

Gestión cinegética racional ligada a la praxis de la caza y la recolección.
¿Entelequia aristotélica o quimera?

Rational management of hunting and gathering: an aristotelian entelechy or a
chimera?

Juan Mario Vargas Yáñez

Departamento de Biología Animal. Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga. Campus de Teatinos, 29071 Málaga (España).

jmvy@uma.es

Miguel Ángel Farfán Aguilar

Departamento de Biología Animal. Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga. Campus de Teatinos, 29071 Málaga (España).

Biogea Consultores. Calle Navarro Ledesma 243, Portal 4, 3º C, 29010 Málaga (España).

mafarfanaguilar@hotmail.com

Jesus Duarte Duarte

Departamento de Biología Animal. Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga. Campus de Teatinos, 29071 Málaga (España).

Biogea Consultores, Calle Federico García Lorca 14, 29400 - Ronda (Málaga), España.

jddofitecma@gmail.com

John E. Fa

Senior Research Associate, Center for International Forestry Research (CIFOR), CIFOR Headquarters, Bogor 16115, Indonesia.

Professor of Biodiversity and Human Development, Division of Biology and Conservation Ecology, School of Science and the Environment, Manchester Metropolitan University, Manchester M1 5GD, UK

jfa949@gmail.com

RESUMEN: Gestión cinegética racional ligada a la praxis de la caza y la recolección. ¿Entelequia aristotélica o quimera? Desde los albores de su historia filogenética, el consumo de proteínas de origen animal ha tenido gran relevancia en la evolución de los humanos. La caza cooperativa representa una estrategia evolutiva estable a partir del momento en que los cazadores paleolíticos se especializan en la persecución de grandes animales. Todo este proceso implica la adopción de decisiones relacionadas con la gestión de la caza, algunas de las cuales siguen siendo utilizadas por los cazadores-recolectores contemporáneos. En estas sociedades que todavía practican la caza como medio de subsistencia, la composición de sus respectivas dietas y las técnicas de explotación empleadas son explicables bajo supuestos teóricos contenidos en la Teoría del Forrajeo Óptimo (TFO). Con objeto de poner a prueba dicha teoría, se han tomado en consideración cuatro decisiones que

implican la adopción de diferentes estrategias de gestión por parte de los cazadores-recolectores: I) qué comer, II) dónde y cómo buscar el alimento, III) cuáles son el tamaño y composición más adecuados del grupo de cazadores-recolectores y IV) qué pautas de manipulación y reparto de las presas son más eficientes. La TFO se ha puesto a prueba en diversas ocasiones y, en un alto porcentaje de los casos estudiados, sus predicciones se ajustan a lo observado en distintas sociedades cazadoras-recolectoras. Esto significa que la maximización de los rendimientos de captura a corto plazo es su principal preocupación, en lugar de comportarse como “depredadores prudentes” o realizar una selección pasiva de sus presas en función del tamaño, accesibilidad y abundancia de las mismas. Dicho comportamiento no niega que los cazadores-recolectores actúen como conservacionistas pero descarta que esa sea la principal preocupación de su modo de vida. No cabe duda de que los pueblos indígenas tienen un amplio conocimiento del medio, pero no está claro si lo utilizan para mantener un balance con la naturaleza o para ser cazadores más eficientes. Es más probable que la extracción sostenible se deba a una baja presión de caza en zonas donde abundan las presas, lo que constituye un epifenómeno en lugar de una estrategia deliberada de conservación. A tenor de los datos disponibles, seguir manteniendo el mito del salvaje ecológicamente noble es tan falaz como peligroso de cara a la solución de sus problemas presentes y futuros. Dicha concepción errónea deriva, en parte, de confundir sostenibilidad y conservación. No obstante, resulta oportuno recordar que las conclusiones derivadas de la presente revisión tienen un valor estrictamente académico y no justifican juicios morales improcedentes respecto a los derechos de los cazadores-recolectores.

PALABRAS CLAVE: aprovechamiento; conservación; recursos renovables; sostenibilidad; teoría del forrajeo óptimo

ABSTRACT: Rational management of hunting and gathering: an aristotelian entelechy or a chimera? Since the dawn of time, consumption of animal protein has been crucially important to the evolution of humans. Cooperative hunting is an Evolutionary Stable Strategy from the time when Palaeolithic hunters specialized in the pursuit of large animals. All this process involves taking decisions related to game management, some of which are still used by contemporary hunter-gatherers. In these societies, which still practice subsistence hunting, the composition of their diets and exploitation techniques employed are explicable by the theoretical underpinnings contained in the Optimal Foraging Theory (OFT). In order to test this theory, we have taken into account four decisions involving the adoption of different management strategies by hunter-gatherers: I) what to eat, II) where and how to look for food, III) which are the most appropriate size and composition of the group of hunter-gatherers and IV) which guidelines for handling and distribution of prey are more efficient. The OFT has been tested several times, and in a high percentage of cases studied, its predictions fit observations made in various hunter-gatherer societies. This means that maximizing catch yields in the short term is their main concern, rather than behaving as ‘cautious predators’ or passively select prey according to their size, accessibility and abundance. Such behaviour does not contradict the possibility that hunter-gatherers can act as conservationists, but discards the idea that this is the main focus of their way of life. There is no doubt that indigenous peoples have a wide knowledge of the environment, but it is unclear this knowledge is used to maintain a balance with nature or to be more efficient hunters. It is more likely that the presence of sustainable hunting of game is due to low hunting pressure in areas where animal prey is abundant, and thus an epiphenomenon rather than a deliberate strategy by hunters to conserve prey stocks. On the basis of available data, to continue to uphold the myth of the ‘ecologically noble savage’ is as fallacious as dangerous in the face of solving current and future problems. This misconception stems, in part, from the confusion of what is meant by sustainability and conservation. However, it should be noted that the conclusions drawn in this review are strictly academic and do not justify improper moral judgments about the rights of hunter-gatherers.

KEY WORDS: conservation; exploitation; optimal foraging theory; renewable resources; sustainability

Introducción

La alimentación carnívora es un carácter sinapomórfico para humanos y chimpancés, dentro de los primates superiores (Hominidae), aunque se perciben diferencias cualitativas y cuantitativas entre ambos grupos a nivel de la diversidad de especies capturadas, la frecuencia de ingesta y el modo de obtener, procesar y repartir las presas (Alvard, 2002). Esto significa que ya desde los albores de su

historia filogenética el consumo de proteínas de origen animal por mediación de la caza ha tenido gran relevancia en la evolución de los humanos (*Homo*), (de Heinzeling *et al.*, 1999; Stiner, 2002).

