

LA DEPREDACIÓN FELINA EN LA EVOLUCIÓN HUMANA: PRIMERAS PROPUESTAS METODOLÓGICAS PARA SU IDENTIFICACIÓN Y CARACTERIZACIÓN

Edgard Camarós, Marián Cueto, Carlos Tornero y Valentín Villaverde

ABSTRACT

Carnivore predation among humans has been constant during human evolution, although it has been not widely researched. The cause of this is probably related with the difficulty this subject has when searching for attack evidences, and when trying to differentiate them with scavenging events. Nevertheless, identify and characterize carnivore attacks is necessary in order to understand hominin-carnivore interaction, in order to approach environmental and paleoecological issues in human evolution. The present contribution discusses how new methods may help searching for predation evidences, and our proposed framework is presented in order to identify and characterize specific feline carnivore predation and its influences in human evolution.

INTRODUCCIÓN

Los primates han sido y siguen siendo objeto de depredación por parte de grandes carnívoros (Cheney y Wrangham, 1987; Zuberbühler y Jenny, 2002) y algunos trabajos apuntan a esa depredación como un factor evolutivo determinante en la organización social, el recurso a la vocalización y otros aspectos observados en distintas especies primates (ver Isbell, 1994 y trabajos citados). Los homínidos, en tanto que primates, también han sido presa de carnívoros (Camarós et al., 2015) pese a que el rol de la depredación sobre el género *Homo* no se ha discutido en profundidad, con algunas excepciones basadas en modelos teóricos (Treves y Naughton-Treves,

1999). Quizás la razón radica en la dificultad de su identificación y caracterización en el registro fósil.

No obstante, existen ejemplos aislados que evidencian ataques sobre homínidos y casi siempre relacionados con felinos. Quizás el caso más conocido es el del cráneo infantil SK-54 de australopiteco de Swartkrans (Sudáfrica) que presenta marcas producidas por un felido y que Brain (1981) interpretó como un ataque de leopardo. También es conocido el caso de la acumulación de restos humanos *erectus* en Dmanisi (Georgia), que algunos autores interpretan tímidamente como presas de grandes felinos tipo *Homotherium*. El pequeño repertorio de animales que han depredado sobre los homínidos también incluye cocodrilos (Njau y Blumenschine, 2012) y águilas (Berger, 2006).

A parte de estos pocos ejemplos, la depredación como fenómeno y sobre todo como factor evolutivo, todavía no se ha tratado en profundidad. Tal y como adelantábamos, las razones estriban en la dificultad a la hora de evidenciar dicho proceso, de caracterizarlo y, sobre todo, de diferenciarlo del carroñeo sobre los cuerpos humanos (ver también Njau y Blumenschine versus Baquedano et al., 2012). Y es que un ataque por parte de un carnívoro, en especial si éste viene seguido de un acto de depredación, es casi imposible de distinguir de un escenario de carroñeo como los que se han identificado en el registro fósil (p.ej., Andrews y Fernández-Jalvo, 1997; Boaz et al., 2004; Haile-Selassie et al., 2004; Díez et al., 2010; Sala et al., 2014).

Nosotros partimos de la idea de que la depredación puede identificarse y caracterizarse y que ésta está reflejada en el registro arqueopaleontológico. Pero también entendemos que la identificación es, sin duda, el primer paso para poder formular en un futuro la pregunta de cuál ha sido el papel de la depredación de los grandes carnívoros en la evolución del género *Homo*. En el presente trabajo, nos centramos en exponer cuál es nuestro planteamiento metodológico para identificar esa depredación y en especial la felina, quizás una de las más fáciles de caracterizar y evidenciar debido a su estrategia de ataque. En este sentido, presentamos los resultados iniciales de nuestro proyecto interdisciplinar que incluye el desarrollo de estudios forenses, isotópicos, paleopatológicos, etológicos y experimentales.

SOBRE LOS MATERIALES Y LOS MÉTODOS

El registro fósil, el contexto arqueológico y la ciencia forense

Sin duda la mejor manera de evidenciar y caracterizar la depredación felina sobre los homínidos es a través del registro fósil, tanto paleoantropológico (los propios restos óseos humanos), como arqueológico (el contexto en el que se recuperan esos restos).

En cuanto a los restos humanos, cabe destacar que para poder constatar cualquier prueba de un ataque es necesario analizarlos desde un punto de vista tafonómico, algo que no se suele hacer con los restos paleoantropológicos (Njau y Blumenschine, 2012). El interés únicamente paleontológico de los restos, así como el difícil acceso a este tipo de material, dificultan los esfuerzos por analizar los restos desde otras perspectivas, pese a que existen ejemplos de ello (p.ej., Díez et al., 2010; Baquedano et al., 2012; Sala et al., 2014), muchos de ellos provenientes de equipos de la península ibérica, donde la tafonomía goza de un buen desarrollo.

