

**Programa de Doctorado en Paleontología**

**Un estudio neotafonómico de acumulaciones de huesos modificados por félidos y hiénidos: análisis de una madriguera actual en La Garganta de Olduvai (Tanzania)**



**Tesis doctoral presentada por  
María del Carmen Arriaza Dorado**

**Director:  
Dr . Manuel Domínguez-Rodrigo**

**Alcalá de Henares, 2016**



## AGRADECIMIENTOS

La realización de una tesis doctoral, aunque esté encabezado por una persona, es un trabajo de equipo. Durante la realización de esta investigación han sido muchas las personas que me han enseñado, ayudado y apoyado. Sería imposible nombrarlas a todas, porque durante todos estos años, he aprendido algo valioso de cada investigador con el que he trabajado.

Para empezar, quería agradecer la confianza depositada en mí por los directores del proyecto *TOPPP*, Manuel Domínguez-Rodrigo, Audax Mabulla y Enrique Baquedano. Entrar en este equipo fue un sueño que cada vez se hace más real y en el que cada día renuevo la ilusión. El equipo de Olduvai ha sido clave en el desarrollo de este trabajo. José, Fernando, Rebeca, Agness, Charles, David, Julia, Lucía, Ainara, Elia y Maicu, han sido partícipes del trabajo de campo, del desarrollo del estudio y me han apoyado en cada paso que he dado. Es incalculable el apoyo que me han dado y estoy deseando que estemos de nuevo juntos en la campaña de excavación.

Esta tesis no se hubiera podido llevar adelante sin la generosidad de Manuel Domínguez-Rodrigo. Su brillantez, capacidad de trabajo y su pasión por la Arqueología es inspiradora cuando tienes la suerte de ser su alumno. Muchas gracias por haber compartido tus conocimientos conmigo. Sin todo su apoyo, dedicación y afecto, el trabajo no se hubiera podido realizar de la misma manera. Me siento enormemente afortunada y orgullosa de poder decir que soy tu alumna.

Mi carrera investigadora comenzó en los yacimientos de Pinilla del Valle y en el Museo Arqueológico Regional (MAR). Haber comenzado mi carrera profesional en el MAR ha significado que mi formación esté enriquecida desde multitud de ámbitos. Muchos compañeros, como César y Belén, me han dado su apoyo incondicional durante todos estos años y se han convertido en amigos. Saber que los puedes encontrar en la mesa de al lado en la oficina es una tranquilidad que muy pocos pueden tener en su lugar de trabajo. Durante todos estos años ellos me han enseñado, apoyado y acompañado cada día. Son muchos los compañeros del MAR de los que he aprendido

y los que me han ayudado, en especial Mario y Puri.

Durante las campañas de excavación de Pinilla del Valle han sido innumerables los profesionales de los que he aprendido, como Juan Luis Arsuaga, Diego Álvarez-Lao, Nuria García, Paloma Sevilla, Blanca Ruiz-Zapata, María José Gil, Marina Mosquera, Cayetana Martínez-Maza, Alfredo Pérez-González y José Antonio Vallejo. Con Cayetana he tenido la oportunidad de colaborar en uno de los artículos de la tesis. Le agradezco su interés, seriedad y enriquecimiento en mi formación. También tuve la maravillosa oportunidad de excavar con Yolanda Fernández-Jalvo. Ella es un referente de la Tafonomía en nuestro país y ha sido un ejemplo a seguir. Rosa Huguet fue la primera investigadora que confió en mí para la realización de un trabajo de investigación y fue la primera tafónoma con la desarrollé mi interés sobre esta disciplina. A ella le tengo que agradecer toda su dedicación, la formación en esos primeros pasos y la apuesta que hizo en mí y en mi carrera de investigación. Espero que podamos seguir trabajando juntas porque no hay nada como trabajar con una amiga.

De la mano de Enrique Baquedano he andado este camino que comenzó en 2003 en los yacimientos de Pinilla del Valle. Él ha sido el hilo conductor de toda mi formación. Sin su apoyo y confianza para afrontar cada reto que se ponía por delante, esta tesis no hubiera sido posible.

También me gustaría agradecer a todos los miembros del tribunal, por haber formado parte de él y por sus evaluaciones, que seguro ayudarán a mejorar el presente trabajo.

El momento final de la tesis ha sido uno de los más duros. Gracias a todos los que con su ayuda y apoyo han abierto un rayo de luz en este proceso tan largo, especialmente a Danah y Luis (sin los que la maquetación de esta tesis no hubiera sido posible), Maíllo, Antonio Rosas y Elena Santos.

Puedo decir que este trabajo tiene un pedacito de cada uno de mis amigos. Durante la realización de esta tesis ha habido momentos muy alegres y también momentos duros. Ellos siempre están ahí. Para ayudar a levantarme, o simplemente sonreírme, también para esperarme. Mis amigos de los años de facultad son un referente imprescindible en todo mi desarrollo intelectual. Nunca olvidaré las conversaciones en aquellas mesas durante horas, todo lo que aprendí y sigo aprendiendo de vosotros, especialmente de Jai-

me, Mario y Titán. En los equipos de investigación he tenido la gran fortuna de tener amigos que han sido clave durante el desarrollo de este trabajo. A todos ellos les debo mucho, sobre todo a César, Belén, Rosa, Epi, Juan, Marian, Maicu, Anabel, Crispi, Chusa, Laura Berdejo, Laura Rodríguez, Ana, José, Fernando, Julia, Lucía y Aina. No sé cómo agradecer a mis amigos que, desde la infancia, están a mi lado; Rosana, Rocío, Santi, Juanma, Jorge y Gumer, sois parte de mi familia.

Son ellos, mi familia, los que me han enseñado lo que es trabajar duro, entregarse a los demás sin condiciones, dar lo poco que tengas, y, además, a hacerlo con una sonrisa. Para ellos va este trabajo. Para toda mi familia andaluza que, aunque estén lejos, me enseñan cosas que en ninguna universidad podría aprender. Para mi madre, mi hermano, Merce y el pequeño Alejandro. Y también a Oscar. Desde que tu sonrisa entró en mi vida no he vuelto a tener un *Día Raro*.





# Índice

## **CAPÍTULO 1. PRESENTACIÓN**

1.1. PRESENTACIÓN DEL TRABAJO.....	9
1.2. INTRODUCCIÓN Y MARCO TEÓRICO .....	9
1.3. EL YACIMIENTO CARNÍVORO ACTUAL DE OLDUVAI.....	13
1.4. OBJETIVOS.....	15

## **CAPÍTULO 2. MÉTODOS**

2.1. REPRESENTACIÓN ESQUELÉTICA Y DENSIDAD ÓSEA.....	17
2.2. PATRONES DE ORIENTACIÓN.....	20
2.3. PATRONES DE FRACTURA.....	20
2.4. MODIFICACIONES DE LA SUPERFICIE ÓSEA.....	21
2.4.1. Marcas de diente.....	21
2.4.2. Patrones de Furrowing.....	21
2.4.3. Tafotipos.....	22
2.5. ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO.....	22
2.5.1. Estacionalidad.....	23
2.5.2. Clases de edad y sexo.....	23
2.5.3. Tasa de acumulación.....	25
2.5.4. Índice de Jacobs.....	25

## **CAPÍTULO 3. RESULTADOS**

3.1. ARTÍCULO 1.....	29
DIFFERENTIAL PREDATION BY AGE AND SEX CLASSES IN BLUE WILDEBEEST IN SERENGETI: STUDY OF A MODERN CARNIVORE DEN IN OLDUVAI GORGE (TANZANIA). PUBLICADO EN LA REVISTA <i>PLOS ONE</i> .	
3.2. ARTÍCULO 2.....	51
LIONS AS BONE ACCUMULATORS? PALEONTOLOGICAL AND ECOLOGICAL IM- PLICATIONS OF A MODERN BONE ASSEMBLAGE FROM OLDUVAI GORGE. ACEP- TADO PARA SU PUBLICACIÓN EN LA REVISTA <i>PLOS ONE</i> .	
3.3. ARTÍCULO 3.....	91
WHEN FELIDS AND HOMININS RULED AT OLDUVAI GORGE: A MACHINE LEAR- NING ANALYSIS OF THE SKELETAL PROFILES OF THE NON-ANTHROPOGENIC BED I SITES. PUBLICADO EN LA REVISTA <i>QUATERNARY SCIENCE REVIEWS</i> .	

## **CAPÍTULO 4. DISCUSIÓN .....105**

## **CAPÍTULO 5. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS.....121**

## **CAPÍTULO 6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....125**





# CAPÍTULO 1. PRESENTACIÓN

## 1.1. PRESENTACIÓN DEL TRABAJO.

La presente tesis doctoral se ha concebido como un compendio de publicaciones. El núcleo de la tesis consta de tres artículos publicados en revistas referenciadas del *Journal of Citation Reports*. Todas las publicaciones están escritas en inglés y constan de una introducción, metodología, resultados, discusión y conclusiones propias. Pero todos ellos tienen un hilo conductor: la discusión sobre si los grandes félidos producen acumulaciones óseas en torno al estudio tafonómico de un yacimiento de carnívoro actual en el ecosistema del Serengeti (Tanzania) y las implicaciones para los yacimientos del Lecho I de La Garganta de Olduvai (Tanzania).

En el siguiente apartado de este primer capítulo se realizará una introducción general a la problemática tratada y se explicará el marco teórico. Posteriormente se presentará el contexto del descubrimiento y el material del yacimiento carnívoro actual estudiado y se plantearán los objetivos de la tesis doctoral.

A continuación, en el segundo capítulo, se explicará los procesos, métodos y técnicas desarrollados en el estudio del material óseo de la madriguera.

El tercer capítulo, que constará de los resultados obtenidos, estará dividido en cada uno de los tres artículos. Los artículos publicados (primer y tercer artículo) a fecha de impresión de la tesis han conservado el formato de la revista; en el caso del segundo artículo aceptado para publicación, pero todavía en prensa, ha conservado el formato general de la tesis doctoral.

Las dos primeras publicaciones abordan el estudio del material óseo de la madriguera actual de carnívoro de La Garganta de Olduvai. En el primer artículo (publicado en *Plos One*) se estudió las clases de edad y sexo de las presas de la madriguera, así como la estación (seca, pequeña época húmeda o época húmeda) de acumulación. Estos resultados fueron comparados con matanzas realizadas por león y hiena manchada en el ecosistema actual del Serengeti. A través de este estudio se pretendía inferir el depredador que acumuló las presas en el cubil y si las

condiciones ecológicas condicionan el comportamiento de los depredadores. El segundo artículo (aceptado para publicación en *Plos One*) aborda el estudio tafonómico de los restos óseos para conocer el agente acumulador del cubil. El tercer y último artículo (publicado en la revista *Quaternary Science Reviews*) se centra en los yacimientos arqueológicos del Lecho I de Olduvai. En concreto, se compara la representación esquelética registrada en cubiles de carnívoros actuales (la madriguera estudiada en la presente tesis junto con otros cubiles de félidos y hiénidos) con la representación esquelética de los yacimientos no-antrópicos del lecho I de La Garganta de Olduvai: *Douglas Korongo* (DK), *Frida Leakey Korongo North* (FLKN) y *Frida Leakey Korongo North North* (FLKNN) para someter a contrastación qué agente acumuló las carcasas en los niveles arqueológicos atendiendo a esta variable. En este último artículo no se han comparado todas las variables estudiadas en la asociación ósea de la madriguera de Olduvai porque el volumen de datos era muy extenso y la discusión sobre todas ellas hubiera excedido la extensión aceptada normalmente en las publicaciones. Sin embargo, la comparación de otras variables como el resultado de los análisis de estructura de edad y sexo de las presas del cubil actual, así como la estacionalidad, se podrán abordar en un futuro como aplicación a los yacimientos del Lecho I de La Garganta de Olduvai.

El cuarto apartado es la discusión. Primero se abordará la aproximación ecológica junto con la discusión del agente acumulador del cubil, para a continuación discutir qué implicaciones tiene estos nuevos resultados en el estudio de los yacimientos del Lecho I de La Garganta de Olduvai.

Para finalizar se presentarán unas conclusiones generales y perspectivas futuras sobre nuevos estudios a realizar. Como último apartado se encontrarán las referencias bibliográficas.

## 1.2. INTRODUCCIÓN Y MARCO TEÓRICO.

El origen del género *Homo* es un tópico ampliamente estudiado desde muchas disciplinas diferentes. El reciente descubrimiento de nuevos yacimientos como el *FLK West* y nuevos fósiles de homínidos en el lecho I de La Garganta de Olduvai han proporcionado nueva información clave sobre el contexto cronológico y cultural del desarrollo evolutivo de nuestro género así como nuevas evidencias morfológicas de los primeros

representantes del género *Homo* (Domínguez-Rodrigo et al., 2015; Díez et al., 2015). Sin embargo, cómo nos hicimos humanos es una cuestión que actualmente sigue en discusión.

Durante las últimas décadas, arqueólogos y paleontólogos han desarrollado varias aproximaciones metodológicas para testar el comportamiento de los primeros humanos. Una de las principales disciplinas que se centra en este objetivo es la Tafonomía. Esta disciplina paleontológica intenta discriminar la identidad del agente acumulador de las asociaciones óseas que encontramos en los yacimientos arqueológicos (cuando se trata de yacimientos Cuaternarios), ya sea un agente biótico (humanos, carnívoros, rapaces, etc) o un agente abiótico (muerte natural en masa, flujo de agua, etc). Desde la década de los 70, apoyados en estudios actualistas, se desarrollaron estudios (que hoy en día denominamos “clásicos”) para el análisis de los restos óseos encontrados en los primeros yacimientos arqueológicos. Algunos de ellos son el análisis de los perfiles de representación esquelética, patrones de fractura, perfiles de edad de las presas y marcas registradas en la superficie ósea, como marcas de corte o marcas de diente (Binford 1981; Brain 1981; Bunn 1981, 1982; Bunn y Kroll 1986; Klein 1982; Shipman y Rose 1983, 1984). De esta manera se pretendía atribuir con exactitud el agente de acumulación de las carcasas encontradas en los yacimientos, se crearon hipótesis sobre la estrategia de adquisición de las presas y sobre la competencia interespecífica entre los humanos y otros carnívoros del ecosistema; por tanto, se sentaron las bases del conocimiento del comportamiento de los primeros homínidos. Esto es muy importante en el estudio de la Evolución Humana, ya que varios yacimientos arqueológicos muy relevantes como los que encontramos en La Garganta de Olduvai o Sterkfontein (Sudáfrica) se han interpretado como palimpsestos de la acción conjunta tanto de carnívoros como de humanos (Pickering et al., 2004; Domínguez-Rodrigo et al., 2007a). Además, a pesar del paso de todas estas décadas y del perfeccionamiento y ampliación de las técnicas tafonómicas utilizadas en el estudio de estos yacimientos, su interpretación sigue actualmente en discusión (Blumenschine 1986; Blumenschine 1987; Blumenschine 1988; Blumenschine 1995; Blumenschine y Marean 1993; Blumenschine y Pobiner 2007; Capaldo 1995, 1997; Cavallo y Blumenschine 1989; Domínguez-Rodri-

go 1997a,b, 2002; Domínguez-Rodrigo y Barba 2006, 2007; Domínguez-Rodrigo et al. 2007a; Selvaggio 1994a, 1998).

En los últimos años, el debate sobre el comportamiento de los primeros miembros del género *Homo* se ha centrado principalmente en la interpretación de las frecuencias de marcas de diente, corte y patrones de fractura de los huesos, los perfiles de edad de las presas y la autoctonía/aloctonía de los conjuntos arqueológicos. Este debate ha producido una gran cantidad de trabajos científicos centrados en nuevos experimentos neotafonómicos. Se ha desarrollado experimentación con diferentes tipos de carnívoros (félidos, hiénidos, cánidos) para discriminar la frecuencia de marcas de diente que originan cada uno de ellos, se han realizado observaciones actualistas sobre la orientación de los conjuntos óseos en determinados contextos sedimentarios de transporte o erosión, o se ha explorado los perfiles de edad diferenciales de las presas consumidas por los carnívoros dependiendo del tamaño del ungulado (Bunn y Pickering, 2010; Cobo et al., 2014; Domínguez-Rodrigo et al., 2012). Sin embargo, los estudios neotafonómicos llevados a cabo en los últimos años a veces presentan carencias: tamaño insuficiente de las muestras analizadas, selección de tamaños de presa no análoga con las presas documentadas en los yacimientos, uso de entornos en cautividad para inferir el comportamiento de los carnívoros o sesgos debido a la gran variabilidad del comportamiento de los depredadores dependiendo del entorno ecológico (Gidna et al., 2013; Gidna et al., 2015; Domínguez-Rodrigo 2015). Esto puede producir sesgos en las interpretaciones de los yacimientos debido a la aplicación de marcos referenciales insuficientes o inadecuados. Por ello es necesario seguir construyendo marcos de referencia neotafonómicos para realizar interpretaciones correctas de los paleoecosistemas y así poder atribuir comportamientos sin sesgos tanto a los humanos como a los carnívoros del Pleistoceno.

Como hemos visto anteriormente, hay otros agentes bióticos diferentes a los humanos que pueden producir acumulaciones de huesos y a los que se ha dirigido parte de la investigación neotafonómica durante los últimos años. Por ejemplo, las aves rapaces, córvidos o gaviotas pueden producir depósitos de huesos a través de sus egagrópilas (Andrews 1990; Emslie y Messenger, 1991; Laudet y Selva, 2005) y los pequeños carnívoros, como los zorros, a través de sus

excrementos (Andrews y Evans, 1983; Schmitt y Juell, 1994). Los grandes carnívoros producen acumulaciones de huesos cuando sus presas son transportadas en vez de ser consumidas *in loco* en el lugar donde se produce la caza. El lugar de consumo de la carcasa obedece al nivel trófico, el hábitat (condiciones ecológicas y físicas) y la disponibilidad estacional de recursos (Domínguez-Rodrigo, 1994). Los estudios actualistas sobre mamíferos carnívoros de tamaño grande en ecosistemas africanos ha documentado que las siguientes especies presentan capacidad de transporte de huesos a cubiles: hiena manchada (*Crocuta crocuta* Erxleben, 1777) (Sutcliffe, 1970; Kruuk 1972); hiena rayada (*Hyaena hyaena* Linnaeus, 1758) (Kruuk, 1976; Skinner et al., 1980; Kerbis-Peterhans, 1990); hiena parda (*Hyaena brunnea* Thunberg, 1820) (Skinner, 1976; Mills y Mills, 1977); y leopardo (*Panthera pardus* Linnaeus, 1758) (Brain, 1981; Kerbis-Peterhans, 1990; Ruitter y Berger, 2000).

Durante años se ha pensado que los únicos carnívoros que eran capaces de transportar sus presas en ecosistemas de sabana eran los leopardos y las hienas (e. g., Brain, 1981; Sutcliffe, 1970; Domínguez-Rodrigo, 1994). Los estudios actualistas nos han mostrado que hay diferencias claras entre las características tafonómicas que producen los hiénidos y félidos. Los félidos, por ejemplo, transportan mayor número de carcasas completas, por tanto el esqueleto axial (costillas, vértebras, escápula y coxal) y los huesos compactos (falanges, carpales/tarsales) están mejor representados. Además, las carcasas consumidas por félidos exhiben menor frecuencia de marcas de dientes en la superficie ósea de sus presas con respecto a la cantidad de marcas de diente que infligen las hienas (e.g., Brain, 1981; Selvaggio 1994b, Domínguez-Rodrigo et al., 2007a,b; Parkinson et al., 2015). También se ha argumentado que los perfiles de edad de las presas serían distintos ya que el método de caza es diferente. Las hienas al ser cursoriales producirían perfiles de edad atricionales y los félidos al cazar por emboscada producirían perfiles de edad catastróficos (e.g., Stiner 1990; Bunn y Pickering, 2010). Con respecto a las acumulaciones producidas por hienas, Stiner (1991) y Cruz-Urbe (1991) describieron varios criterios para distinguir las acumulaciones óseas producidas por estos carnívoros. Entre otros apuntaron a la abundancia relativa de cuernos y astas en los cubiles, la baja abundancia de huesos compactos

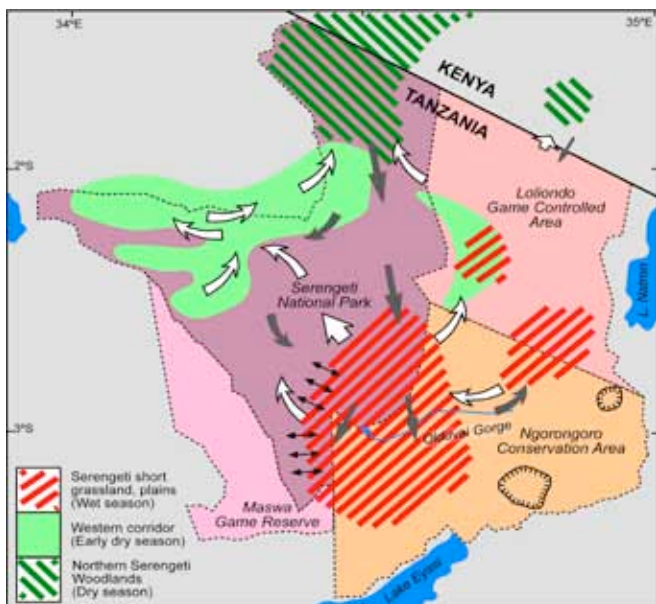
(falanges, carpales/tarsales, sesamoideos) o la diferente representación esquelética de las presas dependiendo de su tamaño. Investigaciones posteriores pusieron de manifiesto que alguno de estos criterios no eran válidos debido a la gran variabilidad de las hienas como agentes tafonómicos (e.g., Lam, 1992; Pickering 2002; Kunh 2011). A pesar de la prolija información creada en torno al comportamiento de los hiénidos la investigación neotafonómica ha continuado para intentar comprender la variabilidad de las señales tafonómicas creadas por las diferentes especies y en los diferentes contextos ecológicos (e.g., Egeland et al., 2008; Faith, 2007; Fourvel et al., 2015; Kunh, 2011; Prendergast y Domínguez-Rodrigo, 2008). Así se pretende crear análogos rigurosos para la correcta comparación con las asociaciones óseas de los yacimientos.

A diferencia de las hienas y los leopardos, los leones (*Panthera leo* Linnaeus, 1758) consumen sus presas *in loco* ya que es el carnívoro gregario más grande de la actualidad y se encuentra en la cima de la cadena trófica (e.g., Domínguez-Ro-



Figura 1. La Garganta de Olduvai (Tanzania). Fotografía: Mari Cruz Ortega.





**Figura 2. Unidades ecológicas del Parque Nacional del Serengeti y el Área de Conservación del Ngorongoro. Modificado de Mduma, 1996.**

drigo, 1994). Debido a que los leones no transportan sistemáticamente sus presas hay, aparentemente, pocas posibilidades de que creen concentraciones óseas. Una de las hipótesis sobre la interpretación de los primeros yacimientos arqueológicos es que las carcasas abandonadas por félidos eran habitualmente transportadas a ciertos lugares por los primeros humanos con propósitos carroñeros, pudiendo esto dar lugar a la formación de yacimientos (Blumenschine 1991, 1995; Blumenschine et al. 1994). Esta sería la hipótesis de “carroñeo pasivo” en la que las carcasas de ungulados de tamaño y grande abandonadas por grandes félidos en bosques de ribera aluvial durante la época seca ofrecerían oportunidades para el carroñeo de los primeros homínidos (Blumenschine, 1986). Las



**Figura 3. De izquierda a derecha: Roberta Sala, Aurora Martín Nájera, Eudald Carboneel, Deborah Barsky y Enrique Baquedano.**

hipótesis alternativas han producido el debate “Caza vs Carroñeo” el cual ha resultado en interpretaciones heterogéneas del comportamiento de los primeros homínidos del Lecho I de La Garganta de Olduvai, muy especialmente en torno al yacimiento *Frida Leakey Korongo Zinjantropus* (FLK Zinj) (ver resumen del debate en Domínguez-Rodrigo et al., 2007a).

Las interpretaciones previas de los primeros yacimientos arqueológicos asumieron que los grandes félidos como los leones no acumulaban huesos de diferentes carcasas en un mismo lugar. Así la presencia de carcasas de ungulados de tamaño medio, las cuales no son normalmente cazadas por los leopardos, no podrían ser atribuidas teóricamente a la acumulación de un félido. Sin embargo, en algunas ocasiones, se ha propuesto a grandes félidos como posibles agentes de acumulación en algunos yacimientos paleoantropológicos (Andrews y Fernández-Jalvo



**Figura 4. Localización de la tercera falla de la Garganta de Olduvai.**

1997; Domínguez-Rodrigo et al., 2007a), pero estas interpretaciones carecían de un análogo moderno. El estudio de la madriguera actual en la presente tesis aporta nuevos datos al debate sobre si los grandes félidos pueden producir acumulaciones y sobre la interpretación de los yacimientos arqueológicos del Lecho I de Olduvai.



**Figura 5. Localización del cubil cerca de un curso de agua seco. En la imagen se observa al equipo durante el proceso de excavación.**

### 1.3. EL YACIMIENTO CARNÍVORO ACTUAL DE OLDUVAI.

La Garganta de Olduvai es un valle en el margen oeste del Valle del Rift en el norte de Tanzania (figura 1). El valle corta la llanura del Serengeti que se extiende sobre unos 110 km al noreste hacia el Lago Victoria (Hay, 1976). Desde que Louis Leakey en 1931 llevara a cabo su primera expedición a esta garganta han sido muchos los arqueólogos que han trabajado en sus depósitos y han hecho hallazgos clave para el conocimiento de la evolución humana y, en especial, sobre el comportamiento de los primeros homínidos (Leakey, 1951; Leakey, 1967; Leakey, 1994; Leakey, 1971; Tobias, 1991; Tobias, 1967). Pero la Garganta de Olduvai no sólo ha sido testigo del trabajo y estudio durante décadas de antropólogos, arqueólogos y geólogos. Su situación dentro de la Reserva de la Biosfera del Ngorongoro al igual



**Figura 6. Hueso del cubil con fractura en fresco.**

que formar parte de la unidad ecológica del Serengeti definida por Watson en 1967, le ha hecho participe del estudio de las bases de la Ecología y Zoología en ecosistemas africanos (figura 2). Trabajos de referencia sobre ecología y etología de mamíferos como el ñu, león, hiena manchada, búfalo, leopardo, lycaones, entre otros vertebrados, así como las relaciones entre todas las especies que forman su ecosistema, han sido realizados en el carismático Parque Nacional del Serengeti (Talbot y Talbot, 1963; Watson, 1967; Schaller, 1972; Kruuk, 1972; Sinclair, 1977a,b; Sinclair y Norton-Griffiths, 1979; Sinclair y Arcese 1995; Sinclair et al. 2008; Sinclair et al., 2015). La Garganta de Olduvai al formar parte de las llanuras de herbáceas cortas de este famoso paisaje natural es testigo, entre otras maravillas de la naturaleza, de la gran migración del ñu cada año durante la época húmeda (de noviembre a mayo).



**Figura 7. Enrique Baquedano señalando la posición del cubil.**

Desde el año 2006, el equipo TOPPP (*The Olduvai Paleoanthropology and Paleoecology Project*) dirigido por Manuel Domínguez-Rodrigo, Audax Mabulla y Enrique Baquedano lidera un proyecto de investigación que lleva a cabo campañas de excavación y prospección en los yacimientos de La Garganta de Olduvai. Durante el final de la época húmeda, en mayo, las herbáceas de la llanura comienzan a secarse y los ñus, junto con otros ungulados, parten hacia el norte perseguidos por grandes carnívoros como hienas o leones (Craft et al., 2015). Es entonces cuando nuestro equipo llega a La Garganta para realizar los trabajos de excavación durante los





Figura 8. Carcasa parcialmente completa de ñu.



Figura 10. Proceso de excavación en el cubil de Olduvai.

meses de junio y julio. En la campaña de excavación de 2012 nos visitaron los colegas y amigos Eudald Carbonell, Robert Sala, Aurora Martín Nájera y Deborah Barsky (figura 3). Enrique Baquedano lideró una visita con nuestros colegas a la tercera falla (figura 4) de la Garganta donde se per-



Figura 11. Carcasa parcialmente completa recupera en 2013.



Figura 9. Macho de *Connochaetes taurinus* en el Crater del Ngorongoro. Fotografía: Mri Cruz Ortega.

cataron de una gran acumulación de huesos en una rampa localizada cerca de un curso de agua seco (figura 5). Dichos huesos presentaban marcas de carnívoro conspicuas y nuestros colegas concluyeron en seguida que dichas carcasas habían sido acumuladas por un carnívoro (figura 6). Al día siguiente todo el equipo se trasladó a dicho enclave (figura 7).

La gran cantidad de restos óseos, la presencia de carcasas casi completas (figura 8) así como que todos los huesos pertenecieran a una única especie, *Connochaetes taurinus* o ñu azul (figura 9), hablaba de la peculiaridad de dicho cubil. Por ello, se decidió realizar la excavación y recolección de dichos restos óseos y se planteó la presente tesis doctoral.

En primer lugar, se prospectaron los alrededores para buscar otras posibles acumulaciones óseas, así como la plataforma localizada inmediatamente encima de la acumulación. Dicha plataforma estaba cubierta de vegetación densa que hacía muy difícil su paso hasta llegar al borde de la misma. Esto indicaba que la acumulación ósea no habría sido producida por una catástrofe. El estudio posterior de las clases de edad corroboraría que no se trataba de una muerte en masa así como la nueva recolección de carcasas frescas en 2013 en la misma localización. Se excavaron y recogieron todos los restos óseos acumulados en la loma así como los dispersos en la periferia. En total se recuperaron 4107 huesos, todos pertenecientes a la especie *C. taurinus*. También topografiamos y tomamos las orientaciones y pendiente de 239 huesos con ayuda de una estación total, brújula y clinómetro, respectivamente (**figura 10**). Los huesos fueron exportados a España con el permiso del Departamento de Antigüedades de Tanzania para realizar el presente estudio.

Durante la campaña de excavación de 2013 el equipo volvió al enclave donde se localizaba la madriguera y descubrimos con entusiasmo que se habían vuelto a acumular nuevas carcasas, concluyendo que el cubil seguía activo. De nuevo, todas ellas pertenecían a la especie *C. taurinus* y algunas carcasas se conservaban bastante completas (**figura 11**). Se volvió a proceder a la recogida de todos los restos óseos (NR=426) y se depositaron en la Estación de Investigación Emiliano Aguirre de La Garganta de Olduvai. El estudio de estos restos se realizó durante esa misma campaña de excavación en el laboratorio de la Estación de Investigación.

Debido a que el cubil seguía activo, el equipo planteó la posibilidad de instalar cámaras de fototrampeo durante la época húmeda cuando la gran migración llega a la garganta. Con ayuda del Museo Arqueológico Regional y el consejo de José Antonio Vallejo se obtuvieron tres cámaras de fototrampeo. Tristemente, durante las sucesivas campañas no se produjo nueva acumulación de presas.

#### 1.4. OBJETIVOS.

Los objetivos de la presente tesis doctoral son:

- Aproximación a las condiciones ecológicas en las que se produjo la acumulación de la madriguera. Para ello se determinará la estación de acumulación de las carcasas y se testará si el hábitat condiciona el comportamiento del depredador. El ecosistema del Serengeti ha cambiado durante los últimos 50 años debido a alteraciones en la demografía de las poblaciones de herbívoros así como cambios en el clima. El uso de análogos en Tafonomía está condicionado por la correcta aplicación de los referentes actuales. Uno de los objetivos de la tesis es construir un análogo tafonómico actual preciso para conocer en qué contextos podrá ser válida su utilización.
- Determinación del agente acumulador de las carcasas. Se intentará conocer qué tipo de carnívoro produjo la acumulación, si fue un félido o un hiénido y, si es posible, la especie en particular.
- Revisar la interpretación de los yacimientos no-antrópicos del Lecho I de la Garganta de Olduvai a la luz de los resultados obtenidos sobre las cuestiones planteadas en los anteriores objetivos de la presente tesis con el uso de datos de la representación esquelética.





## CAPÍTULO 2. MÉTODOS

El protocolo seguido en la gestión de la colección de los restos óseos es el mismo tanto en el material exportado a España (los recogidos en la campaña de 2012) como aquellos estudiados en La Estación de Investigación Emiliano Aguirre (los de la campaña 2013). En primer lugar se lavaron con agua para eliminar cualquier resto de suciedad con ayuda de un pincel y a continuación se siglaron. El análisis tafonómico completo se realizó con ayuda de una lupa de mano con 15 aumentos y una lámpara de luz de 60 W. A continuación se explican los métodos utilizados para el análisis de todas las variables estudiadas. Nos centraremos en profundidad en las variables en las que se han propuesto nuevas técnicas que mejoran la interpretación de las muestras, como es el caso de la representación esquelética o el análisis de las clases de edad de las presas.

### 2.1. REPRESENTACIÓN ESQUELÉTICA Y DENSIDAD ÓSEA.

La cuantificación de la representación ósea sirve para determinar el número de individuos y elementos óseos presentes en la muestra. Cada espécimen se identificó de acuerdo al elemento, porción ósea (en el caso de las extremidades son epífisis proximal o distal o diáfisis) y sección del hueso (en el caso de las extremidades son epífisis proximal/distal, diáfisis cercana a la epífisis o diáfisis) y se calculó el número total de especímenes (NISP). El número mínimo de elementos (NME) se calculó siguiendo el método desarrollado por Yravedra y Domínguez-Rodrigo (2009). Este método estima el NME teniendo en cuenta las características anatómicas específicas de cada hueso, la localización de los fragmentos de las diáfisis en el hueso completo, así como el tamaño del individuo y la edad relativa que se refleja en la textura ósea y tamaño del cuerpo. El número mínimo de individuos (NMI) se calculó contando elementos del mismo lado y considerando su edad relativa. De estos cálculos se derivaron varios índices como el grado de fragmentación (NISP por NME) o el número mínimo de unidades animales (MAU) (Binford, 1981). Para estandarizar este último valor se transformó a porcentaje

de MAU: los valores de MAU de cada elemento óseo se dividió por el valor mayor de MAU de la muestra que tomó el valor 100. Los resultados de porcentaje de MAU se correlacionaron con la densidad ósea del esqueleto del ñu que fue escaneado por Lam et al. (1999). La densidad ósea de cada elemento óseo del esqueleto se calculó haciendo la media de cada zona escaneada por Lam et al. (1999): si el húmero tenía 3 valores diferentes ya que se escanearon las dos epífisis y la diáfisis por separado, se hizo una media entre estos 3 valores. Con este análisis se pretende determinar si hay factores dependientes de la densidad ósea que están sesgando la representación esquelética de la madriguera. Para ello se correlacionaron los resultados de porcentaje de MAU de cada elemento óseo de la madriguera con la densidad ósea de dicho elemento en el esqueleto del ñu.

El análisis de la representación esquelética ha sido usado tanto en el segundo artículo para aproximarnos al tipo de agente acumulador de la madriguera (félido o hiénido) como en el tercer artículo para conocer el agente acumulador en los yacimientos no-antrópicos del Lecho I de Olduvai. Esto es así porque la representación esquelética que producen los félidos y hiénidos en sus cubiles es diferente. Para aproximarnos al tipo de agente acumulador de la madriguera la representación esquelética de nuestra muestra se comparó con 3 cubiles actuales de hiena manchada (Syokimau, Egeland et al., 2008; Amboseli, Kerbis-Peterhans, 1990; Masai Mara, Pokines y Kerbis-Peterhans, 2007) y 3 cubiles de leopardo actuales (Hakos River y Portsmut, Brain, 1980; John Nature Reserve den, Ruitter y Berger, 2000) (**Tabla 1**).

Las presas seleccionadas para el análisis provenientes de estos cubiles de carnívoro son del tamaño 3 (*sensu* Bunn, 1982) que es el tamaño al que corresponde la única presa de la madriguera. En el caso del cubil de la Reserva Natural John se tomaron las presas de tamaño 2 ya que no se registraron presas del tamaño 3 en este cubil de leopardo. Para ello se realizaron 3 análisis estadísticos diferentes: análisis cluster, análisis de componentes principales (PCA) y árbol aleatorio (RF). Todos los análisis estadísticos realizados en la presente tesis se programaron y llevaron a cabo en R ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)).

Como se ha apuntado anteriormente, en el tercer artículo se analizó únicamente la representación esquelética de los yacimientos no-an-

Nombre	Agente acumulador	Localización	Características tafonómicas principales	Referencia
Syokimau	Hiena manchada	Nairobi (Kenia)	Perfil esquelético dominado por elementos craneales y huesos largos. Alrededor del 30% de los huesos presentan marcas de diente. Epífisis poco representadas	Egeland et al. (2008)
Masai Mara	Hiena manchada	Reserva Nacional de Masai Mara (Kenia)	Perfil esquelético dominado por elementos craneales y huesos largos. Alta frecuencia de cilindros y fracturación. Alrededor del 30% de los huesos identificables presentan marcas de diente.	Pokines y Kerbis-Peterhans (2007)
Amboseli	Hiena manchada	Reserva de Amboseli (Kenia)	Perfil esquelético dominado por elementos craneales y huesos largos. Alta frecuencia de cilindros y fracturación (excluyendo metápodos). Coprolitos.	Kerbis-Peterhans (1990)
WU/BA-001	Leopardo	Reserva Natural John (Sudáfrica)	Restos completos de 8 antílopes de tamaño mediano-grande. Esqueleto axial abundante. Baja intensidad de fracturación ósea y marcas de diente.	Ruiter y Berger (2000)
Portsmut	Leopardo	<i>Hakos Mountains</i> (Sudáfrica)	Observación directa del uso de la cueva como cubil de cría. Esqueleto axial y huesos compactos bien representados.	Brain (1981)
Hakos River	Leopardo	<i>Hakos Mountains</i> (Sudáfrica)	Observación directa del uso de la cueva como cubil de cría. Esqueleto axial y huesos compactos bien representados.	Brain (1981)

**Tabla 1. Muestras actualistas de cubiles de leopardo y hiena manchada usadas en el estudio de la representación esquelética**

trópicos del lecho I de la Garganta de Olduvai. Los estudios tafonómicos realizados con anterioridad sobre estos conjuntos identificaron un único yacimiento antrópico, el FLK Zinj. El resto de los yacimientos (DK, FLKN, FLKNN) fueron interpretados como productos de la acción de un carnívoro o palimpsestos donde la acción humana fue leve (Domínguez-Rodrigo et al., 2007a). Estos estudios anteriores no se apoyaron en el análisis de la representación esquelética debido a que las interpretaciones de las asociaciones óseas de los yacimientos realizadas a través de esta variable había sido sujeto de mucha controversia. Durante la década de los 80 los investigadores concluyeron que el uso de los perfiles esqueléticos estaban sujetos a equifinalidad: asociaciones dominadas por elementos craneales y apendiculares podrían ser el resultado tanto del transporte selectivo de humanos que han accedido primariamente a la carcasa como a la explotación del cerebro y la médula a través del carroñeo pasivo de presas abandonadas por félidos (Bunn y Kroll, 1986, 1988; Blumenschine, 1995; Capaldo, 1995; Pante et al., 2012). Por lo tanto, esta variable, aunque se analizó en las asociaciones óseas de los yacimientos de Olduvai, sólo se utilizó de manera secundaria para apoyar las hipótesis sobre el agente acumulador que surgen del análisis de otras variables como las marcas de la superficie ósea.

Sin embargo, la aplicación de nuevos métodos estadísticos como el análisis de aprendizaje automático (o máquina de aprendizaje) puede resucitar el uso de esta variable en los estudios tafonómicos. En principio nuestro objetivo era comparar la representación esquelética de todos los niveles arqueológicos del Lecho I de La Garganta de Olduvai con análogos actuales tanto de humanos como de carnívoros (félidos y hiénidos por separado). El tamaño de presa más documentado en los yacimientos del Lecho I es la talla 3. Por ello, nos centramos exclusivamente en dicho tamaño. Los análogos de carnívoro actuales usados para el tercer artículo son los encontrados en la tabla 1 (también usados para el segundo artículo) junto con los resultados obtenidos de la madriguera de Olduvai. Por lo que hay dos muestras análogas actuales de carnívoros, una para félidos y otra para hiénidos. La analogía utilizada para los humanos fueron áreas de matanzas y campamentos de cazadores-recolectores modernos del Kalahari (Bartram, 1993). Sin embargo, cuando realizamos análisis exploratorios como PCA con todas las muestras actualistas (es decir, félidos, hiénidos y humanos) los datos de los cazadores-recolectores no se podían distinguir de la de los félidos actuales, probablemente porque ambos agentes transportan carcasas bastante completas (figura 12). Esto creaba un problema, porque si incluíamos la muestra actual de huma-



tantes para la correcta clasificación del conjunto de clasificación. Esta técnica produce cientos de árboles que son repetidamente encajados en los conjuntos de datos creados por bootstrapping.

- Red Neuronal (NN): este algoritmo de aprendizaje automático se denomina como procesos de caja negra por su opacidad. El algoritmo opera creando nodos que jerárquicamente forma una red de información sintetizada. Funciona igual que una red neuronal del cerebro humano. Los nodos transmiten la señal de entrada a través de redes de alimentación hacia adelante, que terminan en un nodo de salida. El entrenamiento de la red neuronal se realiza mediante el ajuste de pesos a través de sucesivas capas de nodos. Una vez que el modelo está entrenado, su precisión se mide en un conjunto de datos de prueba.

- Máquinas de vectores de soporte (SVM): una máquina de vectores de soporte es un límite matemático y espacial entre los puntos de datos en un espacio multidimensional. Esto crea un hiperplano que da una distribución homogénea de los datos a ambos lados. La máquina de vectores de soporte proporciona un método muy potente para clasificaciones no-lineares. Como los anteriores métodos el algoritmo es entrenado con un conjunto de ensayo y su precisión se testa con el conjunto de clasificación.

Las interpretaciones de los niveles arqueológicos del Lecho I se hicieron usando todos los algoritmos descritos anteriormente. La confianza en la interpretación de los métodos se define como:

- Moderada, cuando se obtuvo como resultado la coincidencia del 60% de los algoritmos (3 de 5) sin tener en cuenta la precisión.

- Alta, cuando los algoritmos con una precisión del 100% clasificaron los niveles arqueológicos de manera similar.

- Extremadamente alta, cuando todos los algoritmos producen la misma clasificación.

## 2.2. PATRONES DE ORIENTACIÓN.

Los patrones de orientación de los huesos es una de las variables que muestra el grado de sesgo post-deposicional de las asociaciones óseas. La representación esquelética puede estar sesgada por procesos físicos como el flujo de agua ocurrido durante el proceso bioestratigráfico de la formación del yacimiento. La asociación ósea de la madriguera en la campaña de 2012 estaba distribuida a lo largo de la cuesta, por lo que la asociación podría haber sufrido procesos gravitacionales que sesgaran la representación esquelética. Durante el proceso de excavación en 2012 se tomaron 239 orientaciones de huesos de la madriguera siguiendo los criterios recogidos en Domínguez-Rodrigo y García-Pérez (2013). Posteriormente se llevaron a cabo 3 análisis estadísticos para analizar la isotropía de la muestra y testar el grado de sesgo post-deposicional: tests de Rayleigh, Kuiper y Watson.

## 2.3. PATRONES DE FRACTURA.

El patrón de fractura es otra característica de los conjuntos óseos que se estudia para intentar determinar el agente que ha actuado en la modificación ósea. En primer lugar hay que analizar si las fracturas se han producido cuando el hueso estaba fresco o, por el contrario, seco. Para ello, se siguió las recomendaciones de Villa y Mahieu (1991) que tiene en cuenta el contorno y borde de la fractura, si estos son lisos o irregulares y la orientación de la fractura con respecto al eje principal del hueso largo (transversal, longitudinal u oblicua). Por otro lado se midió el ángulo formado por la superficie de fractura y la superficie de la cortical ósea en las fracturas oblicuas frescas con ayuda de un goniómetro. Los carnívoros fracturan los huesos por carga estática y los humanos por carga dinámica, así que producen ángulos diferentes en el proceso de fracturación (Pickering et al., 2005; Alcántara et al., 2006). Los resultados obtenidos en la madriguera se compararon con los experimentos que reprodujeron percusión dinámica (simulando fracturación antrópica) así como la fracturación realizada por carga estática que es típica de carnívoros (Alcántara et al., 2006).

El grado de fracturación ósea también puede ser abordado con el estudio de la circunferencia de las diáfisis de los huesos largos. Bunn (1981) creó un sistema para registrar esta caracterís-



tica en las asociaciones óseas: el tipo I conserva menos del 50% de la circunferencia, el tipo II conserva más del 50% pero menos del 100% y el tipo III conserva la circunferencia completa. Estos resultados se compararon con los porcentajes de circunferencia registrados en el cubil de hiena manchada de Syokimau en presas de tamaño 3 (Egeland et al., 2008).

Otra aproximación a la fracturación ósea es el análisis de las muescas encontradas en los paños de fractura. Siguiendo la metodología de Capaldo y Blumenschine (1994) se asignaron a los siguientes tipos: individual (tipo A), incompleta (tipo B), solapada (tipo C) y opuesta (tipo D). No hay muchos datos disponibles sobre la frecuencia y tipo de muescas que realizan los diferentes carnívoros en sus cubiles. En este caso los resultados de la madriguera de Olduvai sólo se pudieron comparar con la frecuencia registrada en un cubil de hiena manchada, el de Masai Mara (Domínguez-Rodrigo et al., 2007a).

Para terminar, también se calculó la frecuencia de los huesos largos completos de la muestra y se comparó con los patrones de los cubiles de hiena manchada de Amboseli y Masai Mara (datos de Kerbis-Peterhans, 1990) para el tamaño de presa 3 a través de un análisis de PCA. Sólo se usaron análogos actuales de hiena manchada tanto para la frecuencia de huesos completos como para el porcentaje de circunferencia y la frecuencia de muescas ya que no hay datos sobre estas variables en las acumulaciones producidas por félidos.

## 2.4. MODIFICACIONES DE LA SUPERFICIE ÓSEA.

### 2.4.1. MARCAS DE DIENTE.

Siguiendo los criterios resumidos en Blumenschine et al. (1996) se contabilizaron todas las marcas de diente tanto conspicuas como inconspicuas. Las marcas de diente se clasificaron entre *pits* (hundimientos ovales o circulares de la superficie cortical del hueso) y *scores* (surcos lineales y acanalados resultado del arrastre de la cúspide de los dientes) y se registró en qué zona del elemento se encontraban: epífisis, diáfisis o metadiáfisis (Binford, 1981). Esto último es muy importante porque los estudios actualistas centrados en discernir el orden de acceso de los carnívoros en las asociaciones óseas se han desarrollado sobre frecuencia de marcas de diente en las diferentes secciones de los huesos

largos (Blumenschine, 1988). Esto es debido a que dichos análisis se gestaron en el debate de la caza vs carroñeo que discutía las frecuencias de marcas en los huesos largos del yacimiento FLK Zinj de La Garganta de Olduvai puesto que eran los elementos mejor representados en la asociación ósea. Por ello mucho de los estudios actualistas desarrollados tanto para la reproducción del comportamiento humano como del de los carnívoros se centran exclusivamente en el esqueleto apendicular de las presas, considerando en menor medida las modificaciones ocurridas en el esqueleto axial. En el estudio de la madriguera de Olduvai también se ha tenido en cuenta las modificaciones del esqueleto axial ya que hay algunos autores que han concluido que hay diferencias entre la modificación que producen los félidos y los hiénidos por ejemplo en las vértebras (Domínguez-Rodrigo, 1999; Parkinson et al., 2015).

Varios trabajos actualistas han sugerido que se puede determinar el tamaño del carnívoro que inflige la marca de diente a través de las medidas de estas marcas (Andrews y Fernández-Jalvo, 1997; Selvaggio y Wilder, 2001; Domínguez-Rodrigo y Piqueras, 2003; Andrés et al., 2012). Aunque no es posible determinar el taxón que ha actuado sí se podría aproximar al tamaño del carnívoro que ha modificado los huesos. Para ello se tomó la longitud y anchura de los pits siguiendo las recomendaciones de Andrés et al. (2012) con ayuda de un calibre digital. Estos resultados fueron comparados con lo obtenido en muestras actuales de león y hiena (datos de Andrés et al., 2012) y de leopardo y guepardo (datos de Selvaggio 1994a).

### 2.4.2. PATRONES DE FURROWING.

Los carnívoros también muestran un consumo de los huesos largos redundante que deja un patrón regular en las epífisis llamado *furrowing* (Binford, 1981). Estos patrones han sido registrados tanto en la modificación ósea que producen los félidos como en la que producen los hiénidos. Los patrones registrados en la madriguera de Olduvai se compararon con los encontrados tras el consumo de la hiena manchada (Domínguez-Rodrigo et al., 2012) y león (Domínguez-Rodrigo 1999 y datos no publicados de Gidna) para presas de tamaño 3 a través de un análisis de componentes principales (PCA).

### 2.4.3. TAFOTIPOS.

A pesar de la gran cantidad de estudios actualistas que se han realizado a lo largo de las últimas décadas no se ha conseguido encontrar un criterio único e inequívoco para clasificar las acumulaciones que producen los diferentes tipos de carnívoros. Como estamos viendo, se han de utilizar diferentes variables porque, por un lado, no hay realmente muchos estudios actualistas que categoricen los datos de la misma manera y sirvan de manera útil para hacer comparaciones y, por otro, el comportamiento de los carnívoros es variable dependiendo de las condiciones ecológicas y algunos de los cubiles actualistas han sido estudiados en entornos antropizados (Fosse et al., 2013).

Sin embargo, recientemente, Domínguez-Rodrigo et al. (2015) han desarrollado una herramienta que permite a través de un único análisis con la aplicación de estadística multivariante poder conocer qué carnívoro ha producido la modificación ósea en las asociaciones puramente paleontológicas (donde no haya ocurrido acción antrópica) como en yacimientos arqueológicos donde encontremos un palimpsesto de acción de humanos y carnívoros. Estos autores definen tafotipo como el daño óseo documentado por cuadrante del hueso largo (figura 13). Los tafotipos documentados tras el consumo de hiena y león son claramente diferentes cuando se aplica a la muestra un análisis de correspondencias (CA). En el estudio de la madriguera de Olduvai se han registrado los tafotipos y posteriormente se ha comparado con los encontrados en hiena y león a través de un análisis de correspondencias.

### 2.5. ECOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO.

Uno de los problemas de los estudios actualistas realizados con carnívoros durante las últimas décadas es que, en general, no se tiene en cuenta el contexto ecológico en el que se produce el comportamiento. La ecología comportamental de los carnívoros difiere enormemente dependiendo del hábitat, dinámica poblacional y composición específica del ecosistema. Por ejemplo, aunque es sabido que los leones pueden alimentarse de una amplia variedad de presas, sobre todo se alimenta de ungulados de tamaño medio (Pienaar, 1969; Schaller, 1972). Sin embargo, en el ecosistema del Kalahari la presa cazada con mayor frecuencia por el león es el puercoespín

(Eloff, 1984). Este es un comportamiento que los leones no reproducen con frecuencia en los ecosistemas así que no se debería tomar como un referente general en el que basar nuestras analogías. En ciertas ocasiones (quizá debido a la dificultad de acceder a ecosistemas de reservas naturales donde no hay perturbación humana) se han estudiado acumulaciones de carnívoros producidas en condiciones ecológicas no análogas a las habituales y posteriormente se han usado como referentes actualistas para comparar con los yacimientos. Si no se ha tenido en cuenta el contexto ecológico en el que los carnívoros desarrollan su comportamiento quizá sesguemos las interpretaciones de los yacimientos por un uso incorrecto de las analogías. Podemos encontrar diferencias en los resultados de algunas variables y que simplemente se deba a diferencias ecológicas entre las dos asociaciones óseas comparadas.

El uso correcto de las analogías empieza por un estudio a fondo de las condiciones ecológicas de los cubiles actuales. Por ello, un objetivo esencial de la presente tesis es conocer el contexto ecológico en el que se ha producido la acumulación. De esta manera se persigue conseguir herramientas que nos indiquen en qué contextos nuestro cubil se podría usar como un análogo preciso y además también aproximarnos al agente de acumulación gracias a todos los trabajos ecológicos desarrollados en el ecosistema del Serengeti.

