

PRESENCIA DE OSTEOPATOLOGÍAS EN EL YACIMIENTO DE VENTA MICENA (ORCE, GRANADA, ESPAÑA)

MARÍA PATROCINIO ESPIGARES^{1,2}, PAUL PALMQVIST¹, SERGIO ROS-MONTOYA^{1,2}, ANTONIO MARÍN GARRIDO³, BIENVENIDO MARTÍNEZ-NAVARRO^{4,5,6}

RESUMEN

En el yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, prov. Granada), datado en 1,5-1,6 millones de años, se han identificado abundantes elementos fósiles de grandes mamíferos que presentan patologías óseas, las cuales corresponden en su mayor parte a elementos del esqueleto postcraneal, aunque también se han registrado elementos dentales y craneales con malformaciones. El análisis de estas patologías ha puesto de manifiesto su mayor concentración en los elementos anatómicos de las extremidades posteriores, lo que posiblemente se relaciona con los problemas locomotrices experimentados por estos animales durante las fases iniciales de la marcha, suponiendo por ello una limitación importante para escapar del ataque de los carnívoros, que los seleccionarían (activa o pasivamente) durante la depredación.¹

¹ Departamento de Ecología y Geología (Áreas de Paleontología y Estratigrafía). Facultad de Ciencias, Campus Universitario de Teatinos. 29071 - Málaga, España

² Museo de Prehistoria y Paleontología. 18858 - Orce (Granada), España

³ Real Academia de Ciencias Veterinarias de Andalucía Oriental. C/ Rector Marín Ocete, 10-Bajo. 18014 - Granada, España

⁴ ICREA. Barcelona, España

⁵ IPHES, Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social. Campus Sescelades URV, C/ Marcel·lí Domingo s/n. 43007 - Tarragona, España

⁶ Área de Prehistoria, Universitat Rovira i Virgili (URV). Avda. Catalunya, 35. 43002 - Tarragona, España

Entre las anomalías dentales se ha identificado la presencia de hipoplasia, ocasionada por procesos de malnutrición o estrés fisiológico, así como malformaciones genéticas relacionadas con procesos de endogamia en la población fósil de licaones.

Palabras clave: Osteopatologías, Grandes mamíferos, Pleistoceno inferior, Venta Micena, Orce

ABSTRACT

The Early Pleistocene site of VentaMicena(Orce, prov. Granada), dated to 1.5-1.6 million-years-old,preserves a rich fossil assemblage of large mamals, with many bones evidencing the presence of osteological pathologies as well as a huge record of dental and cranial diseases. Thebone malformationsare concentrated in the hindlimb and thesetype of skeletal abnormalities presumably reduced the ability of individuals to escape from their predators. Therefore, their high abundance in the assemblage may evidence the selection (active or passive) of prey individuals with diminished locomotive performance by the local carnivores.Pathologies were also found among craniodental remains, including cases of dental enamel hypoplasia in ungulates and bilateral cranial asymmetry associated with tooth agenesis in painted dogs. Hypoplasia is often produced by nutritional or physiological stress early in the life of an individual, while skull anomalies are in this case the result of inbreeding and genetic homozygosis.

Keywords: Osteopathology, Large mammals, Early Pleistocene, VentaMicena, Orce.

INTRODUCCIÓN

Desde el origen de la vida, entendida como tal, los organismos han estado sometidos a elementos patógenos causantes de enfermedades, que representan una causa sumamente importante de mortandad en las poblaciones naturales. Sin embargo, y pesea su antigüedad, pocas son las evidencias que han llegado hasta nosotros, pues estos procesos suelen afectar de forma mayoritaria a los tejidos blandos, que normalmente no se conservan en las asociaciones fósiles. Por este motivo, el registro se restringe a aquellas enfermedades, procesos inflamatoriosy/o degenerativos que se traducen en modificaciones de la estructura y morfología de los huesos.

El análisis de la incidencia de malformaciones óseas de origen patológico no se encuentra todavía muy extendido en los estudios sobre asociaciones de mamíferos

fósiles. En cambio, es más frecuente en aquellos yacimientos arqueológicos en los que se ha documentado un número importante de restos humanos, lo que permite realizar análisis cualitativos y cuantitativos sobre el estado de salud que presentaban tales poblaciones prehistóricas. De forma paralela, en estos trabajos se incluyen también las patologías que afectaban a los animales que convivían con los grupos humanos. No obstante, estos datos no se pueden extrapolar de forma directa al estudio de las comunidades naturales, pues el proceso de domesticación genera e incrementa determinadas deformaciones y/o alteraciones óseas, como consecuencia del estrés fisiológico resultante de las actividades a las que eran sometidos los animales domésticos, como el tiro de carros o el arado, de su engorde excesivo con fines ganaderos o, simplemente, como consecuencia de la endogamia resultante del proceso de selección artificial.