Uno de los restos humanos que nosotros hemos analizado desde una perspectiva tafonómica pertenece al contexto de Cova Negra (Xàtiva, València) (figura 1a). En este yacimiento, que tiene una cronología que se adscribe al Pleistoceno medio y superior (del MIS 6 al MIS 3) (Villaverde et al., 2014), se han encontrado más de 25 restos humanos pertenecientes a *Homo neanderthalensis* (Arsuaga et al., 2007). El fósil al que nosotros nos referimos es CN42174b, un fragmento de parietal derecho de un individuo juvenil con unas interesantes marcas de carnívoro en la superficie (figura 1a). Así, para el interés de este trabajo también hemos analizado el cráneo de *Homo sapiens* de la cueva de El Castillo (Puente Viesgo, Cantabria), que presenta similares modificaciones (figura 1b). Este resto humano fue hallado por H. Obermaier en los niveles magdalenienses de las excavaciones de 1911 (Cabrera, 1984) y se interpretó como uno de los varios cráneos copia de El Castillo (Obermaier, 1925), una propuesta que hoy ha caído en desuso.

Estos fósiles presentan dos improntas cada uno en la superficie exterior del cráneo. En el caso de Cova Negra, descrito ya en un trabajo previo (Camarós et al., 2015), las improntas tienen forma ovoide y unas medidas que se corresponden con un carnívoro de tamaño medio-grande (aunque con una gran variabilidad). Si asumimos que las dos marcas dentales corresponden a

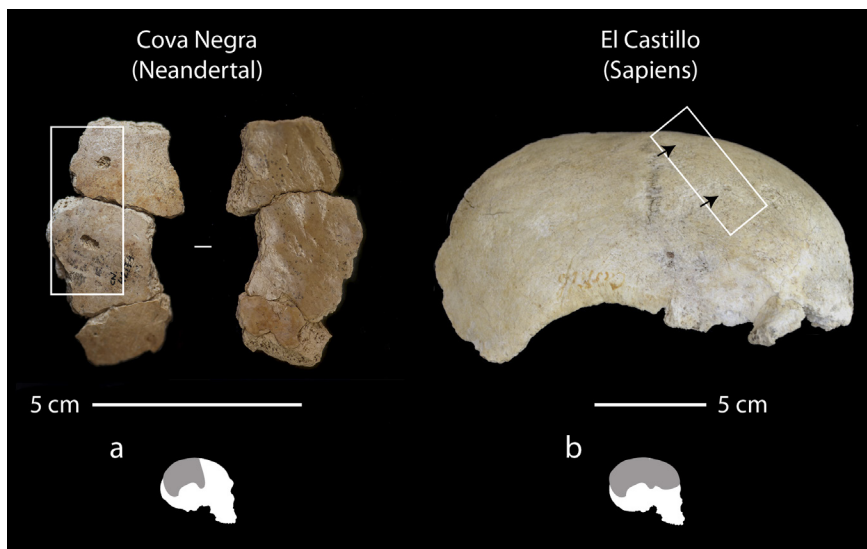


FIGURA 1. Restos humanos con modificación de carnívoros: a) Parietal neandertal de Cova Negra (CN42174b); b) Frontal y parietal de Humano Anatómicamente Moderno de la cueva de El Castillo.

una mandíbula, es decir a un canino derecho y a otro izquierdo, las dimensiones intercaninas (17,74 mm) corresponderían también a un carnívoro de tamaño medio según Murmann y otros (2006). En cuanto al espécimen de la cueva de El Castillo, presenta dos improntas con pulido postdeposicional de un tamaño que se corresponde con un carnívoro de tamaño medio. Si también consideramos que la distancia entre improntas corresponde a un espacio intercanino, también pertenece a un carnívoro de tamaño medio-grande. Ambos fósiles, analizados desde una óptica tafonómica, y mediante la ayuda para su interpretación de la ciencia forense tal y como veremos más adelante, nos permiten entender mejor la depredación felina en el pasado.

Otro de los aspectos importantes a tener en cuenta a la hora de buscar los indicios de la depredación es, sin duda, el mismo registro arqueológico. Más allá de las modificaciones sobre los propios restos humanos, el contexto general puede dar pistas sobre cómo un resto humano puede haber llegado al yacimiento. En este sentido, un resto humano que ha aparecido aislado en un contexto que responde a un cubil de carnívoros, puede que refleje un ataque predatorio. Aunque siempre quedará la duda de si éste es resultado del carro-

ño y un posterior transporte al yacimiento, como se ha planteado en algunos casos (ver discusión en Díez et al., 2010).

Vinculado al registro antropológico fósil, está la interpretación que de éste se pueda hacer en cuanto que se relacione con la depredación felina. Una de las mejores maneras de entender qué están reflejando las modificaciones óseas es usando el registro forense como marco referencial, tal y como ya hemos apuntado antes. Los ataques de carnívoros a humanos son algo constante en la actualidad y en algunas zonas geográficas, en especial en países subdesarrollados o áreas rurales, constituyen un serio problema más grave de lo que suele pensarse (Packer et al., 2005). En lo que se refiere a felinos salvajes, los ataques están relacionados con pumas en América del Norte y del Sur (Conrad, 1992; Rollins y Spencer, 1995), tigres y leopardos en la India (Nabi et al. 2009a, b) o leones en África (Prayson et al., 2008) entre otros (p.ej., Neto et al., 2011).