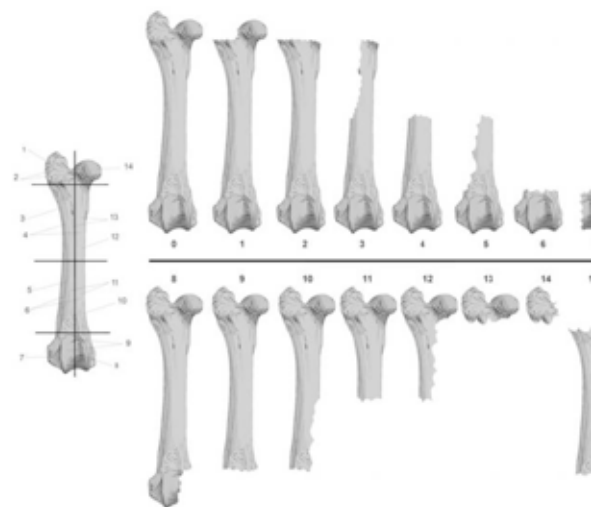


Figura 13. Categorías de los diferentes tafotipos (Domínguez-Rodrigo et al., 2015)

### 2.5.1. ESTACIONALIDAD.

La gran migración llega a partir de noviembre a la unidad ecológica de herbáceas cortas del Serengeti, donde se incluye la Garganta de Olduvai. La época húmeda inicial se alarga desde noviembre a finales de enero, cuando comienza la época húmeda más fuerte y se produce el parto sincronizado de miles de hembras de ñu (Watson, 1967; Mduma, 1996). Uno de los objetivos de esta tesis es concretar si hay un periodo determinado de la época húmeda donde ocurre la acumulación y si esto condiciona alguna de las variables estudiadas. Tradicionalmente el análisis de estacionalidad sobre conjuntos óseos se ha desarrollado sobre dientes: o bien a través del estudio de los incrementos del cemento dental (Lieberman, 1994) o de técnicas de microdesgaste (Rivals et al., 2009; Rivals y Deniaux, 2005). En otras ocasiones este tipo de estudios se han apoyado en el análisis de isótopos (Hufthammer et al., 2010). En nuestro caso, el análisis de estacionalidad de la madriguera se pretendía realizar a través del estudio de huesos largos de ñu. El estudio histológico de los huesos permite reconstruir la life history de las especies y por tanto explorar otras características como la edad de maduración o la tasa de crecimiento de los individuos (Stearns, 1992). Para ello se realizaron cortes histológicos de húmeros, fémures y metápodos tanto de individuos adultos como de individuos inmaduros siguiendo los criterios descritos en Martínez-Maza et al. (2014). De esta manera se pretendía profundizar en el uso de huesos largos como herramientas para conocer la estacionalidad ya que en ciertas ocasiones el conjunto de dientes de los yacimientos es limitado. Además, el análisis de huesos largos nos permitiría conocer características de la especie con las que poder conocer mejor el contexto ecológico (Jordana, 2014). Tristemente la acción de las bacterias sobre los huesos largos de la madriguera destruyó la estructura ósea interna y ninguno de los restos analizados sirvió para aproximarnos a la estacionalidad de la acumulación ni a características de la life history.

Por ello se decidió hacer un análisis de estacionalidad exploratorio sobre 6 dientes de la muestra con la ayuda de la Dra Martínez-Maza. A través del análisis de la histología dental se aproximó a la edad y estación de muerte (Klevezal, 1996). Este análisis se llevó a cabo en 6 primeros molares de diferente edad (5 adultos y

1 juvenil) elegidos al azar. Para obtener las secciones histológicas se siguieron protocolos estandarizados. Primero, cada diente se embebó en un resina epoxy EpoFix y posteriormente este bloque se cortó longitudinalmente en el plano buco-lingual con una sierra de diamante. La superficie de corte se pulió y con posterioridad se cortaron secciones de 200  $\mu\text{m}$  de espesor. Finalmente cada corte histológico se pulió hasta un grosor final de 100  $\mu\text{m}$  de espesor. Estos cortes se examinaron usando un microscopio de luz polarizada Olympus BX61.

### 2.5.2. CLASES DE EDAD Y SEXO.

La selección de presas diferencial sobre las clases de edad y sexo es un aspecto de la ecología de los depredadores que ha sido muy estudiado desde el inicio de los estudios ecológicos desarrollados en la década de los 60 en el Serengeti (Schaller, 1972; Kruuk, 1972). Sin embargo, en algunas ocasiones este tipo de datos son complicados de obtener porque los ecosistemas son dinámicos y hacen muy difícil extrapolar de un área a otra e incluso desde un periodo de tiempo a otro en un mismo ecosistema (Mills y Shenk, 1992).

En el ecosistema del Serengeti se han estudiado las clases de edad y sexo de ñu cazadas por los diferentes depredadores (Schaller, 1972; Kruuk, 1972; Sinclair y Arcese, 1995b; Mduma, 1996). Tradicionalmente, se ha argumentado que los depredadores cursoriales como las hienas presentan perfiles de edad atricionales, mientras que los depredadores por emboscada como los leones muestran perfiles de edad catastróficos (Schaller, 1972; Stiner, 1990). Con respecto a la selección del sexo de la presa siempre se ha considerado que los machos sufrían mayor depredación diferencial, por su comportamiento territorial (Estes, 1991; Kingdom, 1982). Diferentes hipótesis como el “coste reproductivo post-celo” (Sinclair, 1977b), la “hipótesis del macho satélite” (Sinclair y Arcese, 1995b) o la “hipótesis del toro solitario” intentan explicar el hecho de que los machos sean más vulnerables a la depredación (Mduma, 1996). Tanto los hiénidos como los félidos han mostrado un sesgo positivo en la selección de machos. Los leones probablemente porque los machos son a menudo solitarios y las hienas quizá porque hay proporcionalmente más machos enfermos en la población de ñu (Schaller, 1972; Kruuk, 1972).

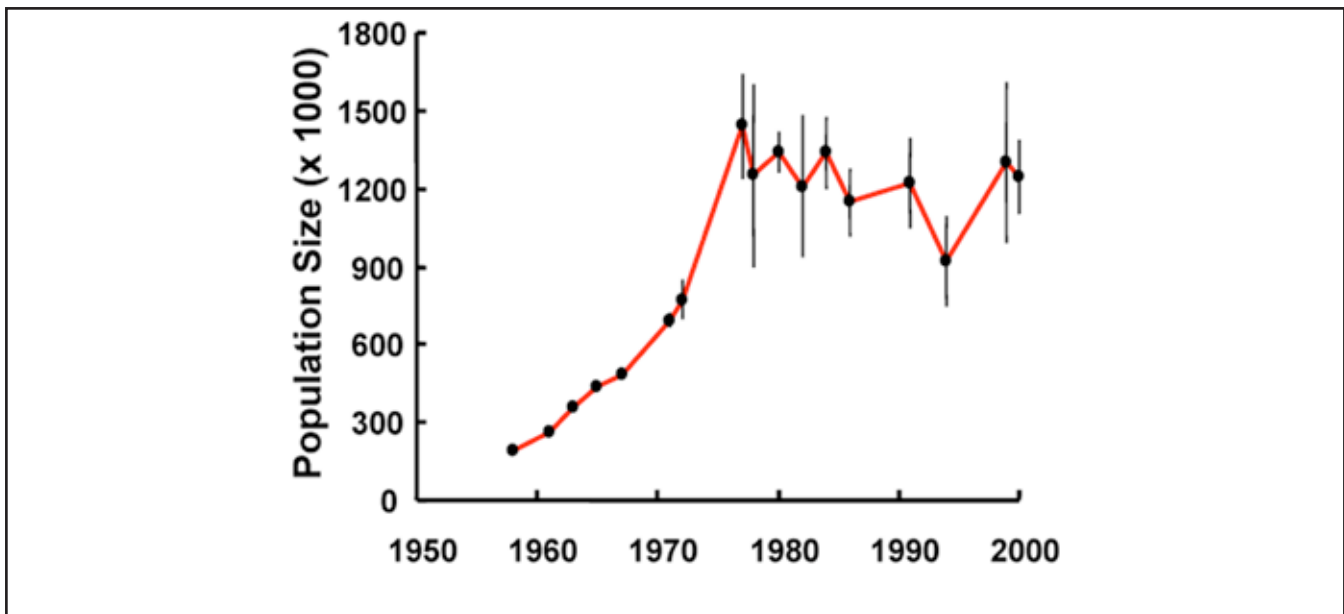


Figura 14. Cambios demográficos en la subpoblación migratoria del ñu. Modificada de Mduma, 1996.

Partiendo de estas hipótesis ecológicas se estudiaron las clases de edad y sexo de la madriguera para compararlas con las clases de edad y sexo que cazan los leones y las hienas en el Serengeti, ya que son los principales depredadores de esta especie en dicho ecosistema (Sinclair y Arcese, 1995b). La edad relativa y sexo del ñu es bastante fácil de determinar en animales vivos. La forma y tamaño del cuerno, el tamaño corporal y el comportamiento territorial se usan para discriminar la edad y el sexo en los estudios de campo (Talbot y Talbot, 1963; Watson, 1967). La identificación de la edad y sexo de una carcasa de ñu es posible si el esqueleto conserva la dentición y los cuernos. En nuestro estudio nos hemos basado en criterios de erupción dental y desgaste (Talbot y Talbot, 1963; Attwell, 1980) como describen Sinclair y Arcese (1995b) para crear cinco clases de edad: individuos de un año [yearling] (1-2 años), adultos jóvenes (2-4 años), adultos maduros (5-8 años), viejos (9-12 años) y muy viejos (mayores de 12 años). Normalmente los métodos para clasificar edades que se usan en el estudio de yacimientos arqueológicos determinan únicamente tres clases de edad (juvenil, adulto y viejo) (Stiner, 1990). Es más preciso usar cinco clases de edad como las que describieron Sinclair y Arcese (1995b) ya que separan los estadios cruciales de la historia vital del ñu, desde los individuos de un año hasta cuatro estados desde los juveniles a adultos. De esta manera pretendemos diferenciar con más exactitud la dieta de los leones y las hienas y establecer criterios para detectar cambios en la dinámica

de la población del ñu a través de las clases de edad cazadas por los carnívoros. La población migratoria del ñu del Serengeti ha sido monitorizada durante 40 años (1958-1998) (figura 14). La población incrementó de 0.23 millones hasta casi 1.4 millones desde 1963 a 1977 (fase de incremento) debido a la erradicación de la peste bovina. Se estabilizó de 1977-1993 (fase estable) y declinó durante la sequía de 1993-1994 (Mduma, 1996). Las clases de edad registradas en la madriguera han sido comparadas con las matanzas realizadas por leones y hienas en las dos fases diferentes de la dinámica de la población: con la fase de incremento-estabilización (se compara con datos de Sinclair y Arcese, 1995b) y con la fase de descenso (se compara con datos de Mduma, 1996). Hasta ahora no se había testado si los cambios de reclutamiento y, por tanto, de estructura de edad en la población del ñu implicaría cambios en la selección de clases de edad de los carnívoros. Por ello, se compararon las muestras de las diferentes fases entre sí, además de compararla con la muestra de la madriguera. De esta manera se podría detectar si los cambios en el reclutamiento de la población del ñu del Serengeti pueden afectar a la decisión de las clases de edad cazadas por los depredadores. Además, las cinco clases de edad podrían diferenciar más fácilmente entre la dieta de las hienas y leones concretando más allá de los clásicos perfiles atricionales o catastróficos.

Las muestras de los perfiles de edad de las matanzas realizadas por león y hiena son muy heterogéneas. Para homogeneizarlas se re-



muestrearon 1000 veces (también la muestra de la madriguera) y luego se analizaron con estadística multivariante. La aproximación metodológica creada para analizar las cinco clases de edad se basó en análisis de componentes principales (PCA) y en análisis canónico discriminante (CVA).

La forma del cuerno y su desarrollo son criterios muy precisos para determinar el sexo en el ñu (Watson, 1967). Desafortunadamente, las carcasas no siempre conservan los cuernos. El dimorfismo sexual también se refleja en el tamaño corporal y, por tanto, en el tamaño de los huesos (Wilson y Grigson, 1985). El metápodo es el hueso adulto completo mejor representado en la asociación ósea de la madriguera. Usando criterios de von Driesch (1972) se tomaron 6 medidas (Tabla 2) de ese elemento óseo para determinar el sexo de los individuos. Para no producir sesgos no se tomaron medidas en huesos con alto grado de meteorización. Los estudios que han testado métodos estadísticos para la determinación del sexo a través de medidas en elementos óseos se han basado en análisis de componentes principales (PCA) (Arceredillo et al., 2011). La determinación del sexo de las 6 carcasas recogidas en 2013 se realizó en base a la morfología del cuerno, ya que este conjunto conservaba los cráneos. Para determinar la sex ratio de la muestra recogida en 2012 se realizó un PCA con las medidas recogidas en los metápodos.

Variable	Descripción
Bd	Anchura máxima de la epífisis distal
SD	Anchura mínima de la diáfisis
Bp	Anchura máxima latero-medial de la epífisis proximal
DD	Profundidad menor de la diáfisis
GL	Longitud mayor
Anchura 2	Anchura máxima cráneo-caudal de la epífisis proximal

**Tabla 2. Medidas tomadas en los metápodos para la determinación del sexo.**

### 2.5.3. Tasa de acumulación.

Una de las características del comportamiento de los depredadores que se ha estudiado en los cubiles es el número de especímenes óseos transportados por los carnívoros. Sin embargo, actualmente no hay muchos datos de la tasa de acumulación en relación a los patrones de ocupación de los cubiles. Las hienas manchadas parece que tienden a acumular de manera más lenta que las otras especies de hiena. Quizá esto es debido a su comportamiento gregario y la alta competencia interespecífica por el alimento (Lansing et al., 2009). La hiena manchada es la única especie de hiena presente en el ecosistema del Serengeti (Kruuk, 1972). Las estimaciones de la tasa de acumulación de esta especie nos muestran que recolectan de 1,3 a 9 especímenes al mes (Skinner et al., 1986; Holekamp y Smale, 1990; Pokines y Kerbis-Peterhans, 2007; Lansing et al., 2009). Sin embargo, para félidos como el leopardo no hay ninguna estimación de la tasa de acumulación, por lo que no podremos comparar el resultado de la madriguera con félidos. La gran migración llega a las llanuras del Serengeti sobre noviembre o diciembre. En mayo o junio las llanuras comienzan a secarse y las poblaciones de herbívoros vuelven hacia el corredor del oeste del Serengeti (Watson, 1967). Para calcular la tasa de acumulación de la madriguera de Olduvai se utilizará un periodo de tiempo de 8 meses, que es el periodo máximo que la población de ñu está en la unidad ecológica de las herbáceas cortas, debido a que el análisis de la estacionalidad es exploratorio.

### 2.5.4. ÍNDICE DE JACOBS.

Los mamíferos carnívoros mayores de 20 kg de peso normalmente cazan presas de igual o mayor tamaño que el suyo propio (Carbone et al., 1999). Las especies de carnívoros presentes en el ecosistema del Serengeti son: el león, el leopardo, el guepardo, la hiena manchada y el licaón, y todos exceden los 20 kg de peso (Schaller, 1972). En principio, estas especies serían los posibles agentes acumuladores de la madriguera del Olduvai.

La vulnerabilidad de las presas a un cierto depredador depende de factores como su abundancia, su tamaño, la distribución espacial y temporal y las tácticas de defensa anti-depredador (Sunquist y Sunquist, 1997). Por otro lado,

hay factores que favorecen el éxito de la caza de los depredadores como el tamaño del grupo, el momento del día o por ejemplo, en el caso de los leones, la cobertura vegetal (Schaller, 1972; van Orsdol, 1984). Las estrategias de depredación de los diferentes carnívoros se han forjado por selección natural para maximizar la ingesta de nutrientes pero también se han perfilado a través de una amplia gama de restricciones ecológicas como la densidad y hábitat de las presas la cual es diferente a través de su distribución geográfica (Sunquist y Sunquist, 1997). Para estandarizar las preferencias de los depredadores por las diferentes presas de los ecosistemas se han desarrollado estudios que utilizan el índice de Jacobs (Hayward y Kerley, 2005; Hayward et al., 2006a,b,c; Hayward 2006). Para ello se han correlacionado las presas cazadas por los depredadores en los diferentes ecosistemas africanos con la densidad que estas presas tienen en dichos ecosistemas. Si las especies son cazadas con mayor frecuencia de lo que ocurre en la población esa presa se consideraría preferida por el depredador. Si por el contrario se caza con menor frecuencia se considera que esa presa se evita (Hayward, 2006). Esta simplificación evidentemente no sólo tiene en cuenta la preferencia del depredador por la presa, también otros factores como la facilidad con la que cierta presa es cazada a través del método de forrajeo utilizado por el depredador, el uso del hábitat tanto del depredador como de la presa o la masa corporal. A través del análisis de este índice discutiremos los depredadores que prefieren y los que evitan cazar el ñu.





## **CAPÍTULO 3. RESULTADOS**

### **3.1. ARTÍCULO 1:**

**DIFFERENTIAL PREDATION BY AGE AND SEX CLASSES IN BLUE WILDEBEEST IN SERENGETI: STUDY OF A MODERN CARNIVORE DEN IN OLDUVAI GORGE (TANZANIA). PUBLICADO EN LA REVISTA PLOS ONE.**



RESEARCH ARTICLE

# Differential Predation by Age and Sex Classes in Blue Wildebeest in Serengeti: Study of a Modern Carnivore Den in Olduvai Gorge (Tanzania)

Mari Carmen Arriaza<sup>1,2\*</sup>, Manuel Domínguez-Rodrigo<sup>2,3</sup>, Cayetana Martínez-Maza<sup>4</sup>, Audax Mabulla<sup>5</sup>, Enrique Baquedano<sup>2,6</sup>

**1** Departamento de Geología, Geografía y Medio Ambiente, Universidad de Alcalá, Edificio de Ciencias, Campus Externo, Ctra. A-II-km 33,600 C. P. 28871 Alcalá de Henares, Madrid, Spain, **2** Instituto de Evolución en África (IDEA), Madrid, Spain, **3** Departamento de Prehistoria, Universidad Complutense, Madrid, Spain, **4** Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, Spain, **5** Department of Archaeology, University of Dar es Salaam, Dar es Salaam, Tanzania, **6** Museo Arqueológico Regional de la Comunidad de Madrid, Alcalá de Henares, Madrid, Spain

\* [mcarmen.arriaza@uah.es](mailto:mcarmen.arriaza@uah.es)



 OPEN ACCESS

**Citation:** Arriaza MC, Domínguez-Rodrigo M, Martínez-Maza C, Mabulla A, Baquedano E (2015) Differential Predation by Age and Sex Classes in Blue Wildebeest in Serengeti: Study of a Modern Carnivore Den in Olduvai Gorge (Tanzania). PLoS ONE 10(5): e0125944. doi:10.1371/journal.pone.0125944

**Academic Editor:** Mathew S. Crowther, University of Sydney, AUSTRALIA

**Received:** February 23, 2015

**Accepted:** March 25, 2015

**Published:** May 27, 2015

**Copyright:** © 2015 Arriaza et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

**Data Availability Statement:** All relevant data are within the paper and its Supporting Information files.

**Funding:** The authors greatly appreciate the major funding provided by the Spanish Ministry of Science and Innovation through the European project I + D HAR2013-45246-C3-1P and the Spanish Ministry of Culture through the Heritage Institute and the Program of Funding for Archaeological Projects Abroad. CMM was supported by a JAE-DOC postdoctoral contract (CSIC) co-funded by the European Social Fund. The authors also thank the

## Abstract

Age and sex selection of prey is an aspect of predator ecology which has been extensively studied in both temperate and African ecosystems. This dimension, along with fecundity, survival rates of prey and mortality factors other than predation are important in laying down the population dynamics of prey and have important implications in the management of species. A carnivore den located in the short-grassland ecological unit of the Serengeti was studied. Sex- and age- class (using five age categories) of the wildebeest remains recovered were analyzed through horn morphology, biometrics of the bones and tooth wear patterns. We compared our results with previous studies from lion and hyaena kills through multivariate analyses. Seasonality of the accumulation was analyzed through tooth histology. PCA and CVA results show that age class selection by predators depends on season, habitat-type, and growth rate of the wildebeest population. Female-biased predation was found to contradict classical hypotheses based on territorial male behaviour. The lion and spotted hyaena showed strong selection on age classes, contrary to previous studies. Migratory wildebeest sex ratio is regulated through differential predation by seasons and female deaths in the wet season are a trade-off for population stability. These data are crucial for an effective management of the species and the new method created may be useful for different carnivore species and their prey.

## Introduction

Age and sex selection of prey is an aspect of predator ecology which has been extensively studied (cf. [1–4]). This aspect along with fecundity and survival rates of prey and factors affecting

Comunidad de Madrid for funding provided through the I + D project S2010/BMD-2330 (I+D activities programme for research groups of the Consejería de Educación). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

**Competing Interests:** The authors have declared that no competing interests exist.

mortality other than predation, are important to lay down the population dynamics of prey and have important implications in the management of species [5–6]. These data are difficult to measure and ecosystems are dynamic, making it difficult to extrapolate from one area to another, or even from one time period to another within the same area [7].

One of the most extensively studied ungulate species in Serengeti National Park (SNP) is the blue wildebeest (*Connochaetes taurinus* Burchell) [5,8–14]. The two main predators of wildebeest in the Serengeti are the lion (*Panthera leo* Linnaeus) and the spotted hyaena (*Crocuta crocuta* Erxleben) [15–16]. Traditionally, it has been argued that cursorial predators like spotted hyenas show attritional age-class profiles, while ambush predators like the lion show catastrophic age-class profiles [4,17]. Although both predators hunt wildebeest in very different ways, they are very similar in targeting healthy animals, but differ in their age profiles: lion kills are younger than those of hyenas [16] for adult wildebeests. Ungulate territorial behavior could contribute to a higher male mortality [18–19]. Different hypotheses such as “post-rutting reproductive cost” [12], “satellite male-hypothesis” [16] or “solitary bull hypothesis” attempt to account for the fact that male ungulates are more vulnerable to predation [5]. Both hyenas and lions have been reported to show male-biased wildebeest differential predation; lions possibly because ungulate males are often solitary and hyenas perhaps because there may be proportionately more sick males in the wildebeest population [2,4].

Differential wildebeest age and sex classes selected by predators have frequently been reported, but the results sometimes seem not to be consistent with the dynamics of the population. Sinclair [12] pointed out that, if the wildebeest sex ratio is 1:1 in the Serengeti and predation is male-biased, another, as yet unknown, mechanism will regulate female mortality. Mduma [5] suggested that differential predation hypotheses perhaps do not take in account the possibility that the population age structure could determine the probability of predation. Mduma [5] also found that hyenas hunt animals with poorer health than those studied by Sinclair and Arcese [16]. Our study targets addressing these interpretations by analyzing an extensive collection of wildebeest carcasses accumulated by the same carnivore taxon in Southern Serengeti on a seasonal basin. This carnivore den is located at Olduvai Gorge (Tanzania), which is included in the short-grassland ecological unit of the Serengeti. A taphonomic study with special attention on carnivore bone modification patterns is being carried out. Preliminary taphonomic results have not shown features of a typical spotted hyaena or lion den (since no bone assemblage from a lion den has yet been documented), which is why both agents are explored in this work. The accumulating agent is known to be a carnivore because bones were collected in 2012 and new bones were found the following year at the site. This implies that an accumulating agent has been actively bringing carcasses into the den between the 2012 and 2013 research seasons.

The only prey present at the den is wildebeest, making the Olduvai den the first den documented with just one ungulate species. Furthermore, the anatomy of these wildebeest display a bone damage pattern that is consistent with that documented for carcasses modified by medium to large-sized felids (work in progress). Some of these diagnostic damage patterns include: lack of correlation between skeletal profiles and bone density, completeness of long bones, bone damage restricted to specific anatomic areas, such as those described by Domínguez-Rodrigo et al. [20] as characteristic of felid-induced bone damage patterns.

Analyses of age and sex classes of the wildebeest carcasses recovered at the den were carried out, as well as analyses of the seasonality of the accumulation. A multivariate analysis was applied and compared to previous results reported for lion and spotted hyaena kills [5,16]. The contradictions found between these recent data and previous ones shed some light on the differential sex and age class selection by predators in the Serengeti and the consequences for the dynamics of this ungulate population. This is of major importance for wildlife management research. The



aim of this paper is the study of age and sex profiles which could help determine the agent of accumulation and the wildebeest population dynamics under which the den was created.

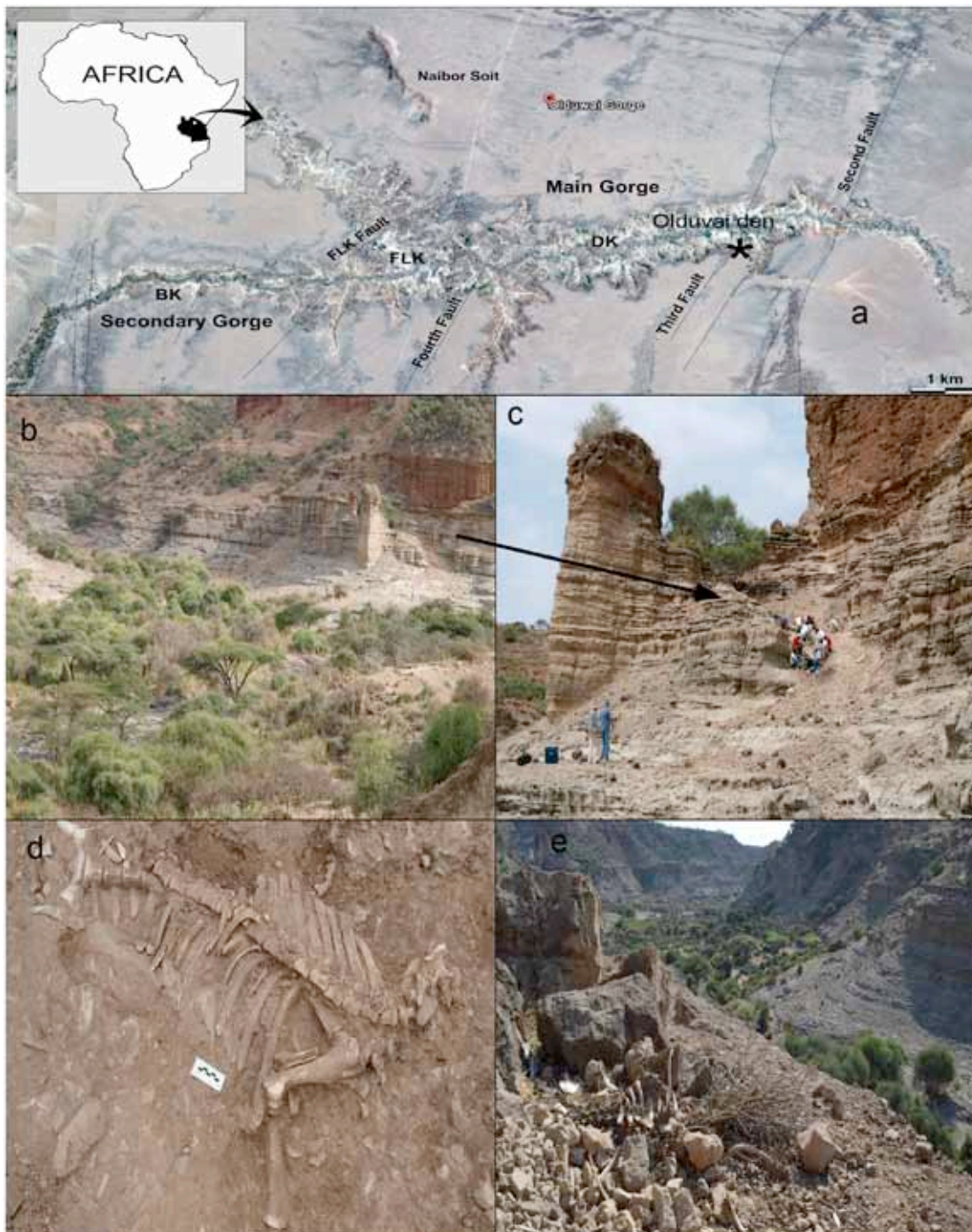
## Materials and Methods

Olduvai Gorge is a valley at the western margin of the Eastern Rift Valley in northern Tanzania. The valley cuts the Serengeti Plain, which extends about 110 km northeast toward Lake Victoria [21]. A carnivore den was located close to the third fault of the gorge in 2012 (Olduvai Modern Den, Olduvai Gorge, Ngorongoro Conservation Area, Arusha, Tanzania) (Fig 1). It produced a large assemblage composed exclusively of wildebeest bones with conspicuous carnivore marks. The bones were concentrated on a slope situated close to a river course (Decimal latitude 35.392663; Decimal Longitude 2.985745). During the 2013 field season, upon finding new wildebeest bones at the site, we concluded that the den was active (Fig 1).

In 2012 we collected and excavated all the bones found at the slope of the den, along with bones dispersed at a distance up to a radius of 15 meters. In total, 4107 wildebeest bones were recovered. In 2013 we collected all the new bones found at the den: 426 wildebeest bones. This amounts to a sample of 4533 wildebeest bones in total. All necessary permits were obtained for the described study (Tanzania Commission for Science and Technology: COSTECH permit: 2014-174-ER-2006-115).

In order to determine how many individuals were present, we quantified skeletal part representation. Each specimen was identified to element, bone portion (in the case of limbs, these are proximal/distal epiphysis or diaphysis) and bone section (in the case of limbs, proximal/distal epiphysis, near-epiphysis shaft, and midshaft). The minimum number of elements (MNE) was calculated following Yravedra and Domínguez-Rodrigo [22]. This method gave an MNE estimate, taking account anatomical landmarks, the location of the shaft fragment on the complete bone as well as the size of individuals and relative age as reflected in cortical texture and body size. Minimal numbers of individuals (MNI) consisted of counting elements by siding paired bones and considering their age [23].

The relative age and sex of wildebeests is quite simple to determine in animals that are alive. Horn shape, body size and territorial behaviour are used to discriminate wildebeest sex classes [13–14]. These features are diagnostic to identify wildebeest age classes in the field [13–14]. Age and sex identification of a wildebeest carcass is possible as long as the skeleton preserves horns and teeth. In the present study, tooth eruption and wear pattern following criteria in Attwell [24] and Talbot and Talbot [13] were used as described by Sinclair and Arcese [16] to create five age classes: yearlings (1–2 years), young adults (2–4 years), mature adults (5–8 years), old (9–12 years) and very old (> 12 years) individuals. These age classes, determined by Sinclair and Arcese [16], are based on quantitative wear patterns of wildebeest teeth. This five-age class method is very accurate since it separates the crucial life stages of the wildebeest life history into yearlings and four stages from juveniles to adulthood, contrary to classical studies which separates age classes into three categories [17]. With this five-age method, changes in the recruitment rate of the ungulate population can be detected, as well as shifts in the diet of lion and spotted hyaena, since they prey on different adult classes [16]. The migratory wildebeest population of SNP has been monitored for 40 years (1958–1998) [5]. The population increased from 0.23 million to about 1.4 million from 1963 to 1977 (increase phase), stabilized from 1977 to 1993 (stable-phase) and declined during drought in 1993–94 [5]. Age class results were compared with those previously reported for lion and spotted hyena kill data from the increasing-stationary wildebeest phase (data from [16]) and decreasing wildebeest population phase (data from [5]) using multivariate statistics (see below). The specimen numbers studied were 9–44, 108–110, 117, 142–144, 149–150, 161, 173–175, 216–217, 251–253, 272 and 303.



**Fig 1. Location of the den and excavation work in the site.** a) b) Location of the den (star) in Olduvai Gorge (Tanzania) c) Excavation work in the slope where the wildebeest bones were concentrated in 2012 d) One of the wildebeest carcasses recovered in 2012 e) One of the wildebeest carcasses recovered in 2013.

doi:10.1371/journal.pone.0125944.g001

**Table 1. Description of metapodials measurements for PCA analysis.**

Variable	Description
Bd	Greatest breadth of the distal end
SD	Smallest breadth of the diaphysis
Bp	Greatest lateral-medial breadth of the proximal end
DD	Smallest depth of the diaphysis
GL	Greatest length
Anchura_2	Greatest cranio-caudal breadth of the proximal end

doi:10.1371/journal.pone.0125944.t001

Horn shape and its envelope are very accurate criteria in determining sex classes in wildebeest [14]. Unfortunately, horns do not always remain attached to the skull. Sexual dimorphism is shown in body size and thus in bone size [25]. In order to ascertain the sex of the individuals, six measurements were taken from adult metapodials using criteria from von Driesch [26] (Table 1). Metapodials are the best-represented complete adult bone in the sample and no measurements were taken of bones with a high degree of weathering. Studies which tested statistical methods for sex determination using bones biometrics are based on Principal Components Analysis [27]. Sex determination on six skulls recovered in 2013 was also carried out.

### Statistical method

Available age profiles from lion and spotted hyena kills are heterogeneous with samples from different authors varying greatly in size. To homogenize the available data and to make statistically valid assumptions, we bootstrapped 1000 times the original lion and hyena samples (including the den data) and then analyzed them with multivariate statistics. The approach adopted in our study was to create factors using the five-age class groups through Principal Component Analyses (PCA) and Canonical Variate Analyses (CVA). PCA and CVA produce factors that result from the reduction of dimensionality caused by multiple variables. PCA produce results that maximize sample variance. CVA focuses on data grouped into K classes by transforming original variables into canonical variables defined by square distances between the means of the groups obtained by Mahalanobis'  $D^2$ . CVA produces a higher degree of separation between the group means than PCA. In CVA, biplot axes are determined by the group means. PCA and CVA analyses were displayed with a 95% confidence interval ellipse. A PCA was also applied to fourteen left metacarpals and seventeen right metatarsals collected in 2012 for sex identification. Analyses and the bootstrapping procedure were performed and programmed in R ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)). Graphic display of PCA and MDS bootstrapped tests were carried out with biplots using the R library "BiplotGUI".

### Analysis of tooth histology for the study of the seasonal growth

In the present work, we have carried out a pilot/exploratory study approaching the age and season at death of a small random sample of the wildebeest from the Olduvai den through the analysis of the histology of teeth [28]. For this study, we have analysed the first molars from specimens of different age (age inferred from the analysis of the eruption and wear of molars, see above), from five adults and one juvenile (Fig 2). Histological sections were obtained following standard protocols. First, each tooth was embedded in epoxy resin EpoFix (Struers) and then this block was cut longitudinally and in the bucco-lingual plane with a Struers Discoplan TS diamond saw. The cutting surface was ground and polished with a Buehler low-speed Iso-met with SiC grinding papers (SiC-800, SiC-1200; Struers) to be fixed to a plexiglass slide using a cyanoacrylate adhesive. Subsequently, 200  $\mu\text{m}$ -thick sections were cut using a Struers





**Fig 2. First molars used in histological analyses.** First specimen is a juvenile. Adults are numbered from 506 to 510.

doi:10.1371/journal.pone.0125944.g002

Discoplan TS diamond saw. Finally each histological section was ground and polished to a final thickness of 100µm with the use of different SiC grinding papers (SiC-800, SiC-1200; Struers). All necessary permits were obtained for this study, which complied with all relevant regulations (*Instituto de Evolución en África*). All histological sections obtained in this study are deposited in the Paleontology Collection of the *Instituto de Evolución en África* (Madrid, Spain) and are available to researchers. Thin sections were examined using an Olympus BX61 transmitted and polarized light microscope equipped with an Olympus DP71 digital camera (Servicio de Microscopia y Analisis de Imagen, Hospital Nacional de Paraplégicos, Toledo, Spain). The required images were merged and processed with Adobe Photoshop CS5 (Adobe Systems Inc).

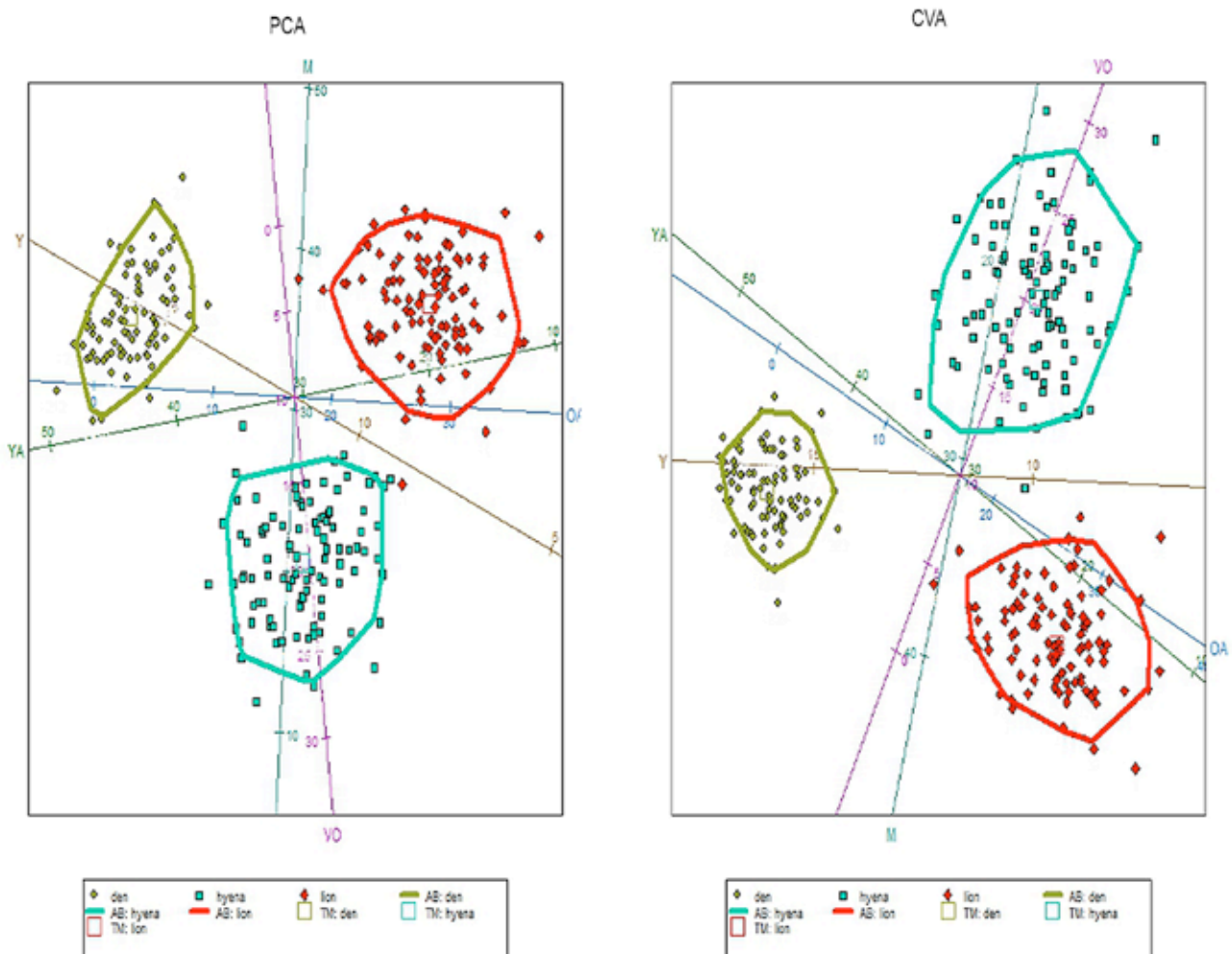
To conduct our study, we have analysed the cementum and dentine regions of the first molars that are considered the best recording structures in ungulates [28]. However, in our sample, two specimens lack the dental root (where the cementum is located) and the remaining four specimens show the cementum highly altered. Therefore, we have focused our study on the structure of the dentin to infer the age and season at death. According to Klevezal ([28]; and citations therein), accentuated (dark) layers correspond to the growth layers formed annually coinciding with the unfavourable season (winter). By counting the number of dark layers within the dentin of the teeth we obtain the age-at-death for each specimen from this sample. The season-of-death was inferred considering the last dark layer (close to the pulp cavity).

## Results

### Age classes

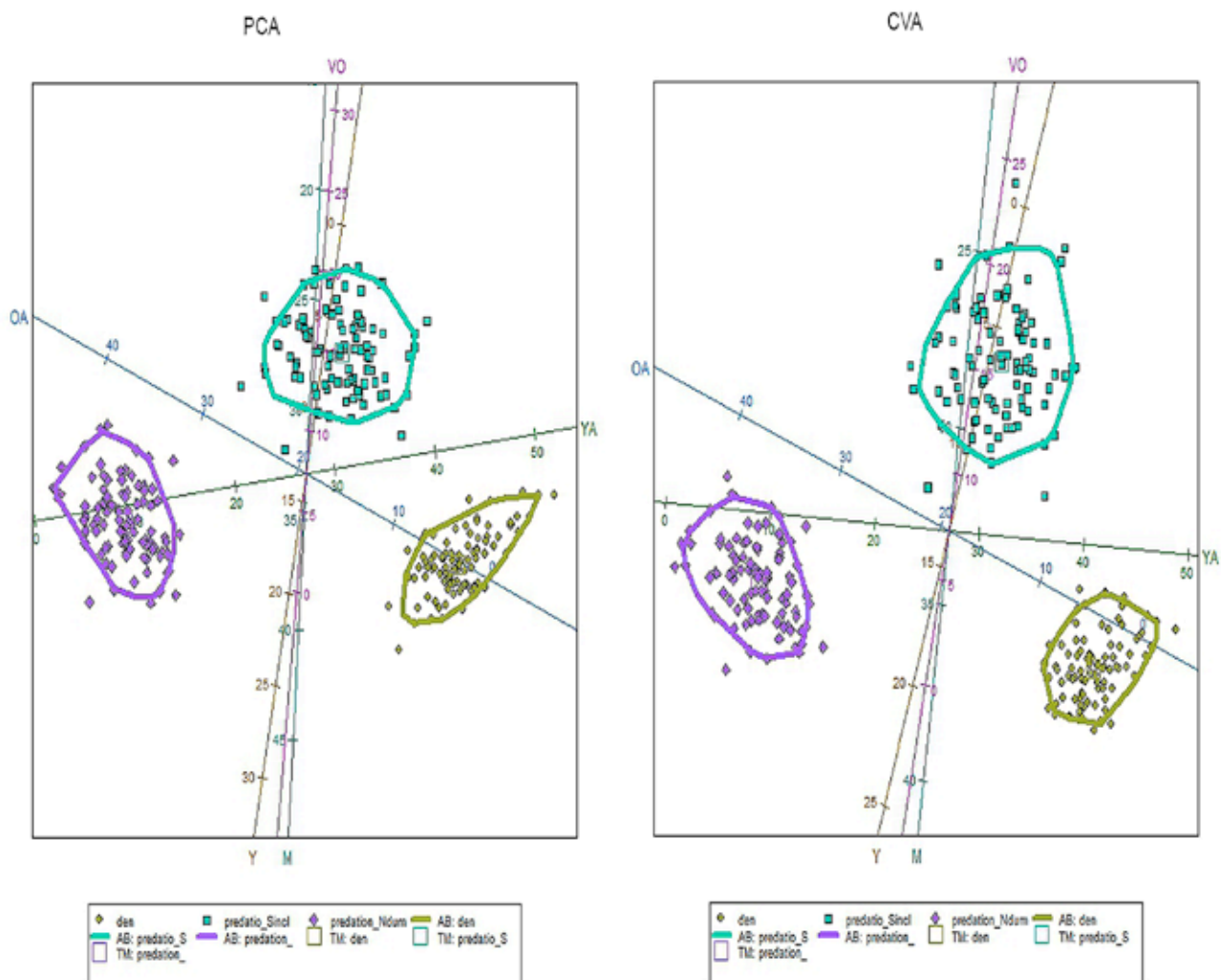
Fifty-five wildebeest were recovered at the den: 5 yearlings and 50 adults. Specific age class analyses on 29 individuals were carried out, because teeth usually are detached from mandibles and maxillae through dispersal mechanisms or weathering and for some adults only data from mandibles and maxillae provided accurate age estimates. Five individuals were yearlings, while the adult class was composed of thirteen young adults and eleven mature adults. No old or very

old individuals were found. Skulls recovered in 2013, which comprised the carnivore accumulation created in just one year show two young adults and four mature adults. PCA and CVA results show no similarities between the Olduvai den results and the spotted hyaena and lion kills recovered from the increase-stationary phase along with the decrease phase of wildebeest population (Fig 3, Table A in S1 Table). The Olduvai den shows more yearling and young adult wildebeest, while the lion sample shows a higher presence of old adults. Hyenas prey on more very old individuals and fewer mature wildebeests. Furthermore, total predation (lion plus hyaena kills) are also dissimilar when compared in different years, depending on the wildebeest population dynamics (Fig 4, Table B in S1 Table). Total predation from the increase-stationary phase shows more very old individuals, while fewer very old and young adults were preyed during the decrease phase of wildebeest population. Furthermore, lion kill age profiles from the increase-stationary phase and from the decrease phase are not similar either (Table C in S1 Table). Fig 5 shows that during the increase-stationary phase more very old and young adult



**Fig 3. Biplot showing the distribution of the three comparative samples (lion kills, spotted hyena kills and Olduvai den) according to PCA (left) and CVA (right).** Each sample also displays a 95% c.i. ellipse. Key: squares (hyaenas), big diamonds (lions), small diamonds (den); Y, Yearlings; YA, Young Adults; M, Mature adults; OA, Old Adults, VO, Very Old. Data from spotted hyenas and lion kills (Mduma 1996; Sinclair & Arcese 1995).

doi:10.1371/journal.pone.0125944.g003



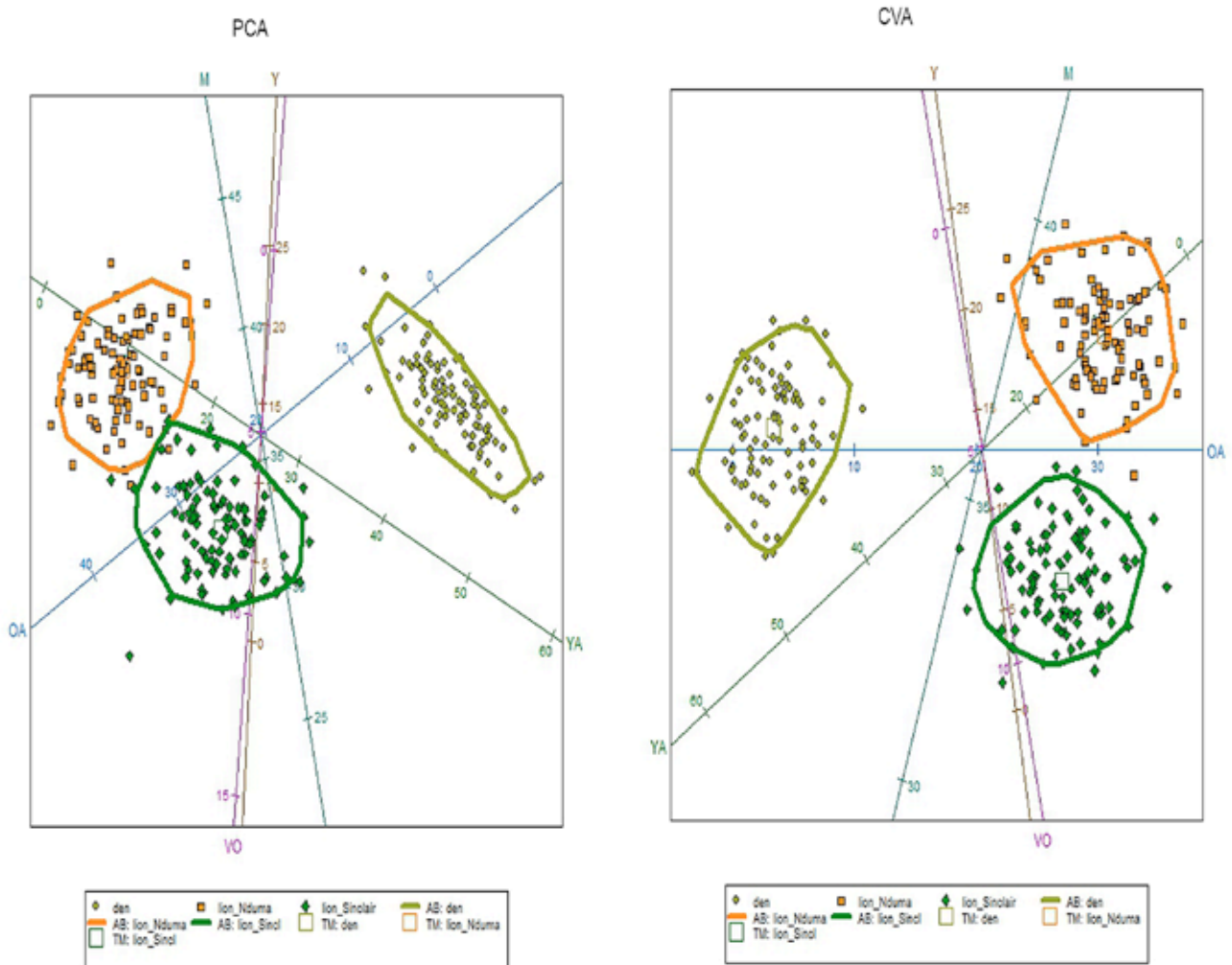
**Fig 4. Biplot showing the distribution of the three comparative samples (total predation in the increasing-stationary phase (data from Sinclair & Arcese 1995), total predation in the decreasing phase (data from Mduma 1996) and Olduvai den) according to PCA (left) and CVA (right). Each sample also displays a 95% c.i. ellipse. Key: squares (total predation in the increasing-stationary phase), big diamonds (total predation in the decreasing phase), small diamonds (den); Y, Yearlings; YA, Young Adults; M, Mature adults; OA, Old Adults, VO, Very Old.**

doi:10.1371/journal.pone.0125944.g004

wildebeest and fewer mature adults and yearlings were preyed on by lions, whereas during the decrease phase, more mature and old adults and fewer young adults were killed by these felids. In addition, hyaena kills show differences depending on the growth rate of the wildebeest population. Hyaena kills during the increase-stationary phase show more very old and young adult individuals and fewer yearlings, and during the decrease phase more old adults and yearlings and fewer young adults were killed (Fig 6, Table D in S1 Table).

### Sex ratio

PCA results show a sex ratio slightly skewed to females, in relation to metacarpals, or slightly skewed to males, in relation to metatarsals (Fig 7, table 2).

