

# Demografía y cambio ambiental. Hipótesis para el cambio económico en el Cantábrico Oriental durante el Tardiglacial

## *Demography and environmental change. A model for the economic change in Eastern Cantabria during the Late Glacial*

Ana Belén MARÍN ARROYO

Instituto Internacional de Investigaciones Prehistóricas de Cantabria. Universidad de Cantabria. Avd. Los Castros, s/n. 39005 Santander (Spain)  
ana\_b\_marin@hotmail.com

Recibido: 23-11-2007

Aceptado: 10-06-2008

### RESUMEN

*El registro arqueozoológico disponible en los yacimientos del Cantábrico Oriental durante el Tardiglacial posee claras evidencias de la existencia de un cambio económico gradual desde posiciones especializadas a otras más diversificadas, en una tendencia progresiva de ampliación del nicho ecológico. No existe, sin embargo, un acuerdo general sobre las causas que motivaron esta evolución, pudiéndose distinguir las tesis demográficas, que abogan por un crecimiento sostenido de la población humana y sus necesidades energéticas como factor determinante, de las ambientales, que establecen la mejoría del clima y la reforestación como elementos precursores. En el presente trabajo se aborda esta cuestión a partir de la confección de un modelo matemático de simulación de la interacción entre los ciclos biológicos naturales de varios ungulados y las actividades de caza humana, estableciéndose finalmente la hipótesis demográfica como la más plausible de las dos.*

**PALABRAS CLAVE:** *Paleoeconomía. Especialización. Diversificación. Demografía. Cambio ambiental. Tardiglacial. Cantábrico Oriental.*

### ABSTRACT

*The zooarchaeological record available in Eastern Cantabrian sites during the Late Glacial shows clear evidences of a gradual economic change from specialized hunting strategies to more diversified ones, in a progressive trend towards an ecological niche enlargement. However, there is not a general agreement on the causes that triggered this evolution, with two main opposite points of view: a demographic theory, which proposes a continuous growth of human population and its energetic requirements as the determining factor; and an environmental one, which establishes the improvement of the climate and the reforestation as precursor elements. In this paper, the question is assessed by building a mathematical model that simulates the relationship between the biological cycle of some ungulates and the human hunting, finally establishing the demographic hypothesis as the most likely one.*

**KEY WORDS:** *Palaeoeconomy. Specialization. Diversification. Demography. Environmental Change. Late Glacial. Eastern Cantabrian.*

**SUMARIO** 1. Introducción. 2. Materiales y métodos. 3. Resultados. 4. Discusión.

## 1. Introducción

La hipótesis sobre el papel que la presión demográfica puede desempeñar en la evolución económica humana no es nueva. Desde que Binford (1968) y Flannery (1969) plantearan esta teoría, definiendo la denominada *Revolución de Amplio Espectro* muchos han sido los autores que han basado en su aplicación la interpretación de diversos cambios culturales y económicos (Bettinger y Baumhoff 1982; Broughton 1994; Burger *et al.* 2005; Byers y Ugan 2005; Cannon 2000, 2003; Grayson 2001; Grayson y Delpech 1998; Hill 2007; Stiner *et al.* 1999, 2000, 2008; Waguespack y Surovell 2003). Por otro lado, la Teoría del Forrajeo Óptimo, surgida del mundo de la biología (Emlen 1966; Macarthur y Pianka 1966) y que preconiza como principio fundamental en la orientación de las decisiones económicas humanas la maximización del ratio de energía adquirida entre el tiempo empleado en su obtención, proporciona un conjunto de modelos y axiomas, registrados también en contextos etnográficos (Bartram 1993; Hames y Vickers 1982; Hawkes *et al.* 1982; O'Connell y Hawkes 1981, 1988; O'Connell *et al.* 1989; Smith 1980, 1983; Winterhalder 1981, 1983), que permiten una formulación más empírica y menos dogmática de los mecanismos a través de los cuales el incremento poblacional puede obligar a la adopción de diferentes estrategias de subsistencia.

El estudio del Tardiglacial Cantábrico no ha permanecido ajeno a este tipo de corrientes, sobre todo en lo que respecta a la explicación del paso de una economía especializada en la caza de ungulados de talla media, practicada durante el Magdalenense, a otra más diversificada, con la incorporación de gran variedad de recursos durante el Aziliense y Mesolítico (González Sainz 1992). Fueron fundamentalmente investigadores norteamericanos los precursores de este tipo de enfoques en la Cornisa Cantábrica (Clark 1986; Clark y Straus 1986; Clark y Yi 1983; Freeman 1971, 1973, 1981; Straus 1977, 1983) a partir de los resultados de completos análisis faunísticos desarrollados por Jesús Altuna desde inicio de los años 70. A pesar de la novedad que supuso la formulación de estas tesis, la penetración de su línea argumental en la Península Ibérica fue más bien escasa, sobre todo en comparación con otras regiones arqueológicas, prevaleciendo hipótesis ambientalistas asociadas al atemperamiento climático del final del Pleistoceno e inicio del Holoceno (Bailey 1983), sin que existiera el necesario de-

bate que hubiese permitido el acercamiento de posturas y la deseable complementariedad.

La Cordillera Cantábrica constituye, además, un área excepcional para el desarrollo de este tipo de estudios, no sólo por la abundancia y riqueza de sus yacimientos, sino por las propias condiciones ambientales asociadas, con la conjunción de gran cantidad de hábitats en un reducido espacio y una climatología benigna apta para el desarrollo de la biocenosis. Por otro lado, esta región fue junto con el Suroeste francés, uno de los refugios europeos de las poblaciones humanas y animales replegadas de latitudes superiores durante el Último Máximo Glacial y el origen de la recolonización posterior de la parte Occidental del continente (Achili *et al.* 2004; Consuegra *et al.* 2002; Housley *et al.* 1997; Semino *et al.* 2000). Por todo ello, se considera de gran importancia plantear un debate razonado sobre las causas que subyacen bajo los cambios económicos evidenciados en esta zona.

Hasta la fecha, la forma usual de abordar estas cuestiones ha partido del recuento de yacimientos arqueológicos asociados a cada uno de los períodos culturales como reflejo de la demografía humana (González Sainz 1995; González Sainz y González Urquijo 2004; Straus 1977, 1992). No obstante, este tipo de aproximaciones, aunque conceptualmente válidas, presentan un serio inconveniente en el grado de visibilidad de asentamientos al aire libre o aquellos situados en la plataforma litoral actualmente sumergida.

El objetivo de este trabajo es, sin embargo, analizar las posibilidades que cada corriente explicativa posee para compatibilizar el actual grado de conocimiento sobre la biología animal y el comportamiento etnográfico humano con las evidencias arqueozoológicas. Para ello se ha confeccionado un modelo de simulación de la interacción de los grupos humanos con las poblaciones más destacadas de ungulados.

## 2. Materiales y métodos

### 2.1. El registro arqueozoológico

La idea general que existe sobre la evolución de la actividad cazadora de los grupos humanos durante el Cantábrico Oriental durante el Tardiglacial parte de una concepción económica especializada en el Solutrense y primeros momentos del Magdalenien-

se tras el desarrollo de una estrategia más oportunista en el Paleolítico Superior Inicial, en la que bovinos y caballos jugaron un papel más destacado. Existen diversas opiniones sobre cuándo se produce este cambio. Straus (1977, 1983), Straus y Clark (1986), Altuna (1994) y Quesada (1997) detectan los primeros síntomas de especialización en momentos solutrenses (al final del *Interstadial Laugerie-Lascaux*), mientras que Estévez (1979) y Altuna y Straus (1976), a partir del registro de Altamira, establecen los primeros síntomas de especialización cazadora en los inicios del Magdaleniense. En cualquier caso, en el Magdaleniense Inicial se diferencian ya yacimientos donde se observa una focalización en ciervo o en caprinos, generalmente cabra, contemporáneos con yacimientos especializados en ambos taxones (González Sainz 1989). Esta distinción de yacimientos especializados en uno u otro taxón parece perdurar, según González Sainz (1992) hasta los inicios de Magdaleniense Superior y es a partir de este momento cuando la tendencia cazadora comienza a invertirse, diversificándose e incluyendo taxones hasta ahora escasamente consumidos. Finalmente, es en el Aziliense y sobre todo en el Mesolítico cuando la diversificación aparece más acentuada, pasando el ciervo y la cabra a un segundo plano en favor de animales como el corzo, el jabalí o el rebeco.

Para una mejor cuantificación de la evolución observada en el Cantábrico Oriental, se han recopilado

los análisis de fauna de 26 yacimientos (Marín Arroyo 2007) cuya ubicación se presenta en la Figura 1.

La información disponible, tanto de NR como de NMI, ha sido agrupada y comparada siguiendo los criterios empleados por González Sainz (1992). Así, se han utilizado sólo las ocho principales especies de ungulados: ciervo, cabra, rebeco, caballo, bovino, reno, corzo y jabalí, y se han obtenido los promedios por períodos de las frecuencias relativas de NR correspondientes a cada yacimiento y la frecuencia relativa de NMI para cada una de las divisiones cronoculturales. Los resultados obtenidos se presentan en las Figuras 2 y 3, corroborando lo establecido hasta la fecha.

## 2.2. La Teoría del Forrajeo Óptimo

Entre las distintas teorías emanadas de las observaciones etnográficas de diferentes grupos cazadores-recolectores actuales (p.e. los Shoshoni de la *Great Basin* americana, los aborígenes australianos, los esquimales Inuit, los Aché de Paraguay, los Mbuji, Hadza, ¡Kung y Ju!/Hoansi africanos y los Ainú de Japón), una de las más extendidas y con mayores posibilidades de aplicación es la Teoría del Forrajeo Óptimo. Esta teoría procede del ámbito de la Biología y fue por primera vez planteada por MacArthur y Pianka (1966) y Emlen (1966) argumentando que la importancia del éxito del forrajeo

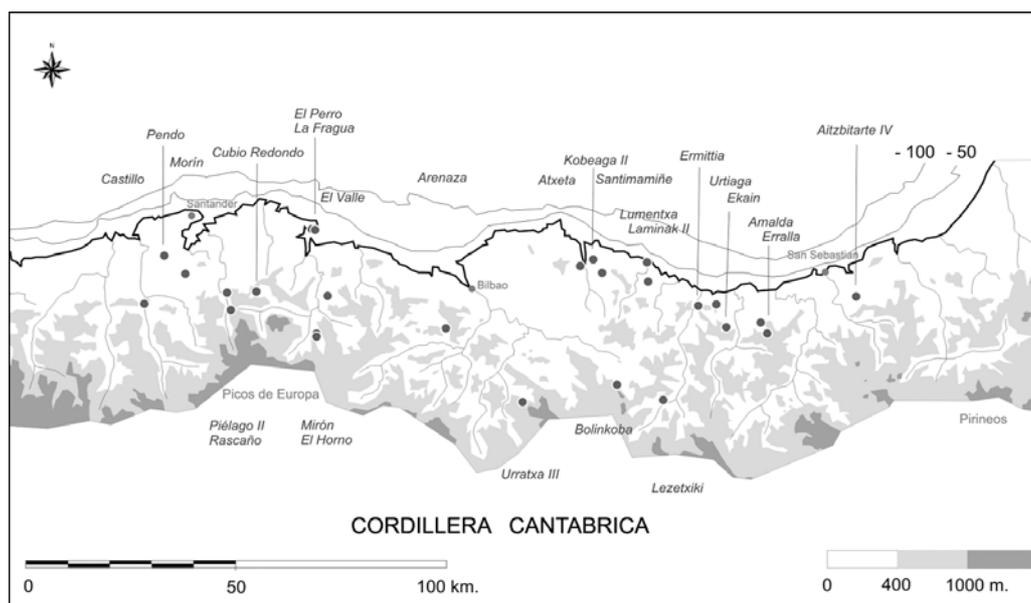


Figura 1.- Situación geográfica de los yacimientos estudiados (Mapa a partir de C. González Sainz).