Hace al menos un millón de años que una fracción de los animales era ya directamente capturada por los homínidos (Potts, 1996; Walker y Shipman, 1996). El consumo de carroña o la caza aportan más calorías por unidad de tiempo de búsqueda que la recolección de productos vegetales (Hill, 1982). Hasta fechas recientes se pensaba que la carroña era la única fuente de proteínas de alta calidad para los primitivos cazadores-recolectores humanos (Binford, 1981; Blumenshine, 1987), al carecer de una tecnología apropiada para capturar presas vertebradas. No obstante, se conocen poblaciones de chimpancés (*Pan*) y babuinos (*Papio*) que cazan cooperativamente valiéndose de sus propias capacidades físicas (Stanford, 1998). Esto refuta el hecho de que el hombre no haya podido ser en sus orígenes un cazador social que compartiera las presas obtenidas, además de ladrón activo de carcasas como lo son otros carnívoros.

Los cazadores humanos han seguido un proceso evolutivo complejo. El bipedismo brindó mayor autonomía para la búsqueda y transporte de alimento, el desarrollo de la inteligencia favoreció en primera instancia el robo de carcasas a otros predadores, la formación de grupos que operaban de forma coordinada para acceder a presas de mayor tamaño, el desarrollo secuencial de útiles para faenar las carcasas y armas para defenderse y cazar, así como el establecimiento de reglas para el reparto equitativo de la carne obtenida (Stanford, 2001). La competencia con otros carnívoros podría haber inducido el incremento del tamaño corporal de los cazadores primitivos (Arsuaga *et al.*, 2014), la cooperación estratégica, los hábitos diurnos, la rápida manipulación de las presas y la captura selectiva de otras de menor tamaño, en paralelo a la expansión progresiva del neocortex y al perfeccionamiento de las habilidades cognitivas y de comunicación intragrupal (Van Valkenburgh, 2001; Pearce, Stringer y Dunbar, 2013).

La conversión de los primitivos cazadores oportunistas en sistemáticos predadores pudo haber tenido lugar en un escenario donde las presas óptimas eran abundantes y predecibles, la disponibilidad de otros alimentos resultaba escasa o impredecible y las capturas proporcionaban excedentes una vez cubiertas las necesidades de los propios cazadores (Rose, 2001). Una tal conversión requería la posesión de ciertas capacidades intelectuales para tomar decisiones, elaborar estrategias cooperativas, así como fabricar y manejar útiles para la captura y procesamiento de las presas. Estas características asimilan a Neandertales y modernos humanos (Pearce, Stringer y Dunbar, 2013), mientras que les separan del resto de primates incluidos los primitivos humanos (Hill, 1982; de la Rasilla y Straus, 2004).

La caza cooperativa representa una estrategia evolutiva estable a partir del momento en que los cazadores paleolíticos se especializan en la persecución de grandes animales (Boesch's, 1994), cuya captura sistemática es difícil de imaginar sin una adecuada tecnología y organización social (Hill y Hawkes, 1983; Stiner, 1991). Como consecuencia, el éxito venatorio da lugar al despiece de la presa, al transporte selectivo y al reparto de las partes más apetecibles antes de ser consumidas. Todo este proceso implica la adopción de decisiones relacionadas con la gestión de la caza que pueden ser constatadas a partir del registro fósil y, con las oportunas reservas, inferida a partir del comportamiento observado en los cazadores-recolectores actuales.

Admitir que el consumo de carne y la existencia de patrones comunes de aprovisionamiento asimilan a primitivos humanos y cazadores-recolectores recientes, en modo alguno presupone que las similitudes priman sobre las diferencias (Stiner, 2002). Estudios bien documentados muestran marcadas divergencias a nivel de capacidades, estrategias y requerimientos energéticos entre unos y

otros (Stiner, 1994; 2002; Mellars, 2004; Grayson y Delpech, 2006; Faith, 2008; Snodgrass y Leonard, 2009). A tenor de esta evidencia, en el presente ensayo se abordarán dos aspectos muy concretos e interrelacionados, eludiendo de forma deliberada extrapolar los resultados a otras poblaciones y especies prehistóricas de homínidos:

1.- Analizar el conjunto de decisiones adoptadas por los cazadores-recolectores actuales para proveerse del alimento adecuado de forma eficiente.

2.- Determinar si las sociedades que dependen total o parcialmente de la caza y la recolección aplican medidas de gestión racional o conservación de los recursos, con objeto de garantizar su sostenibilidad y futuro aprovechamiento.

Estrategias de caza y recolección: premisas teóricas

La mejora y diversificación de la tecnología con fines cinegéticos aconteció en los últimos 75.000 años, lo que representa un salto cualitativo trascendental y establece marcadas diferencias respecto al modelo de caza practicado anteriormente. Los cazadores-recolectores contemporáneos, incluso en las sociedades menos tecnificadas, disponen de útiles para la caza que no eran empleados por poblaciones más primitivas (Marlowe, 2005). Actualmente se conocen al menos 478 sociedades de cazadores-recolectores cuyas fuentes de alimentación se basan en productos silvestres (> 90% de la dieta) (Marlowe, 2005), así como 62 países en los cuales el 20% de las proteínas consumidas proceden de animales silvestres (FitzGibbon, 1998; Nasi, Taber y Van Vliet, 2011).