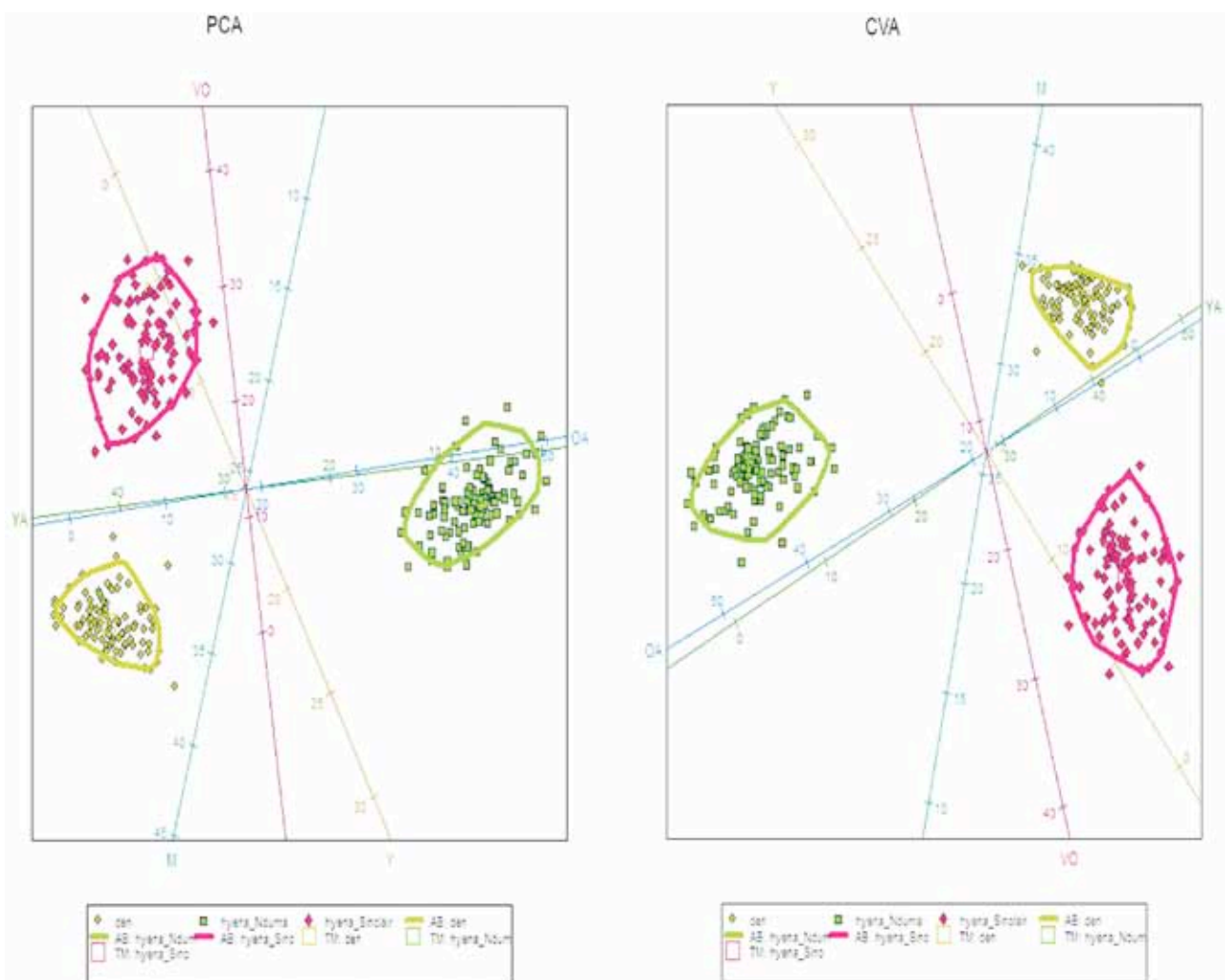


**Fig 5. Biplot showing the distribution of the three comparative samples (lion kills in the increasing-stationary phase (data from Sinclair & Arcese 1995), lion kills in the decreasing phase (data from Mduma 1996) and Olduvai den) according to PCA (left) and CVA (right). Each sample also displays a 95% c.i. ellipse. Key: squares (lion kills in the decreasing phase), big diamonds (lion kills in the increasing-stationary phase), small diamonds (den); Y, Yearlings; YA, Young Adults; M, Mature adults; OA, Old Adults, VO, Very Old.**

doi:10.1371/journal.pone.0125944.g005

The variables that are most influential in the loading scores of the PCA for metacarpals are: the cranio-caudal breadth of the distal epiphysis and the maximum breadth of the proximal epiphysis for the first measurement. Shaft minimum breadth was the most important variable for the second measurement (Table E in S1 Table). Regarding metatarsals, the first measurement is accounted for the maximum and minimum breadths of the shaft and the second measurement is composed mostly of the cranio-caudal breadth of the distal epiphysis (Table F in S1 Table).

Sex classes determined by horn shape from the six skulls recovered in the 2013 field season shows a sex ratio skewed towards females (1:2): four individuals were female and two were males (Table 2).



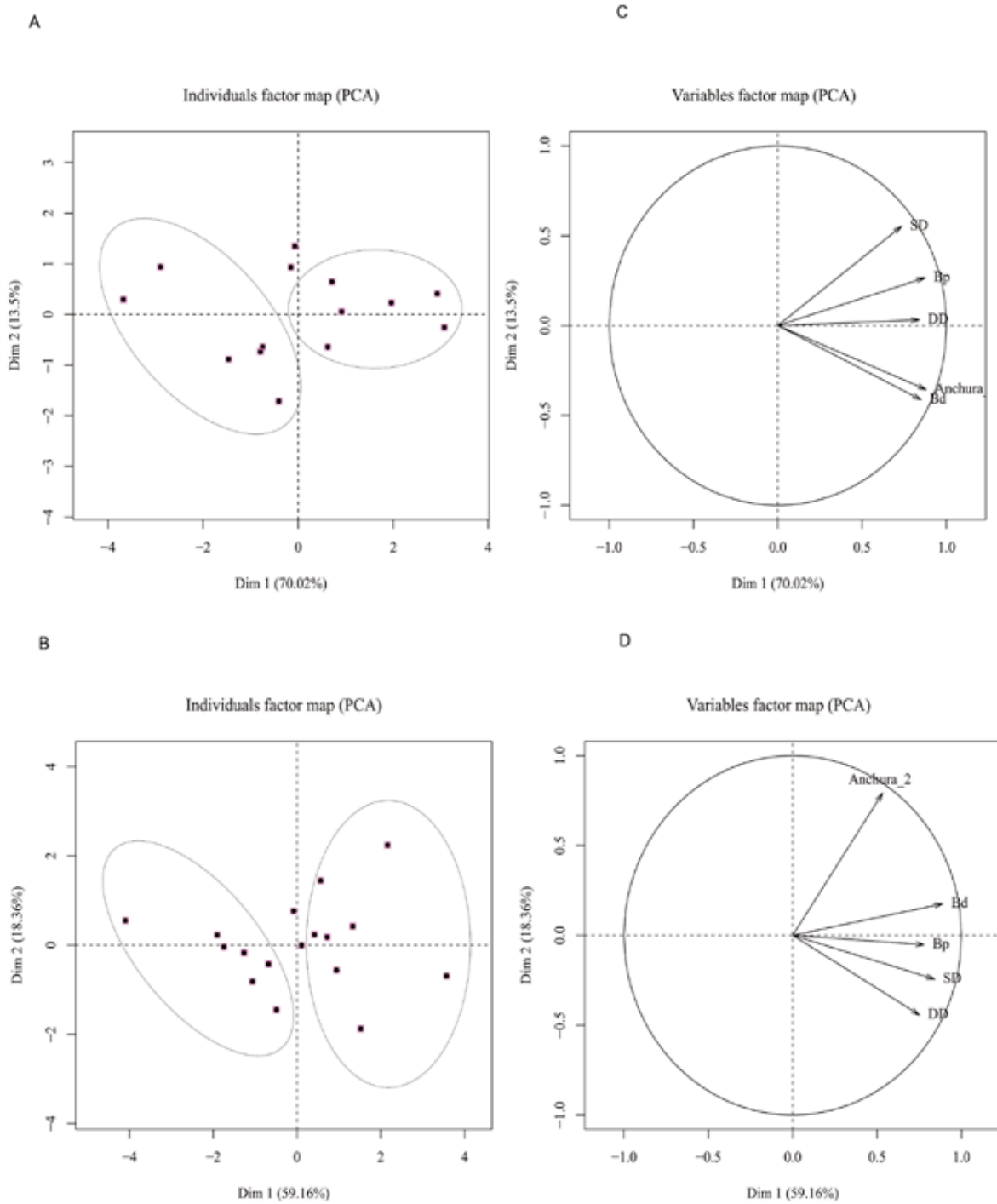
**Fig 6. Biplot showing the distribution of the three comparative samples (spotted hyaena kills in the increasing-stationary phase (data from Sinclair & Arcese 1995), spotted hyaena kills in the decreasing phase (data from Mduma 1996) and Olduvai den) according to PCA (left) and CVA (right).** Each sample also displays a 95% c.i. ellipse. Key: squares (spotted hyaena kills in the decreasing phase), big diamonds (spotted hyaena kills in the increasing-stationary phase), small diamonds (den); Y, Yearlings; YA, Young Adults; M, Mature adults; OA, Old Adults, VO, Very Old.

doi:10.1371/journal.pone.0125944.g006

### Seasonality

In this work, we have inferred the season-of-death through the analysis of the histological structure of the dentin from a sample of first molars. All specimens show dark layers along the dentin, which allows us to infer the age-at-death of specimens by counting the number of layers ([28] and references therein, [29]; Fig 8). Thus, our sample consists of a one-year-old juvenile and five adult specimens from 4 to 8 years old. Concerning the season-of-death and considering that dark layers formed in unfavourable season [28–29], our results indicate that five specimens show a dark layer close to the wall of the pulp cavity indicating these individuals survived the last unfavourable season and resumed growth during the favourable season. In the adult specimen 510, a dark layer is observed on the edge of the cavity pulp wall that could be





**Fig 7. Spatial distribution of the Olduvai den specimens and biplot of the metric variables for metacarpals (A,C) and metatarsals (B,D) according to the PCA.** Ellipses show groups of specimens identifying sexual dimorphism in the sample. Specimens outside ellipses remain ambiguous regarding sex identification.

doi:10.1371/journal.pone.0125944.g007

**Table 2. Number of males and females according to the element used.**

Element	Number of males	Number of females	Sex ratio
Skulls	2	4	1:2
Metacarpal	6	6	1:1
Metatarsal	7	8	~1:1

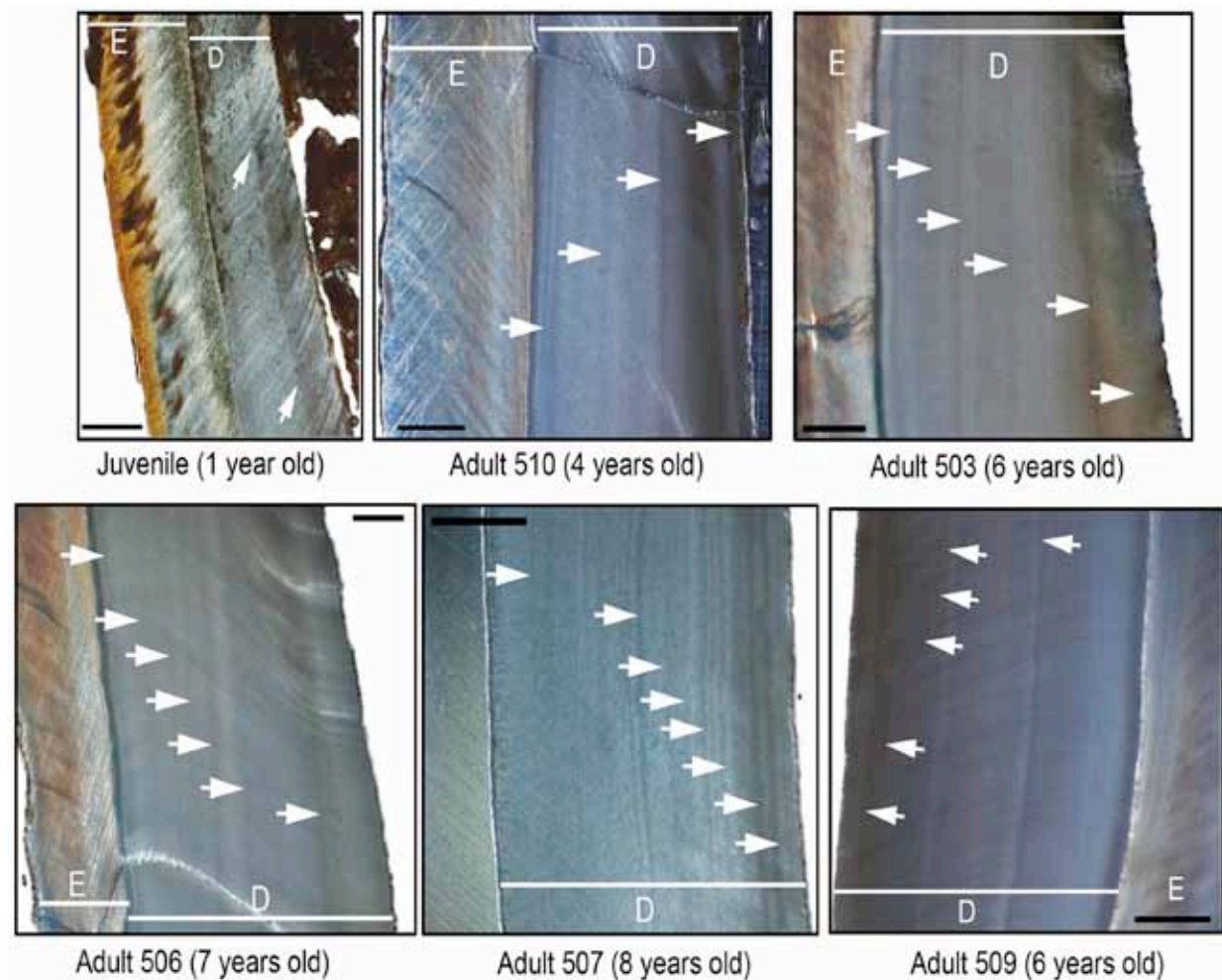
doi:10.1371/journal.pone.0125944.t002

indicating that this specimen died in a unfavourable-favourable period. The favourable season in the Serengeti (the wet season) starts in November and December. The migratory wildebeest moves onto the Serengeti plains following this short rainy season. They remain on the plains as long as food is available. A major part of the wildebeest population moves eastward into the Serengeti Western Corridor once the plains dry out in May or June [5], when the unfavourable season (the dry season) begins.

### Discussion

The CVA and PCA results of our sample compared with previous data of spotted hyaena and lion kills [5,16] show that the Olduvai den is not correlated to either cursorial (spotted hyaena) or ambush (lion) predation (Fig 3). This implies that the referential data used as a comparative framework inaccurately describes the range of carnivore behaviours as conditioned by herbivore population dynamics. These previous models were made from data collected by Mduma [5] and Sinclair and Arcese [16]. These data describe predation patterns which are temporarily very limited and therefore do not incorporate all possible longitudinal behaviours occurring under different population dynamics. Data from Mduma [5] and Sinclair and Arcese [16] were taken during the complete year, since they did not find seasonal differences in their sample. In addition, their data come from different habitats comprised in three main vegetation zones (Serengeti short grassland plains, the central and western Acacia savannah and the northern Serengeti mixed Acacia and broad leafed woodlands) because neither Mduma [5] nor Sinclair and Arcese [16] found any statistical differences among these zones either. The seasonality results inferred from the histological analysis of the Olduvai wildebeest sample indicate that the bone accumulation at the Olduvai den occurred during the wet season. Considering that resumed growth after the rest period occurs shortly before death, we hypothesize that the season-of-death occurred during the early wet season, which means that predation occurred before the wildebeest breeding season [13–14].

Opportunistic foraging, frequently entailing seasonal diet changes, is often adopted by large carnivores in ecosystems where environmental resources vary by season [30]. Our results indicate a different age class selection by predators from those previously reported due to seasonality or habitat (or both), so both multivariate data of seasonality and habitat-type are necessary during the complete year to discriminate which predator was the responsible for the accumulation. Unfortunately, no data like this is available. Contrary to what Mduma et al. [31] point out, age distribution of kills by lions and spotted hyaenas differ strongly in their selection of age classes (Fig 3). Lions tended to kill proportionally more middle-aged animals (as in Mduma et al. [31]) and more old adults, compared with spotted hyaena kills (Fig 3). Spotted hyaena kills seem generally to be older than lion kills, as suggested in Sinclair and Arcese [16], because they prey on more very old individuals (Fig 3). Figs 5 and 6 show how spotted hyaena and lion predation is different depending on the growth rate of the wildebeest population. Age selection by predators varies depending on whether the wildebeest population is in the increase-stationary phase (data from [16]) or decreasing because of the drought in 1993 (data from [5]). This implies that major ecological changes can have an immediate impact on prey



**Fig 8. Detail of the dentine structure of the six first molars.** This figure shows a close up of the enamel (E) and the dentin (D) regions. White arrows indicates the dark layers within the dentin which have been used to infer the age-at-death (between parentheses) and the season-of-death (dark layer is related to unfavourable season). Scalebar:  $\mu\text{m}$ .

doi:10.1371/journal.pone.0125944.g008

availability and selection by carnivores. Thus, changes in the age structure of the wildebeest population lead to differential age class selection by predators. This is clear since top-down processes do not regulate medium-size ungulate dynamics; these are rather influenced by bottom-up processes [32]. Lion kills, when wildebeest population growth rate is positive, are older than kills recorded when the population is decreasing (Fig 5). Lions select more very old and old individuals when the population is increasing and when intraspecific competition is lower in the ecosystem, which may be due to the higher occurrence of these age classes. When the wildebeest population is decreasing, these carnivores select more mature adults and yearlings and fewer young adults (Table 3). Conversely, spotted hyenas select more old adults and yearlings when the wildebeest population is decreasing, showing the classical attritional age class profile (Fig 6). When the wildebeest population is increasing, spotted hyenas select more very old individuals and young adults (Table 3).

**Table 3. Age classes selected by the lion and spotted hyaena depending on the wildebeest population phase.**

	Increasing-stationary phase	Decreasing phase
Lion	+ Old adult +Very old adult	+ Mature adult + Yearling -Young adult
Spotted hyaena	+ Very old adult + Young adult	+ Old adult + Yearling

doi:10.1371/journal.pone.0125944.t003

It is important to note that the five-age class method (instead of classical three-age class method) is crucial to detect changes in the diet of the lion and spotted hyaena. The five-age class method should be combined with multivariate statistics to detect changes in the diet of the different carnivores as well as changes on the season or habitat type. Thereby, strong selection on age classes was first detected in both the lion and the spotted hyaena and showed different selection behaviours depending on the season and/or habitat and growth population rate. These data are crucial for a affective management of species and are needed to create good options for conservation. Furthermore, our methodological approach to estimate age cohorts is a valuable method to show the growth rate of the herbivore population through the study of age classes preyed by carnivores. Classical studies not based on wear patterns and with no common criteria to determine age classes [2,4] are of limited value for these goals.

The sex ratio in blue wildebeest population in the Serengeti is 1:1 [13–14]. Schaller [4] showed how lions hunt 2.3 males per each female in the wildebeest rut season in May in the Serengeti. In Kruger National Park (South Africa) Pienaar [3] pointed to wildebeest male differential predation by lions as well. In addition, Kruuk [2] showed hyenas hunt more wildebeest males than females in the Serengeti. Nevertheless, the metapodial data (Fig 7) and, especially, horn morphology results of our study show a sex ratio somewhat more balanced or skewed towards female wildebeests in the den, something which is not consistent with previous interpretations of male-dominated kills in lions and hyenas.

As noted above, the accumulation at the Olduvai den occurred in the early wet season. Kruuk [2] noted that in this period spotted hyena predation is skewed to female wildebeest because of their lower mobility in both the Serengeti and Ngorongoro ecosystems. This behaviour also occurs with lions in Kruger National Park (KNP), as shown by the sex classes of carcasses preyed in different seasons ([3], table 25, page 171). Wildebeest males are more highly represented in lion kills from March to the early dry season and wildebeest females from early wet season to January in the KNP [33]. Hence, the wildebeest population in this ecosystem is regulated by food availability, and predation entails additive mortality as soon as adult female wildebeests are killed by predators [33]. This could explain the skewed sex ratio in the den. Wildebeest carcasses preyed by lions and hyenas in the Serengeti recorded by Sinclair & Arcese [16] from 1977 to 1991 show an overall 1:1 sex ratio (Table 3, page 888). Therefore differential sex predation is not biased towards males but may rather vary seasonally and may be the mechanism that regulates the wildebeest sex ratio in the Serengeti. Differential predation skewed to female wildebeest is found in small reserves, too. Lehmann et al. [34] recorded more adult female wildebeest killed by lions than males in the Karongwe Game Reserve (Limpopo Province, South Africa) (Table 5, page 72). This result was also recorded in the Mala Mala Private Game Reserve (South Africa) ([35], Page 422, Appendix II). Thus, this mechanism may act in both enclosed reserves and large ecosystems such as KNP and SNP.

The rate of movement of female wildebeests in the Serengeti is lower in the wet season [10]. This could be a strategy related to the minimization of predation of less mobile newborns, or a comparatively higher exploitation of habitats of high quality [10], in order to obtain a good physical condition for the lactating phase [36]. The final months of gestation and the two months of

lactation are the most nutritionally stressful for cows, therefore good grazing in December and January are critical [12,16,36]. Wildebeest maximum speed is very similar to that of lions [37] and may be slower for pregnant wildebeest. This could be the reason why female wildebeest are more vulnerable to predation in the wet season. Fertility rate is very high in blue wildebeest, being no lower than 80% of the female population [5]. Thus, it is very likely that female wildebeests found in the den were pregnant. Perinatal bones found in the den and histological results support this hypothesis, because the bone accumulation occurred before the breeding season.

Ecological models have shown that the population dynamics of sexually reproducing species are shaped by the mating system and the reproductive success of females [38–39]. The numbers of males would affect reproductive rate, equilibrium population densities and population stability [39–42]. Female mating rates can decrease with lower male numbers in the population, leading to a positive density dependence in the per-capita population rate known as the Allee Effect [38,43–45]. Skewed predation to males or females usually destabilizes populations, though male-biased predation of a limited polygynous system can lead to stable equilibrium predator-prey [38]. Arguably, female-biased sex ratio ensures successful male reproduction and assists in maintaining a polygynous mating system, while a ratio highly skewed towards females can lead to lower fertility rate and thus lower reproduction [46–47]. Serengeti's non-migratory wildebeest population shows a female-biased sex ratio, longer birth period, lower fertility rate and higher calf mortality [48]. Skewed sex-ratio to females is explained by the differential male predation hypothesis and illegal hunting [48]. However, the Western Corridor, where this population is located, holds low spotted hyena and lion densities, and the harvest rate is small relative to the population size [10,31]. The female-biased sex ratio of this population may also be explained by its lacking differential sex predation in females in the wet season due to the absence of predators in this area. Skewed female sex ratio in this population can allow inexperienced males to play an important role in the mating period, which can reduce the fertility rate and produce an asynchronous birth period [48]. Moreover, although adult pregnant female mortality may contribute negatively to population growth or stability, non-differential predation of sexes acted while the migratory wildebeest population was stabilized, in light of the results obtained by Sinclair & Arcese [16] from carcasses recorded from 1977 to 1991 in the Serengeti. Differential sex class predation by seasons in the migratory population may allow the maintenance of a population sex ratio close to 1:1. This enables sexual competition because, although males are mature by two years and have live spermatozoa in their tubules, most of them do not become sexually active until their fifth year because they are excluded from breeding by intense male competition [14,36]. Intense male competition enables a high fertility rate in the migratory population which is not lower than 80% [5] because exhausted bulls will stop competing and are quickly replaced by fresh bulls, meaning females are constantly harassed until they are bred [36,49]. The outcome is that, during the peak of the rut, 80% of reproductive active females are mated within a two to three week period [14,36], and this enables a synchronous birth period (which allow higher calf survival). Therefore, adult female deaths in the wet season are a trade-off for dynamic population stability.

The use of tooth histology and the biometrics of the bones (combined with horn morphology) have shown that the sex selection of predators depends on the season. These data have been crucial to create hypotheses about the natural history of the blue wildebeest and may be considered for further research on different ungulate species.

## Conclusions

A bone accumulation of 55 wildebeests was found inside Olduvai Gorge (Tanzania). Bone damage and the redundant accumulation of carcasses in between research seasons support a

carnivore agency in the formation of this exceptional assemblage. Skeletons appear complete and with very slight bone modification, as is typical of felid consumption of carcasses [20]. The sex ratio is slightly biased toward females. The mortality profile is dominated by prime adult individuals. None of these characteristics are typical of either lions or spotted hyenas (potential predators of wildebeest) as previously documented. However, previous referential age profile frameworks were elaborated on data collected for a limited amount of time, and did not sample all the range of potential behaviors exhibited by solitary and reproductive lions or prides during specific seasons. A preliminary analysis of seasonality shows that the accumulation of the den took place at the beginning of the wet season, prior to the wildebeest birth season. Monitoring of the den during the dry season also supports this preliminary reconstruction since carcasses were not accumulated during this period. During the early wet season, preference of lions for females over males has been documented [3,33].

A separate taphonomic study shows that felids and no spotted hyenas were responsible for the bone accumulation at the den (work in progress). The attribution of this accumulation of wildebeest to lions and no leopards (more eclectic in the taxonomic diversity of its prey and regularly transporting carcasses under 120 kg) has major consequences for the interpretation of the behavior of prehistoric carnivores. First, this would be the first well-documented bone accumulation made by lions. Secondly, until now a prime-adult assemblage had been interpreted as the landmark of a human agency [17, 50–51]. The den assemblage shows that at least one carnivore type could also accumulate prime adult carcasses. This assemblage would force the revision of current referential frameworks to understand age and sex profiles for prehistoric carnivores. It would also influence the revision of current methods of estimating age profiles for wildlife management, suggesting the use of a minimum of five-age classes. The present study shows that predator-prey relationships can only be understood longitudinally over extended periods of time and always in relation to changing prey population dynamics in relation to modifications in the ecosystem. Future studies on lions and spotted hyenas focused on these premises from a larger set of ecosystems will provide evidence of a wider range of behaviours. These should eventually contribute to our understanding of wildlife populations and their management.

## Supporting Information

**S1 Table. Loading scores of the correlation values of the PCA and CVA analysis.**  
(DOCX)

## Acknowledgments

We wish to thank The Ngorongoro Conservation Area Authorities, COSTECH and the Antiquities unit for permits to conduct research at Olduvai, and *Museo Arqueológico Regional de la Comunidad de Madrid*, especially César Laplana, Belén Marquez, Mario Torquemada, Cristina Araujo, María Jesús García and Gonzalo Ruiz. We also gratefully acknowledge the whole Olduvai team, especially José Yravedra, Fernando Diez, Agness Gidna, Charles Egeland, David Uribebarrea, Javier Trueba (MADRID SCIENTIFIC FILMS), Mari Cruz Ortega, Elia Organista, Julia Aramendi and Lucía Cobo. Students from Madrid Complutense University helped to clean the bones at the Prehistory Lab. We also wish to thank Stephen Mullan, who revised the English of the manuscript.

## Author Contributions

Conceived and designed the experiments: MCA MDR CMM AM EB. Performed the experiments: MCA MDR CMM AM EB. Analyzed the data: MCA MDR CMM. Contributed



reagents/materials/analysis tools: MCA MDR CMM AM EB. Wrote the paper: MCA MDR CMM.

## References

1. Creel S, Creel NM. *The African Wild Dog: Behavior, Ecology, and Conservation*. Princeton University Press, Princeton; 2002.
2. Kruuk H. *The spotted hyena: A study of predation and social behavior.— The University of Chicago Press*. Chicago; 1972.
3. Pienaar U de V. Predator-prey relationships amongst the larger mammals of the Kruger National Park. *Koedoe*. 1969; 12: 108–176.
4. Schaller GB. *The Serengeti Lion: A Study of Predator-Prey Relations*. The University of Chicago Press. Chicago; 1972.
5. Mduma SAR. *Serengeti Wildebeest Population Dynamics: Regulation, Limitation and Implications for Harvesting*. PhD thesis. University of British Columbia, Canada; 1996.
6. Mills MGL. *Kalahary Hyaenas*. Unwin Hyman, London; 1990.
7. Mills MGL, Shenk TM. Predator-prey relationships: the impact of lion predation on wildebeest and zebra populations. *J Anim Ecol*. 1992; 61: 693–702.
8. Estes RD. Behavior and life history of the wildebeest (*Connochaetes taurinus* Burchell). *Nature*. 1966; 212: 999–1000.
9. Estes RD. The significance of breeding synchrony in the wildebeest. *East Afr Wildl J*. 1976; 14:135–152.
10. Ndibalema VG. *Demographic variation, distribution and habitat use between wildebeest sub-populations in the Serengeti National Park, Tanzania*. PhD thesis. University of Science and Technology, Norway; 2007.
11. Sinclair ARE. Lunar cycle and timing of mating season in Serengeti wildebeest. *Nature*. 1977; 267: 832–33.
12. Sinclair ARE. *The African Buffalo: A Study of Resource Limitation*. The University of Chicago Press. Chicago; 1977.
13. Talbot LM, Talbot MH. The wildebeest in Western Masailand, East Africa. *Wildlife Monographs* 12. p. 3–88; 1963.
14. Watson RM. *The Population Ecology of wildebeest (Connochaetes taurinus albojatus Thomas) in the Serengeti*. PhD thesis, Cambridge University; 1967.
15. Fryxell JM. *Aggregation and Migration by Grazing Ungulates in Relation to Resources and Predators*. In: Sinclair A.R.E. & Arcese Peter (ed.), *Serengeti II, Dynamics, Management and Conservation of a Ecosyste*. The University of Chicago Press. Chicago; 1995; 257–273.
16. Sinclair ARE, Arcese P. Population consequences of predation-sensitive foraging: the Serengeti wildebeest. *Ecology*. 1995; (76: ) 3: 882–891.
17. Stiner MC. The Use of Mortality Patterns in Archaeological Studies of Hominid Predatory Adaptations. *J Anthropol Archaeol*. 1990; 9: 305–351.
18. Estes RD. *The Behavior Guide to African Mammals: Including Hoofed Mammals, Carnivore, Primates*. University of California Press, Berkeley, CA; 1991.
19. Kingdom J. *East African Mammals: an Atlas of Evolution in African Bovids*. The University of Chicago Press. Chicago; 1982.
20. Domínguez-Rodrigo M, Barba R, Egeland C. *Deconstructing Olduvai: A Taphonomic Study of the Bed I Sites*. New York: Springer; 2007.
21. Hay R. *Geology of the Olduvai Gorge*. Berkeley, California, University of California Press; 1976.
22. Yravedra J, Domínguez-Rodrigo M. The shaft-based methodological approach to the quantification of long limb bones and its relevance to understanding hominid subsistence in the Pleistocene: application to four Palaeolithic sites. *J Quat Sci*. 2009; 24(1): 85–96.
23. Domínguez-Rodrigo M. Critical review of the MNI (minimum number of individuals) as a zooarchaeological unit of quantification. *Archaeol Anthropol Sci*. 2012; 4: 47–59.
24. Attwell CAM. Age determination of the blue wildebeest (*Connochaetes taurinus*) in Zululand. *South Afr J Zool*. 1981; 15: 121–130.
25. Wilson B, Grigson C, Payne S. *Ageing and sexing animal bones from archaeological sites*. Oxford, BAR British series 109; 1982.

26. von den Driesch A. Osteoarchäologische Untersuchungen auf der Iberischen Halbinsel.— München. UNI-Druck; 1972. PMID: [19473579](#)
27. Arceredillo D, Gómez-Olivenza A, García-Pérez A. Three statistical methods for sex determination in extant and fossil caprines: assessment of the *Rupricapra* long bones. *J Archaeol Sci*. 2011; 38: 2450–2460.
28. Klevezal GA. Recording structures of mammals. Determination of age and reconstruction of life history. Balkema Publish. House, Rotterdam; 1996.
29. Klevezal G, Pucek Z. Growth layers in tooth cement and dentine of european bison and its hybrids with domestic cattle. *Acta Theriol*. 1987; 32(9): 115–128.
30. Davidson Z, Valeix M, Van Kesteren F, Loveridge AJ, Hunt JE, Murindagomo F, et al. Seasonal Diet and Prey Preference of the African Lion in a Waterhole-Driven Semi-Arid Savanna. *Plos One*. 2013; 8(2): e55182. doi: [10.1371/journal.pone.0055182](#) PMID: [23405121](#)
31. Mduma SAR, Sinclair ARE, Hilborn R. Food regulates the Serengeti wildebeest: A 40-year record. *J Anim Ecol*. 1999; 68(6): 1101–1122.
32. Sinclair ARE, Mduma S, Brashares JS. Patterns of predation in a diverse predator-prey system. *Nature*. 2003; 425: 288–290. PMID: [13679915](#)
33. Owen-Smith N. Changing vulnerability to predation relates to season and sex in an African ungulate assemblage. *Oikos*. 2008; 117: 602–610.
34. Lehmann MB, Funston PJ, Owen CR, Slotow R. Feeding Behaviour of lions (*Panthera leo*) on a small reserve. *South Afr J Wildl Res*. 2008; 38(1): 66–78.
35. Radloff FGT, Du Toit JT. Large predators and their prey in a southern Africa savanna: a predator's size determines its prey size range. *J Anim Ecol*. 2004; 73: 410–423.
36. Hopcraft JGC. Ecological Implications of Food and Predation Risk for Herbivores in the Serengeti. PhD thesis. University of Groningen, Netherlands; 2010.
37. Elliott JP, McTaggart Cowan I. Territoriality, density and prey of the lion in Ngorongoro Crater, Tanzania. *Can J Zool*. 1978; 56: 1726–1734.
38. Boukal DS, Berec L, Krivan V. Does Sex-Selective predation Stabilize or Destabilize Predator-Prey Dynamics? *Plos One*. 2008; 3(7): e2687. doi: [10.1371/journal.pone.0002687](#) PMID: [18628951](#)
39. Caswell H, Weeks EE. Two-sex models: Chaos, extinction and other dynamic consequences of sex. *Am Nat*. 1986; 128: 707–735.
40. Doebeli M, Koella JC. Sex and population dynamics. *Proc Royal Society London B*. 1994; 257: 17–23.
41. Lindström J, Kokko H. Sexual reproduction and population dynamics: the role of polygyny and demographic sex differences. *Proc Royal Society London B*. 1998; 265: 483–488. PMID: [9606132](#)
42. Rankin D, Kokko H. Do males matter? The role of males in population dynamics. *Oikos*. 2007; 116: 335–348.
43. Dennis B. Allee effects: population growth, critical density and the chance of extinction. *Nat Resour Model*. 1989; 3: 481–538.
44. McCarthy MA. The Allee Effect, finding mates and theoretical models. *Ecol Modell*. 1997; 103: 99–102.
45. Stephens PA, Sutherland WJ, Freckleton RP. What is the Allee Effect? *Oikos*. 1999; 87: 185–190.
46. Ginsberg JR, Milner-Gulland EJ. Sex-biased harvesting and population dynamics in ungulates: implications for conservation and sustainable use. *Conserv Biol*. 1994; 8: 157–166.
47. Milner-Gulland EJ, Bukreeva OM, Coulson TN, Lushchekina AA, Mysterud A, Coulson T, et al. The role of males in the dynamics of ungulate populations. *J Anim Ecol*. 2002; 71: 907–915.
48. Ndibalema VG. A comparison of sex ratio, birth periods and calf survival among Serengeti wildebeest subpopulations, Tanzania. *Afr J Ecol*. 2009; 47(4): 574–582.
49. Jarman PJ, Jarman MV. The Dynamics of Ungulate Social Organization. In: Sinclair A.R.E. & Norton-Griffiths M. (ed.), *Serengeti, Dynamics of an Ecosystem*. The University of Chicago Press. Chicago, 1979; 185–220.
50. Bunn HT, Pickering TR. Bovid mortality profiles in paleoecological context falsify hypotheses of endurance running—hunting and passive scavenging by early Pleistocene hominins. *Quat Int*. 2010; 395–404.
51. Stiner MC. *Honor among Thieves: A Zooarchaeological Study of Neandertal Ecology*. Princeton, NJ: Princeton University Press; 1994.







### **3.2. ARTÍCULO 2:**

**LIONS AS BONE ACCUMULATORS? PALEONTOLOGICAL AND ECOLOGICAL IMPLICATIONS OF A MODERN BONE ASSEMBLAGE FROM OLDUVAI GORGE. ACEPTADO PARA SU PUBLICACIÓN EN LA REVISTA PLOS ONE.**



## ABSTRACT

Analytic models have been developed to reconstruct early hominin behaviour, especially their subsistence patterns, revealed mainly through taphonomic analyses of archaeofaunal assemblages. Taphonomic research is used to discern which agents (carnivores, humans or both) generate the bone assemblages recovered at archaeological sites. Taphonomic frameworks developed during the last decades show that the only large-sized carnivores in African biomes able to create bone assemblages are leopards and hyenas. A carnivore-made bone assemblage located in the short-grassland ecological unit of the Serengeti (within Olduvai Gorge) was studied. Taphonomic analyses of this assemblage including skeletal part representation, bone density, breakage patterns and anatomical distribution of tooth marks, along with an ecological approach to the prey selection made by large carnivores of the Serengeti, were carried out. The results show that this bone assemblage may be the first lion-accumulated assemblage documented, although other carnivores (namely spotted hyenas) may have also intervened through postdepositional ravaging. This first faunal assemblage potentially created by lions constitutes a new framework for neotaphonomic studies. Since lions may accumulate carcasses under exceptional circumstances, such as those documented at the site reported here, this finding may have important consequences for interpretations of early archaeological and paleontological sites, which provide key information about human evolution.

Keywords: human evolution, taphonomy, ecology, lion, den.

## INTRODUCTION

The lion (*Panthera leo* Linnaeus, 1758) is the largest carnivore of Africa and one of the best studied mammal species in the Serengeti National Park, as well as in other African ecosystems [1-3]. The genus *Panthera* first appears about 3.85-3.63 million years ago at Laetoli in Tanzania [4]. During the Pleistocene, large lion-like felids were distributed across most of Africa, Europe, Asia, North America and the northern part of South America [5]. Nowadays, lions have undergone dramatic range retraction but they remain widespread in Africa, from the southern Sahara to South Africa [6]. However, lions have not played a

significant role in the interpretation of Plio-Pleistocene assemblages.

During the last few decades, archaeologists have developed methodological approaches to test hypotheses of hominin behaviour. One of the main disciplines dealing with this goal is taphonomy. This discipline focuses on discriminating the agency in the accumulation of prey bone assemblages at archaeological sites. Classical approaches and methods, such as the study of skeletal representation, bone breakage patterns, age class profiles and bone surface modification (e.g., cut marks or tooth marks), were developed within the framework of actualistic studies [7-14]. These analyses reveal which bone accumulations are due to natural deaths, and, more importantly, which are due to carnivores or hominins (or the interaction of both). Taphonomic research enables the testing of hypotheses regarding the strategy of carcass acquisition by humans, interspecific competition with other carnivores, and hominin social behavioural patterns. This is of great importance in human evolution studies, where relevant paleoanthropological sites such as those in Olduvai Gorge (Tanzania) have been interpreted as hominin-carnivore palimpsests, and are still under discussion [15-38].

The accumulation of skeletal remains by non-human predators over time can produce bone deposits. For instance, birds of prey, corvids and gulls can produce bone accumulations through their pellets [39-41] and small carnivores through their scats [42]. Large carnivores produce bone accumulations when prey is moved rather than consumed at the kill site. The consumption locus is a function of the trophic level, habitat (ecological and physical conditions) and the seasonal availability of resources [43]. So far, actualistic studies on macromammalian carnivores have documented bone-accumulating capabilities in dens for the following taxa: spotted hyena (*Crocuta crocuta* Erxleben, 1777) [44-45]; striped hyena (*Hyaena hyaena* Linnaeus, 1758) [46-48]; brown hyena (*Hyaena brunnea* Thunberg, 1820) [49-50]; and leopard (*Panthera pardus* Linnaeus, 1758) [8,48,51].

Leopards and hyenas are thought to be the only carnivores that frequently transport their prey in savannah ecosystems [8,43-44]. There are clear differences between hyaenid and felid taphonomic characteristics. Felids, for instance, transport a larger number of complete carcasses, so that the axial skeleton (e.g., ribs, verte-

brae, scapulae and coxae) and compact limb bones (e.g., phalanges, carpals/tarsals) are better represented, and bone surfaces display fewer tooth marks than carcasses ravaged by hyaenas [8,29,37,52]. It has been argued that the prey-age patterns also differ: felid ambush strategies usually produce catastrophic age profiles, in contrast to the attritional age profiles of cursorial hyaena predation [53-54]. In the case of hyaenas, Stiner [55] and Cruz-Urbe [56] described some criteria to distinguish the bone accumulations made by these carnivores, such as the higher relative abundance of both antlers and horns, the low relative abundance of compact bones (phalanges, carpals/tarsals, sesamoids), different skeletal representation depending on prey size, and relative abundance of carnivore remains, among others. Further research has refuted some of these criteria and has shown the great variability of hyaenas as taphonomic agents [57-59]. In spite of the prolific information on hyaena behaviour, further work is being undertaken to understand the variability of the taphonomic signatures among hyenid species in different ecological contexts, in order to create accurate analogs to compare with the bone assemblages recovered in archaeological sites [59,60-63].

In contrast to hyenas and leopards, lions consume their prey at the kill site, as it is a gregarious top predator and the ecosystem's largest extant carnivore [43]. Because lions do not systematically transport prey, there is, ostensibly, little possibility for them to create bone assemblages. One interpretation of early archaeological sites is that carcasses abandoned by felids were habitually transported to certain locations by early hominins for scavenging purposes [18]. This is the "passive scavenging" hypothesis, in which medium and large ungulate carcasses abandoned by large felids in riverine alluvial forests during the dry season offered scavenging opportunities to early hominins [15]. Alternative hypotheses have produced the 'hunting versus scavenging' debate, which has resulted in different interpretations of early hominin behaviour in Bed I at Olduvai Gorge, not least the FLK Zinj site (cf. 'Summary' of the controversy in ref 29).

Previous interpretations of early archaeological sites assumed that large felids such as lions do not accumulate carcasses. Thus, the presence at early Pleistocene sites of skeletons of medium-size ungulates bigger than those normally hunted by the leopard could not be attributed

theoretically to a felid. However, in some cases, large felids have been proposed as the primary accumulating agent at some paleoanthropological sites [29,64], but, problematically, these interpretations lacked a modern proxy.

The present study analyzes an extensive collection of modern wildebeest carcasses seasonally accumulated by the same type of carnivore in the Southern Serengeti. This carnivore site is located in Olduvai Gorge (Tanzania), which lies in the short-grassland ecological unit of the Serengeti National Park (SNP). The accumulating agent in the site presented here is known to be a carnivore because bones with conspicuous damage inflicted by a carnivores were collected in 2012, and new bones were found the following year at the same site. This implies that an accumulating agent has been actively bringing carcasses into the site between 2012 and 2013. Furthermore, the age-class profile documented at the site does not correspond with a catastrophic event [65]. The only prey present at the site is the blue wildebeest (*Connochaetes taurinus* Burchell, 1823), making the Olduvai carnivore site (OCS) the first documented faunal assemblage in Africa containing the remains of just one ungulate species. The aim of this paper is to identify the carnivore(s) involved in the accumulation and modification of these wildebeest carcasses. Analyses of skeletal-part representation, bone density, breakage patterns and tooth marks, along with an ecological approach to prey selection by the large carnivores of the Serengeti were carried out. The results show that this bone assemblage may be the first made by lions ever documented, although other carnivores (namely spotted hyena) may have acted in the modification of the bone assemblage post-depositionally. Because we now know that lions may accumulate carcasses, this finding requires a re-evaluation of the interpretations of some early archaeological sites. Furthermore, the new data presented here may be useful in future taphonomic research carried out in Pleistocene sites from Africa, Europe, Asia, North America and the northern part of South America, where large lion-like felids may have generated bone assemblages in those paleoecosystems [5].

## MATERIAL AND METHODS

All necessary permits were obtained for the described study (Tanzania Commission for Science



**Figure 15. : Location of the OCS site. a) Excavation work on the slope where the wildebeest bones were concentrated in 2012. b) One of the wildebeest carcasses recovered in 2012.**

and Technology: COSTECH permit: 2014-174-ER-2006-115). The specimen numbers studied were 1-4533. The specimens involved in the study are publicly deposited in the Instituto de Evolución en África (IDEA, Madrid, Spain) and in the Research station of Olduvai (Olduvai Gorge, Ngorongoro Conservation Area, Arusha, Tanzania).

Olduvai Gorge is a valley at the western margin of the Eastern Rift Valley in northern Tanzania. The valley cuts the Serengeti Plain, which extends about 110 km northeast toward Lake Victoria [66]. Olduvai Gorge is located in the short grassland ecological unit of the Serengeti ecosystem [67]. The Olduvai Paleoanthropology and Paleoecology Project (TOPPP) has been conducting on-going research at Olduvai Gorge since 2006. During the 2012 field season (carried out in June and July), the team located a modern carnivore-made bone assemblage in a gully close to the third fault of the gorge. It is composed exclusively of wildebeest bones with conspicuous carnivore marks. The bones were concentrated on a slope situated close to a river course with an associated riparian forest (Fig. 15). During the 2013 field season, new fresh wildebeest bones were found at the site, and we concluded that the site was active.

In 2012, the team collected and excavated all the bones found at the slope of the site, along with bones dispersed at a distance up to a radius of 15 meters. In total, 4107 wildebeest bones were recovered. In 2013 the team collected all the bones found at the site: 426 wildebeest

bones. This amounts to a sample of 4533 wildebeest bones in total.

#### SKELETAL PART REPRESENTATION AND BONE DENSITY

In order to determine how many individuals were present and their anatomical profiles, we quantified skeletal part representation. Each specimen was identified according to element, bone portion (in the case of limbs, these are proximal/distal epiphysis or diaphysis) and bone section (in the case of limbs, proximal/distal epiphysis, near-epiphysis shaft, and midshaft). The minimum number of elements (MNE) was calculated following Yravedra and Domínguez-Rodrigo [68]. This comprehensive method takes into account anatomical landmarks, the location of the shaft fragment on the complete bone as well as the size of individuals and relative age as reflected in cortical texture and body size. Minimal numbers of individuals (MNI) were obtained by siding paired bones and considering their age [69]. Several indices were derived from the MNE estimates: a fragmentation index (NISP:MNE ratio) and the minimum number of animals units (MAU) [7]. In order to obtain a standardized percentage (% MAU) these values were divided by the highest MAU value in the assemblage. The %MAU values were correlated with density estimates for the wildebeest skeleton, in order to assess density-mediated biasing processes [70]. We averaged density values for several scan sites to achieve



the most conservative estimate for each complete bone element.

In order to determine the carnivore type involved in the accumulation of the carcasses, the skeletal representation documented in three spotted hyaena dens -Syokimau [60], Amboseli [48] and Masai Mara [71]- and 3 leopard dens -Hakos River and Portsmut [8]) and the John Nash Nature Reserve den [51]- were compared with the results obtained from the OCS assemblage through Principal Component Analysis (PCA), cluster analysis (CA) and Random Forest (RF) performed in R ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)). Both PCA and CA were made using the “FactoMineR” library.

Blue wildebeest is size 3 as defined by Bunn [10]. The skeletal part representation data taken from the modern spotted hyena den samples are those which correspond with prey size 3 (Syokimau- MNE=177; Masai Mara- MNE=666; Amboseli- MNE=108). The skeletal part representation taken from the modern leopard dens studied by Brain [8] are those corresponding also to prey size 3 and prey size 2-3 (Portsmut- MNE=15; Hakos River- MNE=128). The skeletal part representation from the modern leopard den studied by Ruiters and Berger [51] corresponds to prey size 2, because they did not recover any prey species from size 3 (MNE=221).

Anatomical profile analysis was carried out via PCA, CA and RF because these statistical methods are powerful exploratory/confirmatory multivariate methods (PCA, CA) and also because one of them is constructed around a great classifying algorithm (RF). PCA distributes data in a Euclidean space by using maximizing variance differences. It reduces multivariate dimensionality using components (structured as combinations of variables using eigenvalues). CA groups sets of objects according to their overall similarity or/and differences depending on the method. In the present analysis, the unweighted pair-group average (UPGA) linkage method was used. CA uses (in the present work) Euclidean distances and, therefore, makes it quite compatible with PCA, with which it can even be combined (by doing CA on PCA loading scores).

Regression methods built in the form of a tree, which create decision nodes indicating a consecutive chain of variables with their corresponding attributes. This is done in the form of branches showing the decision's choices, which end up in terminal nodes displaying the result of classification according to specific combinations of

decisions. This decision process is carried out through recursive partitioning of data. One of the major advantages of decision trees is that they accept combinations of numerical and categorical variables and is not limited by requirements of typical parametric tests, such as normality or heteroscedasticity. RF averages ensembles of decision trees. The algorithm uses a small random number of the data set variables, instead of all the variables. Each selection produces an independent tree. Bootstrap aggregation, more commonly known as bagging, is the common procedure of random forests, which splits a training data set into multiple data sets derived from bootstrapping. RF thus produces a selection of variables that are important for correct classification of the analytical set. RF produces hundreds of trees that are repeatedly fitted to bootstrapped sets of data. The results are contrasted against a validation test, from the observations (about one third) not used for the training data set. These observations are referred to as out-of-bag (OOB) observations. RF produce estimates on how many iterations are needed to minimize the OOB error. The importance of each response variable is determined by mean decreased error (MDE) for regression trees (RT), whereas the Gini index is more useful for classification trees (CT). After selecting a number of trees (e.g., 2000) the algorithm averages the results and produces a robust classification method, which avoids overfitting of results to data, as is more common in standard decision and regression trees. For the present study, the “randomForest” R library was used.

For the analysis of skeletal part profiles, the variables used in the PCA, CA and RF were %MAU of each skeletal element: skull, mandible, vertebrae (cervical, thoracic, lumbar and caudal), ribs, scapulae, pelvis, humerus, radius, ulna, femur, tibia, metapodials, carpals/tarsals, phalanges and others. Thus, a total of 19 variables were used. The analysis of complete long bones involved the six long bones (humerus, radius-ulna, metacarpal, femur, tibia and metatarsal). The variables used for the analysis of furrowing on long bones involved the proximal and distal ends of all long bones but metapodials, which are commonly abandoned unmodified by felids. This implied the use of 9 variables (proximal and distal end of humerus, radius, femur, tibia and proximal ulna). A more thorough description of each of the variable sets and their results can be seen in S1Tables.

## ORIENTATION PATTERNS

The orientation pattern of bones indicates the degree of post-depositional disturbance in assemblages. Skeletal part representation may be biased due to physical processes (such as water flow) or gravity-induced resedimentation occurring during the biostratigraphic stage of site formation [72]. These processes can be detected through the analysis of bone orientations. The orientation of a random sample of 239 bones from the OCS bone assemblage was measured following criteria summarized in Domínguez-Rodrigo and García-Pérez [72]. Three statistical analyses were carried out to test the isotropy of the sample: Rayleigh, Kuiper and Watson tests performed in R.

## BREAKAGE PATTERNS

The frequency of complete long bones was calculated and compared with the frequencies reported from the Amboseli and Masai Mara spotted hyaena dens (data from ref 48) for prey size 3. The percentage of circumference preserved in each limb bone was recorded following the system created by Bunn [10]: type 1 shafts preserve < 50% of their circumference, type 2 shafts preserve more than 50 % of their circumference but less than 100 % and type 3 shafts preserve 100 % of their circumference. These results were compared to those recorded from the Syokimau spotted hyaena den for prey size 3 [60]. Additionally, the fracture type (green or dry) was noted for each fragment [73] and the angles of the oblique fractures (angle formed by the fracture surface and the bone cortical surface) were recorded using a goniometer [74-75]. The results were compared with those reported in experiments carried out with carnivores (static loading) and hammerstone percussion (dynamic loading) [74].

Notches along the breakage planes were recorded and assigned to one of the following types: single (A), incomplete (B), double-overlapping (C) and double-opposing (D) [76].

## BONE SURFACE MODIFICATION

Following the criteria summarized by Blumenschine et al. [77], all conspicuous and inconspicuous tooth marks on bone specimens were identified with the aid of a 15 x hand lens. The sample was stratified according to bone density:

cancellous bone (from epiphyseal sections) and dense cortical bone (from diaphyseal sections). Conspicuous pits were measured in length and breadth, following the methodology described in Andres et al. [78]. The results were compared to those recorded for lion and spotted hyaena [78], and leopard and cheetah [30].

Carnivores show a redundant carcass consumption behavior, which leaves a regular pattern in the way that long bones are modified [7]. Furrowing patterns were recorded from the OCS sample and then were compared with the patterns reported for lion (data from ref 79, and unpublished data from Gidna) and spotted hyaena kills (data from ref 80) for prey size 3. A recent study has developed a new methodology to identify bone destruction made by different kinds of carnivores [81]. Domínguez-Rodrigo et al. [81] devised the term “taphotype” to define each bone modification type according to damage documented per long bone quadrant. The taphotypes documented from lion and spotted hyaena kills show clear differences on long bone modification patterns [81]. We applied this new methodology to the OCS sample, and the results were then compared with the taphotypes recorded from lion and spotted hyaena kills, through a CA (correspondence Analysis) performed in R.

