals. *Paleobiology* 27: 512-530.
- PALMQVIST, P., GRÖCKE, D.R., ARIBAS, A. & FARIÑA, R. 2003. Paleocological reconstruction of a lower Pleistocene large mammals community using biogeochemical ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{18}\text{O}$, Sr:Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology* 29: 204-228.
- PALMQVIST, P., MARTÍNEZ-NAVARRO, B., TORO, I., ESPIGARES, M.P., ROS-MONTOYA, S., TORREGROSA, V. & PÉREZ-CLAROS, J.A. 2005. A re-evaluation of the evidence of human presence during Early Pleistocene times in southeastern Spain. *L'Anthropologie* 109: 411-450.
- PALMQVIST, P., TORREGROSA, V., MARTÍNEZ-NAVARRO, B. & TURNER, A. 2007. A re-evaluation of the diversity of *Megantereon* (Mammalia, Carnivora, Machairodontinae) and the problem of species identification in extinct carnivores. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 160-175.
- PALMQVIST, P., PÉREZ-CLAROS, J.A., GRÖCKE, D.R. & JANIS, C.M. 2008. Tracing the ecophysiology of ungulates and predator-prey relationships in an early Pleistocene large mammal community. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 266: 95-111.
- PALMQVIST, P., PÉREZ-CLAROS, J.A., JANIS, C.M., FIGUEIRIDO, B., TORREGROSA, V. & GRÖCKE, D.R. 2008. Biogeochemical and ecomorphological inferences on prey selection and resource partitioning among mammalian carnivores in an early Pleistocene community. *Palaios* 23: 724-737.
- PLUMMER, T. 2004. Flaked stones and old bones: biological and cultural evolution at the dawn of technology. *Yearbook of Physical Anthropology* 47: 118-164.

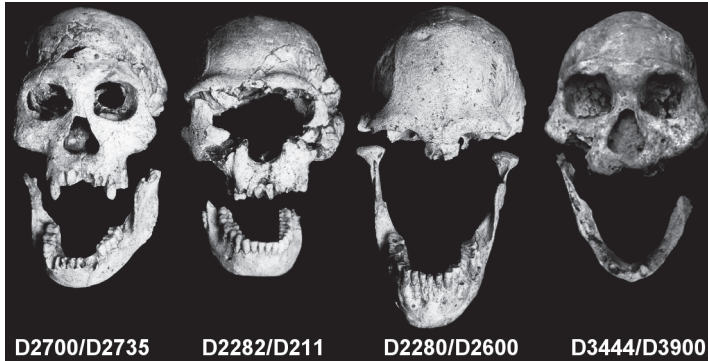


Figura 1. Cráneos y mandíbulas exhumados en el yacimiento georgiano del Plioceno superior de Dmanisi, datados en 1,77 Ma.



Figura 2. Paleopatologías de Venta Micena. A: tercer metacarpiano del caballo *Equus altidens* que muestra una intensa deformación en la epífisis distal. B: metatarsiano de *E. altidens* con abundantes osteofitos en la epífisis distal. C fragmento de pelvis de *E. altidens* con abundantes osteofitos bajo el acetábulo. D: metacarpiano de *E. altidens* con un recrecimiento en forma de espuela. E: metatarsiano de *E. altidens* con un gran recrecimiento en la cara dorsal próximo a la epífisis proximal. F: metacarpiano de *E. altidens* con un recrecimiento circular en la diáfisis. G: serie dental de *E. altidens*, que incluye P₂-P₃-P₄-M₁ izquierdos con líneas de hipoplasia. H: cráneo y mandíbula (VM-7000) del cánido hipercarnívoro *Lycaon lycaonoides* exhumados en el yacimiento granadino de Venta Micena, que presentan diversas patologías dentales, como la ausencia del canino y el primer premolar superiores izquierdos, asociadas a una marcada asimetría bilateral fluctuante, lo que permite deducir una elevada homocigosis genética en la población que habitaba la cuenca de Guadix-Baza en el Pleistoceno inferior.

