

Resumen

El objetivo de este trabajo es describir los cambios que se produjeron en las comunidades de mamíferos herbívoros a lo largo del Pleistoceno para dilucidar si estas variaciones pudieron haber afectado a la supervivencia de las poblaciones de hiena manchada que habitaban la Península Ibérica. Para comprobar esta hipótesis nos servimos del actualismo, comparando el comportamiento trófico que presenta *Crocota crocuta* en el presente con las presas potenciales que habitaban la Península Ibérica antes y después de su extinción. Los estudios sobre las poblaciones africanas de hiena manchada indican que esta especie selecciona a sus presas en función de su tamaño, depredando preferentemente sobre herbívoros de talla media. Cuando aplicamos este criterio a las faunas del Pleistoceno, nos encontramos que durante el último millón de años han existido siempre unas comunidades de mamíferos excepcionalmente diversas, con diferentes especies de presas potenciales dentro del rango de tamaños preferido por las hienas. Sin embargo, es necesario señalar que después del último máximo glacial, coincidiendo con los registros de *C. crocuta* más recientes, las comunidades de mamíferos de la Península se empobrecen de una manera drástica quedando solamente una presa (*Cervus elaphus*) dentro del rango de tamaños óptimo para la especie. Por este motivo, hemos realizado un último análisis, examinado la posibilidad de que un ecosistema Mediterráneo de la transición Pleistoceno-Holoceno pudiese haber mantenido una población estable de hiena manchada. Nuestros resultados sugieren que, al igual que en el caso de los cambios climáticos, las profundas modificaciones en la composición de las comunidades de herbívoros que ocurrieron a finales del Pleistoceno no parecen haber sido un factor trascendental que, por sí solo, explique la desaparición de esta especie.

Palabras clave: *Crocota crocuta*, comportamiento trófico, presas, extinción, Pleistoceno.

Abstract

*This study aims to describe the compositional changes in the fauna of herbivore mammals throughout the Pleistocene in order to elucidate how its variation could have affected the population persistence of the spotted hyena in the Iberian Peninsula. In order to do this, we have analyzed the current trophic behaviour of *Crocota crocuta* in Africa, examining the type of available and consumed preys. Subsequently, we compared the obtained results against the prey communities present in the Iberian Peninsula during the Pleistocene, after and before the hyena extinction.*

*The studies about the present spotted hyena trophic behaviour in Africa indicate that the prey size is the most important selection criteria for this species. The major percentages of the biomass consumed by *C. crocuta* come from mesoherbivores, being the rest of the mammals predated less than expected in relation to their abundance. Applying this criteria to the Pleistocene faunas, we have found that there were always different species of mesoherbivores that hyenas could have predated. However, after the Last Glacial Maximum, and coinciding with the spotted hyena latest fossil records found in the Iberian Peninsula, the herbivore communities suffered an important extinction event. As a consequence, only one species (*Cervus elaphus*) within the optimum prey size of spotted hyenas was left. In order to test whether these impoverished communities of the transition of the Pleistocene to the Holocene could have maintained a *C. crocuta* population we have used an equation proposed by Carbone and Gittleman (2002). This formula relates the carnivore size and the prey biomass with the number of predators expected in the ecosystem. Our results suggest that, as with the analysis of the Pleistocene climatic fluctuations (presented previously in this same volume), the profound compositional modifications in herbivore assemblages during this period do not seem to be the determining cause for the extinction of *C. crocuta* in the Iberian Peninsula.*

Keywords: *Crocota crocuta*, trophic behaviour, preys, extinction, Pleistocene.

¿Las extinciones de herbívoros a finales del Pleistoceno están relacionadas con la desaparición de las hienas manchadas?

Sara Varela^{1*}, Jorge M. Lobo*, Jesús Rodríguez** y Jan Van der Made*

Introducción

Crocota crocuta ha modificado su distribución geográfica durante el último millón de años, pasando de ocupar amplias áreas de las regiones Paleártica y Paleotropical durante buena parte del Pleistoceno a poseer actualmente una distribución restringida al continente africano (Werdelin y Solounias, 1991). En los estudios sobre las extinciones de la fauna del Pleistoceno se suele recurrir a eventos globales, como son los cambios climáticos o la expansión de *Homo sapiens*, para explicar de manera general la desaparición de las especies. Comprobada la hipótesis climática en otro artículo de este mismo volumen, y a expensas de analizar la influencia humana, en este trabajo hemos querido individualizar nuestra hipótesis de partida y adaptarla a los requerimientos biológicos (en este caso tróficos) de un carnívoro de gran tamaño como es la hiena manchada. La relación entre la densidad de presas y de predadores ha sido analizada en numerosas ocasiones y sus resultados constituyen uno de los pilares fundamentales de la dinámica de poblaciones (con la famosa ecuación de Lotka-Volterra como punto germinal de partida (Korobenko y Wake, 1999)). En el caso de la hiena manchada, la relación entre el número de efectivos de esta especie y la abundancia de presas de mesoherbívoros de los ecosistemas africanos actuales es lineal (Grange y Duncan, 2006). Además, la dinámica poblacional de *C. crocuta* parece responder rápidamente a los cambios en la abundancia de sus presas, como sugiere un estudio realizado en el cráter del

Ngorongoro, Tanzania (Höner *et alii*, 2005). En este estudio se presentan los resultados de un muestreo llevado a cabo durante 43 años, en el que el número de individuos de hiena manchada se redujo a la mitad en un periodo de 36 años debido a la escasez de presas, para posteriormente duplicar su tamaño en 7 años una vez recuperadas las poblaciones de ungulados. Esta fuerte dependencia de los recursos tróficos nos ha llevado a plantear si el empobrecimiento de las comunidades de herbívoros sucedidas a finales del Pleistoceno pudo haber actuado como un factor desencadenante de la desaparición de las poblaciones ibéricas de esta especie. Para ello, revisaremos primero la gama de presas consumidas por *C. crocuta* en África, estimando el peso óptimo de las preferencias tróficas de esta especie. Seguidamente, estudiaremos la composición y el tamaño de las posibles presas existentes durante todo el Pleistoceno, utilizando para ello los datos de un conjunto amplio de yacimientos fósiles. Finalmente, considerando los cálculos existentes sobre la biomasa de herbívoros necesaria para mantener una población de predadores, trataremos de comprobar si la densidad de las especies de herbívoros presentes a finales del Pleistoceno sería capaz de sustentar una población de hiena manchada.

El comportamiento trófico actual

Valverde (1967) señaló que el tamaño, combinado con la presencia de estructuras o comportamientos de defensa, es el factor principal que determina qué especies son las presas preferidas por un mamífero predador. El predador tiende a preferir presas de un tamaño similar al suyo ya que de esta forma se establece un equilibrio entre la cantidad de energía que obtiene el predador consumiendo la presa y la que consume intentando capturarla. Las presas demasiado grandes son muy costosas, cuando no imposibles de abatir, y las muy pequeñas tienen un índice de apetencia bajo pues proporcionan muy poca energía (Valverde,

* Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Madrid. España

** Centro Nacional de Investigación sobre la Evolución Humana, Burgos. España

¹ Correspondencia: Sara Varela,
Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva
Museo Nacional de Ciencias Naturales
c/ José Gutiérrez Abascal
2, 28006 Madrid, España.
e-mail: mcnsv707mncn.csic.es

1967). En este caso, el comportamiento trófico de *Crocuta crocuta* en la actualidad se caracteriza por una enorme versatilidad. Las hienas manchadas seleccionan a sus presas en función de su tamaño y abundancia, adoptando una estrategia de caza en grupo o en solitario según el tipo de presa (Hayward, 2006). El consumo de carroña es ocasional y oportunista y, normalmente, no representa un porcentaje elevado dentro de su dieta. A modo ilustrativo, el estudio del comportamiento trófico de un clan de la reserva de Masai Mara mostró que la ingesta de carroña en este grupo suponía sólo un 5% de la biomasa consumida a lo largo del año (Cooper, 1990). En lo que respecta a la selección de tamaños de presa, el 47.7% de la biomasa consumida en esta población procedía de ñus (*Connochaetes taurinus*), cuyo peso medio es de 180 kg, el 21.8% de cebras (*Equus burchellii*), con un peso aproximado de 250 kg y el 16.8% de topis (*Damaliscus lunatus*), animales de 160 kg. Esto significa que más del 85% de la biomasa consumida por esta población provenía de presas comprendidas entre los 160 y los 250 kg, lo cual sugiere que existe una selección basada en el tamaño dirigida, preferentemente, hacia los

herbívoros de talla media. Este resultado está apoyado también por el hecho de que las hienas de esta población rechazaban consumir gacelas de Thomson (*Gazella thomsoni*), un herbívoro de tamaño pequeño (20 kg) pero muy abundante en el medio. Di Silvestre *et alii* (2000) en su trabajo sobre el comportamiento trófico de *C. crocuta* en el Parque Nacional de Niokolo Koba (Senegal), afirman que las hienas poseen una clara preferencia por las presas de más de 100 kg. En este caso, búfalos (*Syncerus caffer*) con un peso entre 300 y 900 kg en edad adulta, bubales (*Alcelaphus buselaphus*) con un peso aproximado de 135 kg, y facóqueros (unos 70 kg) son consumidos con una frecuencia mayor de la esperada en relación a su abundancia. Henschel y Skinner (1990) apuntan que los búfalos (*Syncerus caffer*), aunque son una parte importante de la dieta de las hienas manchadas, no suelen ser cazados sino que éstas se limitan a carroñear sus restos, mientras que kudus (*Tragelaphus* sp.), impalas (*Aepyceros melampus*) y facóqueros (*Phacochoerus* sp.), todos ellos presas con pesos comprendidos entre los 50 y los 220 kg, son depredados frecuentemente. Este último estudio concluye que

