

SOBRE LA RELACIÓN TAMAÑO/ABUNDANCIA EN LOS MACROMAMÍFEROS DE VENTA MICENA Y SUS IMPLICACIONES TAFONÓMICAS

Paul PALMQVIST¹, Josep GIBERT² y Bienvenido MARTÍNEZ²

- 1) Departamento de Geología y Ecología (Área de Paleontología), Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga. 29071 Málaga.
- 2) Institut Paleontològic "Dr. M. Crusafont". Diputació de Barcelona. Escola Industrial, 23. 08201 Sabadell.

ABSTRACT

The relationship between body weight and abundance of skeleton remains of macromammal species recovered from the Pleistocene Venta Micena locality of Granada, Spain, is analysed using Damuth's taphonomic model. It is shown that the community structure of the original biocoenosis has been preserved to a certain extent during fossilisation and that taphonomic bias is due mainly to weathering processes at the time of subaerial exposure of the skeletal remains before their definitive burial. These processes led to differential destruction of the bones in accordance to their relative surfaces, most losses being suffered by species of small body size.

Keywords: Quantitative Taphonomy, Damuth's model, macromammals, body size, Pleistocene, Venta Micena.

RESUMEN

En este trabajo se investiga la relación existente entre el tamaño corporal y la abundancia de las especies de macromamíferos representadas en el yacimiento pleistoceno de Venta Micena, utilizando el modelo tafonómico de Damuth. Los resultados obtenidos indican que durante la fosilización se conservó parcialmente la estructura de la comunidad original y que los sesgos tafonómicos acontecidos se deberían, principalmente, a los procesos de meteorización durante la etapa de exposición de los restos esqueléticos previa a su enterramiento definitivo. Estos procesos destructivos afectaron diferencialmente a los restos según su superficie relativa, por lo que se produjo una mayor pérdida de información en el caso de aquellas especies de menor tamaño.

Palabras clave: Tafonomía cuantitativa, modelo de Damuth, macromamíferos, tamaño corporal, Pleistoceno, Venta Micena.

INTRODUCCIÓN

El registro fósil se puede considerar como una pequeña muestra no aleatoria de la biota que pobló la Tierra durante el transcurso del tiempo geológico: sólo un número muy reducido de organismos que alguna vez existieron se han conservado como fósiles (sesgos tafonómicos) y únicamente una pequeña fracción de los mismos, tampoco estocástica, se ha recogido del registro geológico (sesgos observacionales). La consecuencia de ello es que tradicionalmente se ha venido considerando al registro fósil como altamente incompleto, aunque todavía no se dispone de una estimación cuantitativa adecuada sobre su imperfección (Müller, 1979; Shipman, 1981; Valentine, 1989; Kidwell y Bosence, 1991; McKinney, 1991).

Ahora bien, los estudios paleobiológicos requieren conocer hasta qué punto una orictocenosis o una asociación de fósiles refleja la composición, cualitativa y cuantitativa, de la(s) biocenosis de la(s) que procede, estimando la naturaleza y consecuencias de los sesgos tafonómicos y observacionales que han afectado a las

distintas categorías, taxonómicas o bionómicas, identificables en la misma. El objeto de la presente nota consiste en realizar un estudio de la relación existente entre el tamaño y la abundancia de las especies de macromamíferos identificadas en el yacimiento pleistoceno de Venta Micena (Martínez, 1991), a fines de contrastar, mediante el modelo tafonómico de Damuth, si la orictocenosis ha experimentado variaciones respecto a la estructura de la comunidad que le dio origen.

SOBRE EL TAMAÑO Y LA ABUNDANCIA DE LOS ORGANISMOS

En diferentes grupos de organismos se ha observado que los requerimientos metabólicos (R), estimados por la cantidad de alimento consumido diariamente o por técnicas de respirometría, y el peso corporal (P) presentan una relación alométrica cuando se comparan especies que cubran un amplio rango de tamaños, siendo los primeros proporcionales a la potencia 0,75 del segundo (véase Peters, 1983; Calder, 1984; McMahon y

Bonner, 1986; Damuth, 1987; y las referencias citadas en estos trabajos): $R = k_1 P^{0.75}$; tomando logaritmos en ambas variables, con lo que la relación se lineariza:

$$\text{Log}(R) = \text{Log}(k_1) + 0,75\text{Log}(P) \quad (1)$$

Por otra parte, se ha comprobado que la densidad de población (D) mantiene una relación igualmente alométrica frente al tamaño del cuerpo (Damuth, 1981, 1987), pero en este caso inversa (en cualquier comunidad, los animales de gran tamaño son, a igualdad de otros factores, siempre menos abundantes que los de pequeñas dimensiones): $D = k_2 P^{-0.75}$;

$$\text{Log}(D) = \text{Log}(k_2) - 0,75\text{Log}(P) \quad (2)$$

La importancia y el significado de estas ecuaciones alométricas fueron puestos de manifiesto por Damuth (1981), quien encontró la relación entre ambas trabajando con datos sobre mamíferos consumidores primarios (esto es, herbívoros), llegando a la conclusión de que la cantidad de energía utilizada por cualquier especie por unidad de área de su hábitat es, aproximadamente, la misma e independiente de su tamaño corporal. Concretamente, la energía total que una especie usa en la comunidad dependerá del número de individuos por unidad de superficie (esto es, la densidad de población) y de los requerimientos metabólicos individuales de cada animal, por lo que al multiplicar R por D (ecuaciones 1 y 2) se obtiene:

$$RD = k_1 P^{0.75} k_2 P^{-0.75} = k_1 k_2 P^{0.75-0.75} = k_1 k_2 P^0 = \text{constante}$$