La idea de usar el registro forense sobre la traumatología asociada a los ataques para explicar las modificaciones de los fósiles humanos surgió de la observación del húmero del Dr. David Livingstone (1813-1873). Este legendario explorador británico del continente africano sufrió en 1844 un ataque de león en el brazo izquierdo que se lo inutilizó para el resto de su vida, a raíz de una fractura mal soldada (obsérvese la posición de su brazo en la figura 2a, que sugiere la invalidez) (el ataque se describe en Livingstone, 1857). El fallecimiento de Livingstone aconteció en África Central 29 años después y su cuerpo fue trasladado hasta Londres, previa evisceración, salazón y secado al sol del cuerpo para su mejor transporte. Ya en su destino, la única manera de autenticar los restos para su inhumación en la Abadía de Westminster fue el examen que realizó Sir William Ferguson del cadáver, a quién había consultado el explorador sobre su brazo. Ferguson identificó el cuerpo y además realizó el molde de su húmero izquierdo que se conserva en el Royal College of Physicians and Surgeons of Glasgow, y al que hemos tenido acceso (figura 2: b).

Es precisamente el análisis de este caso concreto el que nos llevó a pensar en la posibilidad de relacionar traumatologías óseas con ataques de carnívoros siempre y cuando se conozca la historia clínica. Los casos antiguos en este sentido no son de gran ayuda, y es por eso que empezamos a estudiar informes forenses actuales de los últimos 20 años para una mejor caracterización de la modificación esquelética.

Nuestra investigación se centró en la caracterización de la traumatología ósea resultante de los ataques de diferentes especies de carnívoros (ver tam-



FIGURA 2. a) Retrato fotográfico de David Livingstone por T. Annan en 1864 (modificado) y b) Ejemplar del molde del húmero izquierdo con fractura soldada en la diáfisis conservado en Escocia, reproducida con permiso del Royal College of Physicians and Surgeons of Glasgow©.

bién Camarós et al., 2015). Los casos forenses analizados, un total de 26 relacionados con grandes felinos, respondían únicamente a aquellos en los que se registró un ataque sin posterior consumo de la víctima por parte del animal. En este sentido, los daños osteológicos que hemos registrado y aislado (en 14 casos) caracterizan el ataque felino y no pueden confundirse con patrones de modificación de consumo (o carroñeo).

Debido a la forma en la que los felinos casi siempre atacan a los humanos, el patrón de modificación en los huesos es muy claro y viene definido por este (figura 3: 1). El tipo de ataque es una emboscada por la retaguardia de la víctima o presa, normalmente desde un punto en altura (figura 3: 2). De hecho, se trata de un tipo de ataque que no difiere mucho del que emplean con presas de otras especies. La técnica cinagética consiste en lanzarse hacia la presa causando daños en la región anatómica de la cabeza y el cuello, zona esta úl-

tima que el animal sacudirá a un lado y a otro (Bury et al., 2012). Así pues, los daños óseos se caracterizan por fracturas en los cuerpos vertebrales (Bock et al. 2000; Chapenoire et al., 2001; Murphy et al. 2007; Nabi et al. 2009b; Chum y Pui 2011), mientras que en la superficie craneal por surcos, perforaciones, improntas e incluso fracturas en la cortical del cráneo dependiendo de la talla del animal y la violencia del ataque (Conrad 1992; Neto et al. 2011). Tal y como se observa en la figura 3.1, los traumas óseos descritos derivados de un ataque felino se localizan básicamente en el cráneo (en especial la zona frontal, parietal, temporal y occipital) y la mandíbula, así como en gran medida en las vértebras cervicales (C3-C5) y torácicas (figura 3: 2). Cabe destacar también que la reacción defensiva de la víctima/presa, puede reflejar daños en las extremidades, en especial manos y antebrazo (Conrad 1992; Prayson et al. 2008) (figura 3.1), tal y como sucedió en el caso de Livingstone.

Las observaciones forenses que han permitido la caracterización de las modificaciones resultantes de los ataques de félidos son las que han servido para plantear la hipótesis de que los daños observados en los cráneos de Cova Negra y El Castillo (figura 1) podrían reflejar un ataque de felino debido a su morfología y localización anatómica. Ambos fósiles presentan dos impresiones dentales de carnívoro en la superficie exocraneal, con unas medidas