Localidad	Long.	Lat.	Referencia
Augabries Falls (South Africa)	20.21	-28.35	Rautenbach <i>et alii</i> (1971)
Basse Casamance (Senegal)	-16.00	12.45	Dupuy (1973)
Etosha (Namibia)	15.42	-18.56	MAB
Kahuzi Biéga (Democratic Rep. Congo)	28.45	2.31	MAB
Kalahari Gemsbok N. P. (South Africa)	20.37	-25.68	MAB
Lac Kivú (Democratic Rep. Congo)	28.30	-2.00	Rahm y Christiansen (1963)
Lake Manyara (Tanzania)	35.60	-3.30	MAB
Mahale (Tanzania)	29.40	-6.12	MAB
Mamili (Namibia)	23.38	-18.23	MAB
Mlawula (Swaziland)	32.00	-26.00	MAB
Mount Kenya (Kenya)	37.19	0.10	Young y Evans (1993)
Namib-Naukluft Park (South Africa)	15.23	-24.37	MAB
Nechisar National Park (Ethiopia)	37.54	6.00	MAB
Parc National d'Odzala (D. Rep. Congo)	14.88	0.80	MAB
Pendjari (Benin)	1.50	11.00	MAB
Queen Elisabeth (Rwenzori)	29.92	0.40	MAB
Serengeti (Tanzania)	35.10	-2.25	Swynnerton (1958)
Skeleton Coast (Namibia)	13.20	-19.27	MAB
Weenen Game Reserve (South Africa)	30.40	-28.70	Bourquin y Mathias (1995)
West Caprivi Game Reserve (Namibia)	22.37	-17.55	MAB
West Coast NP (South Africa)	18.13	-33.17	Avery <i>et alii</i> (1990)
Zinave (Mozambique)	33.3	-21.15	Dalquest (1965, 1968)

Tabla 1: Relación de las localidades Africanas con presencia de *Crocuta crocuta* utilizadas para construir el listado faunístico de los mamíferos con los que cohabita esta especie (presas potenciales). MAB (Programa Man And Biosphere) es el acrónimo de la Base de Datos de la UNESCO sobre reservas de la Biosfera, accesible en la dirección <http://www.ice.ucdavis.edu/bioinventory/bioinventory.html>

Especie	Frecuencia	Peso (kg)	Referencia
<i>Acinonyx jubatus</i>	Accidental	50	Kamler <i>et alii</i> (2007)
<i>Aepyceros melampus</i>	Frecuente	52	Hayward (2006)
<i>Alcelaphus buselaphus</i>	Frecuente	135	Breuer (2005)
<i>Antidorcas marsupialis</i>	Ocasional	37	Hayward (2006)
<i>Cephalophus natalensis</i>	Frecuente	14	Hayward (2006)
<i>Cephalophus rufilatus</i>	Frecuente	11	Breuer (2005)
<i>Chlorocebus aethiops</i>	Ocasional	6	Breuer (2005)
<i>Civettictis civetta</i>	Ocasional	12	Silvestre <i>et alii</i> (2000)
<i>Colobus guereza</i>	Ocasional	10	Breuer (2005)
<i>Connochaetes taurinus</i>	Frecuente	215	Nowak (1999)
<i>Damaliscus lunatus</i>	Frecuente	133	Nowak (1999)
<i>Diceros bicornis</i>	Ocasional	1000	Nowak (1999)
<i>Equus burchellii</i>	Frecuente	315	Nowak (1999)
<i>Equus zebra</i>	Frecuente	273	Tilson y Henschel (1980)
<i>Erythrocebus patas</i>	Accidental	8	Silvestre <i>et alii</i> (2000)
<i>Gazella thomsonii</i>	Frecuente	22	Hayward (2006)
<i>Gazella granti</i>	Frecuente	55	Hayward (2006)
<i>Genetta genetta</i>	Ocasional	2	Silvestre <i>et alii</i> (2000)
<i>Genetta tigrina</i>	Ocasional	2	Silvestre <i>et alii</i> (2000)
<i>Giraffa camelopardalis</i>	Ocasional	825	Nowak (1999)
<i>Hippopotamus amphibius</i>	Frecuente	1425	Hayward (2006)
<i>Hippotragus equinus</i>	Frecuente	270	Breuer (2005)
<i>Hystrix cristata</i>	Frecuente	13	Breuer (2005)
<i>Kobus kob</i>	Frecuente	70	Silvestre <i>et alii</i> (2000)
<i>Kobus ellipsiprymnus</i>	Frecuente	206	Breuer (2005)
<i>Loxodonta africana</i>	Ocasional	4250	Salnicki <i>et alii</i> (2001)
<i>Lycaon pictus</i>	Accidental	25	Kamler <i>et alii</i> (2007)
<i>Oreotragus oreotragus</i>	Ocasional	12	Hayward (2006)
<i>Oryx gazella</i>	Frecuente	225	Tilson y Henschel (1980)
<i>Ourebia ourebi</i>	Frecuente	17	Breuer (2005)
<i>Panthera pardus</i>	Accidental	50	Silvestre <i>et alii</i> (2000)
<i>Papio hamadryas</i>	Frecuente	32	Breuer, (2005)
<i>Phacochoerus aethiopicus</i>	Frecuente	70	Silvestre <i>et alii</i> (2000)
<i>Phacochoerus africanus</i>	Ocasional	100	Breuer (2005)
<i>Potamochoerus larvatus</i>	Frecuente	60	Hayward (2006)
<i>Raphicerus campestris</i>	Frecuente	11	Hayward (2006)
<i>Redunca redunca</i>	Frecuente	50	Breuer (2005)
<i>Sylvicapra grimmia</i>	Ocasional	20	Hayward (2006)
<i>Syncerus caffer</i>	Frecuente	625	Breuer (2005)
<i>Taurotragus oryx</i>	Accidental	575	Salnicki <i>et alii</i> (2001)
<i>Tragelaphus scriptus</i>	Frecuente	38	Breuer (2005)
<i>Tragelaphus angasii</i>	Accidental	85	Hayward (2006)
<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	Frecuente	215	Hayward (2006)

Tabla 2: Relación de las especies depredadas por la hiena manchada. En la tabla se indica la frecuencia de consumo, su peso y la referencia bibliográfica de la cual se ha obtenido la información.

las hienas manchadas dependen fundamentalmente de ungulados con pesos comprendidos entre los 130 y los 350 kg. Por otro lado, Hayward (2006), en un estudio bibliográfico que resume 17 publicaciones sobre la dieta de la hiena manchada, menciona que habitualmente las presas cazadas tienen un rango de peso de entre 56 y los 182 kg, con un pico en los 102 kg, y que las especies mayores (elefantes, jirafas, búfalos, etc.) están generalmente representadas en la dieta por juveniles y neonatos, cazados de manera oportunista, por lo que su aportación en la dieta sería marginal. En resumen, los estudios sobre el comportamiento trófico de *C. crocuta* en África indican claramente que las poblaciones actuales de esta especie dependen fundamentalmente de presas de tamaño mediano (entre los 50 y los 250 kg), despreciando generalmente las presas de menor talla (aunque éstas presenten poblaciones abundantes) y carroñeando de manera oportunista las presas mayores.

Para este trabajo hemos compilado 22 listados faunísticos de otros tantos Parques Nacionales o áreas protegidas africanas con presencia de hiena manchada (Tabla 1) a fin de estimar el rango de presas disponibles en la actualidad

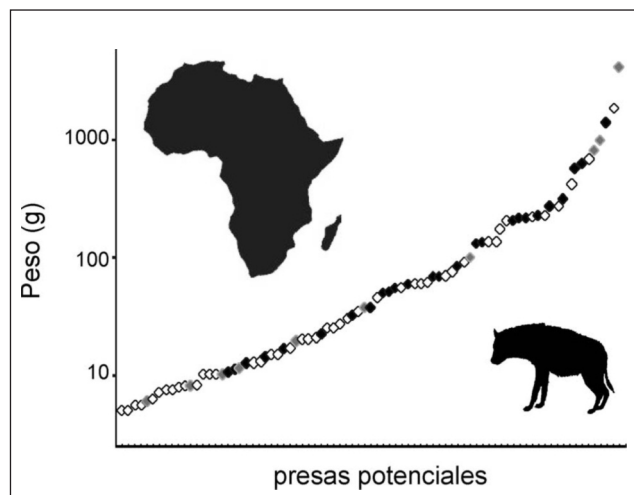


Figura 1: Patrón de consumo de presas por parte de *C. crocuta* en relación a los mamíferos existentes en el medio. La información para construir este gráfico proviene de las referencias bibliográficas citadas en la tabla 1 y 2. Las especies han sido ordenadas en función de su tamaño y la escala del eje de ordenadas se ha transformado logarítmicamente para que las variaciones de la talla sean más patentes, como en los cenogramas propuestos por Valverde (1967). Las presas habituales aparecen señaladas en negro, las esporádicas en gris y los mamíferos de los cuales no se tienen datos que confirmen su consumo pero que están presentes en el medio están representados por rombos blancos. En la figura se puede comprobar como las hienas no seleccionan cualitativamente a sus presas, sino que pueden depredar sobre mamíferos de muy diferente talla.

para esta especie. La adscripción de cada una de las especies a las distintas categorías (presa “ocasional”, “frecuente” o “consumo no registrado”) se ha efectuado teniendo en cuenta la información procedente de un buen número de publicaciones sobre el comportamiento trófico de *C. crocuta* (ver Tabla 2). Es importante señalar que, dada su gran flexibilidad trófica, una especie identificada como “habitual” en una localidad puede no ser presa común para otra población si en su territorio existe otro recurso más apetecible.