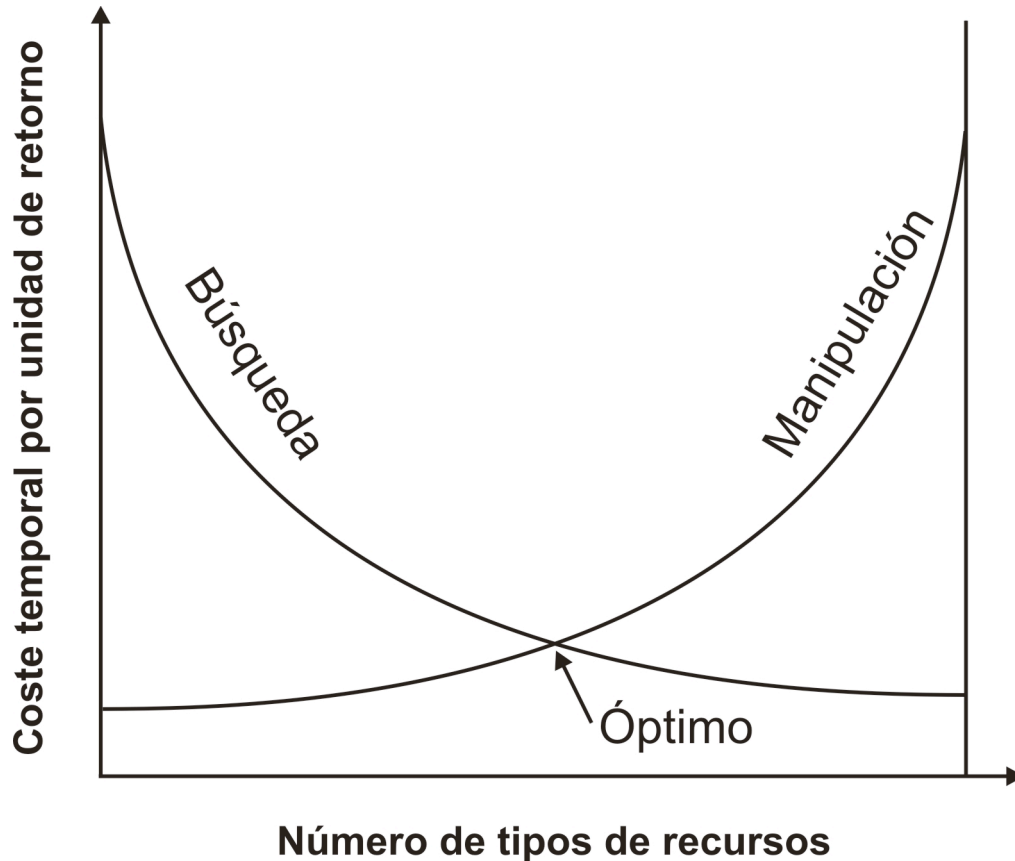
Sin embargo, la sofisticación de las técnicas de caza no es el único factor que influye en la explotación de las especies presa (Hill, 1982; Dusseldorp, 2012). Una razón determinante es que algunas especies son más rentables que otras. ¿Pero qué significa rentabilidad? ¿Mayor tamaño, mayor abundancia, mayor accesibilidad, menor peligro o coste de adquisición, mejores cualidades nutritivas? La respuesta depende de una serie de circunstancias cuya principal limitación, en cualquier caso, no es necesariamente material o logística.

Las estrategias de caza-recolección utilizadas por poblaciones humanas particulares, así como las causas que determinan la composición de sus respectivas dietas y las técnicas de explotación empleadas, son explicables bajo supuestos teóricos contenidos en la teoría del forrajeo óptimo (TFO) (Belovsky, 1987). La TFO asume que las presas de un depredador son distintas entre sí, en términos de la energía que le reportan y del tiempo que el depredador debe emplear en la manipulación de cada una de ellas. La TFO es un corolario de la teoría de la selección natural, ya que se maximiza la eficacia biológica durante la actividad de forrajeo (Stephens y Krebs, 1986).

Dicha teoría parte de la asunción de que los cazadores-recolectores adoptan decisiones, a corto plazo, encaminadas a maximizar los rendimientos derivados de las capturas (Alvard, 1993) y que dicha optimización puede ser cuantificada en forma de energía (calorías) obtenida al cabo del lance cinegético. Cada especie presa tiene un valor singular, ya que posee un tamaño determinado, se distribuye de forma heterogénea en el tiempo y en el espacio, su densidad no es constante, su abundancia es limitada y requiere un costo para localizarla, perseguirla, darle caza y procesarla antes de ser consumida. De acuerdo con las predicciones de esta teoría, los cazadores eligen aquellas especies que son óptimas para su dieta y evitan aquellas otras que no lo son, independientemente de su densidad y parcialmente de su tamaño (Stephens y Krebs, 1986). Tres variables básicas intervienen en el modelo: 1) la tasa de encuentro de cada presa ($1/t$), 2) el tiempo de manipulación que cada una

requiere (persecución + captura + procesamiento + transporte) y 3) la energía neta media que proporciona (calorías/hora de manipulación) (Figura 1).

Figura 1. Representación gráfica de la Teoría del Forrajeo Óptimo (TFO).



Las dos curvas indican diferencias de coste en el tiempo de búsqueda y manipulación de alimentos, así como la dieta óptima correspondiente al punto de corte de ambas funciones. Tomado y modificado a partir de Stephens y Krebs (1986).

En un contexto evolutivo, el forrajeo óptimo pudo originarse como consecuencia de una diversificación de la dieta, forzada por el agotamiento de los recursos básicos hasta entonces utilizados, a causa del incremento demográfico humano o de un deterioro ambiental (Zeder, 2012). Una tal decisión deriva de una reducción de la eficiencia de forrajeo y requiere una cuidadosa selección de presas alternativas para compensarla (Smith, 1983). Para ello ha de cumplirse que la tasa neta de energía que proporciona cualquier nueva presa supere la tasa media de las que formaban parte de la dieta óptima (Hawkes y O'Connell, 1992).

La TFO puede ser aplicada de dos formas distintas:

a) para construir modelos hipotético-deductivos que permitan comparar el aprovisionamiento óptimo de especies predicho frente al observado.

b) para elaborar modelos inductivos explicativos de las decisiones tomadas por los grupos de cazadores-recolectores con el fin de maximizar los réditos derivados de su actividad.

La TFO no excluye que determinadas decisiones tengan finalidades distintas a la aquí planteada, como obtención de pieles, nutrientes esenciales para la salud, productos de interés para cubrir otras necesidades, prestigio social, reducción de riesgos o ánimo de lucro, por ejemplo (Jones, 2004; Winterhalder y Kennett, 2006). Un tal comportamiento no refuta las predicciones establecidas porque son casos particulares de una estrategia global cuyo objetivo, a largo plazo, es la rentabilización de las capturas en términos energéticos con el menor esfuerzo y riesgo posible. Para poner a prueba la TFO se han tomado en consideración cuatro decisiones que implican la adopción de diferentes estrategias (gestión) por parte de los cazadores recolectores: I) qué comer, II) dónde y cómo buscar el alimento, III) cuáles son el tamaño y composición más adecuado del grupo de cazadores-recolectores y IV) qué pautas de manipulación y reparto de las presas son más eficientes.

