

CARACTERIZACIÓN DE LA SEÑAL TAFONÓMICA DEL LINCE IBÉRICO A TRAVÉS DE TRES CONJUNTOS EXPERIMENTALES

Antonio Rodríguez-Hidalgo, Palmira Saladié y Juan Marín

ABSTRACT

This paper presents three neo-taphonomical experiments aimed to characterizing the modifications generated by the Iberian lynx on rabbit and red-legged partridge remains. The experiments are focused on non-ingested remains. The results indicate lynxes modify the bones of their prey according to a stable pattern. This is characterized by the abundance of distal remains of the hind limbs in the case of rabbits and synsacrum and distal feet bones in the case of bird remains. The fragmentation is very scarce, although the main long bones in the case of the rabbits and these beside to the bones of the thorax in the case of the birds are usually high fractured. The tooth marks in both sets are very rare. These features make it possible to differentiate the non-ingested remains accumulated by Iberian lynx from those accumulated by humans and other predators.

INTRODUCCIÓN

El lince ibérico (*Lynx pardinus*) es probablemente el férido más común del registro fósil peninsular tanto por su presencia en los yacimientos, como en número de restos. Se trata de un felino de tamaño medio endémico de la península ibérica. Los fósiles más antiguos adscritos a la especie ya presentan caracteres morfológicos relacionados con su adaptación a una dieta basada en el conejo de monte (*Oryctolagus cuniculus*), desde hace al menos 1,7-1,6 millones de años (Boscaini et al., 2015, 2016). A lo largo del Pleistoceno y Holoceno la especie aparece prácticamente en todos los rincones de la penín-

sula, extendiendo su rango biogeográfico al sur de Francia y península itálica durante algunos pulsos interglaciares (Guilaine et al., 1986; Kurtén y Granqvist, 1987; Vigne, 1996; Vigne y Pascal, 2003; Rodríguez-Varela et al., 2015).

Como otros carnívoros, el lince ibérico es potencialmente un buen agente modificador y acumulador de restos óseos. No obstante, la investigación actualista (experimental y naturalista) sobre este depredador es muy escasa como consecuencia de dos factores fundamentales: su escasez en el entorno, lo que hace difícil trabajar con este animal (no en vano se trata del felino más amenazado del mundo -Rodríguez y Calzada, 2015-), y su dieta especializada en conejos, que hace poco atractiva para la zooarqueología su implicación en las acumulaciones fósiles por la baja interacción entre los linceos y los grupos humanos. No obstante, el interés en este último campo ha experimentado cierta eclosión en parte como consecuencia de la constatación de la diversificación de la dieta de homínidos antiguos (p. ej. Fernández-Jalvo y Andrews, 1999; Sanchis y Fernández-Peris, 2008; Cochard et al., 2012; Sanchis, 2012; Huguet et al., 2013), así como por la renovación metodológica experimentada por la tafonomía arqueológica en nuestro país (ver por ejemplo los trabajos de Lloveras y colaboradores citados en métodos). En el momento actual, un número importante de investigadores ha colaborado en la generación de una gran cantidad de datos actualistas para la interpretación de las acumulaciones fósiles, con el objetivo común de discriminar la actividad de depredadores no humanos y humanos.

En este trabajo presentamos por primera vez de forma conjunta los datos obtenidos en varios experimentos neotafonómicos realizados con linceos ibéricos. Nuestro objetivo es contribuir a la caracterización de la señal tafonómica de este depredador para que la misma sirva como marco de referencia a la hora de interpretar acumulaciones de mesofauna (especialmente conejos y aves de mediano tamaño), en las que humanos, linceos y otros depredadores pudieran estar implicados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Este trabajo se basa en el análisis de restos esqueléticos de dos de las presas principales del linceo ibérico, el conejo de monte (*Oryctolagus cuniculus*) y la perdiz roja (*Alectoris rufa*). Los restos de conejos y perdices proceden de los centros de cría en cautividad de Granadilla (Zarza de Granadilla, Cáceres) y El Acebuche (Matalascañas, Huelva), integrados en la red de centros de cría

en cautividad bajo el marco de la Estrategia Nacional para la Conservación del Lince Ibérico (www.lynxesitu.es). Los lince fueron alimentados *ad libitum* con presa viva, de la que proviene la totalidad de las muestras estudiadas. Los conejos presentaban distintas edades, siendo todos ellos inmaduros (huesos largos en distinto grado de epifisación), aunque con el tamaño y peso de individuos adultos (aproximadamente 1-1,5 kg). En el caso de las perdices, todas eran adultas (huesos largos completamente epifisados). El número de individuos entregado a los lince fue de 17 perdices durante el experimento B y 40 conejos en el experimento C. Durante el experimento A, no controlamos el número de conejos entregados aunque estimamos que superó el centenar.

Una vez consumidas las presas, los restos no ingeridos fueron recuperados por el personal de los centros siguiendo nuestras directrices para evitar sesgos artificiales. Las muestras de los experimentos A y C provienen de la alimentación de diferentes lince adultos aislados en grandes jaulones. El experimento B se centró en la recuperación de restos de conejo no ingeridos por una hembra y sus cachorros por un periodo de dos meses a partir de la presentación de la primera presa. Dicho periodo reproduce aproximadamente la fase de menor movilidad de las crías, en la cual pasan la mayor parte del tiempo en el interior del cubil de cría o cubiles accesorios (Fernández y Palomares, 2002; Fernández et al., 2002), siendo la madre la que aporta las presas a los cachorros. Todo el proceso fue monitorizado y registrado mediante circuito cerrado de vídeo.

Las muestras de conejo presentaban distintos grados de consumo, desde carcasas muy completas con leve mordisqueo, hasta jirones de piel con manos, pies y orejas conectados. En el caso de las perdices, básicamente se recuperaron restos de piel, plumas, alas y algunas patas. Los restos fueron esqueletizados mediante distintas técnicas; descomposición natural acelerada añadiendo larva de mosca común (conjunto A) y mediante un ligero cocido en agua para eliminar las partes blandas (conjuntos B y C). Los restos esqueléticos fueron lavados posteriormente con agua fría y secados para su estudio.

Con el objeto de hacer comparable nuestro trabajo con los datos disponibles para otros depredadores habituales de mesofauna (especialmente conejos y aves medianas), así como con el trabajo previo realizado por L. Lloveras y colaboradores con restos modificados por lince, utilizamos los métodos desarrollados por estos últimos autores (Lloveras et al., 2008a, 2008b, 2009a, 2012a, 2012b, 2014a, 2014b, en prensa).

Representación anatómica

Para los recuentos se ha utilizado el Número de Especímenes Identificados (NISP), el Número Mínimo de Elementos (NME), el Número Mínimo de Individuos (NMI) y se ha calculado el índice de abundancia relativa (%AR) (Dodson y Wexlar, 1979; Grayson, 1984; Andrews, 1990). Las proporciones entre elementos esqueléticos se han calculado utilizando diferentes índices: poscraneal en relación a craneal (PCRT/CR, PCRLB/CR), pérdida de los elementos más distales de los miembros (AUT/ZE, Z/E) y la ratio de brazos sobre patas (AN/PO) para conejos (Lloveras et al., 2008a) y de alas con respecto a patas (WING/LEGS) para las aves, así como elementos proximales con respecto a los distales (P/D) y elementos pertenecientes al tronco con respecto a las extremidades (CO/LMB) para éstas últimas (Lloveras et al., 2014b, 2014c).

Fragmentación y fracturación

La fragmentación del conjunto se ha valorado mediante la observación de longitud máxima de cada espécimen (mm), la media aritmética de longitud de los especímenes (mm), la frecuencia de dientes aislados y la frecuencia de huesos completos. En el caso de los restos de animales inmaduros, las diáfisis de los huesos largos recuperadas aisladas de sus epífisis se han considerado elementos completos y su longitud máxima ha sido estimada de forma aproximada. Para los distintos tipos de restos esqueléticos utilizamos las siguientes categorías de fracturación: las patelas, carpales y tarsales fueron clasificados como completos o fragmentados. Las falanges fueron clasificadas como completas, proximales, distales o fragmentadas. Las vértebras fueron clasificadas como completas, cuerpos vertebrales, apófisis vertebrales o procesos espinosos. La fracturación de los dientes se realizó por separado para los aislados y los dientes *in situ* (Fernandez-Jalvo y Andrews, 1992), que se clasificaron como completos o fragmentados.