El resultado de esta primera aproximación muestra que el espectro trófico de la hiena manchada en relación a las presas disponibles en el medio es realmente amplio (Fig. 1), pudiéndose alimentarse tanto de pequeños mamíferos como de grandes herbívoros. De esta manera, *C. crocuta* no parece seleccionar a sus presas en relación a su tamaño, por lo menos de manera cualitativa. Sin embargo, si analizamos la frecuencia de caza o la cantidad

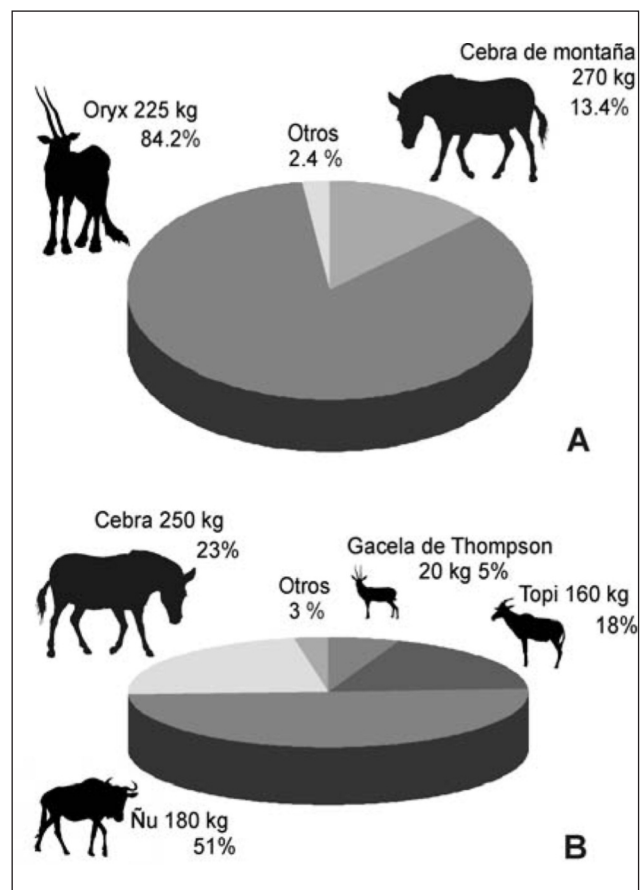


Figura 2: Aporte relativo de las diferentes presas a la dieta de las hienas en a) Masai Mara (de Cooper *et alii* 1999) y b) Namib (Tilson *et alii*, 1980). En este gráfico se puede observar como la biomasa consumida por las hienas proviene, en más del 97%, de especies de tamaño medio.

de biomasa aportada (Fig 2), entonces, tal y como sugiere la bibliografía, las presas de tamaño medio adquieren una importancia relevante. En la figura 2 se presentan como ejemplo las proporciones relativas de biomasa aportada por las especies consumidas en dos ecosistemas diferentes, una sabana (Masai Mara) y un desierto (Namib). En esta figura puede apreciarse que, cuantitativamente, las hienas de estas dos poblaciones dependen de presas comprendidas entre 160 y 270 kg, siendo presas habituales los ñus, cebras, topis y oryx (ver Hayward, 2006). De este modo, aunque el comportamiento oportunista de este carnívoro amplíe su espectro trófico, las presas preferenciales que conforman la base de su dieta en la actualidad están sesgadas hacia los tamaños medios. Este dato ha sido utilizado en el siguiente apartado para comprobar la variación temporal de la fauna de mesoherbívoros a lo largo del Pleistoceno, es decir, de las especies que conformarían la dieta de *C. crocuta* en ese tiempo.

Las comunidades de herbívoros del Pleistoceno

Uno de los aspectos diferenciales de las comunidades de mamíferos del Pleistoceno ibérico respecto a los ecosistemas actuales es su gran diversidad, con un rango de tallas extremadamente amplio, como se puede comprobar en la figura 3. En este gráfico, elaborado a partir de la propuesta taxonómica de Van der Made (2005), se resumen las faunas de herbívoros que habitaron la península en el último millón de años, ordenadas según categorías de peso. Para tener una visión más detallada de las especies presentes en los diferentes periodos hemos examinado los listados faunísticos de los mamíferos registrados en 9 yacimientos ibéricos del Pleistoceno Inferior, 28 del Pleistoceno Medio y 148 del Pleistoceno Superior, resumiendo la información obtenida en la figura 4. En el gráfico superior (Fig. 4A) aparecen las especies que habitaron durante el Pleistoceno Temprano, momento en el cual se ha datado presencia más antigua de *C. crocuta* (García, 2001). La figura 4B muestra un escenario de mediados del Pleistoceno Medio, y la 4C es el resultado de la compilación de los registros faunísticos de finales del Pleistoceno Tardío. En todas ellas se puede comprobar como siempre ha existido un buen número de presas potenciales dentro del rango de tamaño comprendido entre los 90 y los 360 kg (señaladas con un rombo negro), que sería el rango de tallas que incluye a las presas que las hienas seleccionan preferentemente en la actualidad. Además de estas especies, habría también una gran variedad de animales de mayor talla (señaladas con un rombo blanco) y de especies

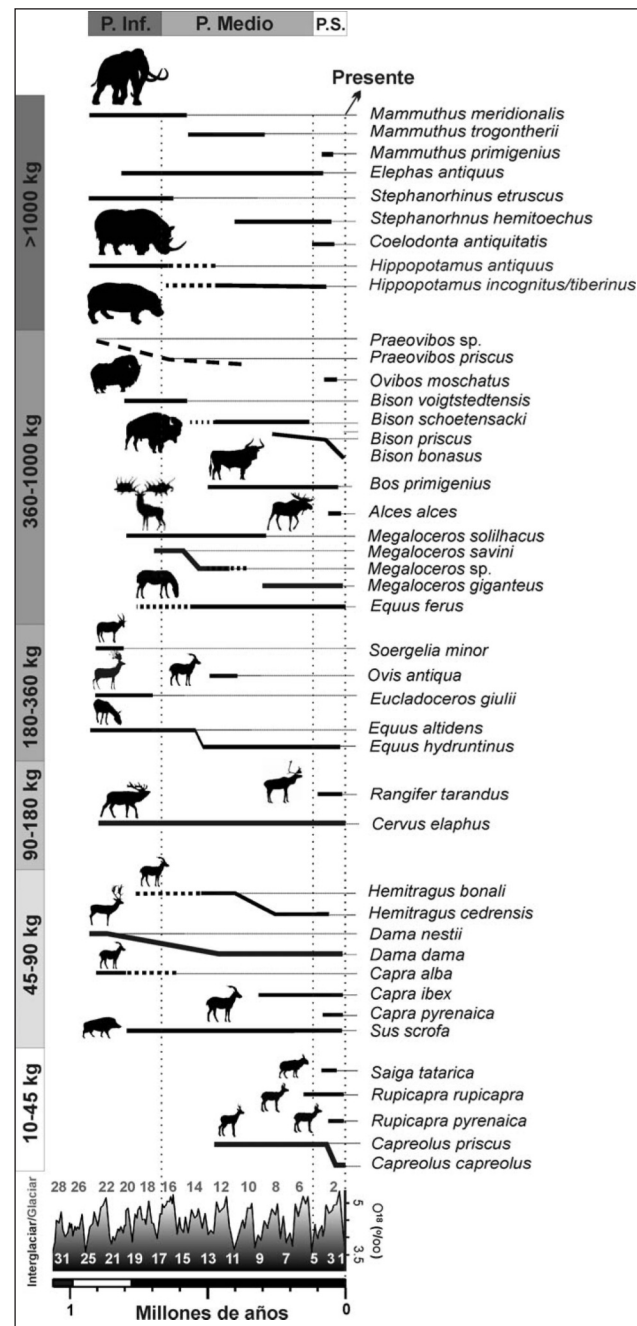


Fig. 3: Distribución temporal de la fauna de herbívoros que cohabitó con *Crocota crocuta* en la Península Ibérica durante el Pleistoceno (gráfico modificado de Van der Made, 2005). En la figura se representa la talla aproximada de cada especie, junto con el intervalo temporal en el que estuvo presente en el continente europeo y su relación con los estadios isotópicos del oxígeno (y por lo tanto con el clima). Se trata de unas comunidades excepcionalmente diversas en comparación con las comunidades mamíferas que actualmente pueblan la Península Ibérica, que destacan además por el elevado número de especies de mamíferos de gran tamaño. Es necesario señalar que las siluetas tienen un papel ilustrativo, indicando el tipo de mamífero representado en cada línea evolutiva, y que no pretenden ser ilustraciones fidedignas de cada especie.

pequeñas de ungulados (rombos grises). Al mismo tiempo, se puede visualizar como las especies que conformarían la base de la dieta de la hiena habrían ido cambiando en el tiempo. Durante el Pleistoceno Temprano existirían 4 especies dentro del rango óptimo (*Cervus elaphus*, *Soergelia minor*, *Praeovibos* sp. y *Eucladoceros giulii*). En el

Pleistoceno Medio este número asciende a 6 (*Hemitragus bonali*, *Eucladoceros giulii*, *Cervus elaphus*, *Equus hydruntinus*, *Ovis antiquia* y *Rangifer tarandus*, esta última especie restringida al norte peninsular (Van der Made, *com. per.*), mientras que durante el Pleistoceno Tardío disminuye otra vez a 4 (*Rangifer tarandus* (en el norte), *Cervus elaphus* (en el norte), *Equus hydruntinus* (en el norte) y *Ovis antiquia*).