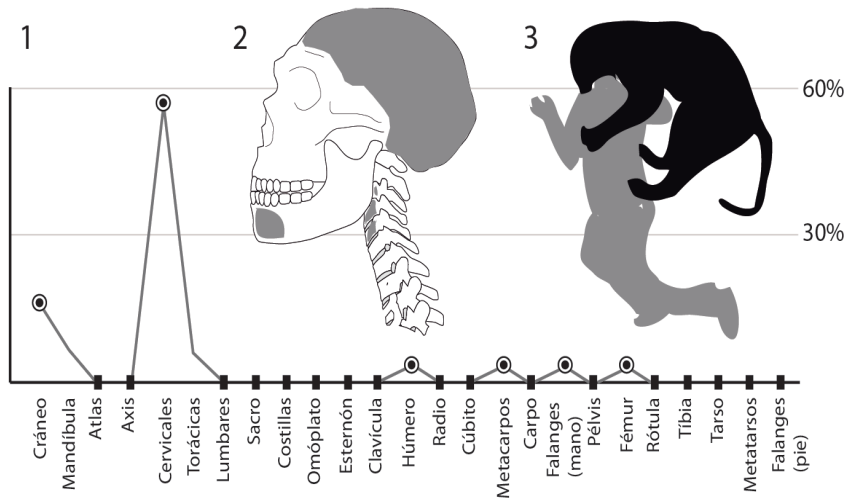


FIGURA 3. El ataque felino: 1. Patrón de modificación ósea en el esqueleto humano; 2. El gris marca las zonas con trauma óseo en el cráneo y cuello; 3. Forma más común de ataque felino a un humano basado en un caso real fotografiado.

que indican que podría pertenecer a un animal de tamaño medio o grande. Esto es interesante de remarcar, ya que las dimensiones de las marcas de los dientes en los huesos, también nos puede junto al contexto, ayudar en nuestra búsqueda de la depredación. Así por ejemplo, en el caso de marcas que permitan evidenciar la intervención de animales carnívoros pequeños (p.ej., zorros), la hipótesis del ataque debiera ser descartada, y quizás estemos ante un caso de carroñeo.

La señal isotópica de la depredación y las patologías asociadas

Existen otras formas de evidenciar la depredación en la evolución humana, al margen del estudio tafonómico de los fósiles humanos y de su interpretación a partir de una perspectiva forense. Estos métodos permiten una alternativa al estudio de los fósiles humanos, y puede incluso completarlo. Estamos hablando por ejemplo del estudio biogeoquímico de los restos óseos de animales carnívoros para caracterizar su dieta, y buscar en ella las evidencias de la depredación humana.

El trabajo de J. D. Yaekel y colegas (2009) es pionero en esta línea. Ésta investigación se centró en el análisis isotópico de los restos (tanto óseos como de los pelos) de los dos famosos leones de Tsavo, que se conservan disecados en el Field Museum of Natural History de Chicago (EE.UU.). Entre marzo y diciembre del año 1898, dos leones machos sembraron el terror entre la población local de Tsavo (Kenia) y entre los obreros que en esa zona se dedicaban a la construcción del ferrocarril que iba de Kenia a Uganda. Los leones desarrollaron cierta tendencia a la caza y consumo de humanos, lo que en el mundo anglosajón suele llamarse *man-eaters*. Según el teniente coronel J. H. Patterson, quién finalmente dio caza a los leones ese mismo año: los animales habían atacado a un total de casi 135 personas (Patterson, 1925). Revisiones posteriores plantean que el número de víctimas, algo muy difícil de estimar, quizás esté más cerca de 30 (Kerbis y Gnoske, 2001). El estudio de Yaekel y su equipo (2009) se basó en la determinación de los valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los restos óseos, dentarios y pelos (keratina) de los esqueletos y pieles conservadas. Para la caracterización de la dieta también extrajeron muestras de leones actuales de la región de Tsavo y de humanos de la tribu taita como marco referencial. Sus resultados muestran como los valores isotópicos en keratina y colágeno óseo cambian debido a una progresiva especialización en la dieta basada en humanos.

Pero los famosos leones de Tsavo no son los únicos felinos que en su dieta incluyeron humanos cazados. Así por ejemplo, J. Corbett (1875-1955), un cazador conservacionista de la India británica relata en dos libros sus experiencias de dar caza a varios leopardos y tigres comedores de humanos (Corbett, 1944, 1954). Y es que en India, estos felinos han causado y siguen causando un gran número de heridos y víctimas mortales debido a sus ataques (p.ej., Sekhar, 1998; Ahmed et al., 2012). Un aspecto interesante a destacar de los libros de Corbett es que da una posible causa al comportamiento antropófago de estos felinos y su peculiar cambio de dieta en un momento concreto. Para este cazador, que llevaba a cabo siempre una necropsia de los animales cazados, las causas estarían vinculadas con la presencia de patologías en forma de fracturas mandibulares y dentales en estos animales. Estos traumas dificultarían su técnica de caza y conllevarían un cambio en la dieta basado en la caza y consumo de personas, una especie mucho más fácil de abatir.