Las categorías de fracturación de los huesos largos, metápodos, mandíbulas, cráneos, escápulas y coxales utilizadas siguen los trabajos de Lloveras y pueden observarse en Lloveras et al. (2008a, fig. 1). Los cilindros diafisarios, definidos por la presencia de diáfisis completas de húmeros, tibias y fémures con extremos rotos por consumo de las epífisis (éstas ausentes), las fracturas en forma de uve y fracturas en forma helicoidal también fueron registradas.

Modificaciones en la superficie de los huesos

Todos los restos recuperados se examinaron mediante lupa binocular a distintos aumentos (entre 6,5 y 20) utilizando luz fría proyectada de forma oblicua. En algunos casos los restos han sido observados a altos aumentos (de 60 x a 500 x) utilizando microscopio electrónico (ESEM) FEI QUANTA 600. Con dicha observación se documentaron las mordeduras de lince sobre los huesos. Estas fueron clasificadas mediante los tipos recogidos en la bibliografía como: perforaciones, depresiones, improntas, surcos, *furrowing*, *crushing*, bordes aserrados, bordes crenulados y bordes acanalados (Binford, 1981). El largo y ancho de depresiones y perforaciones así como el ancho de los surcos se registró en milímetros mediante calibre digital utilizando dos decimales. La toma de medidas se realizó mediante la observación a través de la lupa binocular. Debido a la diferencia en la resistencia del tipo de tejido a las mordeduras, anotamos el tipo de hueso en el que se localizaron como cortical para las diáfisis y metáfisis, y esponjoso para las epífisis y otros tejidos como huesos planos que no presentan paredes corticales gruesas (Selvaggio, 1994; Domínguez-Rodrigo y Piqueras, 2003; Andrés et al., 2012). Una vez realizadas las mediciones se estimaron los parámetros estadísticos básicos (media, rango, desviación estándar e intervalo de confianza al 95%). Algunas marcas eran tan pequeñas que no podían ser medidas mediante calibre por lo que se midieron mediante el programa informático INCA suite versión 4.01. Oxford Instruments INCA 4.01 para el ESEM.

RESULTADOS

Representación anatómica

El total de restos recuperados para los tres experimentos asciende a 12.212, pertenecientes a un mínimo de 139 individuos (136 conejos y 3 perdices). En el cuadro 1 se presentan los recuentos para cada uno de los conjuntos en cuanto a NISP, NME y %AR. La estimación del NMI para los conjuntos B (CB) y C (CC), de los que conocíamos el número de individuos inicial, indica una pérdida acentuada de los mismos. Ésta es especialmente importante en el caso de las perdices (17 a 3 o 62% de pérdida de individuos para perdices del CC y 40 a 29 o 27,5⁰% de pérdida de individuos para conejos del

	<i>O. cuniculus</i> (CA)					<i>O. cuniculus</i> (CB)					<i>Alectoris rufa</i> (CC)					
	NMI=107					NMI=29					NMI=3					
	NISP	%NISP	MNE	%AR	NISP	%NISP	NISP	%AR	NISP	%NISP	NISP	%AR	NISP	%NISP	NISP	%AR
Mandíbula	124	1,4	88	41,1	29	0,9	22	37,9	-	-	-	-	-	-	-	-
Cráneo	122	1,4	55	51,4	12	0,4	12	41,4	2	1,5	2	66,7	-	-	-	-
Incisivos	183	2,1	183	28,5	68	2,1	68	39,1	-	-	-	-	-	-	-	-
Molares superiores	449	5,1	449	35	136	4,1	136	39,1	-	-	-	-	-	-	-	-
Molares inferiores	441	5	441	41,2	104	3,1	104	35,9	-	-	-	-	-	-	-	-
Húmero	53	0,6	46	21,5	15	0,5	15	25,9	4	3,1	1	16,7	-	-	-	-
Radio	163	1,9	161	75,2	34	1	34	58,6	4	3,1	1	16,7	-	-	-	-
Ulna	144	1,6	141	65,9	34	1	34	58,6	1	0,8	1	16,7	-	-	-	-
Fémur	86	1	77	36	27	0,8	23	39,7	3	2,3	3	50	-	-	-	-
Tibia	222	2,5	214	100	54	1,6	53	91,4	3	2,3	3	50	-	-	-	-
Patella	2	0,02	2	0,9	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
Escápula	20	0,2	17	7,9	5	0,2	5	8,6	2	1,6	2	33,3	-	-	-	-
Coxal	115	1,3	96	89,7	19	0,6	18	62,1	-	-	-	-	-	-	-	-
Metacarpo/Carpometacarpo	554	6,3	554	51,8	200	6	200	69	2	1,6	2	33,3	-	-	-	-
Metatarso/Tarsometatarso	769	8,8	769	89,8	199	6	199	85,8	3	2,3	3	50	-	-	-	-
Falange	2548	29	2548	45,8	1077	32,5	1077	71,4	33	25,8	39	46,4	-	-	-	-
Falange basal	-	-	-	-	-	-	-	-	6	4,7	6	33,3	-	-	-	-
Calcáneo	214	2,4	214	100	47	1,4	47	81	-	-	-	-	-	-	-	-
Astrágalo	194	2,2	194	90,7	48	1,4	48	82,8	-	-	-	-	-	-	-	-
Carpal/Tarsal	1143	13	1143	44,5	502	15,2	502	72,1	-	-	-	-	-	-	-	-
Vértebra	725	8,3	725	16,9	627	18,9	624	53,8	8	6,3	8	16,7	-	-	-	-
Costilla	501	5,7	450	35	75	2,3	73	10,5	37	28,9	37	77,1	-	-	-	-
Coracoides	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1,6	1	16,7	-	-	-	-
Fúrcula	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Esternón	-	-	-	-	-	-	-	-	16	12,5	1	33,3	-	-	-	-
Sinsacro	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1,6	2	66,7	-	-	-	-
TOTAL	8772	-	8567	-	3312	-	3294	-	128	-	112	-	-	-	-	-

CUADRO 1. Número Mínimo de Especímenes Identificados (NISP), Frecuencia (%NISP), Número mínimo de Elementos (NME), Frecuencia de la Abundancia Relativa (%AR) y Número Mínimo de Individuos (NMI) para los conjuntos experimentales tratados en este trabajo.

CB). Esto se traduce en una importante pérdida de elementos anatómicos, los cuales fueron ingeridos por los lince. Aun así, todos los elementos esqueléticos se encuentran representados, a excepción de la fúrcula en el caso de las aves. La abundancia relativa indica una mayor representación de la tibia y el astrágalo en el conjunto A (CA), tibia y metatarso en el CB y de costilla y sinsacro/cintura pélvica para las aves. Los menos representados a nivel relativo son la escápula y húmero entre los restos de conejo y vértebras y coracoides en el caso de las perdices. En lo que respecta a las proporciones entre elementos y segmentos anatómicos, en el caso de los conejos, los restos poscraneales y en especial los huesos largos están mejor representados que los restos craneales. Entre los huesos largos la relación indica una mayor abundancia de los más distales (más huesos del esqueleto apendicular inferior que del intermedio, y más de éstos que del superior) (cuadro 2). Por su parte, el índice que relaciona la proporción entre elementos apendiculares anteriores y posteriores indica un predominio de los últimos en el CA y equilibrio entre ambos en el CB. En lo que respecta a las perdices, encontramos una mayor representación de los huesos de las patas con respecto a las alas, una mayor representación de los huesos de las extremidades con respecto a los del tronco y una distribución equilibrada entre los elementos proximales y distales del esqueleto apendicular (ligeramente mayor para el proximal) (cuadro 2).

% Indices	CA	CB	CC
PCRT/CR	565	849	-
PCRLB/CR	271,5	400	-
AUT/ZE	694,5	1264	-
Z/E	380,6	290,5	-
AN/PO	84,9	101,1	-
WING/LEGS	-	-	36
P/D	-	-	59
CO/LMB	-	-	30

CUADRO 2. Índices de proporciones entre segmentos anatómicos utilizados en este trabajo para los distintos conjuntos experimentales modificados por lince ibérico. Para abreviaturas ver sección de métodos.