Por otra parte, la cantidad de biomasa que una especie mantiene en un determinado momento en la comunidad será proporcional a su densidad de población multiplicada por el peso corporal de cada ejemplar, con lo que $DP = k_2 P^{-0.75} P = k_2 P^{1-0.75} = k_2 P^{0.25}$; así pues, las poblaciones de las especies de mayores dimensiones serán capaces de soportar, en un determinado instante del tiempo, una mayor cantidad de biomasa en la comunidad (proporcional a la potencia 0,25 del peso medio individual en la especie) que las de aquellas otras especies con menor tamaño corporal.

Ahora bien, diversos estudios (véanse las referencias compiladas por Damuth, 1982; Peters, 1983; Calder, 1984) han mostrado que toda una serie de parámetros que permiten estimar la tasa de renovación de las poblaciones (T_r), tales como la tasa de natalidad, la velocidad del crecimiento postnatal, la inversa de la esperanza de vida o diversos indicadores de la actividad metabólica por unidad de peso, se relacionan con el peso corporal mediante potencias que oscilan en torno al valor $-0,3$: $T_r = k_3 P^{-0.3}$;

$$\text{Log}(T_r) = \text{Log}(k_3) - 0,3\text{Log}(P) \quad (3)$$

La existencia de esta relación alométrica indica que las especies tienden a producir, en promedio, la misma cantidad de biomasa a lo largo del tiempo, de manera relativamente independiente de su tamaño corporal, pues el producto de multiplicar la biomasa existente en un determinado momento (función de D y P) por la tasa de renovación de las poblaciones es, aproximadamente, constante:

$$DPT_r = k_2 P^{0.25} k_3 P^{-0.3} = k_2 k_3 P^{-0.05} \approx k_2 k_3$$

En consecuencia, se puede concluir que ninguna

especie tendría, en principio, "ventajas energéticas" derivadas únicamente de diferencias en el tamaño (esto es, una especie no accederá a mayor cantidad de alimento en función de sus dimensiones corporales). La existencia de tales diferencias se debe entonces contemplar como motivada por la intervención de otros factores (estrategias para el uso óptimo de determinados recursos tróficos, distintas formas de evitar la predación o hacer frente a la competencia interespecífica, restricciones biomecánicas para desempeñar un cierto género de vida, etc.).

INFLUENCIA DEL TAMAÑO SOBRE EL POTENCIAL DE FOSILIZACIÓN

Los sesgos tafonómicos del registro fósil vienen motivados por diferentes factores que afectan al potencial de conservación de los organismos, algunos de los cuales son intrínsecos a los mismos (presencia de esqueleto mineralizado y composición mineralógica de éste, género de vida, tamaño y edad del individuo), mientras que otros son extrínsecos al organismo, pues se deben a la actuación de diversos agentes bioestratigráficos y fosildiagenéticos (forma en que aconteció la muerte, procesos de meteorización fisicoquímica y biológica durante el tiempo de exposición en superficie de los restos, actividad de carnívoros y necrófagos, fenómenos de transporte, periodo de tiempo transcurrido hasta el enterramiento definitivo de los restos, acción de raíces, naturaleza geoquímica del ambiente diagenético, etc.); no obstante, apenas existen estudios comparativos, de índole cuantitativa, que permitan valorar su incidencia relativa, según los casos (para una revisión sobre el tema, véase Wolff, 1975; Schopf, 1978; Behrensmeier, 1978; Behrensmeier *et al.*, 1979; Staff *et al.*, 1985, 1986; Kidwell y Bosence, 1991; Palmqvist, 1991). Los sesgos observacionales que afectan a nuestro grado de conocimiento del registro fósil (véase McKinney, 1991) incluyen la abundancia relativa de las especies en las comunidades originales (Palmqvist, 1991), así como su rango de distribución paleogeográfica (ambos favorecen el descubrimiento de los fósiles), su edad (los fósiles del Cenozoico han sido más estudiados que los Mesozoicos o Paleozoicos), su morfología (aquellos especímenes de gran tamaño y forma alargada tienen mayores oportunidades de ser muestreados selectivamente) y ciertos factores más bien subjetivos (determinados grupos han recibido, comparativamente, mayor atención por parte de los paleontólogos que otros).