El hecho de que las patologías en mandíbula y dientes se asocie con los casos históricos bien descritos de comportamiento *man-eaters* es sumamente interesante ya que en el caso de los leones de Tsavo también se identificaron patologías craneomandibulares y en los caninos de estos felinos (Yeakel et al., 2009), lo que consideramos puede ser una línea muy interesante de investigación. En este sentido, en un estudio en curso hemos tenido acceso a restos esqueléticos de dos tigres (*Panthera tigris*) que supuestamente cazaron y consumieron humanos durante largos periodos. Uno de ellos está conservado en el Hornimans Museum de Londres y el otro en el Bristol Museum and Art Gallery. Éste último, conserva además una etiqueta en la que se puede leer la procedencia india del animal y el tiempo que se dedicó éste a cazar humanos (figura 4). Estas anotaciones son las que nos llevan a identificar a este tigre como el que cazó J. Corbett en mayo de 1933, hazaña descrita en un capítulo de su libro *The Man-Eaters of Kumaon* (1944), y que dio muerte como mínimo a un total de entre 5 y 7 personas a lo largo de dos años e hirió a otras muchas. Un estudio detallado de los restos nos ha permitido identificar en este espécimen una fractura en el corpus mandibular con recrecimiento óseo posterior al trauma y por lo tanto supervivencia posterior. Así mismo, los caninos están rotos y desgastados por su uso (figura 4). El otro tigre también presenta patologías en los caninos y ambos ejemplares están en proceso de estudio actualmente.

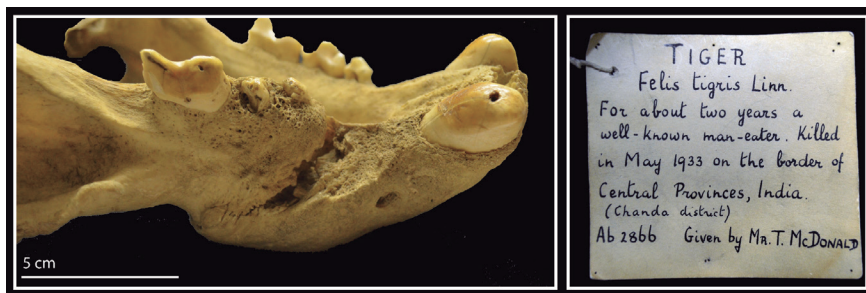


FIGURA 4. Caso del tigre *man-eater* de Chanda (India). Izquierda: mandíbula del tigre en la que se aprecian las patologías, y derecha: etiqueta identificativa del espécimen en el museo con la información sobre el animal y el caso.

Con el objetivo de profundizar en esta línea se ha iniciado un estudio biogeoquímico de ambos especímenes. De forma concreta, y una vez obtenidos los permisos pertinentes con las instituciones inglesas, se han tomado muestras del tejido óseo, extraído su colágeno con éxito y analizado los valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Los resultados de éste estudio nos van a permitir, por un lado, caracterizar el aporte proteínico de origen cárnico de los especímenes analizados y por otro confrontar los datos disponibles sobre su procedencia geográfica. Este estudio tiene como objetivo desarrollar un referencial útil para poder identificar el comportamiento antropófago en restos fósiles, un aspecto por el momento imposible de identificar a partir de los criterios osteológicos habituales. Es interesante que todos aquellos grandes carnívoros que cambian su dieta por una consistente en dar caza y consumir humanos, presenten fracturas mandibulares, en los caninos o en ambas. Y es plausible pensar que precisamente son esas traumatologías las que motivan un cambio en la dieta. En este sentido, nuestra futura investigación también contemplará la localización de restos fósiles de animales carnívoros como tigres, leones o leopardos que presenten estos cuadros patológicos para buscar evidencias de esa depredación en el pasado.

El genoma de las bacterias

Un último aspecto que queremos tratar brevemente, aunque no es algo sobre lo que nosotros directamente hayamos investigado, es el estudio de los cambios en el genoma de ciertos organismos. Nos parece un campo fasci-

nante que, aunque complicado a la hora de extraer conclusiones, apunta hacia una dirección alternativa en la investigación de la depredación con un gran potencial.

Los trabajos de Eppinger y colegas (2006) han relacionado de manera indirecta la evolución de ciertas bacterias con la depredación felina sobre homínidos. El caso de estudio es muy interesante, ya que al estudiar la bacteria *Helicobacter acinonychis*, siempre asociada con los grandes felinos como leones, tigres o guepardos, se ha descubierto que su secuencia genómica se relaciona con la forma de *Helicobacter* que afecta a los humanos. Al comparar los genomas de *Helicobacter pylori* (la bacteria que nos afecta) con *H. acinonychis* estos investigadores sugieren que en los últimos 200.000 años nuestros ancestros pasaron la bacteria a los grandes felinos y ésta evolucionó hasta su forma actual. En resumen, la bacteria de la especie de *Helicobacter* que afecta a los felinos evolucionó a partir de la de los humanos en un salto de huésped en la dirección homínidos a felinos. La infección pasó de una especie a otra y mutó en el marco de la depredación felina sobre los humanos, y el estudio de los cambios genómicos en esta bacteria es una prueba indirecta de ello. Cabe decir que la evolución de *Helicobacter pylori* también aporta información sobre las migraciones humanas (Moodley et al., 2009; Kojima et al., 2016).