Fracturación

Los restos esqueléticos estudiados presentan una baja fragmentación. Así el 72,8% en el CA, el 94% en el CB y el 85% en el CC son huesos completos. No obstante, la mayor parte pertenecen a elementos pequeños de manos/ alas, pies (huesos articulares, falanges y metacarpos/carpometacarpos) y vértebras, sobre todo caudales. Por el contrario, los principales huesos largos en el caso de los conejos (61% CA y 55% CB) y éstos junto a los huesos que componen la caja torácica de las aves, se encuentran mayoritariamente fracturados. De ambas características y del pequeño tamaño de las presas se derivan conjuntos cuyos restos son menores a 20 mm de largo en frecuencias elevadas (72,7% CA, 89% CB y 69% CC). Para todos los huesos largos de conejos (CA + CB), las porciones no ingeridas de forma más frecuente son las distales, tanto en húmeros y fémures como en radio/ulnas y tibias (cuadro 3 y figura 1). En el caso de las aves encontramos el mismo patrón, a excepción del fémur que cuya porción proximal suele sobrevivir a la ingestión (cuadro 4 y figura 1). El resto de categorías de fracturación puede observarse en los cuadros 3 y 4. En los tres conjuntos se han documentado cilindros diafisarios aunque su frecuencia es muy escasa (6 NISP total).

Mordeduras

Pese a que la mayor parte de los huesos largos tanto en conejos como en perdicés se presentan fracturados como consecuencia del consumo, las mordeduras son muy escasas (1,1% del NISP total). Éstas se presentan principalmente en forma de perforaciones, depresiones, surcos y muescas en bordes de fractura (figura 2). Los parámetros métricos de las mordeduras pueden consultarse en Rodríguez-Hidalgo et al. (2013, 2015, 2016). Las depresiones en tejido cortical cuentan con largos de en torno a los 2 mm, aunque algunas perforaciones pueden llegar a alcanzar dimensiones considerables (más de 6 mm de largo). Las marcas suelen presentarse aisladas en el caso de depresiones, perforaciones e improntas, mientras que los surcos aparecen en grupos poco numerosos. No se han observado marcas o muescas opuestas. Hay que destacar que, en el experimento en el que intervinieron los cachorros, un número importante de los huesos mordidos presentan grupos muy numerosos de surcos de tamaño tan pequeño que no podían ser medidos mediante calibre digital (figura 3).

	C		PE		PIES		S		SDE		DE				
	CA	CB	CA	CB	CA	CB	CA	CB	CA	CB	CA	CB			
Húmero	28,3	26,7	1,9	0	5,7	0	55,8	0	46,7	3,8	26,7				
Radio	31,5	47,1	0	0	1,2	0	63,8	0	47,1	1,2	5,9				
Ulna	32,6	38,2	0	0	0	0	65,3	0	55,9	0	5,9				
Fémur	77,9	66,7	1,2	3,7	10,5	3,7	8,1	7,4	11,1	2,3	7,4				
Tibia	32	40,7	1,8	0	0,9	1,9	63,1	0	46,3	1,4	11,1				
Metacarpo	99,1	100	0	0	0	0	0,6	0	0	0	0				
Metatarso	98,8	94,5	0	0	0,5	0	0,3	0	5,5	0	0				
Mandíbula	CA	CB	Cráneo	CA	CB	Coxal	CA	CB	Escápula	CA	CB	Costilla	CA	CB	
C	31,5	62,1	C	34,7	91,7	C	66,1	57,9	C	45	100	C	43,5	77,3	
IP	8,1	10,3	IB	3,3	0	A	7,8	0	GC	10	0	F	56,5	22,6	
MBI	8,1	3,4	IBM	0,8	0	AIS	12,2	15,8	GCN	25	0				
MB	5,6	13,8	M	14	0	AISIL	6,1	21,1	NF	15	0				
MBB	25,8	6,9	Z/A	0,8	8,3	AIL	3,5	0	F	5	0				
CP	15,3	3,4	NC	46,3	0	IS	0,9	0							
						IL	3,5	5,3							
Patella	CA	CB	Car/Tar	CA	CB	Cal	CA	CB	Astrágalo	CA	CB	Vértebra	CA	CB	
C	0	0	C	100	100	C	97,7	100	C	97,4	97,9	C	79,4	96,3	
F	0	0	F	0	0	F	2,3	0	F	2,6	2,1	F	20,6	3,7	
Dientes	"In situ"														
	Incisivos		Molares Sup.		Molares Inf.		Aislados		Molares Sup.		Molares Inf.				
	CA	CB	CA	CB	CA	CB	CA	CB	CA	CB	CA	CB	CA	CB	
C	100	100	100	100	100	100	100	50	100	0	98,4	0			
F	0	0	0	0	0	0	0	50	0	100	1,6	0			
													Falange	CA	CB
													C	99,8	99,8
													P	0,2	0
													D	0	0,2

CUADRO 3. Frecuencia de las categorías de fracturación para los conjuntos de leporidos modificados por lince ibérico en los experimentos CA y CB. Para las abreviaturas de las categorías de fracturación consultar Lloveras et al. 2008a.

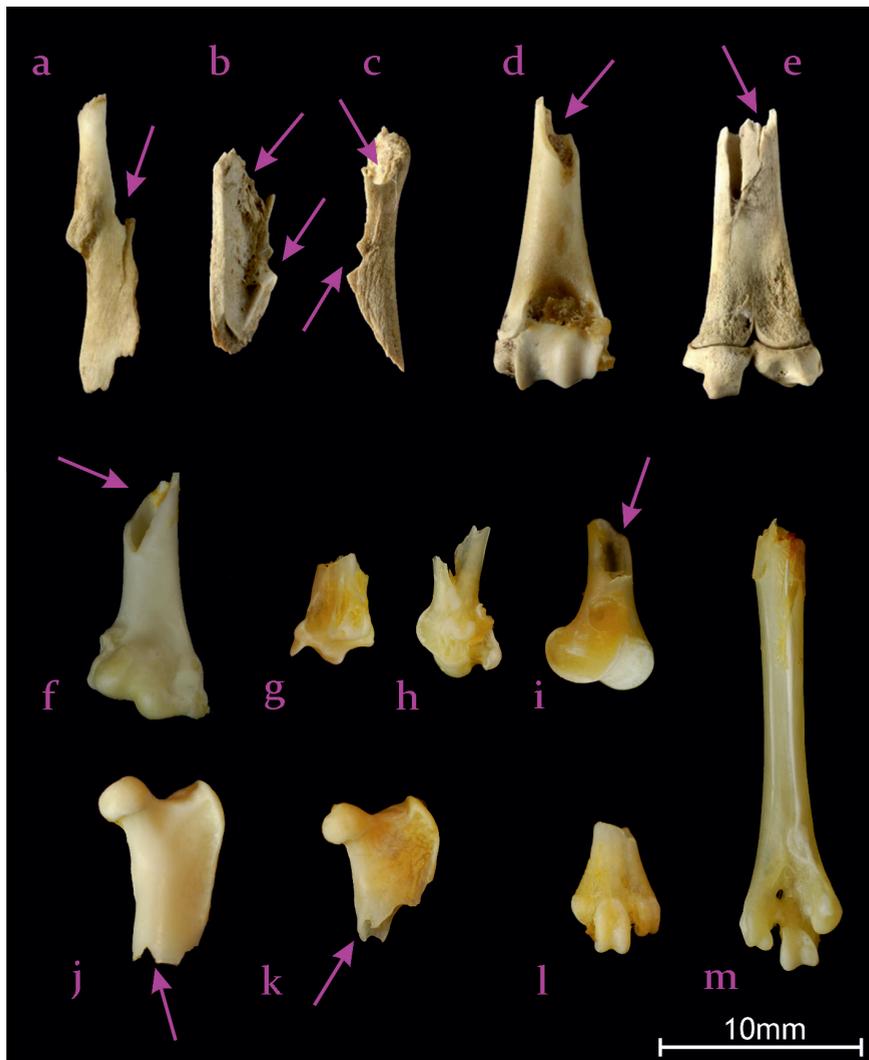


FIGURA 1. Ejemplos de morfotipos de fracturación más habituales en la tafocrosis del linco ibérico: a), b) y c) muescas sobre borde de fractura de distintos huesos largos de conejo, d) fractura en espiral y conservación del húmero distal de conejo, e) muesca sobre borde de fractura y conservación de tibia distal de conejo, f) fractura en espiral y conservación de húmero distal de perdiz, g) y h) fragmentos distales de huesos largos de perdiz, i) muesca en borde, fractura en espiral y depresión sobre epífisis distal de tibiotarso de perdiz, j) y k) muescas en borde de fractura en espiral sobre fémur proximal de perdiz y l) y m) distintos fragmentos de tarsometatarso de perdiz.