En Venta Micena, yacimiento paleontológico del Pleistoceno inferior situado en el borde nororiental de la cuenca de Guadix-Baza, en el altiplano granadino, se han documentado diversos huesos fósiles de grandes mamíferos que portaban alteraciones óseas. Sin embargo, la mayor parte de los elementos de la asociación han sufrido una intensa modificación *post-mortem*, llevada a cabo por la actividad de la hiena gigante de cara corta *Pachycrocuta brevirostris*. Esta actuación ha determinado que buena parte de los elementos integrantes de la tafocenosis hayan perdido una o más porciones anatómicas, lo que en muchos casos representa más del 75% del elemento (Palmqvist *et al.*, 1996; Arribas y Palmqvist, 1998). Ello ocasiona una importante pérdida de información paleobiológica, por lo que el registro de anomalías óseas identificadas está, con seguridad, infrarrepresentado.

Además, en esta localidad existió toda una serie de sesgos tafonómicos que afectan a la composición de la asociación fósil (Palmqvist y Arribas, 2001), entre los que se incluyen la selección de presas por parte de los hipercarnívoros y el transporte, también selectivo, por parte de las hienas de cadáveres completos, en el caso de las especies de ungulados de tamaño pequeño y medio, o de regiones anatómicas seleccionadas tras ser desmembrados los mismos, en el de las especies de mayor porte, seguido del consumo diferencial de los elementos esqueléticos por las hienas, nuevamente selectivo en función de su rendimiento nutricional. Todo ello ocasiona la ausencia de esqueletos articulados completos, que permitirían estudiar las deformaciones de carácter degenerativo, como los procesos de artrosis, que se manifiestan en más de un elemento dentro del mismo individuo, o aquellas relacionadas con procesos inflamatorios, desórdenes vasculares, endocrinos o metabólicos, como la artritis reumatoide, que afectan a las articulaciones de forma simétrica.

La identificación y el análisis de los elementos con patologías óseas reviste gran interés, pues el estudio de las proporciones y tipologías de las malformaciones, sobre todo aquellas que aparecen vinculadas al aparato locomotor, tiene importancia desde el punto de vista de la selección de presas unguladas por los hipercarnívoros, ya que tales individuos estarían peor capacitados para huir de los depredadores y, por lo tanto, serían más susceptibles de ser abatidos. Por todo ello, una cuantificación más precisa permitiría formular hipótesis en relación al tipo de selección que efectuaban sobre las poblaciones de ungulados presa, pasiva o activa, en función del tipo de discapacidad que tales osteopatologías presupusiesen (esto es, dificultades para el arranque en una emboscada o para mantener la carrera al ser perseguidos).

VENTA MICENA

Venta Micena se localiza en el borde nororiental de la Cuenca de Guadix-Baza, en la localidad de Orce, Granada, España (Fig. 1), y se ha interpretado como una acumulación ósea originada por la hiena *Pachycrocuta brevirostris* (Arribas y Palmqvist, 1998; Palmqvist y Arribas, 2001) en las inmediaciones de un paleolago.



Figura 1. Localización geográfica y vista panorámica del yacimiento de Venta Micena.

Este yacimiento se sitúa cronológicamente en la época magnética Matuyama, concretamente en el cron 1r2r., entre Jaramillo y Olduvai. Su biozona es la MNQ-2, zona de *Allophaiomyspliocaenicus*, estimándose la edad del yacimiento en 1,6-1,5 millones de años (Ma)(Martínez-Navarro, 1991, 2011; Duval et al., 2011).

La asociación faunística se compone fundamentalmente de mamíferos, de los que se han identificado hasta el momento 23 especies (Tabla1), siendo el registro de microfauna mucho más escaso.