Respecto a la influencia que tiene el tamaño de los organismos sobre su potencial de fosilización, un amplio estudio de campo realizado por Behrensmeier *et al.* (1979) en el parque nacional del Amboseli (Kenia) puso de manifiesto la existencia de un fuerte sesgo tafonómico relacionado con las dimensiones de los restos esqueléticos. Estos autores encontraron restos del 94 % (30/32) de las especies de mamíferos con peso corporal superior a 15 Kg, mientras que para las especies que tienen un peso comprendido entre 1 y 15 Kg sólo hallaron representadas al 43 % (9/21) de las presentes en el parque. Por otra parte, en el conjunto de especies de más de 15 Kg para las que se encontraron restos, obser-

varon que las de menores dimensiones se hallaban infrarrepresentadas frente a las de mayor tamaño, según la proporción relativa que cabría esperar para cada especie, en función de su abundancia en la comunidad y teniendo también en cuenta las tasas de renovación de sus poblaciones en el tiempo.

La existencia de este sesgo tafonómico, relacionable con el tamaño de los restos, se debe a la mayor destrucción que experimentan antes del enterramiento los pertenecientes a las especies de menores dimensiones, como consecuencia de la acción de diversos agentes bioestratinómicos (Behrensmeyer, 1978; Behrensmeyer *et al.*, 1979), tales como la masticación y fracturación de los huesos por parte de carnívoros y necrófagos, el pisoteo por ungulados y, en general, los procesos de meteorización fisicoquímica y biológica (acción de raíces, insolación, precipitación de sales, cambios acusados de temperatura y humedad relativa, etc.). De acuerdo con los resultados obtenidos por Behrensmeyer *et al.* (1979), la incidencia diferencial de estos procesos destructivos parece estar relacionada fundamentalmente con la superficie relativa de los huesos. Así, en el caso de aquellas especies con más de 15 Kg para las que encontraron restos esqueléticos, las proporciones observadas de los restos de animales divididas por las esperadas se relacionan con el peso corporal mediante una ecuación potencial, cuya pendiente toma el valor 0,68 (el cual resulta similar al cociente dimensional superficie/volumen); dado que los procesos de meteorización acontecen principalmente sobre la superficie del hueso, resulta pues predecible que los de mayor tamaño sean más resistentes a los mismos, al mostrar una menor superficie relativa (a igualdad de forma, conforme aumentan las dimensiones lineales la superficie crece de manera proporcional a L^2 y el volumen a L^3).

MODELO TAFONÓMICO DE DAMUTH

En un yacimiento de fósiles la proporción relativa de cada una de las especies que componen la orictocenosis va a depender de diversos factores, siendo los más importantes la abundancia de las distintas especies en la comunidad original (estimada no en un determinado momento, sino en promedio a lo largo del tiempo), su potencial de fosilización, las tasas de renovación de sus poblaciones (esto es, duración y superposición de las generaciones), los distintos agentes físicos y biológicos que hayan intervenido en la acumulación de los restos (procesos de meteorización, fenómenos de transporte, selección de especies y restos esqueléticos por parte de carnívoros y necrófagos, etc.) y la naturaleza geoquímica del ambiente sedimentario. La proporción relativa de las distintas especies que forman parte de la orictocenosis será representativa de la proporción de individuos que componían sus respectivas poblaciones originales en el caso de que haya acontecido una mortandad catastrófica, seguida por un enterramiento inmediato de los restos en un ambiente fosildiagenético favorable a la conservación de todos los elementos; en otras situaciones (mortalidad no catastrófica, con exposición prolongada de los restos a la acción de los agentes

bioestratinómicos y posterior desequilibrio geoquímico durante el curso de la diagénesis), la composición de las asociaciones fósiles diferirá, cualitativa y cuantitativamente, respecto a la de las biocenosis de las que proceden.

Damuth (1982) propuso un modelo retrodictivo para mamíferos consumidores primarios (pero extrapolable a otros grupos, siempre que se cumplan determinados requisitos), el cual permite estimar, a partir de la abundancia de restos esqueléticos por especie en una orictocenosis, si la composición cuantitativa de esta última ha experimentado sesgos tafonómicos respecto a la estructura de la comunidad que le dio origen.

La base teórica sobre la que descansa el modelo radica en las ecuaciones alométricas anteriormente discutidas para la relación entre la biomasa corporal media de las especies, la densidad de población y las tasas de renovación. Estas relaciones se encuentran ampliamente documentadas en la bibliografía para distintos grupos taxonómicos, que adoptan estrategias ecológicas muy diferentes (desde mamíferos terrestres de gran porte a protistas planctónicos marinos), por lo que Damuth asume que se habrán mantenido esencialmente constantes a lo largo del tiempo geológico (fundamento actualístico).