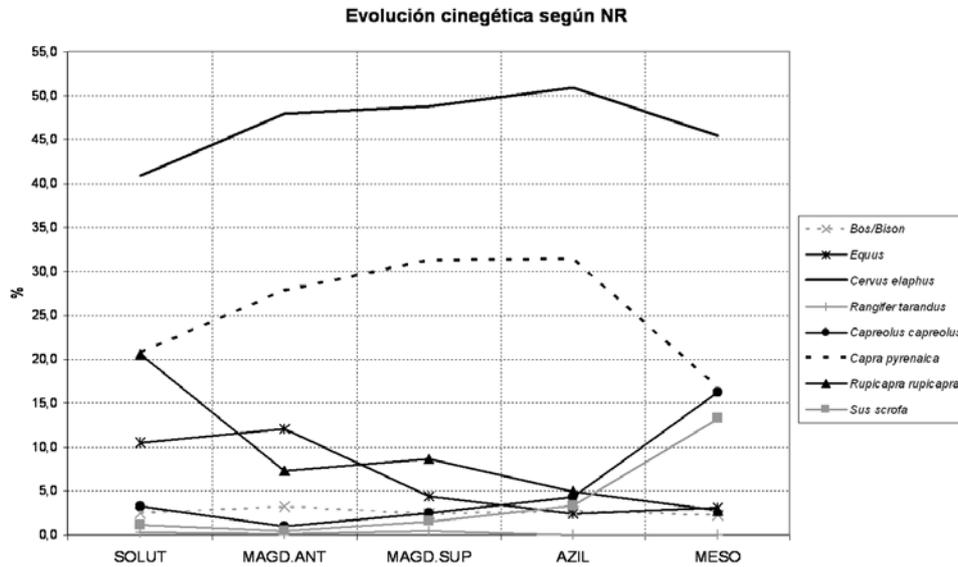


Figura 2.- Evolución de los ungulados consumidos en los yacimientos del Cantábrico Oriental, desde el Solutrense hasta el Mesolítico (a partir del NR).

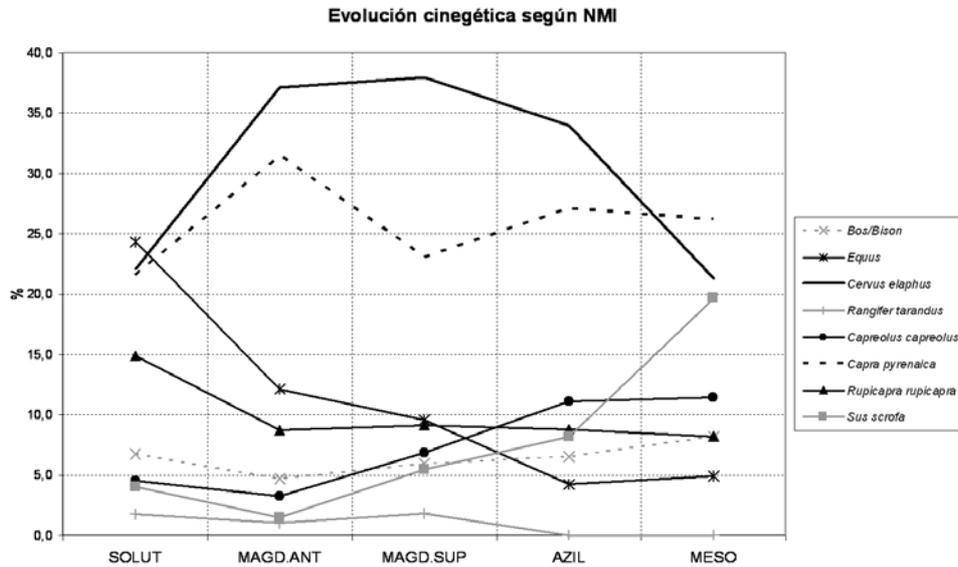


Figura 3.- Evolución de los ungulados consumidos en los yacimientos del Cantábrico Oriental, desde el Solutrense hasta el Mesolítico (a partir del NMI)

para la supervivencia de un determinado depredador debería permitir predecir su comportamiento en aras a maximizar los recursos alimentación obtenibles.

En su adaptación a la Antropología, esta corriente asegura que, en determinados aspectos las decisiones humanas se adoptan teniendo como objetivo la maximización del ratio neto de energía obtenido. Estos aspectos incluyen decisiones sobre la dieta, el

lugar de forrajeo, el tiempo empleado en la obtención de recursos, el tamaño de las expediciones forrajeadoras y la ubicación de los asentamientos (Bettinger 1991). Según Kaplan y Hill (1992), las desviaciones de conducta que maximizasen el ratio de adquisición de recursos tenderían por selección natural a ser transmitidas a futuras generaciones debido a que: el incremento en la adquisición de comida

aumenta la fertilidad y/o supervivencia, el tiempo empleado forrajeando puede ser empleado en otras tareas que aumenten las posibilidades de supervivencia y forrajear es, en ocasiones, peligroso.

Entre los distintos modelos desarrollados a partir de los postulados anteriores, destaca por su difusión y aplicabilidad el Modelo de Amplitud de Dieta o *Diet Breadth Model*, cuyo objetivo es, dada una determinada abundancia de recursos en el ecosistema, conocer qué especies son las cazadas y consumidas. Para ello, se debe seleccionar la combinación de recursos que maximice la energía adquirida por unidad de tiempo. El tiempo total empleado para la adquisición de un recurso se compone de dos términos: tiempo de búsqueda o *search time* (generalmente asociado con la abundancia del recurso y su ubicación) y tiempo de adquisición o *handling time* (que incluye la persecución, captura, procesado y consumo del recurso).

El proceso operativo consiste en ordenar los recursos disponibles en función de la energía proporcionada entre el tiempo de su adquisición, es decir, sin tener en cuenta el tiempo de búsqueda (Smith 1983). Esto constituye el denominado *prey ranking*,

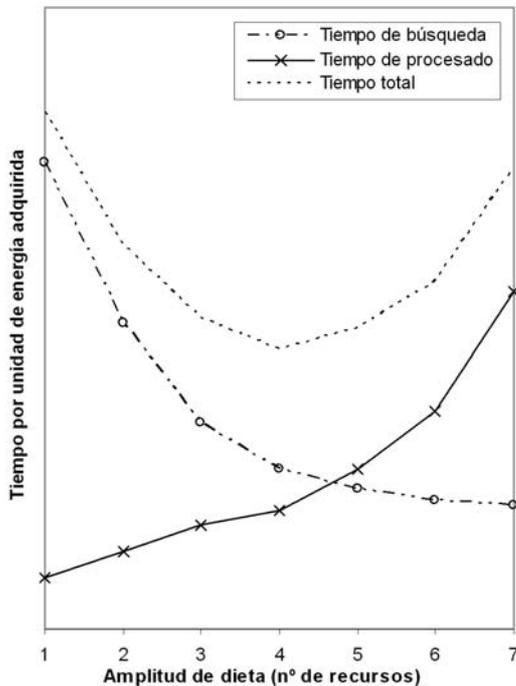
en el que los recursos más rentables, los que puntúan más alto (*high ranked*), serán los que primeramente son incorporados a la dieta, al tiempo que los menos rentables (*low ranked*) serán los primeros en desaparecer de ella. La amplitud de dieta óptima, es decir, el número de especies idóneo para la eficiencia económica, será aquella que minimice el tiempo total de forrajeo cubriendo las necesidades básicas del grupo. Siguiendo en sentido descendente el *prey ranking*, la incorporación de nuevos recursos a la dieta supone un aumento del tiempo medio de adquisición, mientras que, al aumentar el número de recursos susceptibles de ser consumidos, el tiempo medio de búsqueda disminuye. La solución gráfica a este problema se muestra en la Figura 4.

Aunque heurísticamente atractivo, el modelo de MacArthur y Pianka no permite una aplicación directa a la toma de decisiones. Para resolver esta disyuntiva Charnov (1973) y Schoener (1974) desarrollaron versiones algebraicas del modelo. La de este último se presenta a continuación:

$$\frac{E_x}{t_x} > \frac{\sum_{dieta} p_i \cdot E_i - C_s \cdot T_s}{\sum_{dieta} p_i \cdot t_i + T_s}$$

donde:

- $E_x$  es la energía asociada al recurso que se pretende añadir
- $t_x$  es el tiempo de adquisición del recurso que se pretende añadir
- $E_i$  es la energía asociada a cada recurso presente en la dieta
- $t_i$  es el tiempo de adquisición de cada recurso presente en la dieta
- $p_i$  es la proporción de cada recurso presente en la dieta en el entorno
- $T_s$  es el tiempo medio de búsqueda de todos los recursos incluidos en la dieta
- $C_s$  es el coste energético por unidad de tiempo empleada en la búsqueda de todos los recursos incluidos en la dieta



**Figura 4.-** Solución gráfica al problema de la Amplitud de Dieta. La incorporación del quinto elemento es subóptima, ya que el tiempo medio de adquisición aumenta más de lo que disminuye el tiempo medio de búsqueda (a partir de Bettinger 1991).

Según la formulación anterior, un nuevo recurso se incluirá en la dieta cuando al encontrarse, el ratio de la energía asociada entre el tiempo de adquisición sea mayor que el ratio medio de energía adquirida entre tiempo total (búsqueda + adquisición) de todos los recursos que se encuentran ya incorporados a la dieta. Es de destacar que en el primer término de la inecuación no se tiene en cuenta el tiempo de búsqueda pues el recurso ya ha sido encon-

trado. Para Smith (1983), el Modelo de Amplitud de Dieta así definido deriva en las siguientes hipótesis que han sido testadas en estudios etnográficos:

1. En la medida que la disponibilidad de las especies más rentables varía, la dieta se expande o se contrae: a mayor abundancia la dieta se reduce (especialización) mientras que a menor abundancia la dieta se expande (diversificación).
2. Las especies se añaden o se excluyen de la dieta según el orden establecido en el *prey ranking*.
3. La inclusión de una nueva especie en la dieta no depende de su abundancia sino de la disponibilidad de las especies ya consumidas.

### 2.3. Caracterización de la caza de ungulados

Para poder investigar las causas que motivaron el cambio económico registrado durante el Tardiglacial Cantábrico, se va a caracterizar previamente la caza de cinco de las especies de ungulados más representativas en el registro faunístico de los yacimientos cantábricos en la época de estudio (*Bos/Bison*, *Cervus elaphus* y *Capreolus capreolus* asociados a los biotopos de llanuras herbácea o forestal y *Capra pyrenaica* y *Rupicapra rupicapra* asociados a entornos montañosos con menor cobertura vegetal). Estos cinco taxones son suficientes además para explicar el proceso paulatino de aumento del nicho ecológico acontecido. Lo que se presente es establecer los condicionantes ecosistémicos a los que se enfrentaron los grupos cazadores-recolectores del final del Pleistoceno e inicio del Holoceno a la hora de decidir el tipo de estrategia de subsistencia a adoptar. Si bien el papel del caballo en la dieta es destacable, sobre todo en momentos solutrenses, su incorporación a este trabajo se ha encontrado limitada por la prácticamente nula existencia de estudios biológicos de esta especie en estado natural. No obstante, su tamaño, intermedio entre bovinos y cérvidos, permite predecir un comportamiento a camino entre ambas especies, por lo que su par-

ticipación no resulta determinante para la evaluación de las hipótesis planteadas.