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS DE FUTURO

La identificación de la depredación de animales carnívoros sobre humanos no es algo fácil de evidenciar, pero es importante para entender las interacciones paleoecológicas que hemos desarrollado a lo largo de nuestra evolución. En este sentido, la depredación puede ser entendida como una presión en el marco de un ecosistema donde los homínidos han sido presas y víctimas de ataques por parte de carnívoros de distintas especies (p.ej., Brain, 1981; Berger, 2006; Njau y Blumenschine, 2012), pero por causas distintas. Al igual que hoy en día, las acciones directas entre homínidos y carnívoros en el pasado se deben básicamente a la explotación de los mismos recursos (Pettitt, 1997; Dusseldorp, 2011) y a un solapamiento de sus actividades en el mismo territorio e incluso contexto de hábitat (p.ej. cavidades) (Straus, 1982; Blasco y Rosell, 2009; Rosell et al., 2012). Así mismo, el incremento demográfico a lo largo del Pleistoceno y un abandono progresivo del nomadismo, junto a un desarrollo tecnológico que hace más efectiva la cacería, aumenta las presiones entre agentes que derivará en ataques. La caza por parte de humanos des-

de el Pleistoceno medio al superior de grandes carnívoros (ver Blasco et al., 2010; Cueto et al., 2016) también implica un riesgo. Pero entender la evolución de esta depredación, y en especial las implicaciones que tiene en nuestro propio desarrollo comportamental, es harto complicado ya que se requiere de evidencias arqueológicas difíciles de hallar e interpretar. Hasta que no sea posible identificar esa depredación y posteriormente conseguir caracterizarla, entender las implicaciones de esta en nuestra evolución no es posible.

Con este trabajo hemos pretendido presentar someramente nuestra estrategia de investigación para la identificación y caracterización de la depredación felina. Tal como hemos visto, la mejor evidencia de ello es el análisis de los fósiles humanos, que gracias a la ciencia forense podemos llegar a especular incluso sobre el posible agente responsable. En este sentido, la depredación felina es una de las más fáciles de identificar debido a su patrón resultante de modificación esquelética tan clara. No obstante, entendemos que profundizar en este aspecto es esencial, y en especial el analizar los restos humanos desde una perspectiva tafonómica.

Pero también apuntamos a que la identificación de la depredación felina se puede realizar mediante evidencias indirectas. En este sentido, el análisis isotópico de tigres y leones *man-eaters* actuales puede ayudar a buscar esos mismos valores en fósiles de felinos, para responder a la pregunta de si ciertos especímenes del pasado contaban con humanos en su dieta. Así mismo, la identificación de patologías cráneo-dentales en especímenes fósiles y actuales puede facilitar la tarea, ya que estas patologías pueden motivar un cambio en la dieta. El ejemplo del cambio en el genoma de la bacteria *Helicobacter* que pasa del huésped original (humano) a otro (gran felino), también es una prueba de cómo, para enfrentarnos al estudio de la depredación, sus evidencias indirectas y estrategias alternativas son esenciales.

Pese a que en este trabajo nos hemos centrado en carnívoros felinos, no debemos olvidar que otros animales también han depredado sobre el género *Homo*. En nuestra investigación estamos llevando a cabo también experimentaciones con aves rapaces, dónde hacemos simulaciones de ataques sobre restos de primates, para caracterizar las modificaciones sobre las superficies óseas.

En definitiva, el estudio de la depredación sobre homínidos es un importante campo de investigación para entender diferentes aspectos de nuestra propia evolución. No obstante, sabemos que su evidencia es complicada debido a cómo se manifiesta y conserva en el registro arqueopaleontológico.

Sin embargo, estrategias alternativas de investigación en las que se desarrolle una agenda interdisciplinar son esenciales para alcanzar respuestas. Nuestra propuesta preliminar incluye en el caso de la depredación felina, el uso de las ciencias forenses, el desarrollo de análisis isotópicos y el estudio de las patologías cráneo-dentales.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Alfred Sanchis y al equipo del Museu de Prehistòria de València que nos invitaran a participar en las III Jornadas de Arqueozoología, y nos permitieran el estudio del fósil de Cova Negra. Al Hornimans Museum de Londres y al Bristol Museum and Art Gallery también agradecemos que nos permitieran estudiar y muestrear los ejemplares de tigre.