Alternativamente se han propuesto otras dos hipótesis que implican patrones de comportamiento diferentes:

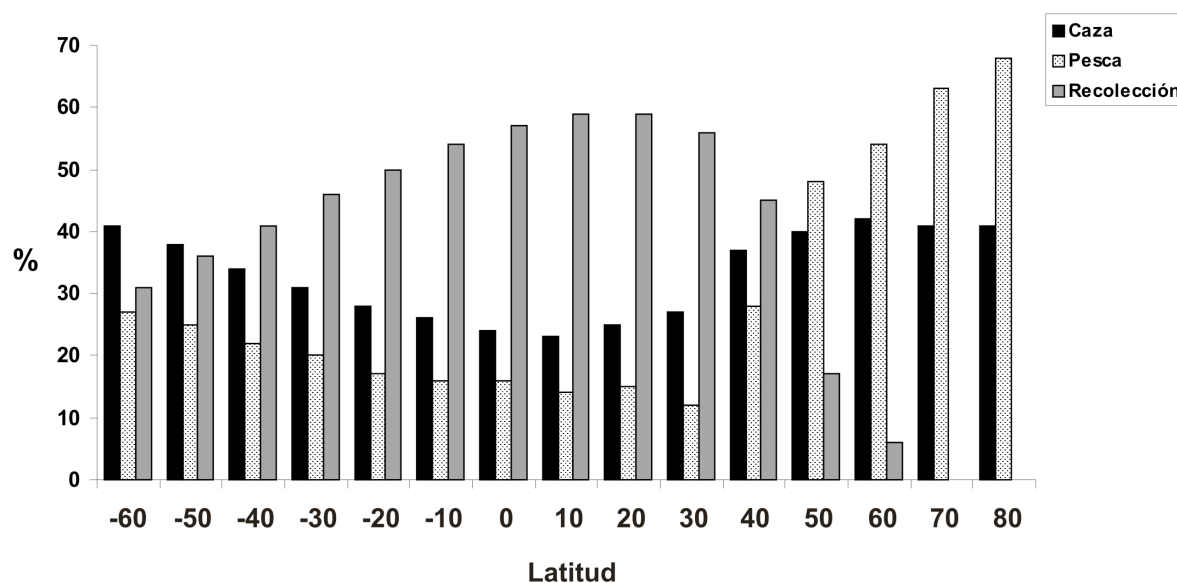
a) **Teoría del predador prudente** o depredador inteligente de Slobodkin (1974). El objetivo prioritario de los cazadores no consiste en la maximización inmediata de los rendimientos de caza, sino en la sostenibilidad de los recursos a medio y largo plazo. Esto implica que una especie dejará de cazarse y un territorio de ser visitado cuando la densidad poblacional caiga por debajo de un determinado umbral de riesgo. Tal comportamiento garantiza la sostenibilidad de las especies presa e implica la polarización de las capturas hacia otras especies más abundantes, lo que puede traer consigo el cambio del territorio habitual de caza por otro más favorable. Esta hipótesis entronca con el concepto “Ecologically noble savage”, redefinido por Redford (1991) y asumido por un sector de conservacionistas y antropólogos. Postula que los grupos de cazadores recolectores viven en armonía con la naturaleza y se comportan como predadores prudentes, basándose en el profundo conocimiento que poseen de su entorno y que culturalmente transmiten de generación en generación (Alvard, 1993; Hame, 2007).

b) **Teoría de la selección pasiva de presas** (Blondel, 1967). Las especies que forman parte del espectro alimentario deben cumplir tres requisitos: tamaño, accesibilidad y abundancia adecuados. Según esta hipótesis, no existe un orden de preferencia en relación a las presas que cumplen estas tres condiciones, sino un aprovechamiento oportunista de las mismas en función de su disponibilidad espacio-temporal. A diferencia de lo que predice la TFO, la abundancia o fácil acceso a una presa puede compensar su tamaño subóptimo y ser capturada, en lugar de rehusar a ello en favor de la búsqueda de otras presas energéticamente más rentables. Por otra parte, la selección pasiva de presas no está condicionada o dirigida por criterios de conservación de las especies que forman parte de la dieta, sino por mero oportunismo.

Selección de presas

La composición de la dieta humana está extrínsecamente condicionada por factores biogeográficos y ecológicos. En los climas más fríos del planeta predomina la caza y la pesca sobre la recolección de productos vegetales, hasta el punto de que el consumo de vegetales es inferior al 50% por encima de 40° de latitud (Mussi, 2007) (Figura 2). Además, las especies diana varían con la latitud y el tipo de hábitat. Dichas variaciones son tan importantes entre las sociedades cazadoras-recolectoras que, desde un punto de vista trófico, se asemejan más a especies distintas que a poblaciones conspecíficas (Marlowe, 2005). Esta acomodación de la dieta a la oferta regional y local es propia de especies predatoras que tienen una amplia distribución geográfica.

Figura 2. Tendencias latitudinales en el uso de la caza, la pesca y la recolección como medio de subsistencia. Tomado y modificado a partir de Marlowe (2005).



Si se aplica la TFO, los cazadores seleccionarán entre todas las presas posibles aquellas que minimizan el coste de localización y manipulación, a la vez que maximizan la cantidad de energía que proporcionan (ver sección anterior). Esto implica la existencia de una o varias especies que serán preferentemente buscadas y capturadas, en función de su disponibilidad, tamaño y facilidad de manipulación (Dusseldorp, 2012). Sin embargo, con frecuencia se ha constatado desviaciones del patrón esperado (modelo de la ampliación de la dieta), cuando la densidad de las especies más apetecibles decrece (Madsen y Schmitt, 1998), lo que deriva hacia el consumo de otras menos apreciadas pero más accesibles y abundantes. Esto puede suponer un cambio de prelación de las especies dentro del lote óptimo o la incorporación de nuevas especies presa (Marín-Arroyo, 2009). Dicho cambio está gobernado por la disponibilidad de las especies preferentes, que siempre serán perseguidas por los cazadores aun cuando la tasa de encuentro sea baja, y es reversible si la densidad poblacional de las mismas se recupera. Esto apoya el desarrollo de una estrategia dinámica y flexible de forrajeo predicha por la TFO. En general la especialización alarga el tiempo de búsqueda de las presas pero reduce el tiempo de manipulación, en contraposición a lo que sucede cuando la dieta se amplía por los motivos indicados. En este último caso resulta más eficiente mejorar las técnicas de manipulación postmortem (procesamiento) que las de búsqueda, persecución y captura (Hawkes y O'Connell, 1992).

Los ejemplares que forman parte del lote óptimo de especies también son objeto de una selección intraespecífica predicha por la TFO. Machos y hembras tenderán a ser capturados de forma indistinta y proporcional a su abundancia en el medio, excepto cuando el dimorfismo sexual de la especie es acusado, y convierte en más rentable la captura de uno u otro sexo por su mayor tamaño, o cuando unos poseen mejor condición física que otros. Asimismo, los adultos tienen mayor valor intrínseco que los jóvenes y las crías, salvo cuando el tamaño de los inmaduros es equiparable al de los

adultos de otras especies diana (Alvard, 1998), como sucede por ejemplo en el caso de los Piro respecto a tapires (*Tapirus terrestris*) y capibaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) (Alvard, 1995).