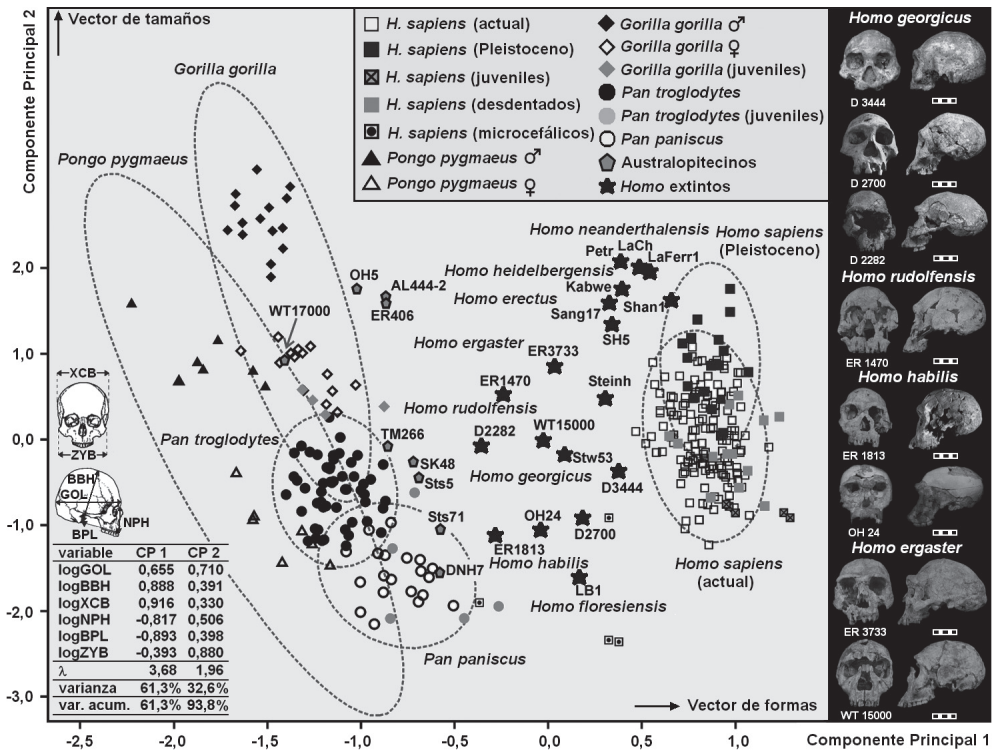


Figura 3. Análisis de componentes principales de la variación craneana en hominoideos actuales y homínidos extintos. Los dos primeros ejes dan cuenta de aproximadamente un 94% de la variancia original de las seis variables craneométricas consideradas (GOL: longitud del neurocráneo, entre la glabella y el occipital; BBH: altura del neurocráneo, entre basión y bregma; XCB: anchura máxima del cráneo, entre los parietales; NPH: altura de la cara, entre nasión y próstion; BPL: longitud de la cara, entre basión y próstion; ZYB: anchura bicigomática). El segundo componente presenta factores de carga positivos para todas las variables, por lo que es asimilable a un vector de tamaños, mientras que el primero muestra cargas de distinto signo (positivas para las dimensiones del neurocráneo y negativas para las del esplancocráneo), siendo interpretable como un vector de formas. Este último permite diferenciar a los grandes simios (proyecciones negativas, al presentar la cara más desarrollada en relación a la bóveda craneana) de los humanos (proyecciones positivas, debido al desarrollo del neurocráneo), tomando las especies extintas valores intermedios entre ambos grupos que reflejan sus semejanzas anatómicas. Los ejemplares de Dmanisi (D 2700, D 2282 y D3444) muestran posiciones intermedias entre los cráneos de *Homo habilis* (ER 1813 y OH 24), *Homo rudolfensis* (ER 1470) y *Homo ergaster* (ER 3733, WT 15000 y STw53) diferenciándose en sus dimensiones globales de los especímenes asiáticos de *Homo erectus* (Sangiran 17) y de la mayor parte de los fósiles europeos y africanos del Pleistoceno medio, englobados en *Homo heidelbergensis*/*Homo rhodosiensis* (Kawbe, Petralona, cráneo 5 de Sima de los Huesos). Diagrama elaborado con los datos del Dr. Juan Manuel Jiménez Arenas, del Departamento de Prehistoria de la Universidad de Granada.

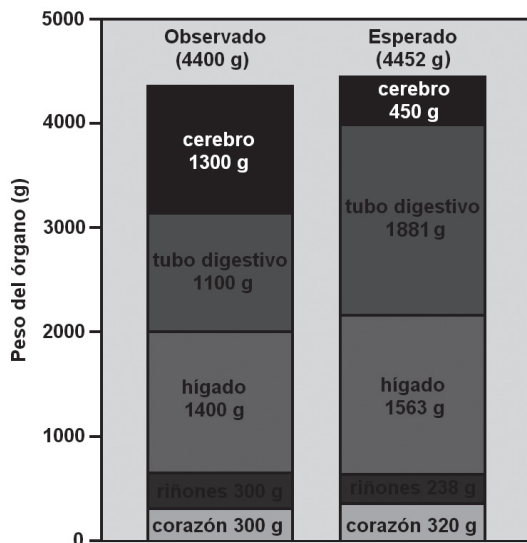


Figura 4. Dimensiones de diversos órganos en el cuerpo humano y sus masas en un simio de nuestro porte corporal. Las principales diferencias se encuentran en el tejido encefálico, que viene a representar tres veces el valor esperable, y en la masa del tracto digestivo, que es casi la mitad.



Figura 5. Vista de la cañada de Vélez del sector Orce-Venta Micena, excavada en los rellenos sedimentarios del borde nororiental de la cuenca de Guadix-Baza (Granada).