BIBLIOGRAFÍA

- Ahmed, R. A., Prusty, K., Jena, J., Dave, C., Das, S. K. R., Sahu, H. K., Rout, S. D. (2012): Prevailing human carnivore conflict in Kanha-Achanakmar Corridor, Central India. *World Journal of Zoology* 7 (2), 158–164.
- Andrews, P., Fernandez-Jalvo, Y., (1997): Surface modifications of the Sima de los Huesos fossil humans. *Journal of Human Evolution* 33, 191-217.
- Arsuaga, J. L., Villaverde, V., Quam, R., Martínez, I., Carretero, J. M., Lorenzo, C., Gracia, A. (2007): New Neandertal remains from Cova Negra (Valencia, Spain). *Journal of Human Evolution* 52, 31-58.
- Baquedano, E., Domínguez-Rodrigo, M., Musiba, M. (2012): An experimental study of large mammal bone modification by crocodiles and its bearing on the interpretation of crocodile predation at FLK Zinj and FLK NN3. *Journal of Archaeological Science* 39, 1728-1737.
- Berger, L. R. (2006): Predatory bird damage to the Taung type-skull of *Australopithecus africanus* Dart 1925. *American Journal of Physical Anthropology* 131, 166-168.
- Blasco, R., Rosell, J., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M., Carbonell, E. (2010): The hunted hunter: the capture of a lion (*Panthera leo fossilis*) at the Gran Dolina site, Sierra de Atapuerca, Spain. *Journal of Archaeological Science* 37 (8), 2051-2060.
- Blasco, R., Rosell, J. (2009): Who was the first?. An experimental application of carnivore and hominid overlapping marks at the Pleistocene archaeological sites. *Comptes Rendus Palevol* 8 (6), 579-592.
- Boaz, N. T., Ciochon, R. L., Xu, Q., Liu, J. (2004): Mapping and taphonomic analysis of the *Homo erectus* loci at locality 1 Zhoukoudian, China. *Journal of Human Evolution* 46 (5), 519-549.

- Bock, H., Ronnenberger, D. L., Betz, P. (2000): Suicide in a lions' den. *International Journal of Legal Medicine* 114, 101–2.
- Brain, C. K. (1981): *The Hunters or the Hunted?: An Introduction to African Cave Taphonomy*. University of Chicago Press, Chicago.
- Bury, D., Langlois, N., Byard, R. (2012): Animal-related fatalities – Part I: Characteristics autopsy findings and variable causes of death associated with blunt and sharp trauma. *Journal of Forensic Sciences* 57 (2), 370–274.
- Cabrera, V. (1984): *El yacimiento de la cueva de El Castillo (Puente Viesgo, Santander)*. Bibliotheca Praehistorica Hispana, CSIC, Madrid.
- Camarós, E., Cueto, M., Lorenzo, C., Villaverde, V., Rivals, F. (2015): Large carnivore attacks on hominins during the Pleistocene: A forensic approach with a Neanderthal example. *Archaeological and Anthropological Sciences* 8 (3), 635–646.
- Cheney, D. L., Wrangham, R. W. (1987): Predation. En B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (eds.), *Primate societies*. Chicago University Press, Chicago, 227–239.
- Conrad, L. (1992): Cougar attack: case report of a fatality. *Journal of Wilderness Medicine* 3, 387–396.
- Corbett, J. (1944): *Man-eaters of Kumaon*. Oxford University Press, Delhi.
- Corbett, J. (1954): *The temple tiger*. Oxford University Press, Oxford.
- Cueto, M., Camarós, E., Castaños, P., Ontañón, R., Arias, P. (2016): Under the skin of a lion: Unique evidence of Upper Paleolithic exploitation and use of cave lion (*Panthera spelaea*) from the Lower Gallery of La Garma (Spain). *PLOS ONE*. doi: 10.1371/journal.pone.0163591.
- Chapenoire, S., Camiade, B., Legros, M. (2001): Basic Instinct in a Feline. *The American Journal of Forensic Medicine and Pathology* 22(1), 46–50.
- Chum, M., Pui NG, W. (2011): Traumatic tiger attack. *Journal of Neurosurgery Pediatrics* 8, 530–534.
- Díez, J. C., Pérez, S., Martínez, J. (2010): Restos de neandertales y hiénidos en la Península Ibérica. *Zona Arqueológica* 13, 230–243.
- Dusseldorp, G. L. (2011): Studying Pleistocene Neanderthal and cave hyena dietary habits: combining isotopic and archaeozoological analyses. *Journal of Archaeological Method and Theory* 18, 224–255.
- Eppinger, M., Baar, C., Linz, B., Raddatz, G., Lanz, Ch., Keller, H., Morelli, G., Gressmann, H., Achtman, M., Schuster, S. C. (2006): Who ate whom? Adaptive *Helicobacter* genomic changes that accompanied a host jump from early humans to large felines. *PLoS Genet* 2, 1097–1110.