En una asociación fósil formada por mortalidad reduccional ("attritional mortality"), la cual no haya experimentado sesgos tafonómicos, la abundancia (A) de restos esqueléticos de cada especie dependerá del número de individuos que murieron durante el intervalo de tiempo que tardó en formarse dicha asociación. Tal número será función, en cada especie, de la población que ésta mantenía en cada instante (esto es, D) y de su tasa de renovación en el tiempo (T_r): $A = f(D, T_r)$. Dado que tanto D como T_r guardan relaciones alométricas con el peso de los organismos (ecuaciones 2 y 3), la cantidad de restos producidos por especie se relacionará con su biomasa corporal media (estimable por comparación con formas próximas actuales o a partir de sus dimensiones esqueléticas) mediante una ecuación también alométrica: $A = k_4 D T_r = k_4 P^{-0.75} P^{-0.3} = k_4 P^{-1.05}$,

$$\text{Log}(A) = \text{Log}(k_4) - 1,05 \text{Log}(P) \quad (4)$$

Según las diversas estimaciones compiladas por Damuth (1982) para los posibles valores que pueden tomar las pendientes que relacionan D y T_r con P, el intervalo de confianza ($p < 0,05$) para la pendiente de la recta de regresión entre $\text{Log}(A)$ y $\text{Log}(P)$ podría incluir los valores comprendidos entre $-0,8$ y $-1,3$:

$$\text{Log}(A) = \text{constante} - 1,05 (\pm 0,25) \text{Log}(P)$$

De acuerdo con los supuestos del modelo, si al estudiar una determinada orictocenosis se observa que la abundancia de restos esqueléticos de cada especie representada en la misma mantiene una relación inversamente proporcional a la potencia $-1,05 (\pm 0,25)$ de su peso corporal, se podría concluir entonces que dicha orictocenosis no experimentó sesgos tafonómicos significativos respecto a la composición cuantitativa de la biocenosis original, habiéndose conservado durante la fosilización la estructura que dicha comunidad mostraba en vida.

Si, por el contrario, el valor obtenido para la pendiente que relaciona $\text{Log}(A)$ con $\text{Log}(P)$ se aleja signifi-

| Especies | P (gr) | A | % | NMI | % | A * |
|---|---------|------|-------|-----|-------|-------|
| <i>Mammuthus meridionalis</i> | 6000000 | 44 | 0,84 | 5 | 2,37 | 44 |
| <i>Hippopotamus amphibius antiquus</i> | 2000000 | 58 | 1,10 | 5 | 2,37 | 123 |
| <i>Dicerorhinus etruscus brachycephalus</i> | 1000000 | 75 | 1,42 | 5 | 2,37 | 257 |
| <i>Praemegaceros solilhacus</i> | 560000 | 915 | 17,73 | 36 | 17,06 | 4569 |
| Bovini gen. et sp. indet. | 400000 | 726 | 13,79 | 26 | 12,32 | 4571 |
| <i>Equus stenonis granatensis</i> | 300000 | 2368 | 44,98 | 62 | 29,38 | 17783 |
| <i>Praeovibos</i> sp. | 200000 | 4 | 0,08 | 1 | 0,47 | 41 |
| <i>Soergelia minor</i> | 110000 | 220 | 4,18 | 13 | 6,16 | 3311 |
| <i>Cervus elaphoides</i> | 70000 | 368 | 6,99 | 18 | 8,53 | 7586 |
| <i>Capra alba</i> | 60000 | 285 | 5,41 | 13 | 6,16 | 6457 |
| <i>Ursus etruscus</i> | 300000 | 27 | 0,51 | 3 | 1,42 | 204 |
| <i>Homotherium latidens</i> | 200000 | 7 | 0,13 | 2 | 0,95 | 72 |
| <i>Pachycrocuta brevirostris</i> | 130000 | 61 | 1,16 | 10 | 4,74 | 851 |
| <i>Megantereon</i> sp. | 75000 | 13 | 0,25 | 3 | 1,42 | 251 |
| <i>Canis falconeri</i> | 35000 | 43 | 0,82 | 3 | 1,42 | 1413 |
| <i>Canis etruscus</i> | 18000 | 22 | 0,42 | 4 | 1,90 | 1122 |
| <i>Lynx</i> sp. | 8000 | 4 | 0,08 | 1 | 0,47 | 363 |
| <i>Vulpes praeglacialis</i> | 5000 | 24 | 0,46 | 1 | 0,47 | 2951 |

Tabla 1. Abundancia de las especies de macromamíferos identificadas en el yacimiento pleistocénico de Venta Micena (datos de Martínez, 1991), estimada por el número total de restos determinados, dentales y no dentales (A), y por el número mínimo de individuos (NMI), en valores absolutos y porcentuales; peso medio de los ejemplares adultos en cada especie (P), estimado por comparación con formas afines actuales; número total de restos, recalculado (A*) teniendo en cuenta el factor de corrección de Behrensmeyer *et al.* (1979) para inferir la proporción de restos destruida por meteorización.

cativamente del intervalo de confianza de valores considerado por Damuth para este parámetro ($-1,05 \pm 0,25$), entonces se puede concluir que la abundancia de las especies representadas en la asociación fósil no se ajusta a la relación tamaño/abundancia que presentan las especies que forman las comunidades actuales, por lo que la composición original de dicha asociación se habría visto sesgada tafonómicamente (o por otras causas, como errores sistemáticos de muestreo y recolección de ejemplares; véase Shipman, 1981).