Una vez establecidos los taxones a analizar, en primer lugar, se ha estimado la energía asociada a un individuo tipo de cada uno de ellos a partir de datos actuales sobre el peso medio de machos y hembras y sus *sex ratio* (Alados y Escós 2003; Carranza 2004; Costa 1992; Krasínska y Krasínski 2002; Pérez y García 2001), de la fracción aprovechable (carne+grasa) en cada caso según las observaciones de Binford (1978) y Henrikson (2004) y del contenido calórico asociado según las mediciones del *U.S. Department of Agriculture* (2008). Los resultados se presentan en la Tabla 1. Se es consciente de que estos valores pueden resultar bajos para el Tardiglacial al proceder de estudios biológicos actuales. Sin embargo, la falta de datos rigurosos a este respecto obliga a emplear esta información que, por otro lado, se considera válida desde un punto de vista comparativo.

Como puede apreciarse, el bovino es con diferencia el taxón que puede proporcionar el mayor aporte energético, seguido a mucha más distancia del ciervo. Sin embargo, la rentabilidad de cada especie debe ser también función de su abundancia en el medio, la cual condiciona el tiempo empleado en su adquisición, ya que a menor abundancia aumenta su tiempo de búsqueda. En este sentido, la densidad de una especie varía en función de características ecológicas particulares, como el clima, la cantidad de recursos vegetales y la presencia de depredadores, por lo que el rango de posibles valores es amplio, tal y como se desprende de observaciones etológicas actuales. En este contexto, establecer una densidad fija para cada taxón a lo largo de todo el ámbito geográfico y temporal estudiado resulta poco recomendable, ya que, lógicamente, la abundancia de ungulados estaría caracterizada por una variación intrínseca acusada en función de aspectos poco evaluables en la actualidad. Se considera, por tanto, más razonable fijar un rango de valores entre

Especie	Peso total (kg)	Carne+grasa (kg)	Contenido calórico (Kcal/kg)	Energía (Kcal)
<i>Bos/Bison</i>	600	300	1.220	366.200
<i>Cervus elaphus</i>	93,5	36,7	1.110	40.788
<i>Capra pyrenaica</i>	51,2	19,4	1.140	22.121
<i>Capreolus capreolus</i>	24,2	9,5	1.110	10.557
<i>Rupicapra rupicapra</i>	26,5	10,0	1.140	11.450

**Tabla 1.-** Energía asociada a cada una de las cinco especies de ungulados analizadas.

Especie	Damuth <sup>1</sup> (1981)	Damuth <sup>2</sup> (1993)	Silva <sup>3</sup> (2001)	Nowak <sup>1</sup> (1999)
<i>Bos/Bison</i>	0,8	0,5	0,4	3,0
<i>Cervus elaphus</i>	3,2	3,0	1,2	8,0
<i>Capra pyrenaica</i>	5,0	5,3	1,9	11,1
<i>Capreolus capreolus</i>	8,8	10,7	3,1	16,6
<i>Rupicapra rupicapra</i>	8,2	9,8	2,9	15,8

**Tabla 2.-** Densidades de población (ind/km<sup>2</sup>) para diferentes ungulados en función del peso corporal (1 General, 2 Herbívoros de pradera, 3 Herbívoros).

los que típicamente puede encontrarse la densidad de población de cada especie, evaluándose su influencia en la dieta para diferentes escenarios. Para ello, se pueden emplear varias relaciones alométricas disponibles en la literatura biológica u observaciones empíricas actuales.

En el primer caso, a partir de la caracterización de distintas poblaciones de mamíferos terrestres se llegó a establecer la existencia una relación inversa entre el tamaño corporal de un animal y su densidad de población típica (Damuth 1981), lo que significa que el consumo de energía de una determinada comunidad animal es independiente de su tamaño, es decir, para animales con similares procesos metabólicos (p.e. homeotérmicos) presentes en un mismo nivel trófico (p.e. herbívoros), idéntica cantidad de biomasa puede ser consumida por muchos individuos de pequeño tamaño o por un reducido número de individuos de gran tamaño (Waguespack y Surovell 2003). Por ejemplo, la densidad de carnívoros es inferior a la de herbívoros de similar tamaño dadas las inevitables pérdidas energéticas asociadas a niveles tróficos más elevados (Colinvaux 1978).

Estudios posteriores (Damuth 1993; Nowak 1999; Silva *et al.* 2001) han continuado con esta línea de investigación, particularizando la relación entre densidad y tamaño corporal para diferentes hábitats, regiones geográficas y climas, estableciendo que las condiciones ambientales poseen, en contra de lo esperado, poca influencia en la abundancia media de mamíferos terrestres. Esta independencia medioambiental debe entenderse en términos generales, ya que, lógicamente, pueden existir efectos locales que modifican los valores esperables.

No obstante, pueden admitirse como orientativas estas relaciones alométricas y, por consiguiente, aunque no se dispone de estimaciones cuantitativas de las densidades de población de los mamíferos terrestres durante el Tardiglacial, resulta razonable asumir que el tamaño corporal sirve como una medida inversa de la densidad poblacional. En la Tabla

2 se presentan los resultados de la aplicación de estas formulaciones.

En lo que respecta a observaciones actuales, las poblaciones de bisontes europeos en las reservas de Europa de Este se encuentran limitadas artificialmente a densidades inferiores a 0,5 ind/km<sup>2</sup> (Krašínska y Krašínski 2002), por lo que no resultan aplicables. Para el caso del ciervo, en la Península Ibérica se han registrado densidades de 3,5 y 4 ind/km<sup>2</sup> en los Parques Naturales de Baza y Gorbea respectivamente (Carranza 2004), si bien en la Isla de Rum, en Escocia, se llegaron a alcanzar densidades de unos 20 ind/km<sup>2</sup> (Clutton-Brock 1982). Para la cabra montés se dispone de valores comprendidos entre los 2 ind/km<sup>2</sup> de Sierra Mágina y Sierra Nevada Oriental y los 15 ind/km<sup>2</sup> de de las Sierras de Gredos y Tortosa-Beceite (Alados y Escós 2003). En el caso del corzo, los recuentos efectuados en la Península Ibérica arrojan valores de 2-4 ind/km<sup>2</sup> en pinares y encinares y 24 ind/km<sup>2</sup> en castañares y hayedos (Mateos-Quesada 2000). Por último, las densidades de rebecos oscilan entre los 4-5 ind/km<sup>2</sup> de los Pirineos y los 25 ind/km<sup>2</sup> de los Alpes franceses y algunas reservas naturales como el Parque Natural de Ordesa (Pérez y García 2001). Con los datos anteriores, se ha optado por fijar los siguientes rangos de densidades: *Bos/Bison* (1-4 ind/km<sup>2</sup>), *Cervus elaphus* (2,5-15 ind/km<sup>2</sup>), *Capra pyrenaica* (2,5-15 ind/km<sup>2</sup>), *Capreolus capreolus* (5-25 ind/km<sup>2</sup>), *Rupicapra rupicapra* (5-25 ind/km<sup>2</sup>)

Una vez fijadas las densidades de población, el tiempo de búsqueda de cada tipo de recurso se hace depender de la propia abundancia. En este sentido, se dispone de dos registros empíricos. Por un lado, Simms (1987) recapitula la experiencia de diversos episodios de caza mayoritariamente de cérvidos acontecidos en la *Great Basin* americana, sobre los que se disponía tanto de una estimación de la densidad poblacional como de una medición de los ratios de encuentro asociados. Los datos recabados y el ajuste efectuado a los mismos, se presentan en la Fi-

Densidad de presas (ind/km <sup>2</sup> )	Ratio de encuentro (ind/h)
0,00	0
0,50	0,01
1,93	0,02
3,86	0,04
3,86	0,04
3,86	0,05
7,72	0,03
7,72	0,17
11,58	0,16
38,61	0,65

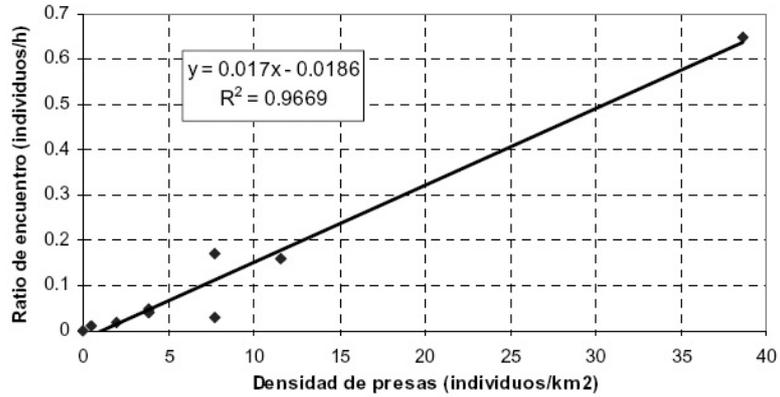


Figura 5.- Relación entre la densidad de población y el tiempo de búsqueda (Simms 1987).

Densidad de presas (ind/km <sup>2</sup> )	Ratio de encuentro (ind/h)
0	0
2,1	1,3
2,5	0,3
3,1	0,4
4,6	1,1
4,9	0,9
6,7	1,4
7	0,7
11,7	2,1
12	3,1
12,8	0,4
16,9	4,7

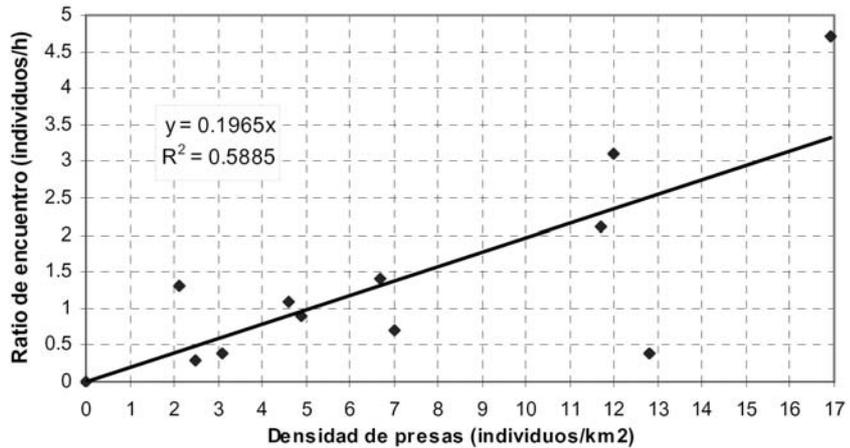


Figura 6.- Relación entre la densidad de población y el tiempo de búsqueda (Brennan et al. 1993).

gura 5. Por otro lado, Brennan *et al.* (1993) proporcionan medidas sobre eventos de exterminio de poblaciones colonizadoras de *Capra hircus* en Nueva Zelanda. Los episodios de caza documentados tuvieron lugar en un área de 6,38 km<sup>2</sup> (Malborough), compuesta principalmente por pradera herbácea y bosque de hayas ripario. La actividad cazadora tuvo lugar de forma intensiva tras un reconocimiento previo. Los datos recabados y el ajuste efectuado a los mismos, se presentan en la Figura 6. No es sencillo asignar una u otra formulación a las actividades de caza que acontecieron durante el Tardiglacial Cantá-

brico. Quizás los tiempos obtenidos de los trabajos de Brennan *et al.* resulten más razonables si se tiene en cuenta la reducida extensión de los valles cantábricos y el probable control del territorio que ejercerían los grupos humanos. Sin embargo, se considera más prudente aplicar ambos estudios al modelo confeccionado y, de esta forma, investigar asimismo el efecto que una mejora tecnológica, reflejada en la reducción de los tiempos totales de adquisición, tendrían sobre la economía de subsistencia.