- Haile-Selassie, Y., Asfaw, B., White, T. D. (2004): Hominid cranial remains from Upper Pleistocene deposits at Aduma, Middle Awash, Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology* 123, 1-10.
- Isbell, L. (1994): Predation on primates: Ecological patterns and evolutionary consequences. *Evolutionary Anthropology* 3 (2), 61-71.
- Kerbis Peterhans, J. C., Gnoske, T. P. (2001): The science of 'man-eating' among lions *Panthera leo* with a reconstruction of the natural history of the 'man-eaters of Tsavo.' *Journal of East African Natural History* 90, 1-40.
- Kojima, K. K., Furuta, Y., Yahara, K., Fukuyo, M., Shiwa, Y., Nishiumi, S., Yoshida, M., Azuma, T., Yoshikawa, H., Kobayashi, I. (2016): Population evolution of *Helicobacter pylori* through diversification in DNA methylation and interstrain sequence homogenization. *Molecular Biology and Evolution* 33 (11), 2848-2859.
- Livingstone, D. (1905) [1857]. *Journeys in South Africa, or Travels and Researches in South Africa*. The Amalgamated Press Ltd., Londres.
- Moodley, Y., Linz, B., Yamaoka, Y., Windsor, H. M., Breurec, S., Wu, J. Y., Maady, A., Bernhöft, S., Thiberge, J. M., Phuanukoonnon, S., Jobb, G., Siba, P., Graham, D. Y., Marshall, B. J., Achtman, M. (2009): The peopling of the Pacific from a bacterial perspective. *Science* 323, 527-530.
- Murmann, D. C., Brumit, P. C., Schrader, B. A., Senn, D. R. (2006): A comparison of animal jaws and bite mark patterns. *Journal of Forensic Science* 51 (4), 846-860.
- Murphy, I. G., Dempsey, M. P., Kneafsey, B. (2007): Tiger bite in captivity. *European Journal of Plastic Surgery* 30, 39-40.
- Nabi, D. G., Tak, S. R., Kangoo, K. A., Halwai, M. A. (2009a): Increasing incidents of injuries and fatalities inflicted by wild animals in Kashmir. *Injury* 40 (1), 87-89.
- Nabi, D. G., Tak, S. R., Kangoo, K. A., Halwai, M. A. (2009b): Injuries from leopard attacks in Kashmir. *Injury* 40 (1), 90-92.
- Neto, M. F. C., Neto, D. G., Vidal, H. V. (2011): Attacks by jaguars (*Panthera onca*) on humans in Central Brazil: report of three cases, with observation of a death. *Wilderness and Environmental Medicine* 22 (2), 130-135.
- Njau, J. K., Blumenschine, R. J. (2012): Crocodylian and Mammalian Carnivore Feeding Traces on Hominin Fossils from FLK 22 and FLK NN 3, Late Pliocene, Olduvai Gorge, Tanzania. *Journal of Human Evolution* 63, 408-417.
- Obermaier, H. (1925): *El hombre fósil*. Comisión de Investigaciones Paleontológicas y Prehistóricas, Madrid [reedición facsimilar comentada: El hombre fósil. Ediciones Istmo, Madrid, 1985]
- Packer, C., Ikanda, D., Kissui, B., Kushnir, H. (2005): Lion attacks on humans in Tanzania. *Nature* 436, 927-928.

- Patterson, J. H. (1925): *The Man-Eating Lions of Tsavo*. Field Museum of Natural History, Chicago.
- Pettitt, P. B. (1997): High resolution Neanderthals? Interpreting middle Palaeolithic intrasite spatial data. *World Archaeology* 29, 208-224.
- Prayson, M. J., Venkatarayappa, I., Srivastava, M., Northern, I., Burdette, S. D. (2008): Deep infection with *Mycoplasma arginini* in an open fémur fracture secondary to an African lion bite: A case report. *Injury Extra* 39 (7), 243-246.
- Rollins, C. E., Spencer, D. E. (1995): A fatality and the American mountain lion: bite mark analysis and profile of the offending lion. *Journal of Forensic Science* 40 (3), 486-489.
- Rosell, J., Baquedano, E., Blasco, R., Camarós, E. (2012): New insights on Hominid-Carnivore interactions during the Pleistocene. *Journal of Taphonomy* 3-4 (10), 125-128.
- Sala, N., Arsuaga, J. L., Martínez, I., Gracia-Téllez, A. (2014): Carnivore activity in the Sima de los Huesos (Atapuerca, Spain) hominin sample. *Quaternary Science Reviews* 97, 71-83.
- Sekhar, N. U. (1998): Crop and livestock depredation caused by wild animals in protected areas: the case of Sariska Tiger reserve Rajasthan, India. *Environmental Conservation* 25, 160-171.
- Straus, L. G. (1982): Carnivores and cave sites in Cantabrian Spain. *Journal of Anthropological Research* 38, 75-96.
- Treves, A., Naughton-Treves, L. (1999): Risk and opportunity for humans coexisting with large carnivores. *Journal of Human Evolution* 36, 275-282.
- Villaverde, V., Martínez Valle, R., Guillem, P., Fumanal, M. (1996): Mobility and the role of small game in the Middle Paleolithic of the central region of the Spanish Mediterranean: a comparison of Cova Negra with other Paleolithic deposits. En E. Carbonell y M. Vaquero (eds.), *The last neandertals, the first anatomically modern humans: a tale about the human diversity*. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, 267-288.
- Villaverde, V., Guillem, P. M., Martínez-Valle, R., Eixea, A. (2014): Cova Negra. En R. Sala (ed.), *Pleistocene and Holocene Hunter-Gatherers in Iberia and the Gibraltar Strait. The current archaeological record*. Universidad de Burgos y Fundación Atapuerca, 361-369.
- Yeakel, J. D., Patterson, B. D., Fox-Dobbs, K. , Okumura, M. M., Cerling, T. E., Moore, J. W., Koch, P. L., Dominy, N. J. (2009): Cooperation and individuality among man-eating lions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 19040-19043.
- Zuberbühler, K., Jenny, D. (2002): Leopard predation and primate evolution. *Journal of Human Evolution* 43 (6), 873-886.