VENTA MICENA

Genus&Species

Homotheriumlatidens
Megantereontohitei
Pantheragombaszoegensis
Lynxsp.
Pachycrocutabrevirostris
 Viverridaeindet.
Lycaonlycaonoides
Canismosbachensis
Vulpes cf. praeglacialis
Ursusetruscus
Pannonictissp.
Melessp.
Mammuthusmeridionalis
Stephanorhinushundsheimensis
Equusaltidens
Hippopotamusantiquus
Bisonsp.
Hemibosp. aff. H. gracilis
Hemitragus albus
Praeovibosp.
Soergeliaminor
Praemegacerosverticornis
Metacervocerusrhenanus

Tabla 1 Lista faunística del yacimiento de Venta Micena (Moyà-Solà et al. 1981; Martínez-Navarro, 1991; Torres Pérez-Hidalgo, 1992; Eisenmann, 1999; Crégut-Bonnoure, 1999; Martínez-Navarro y Rook, 2003; Espigares, 2010; Martínez-Navarro et al., 2011).

TIPOS DE AFECCIONES IDENTIFICADAS

En la asociación fósil de Venta Micena se han identificado malformaciones tanto en los elementos postcraneales como en los craneales.

Las alteraciones localizadas en el esqueleto apendicular responden, en su mayor parte, a dos etiologías diferentes. Por un lado, se encuentran aquellas que derivan de una enfermedad degenerativa de las articulaciones (osteoartrosis) y, por otro, las de tipo inflamatorio (artritis, periostitis y osteomielitis). No se han tenido en cuenta en este análisis las anomalías relacionadas exclusivamente con traumatismos (y los procesos subsiguientes de regeneración ósea), ya que no se ha identificado ningún caso que se pueda incluir inequívocamente en esta categoría.

En cuanto a las afecciones del esqueleto craneal, se han detectado enfermedades del desarrollo que afectan al esmalte (hipoplasia), así como posibles anomalías genéticas con incidencia en los patrones de erupción dental y pérdida de simetría bilateral craneana.

Enfermedades degenerativas de las articulaciones

La osteoartrosis se caracteriza por su carácter degenerativo y está muy relacionada con la edad de los individuos. Greer *et al.* (1977), en un estudio realizado sobre las colecciones de las Universidades de Oklahoma, Kansas y las conservadas en el Museo Americano de Historia Natural, analizaron esqueletos de animales, tanto salvajes como criados en cautividad, con distintos estilos de vida y dieta. Los resultados obtenidos indicaron que esta patología sólo estaba presente en individuos que presentaban las epífisis de los huesos fusionados, por lo que todos eran adultos, aunque sin precisar la edad. La talla también parece ser un factor importante. Así, Rothschild y Martin (2003) analizaron la asociación recuperada en una trampa natural de Wyoming, de edad pleistocénica, en la que se ha documentado una importante incidencia de osteoartrosis entre los elementos analizados; curiosamente, los porcentajes más elevados se dieron en las especies de mayor masa corporal, cuyos huesos largos estarían sometidos a mayor estrés, sin encontrar evidencias de este tipo de osteopatologías en animales con una masa menor de 25 kg.

La osteoartrosis consiste en un desgaste de los cartílagos, lo que motiva que se pierda la superficie articular y, por tanto, que ante la presión y a falta de posibilidad de regeneración articular, se produzca una neoformación ósea que intentará limitar el movimiento de la articulación y, por lo tanto, el dolor a la presión (Steinbock, 1976).

Esta alteración afecta fundamentalmente a las articulaciones sobre las que recae el peso del animal. En primer lugar, se produce la aparición de poros y pequeñas fosas irregulares, que degeneran en fisuras y grietas cuando la lesión alcanza una fase avanzada. Las zonas dañadas suelen ocupar las porciones centrales de la superficie articular, precisamente allí donde la presión y la carga del peso del cuerpo es mayor. En fases más avanzadas, en los márgenes del cartílago desgastado se produce una sustitución ósea en forma de protuberancias o de labios, denominados osteofitos, cuya dirección viene determinada por las líneas de fuerza mecánica que presionan sobre el área de crecimiento óseo, lo que suele corresponder con el contorno de la superficie articular (Rihuete, 2000).

Afecciones de carácter inflamatorio

Los tejidos óseos reaccionan de forma muy característica a las inflamaciones, debido a que son tejidos que están en un equilibrio entre la destrucción y la neoformación. Existen dos tipos de procesos óseos que indican la reacción a un proceso inflamatorio, ambos muy frecuentes en el esqueleto apendicular, la periostitis y osteomielitis. En estas patologías el desencadenante suele ser una infección que afecta al periostio y provocaneoformaciones de tejido óseo. La periostitis ocasiona importantes remodelaciones óseas, que pueden venir acompañadas de deformaciones anómalas. Rihuete (2000) documenta en humanos expansiones de la cara anterior de los elementos afectados e incluso abombamiento diafisario en dirección medial, afecciones en las que lesiones traumáticas previas podrían haber desempeñado un cierto papel en la génesis del proceso infeccioso. La osteomielitis es una inflamación del hueso y de la cavidad medular, producida por bacterias y en la que se va desarrollar una necrosis ósea acompañada de una producción exagerada y deformante de hueso nuevo (Steinbock, 1976). Según Rihuete (2000), las osteomielitis que se detectan en las colecciones arqueológicas son de tipo postraumático y cabe entenderlas en función de fracturas sobreinfectadas, aunque hay determinados patógenos que el transcurso de un proceso septicémico afectan al hueso provocando una osteomielitis.