Cráneo	N		Pelvis		Esternón		N		%	
	N	%	Sinsacro + ilion - isquiion -pubis	ilión-isquiion-pubis	Sinsacro	Acetábulo	más de 1/2 y rostrum	menos de la mitad y rostrum	fragmento sin rostrum	Diáfisis
Completo	2	100			2	100	0	0	0	0
Pico + Neurocráneo sin parte posterior	0	0			0	0	0	0	0	0
Neurocráneo sin parte posterior	0	0			0	0	0	0	0	0
Neurocráneo	0	0			0	0	0	0	0	0
Pico	0	0			0	0	0	0	0	0
			Completa				Proximal			Distal
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Escápula	1	100	0	0	0	0	0	0	0	0
Coracoides	0	0	1	50	0	0	0	0	1	50
Húmero	0	0	0	0	0	1	0	25	3	75
Rádio	1	0	0	0	0	1	0	33,3	2	66,6
Ulna	1	100	0	0	0	0	0	0	0	0
Carpometacarpo	2	100	0	0	0	0	0	0	0	0
Fémur	0	0	3	100	0	0	0	0	0	0
Tibiotarso	0	0	0	0	0	2	0	66,6	1	33,3
Tarsometatarso	2	66,3	0	0	0	1	0	33,3	0	0
			Completa				Fragmentada			
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Falange	39		100	100	0	0	0	0	0	0
Vértebra	8		100	100	0	0	0	0	0	0
Costilla	37		100	100	0	0	0	0	0	0

CUADRO 4. Frecuencia de las categorías de fracturación para el conjunto de períces modificadas por lince ibérico en el experimento CC. Para las abreviaturas de las categorías de fracturación consultar Lloveras et al. 2014c.

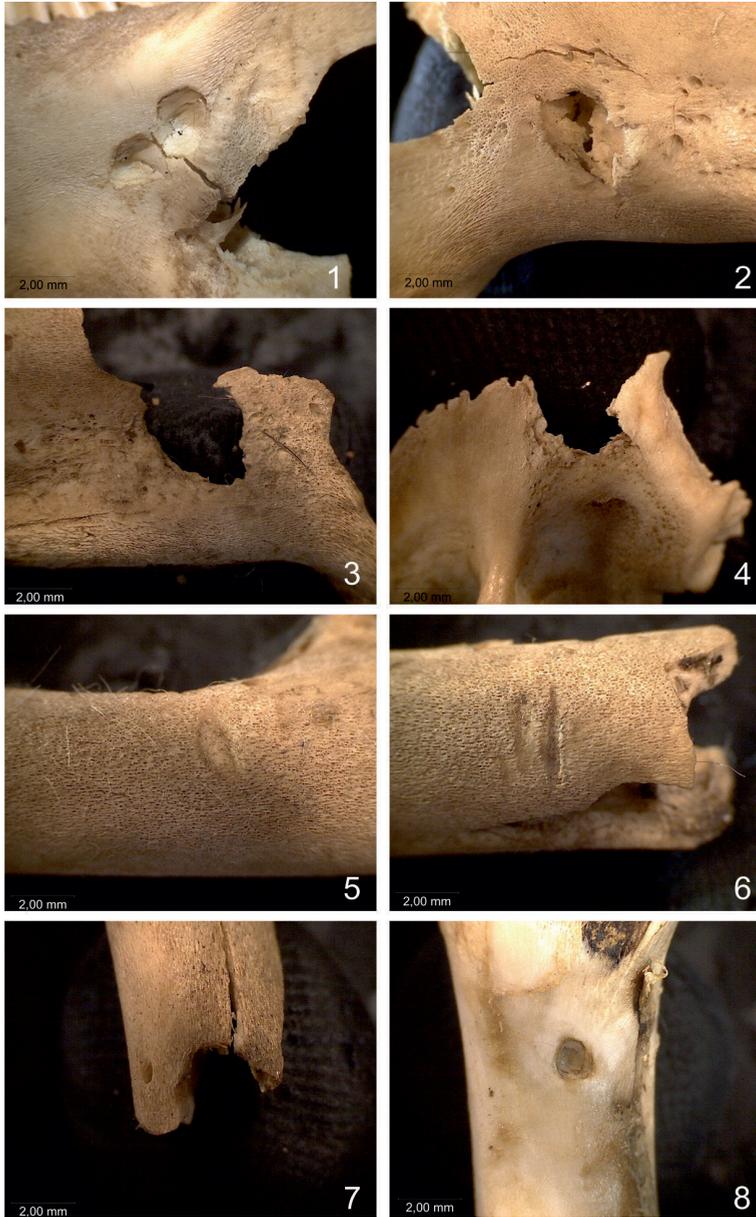


FIGURA 2. Ejemplos de mordeduras de lince sobre restos de conejo del experimento CA: 1. Impronta sobre cuerpo mandibular, 2. Depresión y crushing sobre cuerpo mandibular, 3 y 4. Mordeduras en bordes de fractura de huesos mandibulares y craneales, 5 y 6. Surcos sobre diáfisis de huesos largos, 7. Muesca en borde de fractura de diáfisis de hueso largo y 8. Depresión sobre diáfisis de hueso largo.

No existe una distribución preferencial de las mordeduras, aunque son más frecuentes en los coxales y tibias para los restos de conejo. Aparte de las mordeduras, documentamos otra serie de modificaciones como bordes aserrados, bordes crenulados, fracturas en espiral y fisuras asociadas a fracturas que consideramos difíciles de atribuir a la acción de los lince de no tratarse de un trabajo actualista.

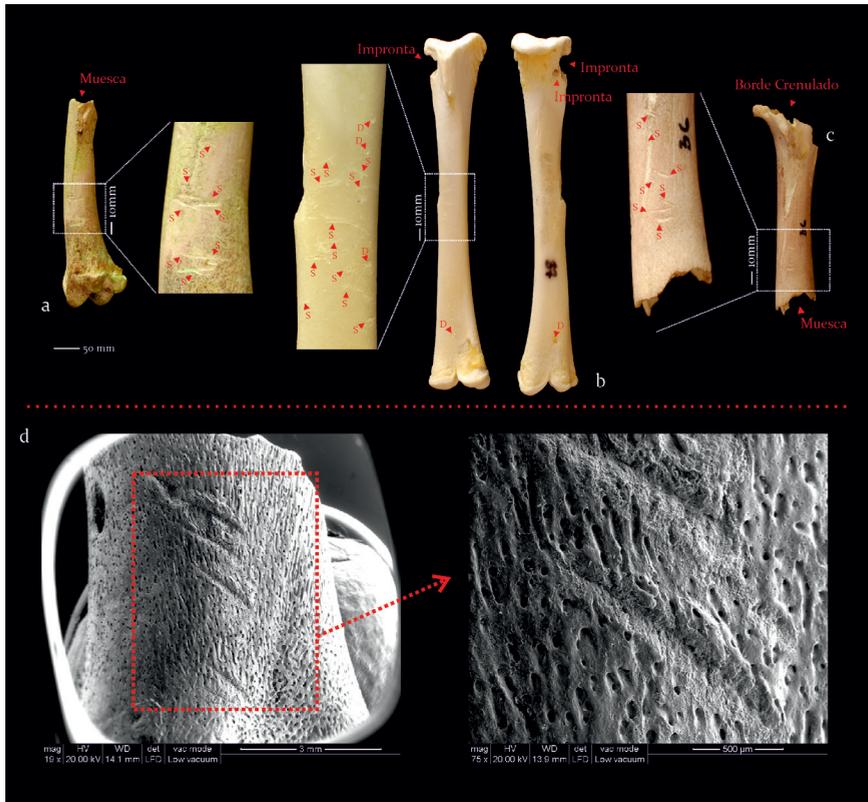


FIGURA 3. Ejemplos de mordeduras generadas por crías de lince ibérico sobre restos de conejo en el experimento CB: a) muesca en borde de fractura y detalle de surcos múltiples de pequeñas dimensiones sobre diáfisis de tibia, b) improntas sobre metáfisis de tibia y detalle de surcos múltiples de pequeñas dimensiones sobre diáfisis, c) borde crenulado sobre epífisis proximal de fémur y muesca en borde de fractura distal y detalle de surcos múltiples de pequeñas dimensiones sobre diáfisis y d) imagen de ESEM y detalle de surcos de pequeñas dimensiones provocados por lince infantiles sobre diáfisis de húmero de conejo.