Selección del lugar de forrajeo

A escala regional, el alimento disponible no se reparte equitativamente por todo el territorio y su abundancia fluctúa a lo largo del ciclo anual. Por tanto, de acuerdo con las predicciones de la TFO, es necesario decidir qué área resulta más rentable en términos de distancia, período anual y abundancia de presas, y por cuánto tiempo deben permanecer en ella los cazadores-recolectores. Murdock (1967) distingue cuatro patrones distintos de comportamiento en una muestra de 168 sociedades cazadoras-recolectoras, en función de la movilidad:

1.- Bandas completamente migratorias o nómadas (75% en zonas ecuatoriales, 64% en zonas semitropicales, 42% en zonas boreales, 10% en zonas templadas y 8% en zonas templadas-frías).

2.- Comunidades seminómadas, cuya movilidad es interrumpida por períodos de permanencia en campamentos estables.

3.- Comunidades semisedentarias, donde la tendencia a permanecer ligados a un campamento prima sobre las fases de movilidad.

4.- Comunidades sedentarias. Aquellas que viven fijadas a un territorio durante todo el año.

De forma sintética cabe distinguir dos estrategias dominantes: la que implica el desplazamiento de los consumidores en busca de los recursos (forrajeadores) y la que se basa en el transporte total o parcialmente de dichos recursos a los consumidores (recolectores) (Binford, 1980). La mayoría de los grupos forrajeadores son poco numerosos, bastante móviles, especialmente en los climas templados, y el número medio de desplazamientos anuales se cifra en torno a siete (Marlowe, 2005). Generalmente el nomadismo implica una utilización cíclica y predecible de distintos recursos a lo largo del año. En hábitats favorables, donde la abundancia de alimento puede soportar una mayor densidad poblacional, los grupos locales tienden a mantener constante su tamaño, en torno a treinta individuos para evitar conflictos internos y fisiones, y a reducir la movilidad del grupo (Marlowe, 2005).

El modelo recolector es más evolucionado y se basa en un campamento fijo desde donde salen y al que regresan las partidas de caza. Esta estrategia la siguen, por ejemplo, los ¡Kung (Binford, 1980). En algunos casos las partidas de caza utilizan campamentos móviles durante varios días. En ambas situaciones el esfuerzo cinegético tiende a concentrarse en torno al núcleo habitado (Ohl-Schacherer *et al.*, 2007; Smith, 2008) y suele provocar un empobrecimiento del área periférica inversamente proporcional a la distancia recorrida por los cazadores (Alvard, 1994; 1998; Muchaal y Ngandjui, 1999). Por otra parte, los factores implicados en dicho empobrecimiento tienen relación directa con el tamaño de la población humana y su distribución espacial, el tipo de armamento utilizado y el número medio de capturas anuales por cazador (Levi *et al.*, 2011).

La utilización de armas de fuego ejerce mayor impacto sobre las presas que el incremento del tamaño poblacional de los grupos que utilizan una tecnología más rudimentaria para cazar (Levi *et al.*, 2011). Sin embargo, no suele traducirse en un aumento de la distancia recorrida en pos de las presas más valiosas, sino en un cambio de estrategia basado en la persecución de presas alternativas dentro del territorio habitual de caza (Alvard, Robinson, Redford y Kaplan, 1997; Peres y Lake, 2003; Ohl-Schacherer *et al.*, 2007; Smith, 2008). Esta situación puede verse alterada cuando la existencia de

carreteras y ríos favorece el transporte motorizado, ya que permite recorrer mayores distancias en menos tiempo que caminando (Souza-Mazurek *et al.*, 2000).

En climas templados la movilidad individual varía entre 14 km para los hombres y 9,5 para las mujeres (Marlowe, 2005). El almacenamiento de comida se da cuando la temperatura efectiva (medida simultánea de la cantidad total y de la distribución anual de la radiación solar) es inferior a los 15°. Dicho comportamiento no tiene lugar entre las bandas forrajeadoras. Por consiguiente, la movilidad no está necesariamente relacionada con la abundancia o escasez de alimento, si bien hay una tendencia a reducir el número de desplazamientos. El sedentarismo puede ser producto de abundancia local de recursos en el contexto de una escasez regional (Nelly, 1995) y propicia la defensa territorial de los recursos, la domesticación y la caza de grandes animales (>40 kg) que no merece la pena criar (Alvard y Kuznar, 2001). La caza como actividad prioritaria propicia el incremento del área de campeo y la movilidad, mientras que la pesca se asocia con un mayor sedentarismo. Por otra parte, la movilidad, junto al control de la natalidad y el empleo de técnicas de subsistencia encaminadas a incrementar la productividad de los recursos (gestión del medio, agricultura y ganadería), son decisiones adoptadas para no superar la capacidad de carga regional (Zeder, 2012).

Tanto forrajeadores como recolectores tienen que tomar decisiones acerca de la elección del territorio de caza. De acuerdo con la TFO, dicha elección está condicionada por la disponibilidad y abundancia de presas óptimas. Por consiguiente, la predicción apunta hacia las zonas más ricas, abandonando el lugar cuando los beneficios están por debajo de la media de los obtenidos en otros parches (Alvard, 1995). Se ha constatado que existe una relación inversa entre el número de desplazamientos que realizan los forrajeadores a lo largo del año y la distancia media que existe entre los parches que visitan. Por tanto, la distancia entre parches juega un papel muy importante. Alvard (1994) constató que la presión de caza de los Piro (recolectores) era mayor en los alrededores del poblado. Como consecuencia, la tasa media de retorno se cifraba en 0,98 kg/h a una distancia no superior a 4 km de los asentamientos y de 3,18 kg/h entre 4-8 km. Distancias superiores no parecen ser recorridas, incluso existiendo zonas óptimas de caza, ya que el costo energético de los desplazamientos y transporte de las presas no compensa los rendimientos cinegéticos obtenidos.

Caza grupal *versus* individual

La caza grupal permite la obtención de más y mayores presas y, en general, el incremento del éxito cinegético (Kaplan, Hooper y Gurven, 2009). Además, reduce el riesgo de enfrentamiento con animales peligrosos, posibilita la emboscada de rebaños o facilita el aislamiento de individuos gregarios. La caza cooperativa es habitualmente practicada por cazadores-recolectores tan diferentes como !Kung, Pigmeos Mbuti e Inujjamiut, por ejemplo (Alvard, 1999). Packer y Ruttan (1988) sostienen que la caza cooperativa se produce cuando favorece la probabilidad de encuentro o captura de presas óptimas y compensa el tener que repartirlas, lo que se inscribe dentro de las predicciones de la TFO. De hecho, se ha constatado una relación inversa entre la tasa de éxito cinegético y el tamaño de las presas. Entre los Ache y Hadza la tasa de éxito frente a presas cuyo peso alcanza o supera los 40 Kg es diez veces menor que la obtenida para presas inferiores a 10 kg, y cinco veces inferior para los !Kung (Hawkes, 2001). Los beneficios que proporciona la caza colectiva han sido cuantificados para los cazadores Lamalara de ballenas, los cuales obtienen 3 kg de carne/persona/hora de caza colectiva frente a 0,39 kg pescando en solitario especies de menor tamaño (Alvard, 1999; 2001).