Esqueleto craneal

Lukacs (1989) clasifica las enfermedades orales en cuatro grupos según su etiología (Tabla 2): a) degenerativas, con pérdida de tejido óseo o dental; b) infecciosas, ocasionadas por microorganismos patógenos; c) del desarrollo, que tienen lugar durante la formación del diente; y e) genéticas, normalmente transmitidas de padres a hijos.

<i>Categoría</i>	<i>Enfermedad</i>
<i>Degenerativa</i>	<i>Pérdida ante mortem</i>
	Enfermedad periodontal
	Exposición de la cavidad pulpar
	Cálculo o sarro dental
<i>Infeciosa</i>	<i>Pérdida ante-mortem</i>
	Abscesos
	Caries
	Enfermedad periodontal
<i>Desarrollo</i>	Exposición de la cámara pulpar
	Hipoplasia
	Fluorosis
	Defecto microestructural
	Apiñamiento dental
	Mala oclusión
	Depósito secundario de dentina
Hipercementosis	
<i>Genética</i>	Hipodontia (agenesia dental)
	Hiperodontia (aumento del número de dientes)
	Mala oclusión
	Paladar hendido

Tabla 2. Clasificación de las enfermedades orales (Lukacs, 1989)

En 1982, la Federación Dental Internacional (FDI) propuso un criterio de clasificación de los defectos del esmalte dentario con fines epidemiológicos, estableciendo un sistema basado en seis categorías (Tabla 3). En las asociaciones fósiles estudiadas se han detectado enfermedades del desarrollo que afectan al esmalte, así como posibles anomalías genéticas con incidencia en los patrones de erupción dental y simetría craneana.

<i>Clase</i>	<i>Descripción</i>
<i>Tipo 1</i>	Opacidad del esmalte, cambios de color a blanco o crema
<i>Tipo 2</i>	Capa amarilla u opacidad marrón del esmalte
<i>Tipo 3</i>	Defecto hipoplásico en forma de agujero, orificio u oquedad
<i>Tipo 4</i>	Línea de hipoplasia en forma de surco horizontal o transversal
<i>Tipo 5</i>	Línea de hipoplasia en forma de surco vertical
<i>Tipo 6</i>	Defecto hipoplásico en el que el esmalte está totalmente ausente

Tabla 3. Clasificación del esmalte según la FDI.

La hipoplasia es la anomalía documentada más frecuentemente en el esqueleto craneal. Es el resultado de una alteración en la producción de la matriz del esmalte. Este proceso se puede perturbar fácilmente, debido fundamentalmente a un estrés fisiológico durante la ontogenia dental del individuo (Guatelli-Steinberg, 2001). Son

muchos los factores que pueden causar la amelogénesis. Así, Dubney *et al.* (2004) en un estudio con poblaciones salvajes y domésticas de *Sus scrofa* establecen que las deficiencias nutricionales son uno de los factores más importantes e incluyen como posibles causas el estrés en el nacimiento y el destete, así como los periodos de malnutrición durante los primeros años de vida. No obstante, al margen de los factores nutricionales la hipoplasia también puede estar ocasionada por enfermedades sistémicas o situaciones psicológicamente estresantes, que pueden interrumpir la función de los ameloblastos (Guatelli-Steinberg, 2001).

RESULTADOS

Especies y elementos afectados

El registro de elementos con malformaciones óseas no es por el momento muy abundante en Venta Micena. Palmqvist *et al.* (1996) y Arribas (1999) mencionan ya la existencia de diversos elementos del esqueleto apendicular con presencia de artrosis localizadas, fundamentalmente, en las epífisis distales de los metapodios.