DISCUSIÓN

Utilización y modificación de las carcasas por el lince ibérico

La utilización y consumo de las carcasas de sus presas por parte del lince ibérico ha sido estudiada por conservacionistas y biólogos en España desde los años ochenta (p. ej. Delibes, 1980; Beltrán et al., 1985; Aldama y Delibes, 1991; Aldama, 1993; Calzada y Palomares, 1996). En la mayor parte de los trabajos se indica que cuando se trata de conejos, los linces abandonan tan sólo las vísceras, patas y jirones de piel. En lo que respecta al consumo de aves, tan sólo contamos con las observaciones de Delibes (1980: 99), que para perdices describen un caso en cautividad en el que tan sólo quedaron sin consumir un ala, una pata y parte del buche. Dichas descripciones, suficientes para entender el comportamiento trófico del predador e incluso para identificar en campo su presencia a través de sus rastros, no lo es para los estudios tafonómicos, ya que no ofrecen datos sobre en qué medida los patrones son estables y sobre todo, cuál es la composición esquelética de los despojos no ingeridos.

Nuestras observaciones coinciden con lo publicado e indican que los linces ingieren la mayor parte sus presas (incluidos los huesos), haciendo desaparecer ocasionalmente además todos los restos esqueléticos de las carcasas. El tamaño de la presa parece ser crítico a este respecto ya que, en el caso de las perdices, no pudimos recuperar ningún resto de la mayor parte de los individuos entregados inicialmente. De hecho, estos resultados apoyan nuestras propias observaciones realizadas en un trabajo anterior (Rodríguez-Hidalgo et al., 2013). En este trabajo, una de las muestras entregadas a los linces estaba compuesta por conejos juveniles (de pequeño tamaño), los cuales presentaron una supervivencia esquelética menor que la de los conejos de talla adulta implicados en otros experimentos. De lo expuesto se deduce que a menor tamaño de las presas, menor supervivencia esquelética y por tanto, teniendo en cuenta la escasa frecuencia de presas diferentes a los conejos en la dieta del lince (Delibes, 1980), los conjuntos modificados y no ingeridos por éstos, deberían ser escasos en restos de animales de pequeño tamaño (tanto conejos jóvenes, como aves de mediano y pequeño tamaño y otros microvertebrados).

No obstante, pese a la ingestión de gran parte de los huesos de sus presas, los linces dejan habitualmente partes de las carcasas sin consumir. En

el caso de los conejos, este comportamiento se caracteriza por la prevalencia de huesos del esqueleto poscraneal, por la abundancia de elementos del esqueleto apendicular distal, la mayor supervivencia de los restos de las patas traseras, la alta frecuencia de huesos completos combinada con una alta fracturación de los principales huesos largos y la escasez de mordeduras. Es decir, entre los restos de conejo modificados por lince ibérico deberían predominar en cuanto a la frecuencia las tibias distales rotas en fresco (con presencia de muescas en borde de fractura, fracturas en uve o espirales), junto a astrágalos, calcáneos, tarsales, metatarsos y falanges, todos estos completos. Los restos menos representados serían las escápulas, las vértebras, las costillas y los húmeros. Entre los escasos restos de aves, al menos del peso de las perdices, debería destacar la supervivencia del sinsacro, las costillas y restos distales de las patas. En cuanto a las proporciones entre elementos o segmentos se darían más restos de las patas que de alas y de elementos apendiculares frente a elementos del tórax. Las modificaciones serían idénticas a las de los restos de conejo, con una fracturación escasa pero alta para los huesos de porciones carnosas (muslos, alas y pechuga en este caso) y escasa incidencia de mordeduras. Además, del experimento realizado con lince infantil se deriva un patrón tafonómico idéntico para los restos no ingeridos de conejo por adultos, con la única salvedad de la presencia de huesos largos con abundantes surcos de muy pequeño tamaño, normalmente sobre las diáfisis. La frecuencia de dichas modificaciones en términos porcentuales es, no obstante, muy baja.

Acumulaciones generadas por lince ibérico

El objetivo de este trabajo ha sido caracterizar la señal tafonómica del lince ibérico para que la misma pueda ser reconocida en los conjuntos arqueopaleontológicos. Desde esta perspectiva es importante recordar dos cuestiones: primero, que algunos agentes o actores tafonómicos pueden ser grandes modificadores de restos y no por ello tienen que ser importantes acumuladores (p. ej. Yravedra et al., 2012), y segundo, que la señal o marca tafonómica puede variar dependiendo del origen de los restos acumulados, ya sean éstos restos no ingeridos, restos procedentes de excrementos o conjuntos mixtos (p. ej. Lloveras et al., 2012b; Rodríguez-Hidalgo et al., 2013).

Nuestro estudio pone de manifiesto la capacidad del lince para alterar los restos esqueléticos de las presas que consume, imprimiendo sobre los mis-

mos su señal tafonómica. De esta forma podemos afirmar que el lince puede ser considerado como un excelente agente modificador. No obstante, la literatura disponible sobre este felino no lo presenta como un buen candidato para generar acumulaciones óseas puesto que no transporta sistemáticamente a sus presas, sino que realiza pequeños desplazamientos periféricos desde el lugar de muerte, hasta lugares secundarios donde consumirlas con tranquilidad (Valverde, 1957; Delibes, 1980). Al ser las áreas de campeo de los linceas considerables en extensión, la probabilidad de generar acumulaciones óseas por superposición de eventos de consumo es despreciable. No obstante, y pese a que el comportamiento descrito es el habitual, durante la fase de cría las hembras transportan sistemáticamente sus presas hacia los cubiles para alimentar a los cachorros. Dicho comportamiento hace plausible la generación de acumulaciones importantes numéricamente, ya que las hembras suelen elegir troncos huecos, conejeras agrandadas o pequeñas cuevas como lugares donde instalar sus cubiles, los cuales son utilizados durante semanas o meses y suelen ocuparse año tras año (Fernández y Palomares, 2002; Fernández et al., 2002).

En lo que respecta al origen de los restos acumulados, procedentes de excrementos no ingeridos y acumulaciones mixtas, Lloveras y colaboradores (2008b) ofrecen un detallado análisis de restos de conejo procedentes de los primeros. Estos se caracterizan por la abundancia de restos craneales, especialmente dientes, una alta fragmentación y una alta incidencia de señales de digestión moderadas y fuertes. De ello se extrae que los restos ingeridos presentan el patrón tafonómico opuesto a los no ingeridos, que complementan la señal del felino.

En el caso de las acumulaciones de coprolitos, los linceas como otros depredadores, suelen defecar en letrinas, las cuales utilizan para marcar límites entre áreas de campeo (Robinson y Delibes, 1988). Éstas son susceptibles de generar acumulaciones óseas de restos digeridos importantes en número. Además, durante la fase de menor movilidad y permanencia en los cubiles, las crías suelen defecar en ellos y sus inmediaciones (Delibes, comunicación personal), comportamiento que puede llegar a generar acumulaciones importantes de origen mixto al mezclarse los restos de los excrementos con los restos no ingeridos de las carcasas. En lo que respecta a estos últimos, nuestros trabajos son los únicos disponibles por el momento (Rodríguez-Hidalgo et al., 2013, 2015, 2016).

Por lo tanto, además de un excelente agente modificador, el lince ibérico puede llegar a generar acumulaciones óseas importantes a través de dos comportamientos principales: su hábito de defecar en letrinas dispersas en sus áreas de campeo (generando acumulaciones de huesos ingeridos) y mediante el transporte y consumo de carcasas de sus presas a los cubiles (que generan acumulaciones de restos óseos no ingeridos mezclados en mayor o menor medida con huesos procedentes de excrementos de las crías).