Por otro lado, Simms (1987) ofrece también estimaciones sobre el tiempo de adquisición o *handling*

*time* para el ciervo de cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y para el muflón canadiense (*Ovis canadensis*), asimilables al *Cervus elaphus* y *Capra pyrenaica* respectivamente. Así, el tiempo medio de captura tras su avistamiento se puede cifrar en media hora. A este tiempo hay que añadir 1,5 horas necesarias para las tareas mínimas de procesado para un posible transporte (degollado, despellejado, eviscerado, desmembrado y descuartizado en partes transportarles). En total, el *handling time* para ciervo y cabra se situará en torno a 2 horas. Para corzo y rebeco, teniendo en cuenta sus dimensiones más reducidas, se puede rebajar hasta las 1,5 horas (Marín Arroyo 2007). Por último, en el caso de los bovinos, se pueden aplicar las observaciones de Henrikson (2004) para el bisonte americano, que cifran su tiempo de adquisición en 9 horas. Los tiempos anteriores suponen un transporte completo de la carcasa al campamento base, para lo que se debe contar con el suficiente número de porteadores. No se ha tenido en cuenta, por tanto, la posibilidad de un aporte diferencial en función del valor nutritivo de las diferentes partes anatómicas. Tampoco se ha contemplado explícitamente la probable matanza colectiva de animales, evidenciada sobre todo en el caso de los ciervos por el consumo masivo de hembras e individuos infantiles. Sin embargo, a efectos comparativos, esta forma de proceder resulta válida si los tiempos de viaje son modificados en función del peso de la parte comestible, como se verá más adelante.

#### 2.4. Etología de ungulados

Si se quiere establecer el efecto que los cambios climáticos o ambientales pueden provocar en la abundancia de determinados recursos, resulta de especial relevancia delimitar sus biotopos potenciales, de forma que se pueda predecir la evolución más probable asociada a la modificación del ecosistema. Para ello, se puede partir de estudios etológicos actuales.

En este sentido, como las grandes praderas y pastizales proporcionan mayor sustento a los bovinos que la cobertura vegetal boscosa, el hábitat típico de los bisontes europeos en la actualidad se asocia a las grandes llanuras del Este de Europa (Krašínska y Krašínski 2004). Por otro lado, el ciervo estaría asociado a climas templados y suele ocupar praderas y bosques de hoja caduca pero también de coníferas, empleando las áreas de cobertura leñosa como refugio. En el caso de Escocia se han adaptado bien a la

vida fuera de los bosques y se les puede encontrar en zonas altas, brezales, etc. (Clutton-Brock *et al.* 1982), pero mayoritariamente, esta especie utiliza las zonas de transición (ecotonos) entre zonas boscosas y zonas abiertas en la que exista producción de plantas herbáceas (Carranza 2004). Se trata, por tanto, de una especie con una extremada capacidad de adaptación ambiental (Straus 1981).

En lo que respecta a la cabra, se trata de un animal euritermo que utiliza preferentemente zonas con escaso arbolado sobre sustrato rocoso. También se encuentran en el encinar y piornal, sobre todo en la época de cría, en la que se evitan los terrenos abiertos. Ocupa un amplio rango altitudinal, pero suele asociarse a la alta montaña, llegando hasta los 3.000 m de altitud. Durante el período de celo, los machos se agrupan con las hembras, pero durante la primavera y el verano tienden a ocupar principalmente bosques de pinos (Alados y Escós 2003).

El corzo, por su parte, habita bosques de todo tipo, incluso zonas de matorrales, bordes de bosque y terrenos descubiertos con buenos abrigos, destacando por su importancia el sustrato herbáceo y arbustivo (Mateos-Quesada y Carranza 2000), mientras que el rebeco constituye un especie ecotonal, que habita en el límite entre el bosque y los pastos supraforestales, en zonas con gran pendiente y rocosas que utiliza como escape y refugio. Ocupa, por tanto, zonas montañosas más forestadas, pudiendo ascender hasta los 2.300 m. En primavera suele desplazarse hacia las cumbres aprovechando los pastos tiernos que surgen tras el deshielo, llegando a su máxima altitud en verano, por encima de los rebaños de ganado. En invierno prefiere las zonas menos expuestas al viento y, en general, se aleja de las zonas ocupadas por el ser humano (Pérez y García 2004).

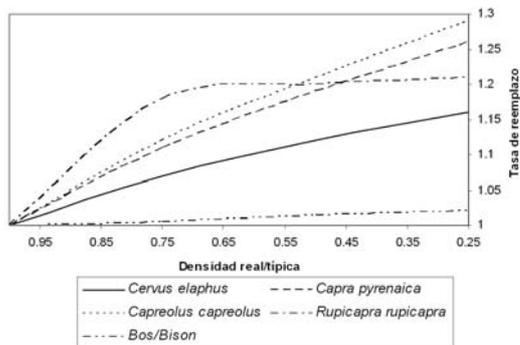
Como puede apreciarse, los hábitats se encuentran bastante superpuestos, sobre todo entre especies de un mismo espacio orográfico: bovinos, ciervo y corzo, por un lado, y cabra y rebeco, por otro.

Otro de los aspectos fundamentales que inciden en la capacidad de las distintas especies para adaptarse a los cambios acontecidos es su tasa de reemplazo, entendida como el porcentaje de nuevos individuos nacidos en cada ciclo anual por cada individuo existente. Resulta evidente que, para el mantenimiento de una determinada población, la tasa de reemplazo debe ser de al menos la unidad (o el 100%). Tasas superiores conducirían a un aumento

demográfico, mientras que tasa inferiores pondrían en peligro la supervivencia de la especie.

En este sentido, además de factores ambientales poco cuantificables, se considera que la regulación del tamaño de las poblaciones se encuentra principalmente ligada a la densidad poblacional (Bonenfant *et al.* 2002; Capurro *et al.* 1997; Clutton-Brock *et al.* 1985, 1987, 1997; Clutton-Brock y Loneragan 1994; Coulson *et al.* 1997, 2000; Festa-Bianchet *et al.* 2003). Así, partiendo de una determinada densidad típica para cada especie, aquella que puede ser sustentada de forma indefinida por los recursos existentes en el medio, incrementos de la densidad de población animal llevarán asociados descensos de las tasas de supervivencia y fecundidad como consecuencia de una limitación en los recursos vegetales disponibles y a la mayor incidencia de enfermedades. Del mismo modo, descensos en la densidad de población, al reducirse la competencia, derivan en incrementos de las tasas de fecundidad y supervivencia. En definitiva, cada ecosistema posee una determinada capacidad de carga que actúa como elemento regulador (Carranza 1999).

Así, en función de la caracterización de las tasas de fecundidad y supervivencia asociadas a las distintas especies, obtenidas mediante diversos estudios biológicos en los que se efectúa la monitorización (recuentos de individuos de cada edad y sexo y del número de nacimientos y fallecimientos) de la población asociada a un área controlada e independiente sin presión antrópica (Clutton-Brock *et al.* 2002; Gaillard *et al.* 1997, 1998, 2000; Jorgenson *et al.* 1997; Krasnińska y Krasniński 2004; Loison *et al.* 1999; Mysterud *et al.* 2007; Rosa *et al.* 2000; Stiner *et al.* 2008), se establecen las tasas de reemplazo recogidas en la Figura 7, obtenidas como cociente entre la tasa de fecundidad (número de nacimientos por hembra y año) y la de supervivencia



**Figura 7.-** Variación de la tasa de reemplazo en función de la densidad de población.

(número de individuos que sobreviven a un ciclo anual del total existente), variables en función de la diferencia entre la densidad real (la abundancia de una especie en un determinado año) y la típica. Se han reflejado únicamente los valores correspondientes a un descenso en la densidad poblacional respecto de la típica, ya que lo que se pretende es definir la respuesta de los taxones frente a una presión cazadora derivada de la estrategia de subsistencia humana.

Como puede observarse en la Figura 7, los bovinos son la especie que claramente posee una menor tasa de reemplazo por lo que sería los primeros en extinguirse suponiendo un porcentaje de caza homogéneo para todas las especies. No obstante, al poseer un mayor contenido calórico, sería capaz de sostener a una población significativa. En el otro extremo se sitúa el corzo, cuyo menor tamaño posibilita una mayor resiliencia, es decir, un mayor capacidad de soportar la presión cazadora. En el cálculo anterior no se ha tenido en cuenta la posibilidad de cambios económicos derivados de la evolución paleoambiental. En este sentido, si bien las fluctuaciones a corto plazo pueden afectar a la dinámica poblacional de ungulados estudiados mediante variaciones de sus ratios vitales por modificaciones instantáneas de la capacidad de carga del medio (Gaillard *et al.* 2000), la tendencia a largo plazo durante el Tardiglacial fue hacia un atemperamiento climático progresivo, lo que, a diferencia del fenómeno opuesto, no supondría la incorporación de un stress adicional para los distintos taxones.

### 3. Resultados

El Modelo de Amplitud de Dieta desarrollado dentro de la Teoría del Forrajeo Óptimo posee las claves para explicar el paso de la especialización a la diversificación cazadora durante el Tardiglacial Cantábrico (Marín Arroyo 2008a). Así, partiendo únicamente de la energía asociada a cada taxón y de su tiempo de procesado, se puede establecer el denominado *prey-ranking*, que proporciona el orden en el que los distintos recursos serían incorporados a la dieta. Así, únicamente, cuando el ratio energía/tiempo de la especies ya cazadas fuese inferior al resultante de la inclusión de una nueva especie, ésta sería añadida a la dieta.

Para ello, se ha fijado un tiempo medio de viaje de ida y vuelta entre el campamento base y la zona

de caza de 2,15 horas para especies de llanura y 1,2 horas para especies de montaña. Estos valores corresponden a la mitad del límite de las áreas de captación correspondientes a la aplicación del Modelo de Selección de Presas desde un Lugar Central de Cannon (2003) desarrollado para el Cantábrico Oriental por Marín Arroyo (2007, 2008b), y deben sumarse al tiempo de encuentro en función de la densidad en cada caso y al de adquisición o *handling time*. Su obtención deriva de la estimación de los costes totales de adquisición de una presa asumibles teniendo en cuenta el beneficio energético aportado por su consumo, y en su cálculo se han empleado medidas experimentales del procesado de carcasas (Egeland y Byerly 2005; Lupo 2006; Madrigal y Holt 2002) y de la carga máxima transportable (Zeanah 2000). Establecida el área de captación máxima, a efectos comparativos se plantea como hipótesis adoptar un tiempo de viaje igual a la mitad del máximo.