La caza es una actividad eminentemente masculina y la división de tareas entre los sexos es quizás tan antigua como el propio hombre (de Heinzelin *et al.*, 1999). Tener un campamento fijo

tiene la ventaja añadida de que los jóvenes no lactantes permanecen en él mientras la madre recolecta, lo que no implica que la fertilidad de los grupos móviles sea menor que la de los sedentarios (Hill y Hurtado, 1996). No obstante, cuando los grupos son muy reducidos, generalmente menos de diez personas, se acrecienta el papel igualitario de hombres y mujeres en la búsqueda y obtención de los recursos (Binford, 1980). Esta homogeneización de tareas ha podido verse favorecida, además, por el uso de útiles que reducen el riesgo (redes, lazos) y el empleo exclusivo de la fuerza para capturar determinado tipo de presas. Este es el caso, por ejemplo, de los pigmeos Aka (Hewlett, 1992).

En cualquier caso, parecen primar las estrategias complementarias sobre las igualitarias entre ambos sexos, lo que proporciona un papel activo a hombres y mujeres pero de distinta naturaleza (Hurtado y Hill, 1992; Hawkes, 1993). En determinadas circunstancias los hombres tienden a perseguir presas de difícil adquisición que incrementan su estatus social y la dependencia de otros miembros que no son activos cazadores, mientras que las mujeres se centran en la recolección de productos que implican menor esfuerzo pero aseguran el aporte diario de alimento (tubérculos en muchos casos: Speth, 2010) tanto para ella como para su descendencia (Hawkes, O'Connell y Rogers, 1997). Esto es consecuencia del ajuste individual del comportamiento en función de la edad, sexo y estatus reproductivo de los miembros del grupo, cuyo tamaño, por otra parte, resulta ser sumamente variable. Dicha variación está condicionada por la forma en que se distribuyen los recursos en el medio y por su abundancia.

La mejora tecnológica (veneno, arco y flecha, armas de fuego) ha favorecido el incremento de la caza individual o al menos, la reducción del tamaño de los grupos cazadores, como se ha comprobado en el caso de los Hadza. Como corolario, la probabilidad de cooperación declina cuando la captura de las presas no requiere la participación necesaria de terceros (Scheel y Packer, 1991).

Estrategias de manipulación y reparto de las capturas

Las estrategias de manipulación de las capturas dependen de la tecnología empleada y de los usos y costumbres de los cazadores-recolectores (Bright, Ugan y Hunsaker, 2002), lo que incide en el balance energético que proporcionan tanto a cazadores como al resto del grupo. La caza cooperativa suele estar estrechamente vinculada al reparto de los beneficios obtenidos, es común aunque no exclusiva entre los cazadores-recolectores que no almacenan alimento (Binford, 1980) y se centra en las grandes presas que son inaccesibles para un cazador solitario. Ejemplos de caza cooperativa y reparto de la carne acopiada son abundantes (Hawkes, 1990) y están bien estudiados en !Kung, Pigmeos Mbuti, Aché, Hadza e Inujjamiut, por ejemplo. Las capturas de pequeño tamaño suelen ser propiedad del cazador y no se comparten, aunque existen excepciones como en el caso de los Hadza (Hawkes, 2001).

El reparto de alimentos está asociado al igualitarismo social y tiene como beneficio la reducción del riesgo de desnutrición o mortalidad (Kaplan, Hill, Lancaster y Hurtado, 2000). El reparto puede ser equitativo entre cazadores y restantes miembros del clan o beneficiar más a unos que a otros según acuerdos previamente pactados (Barnes, 1996; Wiessner, 1996). El primer caso es frecuente entre los recolectores tropicales; los cazadores generalmente no controlan el reparto de la carne de las grandes presas, ya que suelen ser consideradas un bien comunal al que tienen acceso también quienes no han participado en el lance cinegético (Hawkes, 2001).

Desde el punto de vista cooperativo cabe distinguir dos situaciones diferentes, ninguna de las cuales puede considerarse verdaderamente altruista (Alvard, 2001): el mutualismo y la reciprocidad.

El mutualismo proporciona beneficios inmediatos y equivalentes a quienes lo practican, puesto que se basa en un intercambio simultáneo de bienes. La TFO suele invocar esta estrategia para resaltar las ventajas de la caza cooperativa. Dicha estrategia abarca tanto a la cooperación sinérgica como a la cesión de productos marginales o excedentarios. Rígidas normas previenen la aparición de individuos parásitos.

La reciprocidad consiste en un intercambio no simultáneo de recursos e implica un costo a corto plazo para una de las partes. Reduce el riesgo que provoca la desaparición de recursos en ambientes estocásticos, pero favorece la posibilidad de que algunos individuos se dediquen sistemáticamente a la obtención de beneficios sin contribuir a su generación. Este comportamiento se da, por ejemplo, en el seno de bandas Inuit.

Mutualismo y reciprocidad no forman parte de las predicciones explícitas de la TFO. No obstante, en tanto que incentivan la adquisición de presas energéticamente rentables que de otro modo serían inaccesibles para cazadores solitarios, cabe asumir que ambos tipos de comportamiento favorecen la inclusión de determinadas presas dentro del lote óptimo de especies, en detrimento de otras más pequeñas o de más fácil adquisición pero menos rentables.

El hecho de que la caza colectiva no se traduzca en mayores cantidades de carne para los cazadores que para el resto del grupo queda compensado por la obtención de otro tipo de beneficios como, por ejemplo, reputación. Este público reconocimiento permite la elección de esposas más trabajadoras, que paren antes y crían mejor a sus hijos (Blurton-Jones, Hawkes y O'Connell, 1997), así como ser considerado un vecino y aliado deseable (Hawkes, 2001).

Observaciones empíricas en apoyo de la TFO

La TFO y la de la selección pasiva de presas preconizan la maximización de beneficios nutricionales a corto plazo, a diferencia de la teoría del predador prudente que predice una limitación de uso de las presas y territorios más vulnerables para evitar su agotamiento. La principal diferencia entre las dos primeras teorías reside en el costo de manipulación; el forrajeo óptimo lo contempla como elemento determinante en la configuración del lote de especies cinegéticas, mientras que la selección pasiva no lo toma en consideración.

A pesar de que las tres teorías son radicalmente distintas y sus predicciones diferentes, los datos empíricos recogidos sobre el terreno no siempre son fácilmente interpretables a la luz de los tres supuestos teóricos. Por ejemplo, el hecho de que el espectro alimentario de un determinado grupo se nutra básicamente de cuatro hipotéticas especies puede ser debido a:

- que se trata de las especies más rentables y fáciles de manipular,
- que son las más abundantes y accesibles,
- que no manifiestan tendencias demográficas regresivas que aconsejen dejar de cazarlas.