## RESULTS

### SKELETAL PART REPRESENTATION

Fifty-five wildebeest were recovered at the site: 5 yearlings and 50 adults. Table A in S1Tables shows the NISP, MNE, MAU, % MAU and NISP/MNE. Wildebeest are represented by fairly complete skeletons at the OCS (**Fig. 15**). This could indicate a complete transport of the carcasses carried out by the carnivore, which is typical of felids. PCA and CA support this hypothesis. A PCA yielded a two-component solution that accounted for 78.58% of sample variance. The first component alone explained more than 60% of the total sample variance. This component was determined (with correlation scores >0.9) by the distribution of ribs, innominate, ulnae, cervical vertebrae, thoracic vertebrae, mandibles and metacarpals in all the assemblages. Lumbar vertebrae, skulls and tibiae were the most important variables for the second component (Table B in S1Tables). As seen in **figure 16**, skeletal part representation differs according to carnivore type. The

Euclidean spatial distribution clearly separates the frequency of bone elements found at the hyaena dens from that found in leopard-made bone accumulations. The skeletal representation from OCS is similar to the skeletal patterns recorded at leopard assemblages.

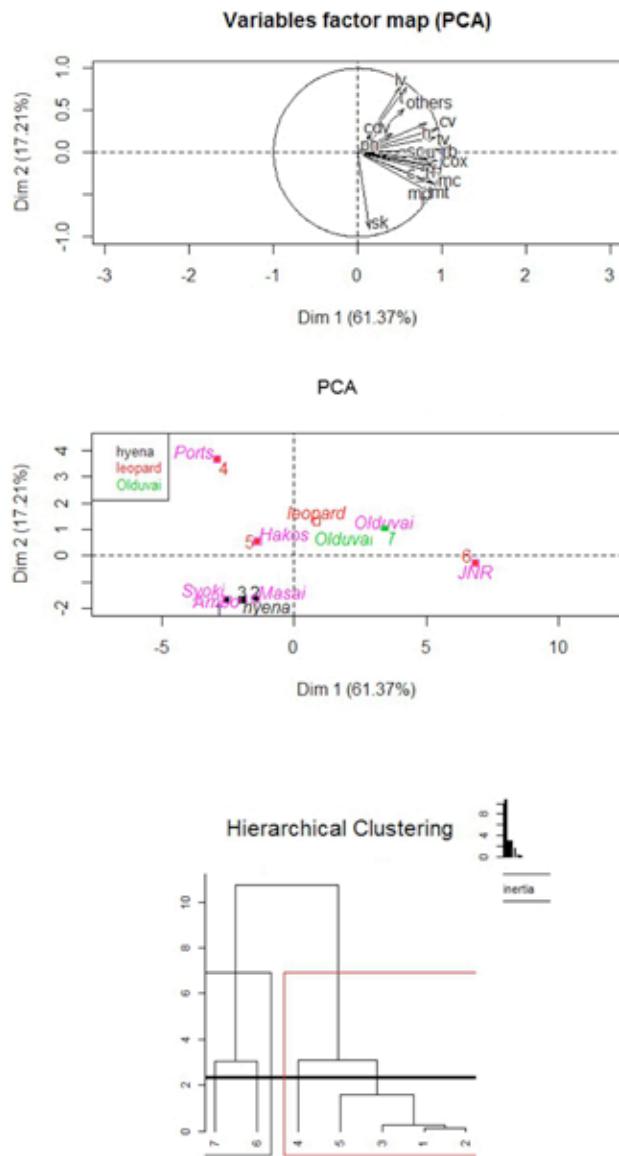


Figure 16 Variable factor map (a) and distribution of samples (b) in the two-component PCA solution for the analysis of skeletal part profiles and their use in discriminating felid and hyenid bone assemblages. C, Hierarchical cluster analysis using the same samples as PCA. Key for PCA: sk: skull, md: mandible, cv: cervical vertebrae, tv: thoracic vertebrae, lv: lumbar vertebrae, cdv: caudal vertebrae, rb: rib, sc: scapula, cox: innominate, h: humerus, r: radius, u: ulna, mc: metacarpal, f: femur, t: tibia, mt: metatarsal, c\_t: carpal/tarsal, ph: phalanges. Key for CA: for leopard dens (numbers 4,5 and 6; data from ref 8, 51), spotted hyaena dens (numbers 1,2 and 3; data from ref 60, 48, 71) and for the OCS (number 7).

The RF test produced a solution in which the OOB error stabilized after 1500 trees (Fig. 17). The result produced an OOB estimate of the error rate of 16.67%. The solution is correct over 83% of the time. The mean decreased Gini value showed that the most important variables were thoracic vertebra, tibia, lumbar vertebra and the category called “others” mostly composed of cancellous bones (sacrum, sternum, sesamoid, patella, malleolus). The probability yielded by the RF that the carcasses from the OCS were transported by a felid is around 76%, thus corroborating the results obtained in the PCA-CA. The study of the bone density shows that there is a significant relationship between survivorship of the bone elements and their density values (Spearman’s rank correlation rho= 0.7565892; p-value = 0.0002791). This suggests that density-mediated factors and processes biased the original bone accumulation in a meaningful way (Fig. 18). This implies that carcasses prior to the intervention of these density-mediated factors must have been even more complete than reported here.

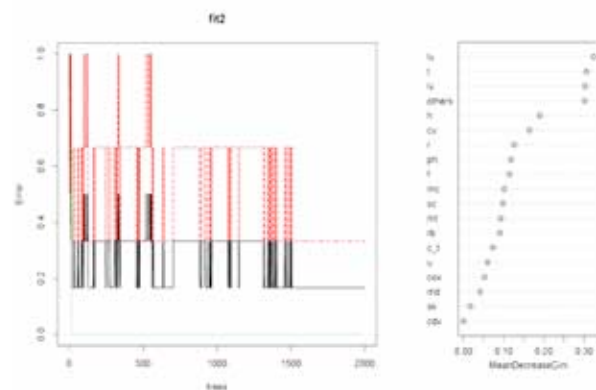
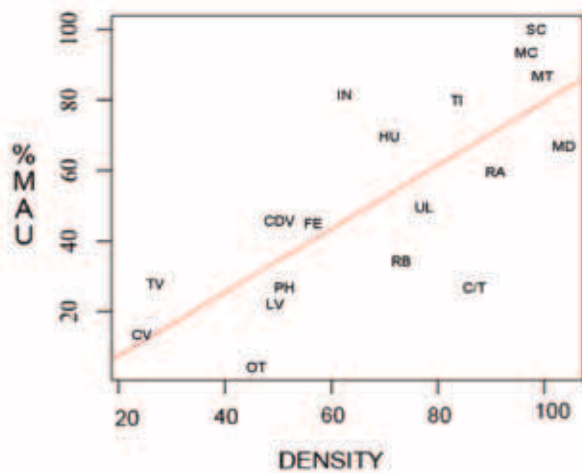


Figure 17. Random forest analysis for the skeletal part representation. Left, error rate for hyenas (Green), felids (Red) and combined oob error rate (black). Stabilization of error was achieved after 1500 decision trees. Right, gini index showing the most important variables for the most accurate classification. The most influential variables are shown on top. (data from ref 8, 51, for leopard dens and data from ref 60, 48, 71, for spotted hyaena dens). Key: cv: cervical vertebrae, tv: thoracic vertebrae, sk: skull, lv: lumbar vertebrae, ph: phalanges, cdv: caudal vertebrae, f: femur, rb: rib, c\_t: carpal/tarsal, u: ulna, r: radius, h: humerus, cox: innominate, t: tibia, md: mandible, mt: metatarsal, mc: metacarpal, sc: scapula.

## ORIENTATION PATTERNS

Table C in S1Tables shows the results of the statistical analyses of isotropy applied to the OCS assemblage. The Rayleigh test value shows that

probably due to the combination of water and steep slope (during the rainy season) may have rearranged bones and even transported some of them downslope. This may have some repercussions to the differential distribution of all skeletal elements in the collection.



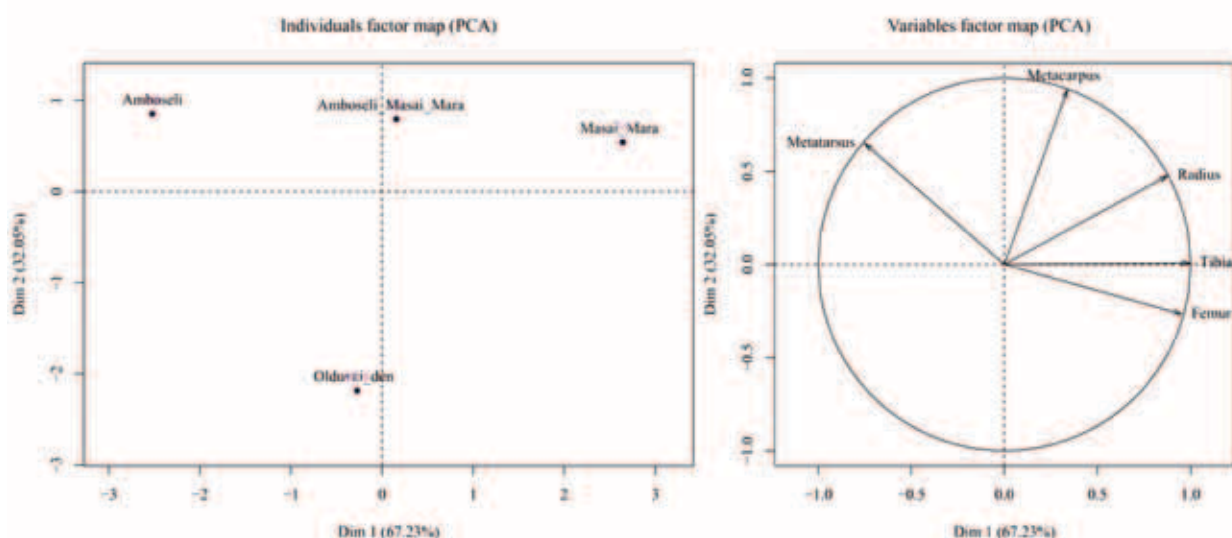
**Figure 18.** : Plot showing survivorship values (%MAU) at OCS compared to density (%) values for the wildebeest skeleton (ref 70). Key: cv: cervical vertebrae, tv: thoracic vertebrae, ot: others, lv: lumbar vertebrae, ph: phalanges, cdv: caudal vertebrae, fe: femur, rb: rib, c/t: carpal/tarsal, ul: ulna, ra: radio, hu: humerus, in: innominate, ti: tibia, md: mandible, mt: metatarsal, mc: metacarpal, sc: scapula.

the sample is anisotropic. The Kuiper and Watson tests show more than one recurrent orientation is documented in the sample. This indicates that some post-depositional disturbance,

## BREAKAGE PATTERNS

Table D in S1Tables shows the frequency of complete long bones found at OCS. These data were compared to the frequency of complete long bones recovered from two spotted hyaena dens, Amboseli and Masai Mara (data from Kerbis-Peterhans, 1990). No data on this variable has been published for felid-accumulated assemblages. The PCA shows clear differences between the spotted hyaena dens and the OCS assemblage (Fig. 19). The OCA yielded a two-component solution, which explains 99.28% of the total sample variance. The first dimension (67.23% of sample variance) is accounted by the frequency of complete tibiae, femora and humeri. The second dimension is accounted for the representation of complete metapodials (Table E in S1Tables). This two-component solution suggests that OCS does not resemble any of the versions of the assemblages documented for spotted hyenas, because bones (especially metapodials) survive complete in much higher rates than documented among hyenas.

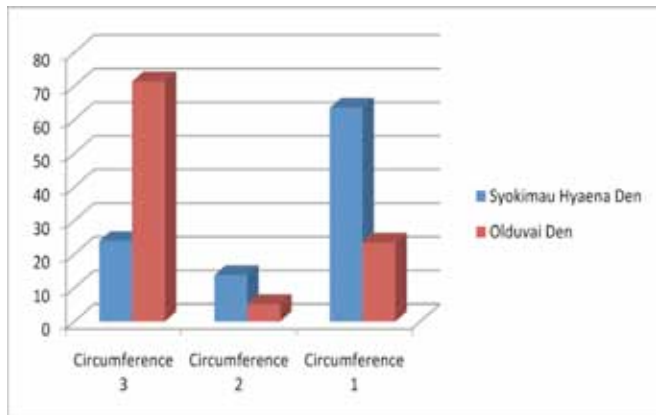
A total number of 1442 bone specimens could be identified as bearing green and/or dry breakage planes (Table F in S1Tables). Of these, 593



**Figure 19.** Variable factor map (right) and distribution of samples (left) in the two-component PCA solution analyzing complete long bones frequencies from Amboseli and Masai Mara spotted hyaena dens (data from ref 48) and OCS.



specimens showed green breaks and 996 had dry breaks. Most of the dry breaks were observed on axial bones (n= 641), with the remainder documented on long bones (n= 351) and compact bones (n= 3). Green breaks were documented in



**Figure 20.** Limb shaft circumference type for Syokimau spotted hyaena den (data from ref 60) and OCS. See definition of types in text.

higher numbers on long bones (n= 341) and axial bones (n= 248), and less frequently on compact bones (n= 3).

A total of 37 notches were identified. Most of the notches were either of type D (n= 12) or incomplete (n= 10) (Table G in S1Tables).

Another diagnostic variable is platform angle. Static loading from carnivore breakage creates more right-angled fracture planes than hammerstone-broken bones through dynamic loading. Alcántara et al. [74] showed that oblique planes were more informative of the type of loading (dy-

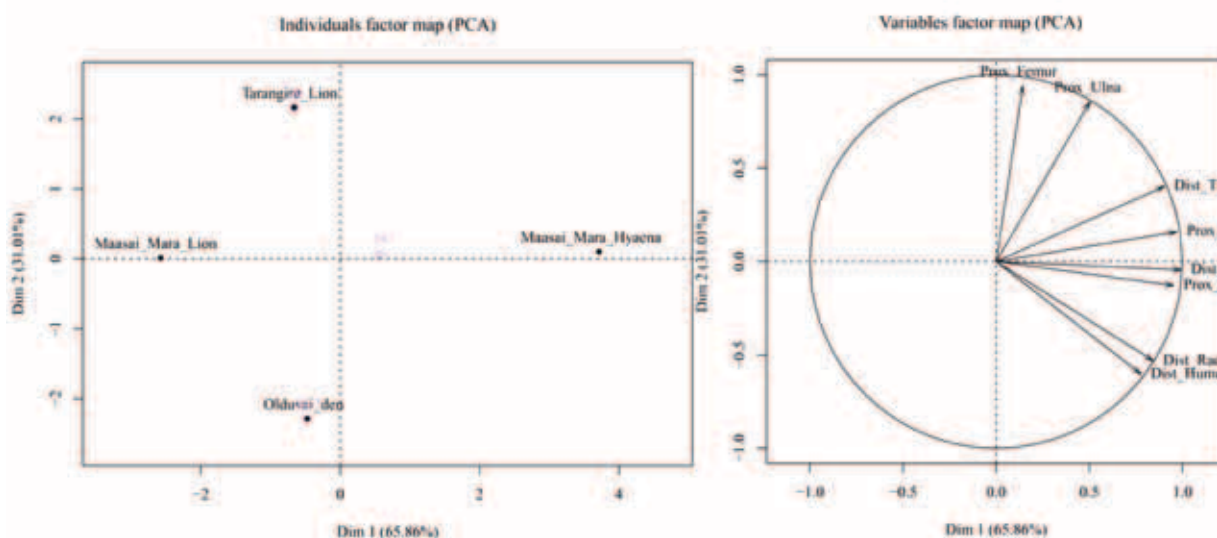
namic versus static) than longitudinal and transversal planes. Table H in S1Tables shows the results for the fracture angle for the OCS, which are similar to those obtained for oblique breakage planes after carnivore consumption.

When analyzing the distribution of Bunn's [10] circumference types on long bones, circumference type 3 (complete section) is the most frequent and type 1 and 2 are the least frequent at the OCS

(Fig. 20). This pattern is different from those found at the spotted hyaena dens where circumference type 1 is the most frequent, because these carnivores cause high degrees of bone breakage.

#### BONE SURFACE MODIFICATION

About 4.5% of the OCS specimens bear tooth marks (Table I in S1Tables). Cranial elements, compact bones and the axial skeleton (vertebrae/ribs) are the least tooth-marked elements. Although the axial skeleton was not heavily modified by carnivores, vertebrae show some carnivore damage (Table J in S1Tables). The thoracic and lumbar vertebrae were the most affected axial elements. On the other hand, long bones are the most highly tooth-marked elements. Humerus and femur are the most tooth-marked long bones and tibia is the least tooth-marked. The midshaft portions of long bones are more frequently tooth-marked than epiphyses (Table K in S1Tables).



**Figure 21.** Variable factor map (right) and distribution of samples (left) in the two-component PCA solution analyzing furrowing patterns for lions (data from ref 79 and unpublished data from Gidna), spotted hyaenas (data from ref 80) and OCS. The OCS assemblage shows similar amount of furrowing to the lion samples (all with negative values in the first component), but more than the lions because distal ends of humeri and radii are more furrowed (as in hyenas), hence the separation on the second component



Figure 21 shows that the furrowing patterns reported at spotted hyaena dens and in lion kills are different. A PCA yielded a two-component solution, which explains 96.87% of the total sam-

ple variance. The first component accounts for 65.86% of the sample variance. The furrowing patterns that are most influential in the loading scores of the PCA are those found in the distal

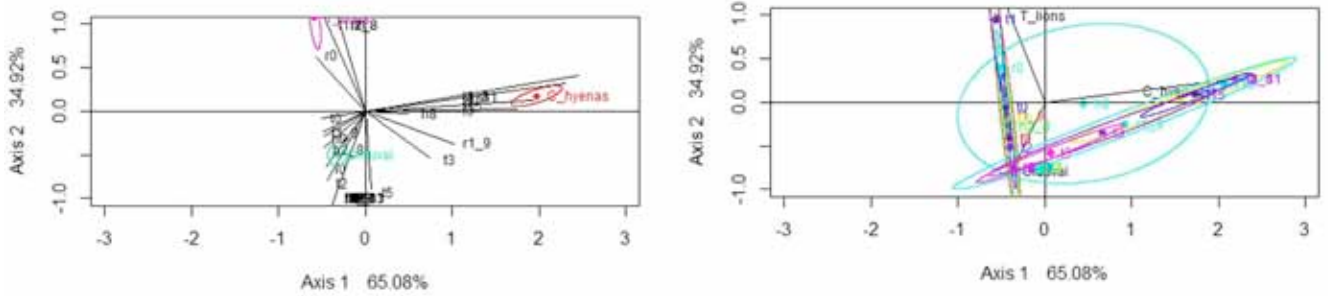


Figure 22. Taphotypes for lions (pink), spotted hyaena (red) (data from ref 81) and the OCS (green), according to CA. Notice the separation of the confidence interval between the felid and the hyenid samples and the overlap of both with the OCS sample, which is most closely associated with the confidence ellipse of the felid sample.

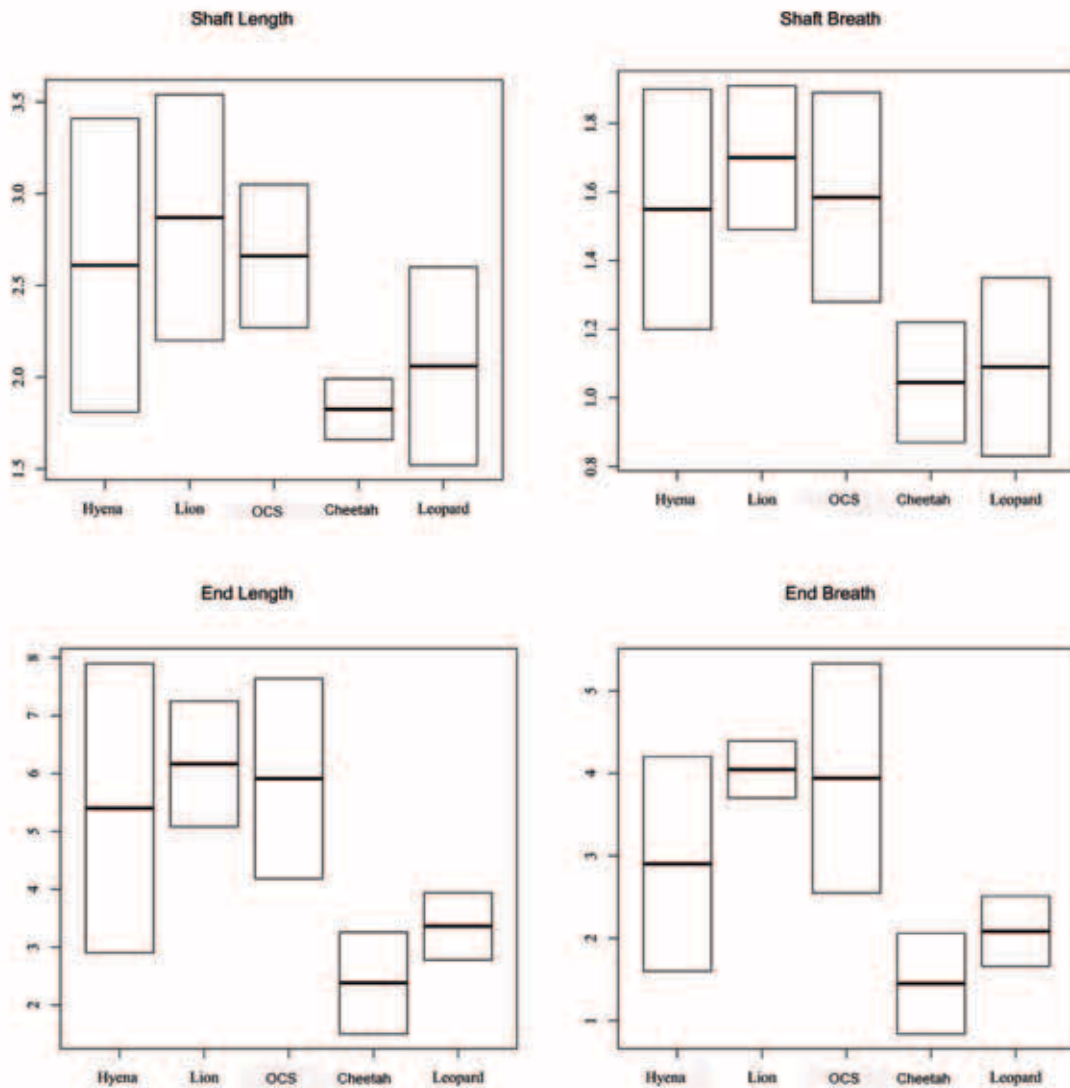


Figure 23. Pits size for the spotted hyena, lion, OCS, cheetah and leopard. Data for the spotted hyena and lion from ref 78. Data for the cheetah and leopard from ref 30.

femur, proximal tibia and proximal radius (Table L in S1Tables). The result documented in the OCS sample do not coincide with the patterns of these carnivores (Fig. 21). OCS coincides with the Tarangire lion sample on the first component, but diverges from it in the second component, with a higher damage reported for distal humeri and distal radii, suggesting a two-patterned process (felid-hyenid?), instead of just a single felid or hyenid scenario. The taphotype study shows the same distribution (Fig. 22). A correspondence analysis (CA) yielded a two-dimension solution with an ideal result, explaining 100% of the sample inertia. The first dimensions alone accounted for 65% of the sample inertia. The CA clearly separates the damage inflicted by the spotted hyaena and lion on long bones, but the OCS assemblage shows no direct match to any of these carnivores. Nevertheless, when the confidence intervals are introduced in the CA analysis (Fig. 22), distinctive taphotypes of the lion and spotted hyaena are included in the OCS sample (see Fig. B, C, D, E, F in S2Images for taphotypes examples). This is a clear indication that OCS is the result of the intervention of more than one agent in the modification of bones.

Tooth pit size is shown in Figure 23. The size of pits on shafts shows extensive overlap between small (e.g. leopard) and large carnivores (e.g. spotted hyena and lion) and the OCS sample. Overall, the OCS sample matches the pit size recorded from large carnivores (e.g., spotted hyena and lion), but the taxon involved cannot be differentiated.

## DISCUSSION

All the taphonomic results support a felid agency in the formation of the Olduvai bone assemblage. Given the lack of direct observation of the formation of OCS, our interpretation is inferential. Alternative hypotheses, such as a catastrophe, natural death or other carnivores present several conflictive interpretations and none of them fit the data well (see Table M in S1Tables). We will discuss this in the following sections, using the main taphonomic variables analyzed. We understand that decades of research have not documented any accumulations made by lions. However, we also report here (and in ref 65) that the purported lion behavior that may account for this bone accumulation is rather exceptional and caused by specific ecological factors that deter-

mine that the area is occupied by nomad lions. We do not believe that lions accumulate bones systematically as other carnivores (e.g., hyenas and, more sporadically, leopards) do. However, we believe that under certain conditions, such as those reported below, they certainly may do it.

### SKELETAL PART REPRESENTATION

Skeletal part representation is one of the diagnostic features used to discern the carnivore(s) responsible for bone accumulations recovered at modern dens and archaeological sites. Felids usually transport more complete carcasses [51,82] than the dismembered skeletons transported by hyaenids to their dens. Sometimes carcasses consumed by felids show anatomical connection and most or all the bones of the skeleton are represented [51]. In contrast, spotted hyaenas sometimes carry partial carcasses or single bones to their dens: lactating females for cubs and subadults for individual consumption, or occasionally because prey was killed close to the den [83-85]. Partial carcasses of small bovids such as gazelles are sometimes carried to dens [85], but spotted hyaenas generally accumulate isolated bones [45]. Complete wildebeest skeletons are represented at the Olduvai assemblage (Table A in S1Tables). Some nearly complete wildebeest carcasses were recovered during the excavation process (Fig. 15). Figure 16 shows these differences in skeletal part representation depending on the carnivore type (felid or hyenid) according to PCA. Figure 2 also shows that the OCS is most similar to the skeletal part representation documented in leopard dens. The skeletal part representation from the OCS (with some complete wildebeest carcasses) is similar to the characteristic skeletal representation documented for felids (Fig. 16). The cluster analysis and RF also support this assertion (Fig. 17). The probability of the OCS having been generated by felid action is higher than 75 % according to RF. However, the skeletal part representation may be conditioned by other variables distinct from the differential transport of prey carried out by carnivores. The bone density from the sample of wildebeest skeletons [70] shows positive correlation with the %MAU values, which means that there is a bone density bias in the preservation of the assemblage (Fig. 18). This would not be expected if lions alone had formed the assemblage. It indicates that a durophagous carnivore may have intervened. These results su-

uggest that a felid produced the bone accumulation and a hyaenid further modified it.

Despite the completeness of the skeletons recovered, some bones are less frequently represented, such as ribs and vertebrae (Table A in S1Tables). Spotted hyenas usually destroy the axial skeleton (ribs/vertebrae) during the consumption of their prey [7,22]. The low frequency of these elements at OCS (in relation to MNI) could indicate that spotted hyenas also intervened in the modification of the bone assemblage. Moreover, orientation patterns of the sample show that some physical process modified the assemblage. Maybe the water flow occurred during the wet season transported part of the bones downslope and may have modified the original skeletal part representation. Other processes such as trampling may have contributed to the documented anisotropy too.

#### BREAKAGE PATTERNS

Of the extant large-bodied carnivores, felids are the most specialized flesh-eaters, with teeth developed almost exclusively for meat-slicing (although there are some exceptions, such as the jaguar). They primarily eat the meatier and softer parts of a carcass. Many of their physical features show adaptations toward obtaining flesh by capturing and killing animals that they then consume [5]. On the other hand, hyaena dentition is adapted for breaking bones to extract nutrients [44]. Thus, bone breakage patterns are different depending on the carnivore type (i.e. felids vs. hyenids) involved in the consumption of the prey. Felids do not fragment long bones as frequently as canids and hyaenids [37,86]. OCS preserves 209 complete long bones, which comprises about 47% of the long bone elements. The PCA performed with the number of complete long bone elements from two spotted hyaena dens (Masai Mara and Amboseli, data from ref 48), clearly separates the patterns found at spotted hyaena dens from that found at OCS (Fig. 19). However, 221 long bone specimens show exclusively green fracture (Table F in S1Tables). The fracture angle suggests that the bone breakage was carried out by a carnivore. The angles of the oblique fractures can be attributed to the static loading characteristic of carnivore bone breakage (Table H in S1Tables). When comparing the circumference section type of long bones, no correlation between the breakage patterns found at spotted

hyaena dens and those recovered from the OCS is documented (Fig. 20). Bone breakage carried out by spotted hyenas generates assemblages where Type 1 is predominant [10,87]. The circumference type which predominates at the OCS is Type 3 (complete section), which means that this bone assemblage is less fragmented than those bone assemblages broken by spotted hyenas (Fig. 20). The number of notches documented at the OCS is 37, which comprises only 0.8 % of the sample. Spotted hyaena dens show higher frequencies of notches, for example 16.7% of them are documented at the Masai Mara spotted hyaena den [29]. Thus, the long bone breakage pattern from the OCS surely was conducted by a carnivore, but the complete long bone frequencies, circumference type distribution and the frequency of notches show no correlation with the intensity of bone breaking inflicted by spotted hyenas in their dens.

One of the most diagnostic features of felid damage is the relatively high frequency of complete bones [37]. The breakage pattern described at the OCS does not correspond with previously documented felid behaviour. The skeletal part representation suggests a felid as the primary accumulating agent. The breakage pattern found may correspond with a secondary access by another carnivore type (i.e. hyenid) to the carcasses accumulated (see also discussion in the tooth mark section). This could explain why some bones are fragmented, which is unusual after felid consumption, and why the breakage patterns do not correspond with the damage found at spotted hyaena dens, either. Spotted hyenas may have intermittently scavenged some bone elements from the assemblage

#### BONE SURFACE MODIFICATION

OCS shows a very low frequency of specimens bearing tooth marks. Only 7% of the sample shows some kind of carnivore damage, including furrowing on epiphyses. This is an extremely low frequency compared to the frequency found at spotted hyaena dens. For instance, two spotted hyaena dens, Syokimau and Kisima Ngeda den 2 [60,63], show a frequency of 34.8% and 44%, respectively. As we have seen above, the complete wildebeest skeletons are represented. Spotted hyenas usually create bone assemblages where limb elements predominate, because the axial skeleton (vertebrae/ribs) is consumed at kill si-

tes [7,22]. OCS contains 363 vertebra elements (leaving out the caudal elements). Only 20.7% of these elements show carnivore damage. It has been argued that tooth marking on the ends on the apophyses may be a characteristic pattern of felid consumption of vertebrae [37,79]. The most affected elements after felid consumption are the thoracic and lumbar vertebrae [79]. OCS shows the same patterns: only 3.5% (n=5) of cervical vertebrae are modified, while 25.5% (n=41) of thoracic vertebrae and 50.9% (n=29) of lumbar vertebrae were modified. After felid consumption of the vertebrae, the centrum remains intact [79]. Only 7 vertebrae from the OCS show damage on the centrum, while the remainder (n=68) show damage only on the apophyses (Fig. A in S2Images). The modification pattern of the axial skeleton from the OCS shows the same pattern that has been documented for felids. Thus, the total number of tooth-marked specimens and the carnivore damage documented on the axial skeleton do not show the pattern expected if spotted hyaenas were the primary agent in the consumption sequence of the carcasses. Conversely, these features point again to a felid as the accumulating agent of the wildebeest carcasses.

However, the access order of the carnivores to the bone assemblages has been traditionally tested through tooth marks frequencies registered on long bones. This is because most of the methodological approaches developed for carnivore taphonomy have been created to test whether carnivores or humans were the primary agents responsible for bone accumulations at sites. Blumenschine [17] showed that the frequencies of tooth marks on different portions of long bones (epiphysis, near-epiphysis or shaft), could indicate the access order of carnivores to carcasses. Primary access to carcasses by spotted hyenas shows a high percentage of midshaft fragments bearing tooth marks (>75%). Secondary access by the spotted hyena to the simulated archaeological sample created by Blumenschine shows a very low frequency of tooth-marked midshaft specimens (5-15%). According to these observations we would expect tooth mark frequencies of >75% on the midshaft fragments in the bone assemblages created by the spotted hyena. The OCS assemblage shows 15.3% of midshaft specimens bearing tooth marks. This is a very low frequency compared with the 75% expected after spotted hyena consumption of the carcasses [17-18]. Hence, the frequency of tooth marks on the

midshaft again shows that the pattern documented at the OCS does not match with that expected if the spotted hyaena was the primary agent accumulating the bone assemblage.

Actualistic studies have also been conducted with carcasses consumed by lions in the wild [79-88]. These studies show that the humeri and the femora are the most frequently tooth-marked bones and the tibia the least tooth-marked element. The OCS assemblage shows the same carnivore damage frequencies on the long bone elements (Table K in S1Tables). On the other hand, almost 99% of all complete long bones from the carcasses consumed by lions bore less than ten marks on the shaft [88]. This feature was also found with carcasses consumed by leopards: complete long bones rarely show more than 3-5 tooth marks [86]. Therefore, the low frequency of tooth marks on midshaft of complete long bones is characteristic of primary access of felids to carcasses. All the long bones from the OCS bear less than 10 tooth marks on the shafts. The low frequency of tooth marks on the shafts indicates that a felid consumed the meat of the wildebeest. Moreover, lions inflict fewer tooth marks on the shafts (6.1%) than on the epiphysis (35.1%) [88]. However, the frequency of tooth-marked specimens on epiphyses (5.6%) is lower than on shaft specimens (15.3%) at the OCS (Table K in S1Tables). As we have seen earlier, the spotted hyena may have acted in the modification of the bone assemblage by scavenging part of the elements, given the breakage patterns and the skeletal part representation results. Surprisingly, the percentage of midshafts bearing tooth marks from the OCS (15.3%) is consistent with the expected percentage (5-15%) in secondary access of spotted hyenas to an archaeological site [17]. Bone-crushing carnivores can significantly bias the skeletal part abundances by deleting less-dense limb bone epiphyses [19,21]. The variables which quantified the bone destruction inflicted by the different carnivores (furring patterns and taphotypes) may shed more light on this discussion. **Figure 21** shows that there are differences between the furring patterns recorded at the spotted hyena dens and those documented at lion kills. Nevertheless, the furring pattern from OCS does not match any of the two carnivores compared. Likewise, **figure 22** shows that the taphotypes reported from the spotted hyena and lion kills are different. Again, OCS shows no direct correlation with the tapho-



types of these two African carnivores. But, when the confidence intervals are introduced (Fig. 22), we can see that distinctive lion and spotted hyena taphotypes are included in the OCS sample. Accordingly, we can conclude that both carnivores inflicted furrowing damage on the wildebeest long bones. The secondary access of the spotted hyena to the assemblage may delete some long bones epiphyses, thereby producing a decrease in the number of epiphyses bearing tooth marks.

On the other hand, it has been argued that pits size could be used to distinguish small from large carnivores [64,78,89-91]. Pits > 4 mm. have been observed in carcasses consumed by large carnivores (e.g., hyenas, lions, large dogs), but smaller tooth marks could be attributed to both small and large carnivores [64,78,90-91]. **Figure 23** shows some overlapping in the size of pits on shafts from the OCS and those inflicted by the leopard, lion and spotted hyena. Overall, the result from OCS matches those expected after the consumption of prey carried out by a large carnivore (e.g. lion, spotted hyena), but the taxon involved cannot be discerned through this analysis.

In sum, the number of tooth-marked specimens, the carnivore damage documented on the axial skeleton, the frequency of tooth-marked midshafts and the number of marks on shafts per complete long bone suggests that felids were the prime consumers of the carcasses. The frequency of tooth-marked epiphyses and midshafts, furrowing patterns and taphotypes show that both lions and spotted hyenas modified the bone assemblage. Given that lions do not usually follow hyenas in bone modification, it is safe to assume that lions preceded hyenas in bone modification at the Olduvai assemblage. The presence of complete long bones and elements of the axial skeleton also indicate that hyenas only partially modified the bone assemblage.

#### CARNIVORE BEHAVIORAL ECOLOGY

Lansing et al. [85] pointed out the importance of combining taphonomic approaches with carnivore behavioural ecology. One of the features of predator behaviour studied at hyena dens is the number of items collected and transported by these carnivores. However, little data are currently available on accumulations rates in relation to den occupation patterns. The accumulations at spotted hyena dens tend to form more slowly than those of other hyenas species, likely

due to their gregarious behaviour and the high intraspecific competition for food [85]. Some estimations of the number of bones collected by spotted hyenas, the only hyena species present in the Serengeti ecosystem, show a rate of 1.3-9 specimens per month [72,84,85,92]. OCS shows an accumulation rate of 426 specimens per year. The wildebeest migration reaches the Serengeti plains (where Olduvai Gorge is located) around November or December and move eastward into the Serengeti Corridor once the plains dry out in May or June, when the dry season begins [93]. An 8-month span was used to calculate the accumulation rate: 53 items per month. This shows a higher number of specimens collected than those reported for the spotted hyena and may be even higher since the bone accumulation seemed to be produced only during the early wet season (from November to January) [65]. Again, this feature is not consistent with the expected behaviour of the spotted hyena.

Carnivorous mammals bigger than 20 kg in body mass usually hunt prey equal to or larger than their own body size [94]. The large carnivores present in the Serengeti ecosystem are: the spotted hyena; African wild dog (although African wild dogs became extinct in the Serengeti-Mara ecosystem in 1991, in 2001, wild dogs naturally re-established in this area [95]); cheetah; leopard; and lion, all of them exceeding 20 kg in body mass [1]. The leopard, African wild dog and cheetah show a prey range with lower body mass than those of the blue wildebeest [1]. Furthermore, the blue wildebeest (the only species registered at OCS) is significantly avoided by these three African predators even though they co/occur in the same ecosystems [96-98]. Of these three carnivores, the only one which has been reported as an accumulating agent in the savannah ecosystem is the leopard [8]. Kruuk and Turner [99] showed that the leopard preyed on only one adult wildebeest in their observations carried out in the Serengeti plains during eight years. The leopard from the Kruger National Park (South Africa) only preyed upon two adult wildebeest in a period of two years [100]. Furthermore, the leopard diet is more varied than that of the lion [1]. In fact, the two main predators of wildebeest in the Serengeti are the spotted hyena and lion [101]. Analysis of sex and age classes of the wildebeest recovered were carried out and compared with data of spotted hyena and lion kills in order to ascertain the carnivore responsible for the accumulation



[65]. The results showed that the age selection by these predators in the Serengeti depend on the growth rate of the ungulate population, seasonality, and/or habitat. There are no data available with all these criteria for the Serengeti ecosystem, and the five-age class method is the only one able to distinguish between the diet of the spotted hyena and lion [65]. The wildebeest bone accumulation was produced in the early wet season, when both the lion and spotted hyena select an equal sex ratio in their kills [65]. Thus, age and sex class selection are not valuable data to discern the carnivore responsible for the OCS bone accumulation, but these analyses (using the five-age class method) may have great potential for discerning anthropic and paleontological sites of the Pleistocene, as in the case of Olduvai archaeopaleontological sites. As we mentioned earlier, the age-class profile does not correspond with a catastrophic event [65]. Previous to this finding, some modern bone accumulations have been documented in an escarpment of Olduvai Gorge, representing a wildebeest herd with broken legs in tree branches [102]. The interpretation for this bone assemblage was that a cloudburst had flooded the plains and swept a whole herd over the edge [102].

Although both predators (spotted hyena and lion) hunt wildebeest in the Serengeti, there are some differences in their hunting behaviour. While the lion prey preferences are significantly predicted by the body mass of their prey [103], the same analysis revealed that there were no factors that significantly predicted the Jacobs' index value of spotted hyena prey [104]. The Jacobs' index assess the proportion of kills made by a carnivore along with the proportional abundance of that species in the ecosystem [96]. The range of weight of the prey species preferred by the lion is 190 to 550 kg, irrespective of their availability [103]. In the Serengeti, lion preferred prey ranging from 170 to 250 kg [105]. When all habitat types (woodlands, open plains, etc) are analyzed, the lion significantly prefers five prey species (blue wildebeest, gemsbok, buffalo, giraffe and plain zebra) and avoid 11 other prey species [103], which means that the hunting behavior of the lion is very specialized. The dependence of medium-size ungulate species, such as the blue wildebeest and zebra, is still higher in the open plains [99], the habitat type of Olduvai Gorge in the Serengeti ecosystem. In contrast, the spotted hyena diet is more flexible [100],

and they do not exhibit a significant preference for any species and avoid very few [104]. Bone assemblages created by spotted hyenas reflect species availability and local environment [106]. From one research season in 2012 to the next in 2013, the carnivore accumulated 6 new individuals. This implies that OCS has been active for several years (NMI=55). No bones belonging to species other than the blue wildebeest were found (NISP=4533). It is not likely that spotted hyenas were the agents that accumulated the bones at OCS. The spotted hyena does not exhibit any preferences for specific prey and it is a generalist predator. It, thus, rarely creates a bone assemblage with only one ungulate species over several years. The Serengeti ecosystem shows more than 20 ungulate species and some of them occur at high population densities in the grassland unit, such as the zebra or Thompson's gazelle [1,67]. OCS is a modern site made by carnivores, containing the highest number of mammal specimens documented, and the only one with just one prey species in all of the carnivore assemblages known in Africa. Although the number of specimens is not a constant variable at hyena dens [57] it seems that the number is rarely higher than 1000 bones [62]. In general, the assemblages of striped and brown hyenas (both species missing in the Serengeti ecosystem) seem to be larger than those created by the spotted hyena [59,62,85]. All three hyena (spotted, striped and brown) and modern leopard dens show different kinds of species and animals of a wide body mass [8,48,51,59,62,85]. Since the OCS assemblage shows the largest collection of mammal bone specimens and it is unique in terms of having only one ungulate species, the carnivore which created the assemblage may be a specialized predator, and the blue wildebeest may be one of their preferred prey. The only carnivore present in the Serengeti ecosystem which exhibits these features is the lion.

In addition to population densities and hunting behaviour, predator-prey dynamics are contingent on the peculiarities of specific ecosystems [107]. These authors have shown that lions in the plains select areas where prey is easier to catch, rather than areas where prey densities are higher. The chance of a kill or scavenged carcass by lions on the plains increased with proximity to water and the degree of terracing [107]. The topography of the OCS enables an ambush predator to stalk, and proximity to water allows the

possibility of encountering prey. Since the ease of capturing prey should be considered essential to models of habitat selection by an ambush predator (such as the lion) as opposed to cursorial predators [107], the habitat type of the site may suggest ambush instead of cursorial predation. In fact, spotted hyenas (cursorial predators) prefer open habitats over the relatively dense woodland that flanks perennial rivers [45], such as the environment located close to OCS. The most vulnerable place for lion prey is in the vicinity of riverine thickets, not only because of the denser vegetation there, but because prey is restricted in terms of escape routes [1]. Most lion prides move eastward during the rains to reach the prey concentrations on the intermediate grasslands [1]. Nomad lions are the most likely kind of lion to reach short-grasslands (the Serengeti ecological unit where OCS is located), where they sometimes establish temporary territories in the plains, or settle down in one locality for months, going to the woodlands for the dry season, but returning to the same area during the following rains [1,108]. Lions with little or no cover, as in plains habitats, catch fewer animals [1], it is natural that small groups of nomad lions (on average 2.8 individuals) in the short grassland ecological unit select the vicinity of riverine thickets for hunting. Although it may be difficult to imagine a lion dragging a prey to a location away from the place where it was caught, Schaller (ref 1; pages 267-268) reported how the lion can carry adult wildebeest and zebra kills up to 160 m: "Large kills are transported in two ways, as shown by a male which had just killed a zebra. First, he backed up, tugging violently at the throat of his kill, and moved the body 20 m in this fashion. Then he bit it in the nape, and, with the neck of the carcass between his forelegs, pulled into 23 m into a ravine, taking a succession of rapid steps before pausing briefly". A tooth-mark was found on an atlas vertebra (Fig. G in S2Images), which may correspond to this behavior described in lions. The regular visits of lions to this spot in the gorge may generate the accumulations of the carcasses consumed by the group. The topography of the site, although it is not a cave or a modified burrow, propitiated the bone accumulations through years, because despite some carcass transport being produced by heavy rains in the wet season, some of the bones were buried in the site's slope. As we have noted earlier, other kinds of carnivores, such as the spotted hyena may have acted in the

modification of the bone assemblage, too. Bone breakage patterns, furrowing patterns and taphotypes show that a bone-crushing carnivore consumed some of the bones. However, the intensity of damage generated by the spotted hyena in the bone assemblage is not very high because they prefer open vegetation habitats [45], not the relatively closed habitat of the site.

Sociality, philopatry and dispersal decisions in lions have been the aim of research during the last decades [2,109-111]. Female lions show philopatry, but up to one-third of subadults females disperse [112]. When a new coalition of males takes over a pride, it evicts the previous resident males and the male and female subadults [110,113-114]. The resources which limit population sizes in species regarded as philopatric are food and den sites [115]. Dispersing female lions show lower reproductive success [109,110,112] but they may know new safe denning sites and good hunting areas [109]. Most solitary females quickly acquire mates [110]. Recently, Craft et al. [116] pointed out that although migration has been proposed as temporary refuge to escape predation for herbivores [117], large territorial predators such as hyenas, jackals and lions can adapt to the movements of the migratory ungulates. Thus, it is possible that ungulates deal partially with predation [65,116]. Although lions do not breed seasonally [1, 113,114,118], nutrition affects reproductive condition [1,113,119]. We hypothesize that the southernmost areas of the Serengeti ecosystem may present suitable denning sites close to seasonal rivers with available migratory prey and it may benefit lion reproduction. Hanby and Bygott [110] emphasized the importance of long-term demographic and ethological studies in the different habitats which comprise the Serengeti ecosystem. Further research is needed in order to confirm the hypothesis presented here and to show the behavioral differences (whether they exist) between nomadic individuals and lions in prides.

## CONCLUSIONS

The study of the skeletal part representation, the low breakage on long bones detailed by the higher frequency of circumference type 3 and low frequency of notches, the low frequency of tooth marks and their distribution on long bones, and the modification pattern of the axial skeleton (including the tooth mark registered on an atlas vertebra), suggest that a felid was the most likely accumulating agent at OCS. Moreover, the low frequency of the axial skeleton, tooth pit size ranges, the furrowing patterns and the taphotypes documented indicate that both the lion and spotted hyaena modified the bone assemblage. The accumulation rate, body mass of the prey, the specialized-pattern of only one ungulate species, and the topography and environment of the site suggest that the primary accumulating agent was a felid (probably a lion), although the spotted hyena scavenged part of the bones. This bone assemblage potentially created by lions constitutes a new framework for taphonomic studies. The use of these data in early Pleistocene sites may strengthen the hypothesis regarding felid accumulation in the FLK N site at Olduvai Gorge (Tanzania) as suggested by previous taphonomic work [29]. Furthermore, the data presented here may also require rethinking of the interpretation of important classical sites for human evolution. The new data presented also may be useful in future taphonomic research carried out in archaeological and paleontological sites from Africa, Europe, Asia, North America and the northern part of South America, where large lion-like felids were present in the paleoecosystems during the Pleistocene [5,120]. This study also draws attention to the claims against non-anthropogenic authorship of assemblages where only one taxon is the documented prey. Recently, the hominin accumulations documented at the 400 ka site of Sima de los Huesos (Atapuerca, Spain) or in the Dinaledi Cave (Rising Star, South Africa), with unknown age, have been argued to have an anthropogenic origin, since no known carnivore has been documented to prey on just one species. The present study shows that single-taxon prey assemblages are produced (at least, marginally) by some modern carnivores.

## ACKNOWLEDGMENTS

We wish to thank The Ngorongoro Conservation Area Authorities, COSTECH and the Antiquities unit for permits to conduct research at Olduvai, and Museo Arqueológico Regional de la Comunidad de Madrid, especially César Laplana, Belén Marquez, Mario Torquemada, Cristina Araujo, María Jesús García and Gonzalo Ruiz. We greatly appreciate Charles Egeland's comments on an early draft of the paper. We also gratefully acknowledge the whole Olduvai team, not least Audax Mabulla, Fernando Diez, Agness Gidna, David Uribe Larrea, Javier Trueba (MADRID SCIENTIFIC FILMS), Mari Cruz Ortega, Elia Organista, Julia Aramendi and Lucía Cobo. Students from Madrid Complutense University helped to clean the bones at the Prehistory Lab. We also wish to thank two anonymous reviewers for their suggestions to an earlier draft of this paper.

## REFERENCES

1. Schaller G B *The Serengeti Lion: A Study of Predator-Prey Relations*. The University of Chicago Press, Chicago; 1972.
2. Bygott JD, Bertram B C R, Handy JP. Male lions in large coalitions gain reproductive advantages. *Nature*. 1979; 282, 20/27: 839-841.
3. Packer C, Hilborn R, Mosser A, Kissui B, Markus Borner, Grant Hopcraft, et al. Ecological change, group territoriality and non-linear population dynamics in Serengeti lions. *Science*. 2005; 307: 390–393.
4. Werdelin L, DeGhani R. Carnivora. In: Harrison T, editor. *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Springer: Netherlands; 2011. pp 189-232.
5. Turner A, Anton M. *The Big Cats and Their Fossil Relatives*. New York: Columbia University Press; 1997.
6. West P M, Packer C. *Panthera leo* Lion. In: Kingdon J, Hoffmann M, editors. *Mammals of Africa: Volume V: Carnivores, Pangolins and Rhinoceroses*. Volumen V. London: Bloomsbury Publishing; 2013. pp.149-159.

7. Binford LR. *Bones Ancient Men and Modern Myths*. New York: New York Academic Press; 1981.
8. Brain C.K. *Hunters or the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy*. Chicago: University of Chicago Press; 1981.
9. Bunn H T. Archaeological evidence for meat eating by Plio-Pleistocene hominids from Koobi Fora, Kenya. *Nature*. 1981; 291: 574–577.
10. Bunn H T. *Meat-eating and Human Evolution: Studies on the Diet and Subsistence Patterns of Plio-Pleistocene Hominids in East Africa*. Phd dissertation, University of California, Berkeley. 1982.
11. Bunn HT, Kroll EM. Systematic butchery by Plio-Pleistocene hominids at Olduvai Gorge, Tanzania. *Curr. Anthropol*. 1986; 27: 431-452.
12. Klein R G. Age (mortality) profiles as a means of distinguishing hunted species from scavenged ones in Stone Age archaeological sites. *Paleobiology*. 1982; 8: 151–158.
13. Shipman P, Rose J J. Early hominid hunting, butchering and carcass-processing behaviors: approaches to the fossil record. *J. Anthropol. Archaeol*. 1983; 2: 57–98.
14. Shipman P, Rose J. Cutmarks mimics on modern and fossil bovid bones. *Curr. Anthropol*. 1984; 25: 116–117.
15. Blumenschine RJ. Carcass consumption sequences and the archaeological distinction of scavenging and hunting. *J. Hum. Evol*. 1986; 15: 639-659.
16. Blumenschine RJ. Characteristics of an early hominid scavenging niche. *Curr. Anthropol*. 1987; 28: 383-407.
17. Blumenschine RJ. An experimental model of the timing of hominid and carnivore influence on archaeological bone assemblages. *J. Archaeol. Sci*. 1988; 15: 483-502.
18. Blumenschine RJ. Percussion marks, tooth marks, and experimental determinations of the timing of hominid and carnivore access to long bones at FLK Zinjanthropus, Olduvai Gorge, Tanzania. *J. Hum. Evol*. 1995; 29: 21-51.
19. Blumenschine RJ, Marean CW. A carnivore's view of archaeological bone assemblages. In: Hudson, J, editor. *From Bones to Behavior. Carbondale The Center for Archaeological Investigations at Southern Illinois: University*; 1993. pp. 273-300.
20. Blumenschine RJ, Pobiner BL. Zooarchaeology and the ecology of Oldowan hominin carnivory. In: Unger PS, editor. *Evolution of the Human Diet: the Known, the Unknown, and the Unknowable*. New York: Oxford University Press; 2007. pp. 167-190.
21. Capaldo SD. *Inferring Hominid and Carnivore Behavior from Dual-patterned Archaeofaunal Assemblages*. Phd dissertation, Rutgers University, New Brunswick. 1995.
22. Capaldo SD. Experimental determinations of carcass processing by Plio- Pleistocene hominids and carnivores at FLK 22 (Zinjanthropus), Olduvai Gorge, Tanzania. *J. Hum. Evol*. 1997; 33: 555-597.
23. Cavallo JA, Blumenschine RJ. Tree-stored leopard kills: expanding the hominid scavenging niche. *J. Hum. Evol*. 1989; 18: 393-399.
24. Domínguez-Rodrigo M. Meat-eating by early hominids at the FLK 22 Zinjanthropus site, Olduvai Gorge, Tanzania: an experimental approach using cut mark data. *J. Hum. Evol*. 1997; 33: 669-690.
25. Domínguez-Rodrigo M. A reassessment of the study of cut mark patterns to infer hominid manipulation of fleshed carcasses at the FLK Zinj 22 site, Olduvai Gorge, Tanzania. *Trabajos Prehis*. 1997; 54: 29-42.
26. Domínguez-Rodrigo M. On cut marks and statistical inferences: methodological comments on Lupo and O'Connell (2002). *J. Archaeol. Sci*. 2002; 30: 381-386.