Ahora bien, en el caso de que el valor de la pendiente resulte superior al esperado, lo que indicaría que los restos esqueléticos de las especies de menores dimensiones se encuentran infrarrepresentados frente a los pertenecientes a las de mayor tamaño, se puede utilizar entonces un factor de corrección basado en los resultados obtenidos por Behrensmeyer *et al.* (1979), el cual permite calcular las abundancias relativas que tendrían las especies en la orictocenosis en ausencia de sesgos tafonómicos producidos por los fenómenos de meteorización que acontecen antes del enterramiento de los restos. Así, para eliminar el sesgo tafonómico introducido por los procesos de meteorización, los cuales afectan diferencialmente a los restos esqueléticos según su tamaño al ser dependientes de la superficie relativa de los mismos, se debe añadir a la abundancia de cada especie (A_i) el valor:

$$d_i = 0,68[\text{Log}(P_m) - \text{Log}(P_i)] \quad (5)$$

donde P_i es la masa corporal de la especie "i" y P_m es la correspondiente a la especie de mayor tamaño identi-

ficada en la asociación; de esta manera, la abundancia corregida para cada especie (A_i*) quedaría como:

$$\text{Log}(A_i^*) = \text{Log}(A_i) + d_i \quad (6)$$

APLICACIÓN DEL MODELO A LA PALEOCOMUNIDAD DE VENTA MICENA

Previamente a la aplicación de este modelo el análisis tafonómico cuantitativo de una asociación fósil concreta, como la que aquí nos ocupa, resulta necesario efectuar una serie de consideraciones respecto a sus posibles ventajas y limitaciones de uso (Damuth, 1982). Entre las primeras se pueden destacar las dos siguientes: por una parte, el modelo es independiente de los restantes análisis tafonómicos o sedimentológicos que se puedan realizar para interpretar, una vez detectada con el mismo la existencia de un sesgo tafonómico, sus causas; por otra, se puede analizar tan sólo una parte de la asociación fósil, excluyendo aquellas especies cuyos restos presenten problemas de identificación.

Como limitaciones más importantes se deben tener en cuenta las tres siguientes: en primer lugar, el análisis debe restringirse sólo a un nivel trófico, pues las densidades de población disminuyen, para un mismo tamaño corporal, según se asciende en la pirámide energética (en mamíferos, las diferencias de densidad entre herbívoros y carnívoros suponen más de un orden de magnitud); las especies de consumidores primarios serían, en

principio, las más adecuadas para efectuar el análisis, pues suelen mostrar alta diversidad, gran abundancia en las comunidades (y, por ende, en las orictocenosis) y exhiben considerables diferencias de tamaño; en la asociación fósil pleistocena de Venta Micena se han identificado 5.063 restos, dentales y no dentales, repartidos sobre 10 especies de macromamíferos herbívoros, mientras que sólo se han determinado 201 restos de consumidores secundarios, correspondientes a 8 especies (Tabla 1). No obstante, resulta aconsejable realizar también un análisis por separado para los carnívoros, aún cuando estas especies tengan, comparativamente, un menor potencial de fosilización (Wolff, 1975; Palmqvist, 1991), en función de su escasa representación en las comunidades, lo que hace que los resultados obtenidos se deban contemplar con mayor reserva.

En segundo lugar, otra limitación importante del método es que para la obtención de resultados fiables se necesita trabajar con un amplio rango de tamaños corporales (en general, de al menos dos órdenes de magnitud), lo que puede restringir su aplicabilidad en las asociaciones fósiles procedentes de determinadas comunidades, así como en aquellas otras donde se haya producido selección de tamaños (hidrodinámica, por mortandad catastrófica, acumulaciones de restos por carnívoros, etc.); en Venta Micena este requisito se cumple para las especies de consumidores primarios, aunque no para las formas carnívoras (que, no obstante, exhiben diferencias considerables de tamaño).

En tercer lugar, se debe utilizar como estimador de la abundancia de cada especie el número total de restos óseos identificados como pertenecientes a la misma, pues los cálculos efectuados sobre número mínimo de individuos no resultan aconsejables, debido a que este parámetro tiende, de manera sistemática, a infravalorar la representación de las especies comunes en la orictocenosis y a sobrevalorar la abundancia de las raras; en nuestro caso, ambos tipos de datos están disponibles para el estudio de esta paleocomunidad (Tabla 1).

Por último, conviene aclarar que, en el caso de que la asociación fósil se haya formado, exclusivamente, a partir de restos provenientes de mortandad catastrófica, las tasas de renovación de las poblaciones a lo largo del tiempo no tendrían que contemplarse, obviamente, en el modelo de Damuth, por lo que en tales casos la pendiente de la recta de regresión que relaciona $\text{Log}(A)$ con $\text{Log}(P)$ se encontraría próxima al valor $-0,75$ en ausencia de sesgos tafonómicos relacionados con el tamaño de los organismos.