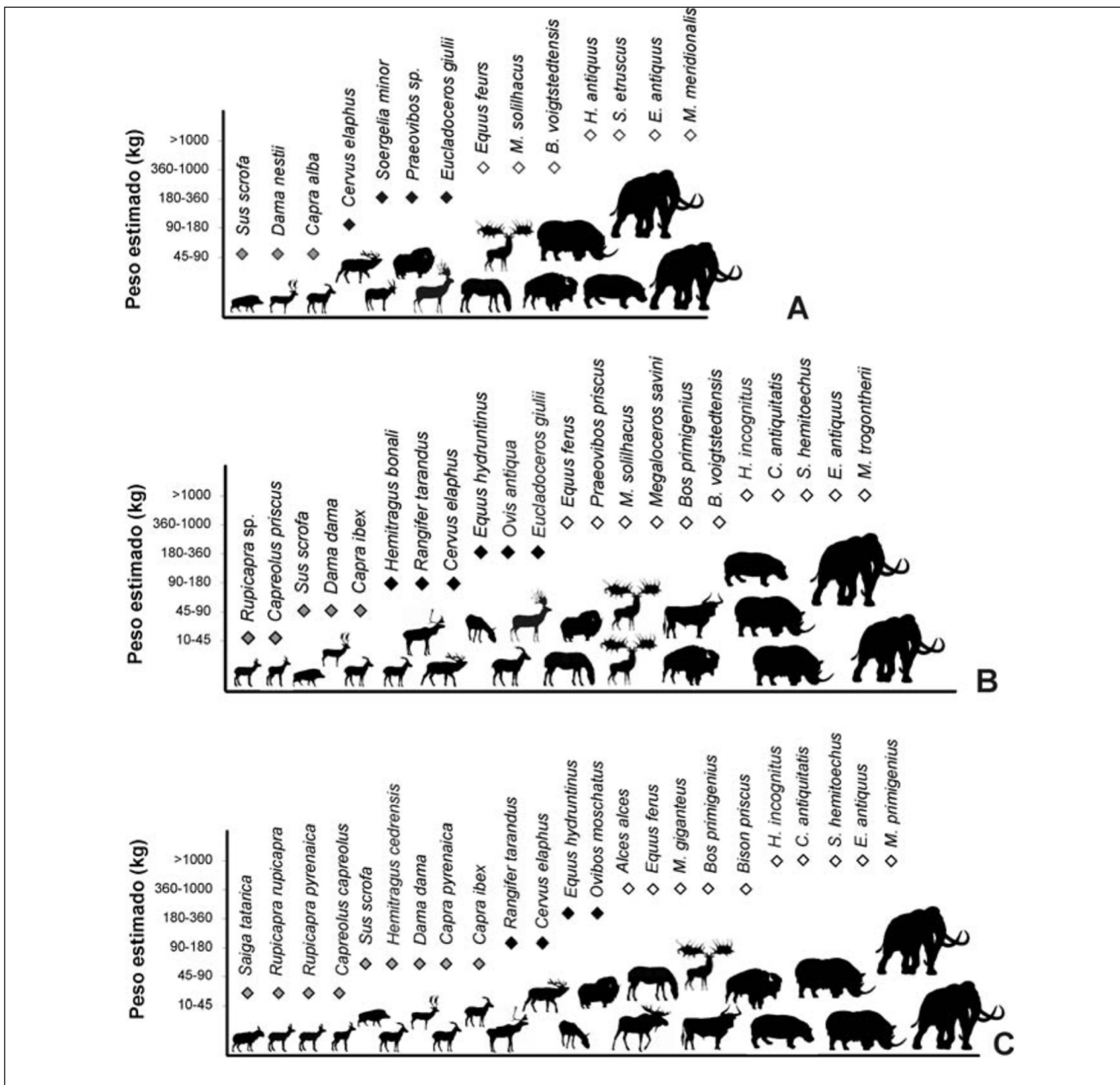


Fig. 4: Distribución de tamaños de las especies registradas en Europa durante a) el Pleistoceno Temprano, b) mediados del P. Medio y c) principios del Pleistoceno Tardío. La riqueza de las comunidades de mamíferos del Pleistoceno europeo es mucho mayor que la que existe hoy en día. De esta manera, la hiena manchada contaría con 4 especies de talla óptima (señaladas con un rombo negro) durante el P. Temprano, 6 en el P. Medio y 4 en el P. Tardío. Además, en todo momento existe una diversa fauna de megaherbívoros (señalada con rombos blancos) que podría haber utilizado como recurso esporádico a través del carroñeo oportunista o de la caza de inmaduros, así como mamíferos de menor talla (señalados rombos grises). Las siluetas de los tipos de mamífero se han empleado para visualizar la riqueza y composición ecotípica de cada escenario.

phus, *Equus hydruntinus* y *Ovibos moschatus*). A estas especies hay que añadir la variedad de animales de talla pequeña, que también habrían sido presas potenciales para las hienas. Además, durante todo este intervalo temporal las hienas habrían dispuesto de más de una docena de especies de megaherbívoros (>400 kg) que podrían haber utilizado como recurso esporádicamente, bien mediante una caza oportunista, bien a través del consumo de carroña.

Si restringimos la ventana temporal de análisis y nos centramos en las presas disponibles durante el estadio isotópico 2, es decir, durante el último máximo glacial, podemos observar como el número de especies dentro del rango de tamaños óptimo sigue siendo 4 (las mismas que a comienzos del Pleistoceno Tardío), y que aun persiste una diversa fauna de megaherbívoros (Fig. 5A). Para la realización de esta figura nos hemos basado en los listados faunísticos de 71 yacimientos de la Península Ibérica data-