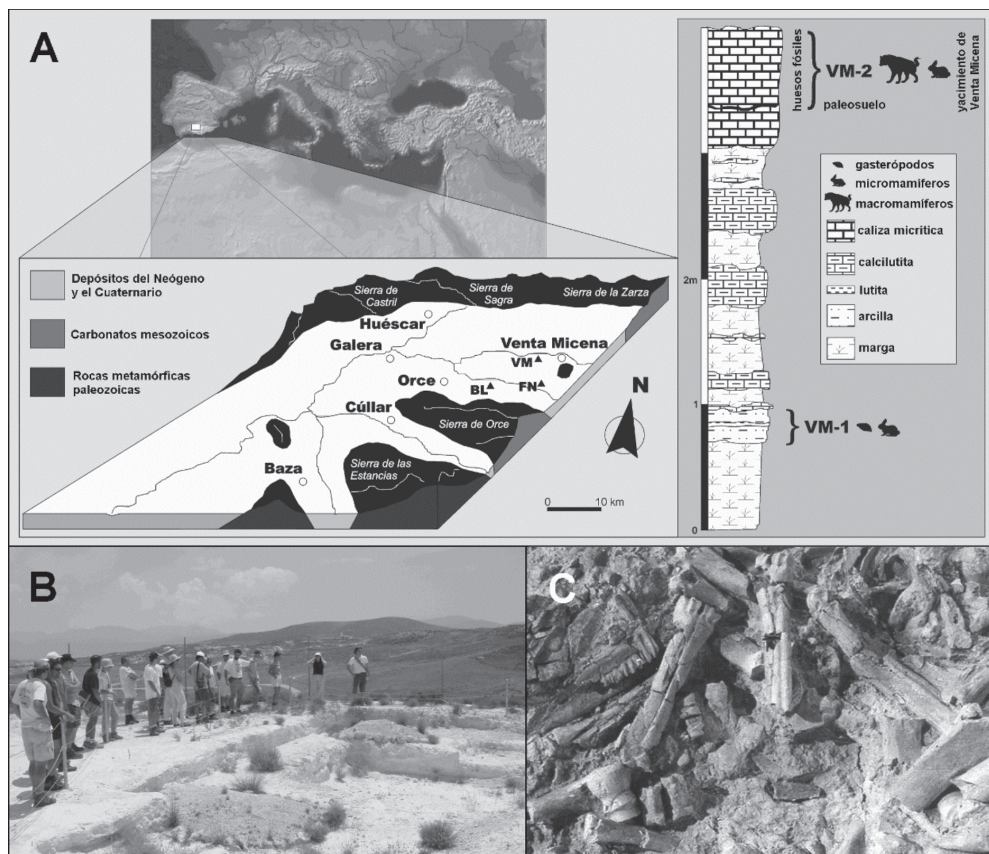


Figura 6. Bloque diagrama de la hoya de Baza, en el que se muestra la ubicación de los yacimientos de Barranco León (BL), Fuente Nueva-3 (FN) y Venta Micena (VM), con la columna estratigráfica de este último (A), una vista del Corte 3 de excavación en el estrato Venta Micena (B) y el aspecto de una cuadrícula de la superficie del yacimiento (C).



Figura 7. Especímenes fósiles de caballo (*Equus altidens*) exhumados en Venta Micena: humeros (A) y tibias (B), que ilustran una secuencia proximodistal de consumo por las hienas, metapodios (C) que revelan un consumo indistinto por las epfisis proximales y distales, terceras falanges (D), astrágalos (E), calcáneos (F), grupos de vértebras (G), fragmentos del pelvis (I), maxilares (J, M) y mandíbulas (K, L). Se muestra también un fragmento de hemimandíbula de la hiena gigante (*Pachycrocuta brevirostris*), en el que falta la rama ascendente (H).

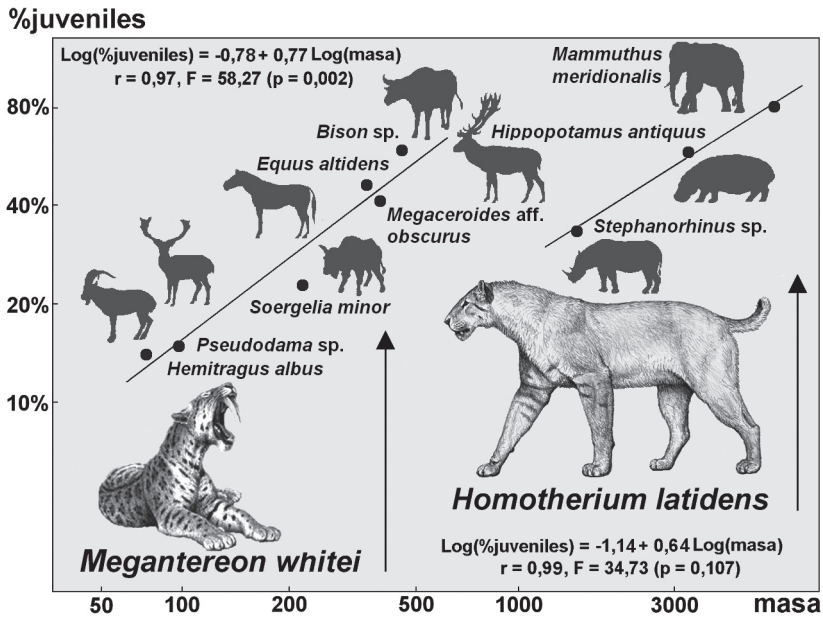


Figura 8. Relación entre la proporción de individuos jóvenes con dentición decidua sobre el número mínimo de individuos calculado para cada especie de ungulado y la masa corporal estimada para los ejemplares adultos, que evidencia una selección de presas por los hipercarnívoros.