Durante el análisis del material fósil de Venta Micena se ha detectado la presencia de malformaciones endos vértebras lumbares, un fragmento de pelvis, dos húmeros, dos radios, seis tibias, dos calcáneos, seis metacarpianos y veintemetatarsianos, además de un cráneo con sus dos hemimandíbulas y varias hemimandíbulas semicompletas, fragmentos que conservan parte de la serie yugal, series dentales aisladas de porciones anatómicas y dientes aislados, pertenecientes a cuatro especies diferentes, *Equusaltidens*, *Praemegaceros cf. verticornis*, Bovini (tamaño grande) y *Lycaonlycaonoides*.

El *Equusaltidens* la especie mejor representada en el yacimiento y proporciona el registro más completo de anomalías óseas del esqueleto postcranial, con un fragmento de pelvis, dos radios, seis tibias, tres metacarpianos y dieciochetatarsianos. Los metapodios de équidos presentan un registro muy abundante en la colección y, además, en la mayor parte de los casos se conservan casi completos, gracias a su elevada densidad mineral y bajo contenido en médula, que determinan una menor incidencia de la fracturación por los hiénidos. Esto ha permitido localizar un número importante de anomalías, que curiosamente se concentran en las extremidades posteriores, lo que estaría relacionado con el hecho de que, afectando a los cuartos traseros, comprometerían más la locomoción del animal en su huida de los depredadores. También se ha documentado un importante número de fragmentos mandibulares y de dientes aislados en los que se ha detectado hipoplasia.

El *Praemegaceroscf.verticornis* está representada por siete elementos patológicos, que comprenden un húmero, dos calcáneos, dos metacarpianos y dos metatarsianos.

El *Bovini gen et sp. indet.* tamaño grande (*Bison* sp. + *Hemibosaff.gracilis*) comprende dos elementos que muestran anomalías, un húmero y un metapodio indeterminado.

De *Lycaonlycaonoides* se ha recuperado un cráneo completo (Palmqvist et al., 1999) y las dos hemimandíbulas pertenecientes al mismo individuo, que presentan importantes malformaciones de carácter congénito.

Enfermedades degenerativas de las articulaciones: osteoartrosis

Seis elementos responden de forma clara a este patrón, cuatro metapodios y dos calcáneos (Fig. 2a).

Existen otros factores, además de los descritos anteriormente, tales como cambios ambientales o lesiones en alguna extremidad que ocasionan un sobreesfuerzo muscular continuado, lo que en ocasiones se traduce en recrecimientos osteofíticos sobre las regiones expuestas a esta mayor tensión. Entre los elementos analizados se han identificado cinco tibias y varias epífisis distales de metapodios de *E. altidens* con recrecimientos ocasionados, probablemente, por un mayor grado de estrés en la musculatura. Las tibias presentan pequeños recrecimientos o ribetes osteofíticos en la epífisis distal, localizados en los bordes de inserción muscular que articularían con los huesos del tarso, mientras que los metapodios presentan engrosamientos a ambos lados de la epífisis distal. También se incluye en esta categoría un fragmento de pelvis de *E. altidens*, que muestra osteofitos en la parte inferior del acetábulo (Fig. 2c).

Afecciones de carácter infeccioso

Según lo descrito anteriormente, buena parte de las patologías documentadas en Venta Micena se pueden entender desde este punto de vista, ya que en su mayoría se componen de recrecimientos óseos, de forma mayoritariamente circular, y de abombamientos, que pueden ser circulares o alargados, situados en la diáfisis. Se localizan mayoritariamente en la cara anterior del elemento, aunque a veces se extienden de forma lateral y aparecen próximos a la epífisis proximal, ocupando dicho abombamiento entre 1/3 y 1/2 de la diáfisis. Estos abombamientos pueden ser la respuesta a fracturas o traumatismos que han ocasionado una infección del periostio, que como respuesta genera hueso nuevo ocasionando estos abombamientos y recrecimientos óseos, algunos de ellos en forma de espuela (exostosis) (Fig. 2b).



Figura 2. **a:** metacarpiano de *E. altidens* que muestra una intensa deformación en la epífisis distal. **b:** metatarsiano de *E. altidens* con un gran recrecimiento en la cara dorsal próximo a la epífisis proximal. **c:** fragmento de pelvis de *E. altidens* con abundantes osteofitos bajo el acetábulo.

Afecciones dentales

Las patologías localizadas responden mayoritariamente al tipo de las ocasionadas por anomalías del desarrollo, en concreto las que afectan al esmalte.

Hipoplasia: En la colección de Venta Micena se han detectado hasta el momento 33 registros de *Equus altidens*, comprendiendo tanto mandíbulas semicompletas como

series dentales y dientes aislados, que muestran sobre la superficie de su esmalte indicios claros de hipoplasia lineal. La figura 3 muestra un ejemplo de tales elementos.