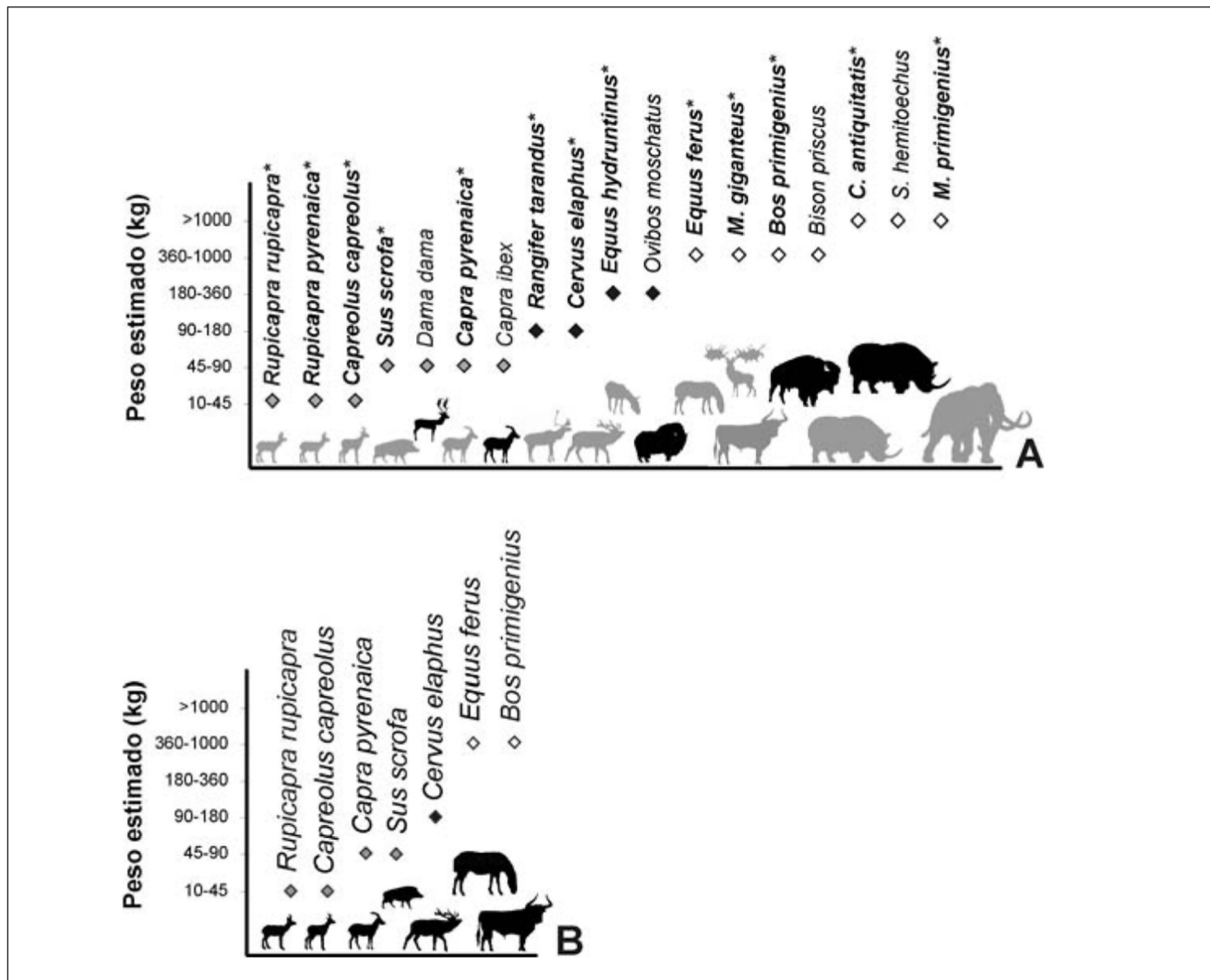


Fig. 5: a) Distribución de tamaños de mamíferos durante el estadio isotópico 2. Las especies dentro del rango de tamaños apropiado para las hienas aparecen señaladas con un rombo negro, las de talla mayor con uno blanco y las menores con un rombo gris. Además se han resaltado con un asterisco los nombres de las especies registradas en dos yacimientos identificados como cubiles de hienas (los niveles VII y IX de Labeko Koba (Altuna y Mariezkurrena, 2000) y los niveles musterienses de la Gruta do Caldeirao (Davis, 2002)). Al mismo tiempo, la silueta de estas especies es gris, para diferenciarlas de las especies ausentes en estos yacimientos pero presentes en el medio (en negro). A partir de esta figura podemos suponer, en base al actualismo, que las poblaciones de hiena manchada que habitaban estas dos cuevas podrían haber basado su dieta en 3 especies, *Cervus elaphus*, *Rangifer tarandus* y *Equus hydruntinus*. b) distribución de tamaños los ungulados que poblaban la Península Ibérica a comienzos del Holoceno (hace 10.000 años). En este último escenario, la única especie dentro del rango de tamaños óptimo para la hiena manchada es el ciervo (rombo negro). Es patente como las extinciones de finales del Pleistoceno han empobrecido de manera drástica los ecosistemas peninsulares, quedando solamente una pequeña submuestra de la gran diversidad de herbívoros que habrían poblado estas latitudes durante más de un millón de años.

dos dentro del estadio isotópico 2. Además hemos realizado una pequeña aproximación para describir el espectro trófico de las hienas en ese momento, basándonos en los registros provenientes de dos yacimientos interpretados como cubiles; Labeko Koba, niveles VII y IX (Arrizabalaga Valbuena *et alii*, 2000; Altuna y Mariezkurrena, 2000) y *Grota do Caldeirao*, niveles musterienses (Davis, 2002). Las especies que aparecen en estos dos últimos yacimientos muestran que el patrón de tamaños de las presas presumiblemente consumidas por las hienas era considerablemente diverso (sus siluetas aparecen en gris en la figura), lo cual concuerda con el espectro de presas depredadas por *C. crocuta* en la actualidad. Entre las especies identificadas en estos cubiles, las que se incluyen en el rango de tamaños óptimo actual (90-360 kg) serían, dos cérvidos (*Cervus elaphus* y *Rangifer tarandus*) y un équido (*Equus hydruntinus*). Por lo tanto, si recurrimos al actualismo para interpretar estos datos, se podría proponer una hipótesis trófica en la que estas tres especies conformarían la base de la dieta de estas dos poblaciones de hienas, mientras que el resto de los mamíferos registrados serían consumidos de manera esporádica en función de las oportunidades del medio.

Si continuamos avanzando en el tiempo y analizamos los listado faunísticos de finales del Pleistoceno (10000-14000 B.P.), momento en el cual se ha datado el último registro de hiena peninsular (Carrión *et alii*, 2001), podemos observar que el número de presas dentro del rango de tamaño óptimo disminuye drásticamente (ver Fig. 5B). Ya sólo existe una especie (*Cervus elaphus*) dentro del rango de tallas seleccionado por las hienas actualmente, y, debido a su gran porte, *Equus ferus* y *Bos primigenius*, aun presentes en el ecosistema, debieron haber sido consumidos preferentemente antes de alcanzar la edad adulta. La información sobre la ocurrencia de estas dos últimas especies en la península una vez iniciado el Holoceno es incierta, por este motivo hemos considerado su posible extinción, optando por el escenario más adverso para la supervivencia de un gran carnívoro. Ciertamente, teniendo en cuenta su carácter oportunista, las hienas podrían haber ampliado su espectro de presas hacia tamaños más pequeños tras la desaparición de la fauna de megaherbívoros, e incluso podrían haber depredado sobre el ganado doméstico. Sin embargo, esta última hipótesis debe ser descartada, ya que la introducción de la domesticación en la Península Ibérica no se produjo antes de la segunda mitad del octavo milenio B.P. (Esquembre *et alii*, 2008). Por otro lado, de las cuatro presas potenciales de tamaño comprendido entre los 30 y los 90 kg, dos (*Rupicapra rupicapra* y *Capra pyre-*

naica) están adaptadas a la vida en alta montaña. Finalmente, conviene recordar que el gamo (*Dama dama*) y el muflón (*Ovis musimon*), especies que habitan la Península Ibérica en la actualidad, son especies introducidas en tiempos históricos y que, por lo tanto, no estarían presentes a mediados del Holoceno (Mitchell-Jones *et alii*, 1999). Por tanto, las únicas presas de las que dispondría una hipotética población relicta de esta especie que hubiese sobrevivido durante el Holoceno serían el ciervo, el corzo y el jabalí. A modo de resumen en la figura 6 se recopila de forma esquemática la información sobre el número y tamaño de las especies presentes en la Península Ibérica a lo largo del Pleistoceno y hasta el presente. En ella se puede observar que la diversidad de herbívoros de talla media y grande aumenta durante el Pleistoceno Medio y como a partir de ese momento el número de especies cae de manera continuada hasta llegar a la situación actual, en la que no existen especies de megaherbívoros y solamente hay un ungulado de talla media (*Cervus elaphus*). La riqueza de especies de tamaño pequeño sigue un patrón diferente, alcanzando su máximo en el Pleistoceno Medio, descendiendo hasta el Holoceno, y aumentando su número en el presente, consecuencia en parte de la naturalización de especies introducidas por los humanos (ej. *Dama dama*, *Ovis musimon* (Mitchell-Jones *et alii*, 1999)). En esta figura se puede visualizar claramente como la desaparición de la hiena coincide con un descenso generalizado del número de especies de presas, por ello cabe preguntar-

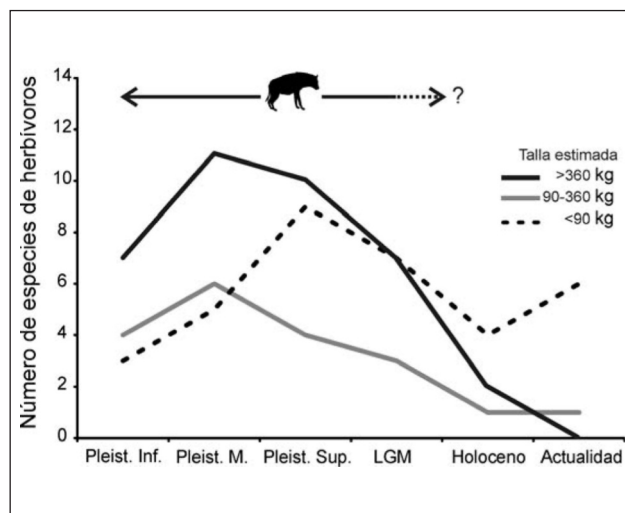


Fig. 6: Relación entre el número de especies de herbívoros (divididos en tres tallas: pequeños, medianos y megaherbívoros) y el tiempo. En esta figura se puede comprobar como los últimos registros de *C. crocuta* (Carrión *et alii*, 2001), coinciden en el tiempo con un empobrecimiento en las faunas de ungulados peninsulares. El acrónimo LGM, *Last Glacial Maximum*, se refiere al último máximo glacial.

se si la escasez de recursos tróficos podría haber sido la causa de su extinción.

¿UN ECOSISTEMA MEDITERRÁNEO ACTUAL SERÍA CAPAZ DE MANTENER UNA POBLACIÓN DE *C. crocuta*?

Para comprobar si un ecosistema mediterráneo con una densidad normal de herbívoros pudo haber mantenido una población de *C. crocuta* hemos aplicado la función propuesta por Carbone y Gittleman (2002). Estos autores identificaron una relación directa entre el número (N) y el peso (P) de los predadores que mantiene un sistema ecológico por unidad de biomasa de presas (10000 kg) de modo que:

$$N = 89.1 \times P^{-1.05}$$

De acuerdo con esta fórmula, son necesarios 10000 kg de biomasa de presas para sustentar cerca de 90 carnívoros de talla pequeña (1 kg), o un solo gran carnívoro (de alrededor de 90 kg). De esta manera, nos hemos servido de los datos de densidad de *Cervus elaphus* en el Parque Natural de la Sierra de Baza, situado en la provincia de Granada, como modelo representativo de un ecosistema mediterráneo. Este entorno natural cuenta con una importante población de ciervos: 1800 ejemplares en un área de 523 Km², es decir, una densidad aproximada de 3.5 ind/km², cifra que está dentro del rango normal para esta especie (Granados *et alii*, 2001), con un peso medio de 137.5 kg. De este modo, la biomasa de presas disponible en el Parque Natural de la Sierra de Baza es de 247500 kg. Además hemos utilizado el peso medio de las hienas sud-africanas (70 kg), que son las que actualmente tienen individuos de mayor talla (Reynolds, 2007), a fin de ajustar los cálculos a las estimas que predicen un tamaño relativamente mayor que el actual para las hienas del Pleistoceno europeo, relacionado con las oscilaciones climáticas (Klein y Scott, 1989). A partir de estos datos, hemos aplicado la fórmula de Carbone y Gittleman modificando el exponente según su intervalo de confianza al 95% (entre -1.250 y -0.854). De este modo, el total de individuos de *C. crocuta* predichos para este ecosistema mediterráneo tipo oscilaría entre 11 y 58 ejemplares, con una estima para el valor medio de 25 ejemplares. Es decir, a pesar del empobrecimiento de las faunas, un ecosistema mediterráneo con una densidad de cérvidos como la existente en el Parque Natural de la Sierra de Baza podría mantener, potencialmente, una población de hiena manchada promedio de 25 ejemplares. Este inesperado resultado nos llevó a plantear-

nos una segunda cuestión. ¿Qué pasaría si las hienas hubiesen tenido que competir por los recursos con otro depredador? ¿Sería la competencia interespecífica un factor plausible para explicar de la extinción de esta especie? Para comprobar esta hipótesis añadimos una especie más al análisis, el lobo (*Canis lupus*), único carnívoro de gran tamaño que persiste en la península, con un peso medio de 30 kg (Palomo y Gisbert, 2005). Asumiendo un reparto equitativo de la biomasa de presas disponibles en la Sierra de Baza entre ambas especies (123750 kg), después de aplicar la ecuación con los nuevos valores para los parámetros, y, a pesar de la influencia de un competidor, el resultado sigue siendo favorable para la presencia de la hiena manchada. En este segundo escenario tendríamos un número mínimo de 5 ejemplares de *C. crocuta*, y un máximo de 30 (valor medio=12), cohabitando con una población de entre 16 y 60 lobos (valor medio=31) (Tabla 3). El tamaño de las manadas de hiena manchada actuales oscila entre los 3 y los 54 individuos (Mills y Hoffer, 1998), mientras que los lobos ibéricos forman manadas de 5 a 10