27. Domínguez-Rodrigo M, Barba R. New estimates of tooth marks and percussion marks from FLK Zinj, Olduvai Gorge (Tanzania): the carnivore-hominid-carnivore hypothesis falsified. *J. Hum. Evol.* 2006; 50: 170-194.
28. Domínguez-Rodrigo M, Barba R. Five more arguments to invalidate the passive scavenging version of the carnivore-hominid-carnivore model: a reply to Blumenschine et al., (2007). *J. Hum. Evol.* 2007; 53: 427-433.
29. Domínguez-Rodrigo M, Barba R, Egeland C. *Deconstructing Olduvai: A Taphonomic Study of the Bed I Sites.* New York: Springer; 2007.
30. Selvaggio MM.. Identifying the Timing and Sequence of Hominid and Carnivore Involvement with Plio-Pleistocene Bone Assemblages from Carnivore Tooth Marks and Stone Tool Butchery Marks on Bone Surfaces. Phd dissertation, Rutgers University, New Brunswick. 1994.
31. Selvaggio MM. Evidence for a three-stage sequence of hominid and carnivore involvement with long bones at FLK zinjanthropus, Olduvai Gorge, Tanzania. *J. Archaeol. Sci.* 1998; 25: 191-202.
32. Blumenschine RJ, Stanistreet IG, Njau JK, Bamford M., Masao FT, Albert .M et al. Environments and hominin activities across the FLK Peninsula during Zinjanthropus times (1.84 Ma), Olduvai Gorge, Tanzania. *J. Hum. Evol.* 2012; 63 (2): 364-383.
33. Pante MC, Blumenschine RJ, Capaldo SD, Scott RS. Validation of bone surface modification models for inferring fossil hominin and carnivore feeding interactions, with reapplication to FLK 22, Olduvai Gorge, Tanzania. *J. Hum. Evol.* 2012; 63 (2): 395-407.
34. Domínguez-Rodrigo M, Bunn HT, Yravedra, J. A critical re-evaluation of bone surface modification models for inferring fossil hominin and carnivore interactions through a multivariate approach: application to the FLK Zinj archaeofaunal assemblage (Olduvai Gorge, Tanzania). *Quatern. Int.* 2014; 322-323: 32-43.
35. Pante MC, Scott RS, Blumenschine R, Capaldo SD. Revalidation of bone surface modification models for inferring fossil hominin and carnivore feeding interactions. *Quatern. Int.* 2015; 355: 164-168.
36. Pobiner BL. New actualistic data on the ecology and energetic of hominin scavenging opportunities. *J. Hum. Evol.* 2015; 8: 1-16.
37. Parkinson J, Plummer T, Hartstone-Rose A. Characterizing felid tooth marking and gross bone damage patterns using GIS image analysis: An experimental feeding study with large felids. *J. Hum. Evol.* 2015; 80: 114-134.
38. Domínguez-Rodrigo M. Taphonomy in early African archaeological sites: Questioning some bone surface modification models for inferring fossil hominin and carnivore feeding interactions. *J. Afr. Earth Sci.* 2015; 108: 42-46.
39. Andrews, P. *Owls, Caves and Fossils.* Chicago: University of Chicago Press; 1990.
40. Emslie S D, Messenger SL. Pellet and bone accumulation at a colony of Western Gulls (*Larus occidentalis*). *J. Vertebr. Paleontol.* 1991; 11: 133-136.
41. Laudet F, Selva N. Ravens as small mammal bone accumulators: First taphonomic study on mammal remains in raven pellets. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2005; 226: 272-286.
42. Andrews P, Evans EMN. Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. *Paleobiology.* 1983; 9: 289-307.
43. Domínguez-Rodrigo M. Dinámica trófica, estrategias de consumo y alteraciones óseas en la sabana africana: resumen de un proyecto de investigación etoarqueológico (1991-1993). *Trabajos Prehist.* 1994; 51: 15-37.
44. Sutcliffe A. Spotted hyaena: crusher, gnawer, digester and collector of bones. *Nature.* 1970; 227: 1110-1113.
45. Kruuk H. *The Spotted Hyena: A Study of Predation and Social Behavior.* Chicago: University of Chicago Press; 1972.



46. Kruuk H. Feeding and social behavior of the striped hyaena (*Hyaena vulgaris*). *E. Afr. Wildl. J.* 1976; 14: 91-111.
47. Skinner JD, Davis S, Ilani G. Bone collecting by striped hyaena (*Hyaena hyaena*) in Israel. *Paleontology Afr.* 1980; 23: 99-104.
48. Kerbis Peterhans J. The Roles of Porcupines, Leopard and hyenas in Ungulate Carcass Dispersal: Implications for Paleoanthropology. Ph.D. dissertation, University of Chicago. 1990.
49. Skinner JD. Ecology of the brown hyaena (*Hyaena brunnea*) in the Transvaal with a distribution map for southern Africa. *S. Afr. J. Sci.* 1976; 72: 262-269.
50. Mills MGL, Mills M. An analysis of bones collected at hyaena breeding dens in the Gemsbok National Parks. *Annals Transv. Mus.* 1977; 30(14): 145-155.
51. Ruiter D, Berger L. Leopards as taphonomic agents in dolomitic caves—implications for Bone accumulations in the hominid-bearing deposits of South Africa. *J. Archaeol. Sci.* 2000; 27: 665-684.
52. Selvaggio MM. Carnivore tooth marks and stone tool butchery marks on scavenged bones: archaeological implications. *J. Hum. Evol.* 1994; 27: 215-228.
53. Stiner MC. The use of mortality patterns in archaeological studies of hominid predatory adaptations. *J. Anthropol. Archaeol.* 1990; 9: 305-351.
54. Bunn HT, Pickering TR. Bovid mortality profiles in paleoecological context falsify hypotheses of endurance running hunting and passive scavenging by early Pleistocene hominins. *Quat. Res.* 2010; 74: 395-404.
55. Stiner MC. Food procurement and transport by human and non-human predators. *J. Archaeol. Sci.* 1991; 18: 455-482.
56. Cruz-Urbe K. Distinguishing hyaena from hominid bone accumulations. *J. Field Archaeol.* 1991; 18: 467-486.
57. Lam YM. Variability in the behaviour of spotted hyaenas as taphonomic agents. *J. Archaeol. Sci.* 1992; 19: 389-406.
58. Pickering T. Reconsideration of criteria for differentiating faunal assemblages accumulated by hyenas and hominids. *Int. J. Osteoarchaeol.* 2002; 12: 127-141.
59. Kuhn B. *Hyaenids: Taphonomy and Implications for the Palaeoenvironment*. Newcastle upon Tyne: Cambridge Scholars; 2011.
60. Egeland A, Egeland CP, Bunn HT. Taphonomic analysis of a modern spotted hyena (*Crocuta crocuta*) den from Nairobi, Kenya. *J. Taphonomy.* 2008; 6: 275-299.
61. Faith JT. Sources of variation in carnivore tooth-mark frequencies in a modern spotted hyena (*Crocuta crocuta*) den assemblage, Amboseli Park, Kenya. *J. Archaeol. Sci.* 2007; 34 (10): 1601-1609.
62. Fourvel JP, Fosse P, Avery G. Spotted, striped or brown? Taphonomic studies at dens of extant hyaenas in eastern and southern Africa. *Quatern. Int.* 2015; 369: 38-50.
63. Prendergast M, Domínguez-Rodrigo M. Taphonomic analyses of a hyena den and a natural-death assemblage near Lake Eyasi (Tanzania). *J. Taphonomy.* 2008; 6: 301-335.
64. Andrews P, Fernández-Jalvo Y. Surface modifications of the Sima de los Huesos fossil humans. *J. Hum. Evol.* 1997; 33: 191-217.
65. Arriaza MC, Domínguez-Rodrigo M, Martínez-Maza C, Mabulla A, Baquedano E. Differential Predation by Age and Sex Classes in Blue Wildebeest in Serengeti: Study of a Modern Carnivore Den in Olduvai Gorge (Tanzania). *PLoS ONE.* 2015; 10(5): e0125944. doi:10.1371/journal.pone.0125944.
66. Hay RL. *Geology of the Olduvai Gorge*. Berkeley: University of California Press; 1976.
67. Sinclair ARE, Norton-Griffiths M. *Serengeti: Dynamics of an Ecosystem*. Chicago: University of Chicago Press; 1979.

68. Yravedra J, Domínguez-Rodrigo M. The shaft-based methodological approach to the quantification of long limb bones and its relevance to understanding hominin subsistence in the Pleistocene: application to four Paleolithic sites. *J. Quat. Sci.* 2009; 24: 85-96.
69. Domínguez-Rodrigo M. Critical review of the MNI (minimum number of individuals) as a zooarchaeological unit of quantification. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 2012; 4: 47-59.
70. Lam YM, Chen X, Pearson OM. Intertaxonomic variability in patterns of bone density and differential representation of bovid, cervid, and equid elements in the archaeological record. *Am. Antiqu.* 1999; 64: 343-362.
71. Pokines JT, Kerbis-Peterhans JC. Spotted hyena (*Crocuta crocuta*) den use and taphonomy in the Masai Mara National Reserve, Kenya. *J. Archaeol. Sci.* 2007; 34(11): 1914-1931.
72. Domínguez-Rodrigo M, García-Pérez A. Testing the Accuracy of Different A-Axis Types for Measuring the Orientation of Bones in the Archaeological and Paleontological Record. *PLoS ONE.* 2013 ; 8(7): e68955. doi:10.1371/journal.pone.0068955.
73. Villa P, Mahieu E. Breakage patterns of human long bones. *J. Hum. Evol.* 1991; 21: 27-48.
74. Alcántara, V., Barba, R., Barral, J., Crespo, A., Eiriz, A., Falquina, A., et al. Determinación de procesos de fractura sobre huesos frescos: un sistema de análisis de los ángulos de los planos de fracturación como discriminador de agentes bióticos. *Trabajos Prehist.* 2006; 63(1): 25-38.
75. Pickering TR, Domínguez-Rodrigo M, Ege-land CP, Brain CK. The contribution of limb bone fracture patterns to reconstructing early hominid behavior at Swartkrans Cave (South Africa): Archaeological application of a new analytical method. *Int. J. Osteoarchaeol.* 2005; 15: 247-260.
76. Capaldo SD, Blumenschine RJ. A quantitative diagnosis of notches made by hammerstone percussion and carnivore gnawing in bovid long bones. *Am. Antiqu.* 1994; 59: 724-748.
77. Blumenschine RJ, Marean CW, Capaldo SD. Blind tests of inter-analyst correspondence and accuracy in the identification of cut marks, percussion marks, and carnivore tooth marks on bone surfaces. *J. Archaeol. Sci.* 1996; 23: 493-507.
78. Andrés M, Gidna A, Yravedra J, Domínguez-Rodrigo M. A study of dimensional differences of tooth marks (pits and scores) on bones modified by small and large carnivores. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 2012; 4: 209-219.
79. Domínguez-Rodrigo M. Flesh availability and bone modification in carcasses consumed by lions. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 1999; 149: 373-388.
80. Domínguez-Rodrigo M, Gidna A, Yravedra J, Musiba CA. A comparative neotaphonomic study of felids, hyenids and canids: an analogical framework based on long bone modification patterns. *J. Taphonomy.* 2012; 10 (3-4): 147-164.
81. Domínguez-Rodrigo M, Yravedra J, Organista E, Gidna A, Fourvel JP, Baquedano E. A new methodological approach to the taphonomic study of paleontological and archaeological faunal assemblages: a preliminary case study from Olduvai Gorge (Tanzania). *J. Archaeol. Sci.* 2015; 59: 35-53.
82. Domínguez-Rodrigo M, Pickering TR. Un estudio tafonómico multivariante de las acumulaciones de fauna de hiénidos (*Crocuta crocuta*) y félidos (*Panthera pardus*). *Zona Arqueológica.* 2010; 13: 50-66.
83. Hill AP. Hyaena provisioning of juvenile offspring at the den. *Mammalia.* 1980; 44: 594-595.
84. Holekamp KE, Smale L. Provisioning and food sharing by lactating spotted hyaenas (*Crocuta crocuta*). *Ethology.* 1990; 86: 191-202.
85. Lansing SW, Cooper SM, Boydston EE, Holekamp KE. Taphonomic and zooarchaeological implications of spotted hyena (*Crocuta crocuta*) bone accumulations in Kenya: a modern behavioral ecological approach. *Paleobiology.* 2009; 35: 289-309.

86. Domínguez-Rodrigo M, Egeland CP, Pickering TR. Equifinality in carnivore tooth marks and the extended concept of archaeological palimpsests: implications for models of passive scavenging by hominids. In: Pickering TR, Schick K, Toth N, editors. *Breathing life into fossils: taphonomic studies in honor of C.K. (Bob) Brain*. Bloomington: Stone Age Institute Press; 2007. pp. 255-267.
87. Marean CW, Domínguez-Rodrigo M, Pickering TR. Skeletal element equifinality in zooarchaeology begins with method: the evolution and status of the “shaft critique”. *J. Taphonomy*. 2004; 2: 69–98.
88. Gidna AO, Kisui B, Mabulla A, Musiba, Domínguez-Rodrigo M. An ecological neo-taphonomic study of carcass consumption by lions in Tarangire National Park (Tanzania) and its evidence for human evolutionary biology. *Quatern. Int.* 2014; 322-323: 167-180.
89. Selvaggio MM, Wilder J. Identifying the involvement of multiple carnivore taxon with archaeological bone assemblages. *J. Archaeol. Sci.* 2001; 28: 465–470.
90. Domínguez-Rodrigo M, Piqueras A. The use of tooth pits to identify carnivore taxa in tooth-marked archaeofaunas and their relevance to reconstruct hominid carcass processing behaviours. *J. Archaeol. Sci.* 2003; 30: 1385–1391.
91. Delaney-Rivera C, Plummer TW, Hodgson JA, Forrest F, Hertel F, Oliver JS. Pits and pitfalls: taxonomic variability and patterning in tooth mark dimensions. *J. Archaeol. Sci.* 2009; 36: 2597–2608.
92. Skinner JD, Henschel JR, van Jaarsveld AS. Bone collecting habits of spotted hyaenas *Crocuta crocuta*, in the Kruger National Park. *S. Afr. J. Zool.* 1986; 21: 303-308.
93. Mduma SAR. Serengeti Wildebeest Population Dynamics: Regulation, Limitation and Implications for Harvesting. Phd dissertation. University of British Columbia. 1996.
94. Carbone C, Mace GM, Roberts SC, Macdonald DW. Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature*. 1999; 402: 286–288.
95. Fyumagwa D, Wiik H. TAWRI Wildlife veterinary programme Annual Report; 2001.
96. Hayward MW, Henschel P, O’Brien J, Hofmeyr M, Balme G, Kerley GIH. Prey preferences of the leopard (*Panthera pardus*). *J. Zool.* 2006; 270: 298–313.
97. Hayward MW, Hofmeyr M, O’Brien J, Kerley GIH. Prey preferences of the cheetah *Acinonyx jubatus*: morphological limitations or the need to capture rapidly consumable prey before kleptoparasites arrive? *J. Zool.* 2006; 270: 615–627.
98. Hayward MW, O’Brien J, Hofmeyr M, Kerley GIH. Prey preferences of the African wild dog *Lycaon pictus*: ecological requirements for their conservation. *J. Mammal.* 2006; 87: 1122–1131.
99. Kruuk H, Turner M. Comparative notes on predation by lion, leopard, cheetah and wild dog in the Serengeti area, East Africa. *Mammalia*. 1967; 31: 1–27.
100. Pienaar U de V. Predator-prey relationships amongst the larger mammals of the Kruger National Park. *Koedoe*. 1969; 12: 108–176.
101. Sinclair ARE, Arcese P. Population consequences of predation-sensitive foraging: the Serengeti wildebeest. *Ecology*. 1995; (76)3: 882–891.
102. Grzimek B, Grzimek M. *Serengeti Shall Not Die*. London: Collins Fontana Books; 1960.
103. Hayward MW, Kerley GIH. Prey preferences of the lion (*Panthera leo*). *J. Zool.* 2005; 267: 309–322.
104. Hayward MW. Prey preferences of the spotted hyaena *Crocuta crocuta* and evidence of dietary competition with lion *Panthera leo*. *J. Zool.* 2006; 270: 606–614.
105. Sinclair AR., Mduma S, Brashares JS. Patterns of predation in a diverse predator-prey system. *Nature*. 2003; 425: 288-290.
106. Skinner JD. Bone collecting by hyaenas: a review. *T. Roy. Soc. S. Afr.* 2006; 61 (1): 4-7.

107. Hopcraft JGC, Sinclair ARE, Packer C. Planning for success: Serengeti lions seek prey accessibility rather than abundance. *J. Anim. Ecol.* 2005; 74: 559-566.
108. Craft M, Volz E, Packer C, Meyers LA. Disease transmission in territorial populations: the small-world network of Serengeti lions. *J. R. Soc. Interface.* 2011; 8: 776–786.
109. Packer, C. The ecology of sociality in felids. In: Rubenstein DI, Wrangham RW, editors. *Ecological Aspects of Social Evolution*. Princeton: University Press Princeton; 1986. pp. 429–451
110. Hanby JP, Bygott JD. Emigration of subadult lions. *Anim. Behav.* 1987; 35: 161–169.
111. VanderWaal KL, Mosser A, Packer C. Optimal group size, dispersal decisions and postdispersal relationships in female African lions. *Anim. Behav.* 2009; 77: 949–954.
112. Pusey AE, Packer C. The evolution of sex-based dispersal in lions. *Behaviour.* 1987; 101: 275–310.
113. Packer C, Pusey AE. Male takeovers and female reproductive parameters: a simulation of oestrus synchrony in lions (*Panthera leo*). *Anim. Behav.* 1983; 31: 334-340.
114. Packer C, Pusey AE. Adaptations of female lions to infanticide by incoming males. *Am. Nat.* 1983; 121: 716–728.
115. Waser PM., Jones T. Natal philopatry among solitary mammals. *Q. Rev. Biol.* 1983; 58: 355–390.
116. Craft ME, Hampson K, Ogutu JO, Durant SM. Carnivore communities in the greater Serengeti ecosystem. In: Sinclair AR., Metzger KL, Mduma SAR, Fryxell JM, editors. *Serengeti IV: Sustaining Biodiversity in a Coupled Human-Natural System*. Chicago and London: University of Chicago Press; 2015. pp. 419- 447.
117. Fryxell JM, Greever J, Sinclair ARE. Why are migratory ungulates so abundant? *Am. Nat.* 1988; 131; 781–798.
118. Bertram BCR. Social factors influencing reproduction in lions. *J. Zool.* 1975; 177: 463–482.
119. Rudnai J. Reproductive biology of lions (*Panthera leo massaica* Neumann) in Nairobi National Park. *E. Afr. Wildl. J.* 1973; 11: 241-253.
120. Martin FM. Bone crunching felids at the end of the Pleistocene in Fuego-Patagonia, Chile. *J. Taphonomy.* 2008; 6 (3-4): 337-372.





## Supporting Information

S1: Tables.

Table S1A. Skeletal part representation data from OCS.

Element	NISP	MNE	NISP/MNE	MAU	% MAU
Maxilla/Skull	194	23	8.4	23	49.5
Hemimandible	223	63	3.5	31.5	67.7
Cervical	159	145	1.1	20.7	44.5
Thoracic	262	161	1.6	11.5	24.7
Lumbar	113	57	2	9.5	20.4
Caudal	88	84	1.1	5.3	11.4
Ribs	1622	349	4.7	15.9	34.2
Scapula	119	93	1.3	46.5	100
Innominate	98	38	2.6	38	81.7
Humerus	112	64	1.8	32	68.8
Radius	104	54	2.08	27	58.1
Ulna	55	48	1.2	24	51.6
Metacarpals	154	87	1.8	43.5	93.6
Femur	86	41	2.1	20.5	44.1
Tibia	145	76	1.9	38	81.7
Metatarsals	119	79	1.5	39.5	85.0
Carpals/Tarsals	256	245	1.05	11.1	23.9
Phalanges	317	302	1.05	12.6	27.1
Others (sacrum+sternum+ sesamoid+patella+malleolus)	127	61	2.08	2.03	4.4
Metapodium	10	0			
Vertebrae	170	0			
TOTAL	4533				

Table S1B. Correlation values and their significance for each of the variables and the associated component for the skeletal part representation (%MAU), according to PCA.

<b>Dimension 1</b>	<b>correlation</b>	<b>p-value</b>
Rib	0.979	0.0001
Innominate	0.967	0.0004
Ulna	0.951	0.0010
Cervical vertebrae	0.944	0.0014
Metacarpals	0.929	0.0025
Thoracic vertebrae	0.923	0.0031
Hemimandible	0.909	0.0045
Carpals/Tarsals	0.892	0.0070
Radius	0.856	0.0140
Metatarsals	0.850	0.0154
Femur	0.849	0.0158
Scapula	0.826	0.0221
Humerus	0.816	0.0253
<b>Dimension 2</b>	<b>correlation</b>	<b>p-value</b>
Lumbar vertebrae	0.785	0.0367
Tibia	0.773	0.0417
Maxilla/Skull	-0.900	0.0057

Table S1C: Statistical tests applied to the orientations from the OCS sample and their significance.

	Test	p
Rayleigh's test	0.57	$9.8 \times 10^{-35}$
Kuiper's test	6.30	<0.01
Watson's test	4.06	<0.01

Table S1D: Number of complete limb bones recovered from the OCS.

Element	Number of Complete Bones (n=209)	% per NME
Femur	21	51.2
Humerus	28	43.75
Metacarpus	53	60.9
Metatarsus	50	63.3
Radio	22	40.7
Tibia	34	44.7
Ulna	1	2.08
TOTAL	209	46.6

Table S1E. Correlation values and their significance for each of the variables and the associated component for the complete long bones, according to PCA.

<b>Dimension 1</b>	<b>correlation</b>	<b>p-value</b>
Tibia	0.992	0.0078
Humerus	0.980	0.0202
Femur	0.978	0.0224
<b>Dimension 2</b>	<b>correlation</b>	<b>p-value</b>
Metacarpus	0.970	0.0296

Table S1F: Fracture type according to the bone element.

Element	Dry Breakage	Green Breakage	Dry and Green Breakage
Compact Bones	3	3	0
Long Bones	231	221	120
Axial Bones	614	221	27

Table S1G: Number and type of notches identified in the OCS bone assemblage.

Element	Number of Notches	Single (n=8, 21.6%)	B (n=10, 27.0%)	C (n=7, 18.9%)	D (n=12, 34.4%)	% per MNE
Femur	6	1	3	1	1	14.6
Humerus	18	4	4	2	8	28.1
Radio	4	0	2	1	1	7.4
Tibia	6	1	1	3	1	7.9
Ulna	1	0	0	0	1	2.1
Metacarpus	2	2	0	0	0	2.3

Table S1H: Fracture angle. Oblique fracture, size class 3. Dynamic and static values from ref 74.

Angle	Dynamic		Static		OCS	
	<90°	>90°	<90°	>90°	<90°	>90°
Mean	59.2	126.5	82.3	107.4	80.7	108.04
S.D.	18.1	15.96	5.1	8.83	6.8	11.4
95% C.I.	55.8-62.6	121.2-131.8	76.6-88.9	101.4-113.4	75.5-85.9	103.1-113
n	48	38	9	12	9	23
Range	16-86	95-165	76-89	95-125	70-89	91-138



Table S1I: NISP with tooth mark according to element type (Furrowing not included).

<b>Element</b>	<b>NISP</b>	<b>% NISP</b>
Maxilla	0	0
Mandible	0	0
Cervical	4	2.5
Thoracic	10	3.8
Lumbar	4	3.5
Caudal	0	0
Ribs	35	2.2
Scapula	11	9.2
Innominate	5	5.1
Humerus	25	22.3
Radius	23	22.1
Ulna	11	20
Metacarpals	17	11.0
Femur	21	24.4
Tibia	22	15.2
Metatarsals	3	2.5
Carpals/Tarsals	5	2.0
Phalanges	2	0.6
Others(sacrum+sternum+sesamoid+patella)	6	4.7
<b>TOTAL</b>	204	

Table S1J: Frequency of carnivore damage on vertebrae from the OCS.

	Cervical	Thoracic	Lumbar
Damage on the centrum	1 (0.7)	1 (0.6)	5 (8.8)
Damage on apophyses	4 (2.8)	40 (24.9)	24 (42.1)

Table S1K: Frequency of tooth marked specimens per element type and bone section.

Element	Proximal	Shaft	Distal	Total with damage
Humerus	5 (4.5)	20 (17.9)	6 (5.4)	31 (27.7)
Radius-ulna	9 (5.7)	22 (13.8)	0 (0)	31 (19.5)
Femur	4 (4.7)	15 (17.4)	3 (3.5)	22 (25.6)
Tibia	0 (0)	20 (13.8)	1 (0.7)	21 (14.5)

Table S1L. Correlation values and their significance for each of the variables and the associated component for the furrowing patterns, according to PCA.

<b>Dimension 1</b>	<b>correlation</b>	<b>p-value</b>
Distal femur	0.995	0.0046
Proximal tibia	0.973	0.0275
Proximal radius	0.955	0.0449
<b>Dimension 2</b>	<b>correlation</b>	<b>p-value</b>
Proximal femur	0.971	0.0193
Distal humerus	0.970	0.0283

Table S1M. Alternative hypotheses and the refuting arguments.

Hypotheses	Refuting Arguments
Catastrophe	<p>1. The age profile of the Olduvai bone assemblage (dominated by prime adults) contrasts with the age profile of the wildebeest populations in the Serengeti (ref 65). A catastrophe, such as falling from a cliff would not sample selectively for ages, since it would be random. With Sinclair’s data (ref 121), there is a remarkable absence of old and very old individuals in the Olduvai sample. Compared to Watson’s (ref 122) data, there is a striking underrepresentation of calves and yearlings in the Olduvai sample. Given the lack of age profiling in modern wildebeest populations, the Olduvai samples presents a specialization in non-old adults and does not sample all the age classes as represented in a modern wildebeest population.</p> <p>2. Likewise, a catastrophe would yield resources for scavengers, such as hyenas, which are more abundant in the area than any other medium-sized or large carnivore. The bone damage patterns documented should therefore be those of hyenas, instead of the felid modifications reported (see text descriptions and data).</p> <p>3. A catastrophe specifically linked to the locus where the assemblage was formed would be explainable by a one-event process. The redundancy in the accumulation by several events (the last</p>

	<p>ones controlled by our team) argues against a catastrophic event.</p> <p>4. Several of the complete carcasses were collected at the top of the slope, at the rear of the main cliff platform, where no catastrophe caused by falling could be feasible.</p> <p>5. The cliff by the slope where the accumulation was formed is detached from the rest of the cliff platform by a small valley acting as a passage. Wildebeest would have needed to cross it to access the cliff, which is devoid of grass most of the year, since it is covered by bushy vegetation, non-adequate to wildebeest feeding.</p> <p>6. Not a single wildebeest bone was found when surveying the cliff platform.</p>
Hyena den	<p>1. No other taxa present. This highly specialized taxonomic accumulation has never been documented in a hyena den, which tend to be taxonomically eclectic.</p> <p>2. Skeletal part profiles show the presence of complete carcasses, where axial elements are very abundant. This has also never been reported for hyena dens.</p> <p>3. Bone completeness argues against hyenas as the main bone accumulators, since most bones found at spotted hyena dens are broken and cylinders (missing in the Olduvai assemblage) are abundant.</p> <p>4. Bone damage patterns (anatomical distribution of furrowing and tooth</p>

	<p>marking) are very different from those reported in spotted hyena dens (see text).</p> <p>5. Bone damage patterns in the Olduvai assemblage are also different from those observed during carcass consumption at kill site by spotted hyenas (MDR, personal observation). These are very similar in bone breakage and furrowing patterns to those reported for bones at hyena dens, but different in the intensity of tooth-marking.</p>
Leopard bone accumulation	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Adult wildebeests are not part of the regular repertoire of leopard prey (ref 1 and 99)</li> <li>2. Leopards are ambush predators and this prevents them from being specialists in prime adult medium-sized prey.</li> <li>3. The tooth mark punctures found on several axial elements are larger than those reported for leopards (ref 30).</li> </ol>
Human-made bone accumulation	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Not a single evidence of cut marks, percussion marks or bone breakage patterns attributed to human processing of carcasses were found.</li> </ol>
Accumulation made by carnivores other than hyenas or leopards	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. No other carnivores are known to accumulate bones in modern African savannas.</li> </ol>



## Supporting Information

S2: Figures.

Figure A: Carnivore damage on vertebrae from the OCS.

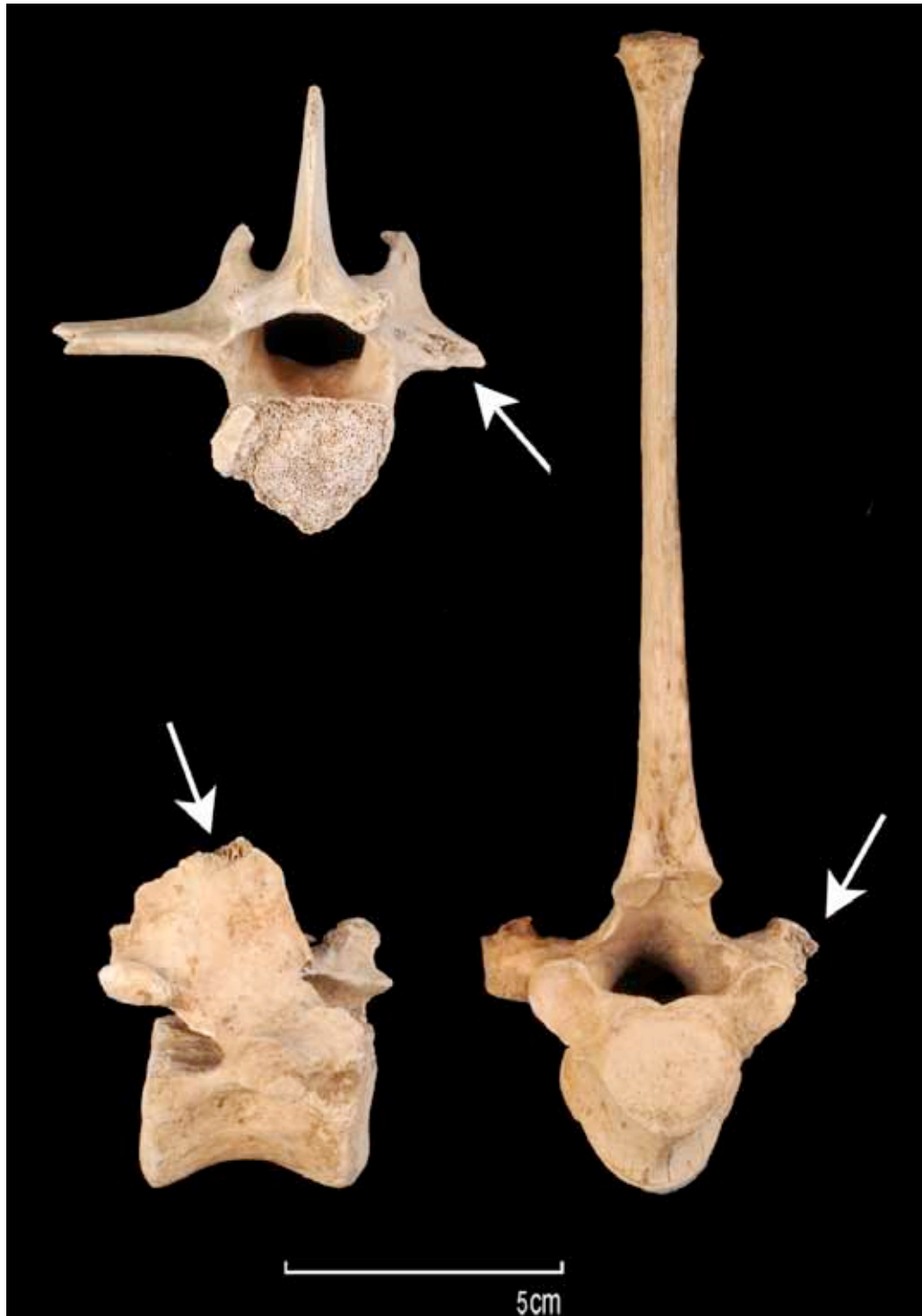


Figure B: Taphotypes for ulnae from the OCS.

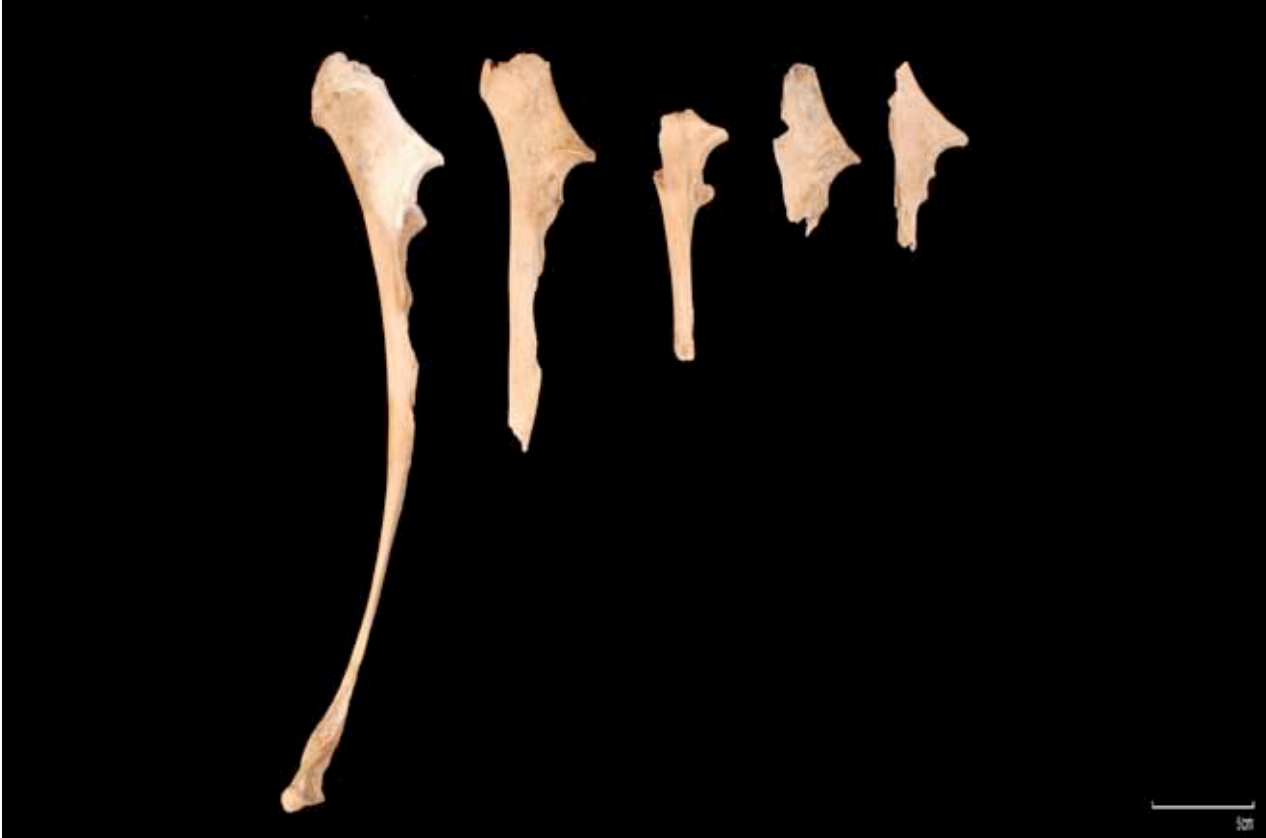


Figure C: Taphotypes for radius from the OCS.



Figure D: Taphotypes for tibiae from the OCS.



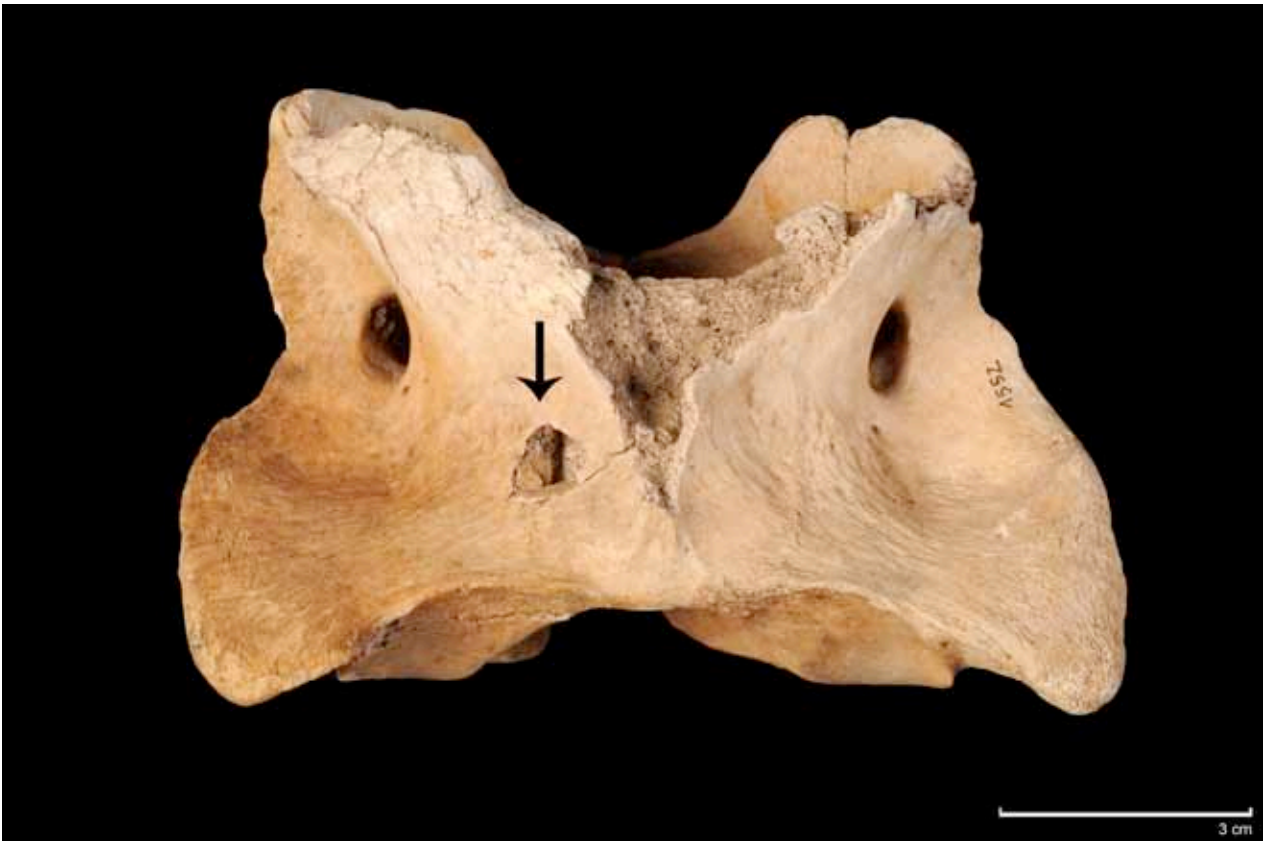
Figure E: Taphotypes for humerus from the OCS.



Figure F: Taphotypes for femur from the OCS.



Figure G: Tooth mark on an atlas vertebra from the OCS.







### **3.3. ARTÍCULO 3:**

**WHEN FELIDS AND HOMININS RULED AT OLDUVAI GORGE: A MACHINE LEARNING ANALYSIS OF THE SKELETAL PROFILES OF THE NON-ANTHROPOGENIC BED I SITES. PUBLICADO EN LA REVISTA QUATERNARY SCIENCE REVIEWS.**





Contents lists available at ScienceDirect

# Quaternary Science Reviews

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/quascirev](http://www.elsevier.com/locate/quascirev)

## When felids and hominins ruled at Olduvai Gorge: A machine learning analysis of the skeletal profiles of the non-anthropogenic Bed I sites

Mari Carmen Arriaza <sup>a, b, \*</sup>, Manuel Domínguez-Rodrigo <sup>b, c</sup><sup>a</sup> Departamento de Geología, Geografía y Medio Ambiente, Universidad de Alcalá, Edificio de Ciencias, Campus Externo, Ctra. A-II-km 33, 600 C. P. 28871 Alcalá de Henares, Madrid, Spain<sup>b</sup> Instituto de Evolución en África (IDEA), Museo de los Orígenes, Plaza de San Andrés 2, 28005 Madrid, Spain<sup>c</sup> Departamento de Prehistoria, Universidad Complutense, Prof. Aranguren s/n, 28040 Madrid, Spain

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 28 December 2015

Received in revised form

3 March 2016

Accepted 4 March 2016

#### Keywords:

Skeletal element

MAU

Machine learning

Hominin

Felid

Hyenid

Taphonomy

### ABSTRACT

In the past twenty years, skeletal part profiles, which are prone to equifinality, have not occupied a prominent role in the interpretation of early Pleistocene sites on Africa. Alternatively, taphonomic studies on bone surface modifications and bone breakage patterns, have provided heuristic interpretations of some of the best preserved archaeological record of this period; namely, the Olduvai Bed I sites. The most recent and comprehensive taphonomic study of these sites (Domínguez-Rodrigo et al., 2007a) showed that FLK Zinj was an anthropogenic assemblage in which hominins acquired carcasses via primary access. That study also showed that the other sites were palimpsests with minimal or no intervention by hominins. The FLK N, FLK NN and DK sequence seemed to be dominated by single-agent (mostly, felid) or multiple-agent (mostly, felid-hylenid) processes. The present study re-analyzes the Bed I sites focusing on skeletal part profiles. Machine learning methods, which incorporate complex algorithms, are powerful predictive and classification methods and have the potential to better extract information from skeletal part representation than past approaches. Here, multiple algorithms (via decision trees, neural networks, random forests and support vector machines) are combined to produce a solid interpretation of bone accumulation agency at the Olduvai Bed I sites. This new approach virtually coincides with previous taphonomic interpretations on a site by site basis and shows that felids were dominant accumulating agents over hyenas during Bed I times. The recent discovery of possibly a modern lion-accumulated assemblage at Olduvai Gorge (Arriaza et al., submitted) provides a very timely analog for this interpretation.

© 2016 Elsevier Ltd. All rights reserved.

### 1. Introduction

The earliest interpretations of the discrete (vertically-concentrated) archaeological levels from the Olduvai Bed I sites coincide in that the sites represented living areas (a.k.a “home bases”) of early hominins (Leakey, 1971). Based on ethnographic analogs, prehistoric home bases were defined as special *loci* in the landscape where carcasses were actively accumulated by hominins and where food-sharing activities took place (Leakey, 1971; Isaac, 1978). Subsequent to these interpretations, other studies about these sites produced

an intense debate during the 1980s. Binford (1981) argued that hominins were marginal scavengers based on analyses of skeletal part representation and assuming an interaction between hominins and carnivores that was never taphonomically-supported. Carnivores and/or other natural agents could have either independently or through interaction played a major role in the formation of the Bed I sites (Binford, 1981). During the period in which these interpretations were introduced, research on modern African savanna ecosystems was carried out in order to understand the paleolandscape of the Olduvai Bed I lake basin. Neo-taphonomic studies about density of bones naturally accumulated and scattered in several modern savanna habitats showed that the density of bone remains unearthed at early sites was higher than in modern savannas and that skeletal part profiles differed from those reported in natural death scenarios (e.g. Hill, 1975; Behrensmeier, 1983; Potts, 1988).

\* Corresponding author. Departamento de Geología, Geografía y Medio Ambiente, Universidad de Alcalá, Edificio de Ciencias, Campus Externo, Ctra. A-II-km 33, 600 C. P. 28871 Alcalá de Henares, Madrid, Spain.

E-mail addresses: [mcarmen.arriaza@uah.es](mailto:mcarmen.arriaza@uah.es) (M.C. Arriaza), [m.dominguez.rodrigo@gmail.com](mailto:m.dominguez.rodrigo@gmail.com) (M. Domínguez-Rodrigo).

<http://dx.doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.03.005>

0277-3791/© 2016 Elsevier Ltd. All rights reserved.

The following step in the research of early site formation at Olduvai was to discriminate the carnivores involved in the potential accumulation and modification of bone assemblages. The leopard was the only felid which had been proposed as an accumulating agent in modern savanna ecosystems (Brain, 1981). Since leopards do not regularly prey on medium-sized ungulates (Schaller, 1972; Kruuk and Turner 1967), the only carnivores considered as potential accumulating agents in Olduvai Bed I sites were hyenas (Binford, 1981; Potts, 1988). However, the paleoecological location of the sites, the anatomical distribution and frequencies of cut and percussion marks and the frequency of tooth marks on bones suggested that hominins were transporting carcasses to some locations instead of hyenas (see summary of this discussion in Domínguez-Rodrigo et al., 2007a).

The use of skeletal part profiles became, thus, an important focus of debate on hominin agency in early site formation and hominin carcass acquisition strategies, fueling the hunting-versus-scavenging debate. The skeletal profiles of FLK Zinj, biased towards long limb bones, initially sparked the controversy by providing supporting arguments for both sides (e.g., Binford, 1981, 1988; Bunn and Kroll, 1986, 1988; Oliver, 1994; Potts, 1988; Blumenschine, 1991). Using modern ethnographic analogs, skeletal representation at some of the Bed I sites (e.g., FLK Zinj) were interpreted as indicating primary access by hominins to carcasses and selective transportation of remains (e.g., Bunn and Kroll, 1986, 1988). Using the same profiles, others argued for a secondary access to carcasses, which could have been initially accumulated by other carnivores at sites (Binford, 1981) or scavenged at kills and transported by hominins to sites (Blumenschine, 1986, 1995; Capaldo, 1995; Selvaggio, 1994). It should be remarked that controversial interpretations on whether early humans hunted or scavenged have been mainly focused on one site (FLK Zinj, Olduvai Gorge). Some of the partisans of passive scavenging for this site are supporters of an increase of meat and marrow consumption or persistent hominin carnivory through hunting or a combination of hunting and scavenging for older (Ferraro et al., 2013) and younger sites (Pobiner et al., 2008). Interpretations of scavenging at FLK Zinj have been mainly based on an initial interpretation of high frequencies of tooth marked bones identified at the site (Selvaggio, 1994; Blumenschine, 1995; Capaldo, 1995; Pobiner, 2007; Pante et al., 2012). The frequencies of toothmarked bones at the site have been independently reassessed to be much lower and similar to human-carnivore experimental scenarios (Domínguez-Rodrigo et al., 2007a; Parkinson, 2013), thereby lending support to a primary access scenario. However, this did not mean that all the Bed I sites were interpreted as hominin-made (Table 1). The most recent taphonomic study of all Bed I sites concluded that with the exception of FLK Zinj, which was interpreted as fully anthropogenic, the remaining Bed I archaefaunas were palimpsest with minimal or non-existing hominin input and that they were accumulated mostly by felids (Domínguez-Rodrigo et al., 2007a). This revived Binford's (1981) idea that some carnivores might be considered primary agents in site formation.

All the interpretations of the timing of access to carcasses by the different taphonomic agents in Olduvai Bed I sites assumed that large felids such as lions do not create bone assemblages (e.g., Potts, 1988; Domínguez-Rodrigo, 1994). Recently, the first bone assemblage potentially accumulated by modern lions has been discovered and described (Arriaza et al., submitted). Given that most sites (except FLK Zinj) are taphonomically interpreted as having been made by carnivores (Domínguez-Rodrigo et al., 2007a), a new revision of the Olduvai Bed I skeletal profiles is necessary. Domínguez-Rodrigo et al. (2007a) reported skeletal representation at these sites but did not consider them of enough resolution for discerning agency in site formation. These authors relied, instead,

on taphonomic variables related to bone breakage and surface modifications (Table 2).

The analyses of bone assemblages based on skeletal part profiles have been subjected to controversy because of several reasons. Partly, this is related to the way we construct analogs: researchers are reporting on human carcass transport decisions at different stages of the carcass consumption sequence (from kill site to their abandonment at sites, prior or after carnivore disturbance) (e.g., O'Connell et al., 1988; Bunn et al., 1988; Bunn, 2007). When this information is reconciled, it is shown that humans tend to transport complete or mostly complete small and medium-sized carcasses (Bartram et al., 1991; Monahan, 1996). This is why it is very difficult to separate humans from felids when using skeletal part profiles alone. However, humans exhibit a far greater variability in carcass transport decisions than any other carnivore. Bartram (1993) showed how the same human group could transport the same carcass type in widely opposing ways. Other studies have supported this by showing that humans make carcass decision transports based on a set of variables which are difficult to control, involving time of the day in which carcass is acquired, distance to camp, number of carriers, time of the year or preferences depending on carcass health (e.g., Binford, 1978; Speth, 1987; Bunn et al., 1988; Bartram et al., 1991; Bartram, 1993; Monahan, 1998). This results in overlapping bone accumulation patterns at kills and camps, which occupy divergent positions in the carcass reduction sequence (See Fig. 1). Humans are, therefore, a biasing factor in generating standardized anatomical profiles. In addition to this, another biasing factor is introduced by non-human carnivores. Carnivore postdepositional ravaging of human-made bone accumulations further bias the original hominin-created assemblages (e.g., Blumenschine and Marean, 1993; Marean et al., 1992; Bartram, 1993). This makes it very difficult to differentiate the action of several agents in bone modification, and diagnostic patterns in the way that agents (humans and carnivores) transport and accumulate remains are variable (e.g., Bunn and Kroll, 1986; Klein, 1982a,b; Domínguez-Rodrigo, 1999). This is why during the debate of early site formation at Olduvai held during the 1980s, researchers admitted equifinality in the use of carcass transport profiles: limb and head dominated assemblages could be the result of selective transport propitiated by early access to carcasses (Bunn and Kroll, 1986, 1988) or, alternatively, the exploitation of brain and marrow through passive scavenging from felid kills (Blumenschine, 1995; Capaldo, 1995; Pante et al., 2012).

The aim of this paper is to resurrect the use of skeletal part representation in the interpretation of non-anthropogenic site formation, given the more restricted variability of carcass transport decisions by different carnivore types when compared to humans. For this purpose, we used actualistic analogs of the three potential accumulating agents: hyaenids, felids and humans. The results show that felids were the primary accumulating agent in site formation during Bed I times, although hyaenas contributed to bone modification in some assemblages. Here, we show that skeletal part representation is a useful variable to test agency in bone accumulation when using machine learning methods.

These methods are based on programmed algorithms, which target pattern recognition. The name is derived from the implementation in these algorithms of learning processes, which consist of using arrays of variables in training sets to make classifications or decisions and their application to testing sets for evaluating their accuracy. The final goal is the application of the learned patterns to predict new data outcomes. Machine learning methods are behind robot behaviors that involve pattern recognition and behavioral response. Their heuristics are so high that the potential of their application to taphonomic problems is unveiled in the present study.

**Table 1**  
Interpretations made by Leakey (1971), Potts (1988) and Domínguez-Rodrigo et al. (2007a) for the Olduvai Bed I sites.