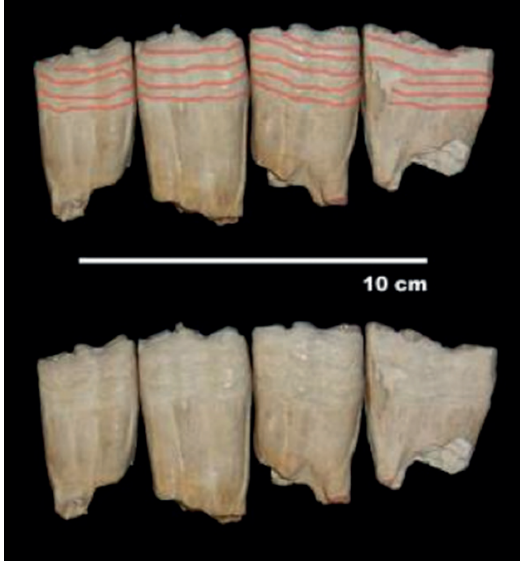


Figura 3. Serie dental inferior izquierda de *Equusaltidens*, que incluye P/2-P/3-P/4-M/1. En la imagen superior se han marcado las líneas de hipoplasia y en la inferior se muestra la serie dental sin modificar.

Anomalías genéticas

Entre el material registrado de *Lycanonlycaonoides* es destacable el hallazgo de un cráneo completo y ambas hemimandíbulas (VM-7000). Este individuo, de edad adulta según revela el desgaste moderado de la dentición permanente, muestra varias patologías óseas de carácter congénito, motivadas probablemente por un alto grado de homocigosis genética, resultante de fenómenos de endogamia en el seno de la población (Palmqvist *et al.*, 1999). Así, en la Fig. 4 se puede observar que el cráneo presenta un alto grado de asimetría fluctuante o bilateral. Además, se han detectado fenómenos de agenesia en la serie dental superior, ya que faltan el canino y el primer premolar derechos; estas piezas no erupcionaron en vida del animal, pues sus gérmenes dentarios no llegaron a formarse, según reveló un estudio mediante tomografías axiales computerizadas. En la serie dental inferior está ausente el tercer molar derecho, del que se conserva la raíz. La ausencia de estas piezas dentales, sobre todo la del canino, motivaría que este individuo estuviese incapacitado para la caza, pese a lo que consiguió sobrevivir hasta la edad adulta. Este hecho se relaciona directamente con el comportamiento eusocial que presentan las jaurías de licaones actuales, que presumiblemente ya se encontraba presente en esta especie ancestral; por otra parte,

la existencia de un nivel acusado de endogamia, evidenciado por la homocigosis génica responsable de las patologías, sugiere que el tamaño efectivo de la población que habitaba en la cuenca de Guadix-Baza sería bastante reducido, lo que no sólo se debería a la baja densidad poblacional de estos hipercarnívoros, sino que posiblemente resultase también del hecho de que sólo participasen en la reproducción el macho y la hembra dominantes en cada jauría, tal y como ocurre en los licaones modernos (Palmqvist *et al*, 1999; Martínez-Navarro y Rook, 2003).



Figura 4. Cráneo y mandíbula de *Lycaonlycaonoides* en el que se pueden observar importantes patologías óseas (figura tomada de Palmqvist *et al*. 1999).

DISCUSIÓN

Aunque la incidencia de las patologías óseas, sobre todo las referentes al esqueleto postcraneal, es relativamente baja, su representación no es en absoluto despreciable. Así, los metapodios de équidos afectados suponen un 3,7% del total (26/703), porcentaje que se cuadruplicaría si se traduce en la proporción de caballos con capacidad osteolocomotriz restringida (en tanto en cuanto un ejemplar con una afección en una de sus extremidades ya se encontraría discapacitado funcionalmente), lo que elevaría la cifra de ejemplares con tales deficiencias hasta casi un 15%.

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 restos recuperados en yacimientos arqueológicos

(vg., Rothschild y Martin, 2003; Maldre, 2008; Rosselet *al.*, 2008), la proporción de restos patológicos observada en Venta Micena es relativamente elevada, lo que sugiere una selección de tales individuos por los depredadores (Palmqvist *et al.*, 1996). 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. Así, por ejemplo, la diferencia entre los porcentajes de terceros metacarpianos y metatarsianos patológicos de *E. altidens*, 1,3% (3/238) y 7,1% (18/252), resulta estadísticamente muy significativa conforme a la prueba *t* de Student ($t = 4,49$, $p \ll 0,001$). Ello sugiere, claramente, que este tipo de paleopatologías afectaban más a la capacidad de huida de las presas cuando interesaban a los cuartos traseros del animal, que en la mayoría de los mamíferos terrestres (a excepción de los proboscídeos) desempeñan un papel más importante que los delanteros en la propulsión del cuerpo durante la carrera (Kappelman, 1988; Goslow *et al.*, 1989; Lee *et al.*, 2004).