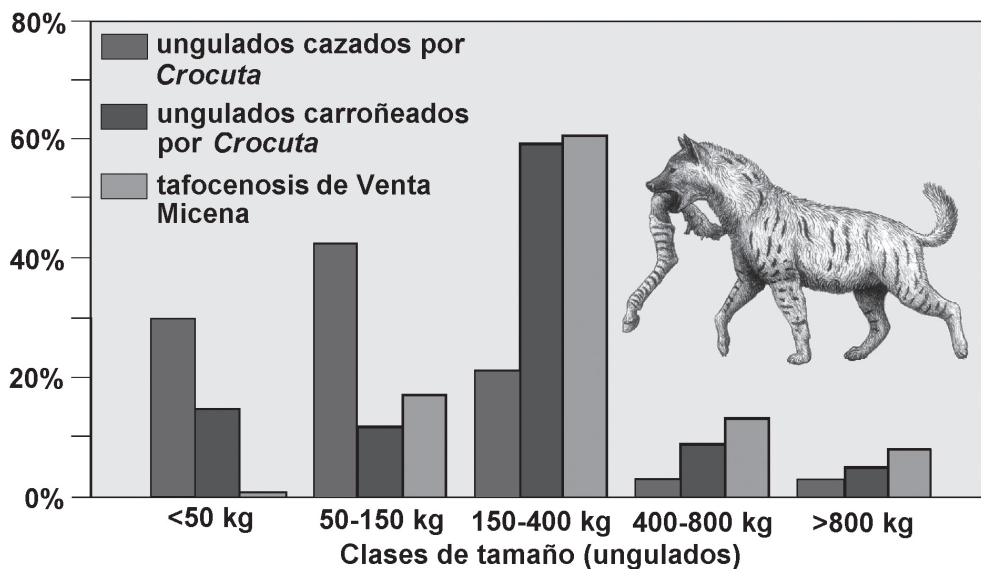


Figura 9. Abundancia de ungulados, agrupados según clases de tamaño corporal, en las presas cobradas por las hienas manchadas y carroñeadas por estos carnívoros a leones y licaones (datos tomados de los estudios de Hans Kruuk y George Schaller en el Serengeti y el Ngorongoro), comparadas con su abundancia relativa en Venta Micena. Los histogramas revelan que el yacimiento, atribuido a la hiena gigante *Pachycrocuta brevirostris*, muestra una composición similar a la de las presas que carroñean las hienas actuales, diferenciándose sólo en la exigua representación de animales de menos de 50 kg, cuyo transporte a los cubiles de cría sería poco rentable.

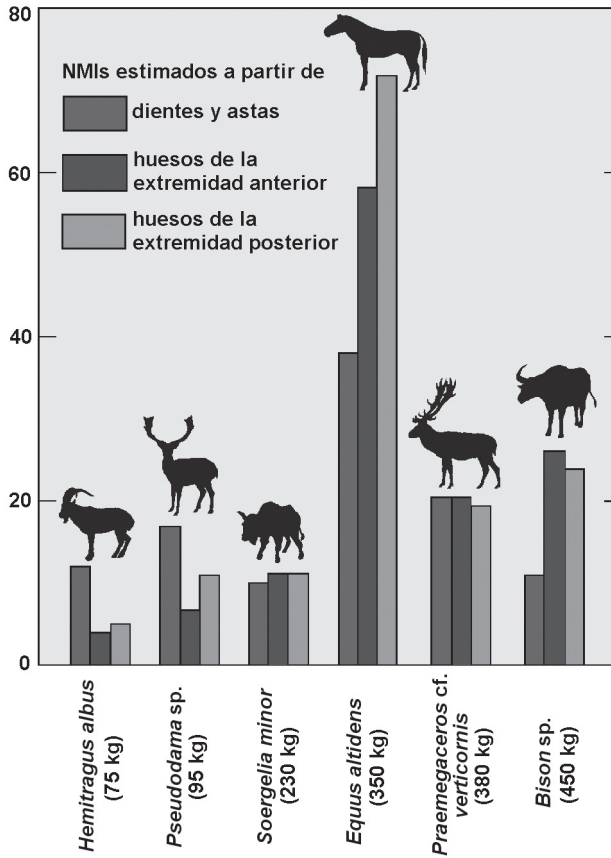


Figura 10. Abundancia de las principales especies de ungulados identificadas en Venta Mi-cena, según números mínimos de individuos calculados a partir de elementos del esqueleto craneal (dientes y, en el caso de los cérvidos, astas) y apendicular, diferenciando en este caso extremidades anteriores y posteriores.