Capacidad de carga de un ecosistema mediterráneo de 523 km²

A: sin competencia (BM presas disponible = 247500 kg)

límites de confianza	BM potencial de predadores de 70 kg	<i>C. crocuta</i>
Max. (95%)	4100.5 kg	58 indiv.
Medio	1783.19 kg	25 indiv.
Min. (95%)	762.39 kg	11 indiv.

B: con competencia (BM presas disponible para cada especie= 123750 kg)

límites de confianza	BM potencial de predadores de 70 kg	<i>C. crocuta</i>
Max. (95%)	2050.25 kg	30 indiv.
Medio	891.59 kg	13 indiv.
Min. (95%)	381.19 kg	5 indiv.

límites de confianza	BM potencial de predadores de 30 kg	<i>Canis lupus</i>
Max. (95%)	1811.68 kg	60 indiv.
Medio	930.17 kg	31 indiv.
Min. (95%)	471.13 kg	16 indiv.

Tabla 3: Resultados de la aplicación de la ecuación de Carbone y Gittleman (2002) para el Parque Natural de la Sierra de Baza (Granada), simulando dos escenarios diferentes, uno sin competencia (A) y otro en el que *Crocota crocuta* y *Canis lupus* comparten los recursos tróficos (B). En este territorio de 523 Km² la densidad de *Cervus elaphus* (137.5 kg) es de 3.5 ind/km², por lo que la biomasa (BM) potencial de presas disponibles para la hiena manchada será de 247500 kg en el escenario A y de 123750 kg en el B. Tanto si consideramos un escenario en el que la hiena manchada fuese el único carnívoro (situación A), como compartiese los recursos con otro predador, *Canis lupus* (situación B), *Crocota crocuta* podría sobrevivir y mantener una población de 11-58 hienas habitando en solitario, o de 5-30 hienas y 16-60 lobos si ambos predadores tuviesen que competir por los mismos recursos.

individuos y tienen territorios de 100 a 500 km² (Palomo y Gisbert, 2005). Es decir, aun en el caso de que las hienas tuvieran que competir con los lobos y ambos dependieran completamente de las poblaciones de ciervos, una densidad de *C. elaphus* como la existente en el Parque Natural de Sierra de Baza en la actualidad podría sustentar una manada de cada una de estas especies. Conviene recordar que los restos fósiles del Pleistoceno europeo de *C. crocuta* muestran que la especie ha variado de tamaño a lo largo del tiempo dependiendo de las condiciones climáticas (Klein y Scott, 1989) y que para estos cálculos se ha utilizado un sólo peso (70 kg), asumiendo que las poblaciones actuales de mayor tamaño tendrían una talla similar a las hienas de finales del Pleistoceno. En este sentido, aumentar o disminuir el peso estimado de las poblaciones de hiena manchada del Pleistoceno significaría una variación cuantitativa en la capacidad de carga predicha para nuestro ecosistema, lo cual podría afectar al principal resultado de este artículo. Para resolver este conflicto se ha calculado el peso necesario para que el número mínimo de individuos de *C. crocuta* predicho sea menor de tres, que es el tamaño mínimo registrado como grupo estable por la IUCN (Mills y Hoffer, 1998). El resultado es de 200 kg para el escenario sin competidores y 115 kg en el caso de compartir el ecosistema con *C. lupus*. Las medidas craneométricas sitúan a las hienas europeas de 30000 YBP en el extremo superior del rango de tamaño actual, pero dentro de los límites de la varianza de las poblaciones africanas (Dockner, 2006). Por este motivo, las estimas de peso que llevarían a la especie a la extinción por falta de recursos (200 y 115 kg) parecen demasiado elevadas para ser realistas. Además, en nuestros cálculos no hemos incluido la presencia de otros herbívoros (como podrían ser el corzo o el jabalí), los cuales acrecentarían la biomasa disponible en el ecosistema con el consecuente aumento de las posibilidades de supervivencia de cualquier predador.

Conclusiones

Nuestras estimas están basadas, inevitablemente, en una interpretación regida por el actualismo biológico, pero sugieren que el número de presas potenciales disponibles para la hiena manchada en la Península Ibérica se mantuvo relativamente estable a lo largo del Pleistoceno Medio y Superior, y que éste disminuyó drásticamente a finales del Pleistoceno. No obstante, nuestros cálculos demuestran que, aun así, esas comunidades de herbívoros empobrecidas podrían haber sostenido poblaciones estables de hiena manchada, aunque el tamaño de sus individuos estuviese sesgado hacia el extremo superior del rango actual. De

este modo, un ecosistema de tipo mediterráneo, en el cual se encontrasen las especies que sobrevivieron hasta el Holoceno, podría mantener poblaciones de *Crocota crocuta*, considerando incluso la presencia de un competidor como *Canis lupus*. Estos sencillos cálculos sugieren que, al igual que los cambios climáticos (Varela *et alii*, en este mismo volumen), la disminución de la diversidad de ungulados a finales del Pleistoceno no parece haber sido un factor de relevancia capital para explicar la extinción de la hiena manchada en la Península Ibérica. ¿Por qué desaparecieron entonces las poblaciones de *C. crocuta*? Ciertamente, la fuerte dependencia de una sola presa, *Cervus elaphus*, podría haber contribuido a extinguir unas poblaciones relictas y fragmentadas. Pero probablemente la respuesta a esta pregunta necesita del concurso sinérgico de varios factores, entre los cuales sería adecuado incluir también el efecto de *Homo sapiens* como competidor.

Agradecimientos

Los autores quieren agradecer a los asistentes a la "1ª Reunión de científicos sobre cubiles de hiena (y otros grandes carnívoros) en los yacimientos arqueológicos de la Península Ibérica" por la interesante y creativa discusión en torno a este trabajo. Además, agradecer a la Fundación Atapuerca por la financiación de este trabajo a través de su política de becas de investigación de la que es beneficiaria Sara Varela. Este estudio se incluye dentro del proyecto CGL2006-13532-C03/BT del MEC y la subvención GR249-2008 de la JCyL para Grupos de Excelencia.

Bibliografía

- ALBERDI, M. T.; ALONZO, M. A.; AZANZA, B.; HOYOS, M. y MORALES, J. (2001): "Vertebrate taphonomy in circum-lake environments: three cases in the Guadix-Baza Basin (Granada, Spain)". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 165: 1-26.
- ALFÉREZ, F.; MOLERO, G.; MALDONADO, E.; BUSTOS, V.; BREA, P. y BUITRAGO, A. M. (1982): "Descubrimiento del primer yacimiento cuaternario (Riss-Würm) de vertebrados con restos humanos en la provincia de Madrid (Pinilla del Valle)". *Coloquios de Paleontología*, 37: 15-32.
- ALONSO-DIAGO, M. A.; HOYOS, M. y ALBERDI, M. T. (2003): "Tafonomía del yacimiento de vertebrados pleistoceno de Huéscar 1". *Estudios geológicos*, 59: 213-227.
- ALTUNA, J. (1992a): "Le Paléolithique moyen de la Région Cantabrique". *L'Anthropologie*, 96 (1): 87-102.
- (1992b): "Dataciones de radiocarbono para el Perigordien