En la Tabla 1 se encuentran recogidos los datos sobre abundancia (A : número total de restos, dentales y no dentales), número mínimo de individuos (NMI) y peso corporal medio estimado (P , en gr) para cada una de las especies de macromamíferos identificadas en el yacimiento pleistoceno de Venta Micena (datos tomados de Martínez, 1991), excluidas aquellas especies que pueden presentar problemas de atribución de restos. Según puede apreciarse en ella, examinando los

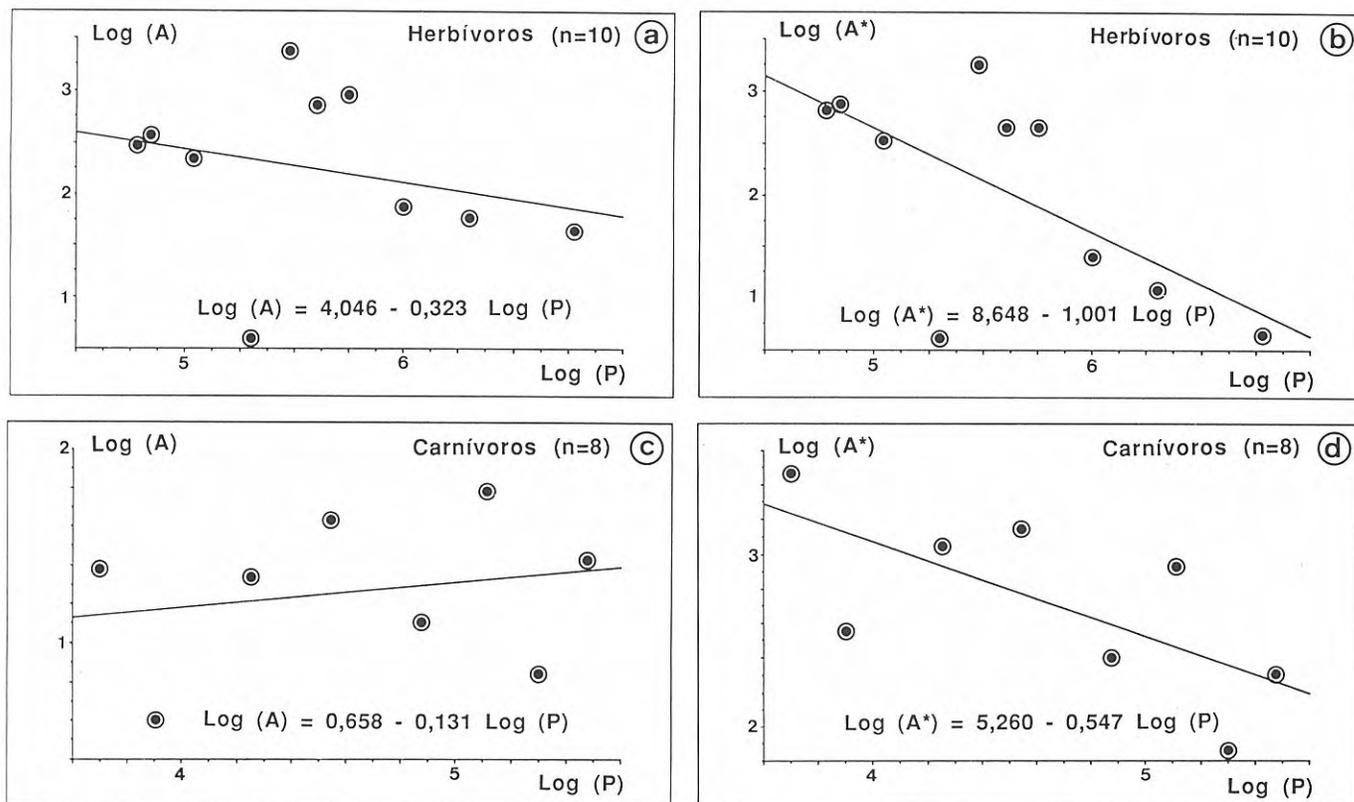


Figura 1. Relación entre el número total de restos, dentales y no dentales (A), y el peso corporal medio estimado (P) en las especies de macromamíferos identificadas en el yacimiento de Venta Micena (datos tomados de Martínez, 1991). A^* : abundancias recalculadas usando el factor de corrección de Behrensmeyer *et al.* (1979) para inferir la proporción de restos destruidos por los procesos de meteorización.

valores porcentuales de cada especie, el cálculo del NMI tiende a sobrevalorar, sistemáticamente, la incidencia de las especies raras en la orictocenosis, mientras que para la especie más abundante (*Equus stenonis granatensis*) la estimación obtenida con este parámetro infravalora claramente su representación en la misma ($A = 45\%$; $NMI = 29,4\%$); como consecuencia de ello, la proporción de consumidores secundarios frente al total de la fauna es del $12,8\%$ (27/211) si se utiliza el NMI, valor que resulta muy alto (lo que puede llevar a la interpretación de que la orictocenosis se formase exclusivamente a partir de una acumulación primaria por carnívoros; véase Shipman, 1981), mientras que al considerar como estimador de la abundancia el número total de restos esta proporción baja al $3,8\%$ (201/5264), valor coherente con el encontrado en ecosistemas actuales similares, como la sabana africana.