	FLK Zinj	FLK NI-2	FLKN3	FLKN4	FLKN5	FLKNN1	FLKNN2	FLKNN3	DK1	DK2	DK3
Leakey (1971)	Living floor	Site with diffused material	Site with diffused material	Site with diffused material	Site with diffused material	Living floor	Site with diffused material	Living floor	Site with diffused material	Site with diffused material	Living floor
Potts (1988)	Stone caches	–	–	–	–	Stone caches	Carnivore (hyena)	–	Stone caches	–	Stone caches
Domínguez-Rodrigo and Barba (2007a,b,c,d); Domínguez-Rodrigo et al. (2007b); Barba and Domínguez-Rodrigo (2007); Egeland (2007a, b, c)	Palimpsest (Hominins: primary accumulating agent)	Palimpsest (Felids accumulated most of the bones and hominins a smaller amount)	Palimpsest (Felids: primary accumulating agent)	Palimpsest (Felids: primary accumulating agent)	Palimpsest (Felids: primary accumulating agent)	Felids were the primary accumulating agent	Felids were the primary accumulating agent and modified part of the bones	Felids were the primary accumulating agent and hyenas modified part of the bones	–	Palimpsest (Felids were the primary accumulating agent, subsequently hyenas ravaged the carcasses. Hominins used sporadically the site for independent carcass-processing)	Palimpsest (Felids were the primary accumulating agent, subsequently hyenas ravaged the carcasses. Hominins used sporadically the site for independent carcass-processing)

## 2. Samples and method

Given that the most abundant carcass size documented in the Bed I sites is medium-sized bovids, in the present study we focused on skeletal part patterns on this carcass size. Following the principles of correct analogy (Bunge, 1981), skeletal part information was collected for medium-sized (Bunn, 1982) wild antelopes hunted in African savannas, using originally reported MNE estimates. These were transformed into %MAU (Binford, 1978, 1981). Initially, data on three groups were collected: felids (leopard and lion), hyenids (spotted hyena) and humans.

For hyenids, skeletal part data for medium-sized animals were collected from Syokimau (Egeland et al., 2008), Amboseli (Kerbis-Peterhans, 1990) and Masai Mara (Pokines and Kerbis-Peterhans, 2007) spotted hyena dens. Three leopard dens –Hakos River and Portsmut (Brain, 1981) and WU/BA-001 in John Nash Nature Reserve den (Ruiter and Berger, 2000)– and the modern Olduvai bone assemblage made by lions (Olduvai Carnivore Site–OCS; Arriaza et al., submitted) comprise the felid sample (Table 3). Skeletal part data taken from the modern spotted hyena dens correspond to medium-sized (Bunn's [1982] carcass size 3) animals. Skeletal part data taken from the modern leopard dens studied by Brain (1981) include size 3 and size 2–3 carcasses. The skeletal part data from the modern leopard den studied by Ruiter and Berger (2000) correspond to size 2 carcasses, because these authors did not recover any size 3 animals. The only prey present in the OCS assemblage is the size 3 blue wildebeest.

The human sample was derived from kill sites and camps of modern foragers in the Kalahari (Bartram, 1993). However, when using exploratory analyses (Principal Component Analyses, PCA), the human sample was practically indistinguishable from those of felids (Fig. 1). This created a problem, because including the human samples would artificially decrease the discriminatory power of the different machine learning methods and their ability to correctly identify agency in non-anthropogenic archaeological sites. This was tested through a random forest analysis, which showed a 66.4% of classification error rate. For this reason, the human sample was discarded. After that, the error rate was reduced to 28%.

Modern carnivore data were used to identify agency in non-anthropogenic sites from Olduvai Gorge (Tanzania). Previous taphonomic work on the Bed I sites identified one only anthropogenic site (FLK Zinj) and the other sites (DK, FLKN and FLK NN) were interpreted as either carnivore-made or palimpsests with minimal hominin intervention (Domínguez-Rodrigo et al., 2007a). Skeletal element analyses played a minor role in the interpretation of agency these sites in Domínguez-Rodrigo et al.'s (2007a). In the present study on skeletal profiles, the following Bed I archaeological levels were selected: DK2, DK3, FLKNN1, FLKNN2, FLKNN3, FLKN1-2, FLKN-3, FLKN-4 and FLKN-5 (Fig. 2). MAU data (Table 4) were used to identify the algorithm with the highest degree of accuracy. This was done by using the modern carnivore samples as the training-testing set and the archaeological samples as the classification set. Statistical analyses were made using the R software (www.r-project.org).

Machine learning techniques were used in the analysis. A selection of those identified as the most powerful classificatory methods available (Kuhn and Johnson, 2013; Lantz, 2013) were used and compared. These comprised the following:

### 2.1. Decision trees (DT)

Regression methods built in the form of a tree, which create decision nodes indicating a consecutive chain of variables with their corresponding attributes. This is done in the form of branches showing the decision's choices, which end up in terminal nodes



**Table 2**  
Taxonomic list and taphonomic variables for the Olduvai Bed I sites. Data from Domínguez-Rodrigo et al. (2007a).

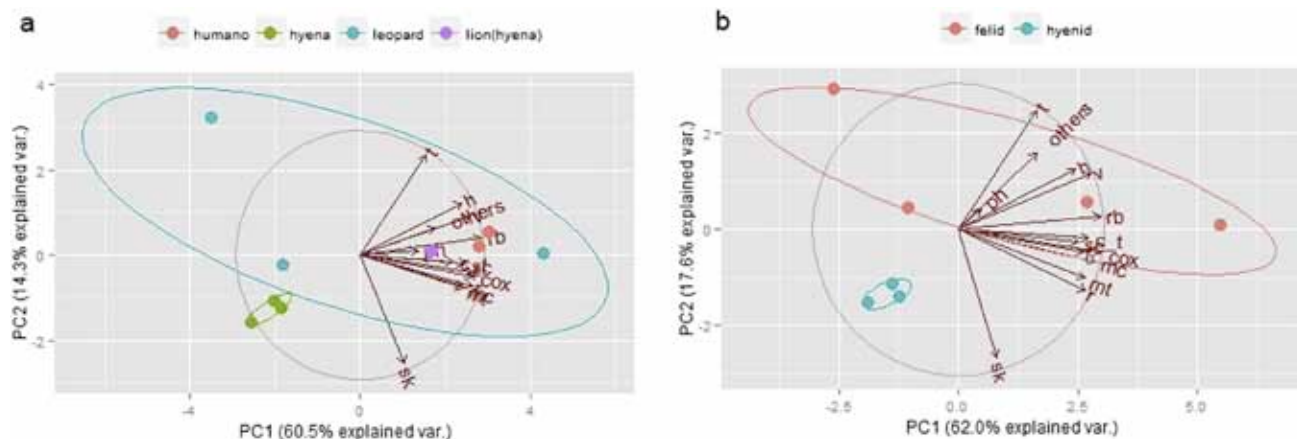
	Taxonomic list	Breakage patterns	Tooth marks	Bone modification	Skeletal part representation
FLKN 1-2	Dominated by two taxa: <i>P. altidens</i> and <i>A. recki</i>	Too many complete bones (27% of all long limb elements from <i>Antidorcas</i> , 7% from <i>Parmularius</i> )	Tooth marks frequencies low (25%)	Typical felid bone damage on vertebrae and limb bones	Axial skeleton abundant
FLKN 3	Dominated by two taxa: <i>P. altidens</i> and <i>A. recki</i>	Higher survival rate of complete bones than has been reported for hyena dens (14.8% complete long limb bones)	Tooth marks frequencies low (31%)	Typical felid bone damage on vertebrae and limb bones	Axial skeleton abundant
FLKN 4	Dominated by two taxa: <i>P. altidens</i> and <i>A. recki</i>	Higher survival rate of complete bones than has been reported for hyena dens (10.1% complete long limb bones)	Tooth marks frequencies low (18.1%)	Typical felid bone damage on vertebrae and limb bones	Axial skeleton abundant
FLKN 5	Dominated by two taxa: <i>P. altidens</i> and <i>A. recki</i>	Significant proportion of complete long bones (16.3%)	Tooth marks frequencies low (11.5%)	–	Axial skeleton abundant
FLKNN 1	Dominated by medium-sized bovids (excluding turtles)	Bone breakage rare	Tooth marks frequencies low (21.2%)	Typical felid bone damage on vertebrae and limb bones	Axial skeleton abundant
FLKNN2	Dominated by medium-sized bovids	High frequency of complete elements	Tooth marks frequencies low (25.1%)	Typical felid bone damage on limb bones	Axial-to-limb bone ratio shows ravaging stage 2
FLKNN 3	Diverse taxonomic representation. Bovids are represented by <i>P. altidens</i> and <i>K. sigmoidalis</i>	One of the highest number of complete shafts in Olduvai Bed I	Tooth marks frequencies low (16.3%)	–	Axial bones scarcely represented and suggests intensive deletion (by carnivores)
DK 2	Dominated by medium-sized bovids	About 8.5% of limb bones are complete	Tooth marks frequencies low (11.6% for small carcasses, 19.3% for medium-sized)	–	Low representation of axial elements and deletion of limb bone epiphyses (carnivore ravaging)
DK 3	Dominated by medium-sized bovids	About 8.5% of limb bones are complete	Tooth marks frequencies low (8.7% for small carcasses, 12.8% for medium-sized)	–	Low representation of axial elements and deletion of limb bone epiphyses (carnivore ravaging)

displaying the result of classification according to specific combinations of decisions. This decision process is carried out through recursive partitioning of data. One of the major advantages of decision trees is that they accept combinations of numerical and categorical variables and is not limited by requirements of typical parametric tests, such as normality or heterocedasticity. Trees built on the training set are subsequently used on the testing set to make accurate classification predictions. Decision trees can produce models whose performance can be improved with meta-learning methods. One of these methods is k-fold cross-validation. This consists of dividing the data set into k-subsets and the holdout method (original data set divided into training and testing sets) is repeated k times. The variance of the resulting estimate decreases

as the k increases. The data thus randomly divided into k different sets produce results that are eventually averaged over. The standard number of trials is 10. Here, a 10-fold cross validation method was adopted. For this purpose, the “rpart”, “e1071” and “caret” R libraries were used.

## 2.2. Decision trees using the C5.0 algorithm

This algorithm implemented in decision trees has enabled this machine learning technique reach an accuracy comparable to far more complex machine learning methods such as neural networks or support vector machines (Kuhn and Johnson, 2013). It provides accurate results when applied to small training examples as is the



**Fig. 1.** Spatial distribution of the actualistic samples for humans, hyena, leopard and lion (a), and felid and hyenid (b), according to the PCA.

**Table 3**  
Modern carnivore samples used as the training set for the analysis.

Name	Accumulating agent	Location	Main taphonomic features	Reference
Syokimau	Spotted hyena	Nairobi (Kenya)	Skeletal profile dominated by cranial and long bones. Around 30% of identified elements are toothmarked. Limb bone epiphyses are underrepresented.	Egeland et al. (2008)
Masai Mara	Spotted hyena	Masai Mara National Reserve (Kenya)	Skeletal profile dominated by long bones and cranial elements. High proportions of cylinders. High frequency of bone breakage. Around 20% of identified elements are toothmarked.	Pokines and Kerbis-Peterhans (2007)
Amboseli	Spotted hyena	Amboseli Game Reserve (Kenya)	Abundance of long bones and cranial elements. High proportions of cylinders. High frequency of bone breakage (excluding metapodials). Coprolites.	Kerbis-Peterhans (1990)
WU/BA-001	Leopard	John Nash Nature Reserve (South Africa)	Complete remains of 8 medium and large-sized antelopes. Axial skeleton abundant. Low bone breakage.	Ruiter and Berger (2000)
Portsmut	Leopard	Hakos Mountains (South Africa)	Low tooth mark frequency. Direct observation of leopards using the caves as breeding lair. Axial skeleton and compact bones well represented in the sample.	Brain (1981)
Hakos River	Leopard	Hakos Mountains (South Africa)	Leopard bone elements found in the assemblage. Direct observation of leopards using the caves as breeding lair. Axial skeleton and compact bones present in the sample.	Brain (1981)
Olduvai carnivore site	Lion (hyena: secondary agent)	Olduvai Gorge (Tanzania)	Higher bone accumulation rate than spotted hyenas. Specialized-pattern of only one ungulate species (wildebeest). Riverine environment of the site. Low frequency of bone breakage. Low tooth mark frequency. Modification pattern of the axial skeleton. Characteristic taphotypes of lions followed by hyenas.	Arriaza et al. (submitted)

case in the present study. The procedure is similar to that described for simple decision trees above. For the analysis, the “C50” R library was used. Adaptive boosting was added with 10 trials (Lantz, 2013).

### 2.3. Random forest (RF)

This method averages ensembles of decision trees. The algorithm uses a small random number of the data set variables, instead of all the variables. Each selection produces an independent tree. Bootstrap aggregation, more commonly known as bagging, is the common procedure of random forests, which splits a training data set into multiple data sets derived from bootstrapping. RF thus produces a selection of variables that are important for correct

classification of the analytical set. RF produces hundreds of trees that are repeatedly fitted to bootstrapped sets of data. The results are contrasted against a validation test, from the observations (about one third) not used for the training data set (These observations are referred to as out-of-bag (OOB) observations). RF produce estimates on how many iterations are needed to minimize the OOB error. The importance of each response variable is determined by mean decreased error (MDE) for regression trees (RT), whereas the Gini index is more useful for classification trees (CT) (Mingers, 1989). After selecting a number of trees (e.g., 2000) the algorithm averages the results and produces a robust classification method, which avoids overfitting of results to data, as is more common in standard decision and regression trees. For the present study, the



**Fig. 2.** Location of the sites in Olduvai Gorge (Tanzania).

**Table 4**

%MAU values used for the statistical tests applied to Olduvai Bed I sites. Data from Barba and Domínguez-Rodrigo (2007); Domínguez-Rodrigo and Barba (2007a,b,c,d); Domínguez-Rodrigo et al. (2007b); Egeland (2007a,b,c); Egeland et al. (2008); Kerbis-Peterhans (1990); Pokines and Kerbis-Peterhans (2007); Brain (1981); Ruitter and Berger (2000); Arriaza et al. (submitted); Bartram (1993).

Site	Taxon	Skull	Vertebrae	Rib	Scapula	Innominate	Humerus	Radio	Metacarpal	Femur	Tibia	Metatarsal	Carpal/tarsal	Phalanges	Others
Syokimau	hyena	100	2.1	0.5	21.1	26.3	34.2	36.8	36.8	31.6	34.2	34.2	10.5	3.2	0.5
Masai	hyena	100	3.9	0	28.1	31.7	47.6	45.1	34.2	22.0	48.8	36.6	23.7	3.2	0.5
Amboseli	hyena	100	3.3	0.6	22.2	33.3	61.1	50	38.9	16.7	38.9	61.1	11.1	2.2	0
Ports	leopard	0	13.3	0	0	0	66.7	0	0	0	100	0	3.3	0	2
Hakos	leopard	100	6.7	2.3	8.3	33.3	58.3	16.7	25	50	58.3	8.3	17.5	25	4.5
JNR	leopard	100	36.7	76.7	66.7	100	100	100	100	83.3	100	100	100	0	3.3
OCS	Lion (hyena)	67.7	22.8	34.2	100	81.7	68.8	58.1	93.6	44.1	81.7	85	23.9	27.1	4.4
Kua Camp site	human	100	46	66	60	80	80	100	40	80	80	50	42	24	24
Kua Kill site	human	92.3	52.3	53.9	100	46.2	76.9	69.2	84.6	61.5	76.9	100	18.5	38.5	12.3
Bed I	FLK Zinj	73.7	10.5	22.1	52.6	73.7	73.7	84.2	52.6	73.7	100	31.6	20	5.3	8.4
Bed I	FLKN1-2	93.6	2.3	6.8	30.7	83.9	69.4	58.1	46.8	61.3	100	77.4	20.7	12.6	1.3
Bed I	FLKN3	88.9	10	15.6	55.6	100	83.3	83.3	44.4	44.4	94.4	50	13.3	6.7	1.1
Bed I	FLKN4	100	5	1.25	37.5	62.5	37.5	43.8	81.3	25	43.8	93.8	16.3	51.3	1.25
Bed I	FLKN5	82.4	4.7	4.7	17.7	47.1	82.4	58.8	76.5	70.6	100	94.1	24.7	8.8	8.2
Bed I	DK2	100	6	2	43.3	100	83.3	70	66.7	76.7	100	76.7	12	7.7	4.7
Bed I	DK3	100	2.1	2.1	15.8	36.8	47.4	34.2	23.7	44.7	57.9	42.1	7.9	1.6	1.6
Bed I	FLKNN1	100	6.7	1.7	8.3	33.3	33.3	25	33.3	25	16.7	25	1.7	0.7	0.5
Bed I	FLKNN2	92.3	3.1	9.2	61.5	15.4	100	92.3	100	38.5	69.2	61.5	1.5	3.9	1.5
Bed I	FLKNN3	42.9	2.9	20	21.4	100	85.7	92.9	71.4	35.7	28.6	14.3	4.3	4.3	4.3

“randomForest” R library was used.

#### 2.4. Neural network (NN)

This powerful machine learning algorithm is sometimes referred to as black box process because of its opacity. The algorithm operates creating nodes which hierarchically create a network of synthesized information. This works similarly to the neural networks of the human brain. Nodes convey the transformed input signal through feedforward networks, which terminate in an output node. The training of the neural network is done by adjusting weights through successive layers of nodes. After the model is trained, its accuracy is measured in a testing data set. For the present analysis, the “neuralnet” and “caret” R libraries were used.

#### 2.5. Support vector machines (SVM)

A SVM is a mathematical and spatial boundary between data points in a multidimensional space. It creates an hyperplane which yield homogenous distribution of data on either side. In non-linear spaces, data separation is achieved through the use of kernels, which add additional dimensions to data in order to achieve a proficient separation according to class (Cortes and Vapnik, 1995; Scholkopf et al., 2000). The SVM algorithms provide a powerful method for non-linear classification. The algorithm used in the present study was the C-Classification parameter with a SVM radial kernel. The size of the hyperplane is selected through the value of C. Large values of C will produce a small-margin plane to maximize classification. Low C values produce a wider plane resulting in higher rates of misclassification. The cost value used in the present study was high (100). Like the previous machine learning methods, the algorithm is trained with a training set and its accuracy tested against a testing set. For the present study, the “e1071” R library was used.

Usually, samples used for machine learning analyses are big enough to be split into training and testing sets. In our study, the number of referential assemblages documenting felid and leopard bone accumulating behaviors on medium-sized carcasses is very small. For this reason, the training set was composed of all modern assemblages where agency is known or well taphonomically-supported and accuracy was tested against this training set. Then,

the archaeological assemblages were used with predictive functions to be classified. In small samples usually training sets are made on “leave-one-out assemblages”, here one or several cases are excluded of the training set and then used in the testing set. However, given the high variability of the felid assemblages used and their small number ( $n = 4$ ), leaving one out would imply hiding 25% of felid behavioral variability, probably resulting in a lower accuracy of the algorithms used. Despite the risk of overfitting, it was decided that high accuracy of algorithms was preferred for a better classification of the archaeological assemblages.

Interpretation of the Olduvai Bed I sites was made by using the most accurate algorithms and confidence in the interpretation was defined as “moderate” when it was made by the coincidence in result of 60% of algorithms (three out of five), regardless of their accuracy, “high” when algorithms with an accuracy of 100% classified sites similarly and, “extremely high” when all algorithms produced the same classification.

### 3. Results

The classifications yielded by the algorithms are shown in Table 5. The most accurate methods (SVM and DT C5.0) interpret almost all Bed I sites as accumulations made by felids. The only disagreement between these methods lies in the interpretation of the FLKNN 1 faunal assemblage as hyenid-made (SVM) or felid-made (DT C5.0). Even with a substantially lower degree of accuracy, the 10-fold cross-validation DT and the NN algorithms also classify all Bed I sites as felid-made. All algorithms coincide in classifying FLKN1-2, FLKN 3, FLKN 5, DK 2 and FLKNN 2 as felid made (high confidence) and only FLKN 4, DK 3 and FLKNN 3 show one dissenting algorithm, which comes from a RF displaying lower accuracy. Therefore, it can be argued that these sites could also be potentially interpreted as felid-made with high confidence. Only FLKNN 1 remains ambiguous and will not be interpreted here.

### 4. Discussion

The taphonomic analysis of all the Bed I sites made by Domínguez-Rodrigo et al. (2007a) resulted in a re-evaluation of the interaction of hominins and carnivores in the formation of the Olduvai archaeological record. In contrast to previous interpretations by Leakey (1971), most Bed I sites were not

anthropogenic. Based on taphonomic variables regarding bone surface modification and bone breakage, carnivores other than hominins were interpreted as the most common agency in the bone accumulations unearthed at these sites (Table 2). The abundance of axial elements, the high taxonomic specialization, the high degree of bone completeness, and the low tooth mark frequencies, clustered in specific anatomical locations suggested that felids rather than hyenids were the main bone accumulators at all the Bed I sites. Hyenids seems to have played a bone-modifying role on some of the felid-accumulated assemblages.

Domínguez-Rodrigo et al.'s (2007a) taphonomic study did not grant great weight to most of the information derived from skeletal part profiles. This is why the results of the present work are of great value, given that they confirm the other taphonomic information about the attribution of most Olduvai Bed I sites to felid and felid-hyenid agency models. The present study is also valuable given that it validates the use of skeletal part profiles to discern the origin of bone accumulations. Machine learning techniques seem to have a great potential in discriminating effectively among different agents, provided those agents are not virtually identical. The current referential information available is not very useful to determine the degree of uniqueness in bone accumulation made by humans when compared to felids. It is clear that humans are highly variable in their carcass transport decisions (e.g., Bartram, 1993). The same carcass type and species can be transported differently, according to a wide array of conditioning variables: distance to camp, number of transporters, possibility of temporal storage, time of the day, presence of competing scavengers, among others (e.g., Bartram, 1993). Given that humans exhibit a far greater variability than other carnivores, their transport patterns are hard to define and discriminate. This justifies why when plotting a mixed set of skeletal profiles from kills and a mixed set from camps, they are virtually indistinguishable between themselves and from felid assemblages (Fig. 1). However, given the overall pattern documented in small and medium-sized carcasses of transporting either all or most of carcass parts to camps (Monahan, 1998), this can explain why regardless of origin (kill versus camp), human bone accumulations are most similar to those of carnivores that tend to transport complete carcasses (e.g., felids) than other more selective carnivores such as hyenas (Fig. 1).

The most commonly documented observed patterns of bone accumulation and modification in modern African savannas including humans are dominated by hyenid-only, felid-only, felid-hyenid, and human-hyenid. For humans, bone accumulations need to be conceived of as a “chaîne opératoire” in which transport decisions are only sporadically coincident with final bone discard patterns. For this reason, given that archaeologists retrieve the final stage of the carcass consumption and discard sequence, skeletal profiles for humans should be defined exclusively on bone assemblages retrieved after discard and modification by subsequent scavengers. This is why we used Bartram's (1993) data, given that the bulk of the Hadza debate was focused on transport decisions, instead that on discard and post-depositional ravaging patterns (Monahan, 1996).

For this reason, human skeletal profiles reported in the

literature have to be screened for whether they represent the end product or any of the multiple intermediate stages of the taphonomic reduction sequence. Another shortcoming of the human referential frameworks lies in the trend to document skeletal profiles in terms of NISP or MNI (see extended discussion in Lyman, 2008) (see critique in Domínguez-Rodrigo, 2012). Without MNE information, MAU estimates cannot be derived, and the potential information stored in anatomical element frequencies cannot be effectively used. Any powerful machine learning approach to data requires extensive data bases. The present study is rather limited by the very few referential frameworks that have been used to derive the training set. This situation urges the elaboration of more studies on felids and hyenids to more accurately represent the range of variation of their behaviors.

Initially, it was our intention to use taphonomic information related to bone surface modification and bone breakage, and anatomical location of carnivore-inflicted damage to further test the results presented in this study. However, we did not proceed with this given that from the few modern assemblages from felids and hyenids used less than half had been taphonomically analyzed in a way that had reported this information in a standardized way. If with as little information as skeletal part profiling, the machine learning algorithms have been able to virtually replicate the interpretation of the independently made taphonomic analyses of the Bed I archaeological sites, this confers great confidence in the use of machine learning methods for interpreting archaeological assemblages once more referential frameworks are available and systematic taphonomic information is derived from them using a standardized protocol.

This brings us to the Olduvai Bed I archaeofaunal assemblages. FLK N seems to have acted as a long-term hot spot for felid transport and consumption of carcasses, only sporadically interacting with hyenas, which postdepositionally ravaged bones from some carcasses (Domínguez-Rodrigo et al., 2007a). This may be in part be accounted for the peninsula-shaped water-free location where the site was form amidst a very large wetland, during uppermost Bed I times (Ashley et al., 2014). In this setting, felids could have hunted away and could have transported carcasses into the site or, alternatively, if the site was commonly used as a path to access to water, predation could have occurred on the spot. Arguments in favor of the former interpretation are the highly specialized taxonomic profile of the ungulates accumulated at the site (mostly *Parmularius* and *Antidorcas*) (Domínguez-Rodrigo and Barba, 2007c; Domínguez-Rodrigo et al., 2007b; Egeland, 2007a), and the marked underrepresentation of other taxa expected if ambush hunting had been carried out indiscriminately on the available fauna in the surrounding environment. It was argued that a medium-sized felid, such as a leopard or *Dinofelis*, could have potentially been responsible for the accumulations at this site.

The taphonomic signature documenting felid bone modification of carcasses at FLK N was also documented at DK (Egeland, 2007c). Here, in contrast, the ungulate taxonomic profile was more diverse and dominated by larger artiodactyls including size 3b Alcelaphini and Tragelaphini (sensu Bunn, 1982), as well as Reduncini, Hippotragini and Bovini. Felid modification of these carcasses would be

**Table 5**  
Accuracy percentages of correct classification of each statistical test and classification of each of the Olduvai Bed I sites.

Method	Accuracy	FLKN 1-2	FLKN 3	FLKN 4	FLKN 5	DK 2	DK 3	FLKNN 1	FLKNN 2	FLKNN 3
Decision Tree (10-fold cross validation)	57.2	felid	felid	felid	felid	felid	felid	felid	felid	felid
Decision Tree (C5.0)	100	felid	felid	felid	felid	felid	felid	felid	felid	felid
Random Forest	71.3	felid	felid	hyenid	felid	felid	hyenid	hyenid	felid	hyenid
Neural Net	57.2	felid	felid	felid	felid	felid	felid	felid	felid	felid
Support Vector Machine	100	felid	felid	felid	felid	felid	felid	hyenid	felid	felid



better supported if a lion-sized felid was responsible. However, if carcass accumulations at lairs has been reported for leopards (e.g., Brain, 1981; de Ruiter and Berger, 2000), lions have traditionally been considered as carnivores which did not systematically transport any prey. Recently, the discovery of a den containing thousands of bones from more than 50 wildebeests, including complete carcasses with minimal bone breakage and carnivore damage clustering at locations documented to be the action of felid bone modification has underscored that lions, probably under exceptional circumstances, could also transport and accumulate carcasses. DK, if formed by a lion-sized felid, does not need to involve carcass transport into the site. The site was formed near a water source, and it is widely known that discrete water spots such as ponds, act as magnets for herbivores during the dry season and lions can just stay locally and predate on spot (Schaller, 1972). This can result in significant accumulation of carcasses around these water sources caused by lion serial predation (Domínguez-Rodrigo, 1993).

FLKNN 2 and FLKNN 3, in middle Bed I, also provide a strong signal for felid predation, not necessarily associated to carcass transport, since they were located within the confines of a smaller wetland (Ashley et al., 2010). This site, together with DK, contain more conspicuous evidence of hyenid modification of bones (Domínguez-Rodrigo and Barba, 2007d; Egeland, 2007b). If felid-hyenid interaction took place at the site, as suggested by previous taphonomic studies (Domínguez-Rodrigo and Barba, 2007d; Egeland, 2007b), and by the present analysis of skeletal part profiles, this does not need to imply carcass transport into the site. The assemblages though the FLK NN sequence are fairly small (~300 NISP) and could easily represent background scatters from multiple predation episodes. FLK NN 1 is the smallest assemblage analyzed (256 NISP) and the strong impact of hyenas on the surviving bones results in the ambiguity in the identification of this assemblage as a felid-made, hyenid-made or a felid-hyenid made.

The action of felids has been taphonomically documented not only at the sites analyzed here, but also at smaller faunal assemblages throughout the middle and upper Bed I, such as FLK 10-13-15 (Domínguez-Rodrigo and Organista, 2007). However, there is one stratigraphic interval in which evidence of felid behaviour on carcasses is rather marginal: the clay deposit underlying Tuff IC, which contains FLK Zinj. During the past 25 years, an increasing wealth of taphonomic data from this site mostly has provided compelling evidence that primary access to fleshed carcasses was the bulk strategy used by early humans to consume animal food, thus refuting the passive scavenging paradigm (Domínguez-Rodrigo, 2009, 2015). Some of the supporters of passive scavenging for this site argue for an increase of meat and marrow consumption or persistent hominin carnivory through hunting or a combination of hunting and scavenging for older (Ferraro et al., 2013) and younger sites (Pobiner et al., 2008). Interpretations of scavenging at FLK Zinj have been mainly based on an overreliance on high frequencies of tooth-marked bones identified at the site (Selvaggio, 1994; Blumenschine, 1995; Capaldo, 1995; Pobiner, 2007; Pante et al., 2012). The frequencies of tooth-marked bones at the site have been independently reassessed to be much lower and similar to human-carnivore experimental scenarios (Domínguez-Rodrigo et al., 2007; Parkinson, 2013), thereby lending support to a primary access scenario. In addition, data from a modern large accumulation of wildebeest carcasses (OCS), interpreted as the action of lions with subsequent marginal ravaging by hyenas (Arriaza et al., submitted), showed that only 15.3% of long bones bore tooth marks. This reflects the equifinal use of tooth mark frequencies when used decoupled from other variables, such as element distribution, to infer multi-agent carcass consumption processes. A more recent study using a combination of bone portion

and element type is a better discriminant between human-carnivore(hyenid) and felid-human scenarios (Organista et al., 2016).

The skeletal profiles of FLK Zinj, biased towards long limb bones, initially sparked the controversy by providing supporting arguments for both sides (e.g., Binford, 1981; Bunn and Kroll, 1986, 1988; Oliver, 1994; Potts, 1988; Blumenschine, 1991). However, recent work at the site and its surrounding paleolandscape is providing new evidence that hominins may have been more actively involved in acquiring carcasses through primary access than has been acknowledged. Extensive testing of the landscape around FLK Zinj yielded a low-productivity environment in which carcasses occur in very low densities, in contrast with the high concentration documented at the site (Uribelarra et al., 2014; contra Blumenschine et al., 2012).

The zooarchaeology of human origins in the next decades should further expand the behavioral framework unveiled at FLK Zinj, to understand if carcass acquisition behaviour was more varied than documented at this site or, alternatively, if the same behaviour was more widespread than is currently documented in the archaeological record. Work at the site and its vicinity documented a moderate presence of axial remains. This contrasts with two new, unpublished sites found exactly on the same thin clay stratum and paleosurface as FLK Zinj (PTK and DS), both of which contain even denser faunal assemblages than FLK Zinj, and with high amounts of poorly-preserved axial remains. These two sites, containing highly fragmented bones on which cut marks have been identified, associated with large stone tool assemblages, will provide in the near future novel and crucial information regarding hominin exploitation and acquisition of carcasses at >1.84 Ma, a period for which there is a paucity of anthropogenic sites. In addition, the faunal association in these sites differs from that of FLK Zinj, probably reflecting different occupation episodes probably conditioned by seasonality.

## 5. Conclusions

Machine learning algorithms provide a new way to extract crucial information from skeletal part profiles to interpret agency in site formation. The application of a small training set composed of felid and hyenid modern bone assemblages has been used to interpret the Olduvai Bed I archaeological record. The predictive qualities of the training set has enabled the classification of most Bed I non-anthropogenic sites as felid-created. The attribution of non-anthropogenic record was derived from previous taphonomic studies focused on bones modification and breakage patterns (Domínguez-Rodrigo et al., 2007). The results reported in the present study reinforce previous interpretations of the Bed I sites as very similar to modern felid or felid-hyenid scenarios. This, together with compelling evidence of primary access to fleshed small and medium-sized carcasses at FLK Zinj by hominins, shows that felid and hominins independently were acquiring carcasses and diachronically transporting them to specific locations in the landscape, without any documented interaction. Not a single element with clear modifications by felids bears any marks made by hominins and viceversa. This indicates that both carnivore agents were hegemonically co-existing and exploiting the herbivore biomass during Bed I times.

## Acknowledgements

We wish to thank The Ngorongoro Conservation Area Authorities, COSTECH and the Antiquities unit for permits to conduct research at Olduvai, and Museo Arqueológico Regional de la Comunidad de Madrid. For their indispensable work in the on-going field

research conducted at the new sites of DS and PTK (Olduvai Gorge), we would like to express our appreciation and acknowledgement to: Audax Mabulla, Enrique Baquedano, Agnes Gidna, Julius Sulley, Lazaro Sarwatt, Yacob Matle, Yona Thomas, Thomas Madangi, Nicolaus Dohho, Caroli Maole, Francis Fabiano, Sangau Letuma, Nicodemus Burra, Ibrahim Mathias, Shabany Bakari, José Yravedra, Lucía Cobo, Julia Aramendi, Maicu Ortega, Elia Organista, Ainara Sistiaga and David Uribealrea. The authors greatly appreciate the major funding provided by the Spanish Ministry of Science and Innovation through the European project I + D HAR2013-45246-C3-1P and the Spanish Ministry of Culture through the Heritage Institute and the Program of Funding for Archaeological Projects Abroad. The authors also thank the Comunidad de Madrid for funding provided through the I + D project S2010/BMD-2330 (I+D activities programme for research groups of the Consejería de Educación). We thank two anonymous reviewers for their very useful comments on an earlier draft of this paper.

## References

- Arriaza, M.C., Domínguez-Rodrigo, M., Yravedra, J., Baquedano, E., 2016. First taphonomic evidence of a lion-made bone accumulation: ecological and paleontological implications. Submitted.
- Ashley, G.M., Bunn, H.T., Delaney, J.S., Barboni, D., Domínguez-Rodrigo, M., Mabulla, A., Gurtov, A., Baluyot, R.B., Beverly, E., Baquedano, E., 2014. Paleoclimatic and paleoenvironmental framework of FLK North archaeological site, Olduvai Gorge, Tanzania. *Quat. Int.* 322–323, 54–651.
- Ashley, G.M., Domínguez-Rodrigo, M., Bunn, H.T., Mabulla, A.Z.P., Diez-Martin, F., 2010. A spring and wooded habitat at FLK Zinj and their relevance to origins of human behavior. *Quat. Res.* 74, 304–314.
- Barba, R., Domínguez-Rodrigo, M., 2007. FLK North North 1: “living floor” or natural accumulation? In: Domínguez-Rodrigo, M., Barba, R., Egeland, C. (Eds.), *Deconstructing Olduvai: a Taphonomic Study of the Bed I Sites*. Springer, New York, pp. 217–228.
- Bartram, L.E., Kroll, E., Bunn, H.T., 1991. Variability in camp structure and bone refuse patterning at Kua San hunter-gatherer camps. In: Kroll, E., Price, D. (Eds.), *The Interpretation of Archaeological Spatial Patterning*. Plenum Press, New York, pp. 77–148.
- Bartram, L.E., 1993. *An Ethnoarchaeological Analysis of Kua San (Bostwana) Bone Food Refuse*. Ph.D. Thesis. University of Wisconsin, Madison.
- Behrensmeier, A.K., 1983. Patterns of natural bone distribution on recent land surfaces: implications for archaeological site formation. In: Clutton-Brock, J., Grigson, C. (Eds.), *Animal and Archaeology: Hunters and Their Prey*. B.A.R. International Series, 163, pp. 93–106.
- Binford, L.R., 1978. *Nunamiut Ethnoarchaeology*. New York Academic Press, New York.
- Binford, L.R., 1981. *Bones Ancient Men and Modern Myths*. New York Academic Press, New York.
- Binford, L.R., 1988. Fact and fiction about the Zinjanthropus floor: data, arguments and interpretations. *Curr. Anthropol.* 29, 123–135.
- Blumenschine, R.J., 1986. Carcass consumption sequences and the archaeological distinction of scavenging and hunting. *J. Hum. Evol.* 15, 639–659.
- Blumenschine, R.J., 1991. Hominid carnivory and foraging strategies, and the socio-economic function of early archaeological sites. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 334, 211–221.
- Blumenschine, R.J., 1995. Percussion marks, tooth marks, and experimental determinations of the timing of hominid and carnivore access to long bones at FLK Zinjanthropus, Olduvai Gorge, Tanzania. *J. Hum. Evol.* 29, 21–51.
- Blumenschine, R.J., Marean, C.W., 1993. A carnivore's view of archaeological bone assemblages. In: Hudson, J. (Ed.), *From Bones to Behavior. The Center for Archaeological Investigations at Southern Illinois University, Carbondale*, pp. 273–300.
- Blumenschine, R.J., Stanistreet, I.G., Njau, J.K., Bamford, M.K., Masao, F.T., Albert, R.M., Stollhofen, H., Andrews, P., Prassack, K.A., McHenry, L.J., Fernández-Jalvo, Y., Camilli, E.L., Ebert, J.I., 2012. Environments and hominin activities across the FLK Peninsula during Zinjanthropus times (1.84 Ma), Olduvai Gorge, Tanzania. *J. Hum. Evol.* 63 (2), 364–383.
- Brain, C.K., 1981. *Hunters or the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy*. University of Chicago Press, Chicago.
- Bunge, 1981. Analogy between systems. *Int. J. General Syst.* 7, 221–223.
- Bunn, H.T., 1982. Meat-eating and Human Evolution: Studies on the Diet and Subsistence Patterns of Plio-pleistocene Hominids in East Africa. Ph.D. Dissertation, University of California, Berkeley.
- Bunn, H.T., 2007. Butchering backstraps and bearing backbones: insights from Hadza foragers and implications for Paleolithic archaeology. In: Pickering, T.R., Schick, K., Toth, N. (Eds.), *Breathing Life into Fossils: Taphonomic Studies in Honor of C.K. (Bob) Brain*. Stone Age Institute Press, Gosport, Indiana, pp. 269–279.
- Bunn, H.T., Kroll, E.M., 1986. Systematic butchery by Plio-Pleistocene hominids at Olduvai Gorge, Tanzania. *Curr. Anthropol.* 27, 431–452.
- Bunn, H.T., Kroll, E., 1988. Fact and fiction about the Zinjanthropus floor: data, arguments, and interpretations (a reply to Binford). *Curr. Anthropol.* 29, 135–149.
- Bunn, H.T., Kroll, E.M., Bartram, L.E., 1988. Variability in bone assemblage formation from Hadza hunting, scavenging and carcass processing. *J. Anthropol. Archaeol.* 7, 412–457.
- Capaldo, S.D., 1995. *Inferring Hominid and Carnivore Behavior from Dual-patterned Archaeofaunal Assemblages*. Ph.D. dissertation. Rutgers University.
- Cortes, C., Vapnik, V., 1995. Support-vector network. *Mach. Learn.* 20, 1–25.
- Domínguez-Rodrigo, M., 1993. La analítica espacial como herramienta tafonómica: aplicación al entorno de una charka Africana. *Procesos Postdeposicionales Arqueol. Espec.* 16–17, 82–111.
- Domínguez-Rodrigo, M., 1994. Dinámica trófica, estrategias de consumo y alteraciones óseas en la sabana africana: resumen de un proyecto de investigación etoarqueológico (1991-1993). *Trab. Prehist.* 51, 15–37.
- Domínguez-Rodrigo, M., 1999. Flesh availability and bone modification in carcasses consumed by lions. *Palaeogeography. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 149, 373–388.
- Domínguez-Rodrigo, M., 2009. Are all Oldowan Sites Palimpsests? If so, what can they tell us about Hominid Carnivory? In: Hovers, E., Braun, D.R. (Eds.), *Interdisciplinary Approaches to the Oldowan*. Springer, pp. 129–147.
- Domínguez-Rodrigo, M., 2012. Critical review of the MNI (minimum number of individuals) as a zooarchaeological unit of quantification. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 4, 47–59.
- Domínguez-Rodrigo, M., 2015. Taphonomy in early African archaeological sites: questioning some bone surface modification models for inferring fossil hominin and carnivore feeding interactions. *J. Afr. Earth Sci.* 108, 42–46.
- Domínguez-Rodrigo, M., Barba, R., Egeland, C., 2007a. Deconstructing Olduvai: a Taphonomic Study of the Bed I Sites. Springer, New York.
- Domínguez-Rodrigo, M., Barba, R., 2007a. New estimates of tooth-mark and percussion mark frequencies at the FLK Zinjanthropus level: the carnivore-hominid-carnivore hypothesis falsified (I). In: Domínguez-Rodrigo, M., Barba, R., Egeland, C. (Eds.), *Deconstructing Olduvai: a Taphonomic Study of the Bed I Sites*. Springer, New York, pp. 39–74.
- Domínguez-Rodrigo, M., Barba, R., 2007b. The behavioral meaning of cut marks at the FLK Zinj level: the carnivore-hominid-carnivore hypothesis falsified (II). In: Domínguez-Rodrigo, M., Barba, R., Egeland, C. (Eds.), *Deconstructing Olduvai: a Taphonomic Study of the Bed I Sites*. Springer, New York, pp. 75–100.
- Domínguez-Rodrigo, M., Barba, R., 2007c. A palimpsest at FLK North 1-2: independent carnivore- and hominid-made bone accumulations. In: Domínguez-Rodrigo, M., Barba, R., Egeland, C. (Eds.), *Deconstructing Olduvai: a Taphonomic Study of the Bed I Sites*. Springer, New York, pp. 127–163.
- Domínguez-Rodrigo, M., Barba, R., 2007d. Reanalysis of FLK North North 3: yet another case of a palimpsest? In: Domínguez-Rodrigo, M., Barba, R., Egeland, C. (Eds.), *Deconstructing Olduvai: a Taphonomic Study of the Bed I Sites*. Springer, New York, pp. 239–252.
- Domínguez-Rodrigo, M., Barba, R., Organista, E., 2007b. A taphonomic study of FLK North 3 and 4: a felid-hyaenid and hominid palimpsest. In: Domínguez-Rodrigo, M., Barba, R., Egeland, C. (Eds.), *Deconstructing Olduvai: a Taphonomic Study of the Bed I Sites*. Springer, New York, pp. 165–189.
- Domínguez-Rodrigo, M., Organista, E., 2007. Natural background bone assemblages and their ravaging stages in Olduvai Bed I. In: Domínguez-Rodrigo, M., Barba, R., Egeland, C. (Eds.), *Deconstructing Olduvai: a Taphonomic Study of the Bed I Sites*. Springer, New York, pp. 201–215.
- Egeland, C., 2007a. Zooarchaeology and taphonomy of FLK North 5. In: Domínguez-Rodrigo, M., Barba, R., Egeland, C. (Eds.), *Deconstructing Olduvai: a Taphonomic Study of the Bed I Sites*. Springer, New York, pp. 191–200.
- Egeland, C., 2007b. Zooarchaeology and taphonomy of FLK North North 2. In: Domínguez-Rodrigo, M., Barba, R., Egeland, C. (Eds.), *Deconstructing Olduvai: a Taphonomic Study of the Bed I Sites*. Springer, New York, pp. 229–237.
- Egeland, C., 2007c. Zooarchaeology and taphonomy of the DK site. In: Domínguez-Rodrigo, M., Barba, R., Egeland, C. (Eds.), *Deconstructing Olduvai: a Taphonomic Study of the Bed I Sites*. Springer, New York, pp. 253–268.
- Egeland, A., Egeland, C.P., Bunn, H.T., 2008. Taphonomic analysis of a modern spotted hyena (*Crocuta crocuta*) den from Nairobi, Kenya. *J. Taphon.* 6, 275–299.
- Ferraro, J., Plummer, T.W., Pobiner, B.L., Oliver, J.S., Bishop, L.C., Braun, D., Ditchfield, P., Seaman III, J.W., Binetti, K., Seaman II, J.W., Hertel, F., Potts, R., 2013. Earliest archaeological evidence of persistent hominin carnivory. *PLoS One* 8, e62174.
- Hill, A., 1975. *Taphonomy of Contemporary and Late Cenozoic East African Vertebrates*. Ph.D. Dissertation. University of London, London.
- Isaac, G.L., 1978. The food-sharing behavior of protohuman hominids. *Sci. Am.* 238, 90–108.
- Kerbis-Peterhans, J.C., 1990. The Role of Porcupines, Leopards and Hyaenas in Ungulate Carcass Dispersal: Implications for Paleoanthropology. Department of Anthropology. University of Chicago, Chicago.
- Klein, R.G., 1982a. Age (mortality) profiles as a means of distinguishing hunted species from scavenged ones in Stone Age archaeological sites. *Paleobiology* 8, 151–158.
- Klein, R.G., 1982b. Patterns of ungulate mortality and ungulate mortality profiles from Lagebaanweg (Early Pliocene) and Elandsfontein (Middle Pleistocene), South-western Cape Province, South Africa. *Ann. South Afr. Mus.* 90, 49–94.
- Kruuk, H., Turner, M., 1967. Comparative notes on predation by lion, leopard, cheetah and wild dog in the Serengeti area, East Africa. *Mammalia* 31, 1–27.
- Kuhn, M., Johnson, K., 2013. *Applied Predictive Modeling*. Springer, New York.
- Lantz, B., 2013. *Machine Learning with R*. Packt Publishing, Birmingham—Mumbai.



- Leakey, M., 1971. Olduvai Gorge. In: Excavations in Bed I and II, vol. 3. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1960–1963.
- Lyman, R.L., 2008. Quantitative Paleozoology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Marean, C.W., Spencer, L.M., Blumenschine, R.J., Capaldo, S.D., 1992. Captive hyaena bone choice and destruction, the schlepp effect and Olduvai archaeofaunas. *J. Archaeol. Sci.* 19, 101–121.
- Mingers, J., 1989. An empirical comparison of selection measures for decision-tree induction. *Mach. Learn.* 3, 319–342.
- Monahan, C.M., 1996. New zooarchaeological data from Bed II, Olduvai Gorge, Tanzania: implications for hominid behavior in the Early Pleistocene. *J. Hum. Evol.* 31, 93–128.
- Monahan, C.M., 1998. The Hadza carcass transport debate revisited and its archaeological implications. *J. Archaeol. Sci.* 25, 405–524.
- O'Connell, J.F., Hawkes, K., Blurton Jones, N., 1988. Hadza hunting, butchering and bone transport and their archaeological implications. *J. Anthropol. Res.* 44, 113–161.
- Oliver, J.S., 1994. Estimates of hominid and carnivore involvement in the FLK Zinjanthropus fossil assemblage: some socioecological implications. *J. Hum. Evol.* 27, 267–294.
- Organista, E., Pernas-Hernández, M., Gidna, A., Yravedra, J., Domínguez-Rodrigo, M., 2016. An experimental lion-to-hammerstone model and its relevance to understand hominin-carnivore interactions in the archeological record. *J. Archaeol. Sci.* 66, 69–77.
- Pante, M.C., Blumenschine, R.J., Capaldo, S., Scott, R.S., 2012. Validation of bone surface modification models for inferring hominin and carnivore feeding interactions, with reapplication to FLK 22, Olduvai Gorge, Tanzania. *J. Hum. Evol.* 63, 395–407.
- Parkinson, D., 2013. A GIS Image Analysis Approach to Documenting Oldowan Hominin Carcass Acquisition: Evidence from Kanjera South, FLK Zinj and Neotaphonomic Models of Carnivore Bone Destruction. PhD dissertation. University of New York.
- Pobiner, B., 2007. Hominin-carnivore Interactions: Evidence from Modern Carnivore Bone Modification and Early Pleistocene Archaeofaunas (Koobi Fora, Kenya; Olduvai Gorge, Tanzania). PhD dissertation. Rutgers University, New Brunswick (NJ).
- Pobiner, B.L., Rogers, M.J., Monahan, C., Harris, J.W.K., 2008. New evidence for hominin carcass processing strategies at 1.5 Ma, Koobi Fora, Kenya. *J. Hum. Evol.* 55, 103–130.
- Pokines, J.T., Kerbis-Peterhans, C., 2007. Spotted hyena (*Crocuta crocuta*) den use and taphonomy in the Masai Mara National Reserve, Kenya. *J. Archaeol. Sci.* 34 (11), 1914–1931.
- Potts, R., 1988. Early Hominid Activities at Olduvai. Aldine, New York.
- Ruiter, D., Berger, L., 2000. Leopards as taphonomic agents in dolomitic caves—implications for Bone accumulations in the hominid-bearing deposits of South Africa. *J. Archaeol. Sci.* 27, 665–684.
- Schaller, G.B., 1972. The Serengeti Lion. University of Chicago Press, Chicago.
- Scholkopf, B., Smola, A., Williamson, R.C., Bartlett, P., 2000. New support vector algorithms. *Neural Comput.* 12, 1207–1245.
- Selvaggio, M.M., 1994. Identifying the Timing and Sequence of Hominid and Carnivore Involvement with Plio-pleistocene Bone Assemblages from Carnivore Tooth Marks and Stone Tool Butchery Marks on Bone Surfaces. Ph.D. dissertation. Rutgers University, New Brunswick.
- Speth, J.D., 1987. Early hominid subsistence strategies in seasonal habitats. *J. Archaeol. Sci.* 14, 13–29.
- Uribelarrea, D., Domínguez-Rodrigo, M., Pérez-González, A., Vegas Salamanca, J., Baquedano, E., Mabulla, A., Musiba, C., Barboni, D., Cobo-Sánchez, L., 2014. Geomorphological and archaeological reconstruction of the 1.84 Ma FLK Zinj paleolandscape at Olduvai Gorge, Tanzania. *Quat. Int.* 322–323, 7–31.





## CAPÍTULO 4. DISCUSIÓN

Desde que a finales de los 50 Bernhard Grzimek y su hijo Michael observaron desde su avioneta por primera vez la gran migración del ñu, muchos investigadores han dedicado su carrera profesional a desentrañar las complejas relaciones de las diferentes especies del ecosistema del Serengeti, así como intentar que la interacción entre la fauna silvestre y los humanos sea sostenible (Grzimek y Grzimek, 1960; Talbot y Talbot 1963; Estes, 1966; Watson, 1967; Kruuk, 1972; Schaller, 1972; Estes, 1976; Sinclair, 1977a, b; Sinclair y Norton-Griffiths 1979, Sinclair y Arcese, 1995a; Sinclair et al., 2008; Sinclair et al., 2015) (figura 24). Hasta el momento, todas las aproximaciones ecológicas establecían que los perfiles de edad de las presas de las hienas era atricial y, por el contrario, en el caso de los leones, era castrófico (Schaller, 1972; Stiner, 1990). Esta diferenciación permitía a los tafónomos comparar las clases de edad de las presas de los yacimientos con los perfiles de edad cazados por leones y hienas en la actualidad. Los perfiles de edad cazados por hienas que se usan en dichas comparaciones son los obtenidos por Kruuk (1972) en el ecosistema del Serengeti en la década de los 60; los perfiles de edad cazados por leones provienen de los datos de Schaller (1972) para el mismo ecosistema. Este criterio permitía, por un lado, discutir el agente acumulador de los yacimientos, y, por otro, llegar a establecer conclu-

siones como que las asociaciones óseas con alta presencia de adultos primarios era característico de yacimientos antrópicos, en contraposición a lo cazado por hiénidos y félidos (Bunn y Pickering, 2010). Este tipo de análisis también ha servido para sugerir el tipo de caza llevado a cabo por los homínidos. El perfil de edad de las presas del yacimiento antrópico *Bell Korongo* (BK) del Lecho II de Olduvai fue comparado con las presas cazadas por leones y hienas en la actualidad. El objetivo era determinar si las presas cazadas por los homínidos habían sido cazadas por emboscada (es decir, perfiles de edades similares a los leones) o a la carrera (perfiles de edades similares a las hienas) (Bunn y Gurtov, 2014). En estos estudios se establecieron 3 clases de edad y los resultados se analizaron en el triángulo de edades de Weaver et al. (2011).