Comparación con otros depredadores de mesofauna

Debido a la abundancia de restos de lepóridos en los yacimientos arqueopaleontológicos, los trabajos sobre agentes acumuladores de sus restos son numerosos (Hockett, 1991, 1995; Schmitt y Juell, 1994; Schmitt, 1995; Cruz-Uribe y Klein, 1998; Sanchis, 2000; Cochard, 2004, 2008; Lloveras et al., 2008a; 2008b, 2009a; 2012a; 2012b; 2014b; 2014c, en prensa; Sanchis y Pascual, 2011). En lo que respecta a las acumulaciones de aves, la investigación es igualmente extensa (Bramwell et al., 1987; Andrews, 1990; Bocheński et al., 1993, 1997, 1998, 2009; Bocheński y Tomek, 1997; Laroulandie, 2002; Bocheński, 2005; Lloveras et al., 2008a; 2009a, 2012a, 2012b, 2014c). En anteriores trabajos hemos realizado comparaciones entre la señal tafonómica del lince ibérico y otros depredadores de conejos y aves de pequeño y mediano tamaño (Rodríguez-Hidalgo et al., 2013, 2015, 2016). Los resultados obtenidos indican que, en el caso de los conejos, la composición anatómica y fracturación de los restos separa claramente los conjuntos generados por rapaces de los generados por carnívoros terrestres cuando se trata de restos no ingeridos. Los carnívoros terrestres, especialmente el zorro, presentan patrones muy similares al expuesto para restos no ingeridos por lince en cuanto a representación esqueletal, proporción entre segmentos, fragmentación y fracturación. Encontramos la principal diferencia en la frecuencia de huesos con mordeduras, más elevada en restos modificados tanto por zorros como por otros mamíferos carnívoros. En lo que respecta a restos de aves, el patrón generado por los lince presenta diferencias sustanciales en cuanto la abundancia relativa de patas sobre alas, más frecuentes las primeras, en el caso del carnívoro, que en las acumulaciones de restos no ingeridos generados por rapaces diurnas. La fragmentación de los restos, especialmente del esternón, es otra diferencia significativa, mayor en el caso del lince que entre los restos no ingeridos por rapaces diurnas (Rodríguez-Hidalgo et al., 2016).

Patrón cultural contra no cultural

Los trabajos experimentales centrados en los humanos como agentes modificadores de huesos de lepóridos y pequeñas aves son escasos (Lloveras et al., 2009b; Sanchis et al., 2011; Romero et al., 2016). En ellos, se han replicado los procesos de carnicería, cocinado y consumo. Algunas señales tafonómicas tales como las marcas de corte y cremaciones son diagnósticas debido a que son un producto exclusivo de la actividad humana. Sin embargo, los conjuntos arqueológicos han demostrado que la presencia de esas marcas diagnósticas es muy variable (Pérez Ripoll, 1992, 1993, 2001, 2004; Hockett y Bicho, 2000; Hockett y Haws, 2002). El resto de modificaciones, especialmente la fracturación presenta importantes problemas de equifinalidad entre distintos agentes.

Los dientes humanos tienen la capacidad de generar modificaciones en la superficie de los huesos que son difíciles de distinguir de las producidas por otros agentes (Saladié et al., 2013). Sanchis ha observado un tipo de mordedura atribuible a agente humano, similar al peeling (White, 1992), definida como mordedura-flexión (Sanchis et al., 2011). También Saladié describe algunos caracteres diagnósticos para aislar las mordeduras humanas (Saladié et al., 2013). En nuestro caso hemos tratado las mordeduras de lince en cuanto a frecuencia y dimensiones. No obstante persisten los problemas de equifinalidad y otros estudios centrados en mordeduras sobre restos de lepóridos deben ser llevados a cabo. En cuanto a la fracturación antrópica, no existe ningún trabajo actualista centrado en los lepóridos, por lo que son los datos arqueológicos los que nos ofrecen una valiosa información.

Los cilindros diafisarios en fémures y tibias de lepóridos son un patrón común en los conjuntos arqueológicos (antrópicos) del Paleolítico superior en el suroeste europeo así como entre grupos nativos de la Gran Cuenca en el suroeste de los Estados Unidos (Hockett, 1994, 1995; Pérez Ripoll, 2001; Aura-Tortosa et al., 2002; Hockett y Haws, 2002). Algunos investigadores han tomado este carácter como el más diagnóstico para la interpretación de la actividad antrópica. Nuestro trabajo incide una vez más en la escasez de cilindros diafisarios en conjuntos modificados por agentes no humanos, por lo que la abundancia de cilindros diafisarios como característica de las acumulaciones antrópicas queda reforzada. En ocasiones, la frecuencia elevada de porciones distales de huesos largos (SDE y DE) en la fracturación ha sido atribuida a agente humano. Sin embargo, nuestros resultados indican que

estos *morfotipos* son muy abundantes en la señal tafonómica de lince ibérico. Lo mismo ocurre con los fragmentos de diáfisis y porciones distales de huesos largos que presentan muescas en los bordes de fractura, no exentas de problemas de equifinalidad.

CONCLUSIONES

En este trabajo hemos expuesto los resultados obtenidos en una serie de experimentos de base actualista destinados a caracterizar la señal tafonómica de uno de los félicos más abundantes del registro arqueo-paleontológico peninsular, el lince ibérico. Debido a su alta especialización trófica, nuestro trabajo se ha basado en la caracterización de restos de dos de sus presas principales, el conejo y la perdiz. Ambas presas suman cerca del 100% de los animales consumidos de forma habitual por este depredador. Además, nuestro estudio se ha centrado en la caracterización de los restos no ingeridos, ya que los ingeridos contaban con trabajos previos. Los resultados obtenidos indican que el lince ibérico es un importante agente modificador de restos. El patrón observado se caracteriza por la elevada presencia de restos distales de las patas en el caso de los conejos, principalmente las traseras. La fragmentación es escasa, aunque los huesos grandes suelen presentarse fracturados, especialmente los principales huesos largos. Las mordeduras son muy poco frecuentes. Este patrón diferencia a los lince de otros acumuladores de lepóridos. En el caso de los restos de perdices, predominan el sinsacro y las costillas adyacentes, así como los fragmentos distales de alas y patas. La relación entre alas y patas, con mayor peso de estas últimas, parece ser la característica anatómica que mejor diferencia los restos de perdices no ingeridos por lince de los no ingeridos por otros depredadores de aves. La fragmentación, fracturación y presencia de mordeduras es idéntica a la observada para los conejos en frecuencias y dimensiones. La revisión de la etología del depredador a través de la literatura disponible indica que el lince es un buen candidato para generar acumulaciones reconocibles en el ámbito arqueológico. Éstas deberían contar a nivel teórico con una mezcla de restos no ingeridos e ingeridos (con señales tafonómicas complementarias) principalmente de conejos y algunas aves. Este tipo de acumulaciones se debe al comportamiento reproductivo de las hembras que transportan sistemáticamente presas hacia lugares referenciales (cubiles de cría y accesorios) para alimentar a los cachorros. Las acumulaciones exclusivas de

restos ingeridos por el uso de letrinas son también susceptibles de generar conjuntos reconocibles arqueológicamente, si bien su dispersión en el territorio y su situación habitual al aire libre las hacen, al menos a nivel teórico, difíciles de localizar.

AGRADECIMIENTOS

Gracias a Alfred Sanchis y Josep Lluís Pascual por incluirnos en este volumen y organizar unas jornadas donde el debate distendido fue la tónica dominante. A Helena Bonet, como directora del Museo de Prehistoria de Valencia, por la continuidad de las jornadas de arqueozoología. Damos las gracias también a los responsables y a todo el personal de los centros de cría en cautividad del lince ibérico en El Acebuche y Granadilla, sin los que este trabajo sería imposible. Esta investigación ha sido financiada por el Ministerio de Economía y Competitividad (MINECO) del Gobierno de España, proyectos nº. CGL2015-65387-C3-1-P (MINECO/FEDER) y HAR2012-32548; así como por la Generalitat de Catalunya, proyecto número SGR2014-899.