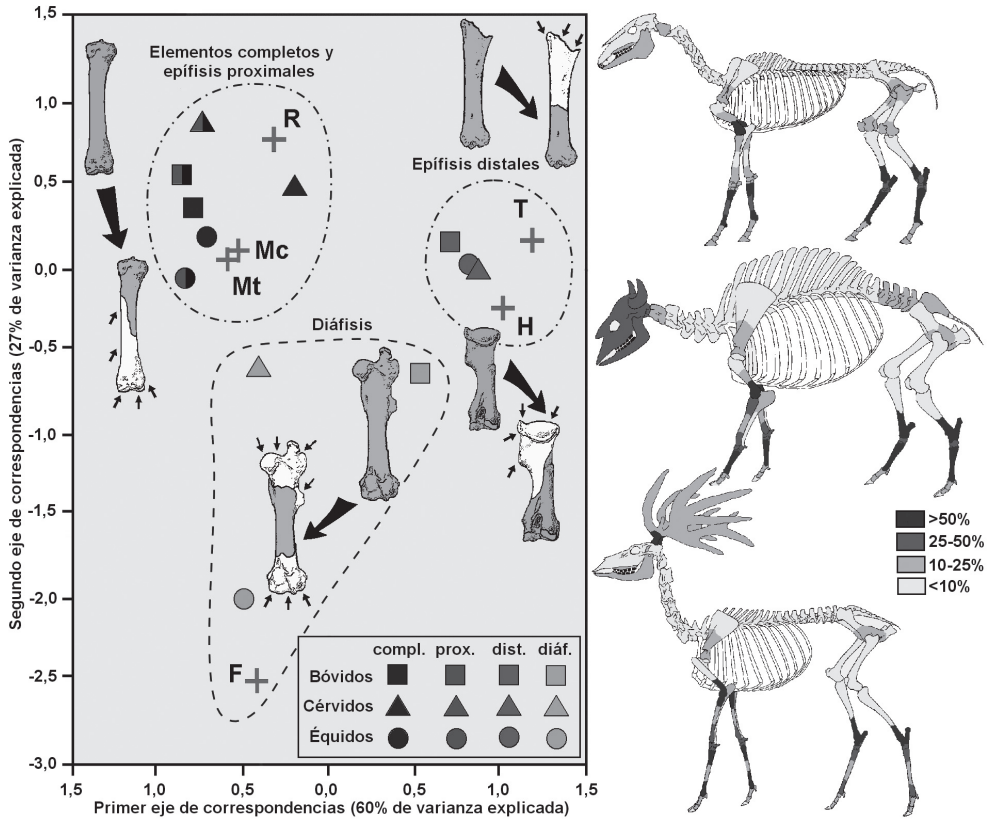


Figura 11. Resultados de un análisis de correspondencias sobre la abundancia de los principales huesos largos del esqueleto apendicular (H: húmero, R: radio, Mc: metacarpo, F: fémur, T: tibia, Mt: metatarso) de los tres grandes grupos de ungulados de Venta Micena (équidos, bóvidos y cérvidos), distribuidos según categorías de conservación (elementos completos, epífisis proximales, diáfisis y epífisis distales). Se muestran las porciones esqueléticas conservadas en las tres especies mejor representadas en la tafocenosis, el caballo *Equus altidens*, el bisonte *Bison* sp. y el ciervo *Praemegaceros* cf. *verticornis*.

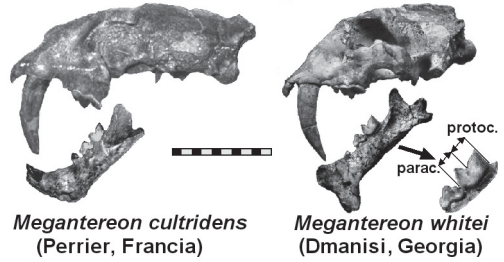
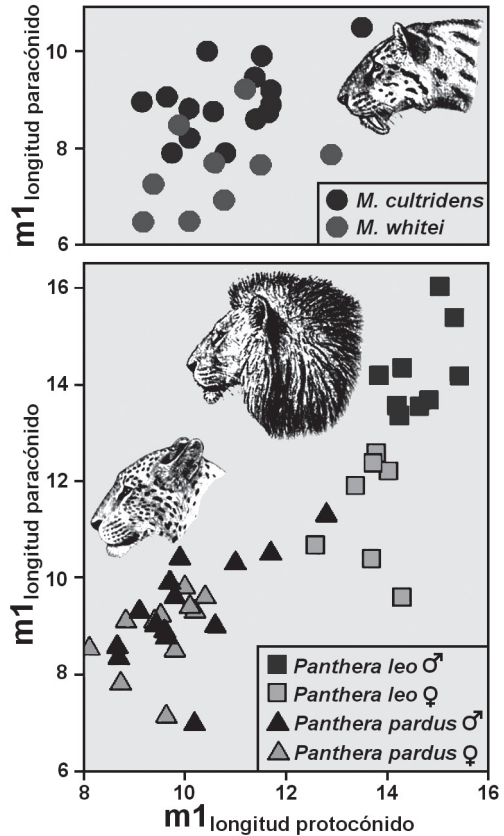


Figura 12. Relación entre las dimensiones de la cúspide anterior (paracónido) y posterior (protocónido) en la carnícera inferior (M_1) de *Megantereon cultridens* y *Megantereon whitei*. La especie africana, *M. whitei*, muestra una reducción considerable de la serie premolar, con un P_3 vestigial que deja un diastema hasta el P_4 , lo que se relaciona con una mayor grado de hipercarnivorización que en la especie norteamericana y euroasiática, *M. cultridens*. Esta reducción viene forzada por el mayor desarrollo proporcional de los caninos superiores en la especie africana, lo que conlleva una reducción del proceso coronoides en la mandíbula y una orientación más verticalizada de las fibras musculares en la fosa temporal, a efectos de lograr mayor ángulo de abertura de la boca para poder clavar los sables, lo que se traduce en una reducción de la potencia de mordedura, cuyo momento de fuerza se ve retrasado, por lo que se hace más énfasis en la cúspide cortante posterior de la muela carnícera. Tal diferencia no es imputable al dimorfismo sexual, pues no se observa en leones (*Panthera leo*) y leopardos (*Panthera pardus*). La reducción de la dentición yugal anterior se traduce, igualmente, en la aparición de una sínfisis mentoniana verticalizada, que protege a los caninos superiores cuando la boca está cerrada.



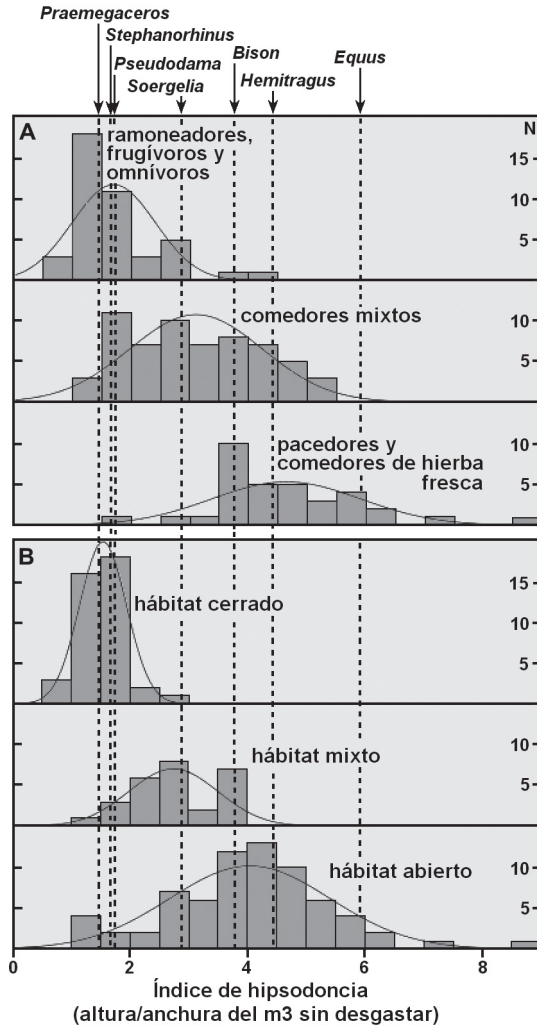


Figura 13. Valores del índice de hipsodancia en una amplia muestra de artiodáctilos y perisodáctilos modernos (134 especies), distribuidos según tipos de alimentación y hábitat de preferencia. Las flechas indican los valores de hipsodancia medidos en los ungulados de Venta Micena.