Por otro lado, la diferencia de peso entre ungulados debe tener su reflejo en los costes de transporte. Si se supone que todos los animales son transportados enteros al campamento base, empleándose para

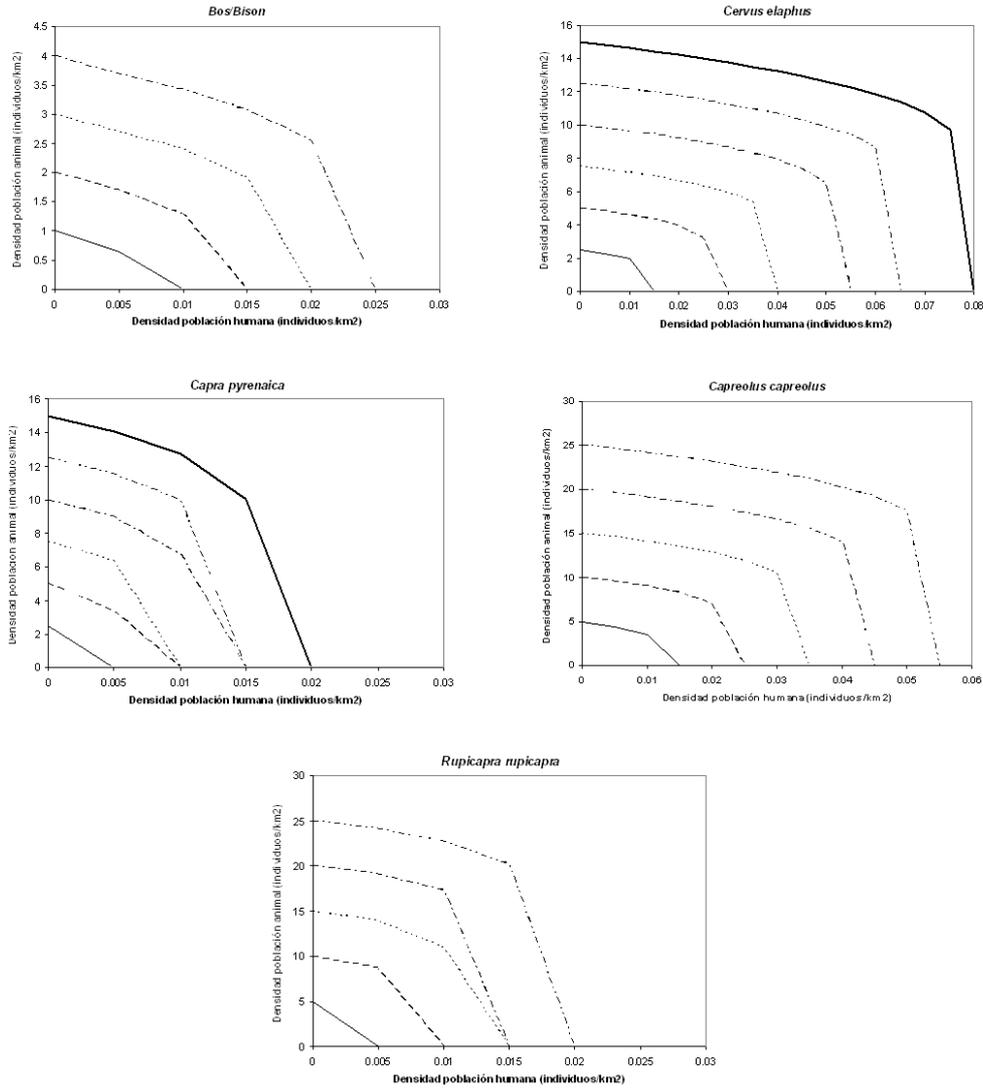
ello el número de personas que fuera necesario, se debería reducir el tiempo de viaje proporcionalmente al peso de cada taxón para que la comparación fuese homogénea, de manera que se tenga en cuenta la posibilidad de cargar con más de 1 individuo en cada expedición. Finalmente se propone, reducir el tiempo de viaje asociado a la cabra y al rebeco en un 47% y 73% respectivamente, y el tiempo de viaje asociado a la cabra y al rebeco en un 74%. Para el caso de los bovinos y debido a su mayor tamaño corporal, el tiempo de viaje se ha multiplicado por 6,4. Estos porcentajes derivan de la comparación entre los pesos de la fracción consumible de cada especie.

Por último, para la obtención de los tiempos de encuentro se han empleado las formulaciones de Simms y Brennan *et al.* Operando de esta forma, se obtienen los ratios energía/tiempo recogidos en la Tabla 3.

Como puede apreciarse, aplicando la formulación de Brennan *et al.* (1993) la preferencia en el consumo de ungulados resultaría clara de la siguiente forma: bovinos, ciervo, cabra, rebeco y corzo. Sin embargo, partiendo de las observaciones de Simms (1987), la elección estaría más influenciada por la

Densidad animal (ind/km <sup>2</sup> )	Brennan <i>et al.</i> (1993)					Simms (1987)				
	Bovinos	Ciervo	Cabra	Corzo	Rebeco	Bisonte	Ciervo	Cabra	Corzo	Rebeco
1	13123					4484				
2	14441					7010				
3	14941	6977	5078			8630	1717	993		
4	15204	7522	5626			9758	2163	1274		
5	15367	7893	6015			10589	2563	1534		
6		8161	6306	3463	4324		2923	1775	879	987
7		8363	6531	3607	4531		3249	1999	996	1122
8		8522	6711	3722	4700		3546	2209	1105	1251
9		8650	6858	3817	4841		3817	2406	1208	1374
10		8755	6981	3897	4959		4066	2590	1306	1490
11		8843	7084	3965	5060		4295	2763	1399	1602
12		8917	7173	4023	5148		4506	2925	1486	1708
13		8981	7249	4074	5225		4702	3079	1570	1810
14		9037	7316	4118	5292		4884	3224	1649	1908
15		9086	7375	4157	5352		5053	3361	1725	2001
16				4193	5406				1796	2091
17				4224	5454				1865	2177
18				4252	5498				1931	2259
19				4278	5537				1993	2339
20				4301	5573				2053	2415
21				4323	5606				2111	2489
22				4342	5637				2166	2559
23				4360	5665				2219	2628
24				4377	5691				2270	2693
25				4392	5715				2319	2757

**Tabla 3.-** Ratios de productividad instantánea en Kcal/hora asociados a la caza independiente de los cinco ungulados analizados para diferentes densidades de población animal y formulación para el cálculo del tiempo de encuentro.



**Figura 8.-** Efecto de la presión antrópica sobre la abundancia de ungulados supuesta una dieta basada en cada taxón individual. El valor inicial de la densidad animal equivale a la densidad típica simulada.

abundancia de especies, existiendo solapes entre las productividades de los distintos ungulados que podrían interpretarse en términos de posibles cambios en las preferencias de caza en función de las particularidades regionales del entorno de los yacimientos.

Este sencillo modelo es solamente válido a efectos cualitativos. Si se desea conocer la proporción en la que un determinado taxón participaría en la economía de subsistencia, se debe incorporar también al análisis la abundancia relativa de cada especie y su capacidad de respuesta frente a la presión antrópica, ya que estos aspectos juegan un papel importante en su susceptibilidad de consumo a largo plazo. En definitiva, aunque una especie presen-

te la mejor productividad en encuentro, si su número de individuos en la región es escaso o su población no es capaz de recuperarse con facilidad de una caza reiterada, no puede convertirse en sustento principal de los grupos humanos, lo que, por otro lado, no impide su consumo ocasional.

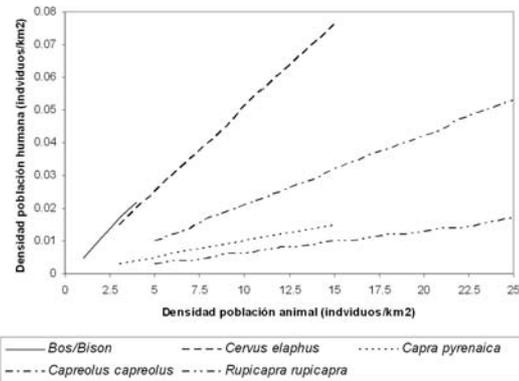
Para poder investigar cuando los distintos taxones serían consumidos, se ha efectuado en cada caso la comparación entre la tasa de reemplazo asociada y la reducción de la densidad motivada por unas necesidades calóricas crecientes en función de la demografía humana y de diferentes valores de la densidad típica del ungulado dentro del rango establecido. El procedimiento consiste en simular dos efec-

tos contrapuestos sobre la población de ungulados: una presión cazadora que obliga a una reducción de los individuos en función de unos requerimientos calóricos antrópicos a satisfacer y una respuesta natural motivada por una diferencia entre la densidad real existente y la típica asociada a la capacidad de carga del ecosistema, que acelera el crecimiento biológico. En cada caso se puede obtener la densidad animal que consigue equilibrar ambos mecanismos, constituyendo el resultado buscado.

En este análisis, se ha supuesto un consumo energético medio para las poblaciones humanas de 2.440,25 Kcal/día (en función de diversas estimaciones etnográficas recogidas por Kelly 1995), un porcentaje de dependencia respecto de los recursos animales de un 40% (según los resultados del modelo ambiental de Binford 2001) y un distribución orográfica típica dentro del área de captación de un asentamiento de 80% llanura/20% montaña (según las estimaciones efectuadas para yacimientos del Cantábrico Oriental por Marín Arroyo 2008b). En la Figura 8 se recoge la variación de la densidad resultante de una explotación antrópica de cada especie individual en función de la demografía humana.

Como puede apreciarse, ciervo y corzo son los ungulados que presentan una mayor resiliencia frente a la presión antrópica, a la vez que permiten sustentar una mayor población humana prácticamente para todo el rango posible de densidades típicas. Por otro lado, los bovinos, a pesar de ser la especie más productiva se ven penalizados por su menor capacidad de reemplazo y su menor densidad relativa, siendo sólo ligeramente más susceptible de consumo que cabras y rebecos. Lo anterior queda todavía más de manifiesto en la Figura 9, en la que se representa la máxima densidad de población humana que puede subsistir mediante el consumo único de cada taxón individual.

A la vista de estos resultados y de los ratios de productividad recogidos en la Tabla 3, resulta razonable pensar que mientras la densidad de población humana se sitúe por debajo de 0,02 ind/km<sup>2</sup>, la economía de subsistencia debería estar especializada en la caza de bovinos o ciervos en función de su abundancia relativa, con una mayor probabilidad de preferencia por este último. Por encima de 0,02 ind/km<sup>2</sup>, el ciervo quedaría como base principal de la dieta hasta que su sobreexplotación provocase la incorporación de otras especies menos rentables. Este escenario podría extenderse hasta densidades de población humana por encima de los 0,07 ind/km<sup>2</sup> en



**Figura 9.-** Máxima densidad de población humana que puede sustentarse con el consumo de cada taxón individual para diferentes valores de la densidad típica.

zonas aptas para el desarrollo de esta especie, mientras que en la medida que la aptitud del medio disminuyese, la diversificación de la dieta se produciría para densidades de población menores. La cabra sería el taxón elegido para complementar la caza de ciervos en entornos montañosos, mientras que el consumo de corzo se vería favorecido en zonas más llanas. La incorporación del rebeco sería siempre más tardía que la de la cabra dada su menor productividad.

A modo de ejemplo, en la Tabla 4 se recogen los porcentajes de ciervo y corzo que serían cazados en una zona en la que sólo existieran estas dos especies para valores crecientes de la población humana y distintos escenarios de abundancia relativa de ambos taxones. Para efectuar este cálculo, se ha supuesto que el porcentaje en el que cada ungulado entra en la dieta es tal, que su abundancia tras la caza respectiva resulta en una productividad (energía/tiempo de adquisición) equivalente.

Se observa cómo en la medida que aumenta la población humana aumenta la necesidad de incorporar un porcentaje creciente de corzo a la dieta al reducirse la abundancia de ciervo, lo que redundaría a su vez en una reducción de la eficiencia global. Además, la abundancia de corzo no afecta a su consumo, ya que éste sólo se produce una vez el ciervo ha sufrido sobreexplotación. En este análisis no se han observado diferencias en el empleo de la formulación relativa al tiempo de encuentro, lo que puede traducirse en la escasa influencia del cambio tecnológico en el fenómeno especialización-diversificación.