Por consiguiente, resulta necesario disponer de información complementaria para determinar si el modelo de caza estudiado se adecúa significativamente a las predicciones de cualquiera de los tres supuestos posibles o, en su defecto, ser cautos a la hora de interpretar los resultados. Téngase en cuenta que dicha interpretación con frecuencia escapa del ámbito estrictamente científico y adquiere connotaciones sociopolíticas y morales acerca del papel que han desempeñado y desempeñan las

sociedades cazadoras-recolectoras en el medio que habitan, así como se han utilizado para defender o cuestionar si dichas sociedades viven en armonía con la naturaleza y, por lo tanto, son los mejores garantes de su conservación (salvajes ecológicamente nobles, utilizando el malsonante término acuñado por Redford (1991)).

En el presente trabajo no se pretende entrar en una polémica de naturaleza ética sino reunir datos recogidos por distintos investigadores que, desde un punto de vista académico, permitan arrojar luz sobre esta cuestión. Sea cual sea el resultado, el derecho de los pueblos indígenas a habitar la tierra de sus antepasados queda fuera de toda duda y la pertinencia de emitir juicios morales sobre su forma de comportamiento no forma parte del objetivo de esta discusión.

La TFO se ha puesto a prueba en diversas ocasiones y, en un alto porcentaje de los casos estudiados, sus predicciones se ajustan a lo observado en distintas sociedades cazadoras-recolectoras (véase revisión de Alvard, 1998, por ejemplo). Esto significa que la maximización de los rendimientos de captura a corto plazo es la principal preocupación de muchos cazadores indígenas. Precisamente Alvard (1995) ha demostrado que los Piro no seleccionan edad o sexo de sus presas para minimizar el impacto sobre ellas sino que actúan según la TFO. De hecho, tienden a perseguir animales con peso superior a 4-5 kg y no cazan selectivamente machos viejos sino adultos en edad reproductiva porque son los más abundantes. Todo ello se traduce en la elección de un lote óptimo de especies, que muchas veces no son las más abundantes ni las más accesibles sino las más fáciles de manipular, lo cual refuta que se guíen por una selección pasiva de sus presas. Un tal comportamiento es compatible con dos asunciones evolutivas de la TFO: a) una buena alimentación incrementa la supervivencia y fertilidad de los individuos y b) reduce el tiempo de forrajeo a favor de otras actividades que benefician a la eficacia biológica (Alvard, 1988). Dicho comportamiento no niega que los cazadores-recolectores actúen como conservacionistas pero descarta que esa sea la principal preocupación de su *modus vivendi*. Lo que parece estar claro es que TFO y conservación parecen excluirse a largo plazo (Alvard, 1995).

Conservación y sostenibilidad

Dilucidar si la actitud conservacionista racional de las sociedades cazadoras-recolectoras es una entelequia aristotélica (actuación encaminada hacia un fin intrínseco) o una quimera (lo que imaginariamente se propone como verdadero sin serlo) no es tarea sencilla, incluso manejando datos objetivos. El problema es de naturaleza semántica y conceptual, lo cual posibilita el uso ideológico del concepto conservación en defensa de posturas opuestas.

Para evitar ambigüedades, aquí se asume como conservación cualquier decisión racional de subsistencia que tiene un costo a corto plazo para quienes la implementan, con vistas a mantener la sostenibilidad de los recursos a largo plazo (Alvard, 1993). La conservación implica la manipulación deliberada del ambiente para favorecer la producción de recursos (Balée y Erickson, 2006) o la restricción de la actividad cinegética sobre presas en declive y territorios depauperados. Aparentemente es la intencionalidad y no los resultados la que caracteriza la actitud conservacionista, pero prácticamente no es así ya que tanto una como otras tienen que ser concomitantes.

Determinadas sociedades cazadoras-recolectoras consideran que los recursos son inextinguibles y que dependen de la generosidad de fuerzas sobrenaturales. El comportamiento ético individual y colectivo propicia la existencia de caza y la desviación de la norma es la que provoca su carencia, en cuyo caso resulta necesario implementar rituales mágicos expiatorios para aplacar la ira de los

espíritus (Krech, 1999; Hames, 2007). Es innegable que estas sociedades adecúan su conducta al mantenimiento de la caza en sus territorios pero, en puridad, no se les puede considerar conservacionistas pragmáticos, entre otras razones porque suelen ser conscientes de que la sobreexplotación es perjudicial. Tampoco cabe interpretar los tabúes como una forma primitiva de protección porque, salvo excepciones (Ross, 1978), su origen no suele tener relación directa con la conservación de especies o lugares sobreexplotados sino con mitos culturales (Alvard, 1998).

El hecho de vivir en armonía con la naturaleza no refleja necesariamente una actitud conservacionista (Alvard, 1998), como sostenían muchos antropólogos entre los años 1960-80 (FitzGibbon, 1998). Muchas poblaciones de cazadores-recolectores se mantienen en equilibrio con sus presas porque no las cazan hasta extinguirlas. Pero esto no es una meta fijada de antemano sino una consecuencia de otros factores (Alvard, 1995), efecto que ha sido bautizado por Hunn (1982) como epifenómeno conservacionista. El equilibrio con el medio ambiente puede surgir de la baja densidad poblacional humana, limitada tecnología y alta movilidad. Por eso no resulta contradictorio que Borgerhoff y Coppolillo (2005) encuentren una correlación positiva entre la presencia de pueblos nativos de baja demografía y zonas de alta diversidad.

La sostenibilidad es posible aun en ausencia de una actitud conservacionista cuando la tasa de extracción no supera la tasa intrínseca de crecimiento de las poblaciones objeto de caza. La vulnerabilidad de las especies, el número de capturas y el tamaño de la población de consumidores son factores a tomar en consideración (Alvard, Robinson, Redford y Kaplan, 1997). De ahí que, en la práctica, la sostenibilidad dependa del comportamiento del cazador y de la especie presa, puesto que son los que determinan el número y tipo de animales recolectados (FitzGibbon, 1998). Por tanto, TFO y sostenibilidad son compatibles cuando la sobreexplotación es espúrea.