Figura 14. Reconstrucción, por Mauricio Antón, del paisaje de Orce a inicios del Pleistoceno. Se muestran algunos componentes de la fauna de grandes mamíferos que habitaba en la llanura que rodeaba el paleolago de la cuenca, en un entorno similar al que debió tener el yacimiento de Fuente Nueva-3. En primer término aparece un félido con dientes de sable de la especie *Homotherium latidens* y en segundo plano se representan elefantes de la especie *Mammuthus meridionalis*, especie de mayor tamaño que los dos proboscídeos modernos, y caballos de la especie *Equus altidens*, cuya anatomía postcraneal es similar a la de las actuales cebras de Grevy, que se desenvuelven en las planicies etíopes. En este yacimiento arqueológico, que ha suministrado una ingente asociación de útiles líticos, los restos de elefantes son muy numerosos, incluyendo defensas de hasta 3 m de longitud y 30 cm de anchura en la base, por lo que cabe contemplar la posibilidad del entrapamiento de estos animales en el lodo de las facies palustres.

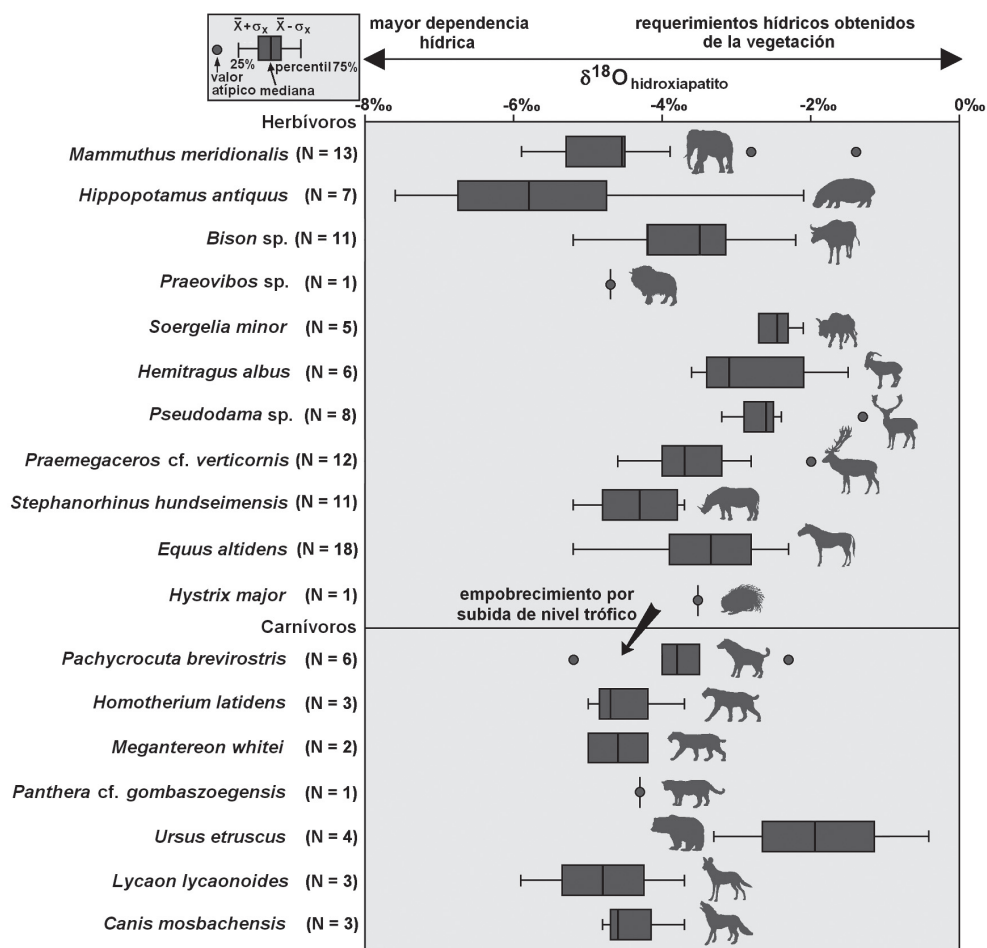


Figura 15. Abundancia relativa de isótopos estables de oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$) en la fase mineral (hidroxiapatito) de muestras de esmalte y hueso fósil de las especies de grandes mamíferos identificadas en el yacimiento paleontológico de Venta Micena, tomando como estándar de comparación la composición isotópica del agua del mar.