En el estudio de las clases de edad del cubil de Olduvai se establecieron 5 categorías para realizar un análisis más exhaustivo. Además se utilizaron otros análogos actuales a los usados hasta la fecha. Los datos obtenidos por Sinclair y su equipo, tanto en la fase de crecimiento y estabilización de la población del ñu (Sinclair y Arcese, 1995b), como en la fase de decrecimiento (debido a la sequía de 1993) (Mduma, 1996), podrían aportar nuevos datos al análisis de las clases de edad cazadas por carnívoros. Los resultados muestran que los perfiles de edad cazados por hienas y leones difieren dependiendo de la fase de dinámica demográfica en la que se encuentre la población. Las clases de edad cazadas durante la fase de crecimiento-estabilización son diferentes a las cazadas durante la fase de descenso. A su vez, los resultados obtenidos para

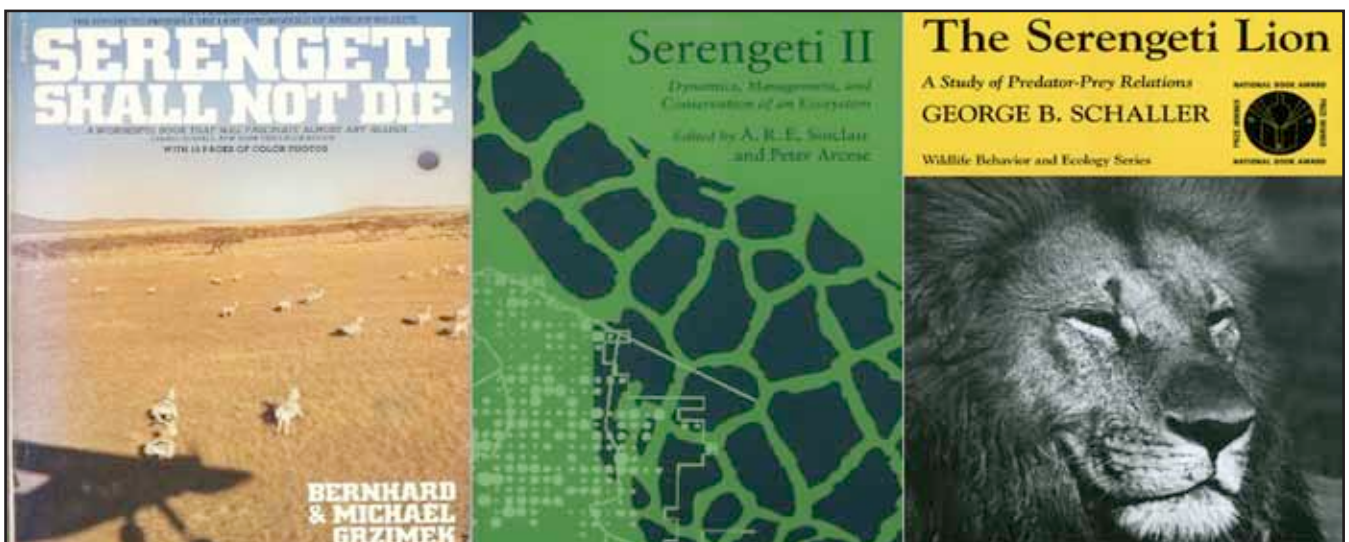


Figura 24. De izquierda a derecha, portadas de los libros: *Serengeti Shall not die*, *Serengeti II* y *El León del Serengeti*.

el cubil de Olduvai no se ajustan a lo registrado en matanzas de hienas o leones durante ambas fases de la dinámica poblacional. Esto indica que hay otros factores a parte de la demografía de la población que condiciona la selección de las presas por los carnívoros. Sinclair y su equipo (Sinclair y Arsece, 1995b; Mduma, 1996) estudiaron las clases de edad depredadas durante todo el año e, indistintamente, en las 3 unidades ecológicas del Serengeti (bosque, herbáceas largas e intermedias y herbáceas cortas). Dichos autores no encontraron diferencias significativas (aplicando estadística bivariante) entre las matanzas de la época húmeda y seca, o los datos de la zona boscosa del Serengeti con los de la unidad de herbáceas largas, intermedias o cortas. Es por ello que los datos fueron publicados sin diferenciar ni época del año ni unidad ecológica. El cubil de Olduvai se localiza en la unidad de herbáceas cortas del Serengeti. El único periodo del año en el que la migración llega a esta zona es en la época húmeda. Por tanto, las diferencias encontradas entre los resultados de Sinclair y su equipo y los del cubil de Olduvai deben corresponder a que existan diferencias entre las unidades ecológicas del Serengeti y la época del año. Para poder determinar el agente acumulador del cubil atendiendo al perfil de edad se necesitarían nuevos referentes actuales de caza de leones y hienas, en los que sí se diferencie la unidad ecológica y época del año. Como veremos más adelante, en las diferentes unidades ecológicas del Serengeti se establecen distintos tipos de leones: de manada (en el bosque y herbáceas largas e intermedias) y nómadas (unidad de herbáceas cortas) (Schaller, 1972). Estos dos tipos de leones presentan diferencias en su estructura social y esto también podría haber conllevado a diferencias en la selección de presas.

Por otro lado, el cubil de Olduvai presenta un perfil de edad caracterizado por adultos jóvenes y adultos maduros. No se registró ningún individuo viejo o muy viejo. Por tanto, los perfiles de edad caracterizados por adultos no son exclusivos de la caza antrópica, sino que hay condiciones ecológicas en las que los carnívoros producen perfiles de edad con dominancia de adultos. Las interpretaciones sobre yacimientos arqueológicos que se basaban en esta premisa pueden estar sesgadas. Por lo que habría que revisar el estudio de las clases de edad de yacimientos tan relevantes como el FLK Zinj.

Tradicionalmente, los perfiles de edad de ñu depredados que se han utilizado en los estudios zooarqueológicos son los datos encontrados en las monografías de Schaller (1972) y Kruuk (1972). Las clases de ñu determinadas por estos autores no se basan en criterios de desgaste dental de los molares, ya que hasta 1980 no se publicó un estudio en el que se categorizaran las diferentes clases de edad del ñu atendiendo al desgaste dental (Attwell, 1980). En estas monografías se utilizó el grado de desarrollo de los incisivos para crear las diferentes categorías de edad, y ni siquiera fueron estandarizadas de la misma manera por Kruuk y Schaller. Además, los estudios realizados por estos autores se desarrollaron cuando la población del ñu estaba creciendo por la erradicación de la peste bovina. La tasa de reclutamiento de la población en ese momento era muy alta y la estructura de la población presentaba mayor número de crías. La estructura de edad era diferente a la que encontramos cuando la población se estabilizó. Por tanto, los datos de Kruuk y Schaller no son buenos análogos para hacer comparaciones con las clases de edad de los yacimientos, ya que, como hemos visto, las clases de edad cazadas por los carnívoros cambia dependiendo de la fase de dinámica poblacional en la que se encuentre. Los trabajos en los que se han utilizado estas monografías para establecer las clases de edad cazadas por los carnívoros sobre el ñu pueden haber introducido sesgos en sus interpretaciones. El método de 5 clases de edad es más preciso a la hora de estudiar asociaciones óseas, si son analizadas con estadística multivariante y se utilizan como análogo los datos de Sinclair y su equipo (ya que tiene en cuenta las diferentes fases de la dinámica poblacional) (Sinclair y Arsece, 1995b; Mduma, 1996). Sería conveniente volver a analizar con este nuevo método los perfiles de edad de los yacimientos de la Garganta de Olduvai.

Por otra parte, el método de 5 clases de edad nos puede desvelar otras posibilidades. Dicho método se podría utilizar como herramienta para conocer si la dinámica poblacional del ñu en el pasado funcionaba de manera similar a la actualidad. En los yacimientos no-antrópicos donde se conociera el tipo de carnívoro que produce la acumulación se podría comparar el perfil de edades del yacimiento con lo que cazan los carnívoros en las dos fases. Así se podría explorar la posibilidad de ver si coincide con alguna fase de la dinámica de la población del ñu en concreto. De

esta manera podríamos conocer más en profundidad las condiciones ecológicas del paleoecosistema. Esta aproximación podría realizarse en yacimientos no-antrópicos donde se hayan realizado estudios tafonómicos y se conozca el tipo de carnívoro que produjo la acumulación y donde el ñu sea una de las presas representadas, como es el caso de los yacimientos del Lecho I de Olduvai. Para ello habría que seguir construyendo marcos de referencia en las diferentes unidades ecológicas del Serengeti y durante las diferentes épocas del año. Así tendremos datos más precisos a la hora de comparar con los yacimientos arqueológicos. Además, los yacimientos de Olduvai deben ser objeto de estudios de estacionalidad, ya que vemos que esta variable condiciona en gran medida el uso de analogías correctas.

La *sex ratio* de la subpoblación migratoria del ñu del Serengeti es 1:1 (Talbot y Talbot, 1963; Watson, 1967). Las hipótesis clásicas establecen que la depredación se centra mayoritariamente en los individuos machos de la población (Kingdom, 1982; Estes, 1991). Debido a que la *sex ratio* de la subpoblación es 1:1, tendría que existir otro mecanismo que regulara la mortalidad de las hembras (Sinclair, 1977b), pero hasta la fecha no había sido descrito. Los resultados de las clases de sexo del cubil de Olduvai muestran que la *sex ratio* es aproximadamente 1:1, o está desplazada a las hembras si atendemos a los 6 individuos de 2013. Esto no es lo esperado atendiendo a las hipótesis clásicas de que son los machos los que sufren mayor depredación diferencial. Sin embargo, cuando analizamos en profundidad los datos actualistas sobre las clases de sexo cazadas en los diferentes ecosistemas africanos vemos que las hembras de ñu eran las clases de sexo más cazadas durante la época húmeda, tanto en el Serengeti, como en otros ecosistemas carismáticos como el Ngorongoro (Tanzania) o el Parque Nacional Kruger de Sudáfrica (Pienaar, 1969; Kruuk, 1972). La mayor depredación diferencial sobre las hembras de ñu en la época húmeda no se ha puesto de manifiesto anteriormente. En el caso de la monografía de Kruuk (1972) sobre la hiena manchada del Serengeti y Ngorongoro, dicho dato aparece en un pie de página. El autor en el texto principal reproduce la hipótesis general sobre mayor depredación diferencial en los machos. En el estudio del Kruger, Pienaar (1969) muestra en una tabla que la depredación de leones sobre ñu en la época húmeda es mayor sobre las hembras,

pero en el texto alude a la hipótesis de que los machos son preferidos por los carnívoros. De hecho, no sólo el ecosistema del Serengeti o Kruger muestra esta tendencia. Hay otras reservas naturales como Karongwe (Limpopo, Sudáfrica) o Mala Mala (Sudáfrica) que muestra también depredación diferencial sobre hembras de ñu (Lehmann et al., 2008; Radloff y Du Toit, 2004). Una vez más los datos se encuentran en las tablas o apéndices de los citados artículos, pero no se intentó explicar por qué sus resultados no seguían las hipótesis clásicas. Otro ejemplo de esto es el estudio llevado a cabo por Sinclair y Arcese (1995b) en el ecosistema del Serengeti, durante la fase de crecimiento-estabilización de la población. En este trabajo comparaban la *fitness* de los individuos de ñu cazados con la de los individuos muertos por otras causas diferentes a la depredación. Para ello analizaban el tuétano del hueso y establecían diferentes categorías como: tuétano sólido, gelatinoso o traslúcido. Con ello querían testar si había una correlación entre las diferentes causas de mortalidad (depredación, muerte natural, etc) y la condición física del individuo. Lo curioso es que la muestra de individuos cazados (tanto por hienas como por leones) estaba dividida a su vez por sexos. En la muestra total de individuos cazados aparecían 66 hembras y 67 machos de ñu. Estos datos muestran que, sin hacer diferenciaciones en la estación del año, la depredación es 1:1. Por lo que cabía plantearse que la depredación diferencial sobre los machos era una hipótesis establecida de manera errónea, no sólo atendiendo a los resultados del cubil de Olduvai, sino a otros datos de diferentes ecosistemas.

Como hemos visto, parece que la depredación diferencial sobre las hembras ocurre en la época húmeda. La tasa de movimiento de las hembras de ñu en el Serengeti es menor en la época húmeda (Ndibalema, 2007). Esto podría ser una estrategia relacionada con dos circunstancias: la minimización de la depredación de los recién nacidos que son menos móviles, o para explotar más eficientemente los hábitats de mayor calidad de las llanuras en la época húmeda (Ndibalema, 2007), para así obtener una mejor condición física en la lactancia (Hopcraft, 2010). Los últimos meses de gestación son los más limitantes nutricionalmente para las vacas, por lo que un forrajeo óptimo en diciembre y enero es crucial (Sinclair, 1977a; Sinclair y Arcese, 1995b; Hopcraft, 2010). La velocidad máxima de los ñu es



muy similar a la de los leones (Elliott y Mc Taggart Cowan, 1978), y debe ser menor en las hembras preñadas. Esto podría ser la razón por la que las hembras son más vulnerables a la depredación en la época húmeda. Además, las praderas de herbáceas cortas del Serengeti están repletas de hembras preñadas en la época húmeda, ya que en esta especie se da el parto sincronizado en 3 semanas (Sinclair, 1977a). La tasa de fertilidad del ñu es muy alta, nunca baja del 80 %, incluso durante la fase de decrecimiento de la población (Mduma, 1996). El análisis de estacionalidad nos muestra que los individuos analizados fueron cazados muy probablemente en la época húmeda inicial, es decir, antes de que las hembras de ñu den a luz sincronizadamente en febrero. Por tanto, es muy probable que las hembras cazadas en el cubil estuvieran preñadas. De hecho, se han encontrado algunos huesos de neonatos que corroboran dicha hipótesis.

Los modelos ecológicos nos muestran que la dinámica poblacional de las especies que se reproducen sexualmente está conformada por el sistema de apareamiento y el éxito reproductivo de las hembras (Boukal et al., 2008; Caswell y Weeks, 1986). El número de machos puede afectar a la tasa reproductiva, el equilibrio de las densidades poblacionales y la estabilidad de la población (Caswell y Weeks, 1986; Doebeli y Koella, 1994; Lindström y Kokko, 1998; Rankin y Kokko, 2007). La tasa de apareamiento de las hembras puede disminuir con bajas densidades de machos en la población. Esto puede conducir a una dependencia de la densidad poblacional positiva conocido como el efecto Allee (Boukal et al., 2008; Dennis, 1989; McCarthy, 1997; Stephens et al., 1999). La depredación sesgada a hembras o machos normalmente desestabiliza las poblaciones; aunque la depredación sesgada a los machos en un sistema poligínico puede llevar a un equilibrio estable depredador-presa (Boukal et al., 2008). De esta manera, una *sex ratio* poblacional sesgada a las hembras aseguraría que los machos tuvieran una reproducción exitosa y esto ayudaría a mantener el sistema de apareamiento poligínico. Por el contrario, una *sex ratio* poblacional fuertemente sesgada a las hembras puede llevar a una baja tasa de fertilidad y por tanto a una reproducción menor (Ginsberg y Milner-Gulland, 1994; Milner-Gulland et al., 2002). La población no migratoria del ñu del Serengeti muestra una *sex ratio* desplazada a las hembras, un periodo de parto más largo

(al contrario de la sincronización de las hembras migratorias), una tasa de fertilización más baja y mayor mortalidad de las crías (Ndibalema, 2009). La población sesgada a las hembras es explicada a través de la hipótesis clásica de mayor depredación diferencial de los machos y la caza ilegal (Ndibalema, 2009). Sin embargo, el corredor occidental del Serengeti, donde esta subpoblación se localiza, presenta bajas densidades de hiena manchada y león, y la tasa de captura ilegal es relativamente pequeña en relación al tamaño poblacional (Ndibalema, 2007; Mduma et al., 1999). La *sex ratio* sesgada a las hembras en esta subpoblación podría ser explicada por la ausencia de depredación diferencial de este sexo durante la estación húmeda, debido a la ausencia de depredadores en esta área. Esto hace que la densidad de las hembras aumente en la subpoblación. La *sex ratio* sesgada a las hembras en esta subpoblación permite a los machos inexpertos más jóvenes jugar un papel importante durante el periodo de apareamiento. Esto puede provocar que la tasa de fertilidad se reduzca y, por tanto, que el periodo de nacimientos no sea sincronizado (Ndibalema, 2009). Por otra parte, aunque se podría pensar que la mortalidad de hembras preñadas de la subpoblación migratoria podría contribuir negativamente a la tasa de crecimiento o la estabilidad poblacional, la depredación sesgada a las hembras durante la época húmeda ocurrió cuando la subpoblación se había estabilizado (a la luz de los resultados que obtuvieron Sinclair y Arcese (1995b) en las carcasas depredadas de 1977 a 1991 en el Serengeti). La depredación diferencial sobre ambos sexos dependiendo de la estación (sesgada a los machos en la época seca y a las hembras en la época húmeda) en la subpoblación migratoria permite que la *sex ratio* sea 1:1. Esto permite la competencia sexual porque, aunque los machos maduran a los 2 años y tienen espermatozoides vivos en sus túbulos, la mayoría de ellos no llegan a ser activos sexualmente hasta los 5 años. Esto es así porque están excluidos del apareamiento por la intensa competencia de otros machos por las hembras de la subpoblación (Watson, 1967; Hopcraft, 2010). Esta alta competencia entre los machos hace que la tasa de fertilidad sea muy alta en las hembras de la subpoblación migratoria, nunca por debajo del 80% (Mduma, 1996). Cuando los toros exhaustos terminan de competir, rápidamente son reemplazados por toros frescos, lo que significa que las hembras

son continuamente cortejadas hasta que se preñan (Jarman y Jarman, 1979; Hopcraft, 2010). El resultado es que, durante el periodo de celo, el 80% de las hembras activas sexualmente de la subpoblación quedan preñadas en un periodo de 2 a 3 semanas (Watson, 1967; Hopcraft, 2010). Esto permite que el parto se sincronice en las llanuras de herbáceas cortas del Serengeti, lo que permite mayor supervivencia de las crías. Por tanto, la muerte de hembras en la época húmeda es un compromiso evolutivo con la estabilidad poblacional.

Aunque la densidad poblacional del ñu parece estar regulada por procesos *bottom-up* (Mduma, 1996), vemos que la depredación regula la *sex ratio* de la subpoblación migratoria. La interpretación de por qué hay una subpoblación migratoria de ñu se explicaba como un comportamiento para huir de la depredación (Fryxell et al., 1988). El parto sincronizado de miles de hembras de ñu hacía que los depredadores no tuvieran un efecto acusado en la mortalidad de las crías. Además, la agregación de miles de individuos en la llanura haría que la depredación se diluyera y la supervivencia de la subpoblación aumentara (Fryxell, 1995). La regulación de la subpoblación se ha explicado únicamente por procesos *bottom-up* (Mduma, 1996), quedando fuera de su regulación la depredación. Los resultados del primer artículo de la presente tesis indican que hay características de la subpoblación migratoria que sí están reguladas por la depredación, como la *sex ratio*. Esto nos lleva a un escenario de regulación más complejo del planteado hasta el momento, en el que la subpoblación migratoria parecía estar únicamente afectada por cambios en los recursos del ecosistema (Mduma, 1996). En la última monografía sobre el Serengeti editada por Sinclair se apunta tenuemente a que la depredación pueda ejercer algún tipo de regulación sobre la subpoblación migratoria del ñu (Craft et al., 2015).

Todo esto nos enseña que los análogos ecológicos actuales también están en continua mejora y que hay que ser cautos con ciertas aseveraciones. Es el caso por ejemplo de las clases de sexo cazadas por los grandes carnívoros. Si hubiéramos atendido a las hipótesis establecidas podríamos haber argumentado que la depredación está sesgada a los machos y que si encontráramos una asociación con hembras en un yacimiento podría indicar que dicha acumulación no la realizó un carnívoro.

Los análisis de las clases de edad y sexo de las presas del cubil no nos ayudan a determinar el agente acumulador. Necesitaríamos que los referentes actualistas estuvieran separados por unidad ecológica y estación del año. Sin embargo, con la nueva metodología desarrollada, tenemos una nueva herramienta útil para el estudio de los yacimientos arqueopaleontológicos de Olduvai. Para discutir el tipo de agente acumulador del cubil a partir de ahora nos centraremos en los resultados de otras variables tafonómicas como: la representación esquelética, los patrones de fractura, marcas de diente y *furrowing* o los tafotipos. También se discutirá la tasa de acumulación del cubil o el índice de Jacobs de todas las especies de carnívoros presentes en el Serengeti. Todos los resultados tafonómicos apoyan que el agente acumulador es un félido. Debido a que no tenemos una observación directa del agente de acumulación del cubil de Olduvai nuestra interpretación únicamente puede ser inferencial. A continuación, desgranaremos cada variable por separado.

En primer lugar se discutirá la representación esquelética. Esta variable es útil a la hora de discernir el tipo de agente acumulador que produce las asociaciones óseas. Como se ha apuntado anteriormente, los félidos normalmente transportan carcasas más completas que las hienas (Domínguez-Rodrigo y Pickering, 2010). En algunas ocasiones las carcasas consumidas por félidos presentan conexiones anatómicas y, normalmente, todos los huesos del esqueleto están representados (Ruiter y Berger, 2000). Por el contrario, las hienas manchadas transportan a sus cubiles carcasas parciales o huesos aislados: las hembras lactantes para sus cachorros, los individuos subadultos para su propio consumo, u, ocasionalmente, porque la presa haya sido cazada cerca del cubil (Hill, 1980; Holekamp y Smale, 1990; Lansing et al., 2009). En algunas ocasiones las hienas manchadas transportan carcasas parciales de pequeños bóvidos como gacelas (Lansing et al., 2009), pero en general acumulan huesos aislados (Kruuk, 1972). En el cubil de Olduvai todos los huesos del esqueleto están representados. Además, durante el proceso de excavación se recuperaron carcasas bastante completas. Los análisis estadísticos (PCA y cluster) nos muestran que los cubiles de leopardos y hienas presentan diferencias con respecto a la representación esquelética, y que el cubil de Olduvai es más semejante a los cubiles de

félidos. El bosque aleatorio también apoya esta afirmación. La probabilidad de que el cubil de Olduvai se haya creado tras la acción de un félido es mayor del 75%.

Pero la representación esquelética puede estar condicionada por factores que no dependan del comportamiento diferencial de los carnívoros en el transporte de las presas a sus cubiles. Uno de estos factores puede ser la conservación diferencial dependiente de la densidad ósea de cada elemento. La densidad ósea del esqueleto del ñu muestra correlación positiva con el porcentaje de MAU de la muestra del cubil. Esto significa que la preservación de la muestra está sesgada por la densidad ósea. Si los félidos hubieran sido los únicos agentes modificadores de la asociación ósea no cabría esperar este resultado; esto nos indica que posiblemente un carnívoro durfago ha intervenido en la modificación ósea y ha destruido los elementos menos densos. Aunque todo el esqueleto del ñu está representado, el esqueleto axial (vértebras y costillas) muestran una frecuencia menor que el resto de elementos. Las hienas manchadas destruyen las vértebras y costillas durante el consumo de las presas (Binford, 1981; Capaldo, 1997). La baja frecuencia de estos elementos nos podría indicar que ha existido carroñeo de hiénidos tras el consumo primario de los félidos (figura 25). Por tanto, los resultados de la representación esquelética muestran que un félido produjo primariamente la asociación ósea pero que un hiénido la modificó posteriormente. Por otra parte, los patrones de orientación anisotrópicos muestran que han podido intervenir otros procesos físicos y haber sesgado la muestra. Quizá el flujo de agua durante las fuertes lluvias de la época húmeda transportó alguno de los restos óseos del cubil. No se puede descartar que otros procesos como el pisoteo hayan podido contribuir a la anisotropía de la asociación ósea.

De los grandes carnívoros actuales, los félidos son los que están más especializados en el consumo de carne de las presas (aunque hay algunas excepciones como el jaguar). Los félidos consumen primero las partes blandas de las carcasas. Muchas de sus características anatómicas son adaptaciones para el consumo de carne y la captura de sus presas (Turner y Antón, 1997). Por otro lado, la dentición de las hienas está adaptada para la fracturación de huesos y posterior acceso a los nutrientes (Sutcliffe, 1970). Por tanto, los patrones de fractura de

hiénidos y félidos tras el consumo de las presas son diferentes. Los félidos no fracturan los huesos de manera tan habitual como los cánidos o los hiénidos (Domínguez-Rodrigo et al., 2007b; Parkinson et al., 2015). El cubil de Olduvai muestra una frecuencia relativamente alta de huesos largos sin fracturar; el 47% se conservan completos. El análisis de PCA que compara la frecuencia de huesos completos de dos cubiles de hiena manchada con el cubil de Olduvai muestra que los patrones de fractura que producen los hiénidos no son semejantes a los documentados en el cubil estudiado. Sin embargo, también encontramos huesos largos con fracturas en fresco en el cubil de Olduvai. Los ángulos de las fracturas oblicuas confirman que un carnívoro fracturó los huesos de las extremidades. La sección de la circunferencia más representada en el cubil es el tipo III (100% de la circunferencia de la diáfisis conservada). Por el contrario, la categoría más representada en cubiles de hiena es el tipo I (menos del 50% de la circunferencia de la diáfisis conservada), ya que generan asociaciones óseas en las que los huesos largos están bastante fragmentados. La fracturación del cubil de Olduvai no se corresponde con la que generan las hienas en sus cubiles. La asociación ósea del cubil está menos fragmentada que si la hubiera generado un hiénido. Sólo el 0.8 % de la asociación muestran muescas. En los cubiles de hiena normalmente se documenta un mayor número de muescas en los huesos largos, un 16.7% en el cubil de Masai Mara (Domínguez-Rodrigo et al., 2007a). Por tanto, el patrón de fractura generado en los huesos largos del cubil ha sido producido por un carnívoro. Pero, la frecuencia de huesos largos



**Figura 25. Hiena manchada consumiendo elementos vertebrales en el Cráter del Ngorongoro.**



completos, la conservación de la sección de la diáfisis y la frecuencia de muescas no se asemeja con la alta intensidad de fracturación que las hienas producen en sus cubiles.

Una de las características más diagnósticas de las asociaciones consumidas por félidos es la alta frecuencia de huesos completos (Parkinson et al., 2015). Pero el patrón de fractura del cubil de Olduvai tampoco se corresponde con el comportamiento previamente documentado en félidos, aunque la representación esquelética sugiera que el agente acumulador es un félido. El patrón de fractura del cubil de Olduvai debe corresponder al acceso secundario a las carcasas acumuladas por otro tipo de carnívoro, es decir, un hiénido (este patrón también se verá en las marcas de diente y *furrowing*). Esto puede explicar por qué algunos huesos están fragmentados, lo cual es inusual después del consumo de un félido, y por qué el patrón de fractura tampoco es tan intenso como el encontrado en los cubiles de hiena. Las hienas manchadas deben haber fragmentado intermitentemente algunos elementos óseos del cubil. Tras haber analizado la representación esquelética y los patrones de fractura, parece que un félido ha producido la acumulación pero un hiénido ha carroñeado parte de la asociación ósea. A continuación se analizará las marcas de la superficie ósea del cubil de Olduvai.

La frecuencia de marcas de diente es muy baja, tan sólo el 7% de los restos muestran algún tipo de modificación por carnívoro, incluido el *furrowing* en las epífisis. Esto es una frecuencia extremadamente baja comparado con las frecuencias documentadas en los cubiles de hiena. Los cubiles de hiena manchada de Syokimau o Kisima Ngeda muestran una frecuencia del 34.8% y 44%, respectivamente. Como hemos visto anteriormente, el esqueleto completo del ñu está representado. Las hienas manchadas normalmente crean asociaciones óseas donde predominan las extremidades, porque el esqueleto axial (vértebras/costillas) normalmente se consume donde se produce la caza (Binford, 1981; Capaldo, 1997). El cubil de Olduvai contiene 363 vértebras (dejando fuera los elementos caudales). Sólo el 20.7% de esos elementos muestran consumo por parte de carnívoros. Se ha argumentado que la modificación del extremo de las apófisis es un patrón característico del consumo de las vértebras por félidos (Parkinson et al., 2015; Domínguez-Rodrigo, 1999). Los elementos más afectados después del consumo de

félidos son las vértebras torácicas y lumbares (Domínguez-Rodrigo, 1999). El cubil de Olduvai muestra el mismo patrón: sólo el 3.5% de las vértebras cervicales están modificadas, el 25.5 % de las vértebras torácicas y el 50.9% de las lumbares. El consumo de félidos preserva el cuerpo vertebral intacto (Domínguez-Rodrigo, 1999). Sólo 7 vértebras del cubil de Olduvai muestran modificación en el cuerpo vertebral, mientras que el resto muestra únicamente modificación en las apófisis. El patrón de modificación del esqueleto axial del cubil de Olduvai es similar al patrón documentado en félidos. El número total de especímenes con marca de diente y el patrón de modificación del esqueleto axial no es semejante al patrón esperado si la hiena manchada hubiera sido el agente primario en la secuencia de consumo de las carcasas. Estas variables apuntan de nuevo a un félido como agente acumulador.

Tradicionalmente el orden de acceso de los carnívoros a las asociaciones óseas ha sido testado con la frecuencia de marcas de dientes en los huesos largos. Esto es debido a que la mayoría de aproximaciones metodológicas desarrolladas en la neotafonomía de carnívoros han sido creadas para testar si los carnívoros o los humanos fueron los agentes primarios de la acumulación ósea en los yacimientos. Blumenschine (1988) mostró que las frecuencias de marcas de diente en las diferentes secciones de los huesos largos (epífisis metadiáfisis o diáfisis) podría indicar el orden de acceso de los carnívoros a las carcasas. El acceso primario a las carcasas por las hienas manchadas genera un alto porcentaje de fragmentos de diáfisis con marcas de diente (mayor del 75%). Por tanto las asociaciones óseas creadas por la hiena manchada presentarían fragmentos de diáfisis con una alta frecuencia de marcas de diente. En el mismo experimento Blumenschine (1988) simuló una asociación ósea de origen antrópico y la expuso al carroñeo de hienas. Tras el acceso secundario de los hiénidos las diáfisis mostraban una baja frecuencia de marcas de diente (5-15%). El cubil de Olduvai muestra tan sólo un 15.3% de restos de diáfisis con marcas de diente. Esta es una frecuencia muy baja con respecto a la esperada si la hiena manchada hubiera sido quien consumió las carcasas (75%) (Blumenschine 1988; Blumenschine 1995). De nuevo, la frecuencia de marcas de diente en la diáfisis muestra que el patrón documentado en el cubil de Olduvai no encaja con

lo esperado si la hiena manchada hubiera sido el agente primario de acumulación.

También se han desarrollado estudios actualistas con leones silvestres (Domínguez-Rodrigo, 1999; Gidna et al., 2014). Estos trabajos muestran que el húmero y el fémur son los huesos con mayor frecuencia de marcas de diente, y la tibia el menos modificado. El cubil de Olduvai muestra esta misma distribución de marcas de diente en los huesos largos. Por otro lado, las carcasas que han sido consumidas por leones presentan menos de 10 marcas de diente en la diáfisis (Gidna et al., 2014). Esta característica también se documentó en carcasas consumidas por leopardo: los huesos largos completos raramente mostraban más de 3 a 5 marcas de diente (Domínguez-Rodrigo et al., 2007b). Por tanto, la baja frecuencia de marcas de diente en las diáfisis de los huesos largos completos es característico del acceso primario de félidos a las carcasas. Todos los huesos largos del cubil de Olduvai presentan menos de 10 marcas de diente en la diáfisis. La baja frecuencia de estas marcas en esta sección del hueso indica que un félido consumió la carne de las carcasas. Por otra parte, los leones marcan en menor medida las diáfisis (6.1%) que las epífisis (35.1%) (Gidna et al., 2014). Sin embargo, las epífisis (5.6%) del cubil de Olduvai muestran menor frecuencia de marcas de diente que las diáfisis (15.3%). Como hemos apuntado anteriormente, la hiena manchada ha podido modificar parte de la asociación ósea. Sorprendentemente, el porcentaje de diáfisis con marcas de diente del cubil de Olduvai es consistente con el porcentaje esperado (5-15%) en el acceso secundario por hienas de un yacimiento arqueológico (Blumenschine, 1988). Los carnívoros que pueden acceder al tuétano de los huesos, como las hienas, pueden sesgar considerablemente la representación esquelética ya que destruyen las epífisis de los huesos largos que son las partes menos densas (Blumenschine y Marean, 1993; Blumenschine y Pobiner, 2007). Las variables que cuantifican la destrucción ósea como los patrones de *furrowing* o los tafotipos pueden arrojar luz a esta discusión. El análisis de PCA realizado con los patrones de *furrowing* documentados en cubiles de hiena manchada y los registrados tras el consumo del león, muestran diferencias claras. No obstante, el patrón registrado en el cubil de Olduvai no se ajusta a lo documentado en ninguno de estos dos carnívoros. De la misma manera los tafotipos de león y hiena manchada

claramente se separan en el análisis de correspondencias, pero de nuevo la muestra del cubil de Olduvai no encaja directamente con ninguno de ellos. Al introducir los intervalos de confianza se observa que en la muestra del cubil de Olduvai existen tafotipos distintivos tanto de la hiena manchada como del león. Por ello podemos concluir que ambos carnívoros han desarrollado *furrowing* en los huesos del cubil de Olduvai. El acceso secundario de la hiena manchada a la asociación ósea debió destruir algunas epífisis de los huesos largos, y esto conllevó la reducción del número de epífisis con marcas de diente. El tamaño de los pits también indica que ha sido un carnívoro de tamaño grande (hiena o león) el que ha producido las marcas de diente.

En suma, el número de especímenes con marca de diente, la modificación del esqueleto axial, la frecuencia de diáfisis con marcas de diente y el número de marcas en la diáfisis por hueso completo sugiere que el agente primario en el consumo de las carcasas fue un félido. La frecuencia de diáfisis y epífisis con marcas de diente, los patrones de *furrowing* y los tafotipos muestran que tanto un félido (el león) como un hiénido (la hiena manchada) modificaron la asociación ósea del cubil de Olduvai.

Todas las variables tafonómicas analizadas parecen indicar que fue un félido el que produjo primariamente la acumulación en el cubil de Olduvai. El análisis de los tafotipos ha sido una de las variables que, por sí sola, ha sido capaz de mostrar que han actuado dos tipos de carnívoros en la asociación ósea. Este análisis, que ofrece posibilidades tan amplias en la discusión sobre los carnívoros que han actuado en la modificación ósea, debería completarse con los tafotipos generados por otras especies de félidos como el leopardo u otras especies de hiénidos, como la hiena rayada. Cuando estos nuevos datos actualistas se introduzcan en esta herramienta quizá podamos discernir qué especie de carnívoro ha actuado en las asociaciones atendiendo únicamente a esta variable. Hasta entonces, los estudios tafonómicos sin observación directa del agente acumulador, deberán combinarse con aproximaciones de la ecología comportamental de los carnívoros para poder concretar el taxón implicado, más allá de poder decir si fue un félido o un hiénido.

Una de las características sobre el comportamiento de la hiena manchada usado en los estudios tafonómicos de los cubiles es el número

de especímenes transportados. Aún así, hasta la fecha, hay pocos datos disponibles de la tasa de acumulación en relación a los patrones de ocupación. La hiena manchada tiende a acumular menos especímenes óseos que las otras especies de hiena, probablemente debido a su comportamiento más gregario y la alta competencia intraespecífica por los recursos (Lansing et al., 2009). Algunas estimaciones muestran una tasa de acumulación de 1.3-9 especímenes por mes (Pokines y Kerbis-Peterhans, 2007; Holekamp y Smale, 1990; Lansing et al., 2009; Skinner y Henschel, 1986). El cubil de Olduvai muestra una tasa de acumulación de 426 especímenes al año. Para calcular la tasa de acumulación al mes se usó un intervalo de 8 meses dando como resultado 53 especímenes al mes. Esta tasa es mayor que la documentada para la hiena manchada, así que de nuevo vemos un rasgo del cubil que no es consistente con el comportamiento de este carnívoro.

Los grandes carnívoros presentes en el ecosistema del Serengeti son: la hiena manchada, el lycaon, el guepardo, el leopardo y el león (Schaller, 1972). Tanto el leopardo, como el lycaon y el guepardo cazan un rango de presas de menor masa corporal que el ñu (Schaller, 1972). Además, estos carnívoros evitan cazar al ñu significativamente aunque coincidan en el mismo ecosistema (Hayward et al., 2006a, b, c). De estos 3 carnívoros, el único que se ha descrito como agente acumulador en los ecosistemas de sabana ha sido el leopardo (Brain, 1981). Kruuk y Turner (1967) realizaron observaciones de la caza de los grandes carnívoros del Serengeti durante 8 años. En ese período, el leopardo únicamente cazó un ñu adulto. En el estudio llevado a cabo por Pienaar (1969) en el Parque Nacional del Kruger durante dos años, el leopardo cazó sólo dos ñus adultos. La dieta del leopardo es más variada que la de otros félidos como el león, cazan una mayor variedad de presas (Schaller, 1972). De hecho los dos principales depredadores del ñu en el Serengeti son la hiena manchada y el león (Sinclair y Arcese, 1995b). Pero entre estos dos depredadores existen diferencias claras en su comportamiento en la caza. Mientras que las preferencias del león están significativamente condicionadas por la masa corporal de las presas (Hayward y Kerley, 2005), los mismos análisis revelan que no hay factores que predigan el índice de Jacobs en la caza de la hiena manchada (Hayward, 2006). El león prefiere presas de

masa corporal entre 190-550 kg, independientemente de su disponibilidad en el ecosistema (Hayward y Kerley, 2005). En el ecosistema del Serengeti el león selecciona presas entre 170-250 kg (Sinclair et al., 2003). Cuando todos los tipos de hábitats (bosques, llanuras abiertas, etc) se tienen en consideración, el león prefiere significativamente 5 especies (ñu azul, cebra, búfalo, jirafa y oryx) y evita otras 11, lo que significa que la caza del león es muy especializada (Hayward, 2006). La dependencia de especies de tamaño medio como el ñu o la cebra es mayor en las llanuras (Sinclair et al., 2003), el tipo de hábitat donde se localiza el cubil de Olduvai dentro del ecosistema del Serengeti. Por el contrario, la dieta de la hiena manchada es mucho más flexible (Pienaar, 1969), no muestra ninguna preferencia específica y evita cazar muy pocas especies (Hayward, 2006). Las asociaciones óseas creadas por las hienas manchadas reflejan la disponibilidad de especies y el ambiente local del ecosistema (Skinner, 2006). De un año a otro el carnívoro acumuló 6 nuevos individuos. Esto implica que el cubil de Olduvai ha estado activo durante varios años (NMI=55). No se ha encontrado ni un sólo hueso de otra especie diferente al ñu azul en la asociación ósea. El ecosistema del Serengeti presenta más de 20 especies distintas de ungulados y alguna de ellas ocurre en grandes densidades en las llanuras, como la cebrilla o la gacela de Thompson (Schaller, 1972; Sinclair y Norton-Griffits, 1979). No es muy probable que la hiena manchada haya sido el agente acumulador en el cubil de Olduvai. Esta especie no presenta preferencia por ninguna presa y es un depredador generalista. Por tanto, raramente crearía una asociación ósea con una única especie de ungulado durante varios años. El cubil de Olduvai es el cubil actual que documenta el mayor número de especímenes de mamífero, y el único con una sola especie en África. Aunque el número de especímenes no es una variable constante en los cubiles de hiena (Lam, 1992) parece que el número raramente sobrepasa los 1000 ítems (Fourvel et al., 2015). En general, la hiena rayada y la hiena parda (ninguna de estas especies está presente en el Serengeti) generan acumulaciones óseas mayores que las de la hiena manchada. Las 3 especies de hiena (manchada, rayada y parda) y el leopardo originan cubiles con diferentes tipos de especies y animales con masas corporales variadas (Brain, 1981; Kerbis-Peterhans, 1990; Ruiters y Berger, 2000; Fourvel et al., 2015; Lansing et



al., 2009). Ya que el cubil de Olduvai presenta la mayor asociación ósea con especímenes de mamíferos y es único en mostrar una sola especie, el carnívoro que creó la asociación debe ser un depredador especializado y el ñu azul tiene que ser una de sus presas preferidas. El único carnívoro en el Serengeti que reúne estas características es el león.

La dinámica depredador-presa, además de estar condicionada por la densidad poblacional y el comportamiento de los carnívoros durante la caza, es contingente de las peculiaridades específicas del ecosistema (Hopcraft et al., 2005). Los leones seleccionan áreas en las llanuras donde las presas son fáciles de cazar en vez de zonas con densidades poblacionales altas (Hopcraft et al., 2005). La oportunidad de cazar o carroñear una presa en las llanuras aumenta con la proximidad al agua y desnivel en el terreno (Hopcraft et al., 2005). La topografía del cubil de Olduvai permite a un depredador por emboscada cazar al acecho y, la proximidad al agua, la posibilidad de encontrar una presa. La facilidad de capturar las presas es esencial en la selección del hábitat por depredadores que cazan por emboscada, como el león (Hopcraft et al., 2005). Las hienas manchadas (depredadores cursoriales) prefieren hábitats abiertos en vez de los bosques de ribera que flanquean los cursos de agua (Kruuk, 1972). El tipo de hábitat que circunda el cubil sugiere que la depredación ha ocurrido por emboscada en vez de a la carrera. Las presas del león muestran mayor vulnerabilidad en la vecindad de los matorrales de ribera, no sólo porque la vegetación es densa, sino porque las presas no poseen muchas rutas de escape (Schaller, 1972). Durante la migración del ñu, las manadas de leones se desplazan desde las zonas boscosas del norte del Serengeti a la unidad ecológica de herbáceas intermedias, para alcanzar las presas durante la época húmeda (Schaller, 1972). Los leones nómadas son los que de manera más probable alcanzan la unidad de herbáceas cortas del Serengeti (donde se localiza el cubil de Olduvai). Los leones nómadas a veces establecen territorios temporales en las llanuras, van a los bosques de nuevo durante la época seca, pero vuelven a la misma área en la siguiente época húmeda (Schaller, 1972; Craft et al., 2011). Los leones tienen menos éxito en la caza con poca cobertura vegetal (Schaller, 1972). Los grupos pequeños de leones nómadas (de media 2.8 individuos) en la unidad ecológica de herbáceas cortas selec-

cionan hábitats con matorrales de ribera para la caza. Aunque se haga difícil imaginar a un león moviendo a una presa a otro lugar diferente de donde fue cazada, Schaller (1972, páginas 267-268) describió cómo este carnívoro puede transportar ñus y cebras adultas hasta 160 m.: “las presas grandes se transportan de dos maneras, como muestra un león que acaba de matar una cebra. Primero, le da la vuelta, tirando violentamente de la garganta del animal, y mueve el cuerpo de esta manera 20 m. Después la muerde en la nuca, y con el cuello de la carcasa entre sus extremidades anteriores, la mueve 23 m a un barranco, dando una serie de pasos rápidos antes de descansar brevemente”. Un atlas del cubil de Olduvai presenta una marca de diente que puede corresponder a este comportamiento descrito en los leones. Las visitas regulares de los leones al cubil debió generar la acumulación de las carcasas consumidas por el grupo. La topografía del lugar, aunque no sea una cueva o una madriguera modificada, propició la acumulación ósea a lo largo de varios años.

Durante las últimas décadas, la socialidad, filopatria y fenómenos de dispersión en el león ha sido objeto de intenso estudio (Bygott et al., 1979; Packer, 1986; Hanby y Bygott, 1987; VanderWaal et al., 2009). Las leonas muestran filopatría, pero hasta un tercio de las hembras subadultas se dispersan (Pusey y Packer, 1987). Cuando una nueva coalición de machos toma la manada, echa a los anteriores machos residentes y a los individuos subadultos (machos y hembras) (Packer y Pusey, 1983a, b; Hanby y Bygott, 1987). Los recursos que limitan el tamaño poblacional en especies filopátricas son los alimentos y los sitios de cría (Waser y Jones, 1983). Las hembras que se dispersan muestran menor tasa de éxito reproductor (Packer, 1986; Hanby y Bygott, 1987; Pusey y Packer, 1987), pero deben conocer nuevos sitios de cría seguros y buenas zonas de caza (Packer, 1986). La mayoría de hembras solitarias adquieren compañeros rápidamente (Hanby y Bygott, 1987). Recientemente, Craft et al. (2015) apuntó a que aunque la migración de los ñus se había propuesto como un mecanismo que servía de refugio temporal para escapar de la depredación (Fryxell et al., 1988), los grandes carnívoros como hienas, chacales o leones se pueden adaptar al movimiento de los ungulados migratorios. Aunque los leones no se aparean estacionalmente (Schaller, 1972; Packer y Pusey, 1983a, b; Bertram, 1975), la nutri-

ción afecta a la condición reproductiva (Schaller, 1972; Packer y Pusey, 1983a; Rudnai, 1973). Nuestra hipótesis es que las áreas más al sur del Serengeti presentan lugares de cría apropiados, cerca de los cursos fluviales estacionales y con presas migratorias disponibles; esto podría beneficiar la reproducción del león. Hanby y Bygott (1987) enfatizaron la importancia de estudios a largo plazo, tanto demográficos como comportamentales, en los diferentes hábitats que compone el ecosistema del Serengeti. Sería necesaria más investigación para confirmar la hipótesis planteada de que el cubil de Olduvai sería un cubil de cría de león. Además, se debería dirigir más investigación a los leones nómadas para saber si existen diferencias comportamentales con los leones de manada. Para ello, las investigaciones ecológicas no sólo se deberían llevar a cabo en el Parque Nacional de Serengeti, sino también llegar al Área de Conservación del Ngorongoro que todavía forma parte, ecológicamente aunque no administrativamente, de las llanuras de herbáceas cortas.

El estudio de la representación esquelética, la baja fragmentación ósea, la frecuencia y distribución de marcas de diente y la modificación del esqueleto axial sugiere que un félido fue el agente acumulador en el cubil de Olduvai. Por otra parte, la baja frecuencia de elementos del esqueleto axial, los patrones de *furrowing* y los tafotipos indican que tanto la hiena manchada como el león modificaron la asociación ósea. La tasa de acumulación, el tamaño corporal de la presa, el patrón especializado de caza en una sola especie, y la topografía y hábitat del cubil, sugieren que el agente acumulador fue un félido (probablemente un león), aunque la hiena manchada carroñeó parte de la asociación ósea. Esta asociación ósea creada potencialmente por un león constituye un nuevo marco referencial para los estudios tafonómicos. Estos datos serán útiles en el estudio de asociaciones óseas de África, Europa, Asia, Norte América y la zona norte de Sudamérica, donde grandes félidos tipo león estaban presentes en los paleoecosistemas del Pleistoceno (Turner y Antón, 1997; Martin, 2008).

Este descubrimiento también puede ayudar a consolidar la hipótesis de que algunos yacimientos clásicos, como los del Lecho I de Olduvai, han sido producido por félidos (Domínguez-Rodrigo et al., 2007a). A diferencia de las interpretaciones previas de estos yacimientos llevadas a cabo por Leakey (1971) y Potts (1988), Domínguez-Rodri-

go et al. (2007a) interpretaron que el agente de acumulación más común en el Lecho I eran los carnívoros, basándose en variables tafonómicas de la superficie ósea y los patrones de fracturación (Tabla 3). La abundancia de elementos axiales, la alta especialización taxonómica, la baja fracturación ósea así como la baja frecuencia de marcas de diente (además situadas en localizaciones anatómicas específicas), sugería que los agentes de acumulación en los yacimientos no-antrópicos del Lecho I fueron félidos en vez de hiénidos (Tabla 4).

Los nuevos test estadísticos usados en la presente tesis sobre la representación esquelética de los yacimientos no-antrópicos de Olduvai, confirman la hipótesis planteada por Domínguez-Rodrigo et al. (2007a). El análisis de aprendizaje automático tiene un gran potencial para discriminar el origen de las acumulaciones óseas, por el momento únicamente en el caso de yacimientos creados por carnívoros. En el caso de yacimientos antrópicos, los datos actualistas son insuficientes. Con respecto a los humanos, las acumulaciones óseas tienen que ser concebidas como una cadena operativa, en las que las decisiones del transporte de elementos son sólo temporalmente coincidentes con el producto final que encontramos en los yacimientos. Los trabajos sobre los Hadza se centran en las decisiones tomadas por este grupo de cazadores-recolectores a la hora de transportar elementos óseos a los campamentos (Bunn et al. 1988; Monahan, 1996, 1998; Bunn, 2007). Este debate ha contemplado diferencias en sus decisiones dependiendo del tamaño de la carcasa, hora del día, estación (húmeda o seca) o número de individuos para mover la pieza (Bunn et al. 1988; Monahan, 1996, 1998; Bunn, 2007). Sin embargo, hay pocos estudios en los que se haya analizado el producto final tras el consumo del grupo en términos de representación esquelética. Bunn examinó parte de lo recogido en un campamento Hadza pero analizó únicamente una fracción pequeña de la asociación ósea y no separó los resultados por tamaño de presa. Es por lo que sólo pudimos usar los datos de Bartram (1993) sobre cazadores-recolectores modernos del Kalahari. Para poder realizar análisis de aprendizaje automático sobre yacimientos antrópicos se necesitan más referentes actualistas. De la misma manera, sería necesario que se analicen más asociaciones creadas por félidos y hiénidos en los que se estudie la representación esquelética en términos de

	FLK Zinj	FLK N1-2	FLKN3	FLKN4	FLKN5	FLKNN1	FLKNN2	FLKNN3	DK1	DK2	DK3
<b>Leakey (1971)</b>	Living floor	Site with diffused material	Site with diffused material	Site with diffused material	Site with diffused material	Living floor	Site with diffused material	Living floor	Site with diffused material	Site with diffused material	Living floor
<b>Potts (1988)</b>	Stone caches	-	-	-	-	Stone caches	Carnívoro (hiena)	-	Stone caches	-	Stone caches
<b>Domin-guez-Rodrigo et al. (2007a)</b>	Palimpsesto (humanos agentes primarios)	Palimpsesto (félidos y humanos en menor medida)	Palimpsesto (félidos)	Palimpsesto (félidos)	Félidos como agente primario	Félidos como agente primario	Félidos como agente primario (carroñero hienas)	Félidos como agente primario (carroñero hienas)	-	Palimpsesto (félidos agente primario, carroñero hienas, humanos uso esporádico)	Palimpsesto (félidos agente primario, carroñero hienas, humanos uso esporádico)

En esta página: **Tabla 3. Interpretaciones de los yacimientos del Lecho I de Olduvai por Leakey (1971), Potts (1988) y Domínguez-Rodrigo (2007a).**

En página siguiente: **Tabla 4. Lista taxonómica y variables tafonómicas estudiadas en los yacimientos no-antrópicos del Lecho I de Olduvai por Domínguez-Rodrigo et al. (2007a).**

	Lista taxonómica	Patrones de fractura	Marcas de diente	Modificación ósea	Representación esquelética
<b>FLKN 1-2</b>	Dominada por dos taxones: <i>P. altidens</i> and <i>A. recki</i>	Huesos completos abundantes (27% de <i>Antidorcas</i> , 7% de <i>Parmularius</i> )	Frecuencia de marcas de diente baja (25 %)	Modificación ósea en vértebras y huesos largos típica de félido	Esqueleto axial abundante
<b>FLKN 3</b>	Dominada por dos taxones: <i>P. altidens</i> and <i>A. recki</i>	Mayor representación huesos completos que en cubiles de hiena (14.8 % huesos completos extremidades)	Frecuencia de marcas de diente baja (31 %)	Modificación ósea en vértebras y huesos largos típica de félido	Esqueleto axial abundante
<b>FLKN 4</b>	Dominada por dos taxones: <i>P. altidens</i> and <i>A. recki</i>	Mayor representación huesos completos que en cubiles de hiena (10.1 % huesos completos extremidades)	Frecuencia de marcas de diente baja (18.1 %)	Modificación ósea en vértebras y huesos largos típica de félido	Esqueleto axial abundante
<b>FLKN 5</b>	Dominada por dos taxones: <i>P. altidens</i> and <i>A. recki</i>	Proporción de huesos completos significativa (16.3%)	Frecuencia de marcas de diente baja (11.5 %)	-	Esqueleto axial abundante
<b>FLKNN 1</b>	Dominada por bóvidos de tamaño medio (excluyendo las tortugas)	Fractura ósea rara	Frecuencia de marcas de diente baja (21.2 %)	Modificación ósea en vértebras y huesos largos típica de félido	Esqueleto axial abundante
<b>FLKNN2</b>	Dominada por bóvidos de tamaño medio	Alta frecuencia de huesos completos	Frecuencia de marcas de diente baja (25.1 %)	Modificación ósea en vértebras y huesos largos típica de félido	Ratio huesos axiales-extremidades muestra estado 2 de destrucción ósea
<b>FLKNN 3</b>	Representación taxonómica diversa ( <i>P. altidens</i> and <i>K. sigmoidalis</i> )	Uno de los mayores números de diáfisis completas de todo el Lecho I	Frecuencia de marcas de diente baja (16.3 %)	-	Huesos axiales poco representados (sugiere intense destrucción por carnívoros)
<b>DK 2</b>	Dominada por bóvidos de tamaño medio	Sobre el 8.5% de los huesos de las extremidades están completos	Frecuencia de marcas de diente baja (11.6 % para carcasas pequeñas, 19.3 % para carcasas pequeñas)	-	Huesos axiales poco representados y destrucción de las epifisis de huesos largos (carroño de carnívoros)
<b>DK 3</b>	Dominada por bóvidos de tamaño medio	Sobre el 8.5% de los huesos de las extremidades están completos	Frecuencia de marcas de diente baja (8.7 % para carcasas pequeñas, 12.8 para carcasas pequeñas)	-	Huesos axiales poco representados y destrucción de las epifisis de huesos largos (carroño de carnívoros)



NME para poder calcular el MAU, para así poder establecer comparaciones fiables. El análisis de la representación esquelética de los cubiles también se debería hacer separando los tamaños de presa, para poder construir conjuntos de ensayo precisos. A pesar de que gran parte de la investigación neotafonómica se haya orientado al comportamiento de los carnívoros, no son muchos los ejemplos en los que las asociaciones son analizadas en términos de NME con respecto al tamaño de la presa.