Por último, tal y como se ha comentado anteriormente, otro de los aspectos que pueden alterar la

Densidad humana (ind/km <sup>2</sup> )	Ciervo (15 ind/km <sup>2</sup> ) Corzo (25 ind/km <sup>2</sup> )	Ciervo (15 ind/km <sup>2</sup> ) Corzo (10 ind/km <sup>2</sup> )	Ciervo (5 ind/km <sup>2</sup> ) Corzo (25 ind/km <sup>2</sup> )	Ciervo (5 ind/km <sup>2</sup> ) Corzo (10 ind/km <sup>2</sup> )
0,02	100 / 0	100 / 0	100 / 0	100 / 0
0,03	100 / 0	100 / 0	85,0 / 15,0	85,0 / 15,0
0,04	100 / 0	100 / 0	63,8 / 36,2	63,8 / 36,2
0,05	100 / 0	100 / 0	51 / 49	51 / 49
0,06	100 / 0	100 / 0		
0,07	100 / 0	100 / 0		
0,08	95,7 / 4,3	95,7 / 4,3		
0,09	85,0 / 15,0	85,0 / 15,0		
0,10	76,5 / 23,5	76,5 / 23,5		
0,11	69,6 / 30,4			
0,12	63,8 / 36,2			
0,13	58,9 / 41,1			

**Tabla 4.-** Composición de la dieta (%ciervo/% corzo) para diferentes poblaciones humanas y animales supuesta la existencia exclusiva de ciervo y corzo.

dieta es la orografía del área de captación circundante a un asentamiento. En efecto, cuanto mayor sea el porcentaje de montaña en los alrededores, mayor importancia cobrarán las especies de roquedo frente a las de llanura, lo que explicaría la existencia de yacimientos especializados, por ejemplo en cabras como Rascaño, Bolinkoba y Erralla. Este aspecto no afecta a la diversificación de la dieta, pues ciervos y corzos, por un lado, y cabras y rebecos, por otro, tienen asociados los mismos porcentajes de biotopo potencial y de distancia al campamento, por lo que hasta que la abundancia de ciervo y cabra no disminuya, no sería razonable la caza de corzo y rebeco dada su menor eficiencia energética. Para ilustrar mejor el efecto de la orografía, en la Tabla 5 se presentan los porcentajes de caza de ciervo y cabra para una densidad de población humana de, por ejemplo, 0,08 ind/km<sup>2</sup> en función de distintas características del medio para una densidad de población animal de 15 ind/km<sup>2</sup>. Al igual que en el ca-

% montaña	% caza ciervo	% caza cabra
10	100,0	0,0
20	95,7	4,3
30	83,7	16,3
40	71,7	28,3
50	59,8	40,2
60	47,8	52,2
70	35,9	64,1
80	23,9	76,1
90	12,0	88,0

**Tabla 5.-** Influencia de la orografía del entorno en el porcentaje de ciervo y cabra consumido para una densidad de población humana de 0,08 ind/km<sup>2</sup>.

so anterior, no se observan diferencias para la formulación del tiempo de encuentro.

#### 4. Discusión

En el Paleolítico Cantábrico fueron Straus (1977), Freeman (1981), Clark y Yi (1983) y Clark y Straus (1986) los que introdujeron los conceptos de presión demográfica como causantes de los cambios en las estrategias de subsistencia de los grupos de cazadores-recolectores. Straus (1977) fue el primero en sostener que el crecimiento demográfico habría actuado como impulsor del cambio. Freeman (1981), por su parte, argumenta que la explicación más razonable para la diversificación iniciada en el Magdaleniense Superior Final es la escasez de recursos provocada por el incremento en el tamaño y número de los grupos humanos. Por otro lado, Clark (1986) claramente se decanta por el crecimiento poblacional como precursor de los cambios económicos, y como consecuencia paralela, los cambios tecnológicos y sociales. Respecto a los cambios ambientales, señala que afectan al desarrollo de la vida humana pero no los identifica como los causantes del cambio de estrategia acontecida al final del Magdaleniense Superior en la Cornisa Cantábrica.

Por el contrario, las hipótesis explicativas ambientales para el Cantábrico tuvieron sus inicios con Bailey (1983). Este punto de vista defiende que los cambios en los comportamientos económicos serían el resultado de la distinta disponibilidad de recursos provocada por las variaciones climáticas o por los movimientos continuados de la línea de costa (Que-

sada 1997). Así, para autores como Arias (1992) o Yravedra (2002), la fauna cazada y consumida es interpretada como el reflejo de la disponibilidad y abundancia de recursos en el medio más que como una selección intencionada de los grupos humanos, que en cambio, tenderían a explotar las especies más accesibles independientemente de su rentabilidad. Altuna (1995) indica que se selecciona lo más abundante, pues difícilmente se elegiría lo raro y lo escaso.

En este escenario, el presente trabajo aporta una visión más objetiva y novedosa, a partir de la inferencia de las causas que subyacen bajo los cambios en las preferencias de consumo de ungulados desde una perspectiva cuantitativa y racional. A pesar de que estas especies son consideradas menos aptas para la investigación paleodemográfica que la caza menor, dado su similar comportamiento ecológico (Stiner *et al.* 2008), son los indicadores más abundantes disponibles en el Tardiglacial cantábrico y presentan la ventaja que otorga el conocimiento exhaustivo de su evolución en los conjuntos arqueozoológicos existentes. Así, los resultados del análisis realizado mediante la aplicación de la Teoría del Forrajeo Óptimo han permitido extraer varias conclusiones relevantes. En primer lugar, la ubicación orográfica del yacimiento influye en la productividad de una determinada especie, siendo más eficiente la caza de animales de roquedo en áreas montañosas y animales de llanura en zonas planas. En ambos casos, sin embargo, es la eficiencia energética la que marca finalmente la especie primeramente escogida, prevaleciendo ciervo y cabras sobre corzos y rebecos. En segundo lugar, a medida que va aumentando la población humana, la estrategia especializada deja de ser rentable al reducirse la densidad de las poblaciones explotadas, lo que obliga a adoptar una dieta más diversificada en la que comienzan a incluirse elementos hasta ahora escasamente consumidos, inicialmente menos rentables energéticamente, pero que comienzan a ser necesarios. Por último, entre las especies estudiadas, el ciervo ha mostrado ser el animal más importante en la dieta, al aportar la mayor cantidad de biomasa (Altuna 1972). Los bovinos, a pesar de poseer la mayor rentabilidad energética de los cinco ungulados estudiados, únicamente son susceptibles de consumo ocasional, dada su relativa menor abundancia y su reducida tasa de reemplazo, lo que los hace extremadamente sensibles a la presión cazadora.

Por otra parte, los estudios etológicos actuales demuestran que no existe la marcada distinción de biotopos entre las especies asociadas a conductas especializadas (ciervo y cabra) y diversificadas (rebeco, corzo y jabalí) que sostiene la hipótesis ambiental. No existen razones para pensar que el atemperamiento climático del Holoceno y el aumento de la reforestación asociado resultasen perjudiciales para el ciervo o la cabra, base de la economía especializada precedente. Además, la constatación de la abundancia de una determinada especie consumible no se considera razón suficiente para su explotación. Será la resolución del balance entre la energía aportada y la consumida en su adquisición la que marque las decisiones económicas. Distinto razonamiento se hubiese establecido si las condiciones ambientales hubiesen sido perjudiciales para las especies de mayor eficiencia. Lo anterior no impide intuir la posible existencia de cambios bruscos y traumáticos derivados de pulsaciones frías repentinas que provocasen una reducción inesperada de los recursos disponibles (Cueto *et al.* 2005/06; Estévez 2005).

Quesada (1997) en un intento de solventar las limitaciones del modelo de influencia climática, incorpora dos nuevos factores que afectarían al comportamiento humano: la reducción de riesgos, también argumentado por Arias (1992) y Mateos (2005), y los cambios en la movilidad residencial. En efecto, este autor argumenta que una estrategia basada en el consumo de cabra y ciervo sería más segura desde el punto de vista de la variabilidad interanual de las poblaciones animales que una centrada exclusivamente en el ciervo como animal más rentable, lo que justifica por la menor eficiencia asociada a la captura de cabras. Mateos (2005) sostiene incluso que los grupos cazadores-recolectores poseerían el suficiente conocimiento sobre la ecología de las poblaciones animales como para evitar su sobreexplotación. Sin embargo, en este trabajo se cree demostrada la elevada rentabilidad de la cabra en determinadas ubicaciones orográficas, superando incluso a la del ciervo, por lo que su consumo no sería indicativo de una pérdida de capacidad productiva. Tampoco se consideran factibles estrategias diversificadas que incluyan recursos poco eficientes como los moluscos marinos en un intento de garantizar el sustento del grupo en contextos de estabilidad demográfica. Por el contrario, los mayores costes energéticos asociados implicarían mayores riesgos para la supervivencia.

Más plausible es la influencia de la movilidad residencial en la estrategia de subsistencia. Así, un mayor sedentarismo podría ser la causa de la especialización territorial de asentamientos con una distribución estacional de las capturas durante el Magdaleniense Inferior (Quesada 1997, 1998) y de la posterior diversificación durante el GS1 en contra de lo esperado por la mayor severidad del clima.

En resumen, durante el Tardiglacial, los grupos cazadores-recolectores que habitaron la región cantábrica, con independencia de las condiciones medioambientales, fueron capaces de reconocer las opciones de caza más rentables y adoptarlas con el objetivo de aumentar su eficiencia y, por lo tanto, asegurar su supervivencia, posibilitando así el crecimiento demográfico. Los factores ambientales también pueden tener su importancia en los cambios económicos ya que, por un lado influyen en la capacidad de crecimiento demográfico humano y, por otro lado, pueden afectar a la abundancia de las especies cazadas, incrementándola o reduciéndola, lo que podría reducir o ampliar la dieta respectivamente. Sin embargo, en este caso fue más bien el incre-

mento demográfico el que propició el cambio, al reducirse las poblaciones de especies más rentables y los territorios de captación disponibles para los distintos grupos humanos.