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 *Homotherium latidens* y *Megantereon whitei*, según sugieren los datos biogeoquímicos (Palmqvist *et al.*, 2008a, 2008b). En el caso de *Homotherium*, los valores de los índices braquial y crural 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 (Palmqvist *et al.*, 2003). 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).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arribas, A. 1999., Análisis y Modelización de la Tafonomía del Yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada) y su estudio comparativo con otras localidades españolas del Plio-Pleistoceno continental. *Ph. D. Dissertation. Universidad Complutense de Madrid.* 344 pp.
- Arribas, A., Palmqvist, P., 1998. Taphonomy and palaeoecology of an assemblage of large mammals: hyaenid activity in the Lower Pleistocene site at VentaMicena (Orce, Guadix-Baza Basin, Granada, Spain). *Geobios* 31 (Suppl.) 3-47.

- Crégut-Bonnoure, E., 1999. Les petitsBovidae de Venta Micena (Andalousie) et de Cueva Victoria (Murcia). In: *The hominids and their environment during the Lower and Middle Pleistocene of Eurasia. Proceedings of the international conference of Human Palaeontology*. Orce. Ayuntamiento de Orce. 191-228.
- Dubney, K., Ervynck, A., Abarella, U., Rowley-Conwy, P., 2004. The crhonomy and frequency of a stress marker (lineal enamel hypoplasia) in recent and archaeological populations of *Sus scrofa* in north-west Europe, and the effects of early domestication. *J. Zool. Lond.* 264, 197-208.
- Duval, M., Falgueres, C., Bahain, J.J., Grün, R., Shao, Q., Aubert, M., Hellstrom, J., Dolo, J.M., Agustí, J., Martínez-Navarro, B., Palmqvist, P., Toro-Moyano, I., 2011. The challenge of dating Early Pleistocene fossil teeth by the combined uranium series-electron spin resonance method: the VentaMicenapalaeontological site (Orce, Spain). *Journal of Quaternary Science* 26, 603-615.
- Eisenmann, V., 1999. Equusgranatensis of VentaMicena and evidence for primitive non-stenonid horses in the Lower Pleistocene. In: Gibert, J., Sanchez, F., Gibert, L. y Ribot, F. (Eds), *The Hominids and thir environment during the Coger and Middle Pleistocene of Eurasia. Proceedings of the international conference of human paleontology*. 175-189.
- Espigares, M.P., 2010. Análisis y modelización del contexto sedimentario y los atributos tafonómicos de los yacimientospleistocénicos del borde nororiental de la cuenca de Guadix-Baza. *Ph. D. Dissertation. University of Granada*. 533 pp.
- Goslow, G.E., Bennett, A.F., Hinchliffe, J.R., Blickhan, R., Jenkins, F.A., Bramble, D.M., Szekely, G., Duncker, H.-R., van Mier, P., Fischer, M.S., Videler, J.J., 1989. How are locomotor systems integrated and how have evolutionary innovations been introduced? En Wake, D.B., Roth, G. (Eds.), *Complex Organismal Functions: Integration and Evolution in Vertebrates*, S. Bernhard, DahlemKonferenzen, 205-218, John Wiley & Sons Ltd.
- Greer, M., Greer, J.K., Gillighan, J., 1977. Osteoarthritis in selected mammals. *Proc. Okla. Acad. Sci.*, 57, 39-43.
- Guatelli-Steinberg, D., 2001. What can developmental defects of enamel reveal about phisiological stress in Nonhuman primates. *Evolutionary Anthropology*, 10, 138-151.
- Kappelman, J., 1988. Morphology and locomotor adaptations of the bovid femur in relation to habitat. *Journal of Morphology*, 198, 119-130.
- Lee, D.V., Stakebake, E.F., Walter, R.M., Carrier, D.R., 2004. Effects of mass distribution on the mechanics of level trotting in dogs. *The Journal of Experimental Biology*, 207, 1715-1728.
- Lukacs, J.R., 1989. Dental paleopathology: methods for reconstructing dietary patterns. En *Reconstruction of life from the skeleton*. 261-286. Alan Liss.
- Maldre, L., 2008. Pathological bones amongst the archaeozoological material from Estonian towns. *Veterinarija ir Zootechnika*, 42, 51-57.
- Martínez-Navarro, B., 1991. Revisión Sistemática y Estudio Cuantitativo de la Fauna de Macromamíferos de Venta Micena (Orce, Granada). *Ph. D. Dissertation. Universidad Autónoma de Barcelona*. 264 pp.
- Martínez-Navarro, B., Rook, L., 2003. Gradual evolution in the African hunting dog lineage. Systematic implications. *C. R. Palevol*, 2, 695-702.
- Martínez-Navarro, B., Ros-Montoya, S., Espigares, M.P., Palmqvist, P., 2011. Presence of the Asian origin Bovini, Hemibos sp. aff. Hemibosgracilis and Bison sp., at the early Pleistocene site of VentaMicena (Orce, Spain). *Quaternary International*, 243, 54-60.
- Moyà-Solà, S., Agustí, J., Gibert, J., Pons-Moyà, J., 1981. El yacimiento cuaternario de Venta Micena (España) y su importancia dentro de las asociaciones faunísticas del Pleistoceno inferior europeo. *Paleontologia i Evolució*, 16, 39-53.
- Palmqvist, P., Arribas, A., 2001. Taphonomic decoding of the paleobiological informaron locked in a lower Pleistocene assemblage of large mammals. *Paleobiology*, 27(3), 512-530.