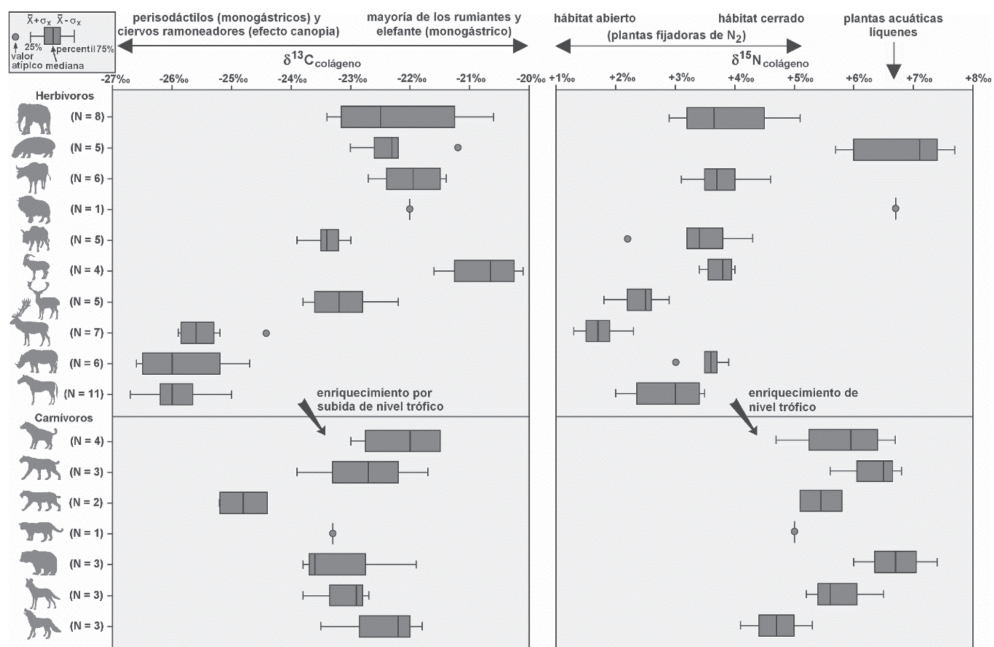


Figura 16. Abundancia relativa de isótopos estables de carbono y nitrógeno ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) en muestras de colágeno óseo de las especies de macromamíferos de Venta Micena, tomando como estándar de comparación la composición isotópica de una concha de belemnites (PDB) y la del nitrógeno atmosférico. Los nombres científicos de las especies aparecen en la leyenda de la Figura 14.

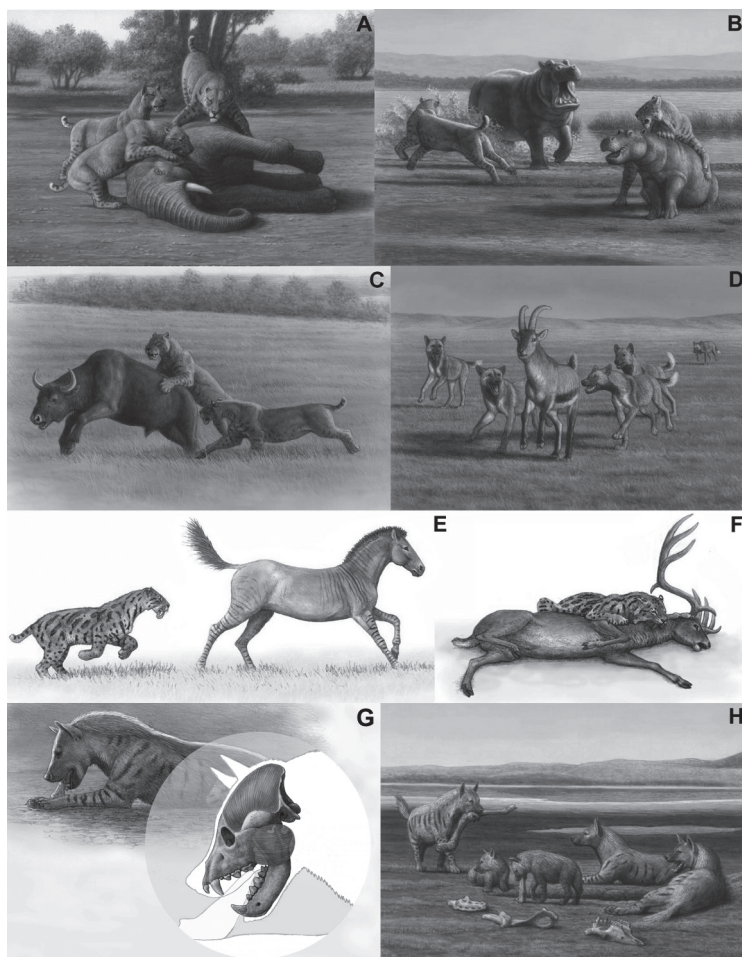


Figura 17. Relaciones depredador-presa a inicios del Pleistoceno, evidenciadas por las proporciones isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) en el colágeno óseo de las especies de ungulados y carnívoros de Venta Micena. Se muestran el felino con dientes en forma de cimitarra *Homotherium latidens* abatiendo un elefante joven, *Mammuthus meridionalis* (A), una cría de hipopótamo, *Hippopotamus antiquus* (B) y un bisonte adulto, *Bison* sp. (C). También aparecen reconstrucciones del cánido hipercarnívoro *Lycaon lycaonoides* en un lance cinegético sobre un caprino, *Hemitragus albus* (D), y del felino con dientes de sable de origen africano *Megantereon whitei* cazando un ciervo megacerino adulto, *Praemegaceros* cf. *verticornis* (E), y un équido, *Equus altidens* (F). Se ilustra la hiena gigante, *Pachycrocuta brevirostris*, fracturando un hueso largo de ungulado para acceder a la médula de su interior (G) y el entorno de los cubiles de cría de esta especie en Venta Micena (H). La anatomía del esqueleto postcranial de *Megantereon* revela a un cazador por emboscada, con extremidades muy robustas para inmovilizar completamente la presa antes de clavarle los caninos superiores; la razón es que tales puñales, sumamente alargados y comprimidos transversalmente, serían bastante frágiles. En cambio, *Homotherium* muestra caninos más cortos, anchos en la base y de margen aserrado, por lo que probablemente mataba por evisceración, así como extremidades más gráciles y alargadas, con garras no retráctiles, que evidencian sus hábitos de caza a la carrera en espacios despejados de árboles (dibujos de Mauricio Antón).