BIBLIOGRAFÍA

- Aldama, J. J. (1993): *Ecología energética y reproductiva del lince ibérico (Lynx pardina, Temminck 1824) en Doñana*. Madrid, Universidad Complutense de Madrid.
- Aldama, J. J., Delibes, M. (1991): Field observations of Spanish lynxes (*Felis pardina*) playing with prey in Doñana, south-west Spain. *Journal of the Zoological Society of London* 225, 683-684.
- Andrés, M., Gidna, A. O., Yravedra, J., Domínguez-Rodrigo, M. (2012): A study of dimensional differences of tooth marks (pits and scores) on bones modified by small and large carnivores. *Archaeological and Anthropological Sciences* 4, 209-219.
- Andrews, P. (1990): *Owls, caves and fossils*. British Museum, London.
- Aura-Tortosa, J. E., Villaverde, V., Pérez Ripoll, M., Martínez Valle, R., Calatayud, P. G. (2002): Big game and small prey: Paleolithic and Epipaleolithic economy from Valencia (Spain). *Journal of Archaeological Method and Theory* 9, 215-267.
- Beltrán, J. F., San José, C., Delibes, M., Braza, F. (1985): An analysis of Iberian Lynx predation upon fallow deer in the coto Doñana SW Spain. *Proceedings of XVII Congresso International Union game Biologist*, 961-967.
- Binford, L. R. (1981): *Bones. Ancient men and modern myths*. Ac. Press, New York.
- Bocheński, Z. M. (2005): Owls, Diurnal Raptors and Humans: signatures on avian bones. En T. O'Connor (eds.). *Biosphere to Lithosphere. New Studies in Vertebrate Taphonomy*. Oxbow Books, Oxford, 31-45.

- Bocheński, Z. M., Tomek, T. (1997): Preservation of bird bones: erosion versus digestion by owls. *International Journal of Osteoarchaeology* 7, 372-387.
- Bocheński, Z. M., Boev, Z., Mitev, I., Tomek, T. (1993): Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the Tawny Owl (*Strix aluco*) and the Eagle Owl (*Bubo bubo*) and their taphonomical implications. *Acta Zoologica Cracoviensia* 36, 313-328.
- Bocheński, Z. M., Korovin, V. A., Nekrasov, A. E., Tomek, T. (1997): Fragmentation of Bird Bones in Food Remains of Imperial Eagles (*Aquila heliaca*). *International Journal of Osteoarchaeology* 7, 165-171.
- Bocheński, Z. M., Huhtala, K., Jussila, P., Pulliainen, E., Tornberg, R., Tunkkari, P. S. (1998): Damage to Bird Bones in Pellets of Gyrfalcon (*Falco rusticolus*). *Journal of Archaeological Science* 25, 425-433.
- Bocheński, Z. M., Tomek, T., Tornberg, R., Wertz, K. (2009): Distinguishing non-human predation on birds: pattern of damage done by the white-tailed eagle (*Haliaeetus albicilla*), with comments on the punctures made by the golden eagle (*Aquila chrysaetos*). *Journal of Archaeological Science* 36, 122-129.
- Boscaini, A., Madurell-Malapeira, J., Llenas, M., Martínez-Navarro, B. (2015): The origin of the critically endangered Iberian lynx: Speciation, diet and adaptive changes. *Quaternary Science Reviews* 123, 247-253.
- Boscaini, A., Alba, D. M., Beltrán, J. F., Moyà-Solà, S., Madurell-Malapeira, J. (2016): Latest Early Pleistocene remains of *Lynx pardinus* (Carnivora, Felidae) from the Iberian Peninsula: Taxonomy and evolutionary implications. *Quaternary Science Reviews* 143, 96-106.
- Bramwell, D., Yalden, D. W., Yalden, P. E. (1987): Black grouse as the prey of the golden eagle at an archaeological site. *Journal of Archaeological Science* 14, 195-200.
- Calzada, J., Palomares, F. (1996): Frecuencia de aparición de diferentes restos de conejo en excrementos de lince y zorro. *Doñana Acta Vertebrata* 23, 243-252.
- Cochard, D. (2004): Etude taphonomique des léporidés d'une tanière de renard actuelle: apport d'un référentiel à la reconnaissance des accumulations anthropiques. *Revue de Paléobiologie, Genève* 23, 659-673.
- Cochard, D. (2008): Discussion sur la variabilité intraréférentiel d'accumulations osseuses de petits prédateurs. *Annales de Paléontologie* 94, 89-101.
- Cochard, D., Brugal, J.-P., Morin, E., Meignen, L. (2012): Evidence of small fast game exploitation in the Middle Paleolithic of Les Canalettes Aveyron, France. *Quaternary International* 264, 32-51.
- Cruz-Uribe, K., Klein, R. G. (1998): Hyrax and hare bones from modern South African eagle roosts and the detection of eagle involvement in fossil bone assemblages. *Journal of Archaeological Science* 25, 135-147.
- Delibes, M. (1980): *El lince ibérico: ecología y comportamiento alimenticio en el Coto de Doñana, Huelva*. *Doñana Acta Vertebrata* 7 (3).

- Dodson, P., Wexlar, D. (1979): Taphonomic investigations of owl pellets. *Paleobiology* 5, 275-284.
- Domínguez-Rodrigo, M., Piqueras, A. (2003): The use of tooth pits to identify carnivore taxa in tooth-marked archaeofaunas and their relevance to reconstruct hominid carcass processing behaviours. *Journal of Archaeological Science* 30, 1385-1391.
- Fernandez-Jalvo, Y., Andrews, P. (1992): Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science* 19, 407-428.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P. (1999): Cut marks on small mammals at Olduvai Gorge Bed-I. *Journal of Human Evolution* 36, 587-589.
- Fernández, N., Palomares, F. (2002): The selection of breeding dens by the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*): implications for its conservation. *Biological Conservation* 94, 51-61.
- Fernández, N., Palomares, F., Delibes, M. (2002): The use of breeding dens and kitten development in the Iberian lynx (*Lynx pardinus*). *Journal of the Zoological Society of London* 258, 1-5.
- Grayson, D. K. (1984): *Quantitative Zooarchaeology: topics in the analysis of archaeological faunal*. Ac. Press, Orlando.
- Guilaine, J., Rencoule, G., Vaquer, J., Passelac, M., Vigne, J.-D. (1986): *Carsac, une agglomération protohistorique en Languedoc*. Centre d'Anthropologie des Sociétés Rurales, Toulouse.
- Hockett, B. S. (1991): Toward distinguishing human and raptor patterning on leporid bones. *American Antiquity* 56, 667-679.
- Hockett, B. S. (1994): A descriptive reanalysis of the leporid bones from Hogup Cave, Utah. *Journal of California and Great Basin Anthropology* 16, 106-117.
- Hockett, B. S. (1995): Comparison of leporid bones in raptor pellets, raptor nests, and archaeological sites in the great basin. *North American Archaeologist* 16(3), 223-238.
- Hockett, B. S., Bicho, N. (2000): The Rabbits of Picareiro Cave: Small Mammal hunting during the Late Upper Palaeolithic in the Portuguese Estremadura. *Journal of Archaeological Science* 27, 715-723.
- Hockett, B. S., Haws, J. A. (2002): Taphonomic and methodological perspectives of leporid hunting during the Upper Paleolithic of the Western Mediterranean Basin. *Journal of Archaeological Method and Theory* 9, 269-301.
- Huguet, R., Saladié, P., Cáceres, I., Díez, C., Rosell, J., Bennàsar, M., Blasco, R., Esteban-Nadal, M., Gabucio, M. J., Rodríguez-Hidalgo, A., Carbonell, E. (2013): Successful subsistence strategies of the first humans in south-western Europe. *Quaternary International* 295, 168-182.
- Kurtén, B., Granqvist, E. (1987): Fossil pardel lynx (*Lynx pardina spelaea* Boule) from a cave in southern France. *Annales Zoologici Fennici* 24, 39-43.