- Palmqvist, P., Arribas, A., Martínez-Navarro, B., 1999. Ecomorphological study of large canids from the lower Pleistocene of southeastern Spain. *Lethaia*, 32, 75-88.
- Palmqvist, P., Gröcke, D.R., Arribas, A y Fariña, R., 2003. Paleocological reconstruction of a lower Pleistocene large mammal community using biogeochemical ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{18}\text{O}$, Sr:Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology*, 29(2), 205-229.
- Palmqvist, P., Martínez-Navarro, B. y Arribas, A., 1996. Prey selection by terrestrial carnivores in a lower Pleistocene paleocommunity. *Paleobiology*, 22, 514-534.
- Palmqvist, P., Pérez-Claros, J.A., Janis, C.M., Gröcke, D.R., 2008a. 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., Gröcke, D.R., Janis, C.M., 2008b. Biogeochemical and ecomorphological inferences on prey selection and resource partitioning among mammalian carnivores in an early Pleistocene community. *Palaos*, 23, 724-737.
- Rihuete Herrada, C., 2000. Dimensiones bioarqueológicas de los contextos funerarios. Estudio de los restos humanos de la necrópolis prehistórica de la cova des Càrritx (Ciutadella, Menorca). *Ph. D. Dissertation. Universidad Autónoma de Barcelona*. 496 pp.
- Ros-Montoya, S., 2010. Los proboscídeos del Plio-Pleistoceno de la Cuenca de Guadix Baza y Granada. *Ph. D. Dissertation, University of Granada (Spain)*, Inedit.
- Ros-Montoya, S., Madurell-Malapeira, J., Martínez-Navarro, B., Espigares, M.P., Palmqvist, P., 2012. Late Villafranchian *Mammuthus meridionalis* (Nesti, 1825) from the Iberian Peninsula: dentognathic remains from Incarcàl-I (Crespià, Girona) and Venta Micena (Orce, Granada). *Quaternary International*, 276-277, 17-22.
- Rossel, S., Marshall, F. Peters, J., Pilgram, T., Adams, M.D., O'Connor, D., 2008. Domestication of the donkey: timing, processes, and indicators. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 3715-3720.
- Rothschild, B.M., Martin, L.D., 2003. Frequency of pathology in a large natural sample from natural trap cave with special remarks on erosive disease in the Pleistocene. *Reumatismo*, 55 (1), 58-65.
- Steinbock, R.T., 1976. *Palaeopathological diagnosis and interpretation. Bone Diseases in ancient human populations*. Charles C. Thomas, Springfield.
- Torres Pérez-Hidalgo, T., 1992. Los restos de oso del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada) y el material de *Ursus etruscus* G. Cuvier del Villafranchiense europeo. En Gibert, J. (Ed.), *Proyecto Orce-Cueva Victoria (1988-1992): Presencia humana en el Pleistoceno inferior de Granada y Murcia*. Museo de Prehistoria Josep Gibert-Ayuntamiento de Orce. 87-106.