- Superior del País Vasco". *Munibe (Antropología-Arkeología)*, 43: 31-32.
- (1992c): "El medio ambiente durante el Pleistoceno Superior en la región cantábrica con referencia especial a sus faunas de mamíferos". *Munibe (Antropología-Arkeología)*, 43: 13-29.
 - y MARIEZKURRENA, K. (1996): "Primer hallazgo de restos óseos de antílope Saiga (*Saiga tatarica* L.) en la Península Ibérica". *Munibe (Antropología-Arkeología)*, 48: 3-6.
 - y - (2000): "Macromamíferos del yacimiento de Labeko Koba (Arrasate, país Vasco)". *Munibe (Antropología-Arkeología)*, 52: 107-181.
- ÁLVAREZ-LAO, D. Y GARCÍA-GARCÍA, N. (2006): "A new site from the Spanish Middle Pleistocene with cold-resistant faunal elements: La Parte (Asturias, Spain)". *Quaternary International*, 142-143: 137-118.
- ARRIBAS, A. (1994a): "El yacimiento mesopleistoceno de Villacastín (Segovia, España). Geología y paleontología de micromamíferos". *Boletín Geológico y minero*, 105(2): 146-166.
- (1994b): "Los macromamíferos del yacimiento mesopleistoceno de Villacastín (Segovia, España)". *Boletín Geológico y minero*, 105(4): 344-361.
 - y PALMQVIST, P. (1998): "Taphonomy and Palaeoecology of an assemblage of large mammals: hyaenid activity in the lower Pleistocene site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza Basin, Granada, Spain)". *Geobios*, 31(3): 3-47.
 - ; DIEZ, J. C. y JORDÁ, F. J. (1995): "El yacimiento cuaternario de la cueva de los Torrejones (Tamajón, Guadalajara)". En R. Balbín, J. Valiente y M. T. Mussat (eds): *Arqueología en Guadalajara. Patrimonio Histórico-Arqueología de Castilla La Mancha*, 12: 99-110. Junta de comunidades de Castilla-La Mancha
 - y JORDÁ, J. F. (1999): "Los mamíferos del Cuaternario kárstico de Guadalajara (Castilla-La Mancha, España)". En E. Aguirre y I. Rábano (eds): *La Huella del Pasado. Fósiles de Castilla-La Mancha*: 327-353. Junta de comunidades de Castilla-La Mancha
- ARRIZABALAGA, A. y ALTUNA, J (2000): *Labeko Koba (País Vasco). Hienas y Humanos en los albores del Paleolítico superior*. Munibe, 52. Sociedad de Ciencias Naturales Aranzadi. San Sebastián
- AURA, J. E.; JORDÁ, J. F.; PÉREZ-RIPOLL, M. P.; GARCÍA, M. J.; BADAL, E. y GUILLEM, P. (2002): "The far south: the Pleistocene-Holocene transition in Nerja Cave (Andalucía, Spain)". *Quaternary International*, 93-94: 19-30.
- AVERY, D. M.; RAUTENBACH, I. L. y RANDALL, R. M. (1990): "An annotated check list of the land mammal fauna of the West Coast National Park". *Koedoe*, 33(1): 1-18.
- BAENA, J.; CARRIÓN, E.; RUIZ, B.; ELLWOOD, B.; SESÉ, C.; YRAVEDRA, J.; JORDÁ, J.; UZQUIANO, P.; VELÁSQUEZ, J.; MANZANO, I.; SÁNCHEZ, A. y HERNÁNDEZ, F. (2005): "Paleoecología y comportamiento humano durante el Pleistoceno Superior en la comarca de Liébana: la secuencia de la Cueva de El Esquilieu (Occidente de Cantabria, España)". *Monografías del Museo de Altamira*, 20: 461-487.
- BARRAGUÉ, T., A. CLOT y G. MARSAN (1993): "Le Paléolithique de la Vallée de l'Arros". *Munibe (Antropología-Arkeología)*, 45: 99-118.
- BOURQUIN, O. y MATHIAS, I. (1995): "The vertebrates (Excluding birds) of Weenen Game Reserve, Kwazulu-Natal". *Lammergeyer*, 43: 43-58.
- BREUER, T. (2005): "Diet choice of large carnivores in northern Cameroon". *African Journal of Ecology*, 43: 181-190
- CANAL, J. y CARBONEL, E. (1989): *Catalunya paleolítica*. Patronat Eiximenis, Girona.
- CARBONE, C. y GITTLEMAN, J. L. (2002): "A common rule for the scaling of carnivore density". *Science*, 295: 2273-2276
- CARDOSO, J. L. (1996): "Les Grands mammifères du Pléistocène supérieur du Portugal. Essai de Synthèse". *Geobios*, 29 (2): 235-250.
- (1997): "As Grutas, os grandes mamíferos e o homem paleolítico: uma aproximação integrada ao território Portugêses". *Estudos do Quaternário*, 1: 13-23.
- CASTAÑOS, P. M^a. (1983): "Estudio de los Macromamíferos del Yacimiento prehistórico de Bolinkoba (Abadiano-Vizcaya)". *Kobie (Antropología y Ciencias Naturales)*, 13: 262-298.
- (1984): "Estudio de los Macromamíferos de la cueva de Santimamiñe". *Kobie (Antropología y Ciencias Naturales)*, 14: 235-322.
 - (2005): Revisión actualizada de las faunas de macromamíferos del Würm antiguo en la Región Cantábrica. *Monografías del Museo de Altamira*, 20: 201-207.
- CARRIÓN, J. S.; RIQUELME, J. A.; NAVARRO, C. y MUNUERA, M. (2001): "Pollen in hyaena coprolites reflects late glacial landscape in southern Spain". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 176: 193-205
- COOPER, S. M. (1990): "The hunting behaviour of spotted hyaenas (*Crocuta crocuta*) in a region containing both sedentary and migratory populations of herbivores". *African Journal of Ecology*, 28: 131-141
- ; SUSAM M.; HOLEKAMP, K.E. y SMALE, L. (1999): "A seasonal feast: long-term analysis of feeding behaviour in the spotted hyaena (*crocuta crocuta*)". *African Journal Ecology*, 37: 149-160
- DALQUEST, W. W. (1965): "Mammals from the Save River, Mozambique, with description of two new bats". *Journal of mammalogy*, 46(2): 254-265.
- (1968): "Additional notes on mammals from Mozambique". *Journal of mammalogy*, 49(1): 117-121.
- DAVIS, S. J. M. (2002): "The mammals and birds from the Gruta do

- Caldeirao, Portugal". *Revista Portuguesa de Arqueologia*, 5: 29-98
- DOCKNER, M. (2006): *Comparison of Crocuta crocuta crocuta and Crocuta crocuta spelaea through computer tomography*. Department of Paleontology, University of Vienna. Viena
- DUPUY, F. (1973): "Première inventaire des mammifères du Parc National de Basse Casamance (Senegal)". *Bulletin du Institut Fondamental D'Afrique Noire*, 35(1): 186-197.
- ESQUEMBRE, M. A.; BORONAT, J. D.; JOVER, F. J.; MOLINA, F. J.; LUJÁN, A.; FERNÁNDEZ, J.; MARTÍNEZ, R.; IBORRA, P.; FERRER, C.; RUIZ, R. y ORTEGA, J. R. (2008): "El yacimiento Neolítico del Barranquet de la Oliva (Valencia)". IV Congreso Neolítico Peninsular: 183-190. Alicante
- FERNÁNDEZ, J. (2001): Cova de Bolomor. *De Neandertales a Cromañones. El inicio del poblamiento humano en las tierras valencianas*. V. Villaverde. Valencia, Departament de Prehistòria i Arqueologia Universitat de València: 389-396.
- ; GUILLEM, P. y MARTÍNEZ, R. (2000): "Cova del Bolomor (Tavernes de la valldigna-Valencia). Datos cronoestratigráficos y culturales de una secuencia del Pleistoceno Medio". *Actas del 3er congreso de Arqueología Peninsular* (Braga 2000): 82-100. Braga
- FERREIRA BICHO, N.; HAWS, J. A.; HOCKETT, B.; MARKOVA, A. y BELCHER, W. (2002): "Paleoecología e ocupação humana da Lapa do Picareiro: resultados preliminares". *Revista Portuguesa de Arqueologia*, 6: 49-81.
- GALOBART, A.; MAROTO, J. y ROS, X. (1996): "Las faunas cuaternarias de mamíferos de la cuenca de Banyoles-Besalú (Girona)". *Revista Española de Paleontología*, Número Extraordinario: 248-255.
- GARCÍA, N. y ARSUAGA, J. L. (1999): "Carnivores from the Early Pleistocene hominid-bearing Trinchera Dolina 6 (Sierra de Atapuerca, Spain)". *Journal of Human Evolution*, 37: 415-430
- (2001): *Los carnívoros de los yacimientos pleistocenos de la Sierra de Atapuerca*. Departamento de Biología Animal, Universidad Complutense, Madrid.
- GIBERT, J. (1993): "Significado de la Fauna de Cueva Victoria". *Serie Memorias de Arqueología de la Región de Murcia* 9: 25-32.
- ; GIBERT, LL.; FERRÁNDEZ, C.; ROBOT, F.; IGLESIAS, A. y GIBERT, P. (1999): "Cueva Victoria, Geología, Paleontología, restos humanos y edades". *Memorias de Arqueología* 14: 37-62.
- GRANADOS, J. E.; CABRERA, M. C.; GARCÍA, J. y FANDOS, P. (2001): "El ciervo común (*Cervus elaphus* LINNEO, 1758) en el parque natural de la Sierra de Baza (Granada)". *Galemys*, 13: 27-37
- GRANGE, S. y DUNCAN, P. (2006): "Bottom-up and top-down processes in African ungulate communities: resources and predation acting on the relative abundance of zebra and grazing bovids". *Ecography*, 29 (6) 899-907
- HAYWARD, M. W. (2006): "Prey preferences of the spotted hyaena (*Crocuta crocuta*) and degree of dietary overlap with the lion (*Panthera leo*)". *Journal of Zoology*, 270: 606-614
- HENSCHER, J. R. y SKINNER, J. D. (1990): "The diet of the spotted hyaenas *Crocuta crocuta* in Kruger National Park". *African Journal of Ecology*, 28: 69-82
- HÖNER, O. P.; WACHTER, B.; EAST, M. L.; RUNYORO, V. y HOFER, H. (2005): "The effect of prey abundance and foraging tactics on the population dynamics of a social, territorial carnivore, the spotted hyena". *OIKOS* 108 (3): 544-554
- JORDÁ, F.; GÓMEZ, A.; HOYOS, M.; SOTO, E.; REY, J. M. y SANCHIZ, F. B. (1982): *Cova Rosa* – A. Departamento de Prehistoria y Arqueología de la Universidad de Salamanca.
- KAMLER, J. F.; DAVIES-MOSTERT, H. T.; HUNTER, L. y MACDONALD, D. W. (2007): "Predation on black-backed jackals (*Canis mesomelas*) by African wild dogs (*Lycaon pictus*)". *African Journal of Ecology*, 45:667-668
- KLEIN, R. G. y SCOTT, K. (1989): "Glacial/interglacial size variation in fossil spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) from Britain". *Quaternary Research*, 32: 88-95
- MARTÍNEZ-MORENO, J. (2005): Una aproximación zooarqueológica al estudio de los patrones de subsistencia del Paleolítico Medio Cantábrico. *Monografías del Museo de Altamira*, 20: 209-230.
- (2005): Una aproximación zooarqueológica al estudio de los patrones de subsistencia del Paleolítico Medio Cantábrico. *Monografías*. Santander, Museo de Altamira, 20: 209-230.
- MARTÍNEZ NAVARRO, B. (1992): "Estudio cuantitativo y consideraciones paleoecológicas de la comunidad de mamíferos del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada)". En J. Gibert (coord): *Proyecto Orce-Cueva Victoria (1988-1992): Presencia humana en el Pleistoceno inferior de Granada y Murcia*: 155-187. Museo de Prehistoria «Josep Gibert», Orce (Granada).
- MARTÍNEZ VALLE, R. (2001): "Los Grandes mamíferos pleistocenos. Una aproximación paleoambiental y bioestratigráfica". En V. Villaverde (ed): *De Neandertales a Cromañones. El inicio del poblamiento humano en las tierras valencianas*: 45-56. Departament de Prehistòria i Arqueologia Universitat de València, Valencia.
- MICHELE, P. (2005): "Un repaire würmien d'hyènes des cavernes: La Grotte d'Unikoté (Iholdy, Pyrénées- Atlantiques, France)". *Monografías del Museo de Altamira*, 20: 131-150.
- MILLS, G. y HOFER, H. (1998): *Status survey and conservation action plan. Hyaenas*. IUCN/SSC Hyaena specialist group (IUCN). Gland, Switzerland and Cambridge
- MITCHELL-JONES, A. J.; AMORI, G.; BOGDANOWICZ, W.; KRSTUFK, B.; REIJNDERS, P. J. H.; SPITZENBERG, F.; STUBBE, M.; THISSEN, J. B. M.; VOHRALIK, V. y ZIMA, J. (1999): *Atlas of European Mammals*. Academic Press. London