- Laroulandie, V. (2002): Damage to pigeon long bones in pellets of the eagle owl *Bubo bubo* and food remains of peregrine falcon *Falco peregrinus*: zooarchaeological implications. Z. M. Bochenski, Z. Bochenski y J. R. Stewart (eds.), *Proceedings of the 4th Meeting of the ICAZ Bird Working Group, Krakow, Poland, 11-15 september 2001.*, *Acta Zoologica Cracoviensia* 45, 331-339.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J. (2008a): Taphonomic study of leporid remains accumulated by the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Geobios* 41, 91-100.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J. (2008b): Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian lynx (*Lynx pardinus*) scats. *Journal of Archaeological Science* 35, 1-13.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J. (2009a): The Eagle Owl (*Bubo bubo*) as a leporid remains accumulator. Taphonomic analysis of modern rabbit remains recovered from nests of this predator. *International Journal of Osteoarchaeology* 19, 573-592.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J. (2009b): Butchery, cooking and human consumption marks on rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) bones: An experimental study. *Journal of Taphonomy* 7, 179-201.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J. (2012a): Assessing the variability in taphonomic studies of modern leporid remains from Eagle Owl (*Bubo bubo*) nest assemblages: the importance of age of prey. *Journal of Archaeological Science* 39, 3754-3764.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J. (2012b): Feeding the Foxes: An Experimental Study to Assess Their Taphonomic Signature on Leporid Remains. *International Journal of Osteoarchaeology* 22, 577-590.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., Thomas, R. (2014a): Blind test evaluation of accuracy in the identification and quantification of digestion corrosion damage on leporid bones. *Quaternary International* 330, 150-155.
- Lloveras, L., Nadal, J., Moreno-García, M., Thomas, R., Anglada, J., Baucells, J., Martorell, C., Vilasis, D. (2014b): The role of the Egyptian Vulture (*Neophron percnopterus*) as a bone accumulator in cliff rock shelters: an analysis of modern bone nest assemblages from North-eastern Iberia. *Journal of Archaeological Science* 44, 76-90.
- Lloveras, L., Thomas, R., Cosso, A., Pinyol, C., Nadal, J. (en prensa): When wildcats feed on rabbits: an experimental study to understand the taphonomic signature of European wildcats (*Felis silvestris silvestris*). *Archaeological and Anthropological Sciences* 10.1007/s12520-016-0364-6.
- Lloveras, L., Thomas, R., Lourenço, R., Caro, J., Dias, A. (2014c): Understanding the taphonomic signature of Bonelli's Eagle (*Aquila fasciata*). *Journal of Archaeological Science* 49, 455-471.

- Pérez-Ripoll, M. (1992): *Marcas de Carnicería, Fracturas Intencionadas y Mordeduras de Carnívoros en Huesos Prehistóricos del Mediterráneo Español*. Instituto de Cultura “Juan Gil-Albert”. Diputación Provincial de Alicante, Alicante.
- Pérez-Ripoll, M. (1993): Las marcas tafonómicas en huesos de lagoformos. En M. P. Fumanal y J. Bernabeu (eds.). *Estudios sobre Cuaternario*. Asociación Española para el Estudio del Cuaternario, Valencia, 227-231.
- Pérez-Ripoll, M. (2001): Marcas antrópicas en los huesos de conejo. En V. Villaverde (ed.), *De Neandertals a Cromanyons. L'inici del poblament humà a les terres valencianes*, València, 119-124.
- Pérez-Ripoll, M. (2004): La consommation humaine des lapins pendant le Paléolithique dans la région de Valencia (Espagne) et l'étude des niveaux gravétiens de La Cova de les Cendres (Alicante). En J. P. Brugal y J. Desse (eds.), *Actes des XXIV Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes*. Éditions APDCA, Sophia Antipolis, 191-206.
- Robinson, I. A., Delibes, M. (1988): The distribution of faeces by the Spanish Lynx (*Felis pardina*). *J. Zool. Lond* 216, 577-582.
- Rodríguez, A. y Calzada, J. (2015): *Lynx pardinus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T12520A50655794. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T12520A50655794.en>. Downloaded on 17 November 2016.
- Rodríguez-Hidalgo, A., Lloveras, L., Moreno-García, M., Saladié, P., Canals, A., Nadal, J. (2013): Feeding behaviour and taphonomic characterization of non-ingested rabbit remains produced by the Iberian lynx (*Lynx pardinus*). *Journal of Archaeological Science* 40, 3031-3045.
- Rodríguez-Hidalgo, A., Saladié, P., Marín, J., Canals, A. (2015): Expansion of the referential framework for the rabbit fossil accumulations generated by Iberian lynx. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 418, 1-11.
- Rodríguez-Hidalgo, A., Saladié, P., Marín, J., Canals, A. (2016): Bird-bone modifications by Iberian lynx: A taphonomic analysis of non-ingested red-legged partridge remains. *Quaternary International* 421, 228-238.
- Rodríguez-Varela, R., Tagliacozzo, A., Ureña, I., García, N., Crégut-Bonnouere, E., Mannino, M. A., Arsuaga, J. L., Valdiosera, C. (2015): Ancient DNA evidence of Iberian lynx palaeoendemism. *Quaternary Science Reviews* 112, 172-180.
- Romero, A. J., Díez, J. C., Rodríguez, L., Arceredillo, D. (2016): Anthropic fractures and human tooth marks: An experimental approach to non-technological human action on avian long bones. *Quaternary International* 421, 219-227.
- Saladié, P., Rodríguez-Hidalgo, A., Díez, C., Martín-Rodríguez, P., Carbonell, E. (2013): Range of bone modifications by human chewing. *Journal of Archaeological Science* 40, 380-397.

- Sanchis, A. (2012): *Los lagomorfos del Paleolítico medio en la vertiente mediterránea ibérica. Humanos y otros predadores como agentes de aporte y alteración de los restos óseos en yacimientos arqueológicos*. Servei d'Investigació Prehistòrica del Museu de Prehistòria de València, Valencia.
- Sanchis, A., Fernández-Peris, J. (2008): Procesado y consumo antrópico de conejo en la Cova del Bolomor (Tavernes de la Vallidigna, Valencia). El nivel XVIIc (ca 350 ka). *Complutum* 19, 25-46.
- Sanchis, A., Morales, J. V., Pérez Ripoll, M. (2011): Creación de un referente experimental para el estudio de las alteraciones causadas por dientes humanos sobre huesos de conejo. En A. Morgado, J. Baena y D. García (eds.), *La investigación experimental aplicada a la arqueología. Actas del Segundo Congreso Internacional de Arqueología experimental*, Ronda, Málaga, 343-349.
- Sanchis, A., Pascual Benito, J. L. (2011): Análisis de las acumulaciones óseas de una guarida de pequeños mamíferos carnívoros (Sitjar Baix, Onda, Castelló). Implicaciones arqueológicas. *Archaeofauna* 20, 47-71.
- Schmitt, D. N. (1995): The taphonomy of Golden Eagle prey accumulations at Great Basin roosts. *Journal of Ethnobiology* 15, 237-256.
- Schmitt, D. N., Juell, K. E. (1994): Toward the identification of coyote scatological faunal accumulations in archaeological contexts. *Journal of Archaeological Science* 21, 249-262.
- Selvaggio, M. M. (1994): Carnivore tooth marks and stone tool butchery marks on scavenged bones: archaeological implications. *Journal of Human Evolution* 27, 215-228.
- Valverde, J. A. (1957): Notes ecologiques sur le lynx d'Espagne *Felis lynx pardina* Temminck. *Revue d'Histoire Naturelle*, 51-67.
- Vigne, J. D. (1996): La faune des vertébrés. En J. Gasco (ed.). *Le Laouret et la Montagne d'Alaric à la fin de l'Âge du Bronze. Un hameau abandonné entre Floure et Monze (Aude)*. Centre d' Anthropologie, Toulouse, 197-239.
- Vigne, J. D., Pascal, M. (2003): Le Lynx pardelle *Lynx pardinus* (Temnick, 1827) En M. Pascal, O. Lorvelec, J. D. Vigne, P. Keith y P. Clergeau (eds.), *Evolution de la faune de vertébrés en France méropolitaine depuis le début de l'Holocène. Invasions et Extinction*. National de la Recherche Agronomique, Museum National d'Histoire Naturelle de Paris, Paris, 87-89.
- White, T. D. (1992): *Prehistoric Cannibalism at Mancos 5MTUMR-2346*, Princeton University Press, Princeton.
- Yravedra, J., Lagos, L., Bárcena, F. (2012): The wild wolf (*Canis lupus*) as a dispersal agent of animal carcasses in northwestern Spain. *Journal of Taphonomy* 10, 219-238.