Todos los resultados obtenidos en la presente tesis finalmente nos llevan a analizar de nuevo las asociaciones faunísticas del Lecho I de Olduvai. El FLK N parece que funcionó como un punto caliente para el transporte y consumo de carcasas por parte de félidos. Como en el caso del cubil estudiado, parece que las hienas modificaron parte de la asociación ósea a través del carroñeo de algunos huesos (Domínguez-Rodrigo et al., 2007a). El FLK N, en el momento de la formación del Lecho I superior, se localizaba en una península cercana a recursos de agua (Ashley et al., 2014). Como hemos visto en la aproximación ecológica, el hábitat es muy importante cuando se da depredación por emboscada. La cercanía al agua y el desnivel del terreno pudo facilitar que la localización del FLK N funcionara, en tiempos del Lecho I, como un sitio recurrente de caza de félidos. Además, el perfil taxonómico de las presas documentadas es muy especializado, centrado en Antidorcas y Parmularius (Domínguez-Rodrigo et al., 2007a). Se ha propuesto anteriormente que el leopardo o el *Dinofelis* hayan sido los responsables de la acumulación en el FLK N, dos especies de carnívoro que están representadas en el yacimiento, junto a otros como la hiena manchada, chacal o león (Domínguez-Rodrigo et al., 2007a).

Otros yacimientos del Lecho I como DK también mostraban modificación ósea característica de félidos (Domínguez-Rodrigo et al., 2007a). A diferencia del FLK N, las presas que encontramos en DK son más grandes y variadas: *Alcelaphini* tamaño 3b (*sensu* Bunn, 1982), *Tragelaphini*, *Reduncini* y *Bovini*. La autoría por parte de félidos de esta asociación ósea tenía el problema de que, normalmente, los leopardos no transportan carcasas tan pesadas. El descubrimiento del cubil actual de Olduvai nos muestra que hay condiciones ecológicas en las que los leones pueden transportar y acumular carcasas de individuos tan pesados como un macho adulto de ñu. El

perfil taxonómico de las presas encontradas en DK podría indicar que el carnívoro responsable de la asociación es tipo león. De nuevo este yacimiento se formó cercano a recursos hídricos, por lo que el entorno también favorecía la caza por emboscada. Dada la variedad de presas, no necesariamente tuvo que producirse un transporte de las carcasas a DK. La acumulación de individuos pudo darse en torno al recurso hídrico por depredación en serie (Domínguez-Rodrigo, 1993).

FLKNN 2 y FLKNN 3 se formaron en tiempos de mitad del Lecho I, cercanos a un pequeño humedal (Ashley et al., 2010). Estos yacimientos también presentan características típicas de modificación ósea por félidos, pero, como en DK, las hienas han sido también protagonistas en



**Figura 26. Detalle de excavación de una mandíbula de *Theropithecus* en AMK. Fotografía: Javier Trueba.**

la modificación ósea (Domínguez-Rodrigo et al., 2007a). La asociación ósea de estos yacimientos es bastante más pequeña que la de los otros yacimientos del Lecho I. Esto puede indicar que la asociación corresponde a diferentes episodios de depredación, no necesariamente a un transporte de presas a la misma localización.

La acción de félidos no sólo ha sido documentada en los yacimientos del Lecho I discutidos en la presente tesis. Hay otras asociaciones faunísticas como el FLK 10-13-15 en el que también se ha puesto de manifiesto que fue un félido el que modificó las presas localizadas en este punto del Lecho I superior (Domínguez-Rodrigo et al., 2007a). Los trabajos de prospección del Lecho I de Olduvai llevados a cabo por el equipo TOPPP, ha llevado al descubrimiento de otros yacimien-





**Figura 27. Superficie de excavación del yacimiento de DS. Año 2015.**

tos como el *Amin Mturi Korongo* (AMK) (figura 26). Las características de la asociación faunística de este yacimiento también apunta a que un félido ha sido el agente acumulador (Aramendi et al., en preparación). Sin embargo, hay un intervalo estratigráfico en el que la acción de los félidos en las carcasas parece marginal: el depósito de arcilla por debajo de la Toba IC que contiene el yacimiento FLK Zinj. Los últimos estudios tafonómicos parecen indicar que los humanos accedieron de manera primaria a las carcasas encontradas en dicho enclave (Domínguez-Rodrigo, 2009; 2015). Por tanto, parece que la hipótesis anteriormente establecida de carroñeo pasivo no está apoyada por los resultados tafonómicos de la asociación.

La representación esquelética del FLK Zinj está sesgada a los huesos de las extremidades.



**Figura 28. Extremidad superior articulada de un bóvido de tamaño medio en DS**

El análisis de esta variable durante los años 80 derivó en que los investigadores de ambas corrientes (carroñeo vs acceso primario) encontraran argumentos para apoyar sus hipótesis (Binford, 1981; Bunn y Kroll, 1986, 1988; Potts, 1988; Blumenschine, 1991). Sin embargo, un arduo trabajo de prospección en el entorno del FLK Zinj, ha documentado que en otras zonas del paleopaisaje la productividad de carcasas era muy baja, en contraste con la alta concentración documentada en el yacimiento (Uribelarrea et al., 2014). Esto indica que los homínidos estuvieron involucrados de manera activa en la adquisición de carcasas de manera primaria.

En las próximas décadas, el estudio del comportamiento de los primeros homínidos del Lecho I de Olduvai ampliará el marco comportamental mostrado en el FLK Zinj. Se podrá conocer si el comportamiento para la adquisición de carcasas es más variado que lo documentado en este yacimiento o si, por el contrario, este comportamiento está más extendido de lo que estaba documentado en el registro fósil. La representación esquelética del FLK Zinj mostraba una conservación moderada de elementos del esqueleto axial. Debido a que los elementos más representados eran los huesos de las extremidades, se desarrolló todo el estudio etnoarqueológico (antes mencionado) sobre las decisiones del transporte de elementos óseos por las sociedades cazadoras-recolectoras. El descubrimiento de dos nuevos yacimientos inéditos (*Phillip Tobias Korongo* y *David site*) (figura 27) en el estrato de arcilla debajo de la Toba IC, la misma paleosuperficie del FLK Zinj, nos dará datos muy valiosos sobre el comportamiento y desarrollo de nuestro género en edades en torno a los dos millones de años. Estos yacimientos contienen asociaciones faunísticas incluso más densas que las documentadas en el FLK Zinj, y es significativa la alta preservación de los elementos axiales como vértebras o costillas. Estos dos yacimientos presentan elementos óseos fracturados (figura 28) con marcas de corte, y también alta cantidad de herramientas de industria lítica. Además, la asociación faunística difiere de la del FLK Zinj. Esto probablemente refleje diferentes episodios de ocupación quizá condicionados por la estacionalidad.



## **CAPÍTULO 5. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS**

Las conclusiones del trabajo realizado son las siguientes:

- El cubil de Olduvai ha sido acumulado por un félido, aunque la hiena manchada también ha modificado parcialmente la asociación ósea. Las condiciones ecológicas de la Garganta de Olduvai sugieren que los agentes acumuladores pudieron haber sido leones nómadas. Esta especie de carnívoro no forma habitualmente acumulaciones óseas. La baja densidad poblacional en la unidad de herbáceas cortas, la poca cobertura vegetal y la diferente estructura social de los leones nómadas, han podido propiciar este comportamiento inusual en la especie.

- Este nuevo marco referencial ha permitido respaldar la hipótesis de que los yacimientos no-antrópicos del Lecho I de Olduvai fueran formados por grandes félidos.

- La selección del sexo y edad de las presas en la depredación está condicionada ampliamente por variables ecológicas como: la estacionalidad, estructura poblacional de la presa o unidad ecológica (bosques, herbáceas largas, intermedias o cortas). Los yacimientos deben ser sujetos de estudios de estacionalidad y paleoecología para poder elegir un buen análogo actual con el que comparar los resultados de las clases de edad y sexo.

- El método de las 5 clases de edad es una herramienta más precisa a la hora de diferenciar la dieta de los carnívoros. La alta presencia de individuos adultos en el cubil de Olduvai muestra que hay condiciones ecológicas donde los carnívoros pueden producir el perfil de edad que se había interpretado como característico de la caza antrópica. Aun así, hay que seguir construyendo marcos de referencia actuales sobre la selección de edad de las presas que contemplen las variables ecológicas enumeradas en el punto anterior.

- Los análisis de aprendizaje automático reavivan el uso de la representación esquelética en los análisis tafonómicos. Esta herramienta permite clarificar el agente acumulador en yacimientos creados por carnívoros. Se necesitaría construir más marcos referenciales sobre campamentos de cazadores-recolectores actuales para testar si es igual de preciso cuando se trata de yacimientos creados por humanos.

Durante la realización del trabajo de investigación, han surgido nuevas líneas de investigación que no se han podido llevar a cabo en el desarrollo de la tesis doctoral. Sin embargo, podrán ser abordadas en el futuro. Algunas de estas líneas son:

- Uso del nuevo método de 5 clases de edad en los yacimientos arqueopaleontológicos de Olduvai. En este marco se podrá desarrollar un trabajo sobre recomendaciones metodológicas de esta nueva herramienta así como explorar su uso en otras especies de ungulados africanos.

- La determinación del sexo de las carcasas es difícil si no se conservan los cuernos o elementos esqueléticos completos como los metápodos. En muchas ocasiones, estos elementos no están representados en el registro de los yacimientos, haciendo difícil la adscripción de los individuos a una clase de sexo. Para poder aproximarnos al sexo de la carcasa en los conjuntos arqueológicos se quiere desarrollar un nuevo método a través de medidas en elementos dentales. En el lago Masek (Tanzania) se produce cada año la muerte de muchos individuos de ñu, con lo que podemos acceder a cientos de cráneos de esta especie. En el estudio se quieren tomar medidas de los premolares y molares diferenciando el sexo a través de la morfología del cuerno. Las medidas que se tomarán son la anchura, longitud y altura de la corona, con respecto a la clase de sexo y edad del individuo. Posteriormente, se aplicará estadística para ver si existe diferencias en alguna de estas variables con respecto al sexo. También se podrá explorar la posibilidad de la determinación de la clase de edad atendiendo a la altura de la corona. Para aplicar el método de las 5 clases de edad se necesita que la serie dentaria esté relativamente completa, porque se basa en el desgaste dental de toda la serie. Si a través de la altura de la corona dental se puede categorizar la edad del

individuo, será de gran utilidad en el estudio del registro de los yacimientos de Olduvai.

- Realización de un estudio de estacionalidad sobre huesos largos y costillas de las carcasas del cubil de Olduvai. A través del estudio histológico de los huesos largos se conocerán más datos sobre la *life history* de la especie y se podrá comparar con los resultados obtenidos en el análisis de los molares. Esta metodología también se podría aplicar a yacimientos Pleistocenos como los de Olduvai.

- Estudios de estacionalidad de los yacimientos de Olduvai. Como hemos visto, esta variable condiciona ampliamente el uso correcto de las analogías y además nos ofrece una gran información paleoecológica que servirá para explicar el comportamiento de homínidos y carnívoros durante el Pleistoceno. El estudio del microdesgaste abre una puerta espectacular para resolver esta cuestión.

- La especie moderna de ñu surge en el Lecho II de Olduvai. Sin embargo, la morfología observada en restos óseos que se están recuperando en los nuevos yacimientos del Lecho I (PTK y DS) son muy similares a la subpoblación migratoria actual. Las diferencias en la composición faunística de los yacimientos del Lecho I hace pensar que el uso del paisaje era diferente dependiendo de la estación. Por tanto, quizá la dinámica poblacional que rige hoy en el Serengeti estaba establecida con anterioridad a lo planteado hasta la fecha. ¿Cuándo surgió la subpoblación migratoria del ñu? ¿El paleoecosistema fluctuaba de la misma manera a lo largo del año que en el ecosistema actual? ¿Esto condicionaba el comportamiento de los homínidos? Son preguntas que se intentarán abordar en el futuro.

- La aplicación de estas nuevas técnicas y marcos referenciales tafonómicos se desarrollarán, en un futuro, en yacimientos del sur de África como el de Sterkfontein (Sudáfrica).







## CAPÍTULO 6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

### A

Alcántara V, Barba R, Barral J, Crespo A, Eiriz A, Falquina A, et al. 2006. Determinación de procesos de fractura sobre huesos frescos: un sistema de análisis de los ángulos de los planos de fracturación como discriminador de agentes bióticos. *Trabajos Prehist.*; 63(1): 25–38.

Andrés M, Gidna A, 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. *Archaeol. Anthropol. Sci.*; 4: 209-219.

Andrews P. 1990. *Owls, Caves and Fossils*. Chicago: University of Chicago Press.

Andrews P, Fernández-Jalvo Y. 1997. Surface modifications of the Sima de los Huesos fossil humans. *J. Hum. Evol.*; 33: 191-217.

Andrews P, Evans EMN. 1983. Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. *Paleobiology.*; 9: 289–307.

Arceredillo D, Gómez-Olivenza A, García-Pérez A. 2011. Three statistical methods for sex determination in extant and fossil caprines: assessment of the *Rupicapra* long bones. *J Archaeol Sci.*; 38: 2450–2460.

Ashley GM, Bunn HT, Delaney JS, Barboni D, Domínguez-Rodrigo M, Mabulla A, Gurtov A, Baluyot RB, Beverly E, Baquedano E. 2014. Paleoclimatic and paleoenvironmental framework of FLK North archaeological site, Olduvai Gorge, Tanzania. *Quat. Int.*; 322-323: 54-65.

Ashley GM, Domínguez-Rodrigo M, Bunn HT, Mabulla AZP, Diez-Martin F, 2010. A spring and wooded habitat at FLK Zinj and their relevance to origins of human behavior. *Quat. Res.*; 74: 304-314.

Attwell CAM. 1980. Age determination of the blue wildebeest (*Connochaetes taurinus*) in Zululand. *South Afr J Zool.*; 15: 121–130.

### B

Bartram LE. 1993. *An Ethnoarchaeological Analysis of Kua San (Bostwana) Bone Food Refuse*. Ph.D. Thesis. University of Wisconsin, Madison.

Bertram BCR. 1975. Social factors influencing reproduction in lions. *J. Zool.*; 177: 463–482.

Boukal DS, Berec L, Krivan V. 2008. Does Sex-Selective predation Stabilize or Destabilize Predator-Prey Dynamics? *Plos One.*; 3(7): e2687. doi: 10.1371/journal.pone.0002687.

Binford LR. 1981. *Bones Ancient Men and Modern Myths*. New York Academic Press, New York.

Blumenschine RJ. 1986. Carcass consumption sequences and the archaeological distinction of scavenging and hunting. *J. Hum. Evol.*; 15: 639-659.

Blumenschine RJ. 1987. Characteristics of an early hominid scavenging niche. *Curr. Anthropol.*; 28: 383-407.

Blumenschine RJ. 1988. An experimental model of the timing of hominid and carnivore influence on archaeological bone assemblages. *J. Archaeol. Sci.*; 15: 483-502.

Blumenschine RJ. 1991. Hominid carnivory and foraging strategies, and the socioeconomic function of early archaeological sites. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.*; 334: 211-221.

Blumenschine RJ. 1995. Percussion marks, tooth marks, and experimental determinations of the timing of hominid and carnivore access to long bones at FLK Zinjanthropus, Olduvai Gorge, Tanzania. *J. Hum. Evol.*; 29: 21-51.

Blumenschine RJ, Cavallo JA, Capaldo SD. 1994. Competition for carcasses and early hominid behavioral ecology: a case study and a conceptual framework. *J. Hum. Evol.*; 27: 197-213.

- Blumenschine RJ, Marean CW. 1993. A carnivore's view of archaeological bone assemblages. In: Hudson, J. (Ed.), *From Bones to Behavior*. The Center for Archaeological Investigations at Southern Illinois University, Carbondale; 273-300.
- Blumenschine RJ, Marean CW, Capaldo SD. 1996. Blind tests of inter-analyst correspondence and accuracy in the identification of cut marks, percussion marks, and carnivore tooth marks on bone surfaces. *J. Archaeol. Sci.*; 23: 493–507.
- Blumenschine RJ, Pobiner BL. 2007. Zooarchaeology and the ecology of Oldowan hominin carnivory. In: Unger PS, editor. *Evolution of the Human Diet: the Known, the Unknown, and the Unknowable*. New York: Oxford University Press; 167-190.
- Blumenschine RJ, Stanistreet IG, Njau JK, Bamford MK, Masao FT, Albert RM, Stollhofen H, Andrews P, Prassack KA, McHenry LJ, Fernández-Jalvo Y, Camilli EL, Ebert JI. 2012. Environments and hominin activities across the FLK Peninsula during *Zinjanthropus* times (1.84 Ma), Olduvai Gorge, Tanzania. *J. Hum. Evol.*; 63 (2): 364-383.
- Brain CK. 1981. *Hunters or the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy*. University of Chicago Press, Chicago.
- Bunn H T. 1981. Archaeological evidence for meat eating by Plio-Pleistocene hominids from Koobi Fora, Kenya. *Nature.*; 291: 574–577.
- Bunn HT. 1982. *Meat-eating and Human Evolution: Studies on the Diet and Subsistence Patterns of Plio-pleistocene Hominids in East Africa*. Ph.D. Dissertation. University of California, Berkeley.
- Bunn HT. 2007. Butchering backstraps and bearing backbones: insights from Hadza foragers and implications for Paleolithic archaeology. In: Pickering, T.R., Schick, K., Toth, N. (Eds.), *Breathing Life into Fossils: Taphonomic Studies in Honor of C.K. (Bob) Brain*. Stone Age Institute Press, Gosport, Indiana; 269-279.
- Bunn HT, Kroll EM. 1986. Systematic butchery by Plio-Pleistocene hominids at Olduvai Gorge, Tanzania. *Curr. Anthropol.*; 27: 431-452.
- Bunn HT, Kroll E. 1988. Fact and fiction about the *Zinjanthropus* floor: data, arguments, and interpretations (a reply to Binford). *Curr. Anthropol.*; 29: 135-149.
- Bunn HT, Kroll EM, Bartram LE. 1988. Variability in bone assemblage formation from Hadza hunting, scavenging and carcass processing. *J. Anthropol. Archaeol.*; 7: 412-457.
- Bunn HT, Pickering TR. 2010. Bovid mortality profiles in paleoecological context falsify hypotheses of endurance running–hunting and passive scavenging by early Pleistocene hominins. *Quatern. Research* ;74: 395-404.
- Bunn HT, Gurtov A. 2014. Prey mortality profiles indicate that Early Pleistocene *Homo* at Olduvai was an ambush predator. *Quatern. Int.*; 322-23: 44-53.
- Bygott JD, Bertram B C R, Handy JP. 1979. Male lions in large coalitions gain reproductive advantages. *Nature.*; 282, 20/27: 839-841.
- C**
- Capaldo SD. 1995. *Inferring Hominid and Carnivore Behavior from Dual-patterned Archaeofaunal Assemblages*. Ph.D. dissertation. Rutgers University.
- Capaldo SD. 1997. Experimental determinations of carcass processing by Plio- Pleistocene hominids and carnivores at FLK 22 (*Zinjanthropus*), Olduvai Gorge, Tanzania. *J. Hum. Evol.*; 33: 555-597.
- Capaldo SD, Blumenschine RJ. 1994. A quantitative diagnosis of notches made by hammerstone percussion and carnivore gnawing in bovid long bones. *Am. Antiqu.*; 59: 724–748.
- Carbone C, Mace GM, Roberts SC, Macdonald DW. 1999. Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature.*; 402: 286–288.
- Caswell H, Weeks EE. 1986. Two-sex models: Chaos, extinction and other dynamic consequences of sex. *Am Nat.*; 128: 707–735.
- Cavallo JA, Blumenschine RJ. 1989. Tree-stored leopard kills: expanding the hominid scavenging niche. *J. Hum. Evol.*; 18: 393-399.

- Cobo-Sánchez L, Aramendi J, Domínguez-Rodrigo M. Orientation patterns of wildebeest bones on the lake Masek floodplain (Serengeti, Tanzania) and their relevance to interpret anisotropy in the Olduvai lacustrine floodplain. *Quat. Int.*; 322-323: 277-284.
- Cortes C, Vapnik V. 1995. Support-vector network. *Mach. Learn.*; 20: 1-25.
- Craft ME, Hampson K, Ogutu JO, Durant SM. 2015. Carnivore communities in the greater Serengeti ecosystem. In: Sinclair AR., Metzger KL, Mduma SAR, Fryxell JM, editors. *Serengeti IV: Sustaining Biodiversity in a Coupled Human-Natural System*. Chicago and London: University of Chicago Press; 419-447.
- Craft M, Volz E, Packer C, Meyers LA. 2011. Disease transmission in territorial populations: the small-world network of Serengeti lions. *J. R. Soc. Interface.*; 8: 776-786.
- Cruz-Uribe K. 1991. Distinguishing hyaena from hominid bone accumulations. *J. Field Archaeol.*; 18: 467-486.
- D**
- Dennis B. 1989. Allee effects: population growth, critical density and the chance of extinction. *Nat Resour Model.*; 3: 481-538.
- Diez-Martín F, Sánchez-Yustos P, Uribelarrea D, Baquedano E, Mark DF, Mabulla A, Fraile C, Duque J, Díaz I, Pérez-González A, Yravedra J, Egeland C, Organista E, Domínguez-Rodrigo M. 2015. The Origin of the Acheulean: The 1.7 Million-Year-Old Site of FLK West, Olduvai Gorge (Tanzania). *Sci. Rep.*; 5: 17839; doi: 10.1038/srep17839.
- Doebeli M, Koella JC. 1994. Sex and population dynamics. *Proc Royal Society London B.*; 257: 17-23.
- Domínguez-Rodrigo M. 1993. La analítica espacial como herramienta tafonómica: aplicación al entorno de una charca Africana. *Procesos Post-deposicionales Arqueol. Espec.* 16-17, 82-111.
- Domínguez-Rodrigo M. 1994. Dinámica trófica, estrategias de consumo y alteraciones óseas en la sabana africana: resumen de un proyecto de investigación etoarqueológico (1991-1993). *Trab. Prehist.*; 51: 15-37.
- Domínguez-Rodrigo M. 1997a. Meat-eating by early hominids at the FLK 22 Zinjanthropus site, Olduvai Gorge, Tanzania: an experimental approach using cut mark data. *J. Hum. Evol.*; 33: 669-690.
- Domínguez-Rodrigo M. 1997b. A reassessment of the study of cut mark patterns to infer hominid manipulation of fleshed carcasses at the FLK Zinj 22 site, Olduvai Gorge, Tanzania. *Trabajos Prehis.*; 54: 29-42.
- Domínguez-Rodrigo M. 1999. Flesh availability and bone modification in carcasses consumed by lions. *Palaeogeography. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*; 149: 373-388.
- Domínguez-Rodrigo M. 2002. On cut marks and statistical inferences: methodological comments on Lupo and O'Connell (2002). *J. Archaeol. Sci.*; 30: 381-386.
- Domínguez-Rodrigo M. 2009. Are all Oldowan Sites Palimpsests? If so, what can they tell us about Hominid Carnivory? In: Hovers, E., Braun, D.R. (Eds.), *Interdisciplinary Approaches to the Oldowan*. Springer; 129-147.
- Domínguez-Rodrigo M. 2015. Taphonomy in early African archaeological sites: Questioning some bone surface modification models for inferring fossil hominin and carnivore feeding interactions. *Journal of African Earth Science*; 108: 42-46.
- Domínguez-Rodrigo M, Barba R. 2006. New estimates of tooth marks and percussion marks from FLK Zinj, Olduvai Gorge (Tanzania): the carnivore-hominid-carnivore hypothesis falsified. *J. Hum. Evol.*; 50: 170-194.
- Domínguez-Rodrigo M, Barba R. 2007. Five more arguments to invalidate the passive scavenging version of the carnivore-hominid-carnivore model: a reply to Blumenschine et al., (2007). *J. Hum. Evol.*; 53: 427-433.
- Domínguez-Rodrigo M, Barba R, Egeland C. 2007a. *Deconstructing Olduvai: A Taphonomic Study of the Bed I Sites*. New York: Springer.

- Domínguez-Rodrigo M, Egeland CP, Pickering TR. 2007b Equifinality in carnivore tooth marks and the extended concept of archaeological palimpsests: implications for models of passive scavenging by hominids. In: Pickering TR, Schick K, Toth N, editors. *Breathing life into fossils: taphonomic studies in honor of C.K. (Bob) Brain*. Bloomington: Stone Age Institute Press; 255-267.
- Domínguez-Rodrigo M, García-Pérez A. 2013. Testing the Accuracy of Different A-Axis Types for Measuring the Orientation of Bones in the Archaeological and Paleontological Record. *PLoS ONE.*; 8(7): e68955. doi:10.1371/journal.pone.0068955.
- Domínguez-Rodrigo M, Gidna AO, Yravedra J, Muisiba C. 2012. A Comparative Neo-Taphonomic Study of Felids, Hyaenids and Canids: an Analogical Framework Based on Long Bone Modification Patterns. *Journal of Taphonomy*; 10: 147-164.
- Domínguez-Rodrigo M, Pickering TR. 2010. Un estudio tafonómico multivariante de las acumulaciones de fauna de hiénidos (*Crocuta crocuta*) y félidos (*Panthera pardus*). *Zona Arqueológica.*; 13: 50-66.
- Domínguez-Rodrigo M, Pickering TR, Almécija S, Heaton JS, Baquedano E, Mabulla A, Uribe-larrea D. 2015. Earliest modern human-like hand bone from a new >1.84-million-year-old site at Olduvai in Tanzania. *Nat. Commun.*; 6:7987 doi: 10.1038/ncomms8987.
- 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. *J. Archaeol. Sci.*; 30:1385-1391.
- Domínguez-Rodrigo M, Yravedra J, Organista E, Gidna A, Fourvel JP, Baquedano E. 2015. A new methodological approach to the taphonomic study of paleontological and archaeological faunal assemblages: a preliminary case study from Olduvai Gorge (Tanzania). *J. Archaeol. Sci.*; 59: 35-53.
- E**
- Egeland A, Egeland CP, Bunn HT. 2008. Taphonomic analysis of a modern spotted hyena (*Crocuta crocuta*) den from Nairobi, Kenya. *J. Taphonomy.*; 6: 275-299.
- Elliott JP, McTaggart Cowan I. 1978. Territoriality, density and prey of the lion in Ngorongoro Crater, Tanzania. *Can J Zool.*; 56: 1726-1734.
- Eloff FC. 1984. Food ecology of the Kalahari Lion *Panthera leo vernayi*. *Koedoe* 249-258.
- Emslie SD, Messenger SL. 1991. Pellet and bone accumulation at a colony of Western Gulls (*Larus occidentalis*). *J. Vertebr. Paleontol.*; 11: 133-136.
- Estes RD. 1966. Behavior and life history of the wildebeest (*Connochaetes taurinus* Burchell). *Nature*; 212: 999-1000.
- Estes RD. 1976. The significance of breeding synchrony in the wildebeest. *East Afr Wildl J.*; 14:135-152.
- Estes RD. 1991. *The Behavior Guide to African Mammals: Including Hoofed Mammals, Carnivore, Primates*. University of California Press, Berkeley, CA.
- F**
- Faith JT. 2007. Sources of variation in carnivore tooth-mark frequencies in a modern spotted hyena (*Crocuta crocuta*) den assemblage, Amboseli Park, Kenya. *J. Archaeol. Sci.*; 34 (10): 1601-1609.
- Fourvel JP, Fosse P, Avery G. 2015. Spotted, striped or brown? Taphonomic studies at dens of extant hyaenas in eastern and southern Africa. *Quatern. Int.*; 369: 38-50.
- Fosse P, Avery G, Fourvel JB, Lesur-Gebremariam J, Monchot H, Brugal JP, Horwitz LK, Tournepiche JF. 2013. Los cubiles actuales de hiena: síntesis crítica de sus características tafonómicas a partir de la excavación de nuevos yacimientos (República de Djibuti, África del Sur) y la información publicada. *Zona Arqueológica.*; 13: 96-105.



- Fryxell JM. 1995. Aggregation and Migration by Grazing Ungulates in Relation to Resources and Predators. In: Sinclair A.R.E. & Arcese Peter (ed.), Serengeti II, Dynamics, Management and Conservation of a Ecosystem. The University of Chicago Press. Chicago; 257–273.
- Fryxell JM, Greever J, Sinclair ARE. 1988. Why are migratory ungulates so abundant? *Am. Nat.*; 131: 781–798.
- G**
- Gidna A, Domínguez-Rodrigo M, Yravedra J. 2013 A cautionary note on the use of captive carnivores to model wild predator behavior: A comparison of bone modification patterns on long bones by captive and wild lions. *J. Archaeol. Sci*; 40(4): 1903-1910.
- Gidna AO, Kisui B. Mabulla A. Musiba, Domínguez-Rodrigo M. 2014. An ecological neo-taphonomic study of carcass consumption by lions in Tarangire National Park (Tanzania) and its evidence for human evolutionary biology. *Quatern. Int.*; 322-323: 167-180.
- Gidna A, Domínguez-Rodrigo M, Pickering T. 2015. Patterns of bovid long limb bone modification created by wild and captive leopards and their relevance to the elaboration of referential frameworks for paleoanthropology. *J. Archaeol. Sci Reports*; 2: 302–309.
- Ginsberg JR, Milner-Gulland EJ. 1994. Sex-biased harvesting and population dynamics in ungulates: implications for conservation and sustainable use. *Conserv Biol.*; 8: 157–166.
- Grzimek B, Grzimek M. 1960. Serengeti Shall Not Die. London: Collins Fontana Books.
- H**
- Hanby JP, Bygott JD. 1987. Emigration of subadult lions. *Anim. Behav.*; 35: 161–169.
- Hay R. 1976. Geology of the Olduvai Gorge. Berkeley, California, University of California Press.
- Hayward MW. 2006. Prey preferences of the spotted hyaena *Crocuta crocuta* and evidence of dietary competition with lion *Panthera leo*. *J. Zool.*; 270: 606–614.
- Hayward MW, Henschel P, O'Brien J, Hofmeyr M, Balme G, Kerley GIH. 2006a. Prey preferences of the leopard (*Panthera pardus*). *J. Zool.*; 270: 298–313.
- Hayward MW, Hofmeyr M, O'Brien J, Kerley GIH. 2006b. Prey preferences of the cheetah *Acinonyx jubatus*: morphological limitations or the need to capture rapidly consumable prey before kleptoparasites arrive? *J. Zool.*; 270: 615–627.
- Hayward MW, O'Brien J, Hofmeyr M, Kerley GIH. 2006c. Prey preferences of the African wild dog *Lycaon pictus*: ecological requirements for their conservation. *J. Mammal.*; 87: 1122–1131.
- Hayward MW, Kerley GIH. 2005. Prey preferences of the lion (*Panthera leo*). *J. Zool.*; 267: 309–322.
- Hill AP. 1980. Hyaena provisioning of juvenile offspring at the den. *Mammalia*.; 44: 594-595.
- Holekamp KE, Smale L. 1990. Provisioning and food sharing by lactating spotted hyaenas (*Crocuta crocuta*). *Ethology*.; 86: 191–202.
- Hopcraft JGC. 2010. Ecological Implications of Food and Predation Risk for Herbivores in the Serengeti. PhD thesis. University of Groningen, Netherlands.
- Hopcraft JGC, Sinclair ARE, Packer C. 2005. Planning for success: Serengeti lions seek prey accessibility rather than abundance. *J. Anim. Ecol.*; 74: 559-566.
- Hufthammer AK, Høie H, Folkvord A, Geffen AJ, Andersson C, Ninnemann US. 2010. Seasonality of human site occupation based on stable oxygen isotope ratios of cod otoliths. *J. Archaeol. Sci.*; 37: 78-83.
- J**
- Jarman PJ, Jarman MV. 1979. The Dynamics of Ungulate Social Organization. In: Sinclair A.R.E. & Norton-Griffiths M. (ed.), Serengeti, Dynamics of an Ecosystem. The University of Chicago Press. Chicago; 185–220.

Jordana X. 2014. Reconstruction life history traits from bone histology in extant and fossil ruminants. Phd. Departamento de Biología Animal, Universidad Autónoma de Barcelona.

## K

Kerbis-Peterhans JC. 1990. The Role of Porcupines, Leopards and Hyaenas in Ungulate Carcass Dispersal: Implications for Paleoanthropology. Department of Anthropology. University of Chicago, Chicago.

Kingdom J. 1982. East African Mammals: an Atlas of Evolution in African Bovids. The University of Chicago Press. Chicago.

Klein R G. 1982. Age (mortality) profiles as a means of distinguishing hunted species from scavenged ones in Stone Age archaeological sites. *Paleobiology*.; 8: 151–158.

Klevezal GA. 1996. Recording structures of mammals. Determination of age and reconstruction of life history. Balkema Publish. House, Rotterdam.

Kruuk H. 1972. The spotted hyena: A study of predation and social behavior. The University of Chicago Press. Chicago.

Kruuk H. 1976. Feeding and social behavior of the striped hyaena (*Hyaena vulgaris*). *E. Afr. Wildl. J.*; 14: 91-111.

Kruuk H, Turner M. 1967. Comparative notes on predation by lion, leopard, cheetah and wild dog in the Serengeti area, East Africa. *Mammalia*; 31: 1-27.

Kuhn B. 2011. Hyaenids: Taphonomy and Implications for the Palaeoenvironment. Newcastle upon Tyne: Cambridge Scholars.

Kuhn M, Johnson K. 2013. Applied Predictive Modeling. Springer, New York.

## L

Lam YM. 1992. Variability in the behaviour of spotted hyaenas as taphonomic agents. *J. Archaeol. Sci.*; 19: 389-406.

Lam YM, Chen X, Pearson OM. 1999. Intertaxonomic variability in patterns of bone density and differential representation of bovid, cervid, and equid elements in the archaeological record. *Am. Antiqu.*; 64: 343–362.

Lansing SW, Cooper SM, Boydston EE, Holekamp KE. 2009. Taphonomic and zooarchaeological implications of spotted hyena (*Crocuta crocuta*) bone accumulations in Kenya: a modern behavioral ecological approach. *Paleobiology*.; 35: 289-309.

Lantz B. 2013. Machine Learning with R. Packt Publishing, Birminghame Mumbai.

Laudet F, Selva N. 2005. Ravens as small mammal bone accumulators: First taphonomic study on mammal remains in raven pellets. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*; 226: 272– 286.

Leakey LSB. 1951. Olduvai Gorge: a report on the evolution of the handaxe culture in Beds I-IV. Cambridge: Cambridge University Press.

Leakey LSB. 1967. Olduvai Gorge 1951-1961. Fauna and Background. A preliminary report on the Geology and Fauna. Cambridge: Cambridge University Press.

Leakey M, 1971. Olduvai Gorge. In: Excavations in Bed I and II, vol. 3. Cambridge University Press, Cambridge; 1960-1963.

Leakey MD. 1994. Olduvai Gorge. Excavations in Beds III, IV and the Masek Beds, 1968-1971. Cambridge: Cambridge University Press.

Lehmann MB, Funston PJ, Owen CR, Slotow R. 2008. Feeding Behaviour of lions (*Panthera leo*) on a small reserve. *South Afr J Wildl Res.*; 38(1): 66–78.

Lieberman DE. 1994. The biological basis for seasonal increments in dental cementum and their application to archaeological research. *J. Archaeol. Sci.*; 21: 525-539.

Lindström J, Kokko H. 1998. Sexual reproduction and population dynamics: the role of polygyny and demographic sex differences. *Proc Royal Society London B.*; 265: 483–488.

## M

Marean CW, Domínguez-Rodrigo M, Pickering TR 2004. Skeletal element equifinality in zooarchaeology begins with method: the evolution and status of the “shaft critique”. *J Taphonomy.*; 2: 69-98.

Marean CW, Spencer LM, Blumenschine RJ, Capaldo SD. 1992. Captive hyaena bone choice and destruction, the schlepp effect and Olduvai archaeofaunas. *J. Archaeol. Sci.*; 19: 101-121.

Martin FM. 2008. Bone crunching felids at the end of the Pleistocene in Fuego-Patagonia, Chile. *J. Taphonomy.*; 6 (3-4): 337-372.

Martinez-Maza C, Alberdi MT, Nieto-Diaz M, Prado JL. 2014. Life-History Traits of the Miocene Hippurion concudense (Spain) Inferred from Bone Histological Structure. *PLoS ONE* 9(8): e103708. doi:10.1371/journal.pone.0103708.

McCarthy MA. 1997. The Allee Effect, finding mates and theoretical models. *Ecol Modell.*; 103: 99–102.

Mduma SAR. 1996. Serengeti Wildebeest Population Dynamics: Regulation, Limitation and Implications for Harvesting. PhD thesis. University of British Columbia, Canada.

Mduma SAR, Sinclair ARE, Hilborn R. 1999. Food regulates the Serengeti wildebeest: A 40-year record. *J Anim Ecol.*; 68(6): 1101–1122.

Mills MGL, Mills M. 1977. An analysis of bones collected at hyaena breeding dens in the Gemsbok National Parks. *Annals Transv. Mus.*; 30(14): 145-155.

Mills MGL, Shenk TM. 1992. Predator-prey relationships: the impact of lion predation on wildebeest and zebra populations. *J Anim Ecol.*; 61: 693–702.

Milner-Gulland EJ, Bukreeva OM, Coulson TN, Lushchekina AA, Mysterud A, Coulson T, et al. 2002. The role of males in the dynamics of ungulate populations. *J Anim Ecol.*; 71: 907–915.

Monahan CM. 1996. New zooarchaeological data from Bed II, Olduvai Gorge, Tanzania: implications for hominid behavior in the Early Pleistocene. *J. Hum. Evol.*; 31: 93-128.

Monahan CM. 1998. The Hadza carcass transport debate revisited and its archaeological implications. *J. Archaeol. Sci.*; 25: 405-524.

## N

Ndibalema VG. 2007. Demographic variation, distribution and habitat use between wildebeest sub-populations in the Serengeti National Park, Tanzania. PhD thesis. University of Science and Technology, Norway.

Ndibalema VG. 2009. A comparison of sex ratio, birth periods and calf survival among Serengeti wildebeest subpopulations, Tanzania. *Afr J Ecol.*; 47 (4): 574–582.

## O

O’Connell JF, Hawkes K, Blurton Jones N. 1988. Hadza hunting, butchering and bone transport and their archaeological implications. *J. Anthropol. Res.*; 44: 113-161.

## P

Packer C. 1986. The ecology of sociality in felids. In: Rubenstein DI, Wrangham RW, editors. *Ecological Aspects of Social Evolution*. Princeton: University Press Princeton; 429–451.

Packer C, Pusey AE. 1983a. Male takeovers and female reproductive parameters: a simulation of oestrus synchrony in lions (*Panthera leo*). *Anim. Behav.*; 31: 334-340.

Packer C, Pusey AE. 1983b. Adaptations of female lions to infanticide by incoming males. *Am. Nat.*; 121: 716–728.

Pante MC, Blumenschine RJ, Capaldo SD, Scott RS. 2012. Validation of bone surface modification models for inferring fossil hominin and carnivore feeding interactions, with reapplication to FLK 22, Olduvai Gorge, Tanzania. *J. Hum. Evol.*; 63 (2): 395-407.

Parkinson D. 2013. A GIS Image Analysis Approach to Documenting Oldowan Hominin Carcass Acquisition: Evidence from Kanjera South, FLK Zinj and Neotaphonomic Models of Carnivore Bone Destruction. PhD dissertation. University of New York.

- Parkinson J, Plummer T, Hartstone-Rose A. 2015. Characterizing felid tooth marking and gross bone damage patterns using GIS image analysis: An experimental feeding study with large felids. *J. Hum. Evol.*; 80: 114-134.
- Prendergast M, Domínguez-Rodrigo M. 2008. Taphonomic analyses of a hyena den and a natural-death assemblage near Lake Eyasi (Tanzania). *J. Taphonomy.*; 6: 301-335.
- Pickering T. 2002. Reconsideration of criteria for differentiating faunal assemblages accumulated by hyenas and hominids. *Int. J. Osteoarchaeol.*; 12: 127-141.
- Pickering TR, Clarke RJ, Moggi-Cecchi J. 2004. Role of carnivores in the accumulation of the Sterkfontein Member 4 hominid assemblage: a taphonomic reassessment of the complete hominid fossil sample (1936-1999). *American Journal of Physical Anthropology*; 125(1):1-15.
- Pickering TR, Domínguez-Rodrigo M, Egeland CP, Brain CK. 2005. The contribution of limb bone fracture patterns to reconstructing early hominid behavior at Swartkrans Cave (South Africa): Archaeological application of a new analytical method. *Int. J. Osteoarchaeol.*; 15: 247-260.
- Pienaar U de V. 1969. Predator-prey relationships amongst the larger mammals of the Kruger National Park. *Koedoe*; 12: 108-176.
- Pobiner B. 2007. Hominin-carnivore Interactions: Evidence from Modern Carnivore Bone Modification and Early Pleistocene Archaeofaunas (Koobi Fora, Kenya; Olduvai Gorge, Tanzania). PhD dissertation. Rutgers University, New Brunswick (NJ).
- Pobiner BL, Rogers MJ, Monahan C, Harris JWK. 2008. New evidence for hominin carcass processing strategies at 1.5 Ma, Koobi Fora, Kenya. *J. Hum. Evol.*; 55: 103-130.
- Pokines JT, Kerbis-Peterhans C. 2007. Spotted hyena (*Crocuta crocuta*) den use and taphonomy in the Masai Mara National Reserve, Kenya. *J. Archaeol. Sci.*; 34 (11): 1914-1931.
- Potts R. 1988. *Early Hominid Activities at Olduvai*. Aldine, New York.
- Pusey AE, Packer C. 1987. The evolution of sex-based dispersal in lions. *Behaviour.*; 101: 275-310.
- R**
- Radloff FGT, Du Toit JT. 2004. Large predators and their prey in a southern Africa savanna: a predator's size determines its prey size range. *J Anim Ecol.*; 73: 410-423.
- Rankin D, Kokko H. 2007. Do males matter? The role of males in population dynamics. *Oikos*; 116: 335-348.
- Rivals F, Deniaux B. 2005. Investigation of human hunting seasonality through dental microwear analysis of two Caprinae in late Pleistocene localities in Southern France. *J. Archaeol. Sci.*; 32: 1603-1612.
- Rivals F, Moncel MH, Patou-Mathis M. 2009. Seasonality and intra-site variation of Neanderthal occupations in the Middle Palaeolithic locality of Payre (Ardeche, France) using dental wear analyses. *J. Archaeol. Sci.*; 36: 1070-1078.
- Rudnai J. 1973. Reproductive biology of lions (*Panthera leo massaica* Neumann) in Nairobi National Park. *E. Afr. Wildl. J.* 1973; 11: 241-253.
- Ruiter D, Berger L. 2000. Leopards as taphonomic agents in dolomitic cave implications for Bone accumulations in the hominid-bearing deposits of South Africa. *J. Archaeol. Sci.*; 27: 665-684.
- S**
- Schaller GB. 1972. *The Serengeti Lion: A Study of Predator-Prey Relations*. The University of Chicago Press. Chicago.
- Schmitt D, Juell K. 1994. Toward the Identification of Coyote Scatological Faunal Accumulations in Archaeological Contexts. *J. Archaeol. Sci.*; 21:249-262.
- Selvaggio MM. 1994a. Identifying the Timing and Sequence of Hominid and Carnivore Involvement with Plio-pleistocene Bone Assemblages from Carnivore Tooth Marks and Stone Tool Butchery

- Marks on Bone Surfaces. Ph.D. dissertation. Rutgers University, New Brunswick.
- Selvaggio MM. 1994b. Carnivore tooth marks and stone tool butchery marks on scavenged bones: archaeological implications. *J. Hum. Evol.*; 27: 215-228.
- Selvaggio MM. 1998. Evidence for a three-stage sequence of hominid and carnivore involvement with long bones at FLK zinjanthropus, Olduvai Gorge, Tanzania. *J. Archaeol. Sci.*; 25: 191-202.
- Selvaggio MM, Wilder J. 2001. Identifying the involvement of multiple carnivore taxon with archaeological bone assemblages. *J. Archaeol. Sci.*; 28: 465-470.
- Shipman P, Rose J. 1983. Early hominid hunting, butchering and carcass-processing behaviors: approaches to the fossil record. *J. Anthropol. Archaeol.*; 2: 57-98.
- Shipman P, Rose J. 1984. Cutmarks mimics on modern and fossil bovid bones. *Curr. Anthropol.*; 25: 116-117.
- Sinclair ARE. 1977a. Lunar cycle and timing of mating season in Serengeti wildebeest. *Nature*; 267: 832-33.
- Sinclair ARE. 1977b. *The African Buffalo: A Study of Resource Limitation*. The University of Chicago Press. Chicago.
- Sinclair, ARE, Norton-Griffiths M. 1979. *Serengeti: Dynamics of an Ecosystem*. Chicago: Chicago University Press.
- Sinclair ARE, Arcese P. 1995a. *Serengeti II: Dynamics, Management and Conservation of an Ecosystem*. Chicago: Chicago University Press.
- Sinclair ARE, Arcese P. 1995b. Population consequences of predation-sensitive foraging: the Serengeti wildebeest. *Ecology*; (76)3: 882-891.
- Sinclair ARE, Mduma S, Brashares JS. 2003. Patterns of predation in a diverse predator-prey system. *Nature*; 425: 288-290.
- Sinclair ARE, Packer C, Mduma SAR, Fryxell JM. 2008. *Serengeti III: Human impacts on ecosystem dynamics*. Chicago: Chicago University Press.
- Sinclair ARE, Metzger KL, Mduma SAR, Fryxell JM. 2015. *Serengeti IV: Sustainign Biodiversity in a Coupled Human-Natural System*. Chicago: Chicago University Press.
- Skinner JD. 1976. Ecology of the brown hyaena (*Hyaena brunnea*) in the Transvaal with a distribution map for southern Africa. *S. Afr. J. Sci.*; 72: 262-269.
- Skinner JD. 2006. Bone collecting by hyaenas: a review. *T. Roy. Soc. S. Afr.*; 61 (1): 4-7.
- Skinner JD, Davis S, Ilani G. 1980. Bone collecting by striped hyaena (*Hyaena hyaena*) in Israel. *Paleontology Afr.*; 23: 99-104.
- Skinner JD, Henschel JR, van Jaarsveld AS. 1986. Bone collecting habits of spotted hyaenas *Crocuta crocuta*, in the Kruger National Park. *S. Afr. J. Zool.*; 21: 303-308.
- Stearns SC. 1992. *The evolution of life histories*. New York: Oxford University Press.
- Stephens PA, Sutherland WJ, Freckleton RP. 1999. What is the Allee Effect? *Oikos*; 87: 185-190.
- Stiner MC. 1990. The Use of Mortality Patterns in Archaeological Studies of Hominid Predatory Adaptations. *J Anthropol Archaeol.*; 9: 305-351.
- Stiner MC. 1991. Food procurement and transport by human and non-human predators. *J. Archaeol. Sci.*; 18: 455-482.
- Sunquist ME, Sunquist FC. 1997. Ecological constraints on predation by large felids. In *Riding the tiger: tiger conservation in human-dominated landscapes*. Seidensticker, J., Christie, S.& Jackson, P. (Eds). London: Zoological Society of London and Cambridge University Press.
- Sutcliffe A. 1970. Spotted hyaena: crusher, gnawer, digester and collector of bones. *Nature.*; 227: 1110-1113.
- T**
- Talbot LM, Talbot MH. 1963. The wildebeest in Western Masailand, East Africa. *Wildlife Monographs* 12. p. 3-88.



Tobias PV. 1967. Olduvai Gorge. The Cranium and Maxillary Dentition of *Australopithecus (Zinjanthropus) boisei*. Cambridge: Cambridge University Press.

Tobias PV. 1991. Olduvai Gorge. The Skull, Endocranium and Teeth of *Homo habilis*. Cambridge: Cambridge University Press.

## U

Uribelarrea D, Domínguez-Rodrigo M, Pérez-González A, Vegas Salamanca J, Baquedano E, Mambilla A, Musiba C, Barboni D, Cobo-Sánchez L. 2014. Geomorphological and archaeological reconstruction of the 1.84 Ma FLK Zinj paleolandscape at Olduvai Gorge, Tanzania. *Quat. Int.*; 322-323: 7-31.

## V

VanderWaal KL, Mosser A, Packer C. 2009. Optimal group size, dispersal decisions and post-dispersal relationships in female African lions. *Anim. Behav.*; 77: 949–954.

Van Orsdol KG. 1984. Foraging behaviour and hunting success of lions in Queen Elizabeth National Park, Uganda. *Afr. J. Zool.*; 22: 79–99.

Villa P, Mahieu E. 1991. Breakage patterns of human long bones. *J. Hum. Evol.*; 21: 27–48.

von den Driesch A. 1972. Osteoarchäologische Untersuchungen auf der Iberischen Halbinsel.—München. UNI-Druck.

## W

Waser PM., Jones T. 1983. Natal philopatry among solitary mammals. *Q. Rev. Biol.*; 58: 355–390.

Watson RM. 1967. The Population Ecology of wildebeest (*Connochaetes taurinus albojatus* Thomas) in the Serengeti. PhD thesis, Cambridge University.

Weaver TD, Boyko RH, Steele TE. 2011. Cross-platform program for likelihood-based statistical comparisons of mortality profiles on a triangular graph. *J Archaeol Sci.*; 38: 2420-2423.

Wilson B, Grigson C, Payne S. 1982. Ageing and sexing animal bones from archaeological sites. Oxford, BAR British series 109.

## Y

Yravedra J, Domínguez-Rodrigo M. 2009. The shaft-based methodological approach to the quantification of long limb bones and its relevance to understanding hominid subsistence in the Pleistocene: application to four Palaeolithic sites. *J Quat Sci.*; 24(1): 85–96.