En la Fig. 1 aparecen representados los valores de $\text{Log}(A)$ y $\text{Log}(P)$ para las especies de consumidores primarios ($n=10$). Una vez efectuado el análisis de regresión entre ambas variables por el método mínimo-cuadrático, se puede apreciar que la relación entre las mismas no resulta estadísticamente significativa al 95% de confianza, pues el valor ajustado para la pendiente ($-0,323$), teniendo en cuenta su error estándar ($\pm 0,425$), no difiere de cero según un test t (en Bhattacharyya y Johnson, 1977):

$$\text{Log}(A) = 4,046 - 0,323\text{Log}(P); r = -0,259; F = 0,577 \\ (p < 0,47)$$

Por el contrario, al efectuar el ajuste (Fig. 1b) considerando los valores recalculados para la abundancia (A^*) que presentarían las especies en ausencia de sesgos bioestratigráficos relacionables con los procesos de meteorización, cuya intensidad depende de la superficie relativa de los huesos (y, por ello, afectan diferencialmente a las especies según su tamaño), se obtiene una relación significativa al 95% de confianza para $\text{Log}(A^*)$ con $\text{Log}(P)$, cuya pendiente ($-1,001$; s.e. = $\pm 0,424$) toma un valor que resulta bastante próximo al previsto por Damuth ($-1,05$):

$$\text{Log}(A^*) = 8,648 - 1,001\text{Log}(P); r = -0,641; F = 5,582 \\ (p < 0,046)$$

La obtención de este resultado indica, en principio, que la pérdida de información acontecida a lo largo de la historia tafonómica de Venta Micena sería imputable, principalmente, a la destrucción de restos por los fenómenos de meteorización fisicoquímica y biológica durante el período de tiempo transcurrido hasta el enterramiento definitivo de los mismos, así como que tal destrucción afectaría más a las especies de pequeñas dimensiones que a las grandes, sesgando su representación cuantitativa en la comunidad.

En el caso de las especies de consumidores secundarios (Fig. 1c) la relación entre $\text{Log}(A)$ y $\text{Log}(P)$ no resulta estadísticamente significativa, al obtenerse un valor para la pendiente ($-0,131$; s.e. = $\pm 0,457$) próximo a cero:

$$\text{Log}(A) = 0,658 - 0,131\text{Log}(P); r = -0,217; F = 0,296 \\ (p < 0,606)$$

Al efectuar el análisis (Fig. 1d) utilizando las abun-

dancias recalculadas (A^*) teniendo en cuenta el factor de corrección para la proporción de restos destruidos por los procesos de meteorización, el ajuste mejora bastante, pero sin llegar todavía a establecerse una relación significativa entre ambas variables, lo que puede imputarse a errores de muestreo relacionados con el escaso número de restos que presentan estas formas en el yacimiento en comparación con los pertenecientes a consumidores primarios; no obstante, el intervalo de confianza del 95% para la pendiente de la recta de regresión ($-0,547$; s.e. = $\pm 0,24$) incluye a parte del rango de valores posibles considerado por el modelo de Damuth ($-1,05 \pm 0,25$):

$$\text{Log}(A^*) = 5,26 - 0,547\text{Log}(P); r = -0,682; F = 5,287 \\ (p < 0,0625)$$

De acuerdo con los resultados obtenidos, en Venta Micena se habría conservado parcialmente la estructura de la paleocomunidad original y los sesgos tafonómicos acontecidos serían, principalmente, los debidos a la meteorización, resultado congruente con lo que ya se conoce sobre la historia tafonómica del yacimiento. Así, los análisis tafonómicos y sedimentológicos realizados en Venta Micena (véase Gibert *et al.*, 1992) indican que la paleocomunidad de macromamíferos se asentó sobre un paleorrelieve caracterizable por la existencia de amplias extensiones emergidas, surcadas por numerosas charcas someras donde acudirían a abreviar los herbívoros. En este ambiente fangoso, los restos de las presas abatidas por los carnívoros, así como los pertenecientes a los ejemplares que morirían en los períodos recurrentes de sequía, serían acumulados en comederos abiertos y experimentarían un rápido enterramiento, deducible de su baja tasa de meteorización primaria.

Por otra parte, dado que el valor de la pendiente ($-1,001$) que relaciona abundancia y tamaño en las especies de consumidores primarios resulta muy próximo al que predice el modelo de Damuth para las asociaciones de fósiles formadas por mortalidad reduccional ($-1,05$), resulta menos probable que los restos conservados en Venta Micena provengan, exclusivamente, de la acumulación masiva ocasionada por uno o varios episodios de mortandad catastrófica, pues en tal caso la pendiente tomaría un valor superior ($-0,75$) al encontrado, ya que las tasas de renovación de las poblaciones en el tiempo no habrían de ser contempladas bajo este supuesto. No obstante, esta última situación no puede ser totalmente descartada, dado que el intervalo de confianza del 95% en torno a la pendiente obtenida en el ajuste comprende también el valor $-0,75$.

CONCLUSIONES

1) El análisis cuantitativo de la relación tamaño/abundancia observada en las especies de macromamíferos representadas en el yacimiento pleistoceno de Venta Micena indica que los principales sesgos tafonómicos acontecidos durante la historia tafonómica del mismo serían los producidos por los procesos de meteorización fisicoquímica y biológica, los cuales actuarían preferentemente durante el intervalo de tiempo trans-

currido hasta el enterramiento definitivo de los huesos. Estos agentes bioestratinómicos sesgaron la composición taxonómica de la comunidad original de forma diferencial respecto al tamaño corporal de las especies que la integraban, al verse más afectados por los mismos los restos esqueléticos de los ejemplares de menores dimensiones.