Finalmente, los resultados del trabajo desarrollado, lejos de establecer posiciones enfrentadas entre las hipótesis demográficas y ambientales, suponen la existencia de una complementariedad entre ambas. Así, el papel del medio ambiente es fundamental al proporcionar el marco de crecimiento y desarrollo de las especies potencialmente aprovechables. Lógicamente, no es posible un aprovechamiento eficaz de recursos escasos o poco sostenibles en un determinado ecosistema. Asimismo, la distribución espacial de biotopos en el entorno inmediato de un asentamiento condiciona las decisiones de caza con origen en el mismo. La diferenciación en yacimientos especializados en ciervo en las zonas de llanura, en cabra en las de montaña o en ambos en las mixtas propuesta por González Sainz (1989, 1992) resulta razonable desde el punto de vista de la eficiencia productiva.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACHILLI, A.; RENGO, C.; MAGRI, C.; BATTAGLIA, V.; OLIVIERI, A.; SCOZZARI, R.; CRUCIANI, F.; ZEVIANI, M.; BRIEM, E.; CARELLI, V.; MORAL, P.; DUGOUJON, J.M.; ROOSTALAU, U.; LOOGVÄLI, E.L.; KIVISILD, T.; BANDELT, H.J.; RICHARDS, M.; VILLEMS, R.; SANTACHIARA-BENERECETTI, A.S.; SEMINO, O.; TORRONI, A. (2004): The molecular dissection of mtDNA haplogroup H confirms that the franco-cantabrian glacial refuge was a major source for the european gene pool. *American Journal of Human Genetics*, 75: 910-918.
- ALADOS, C.L.; ESCÓS, J. (2003): Cabra montés – *Capra pyrenaica*. *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles* (L.M. Carrascal y A. Salvador, eds.), Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. [URL: <http://www.vertebradosiericos.org>]. Acceso el 10/03/2007.
- ALTUNA, J. (1972): *Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa*. Munibe, 24.
- ALTUNA, J. (1994): Los macromamíferos durante el Solutrense de la Península Ibérica. *Fervedes*, 1: 47-56
- ALTUNA, J. (1995): Fauna de mamíferos y cambios ambientales durante el Tardiglacial Cantábrico. *El final del Paleolítico Cantábrico* (A. Moure y C. González Sainz, eds.), Universidad de Cantabria, Santander: 77-117.
- ALTUNA, J.; STRAUS, L.G. (1976): The Solutrean of Altamira: the artefactual and faunal evidence. *Zephyrus*, 26: 175-82.
- ARIAS, P. (1992): Estrategias económicas de las poblaciones del Epipaleolítico avanzado y el Neolítico en la región cantábrica. *Elefantes, ciervos y ovicaprinus. Economía y aprovechamiento del medio en la Prehistoria de España y Portugal* (A. Moure, ed.), Universidad de Cantabria, Santander: 163-184.
- BAILEY, G.N. (1983): Economy change in late Pleistocene Cantabria. *Hunter-Gatherer Economy in Prehistory* (G.N. Bailey, ed.), Cambridge University Press, Cambridge: 149-165.
- BARTRAM, L.E. (1993): Perspectivas on skeletal part profiles and utility curves from eastern Kalahari ethnarchaeology. *From Bone to Behaviour: Ethnoarchaeological and experimental contributions to the interpretation of faunal remains* (J. Hudson, ed.), Carbondale. Center for Archaeological Investigation. University of Carbondale, Southern Illinois: 115-137.
- BETTINGER, R.L. (1991): *Hunter-Gatherers. Archaeological and Evolutionary Theory*. Plenum Press, New York.

- BETTINGER, R.L.; BAUMHOFF, M.A. (1982): The Numic spread: Great Basin Cultures in competition. *American Antiquity*, 47: 485-503.
- BINFORD, L.R. (1968): Post-Pleistocene adaptations. *New perspectives in archaeology* (L.R. Binford y S.R. Binford, eds.), Aldine, Chicago: 313-341.
- BINFORD, L.R. (1978): *Nunamiut Ethnoarchaeology*. Academia Press, New York.
- BINFORD, L.R. (2001): *Constructing frames of reference*. University of California Press, California.
- BOENFANT, C.; GAILLARD, J.M.; KLEIN, F.; LOISON, A. (2002): Sex and age dependent effects of population density on life history traits of red deer *Cervus elaphus* in a temperate forest. *Ecography*, 25: 446-458.
- BRENNAN, M.; MOLLER, H.; PARKES, J.P. (1993): Indices of density of feral goats in a grassland/forest habitat, Marlborough, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, 17 (2): 103-106.
- BROUGHTON, J.M. (1994): Late Holocene resources intensification in the Sacramento Valley, California: the vertebrae evidence. *Journal of Archaeological Science*, 21: 501-514.
- BURGER, O.; HAMMILTON, M.J.; WALKER, R. (2005): The prey as patch model: optimal handling of resources with diminishing returns. *Journal of Archaeological Science*, 32: 1147-1158.
- BYERS, D.A.; UGAN, A. (2005): Should we expect large game specialisation in the late Pleistocene? An optimal foraging perspective on early Paleoindian prey choice. *Journal of Archaeological Science*, 32: 1624-1640.
- CANNON, M.D. (2000): Large Mammal Relative Abundance in Pithouse and Pueblo Period Archaeofaunas from Southwestern New Mexico: Resource Depression among the Mimbres-Mogollon. *Journal of Anthropological Archaeology*, 19: 317-347.
- CANNON, M.D. (2003): A Model of Central Place Forager Prey Choice and an Application to Faunal Remains from the Mimbres Valley, New Mexico. *Journal of Anthropological Archaeology*, 22: 1-25.
- CAPURRO, A.F.; GATTO, M.; TOSI, G. (1997): Delayed and inverse density dependence in a chamois population of the Italian Alps. *Ecography*, 20: 37-47.
- CARRANZA, J. (1999): Aplicaciones de la Etología al manejo de las poblaciones de ciervo en el suroeste de la Península Ibérica: producción y conservación. *Etología*, 7: 5-18.
- CARRANZA, J. (2004) Ciervo – *Cervus elaphus*. *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles* (L.M. Carrascal y A. Salvador, eds.), Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. [URL: <http://www.vertebradosiericos.org>]. Acceso el 10/03/2007.
- CHARNOV, E.L. (1973): *Optimal foraging: some theoretical explorations*. Tesis Doctoral Inédita. University of Washington, Seattle, Washington.
- CLARK, G.A. (1986): El nicho alimenticio humano en el Norte de España desde el Paleolítico hasta la Romanización. *Trabajos de Prehistoria*, 63: 159-184.
- CLARK, G.A.; STRAUS, L.G. (1986): Synthesis and conclusions – Part 1: Upper Paleolithic and Mesolithic Hunter-Gatherer Subsistence in Northern Spain. *La Riera Cave, Stone Age Hunter-Gatherer Adaptations in Northern Spain* (L.G. Straus y G.A. Clark), Anthropological Research Papers 36, Arizona State University, Arizona.
- CLARK, G.A.; YI, S. (1983): Niche-width variation in Cantabrian archaeofaunas. A diachronic study. *Animals and Archaeology I: Hunters and their prey* (J. Clutton Brock y C. Grigson, eds.), British Archaeological Reports, International Series 163, Oxford: 183-208.
- CLUTTON-BROCK, T.H.; GUINNESS, F.E.; ALBON, S.D. (1982): *Red deer. Behaviour and Ecology of two sexes*. Edinburgh University Press, Edimburgo.
- CLUTTON-BROCK, T. H.; MAJOR, M.; GUINNESS, F.E. (1985): Population Regulation in Male and Female Red Deer. *The Journal of Animal Ecology*, 54 (3): 831-846.
- CLUTTON-BROCK, T.H.; ALBON, S.D.; GUINNESS, F.E. (1987): Interactions between population density and maternal characteristics affecting fecundity and juvenile survival in red deer. *The Journal of Animal Ecology*, 56 (3): 857-71.
- CLUTTON-BROCK, T.H.; LONERGAN, M.E. (1994): Culling regimes and sex ratio biases in Highland red deer. *The Journal of Animal Ecology*, 31 (3): 521-527.
- CLUTTON-BROCK, T.H.; ROSE, K.E.; GUINNESS, F.E. (1997): Density-related changes in sexual selection in red deer. *Proceedings of the Royal Society of London*, B264 (1387): 1509-1516.
- CLUTTON-BROCK, T.H.; COULSON, T.N.; MILNER-GULLAND, E.J.; THOMPSON, D.; ARMSTRONG, H. (2002): Sex differences in emigration and mortality affect optimal management of deer populations. *Nature*, 415: 633-637.
- COLINVAUX, P.A. (1978): *Why big fierce animals are rare: an ecologist's perspective*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- CONSUEGRA, S.; GARCIA, C.; SERDIO, A.; GONZÁLEZ MORALES, M.; STRAUS, L.; KNOX, D.; VERPOOR, E. (2002): Mitochondrial DNA variation in Pleistocene and modern Atlantic salmon from the Iberian glacial refugium. *Molecular Ecology*, 11: 2037-2048.
- COSTA, L. (1992): *Ecología del corzo en las montañas cantábricas. Modelo de gestión*. Tesis doctoral inédita. Universidad de León, León.

- COULSON, T.; MILNER-GULLAND, E.J.; CLUTTON-BROCK, T.H. (2000): The relative roles of density and climatic variation on population dynamic and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proceedings of the Royal Society of London*, B267: 1771-1779.
- COULSON, T.; ALBON, S.; GUINNESS, J.; CLUTTON-BROCK, T.H. (1997): Population substructure, local density, and calf winter survival in red deer (*Cervus elaphus*). *Ecology*, 78 (3): 852-863.
- CUETO, M.; MARÍN, A.B.; ESTÉVEZ, J. (2005-06): Apuntes para un cambio de ritmo en la explicación del cambio al Postglaciar. *Munibe (Antropología-Arkeología), Homenaje al Prof. Jesús Altuna*, 57(1): 399-410.
- DAMUTH, J. (1981): Population density and body size in mammals. *Nature*, 290: 699-700.
- DAMUTH, J. (1993): Cope's rule, the island rule and the scaling of mammalian population density. *Nature*, 365: 748-50.
- EGLAND C.P.; BYERLY R.M. (2005): Application of return rates to large mammal butchery and transport among hunter-gatherers and its implications for Plio-Pleistocene Hominid Carcass foraging and site use. *Journal of Taphonomy*, 3 (3): 135-158.
- EMLÉN, J.M. (1966): The role of time and energy in food preferences. *American Naturalist*, 100: 611-617.
- ESTÉVEZ, J. (1979): *La fauna del Pleistoceno catalán*. Tesis doctoral inédita. Universidad de Barcelona, Barcelona.
- ESTÉVEZ, J. (2005): *Catástrofes en la Prehistoria*. Bellaterra, Barcelona.
- FESTA-BIANCHET, M.; GAILLARD, J.M.; CÔTE, S. (2003): Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates. *Journal of Animal Ecology*, 72: 640-649.
- FLANNERY, K. (1969): Origins and ecological effects of early domestication in Iran and the Near East. *The domestication and exploitation of plants and animals* (P. Ucko y G. Dimbleby, eds.), Aldine Publishing Company, Chicago: 73-100.
- FREEMAN, L.G. (1971): Significado ecológico de los restos de animales. *Cueva Morín. Excavaciones 1966-1968* (J. González Echegaray y L.G. Freeman): 419-429.
- FREEMAN, L.G. (1973): The significance of mammalian faunas from Palaeolithic occupations in Cantabrian Spain. *American Antiquity*, 38: 3-44.
- FREEMAN, L.G. (1981): The Fat of the Land: notes on Palaeolithic Diet in Iberia. *Omnivorous Primates. Gathering and hunting in human evolution* (R.S.O. Harding y G. Teleki, eds.), Columbia University Press, New York: 104-165.
- GAILLARD, J.M.; DELORME, D.; VAN LAERE, G.; DUNCAN, P.; LEBRETON, J.D. (1997): Early survival in roe deer: causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. *Ecologia*, 112: 502-513.
- GAILLARD, J.M.; FESTA-BIANCHET, M.; YOCOZO, N. (1998): Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Tree*, 13 (2): 58-63.
- GAILLARD, J.M.; FESTA-BIANCHET, M.; YOCOZO, N.; LOISON, A.; TOIGO, C. (2000): Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 363-393.
- GONZÁLEZ SAINZ, C. (1989): *El Magdaleniense Superior Final de la región Cantábrica*. Ediciones Tantín, Santander.
- GONZÁLEZ SAINZ, C. (1992): Aproximación al aprovechamiento económico de las poblaciones cantábricas durante el Tardiglaciar. *Elefantes, ciervos y ovicaprinos. Economía y aprovechamiento del medio en la Prehistoria de España y Portugal* (A. Moure, ed.), Universidad de Cantabria, Santander: 129-147.
- GONZÁLEZ SAINZ, C. (1995): 13.000-11.000 BP. El final de la época Magdaleniense en la región Cantábrica. *El final del Paleolítico Cantábrico* (A. Moure y C. González Sainz, eds.), Universidad de Cantabria, Santander: 159-197.
- GONZÁLEZ SAINZ, C.; GONZÁLEZ URQUIJO (2004): El Magdaleniense reciente en la región cantábrica. *Las sociedades del Paleolítico en la región cantábrica* (M. Fano, coord.), Anejo 8 de Kobie, Diputación Foral de Bizkaia, Bilbao: 275-308.
- GRAYSON, D.K. (2001): The archaeological record of human impacts on animal populations. *Journal of World Prehistory*, 15: 1-68.
- GRAYSON, D.K.; DELPECH, F. (1998): Changing diet breadth in the Early Palaeolithic of South Western France. *Journal of Archaeological Science*, 25: 1119-1129.
- HAMES, R.B.; VICKERS, W.T. (1982): Optimal diet breadth theory as a model to explain variability in Amazonian hunting. *American Ethnologist*, 9: 258-278.
- HAWKES, K.; HILL, K.; O'CONNEL, J.F. (1982): Why hunters gather: optimal foraging and the Aché of Eastern Paraguay. *American Ethnologist*, 9: 379-398.
- HENRIKSON, L.S. (2004): Frozen bison and fur trapper's journals: building a prey choice model for Idaho's Snake River Plain. *Journal of Archaeological Science*, 31: 903-916.
- HILL, M.E. (2007): A moveable feast: variation in faunal resource use among central and western North American paleoindian sites. *American Antiquity*, 72 (3): 417-438.
- HOUSLEY, R.A.; GAMBLE, C.S.; STREET, M.; PETTIT, P. (1997): Radiocarbon evidence for the late glacial human recolonisation of northern Europe. *Proceeding of the Prehistoric Society*, 63: 25-54.
- JORGENSEN, J.T.; FESTA-BIANCHET, M.; GAILLARD, J.M.; WISHART, W. (1997): Effects of Age, Sex, Disease and Density