- MONTOYA, P.; ALBERDI, M. T.; BARBADILLO, L. J.; MADE, J. V. D.; MORALES, J.; MURELAGA, X.; PEÑALVER, E.; ROBLES, F.; RUIZ BUSTOS, A. R.; SÁNCHEZ, A.; SANCHIZ, B.; SORIA, D. y SZYNDLAR, Z. (2001): "Une faune très diversifiée du Pléistocène inférieur de la Sierra de Quibas (province de murcia, Espagne)". *Compte Rendue de la Academie de Sciences*, 332: 387-393.
- ; BLÁZQUEZ, A. M.; BARBADILLO, J. L.; FUMANAL, M. P.; MADE, J. V. D.; MARÍN, J. M.; MOLINA, A.; MORALES, J.; MURELAGA, X.; PEÑALVER, E.; ROBLES, F.; RUIZ BUSTOS, A.; SÁNCHEZ, A.; SANCHIZ, B.; SORIA, D. y SZYNDLAR, Z. (1999): "La Fauna del Pleistoceno inferior de la Sierra de Quibas (Abanilla, Murcia)". *Estudios Geológicos*, 55: 127-161.
- MOURA, M. E.; BRUGAL, J.P.; FIGUEIRAL, I.; AUBRY, T.; CHAUVIÈRE, F.-X. y PLISSON H. (2001): "modalités d'occupations au Plaeolithique supérieur dans la grotte de Buraca Escura (Redinha, Pombal, Portugal)". *Revista Portuguesa de Arqueologia*, 4(2): 19-46.
- NAVAZO, M.; DÍEZ, J. C.; TORRES, T.; COLINA, A. y ORTIZ, J. E. (2005): La Cueva de Prado Vargas. Un yacimiento del Paleolítico Medio en el Sur de la Cordillera Cantábrica. *Actas de la Reunión Científica "Neandertales cantábricos, estado de la cuestión" (2005)*, Museo de Altamira. Monografías, 20: 151-166.
- NOWAK, R. (1999): *Walker's Mammals of the World*. 6th ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- PALMQVIST, P.; PÉREZ-CLAROS, J. A.; JANIS, C. M. y GRÖCKE, D. R. (2008): "Tracing the ecophysiology of ungulates and predator-prey relationships in an early Pleistocene large mammal community". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 266 (1-2): 95-111.
- PIKE-TAY, A.; CABRERA VALDÉS, V. y BERNALDO DE QUIRÓS, F. (1999): "Seasonal variation of the Middle-Upper paleolithic transition at El Castillo, Cueva Morín and El Pendo (Cantabria, Spain)". *Journal of Human Evolution*, 36: 283-317.
- RAHM, V. y CHRISTIANSEN, A. (1963): "Les mammifères de la Region Occidentale du Lac Kivu". *Annales du Musee R. du L'Afrique Central*, 118: 1-83.
- RAUTENBACH, I. L. (1978): "Ecological distribution of the mammals of the Transvaal (Vertebrata: Mammalia)". *Annals of the Transvaal Museum*, 31(10): 131-156.
- REYNOLDS, S. C. (2007): "Mammalian body size changes and Plio-Pleistocene environmental shifts: implications for understanding hominin evolution in eastern and southern Africa". *Journal of Human Evolution*, 53: 528-548.
- RIQUELME, J. A.; SIMÓN, M. D. y CORTÉS, M. (2005): "La fauna de mamíferos del Solutrense en la Cueva de Nerja". *Munibe (Antropología-Arqueología)*, 57: 255-263.
- RODRÍGUEZ, J. (2004): "Stability in Pleistocene Mediterranean mammalian communities". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207: 1-22.
- SESÉ, C. y SOTO, E. (2002): *Vertebrados del Pleistoceno de Madrid*. Patrimonio Paleontológico de la Comunidad de Madrid. Madrid.
- DI SILVESTRE, I.; NOVELL, O. y BOGLIANI, G. (2000): "Feeding habits of the spotted hyaena in the Niokolo Koba National Park, Senegal". *African Journal of Ecology*, 38: 102-107
- SALNICKI, J.; TEICHMANN, M.; WILSON, V.J. y MURINDAGOMO, F. (2001): "Spotted hyaenas *Crocuta crocuta* prey on new-born elephant calves in Hwange National Park, Zimbabwe". *Koedoe*, 44: 79-83.
- SOMMER, R. S. y NADACHOWSKI, A. (2006): "Glacial refugia of mammals in Europe:evidence from fossil records". *Mammal Review*, 36: 251-265.
- SWYNNERTON, G. H. (1958): "Fauna of the Serengeti National Park". *Mammalia*, 22: 435-450.
- TEJERO, J. M. y FULLOLA, J. M. (2008): "L'exploitation non alimentaire des ressources animales pendant le Magdalénien au Nord-Est de la Peninsule Ibérique. L'exemple de la grotte du Parco (Alòs de Balaguer, Lleida, Espagne)". *L'Anthropologie Paléolithique supérieur*, 112 (2): 328-345.
- TILSON, R.L., VON BLOTTNITZ, F. y HENSCHER, J.R. (1980): "Prey selection by spotted hyaena (*Crocuta crocuta*) in the Namib Desert". *Madoqua*, 12: 41-49.
- TRINKAUS, E., BAILEY, S. E. y ZILHAO, J. (2001): "Upper Paleolithic human remains from the Gruta do Caldeirão, Tomar, Portugal." *Revista Portuguesa de Arqueologia*, 4(2): 5-17.
- VALVERDE, J.A., (1967): *Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres*. Monografías de la Estación Biológica de Doñana, 1: 1-129. Sevilla.
- VARELA, S. (2005). *Estudio Macroecológico de los Macromamíferos del yacimiento Camino (Pinilla del Valle, Madrid)*. Trabajo de Investigación DEA. Universidad Complutense Madrid. Inédito.
- VAN DER MADE, J. (2005): "La fauna del Pleistoceno Europeo". En E. Carbonell (coord): *Homínidos: Las primeras ocupaciones de los continentes*: 394-432. Ariel, Barcelona.
- VILLAVARDE, V.; MARTÍNEZ-VALLE, R.; GUILLEM-CALATAYUD, P. M.; BADA, P.; ZALBIDEA, P. L. y GARCÍA, R. (1997): "Els nivells Magdalenians de la Cova de Les Cendres (Teulada, Moraira). Resultats del Sondeig del Quadre A-17". *Aguaites*, 13-14: 77-115.
- (2001): *De Neandertales a Cromañones. El inicio del poblamiento humano en las tierras valencianas*. Departament de Prehistòria i Arqueologia Universitat de València. Valencia.
- WERDELIN, L. y SOLOUNIAS, N (1991): *The hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution*. Universitetsforlaget. Oslo
- YOUNG, T. P. y EVANS, M. R. (1993): "Alpine Vertebrates of Mount Kenya, with particular notes on the Rock Hyrax". *Journal of the East Africa Natural History Society and National Museum*, 82: 55-79.