2) Una vez estimada la abundancia que tendría cada especie en ausencia de la destrucción ocasionada por los procesos de meteorización, cuya intensidad depende de la superficie relativa de los huesos, la relación tamaño/abundancia en las especies de macromamíferos de Venta Micena se incluye dentro de las predicciones del modelo de Damuth para una asociación fósil formada por mortalidad reduccional, aunque no se puede desechar la posibilidad de que la acumulación de restos se produjese, exclusivamente, tras los posibles períodos de mortandad catastrófica a que se vieran sometidas estas poblaciones.

3) De acuerdo con los resultados obtenidos, en Venta Micena se conservó en parte la estructura de la comunidad original durante la fosilización y resulta posible inferir, cuantitativamente, cuál sería la representación en dicha paleocomunidad de la fracción no conservada. Por ello, este yacimiento se puede considerar, desde el punto de vista de la información paleoecológica contenida en el mismo, de excepcional importancia para el conocimiento de la fauna de macromamíferos que habitaba el sur de la Península Ibérica durante el Pleistoceno inferior.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Sixto Fernández López y a un revisor anónimo, por sus comentarios y sugerencias, que contribuyeron a mejorar diversos aspectos del manuscrito original.

BIBLIOGRAFÍA

- Behrensmeyer, A. K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, **4**, 150-162.
- Behrensmeyer, A. K., Western, D. and Dechant Boaz, D. E. 1979. New perspectives in vertebrate paleoecology from a recent bone assemblage. *Paleobiology*, **5**, 12-21.
- Bhattacharyya, G. K. and Johnson, R. A. 1977. *Statistical concepts and methods*. John Wiley & Sons, New York, 639 pp.
- Calder, W. A. 1984. *Size, function, and life history*. Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts), 431 pp.
- Damuth, J. 1991. Of size and abundance. *Nature*, **351**, 268-269.
- Damuth, J. 1987. Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy-use. *Biological Journal of the Linnean Society*, **31**, 193-246.
- Damuth, J. 1982. Analysis of the preservation of community structure in assemblages of fossil mammals. *Paleobiology*, **8**, 434-446.
- Damuth, J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature*, **290**, 699-700.
- Gibert, J., Caporicci, R., Martínez, B. y Arribas, A. 1992. Estudio tafonómico de los metápodos de caballo de Venta Micena. In: *Nuevos restos humanos en Orce y Cueva Victoria* (Ed. J. Gibert), Diputació de Barcelona, *in litt*.
- Kidwell, S. M. and Bosence, D. W. J. 1991. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In: *Taphonomy: Releasing the data locked in the fossil record* (Eds. P. A. Allison & D. E. Briggs), 115-209. Topics in Geobiology, **9**. Plenum Press, New York.
- Martínez, B. 1991. *Revisión sistemática y estudio cuantitativo de la fauna de macromamíferos del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada)*. Tesis Doctoral (inédita), Universitat Autònoma de Barcelona, 264 + 40 pp.
- McKinney, M. L. 1991. Completeness of the fossil record: An overview. In: *The Processes of Fossilization* (Ed. S. K. Donovan), 66-83. Belhaven Press, London.
- McMahon, T. H. y Bonner, J. T. 1986. *Tamaño y vida*. Labor, Barcelona, 255 pp.
- Müller, A. M. 1979. Fossilization (Taphonomy). In: *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part A, Introduction* (Eds. R. A. Robinson & C. Teichert), 2-78. The Geological Society of America and the University of Kansas Press, Boulder.
- Palmqvist, P. 1991. Differences in the fossilization potential of bivalve and gastropod species related to their life sites and trophic resources. *Lethaia*, **24**, 287-288.
- Peters, R. H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge, 329 pp.
- Schopf, T. J. M. 1978. Fossilization potential of an intertidal fauna: Friday Harbour, Washington. *Paleobiology*, **4**, 261-270.
- Shipman, P. 1981. *Life history of a fossil. An introduction to taphonomy and paleoecology*. Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts), 222 pp.
- Staff, G. M., Stanton, R. J., Powell, E. N. and Cummins, H. 1986. Time-averaging, taphonomy and their impact on paleocommunity reconstruction: death assemblages in Texas bays. *Geological Society of America Bulletin*, **97**, 428-443.
- Staff, G. M., Powell, E. N., Stanton, R. J. and Cummins, H. 1985. Biomass: is it a useful tool in paleocommunity reconstruction? *Lethaia*, **18**, 209-232.
- Valentine, J. W. 1989. Phanerozoic marine faunas and the stability of the Earth system. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **75**, 137-155.
- Wolff, R. G. 1975. Sampling and sample size in ecological analyses of fossil mammals. *Paleobiology*, **1**, 195-204.

Manuscrito recibido: 6 de marzo, 1992
Manuscrito aceptado: 11 de mayo, 1992