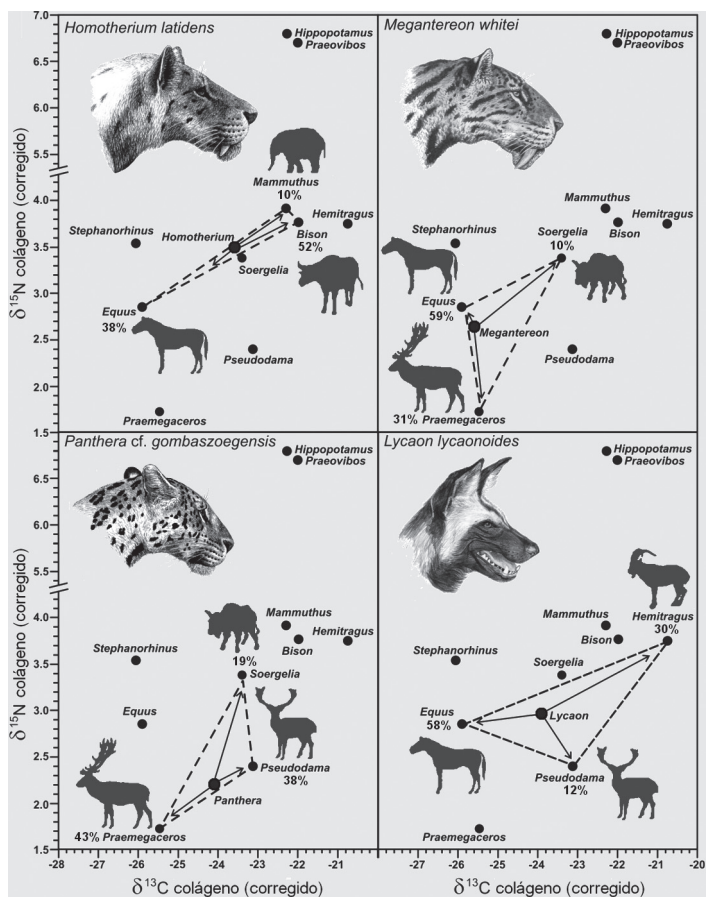


Figura 18. Proporciones de diversas presas unguladas en la dieta de los cuatro depredadores dominantes en los ecosistemas de inicios del Pleistoceno, *Homotherium latidens*, *Megantereon whitei*, *Panthera gombaszoegensis* y *Lycaon lycaonoides*, deducidas a partir de la abundancia relativa de los isótopos estables de carbono y nitrógeno en el colágeno óseo de los grandes mamíferos del yacimiento de Venta Micena (dibujos de los carnívoros realizados por Mauricio Antón).

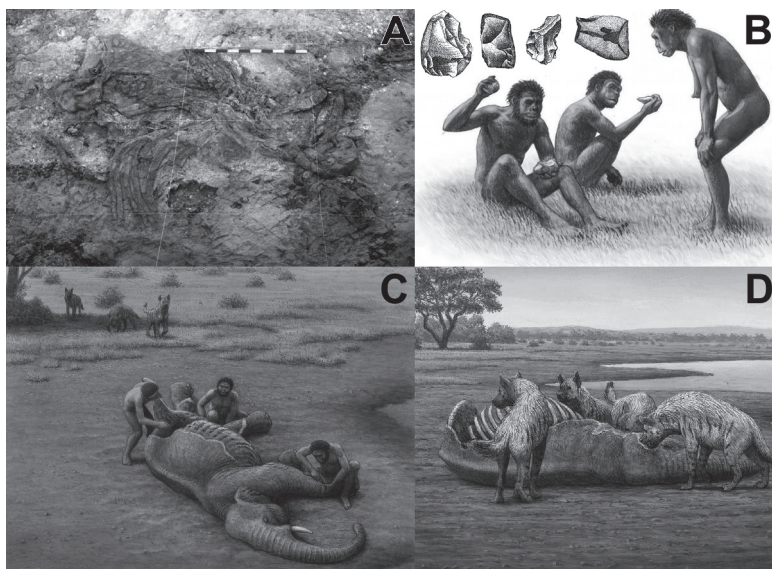


Figura 19. Esqueleto parcial de *Mammuthus meridionalis* del yacimiento granadino de Fuente Nueva-3, que conserva la mandíbula (a la derecha de la fotografía), cuya dentición indica una edad avanzada para este ejemplar (en torno a 60 años, según el especialista en elefantes fósiles S. Ross), la columna vertebral, las costillas y la pelvis (cuya morfología indica que se trataba de una hembra), faltando las extremidades y el cráneo (A). Se muestran también algunas industrias líticas recuperadas en este yacimiento y la reconstrucción de un grupo de homínidos tallándolas (B). El trabajo tafonómico efectuado por P. Espigares ha revelado que el esqueleto se encuentra parcialmente rodeado por industrias líticas y coprolitos de hienas. Se muestra una reconstrucción de la posible historia tafonómica de este ejemplar tras su muerte (C, D), que incluye su carroñeo por los homínidos, que lo desmembrarían, transportando las extremidades a otro lugar, y las hienas gigantes, de la especie *Pachycrocuta brevirostris*, que consumirían el resto de los tejidos blandos (dibujos realizados por Mauricio Antón).