- on Survival of Bighorn Sheep. *Ecology*, 78 (4): 1019-1032.
- KAPLAN, H.; HILL, K. (1992): The evolutionary ecology of food acquisition. *Evolutionary ecology and Human behaviour* (E.A. Smith y B. Winterhalder, eds.), Aldine de Gruyter, New York.
- KELLY, R.L. (1995): *The Foraging Spectrum*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- KRASIN'SKA, M.; KRASIN'SKI, Z.A. (2002): Body mass and measurements of the European bison during postnatal development. *Acta Theriologica*, 47 (1): 85-106
- KRASIN'SKA, M.; KRASIN'SKI, Z.A. (2004): Life of the European bison. *Essays on Mammals of Białowieża Forest* (B. Jędrzejewska y J.M. Wójcik, eds.), Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieża: 35-42.
- LOISON, A.; JULLIEN, J.M.; MENAUT, P. (1999): Subpopulation structure and dispersal in two populations of Chamois. *Journal of Mammalogy*, 80 (2): 620-632.
- LUPO, K.D. (2006): What explains the carcass field processing and transport decisions of contemporary hunter-gatherers? Measures of economic anatomy and zooarchaeological skeletal part representation. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 13 (1): 19-66.
- MACARTHUR, R.; PIANKA, E.R. (1966): On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100: 603-609.
- MADRIGAL, T.C.; HOLT, J.Z. (2002): White-tailed deer meat and marrow return rates and their application to Eastern Woodlands archaeology. *American Antiquity*, 67 (4): 745-759.
- MARÍN ARROYO, A.B. (2007): *La fauna de mamíferos en el Cantábrico Oriental durante el Magdaleniense y Aziliense: Nuevos enfoques y líneas de investigación arqueozoológicas*. Tesis Doctoral inédita. Universidad de Cantabria, Santander.
- MARÍN ARROYO, A.B. (2008a): El yacimiento paleolítico de la Cueva del Mirón: Resultados de la aplicación de nuevas metodologías arqueozoológicas. *Zooarqueología hoy. Encuentros hispano-argentinos* (C. Díez, ed.), Servicio de Publicaciones de la Universidad de Burgos, Burgos: 69-87.
- MARÍN ARROYO, A.B. (2008b): Patrones de movilidad y control del territorio en el Cantábrico Oriental durante el Tardiglacial. *Trabajos de Prehistoria*, 65 (1): 29-45.
- MATEOS CACHORRO, A. (2005): *Comportamientos de subsistencia y nicho ecológico de los grupos cazadores-recolectores del Occidente asturiano en el final del Pleistoceno*. Tesis Doctoral inédita. Universidad de Salamanca, Salamanca.
- MATEOS-QUESADA, P. (2002): *Biología y comportamiento del corzo ibérico*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres.
- MATEOS-QUESADA, P.; CARRANZA, J. (2000): Reproductive patterns of roe deer in central Spain. *Etología*, 8: 9-12.
- MYSTERUD, A.; BARTON, K.A.; JĘDRZEJSKA, J.; KRASIN, Z.A.; NIEDZIAŁKOWSKA, M.; KAMLER, J.F.; YOCCOZ, N.G.; STENSETH, N.C. (2007): Population ecology and conservation of endangered megafauna: the case of European bison in Białowieża's Primeval Forest, Poland. *Animal Conservation*, 10: 77-87.
- NOWAK, R.M. (1999): *Walker's Mammals of the World*. 6th ed. Volumes I y II. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- O'CONNELL, J.F.; HAWKES, K. (1981): Alyawara plant use and optimal foraging theory. *Hunter-Gatherers Foraging Strategies: Ethnographic and Archaeological Analyses* (B. Winterhalder y E.A. Smith, eds.), University of Chicago Press, Chicago: 99-125.
- O'CONNELL, J.F.; HAWKES, K. (1988): Hadza hunting, butchering and bone transport and their archaeological implications. *Journal of Archaeological Research*, 44: 113-161.
- O'CONNELL, J.F.; HAWKES, K.; BLURTON-JONES, N. (1989): Reanalysis of large mammals body part transport among the Hadza. *Journal of Archaeological Science*, 17: 301-316.
- PÉREZ BARBERÍA, F.J.; GARCÍA GONZÁLEZ, R. (2004): Rebeco – *Rupicapra pyrenaica*. *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles* (L.M. Carrascal y A. Salvador, eds.), Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. [URL: <http://www.vertebradosibericos.org>]. Acceso el 10/03/2007.
- QUESADA LÓPEZ, J.M. (1997): *Modelos de asentamiento y estrategias de subsistencia en el Paleolítico Superior Cantábrico*. Tesis doctoral inédita. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- QUESADA LÓPEZ, J.M. (1998): *La caza en la Prehistoria*. Arco Libros, Madrid.
- ROSA, R.; RIZZOLI, A.; PUGLIESE, A.; GENCHI, C. (2000): Managing chamois (*Rupicapra rupicapra*) populations: A model with macroparasites infection and host dynamics. *Hystrix*, 11 (2): 103-114.
- SCHOENER, T.W. (1974): The Compression Hypothesis and Temporal Resource Partitioning. *Pnas*, 71b (10): 4169-4172.
- SEMINO, O.; PASSARINO, G.; OEFNER, P.J.; LIN, A.A.; ARBUZOVA, S.; BECKMAN, L.E.; DE BENEDICTIS, G.; FRANCALACCI, P.; KOUVATSI, A.; LIMBORSKA, S.; MARCIKIAE, M.; MIKA, A.; MIKA, B.; PRIMORAC, D.; SANTACHIARA-BENERECETTI, A.S.; CAVALLI-SFORZA, L.L.; UNDERHILL, P.A. (2000): The genetic legacy of paleolithic *Homo sapiens sapiens* in extant Europeans: a Y chromosome perspective. *Science*, 290: 1155-1159.

- SILVA, M.; BRIMACOMBE, M.; DOWNING, J.A. (2001): Effects of body mass, climate, geography and census area on population density of terrestrial mammals. *Global Ecology and Biogeography*, 10 (5): 469-485.
- SIMMS, S.R. (1987): Behavioural ecology and hunter-gatherer foraging: an example from the Great Basin. *British Archaeological Series*, 381: 37-75.
- SMITH, E.A. (1980): *Evolutionary ecology and the analysis of human foraging behaviour: an Inuit example from the east coast of Hudson Bay*. Tesis Doctoral Inédita. Cornell University, Ithaca (New York).
- SMITH, E.A. (1983): Anthropological applications of optimal foraging theory: A critical review. *Current Anthropology*, 24 (5): 625-651.
- STINER, M.C.; MUNRO, N.D.; SUROVELL, T.A. (2000): The tortoise and the hare: small game use, the broad spectrum evolution and Palaeolithic demography. *Current Anthropology*, 41: 39-73.
- STINER, M.C.; MUNRO, N.D.; SUROVELL, T.A.; TCHERNOV, E.; BAR-YOSEF, O. (1999): Palaeolithic population growth pulses evidenced by small animal exploitation. *Science*, 283 (5399): 190-194.
- STINER, M.C.; BEAVER, J.E.; MUNRO, N.D.; SUROVELL, T.A. (2008): Modeling Palaeolithic predator-prey dynamics and the effects of hunting pressure on prey 'choice'. *Recent Advances in Palaeodemography* (J.-P. Bocquet-Appel, ed.), Springer, Paris: 143-178.
- STRAUS, L.G. (1977): Of deers layers and mountain men: Palaeolithic faunal exploitation in Cantabrian Spain. *For theory building in Archaeology* (L.R. Binford, ed.): 41-78.
- STRAUS, L.G. (1981): On the habitat and diet of *Cervus elaphus*. *Munibe*, 33: 175-182.
- STRAUS, L.G. (1983): *El Solutrense Vasco-Cantábrico*. Centro de Investigación y Museo de Altamira, Ministerio de Cultura, Madrid.
- STRAUS, L.G. (1992): *Iberia before the Iberians. The Stone Age Prehistory of Cantabrian Spain*. University of New Mexico, Albuquerque.
- STRAUS L.G.; CLARK G.A. (1986): *La Riera Cave, Stone Age Hunter-Gatherer Adaptations in Northern Spain*. Anthropological Research Papers 36, Arizona State University, Arizona.
- U.S. DEPARTMENT OF AGRICULTURE. AGRICULTURAL RESEARCH SERVICE (2008): USDA National Nutrient database for Standard reference, Release 19, Nutrient Data Laboratory Home Page [URL: <http://www.nal.usda.gov/fnic/food-comp/search>] Acceso el 15/5/2008.
- WAGUESPACK, N.M.; SUROVELL, T.A. (2003): Clovis hunting strategies or how to make out on plentiful resources. *American Antiquity*, 68 (2): 333-352.
- WINTERHALDER, B. (2001): The behavioural ecology of hunter-gatherers. *Hunter-Gatherers: An Interdisciplinary Perspective* (C. Panter-Brick, R. Layton y P. Rowley-Conwy, eds.), Cambridge University Press, Cambridge: 12-38.
- YRAVEDRA SAINZ DE LOS TERREROS, J. (2002): Especialización o diversificación. Una nueva propuesta para el Solutrense y Magdaleniense cantábricos. *Munibe*, 54: 3-20.
- ZEANAH, D. (2000): Transport Costs, Central Place Foraging and Hunter-Gatherer Alpine Use Strategies. *Intermountain Archaeology: Selected Papers of the Rocky Mountain Anthropological Conference* (D.B. Madsen y M.D. Metcalfe, eds.), Anthropological Papers 122, University of Utah Press, Salt Lake City.