Actualmente prevalece la idea de que muchas sociedades tradicionales han sobreexplotado a sus presas y deteriorado el hábitat (Diamond, 1988; Alvard, 1998). Según Krech (1999) hay pocas evidencias de conservación entre los nativos norteamericanos anterior al contacto con el hombre blanco y ninguna durante dicho período. Igualmente, la conservación entre los cazadores contemporáneos es rara y sólo se produce cuando las presas son valiosas y escasas, constituyen bienes privados (recursos abundantes y predictibles) y merece la pena defenderlos tanto a corto como a largo plazo (Alvard y Kuznar, 2001). Por otra parte, un estudio de Hames (1987) sobre diversos pueblos amazónicos no encuentra soporte a la hipótesis de la conservación: cuanto más diezmadas están las especies diana más tiempo se invierte en cazarlas (Siona-Secoya y Yanomamis, entre otros). Los Piro, por ejemplo, no evitan cazar especies vulnerables en zonas defaunadas si de paso las encuentran (Alvard, 1995). Esto no obvia la existencia de pruebas a favor de una conservación proactiva por parte de distintas sociedades cazadoras-recolectoras (Ohl-Schacherer *et al.*, 2007). Pero dichas pruebas son escasas y muy abundantes las que apuntan en sentido contrario (Smith y Wishnie, 2000). Una reciente revisión realizada sobre el tema (Hames, 2007) echa en falta argumentos empíricos en apoyo de un conservacionismo generalizado, concluyendo que la idea de conservación proactiva atribuida a los nativos es un mito.

No cabe duda de que los pueblos indígenas tienen un amplio conocimiento del medio, pero no está claro si lo utilizan para mantener un balance con la naturaleza o para ser cazadores más eficientes (Hames, 1987). Las causas de no conservación se atribuyen a que las especies presas son de libre adquisición (Hames, 1991; Smith, 1983) o al bajo impacto que provoca la caza sobre la biodiversidad del territorio, lo que no excluye que algunas especies se encuentren sobreexplotadas (Alvard, 1995).

Consideraciones finales

Resulta oportuno recordar que las conclusiones derivadas de la presente revisión tienen un valor estrictamente académico y no justifican juicios morales improcedentes. Porque no se trata de reflotar el dilema caza-conservación, sino de convertirlo en un binomio compatible donde todos somos parte del problema y conjuntamente debemos contribuir a su solución. De acuerdo con Peres (1994), limitarse a considerar a los pueblos indígenas como ecológicamente nobles es insuficiente si no se adoptan otras medidas complementarias, sin imposiciones y previo consenso.

La TFO nos permite entender cómo se comportan quienes dependen de la caza para la subsistencia. La historia nos ha enseñado que el progreso es necesario e inevitable pero tiene un costo ambiental si no se planifica adecuadamente. Seguir manteniendo el mito del salvaje ecológicamente noble es tan falaz como peligroso y en parte deriva de confundir sostenibilidad y conservación. ¿Acaso defender que son los mejores garantes del uso racional de los recursos no los está condenando involuntariamente a permanecer en un éxtasis cultural para evitar que el crecimiento poblacional, la modernización tecnológica y la adquisición de bienes de consumo a cambio de materias primas alteren el equilibrio, si circunstancial o voluntariamente entran en esta dinámica?

Cada vez quedan menos sociedades cazadoras-recolectoras aisladas y el contacto con el resto de la civilización se ha intensificado. Inevitablemente esto trae como consecuencia nuevos hábitos en las poblaciones indígenas inducidos por otras necesidades ajenas a su tradición. En muchos casos el modelo de caza subsistencial se ha visto desbordado por la emergencia de mercados externos que absorben toda la carne de monte que se les pueda aportar (Fa, Peres y Meeuwing, 2002; Fa *et al.*, 2015). En realidad quienes forman parte de estas redes de suministro son campesinos que han encontrado mayor rentabilidad en la venta de caza que en su explotación estricta para autoconsumo. Todo esto revela que el problema de la sobreexplotación cinegética, especialmente en las zonas tropicales, rebasa el entorno virtual de los cazadores-recolectores tradicionales. Estos últimos pueden verse inevitablemente abocados a padecer las consecuencias de la creciente escasez de presas o a integrarse como proveedores en la cadena comercial. Ambas opciones son indeseables ya que acentúan el problema de la sobreexplotación en lugar de zanjarlo o siquiera paliarlo.

Referencias

Alvard, M. S. (1993). Testing the “ecologically noble savage” hypothesis: Interspecific prey choice by Piro hunters of Amazonian Peru. *Human Ecology*, 21, pp. 355-387. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00891140>

Alvard, M. S. (1994). Conservation by native people: prey choice in a depleted area. *Human Nature*, 5, pp. 127–154. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02692158>

Alvard, M. S. (1995). Intraspecific prey choice by Amazonian hunters. *Current Anthropology*, 36, pp. 789-818. <http://dx.doi.org/10.1086/204432>

Alvard, M.S. (1998). Indigenous Hunting in the Neotropics: Conservation or Optimal Foraging? En: Caro, T. (ed.), *Behavioral Ecology and Conservation Biology*, pp. 474-500. Oxford University Press, Oxford.

Alvard, M. S. (1999). Mutualistic hunting. *The Early Human Diet: The Role of Meat Conference*. University of Wisconsin. Fecha de consulta: 12 de junio de 2014. Disponible en: http://www.researchgate.net/publication/2529796_Mutualistic_Hunting.

Alvard, M. S. (2001). Mutualistic hunting. En: Stanford, C. B. y Bunn, H. T. (eds.). *Meat-Eating and Human Evolution*. Oxford: Oxford University Press, pp. 261-278.

Alvard, M. S. (2002). Carcass ownership and meat distribution by big-game cooperative hunters. En: *Research in Economic Anthropology* (ed.). *Research in Economic Anthropology*. Emerald Group Publishing Limited, pp. 99-131.

Alvard, M. y Kuznar, L. (2001). Deferred Harvests: The Transition from Hunting to Animal Husbandry. *American Anthropologist*, 103, pp. 295-311. <http://dx.doi.org/10.1525/aa.2001.103.2.295>

Alvard, M. S., Robinson, J. G., Redford, K. H. y Kaplan, H. (1997). The sustainability of subsistence hunting in the Neotropics. *Conservation Biology*, 11, pp. 977-982. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.96047.x>.

Arsuaga, J. L., Martínez, I., Arnold, L. J., Aramburu, A., Gracia-Téllez, A., Sharp, W. D. *et al.* (2014). Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science*, 344, pp. 1358-1363. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1253958>.

Balée, W. y Rickson, C. (2006). Time, Complexity, and Historical Ecology. En: Balée, W. y Erickson, C. (eds.). *Time and Complexity in Historical Ecology: Studies in the Neotropical Lowlands*. New York: Columbia University Press, pp. 1-20.

Barnes, R. H. (1996). *Sea Hunters of Indonesia*. Oxford: Clarendon Press.

Belovsky, G. E. (1987). Hunter-gatherer foraging: A linear programming approach. *Journal of Anthropological Archaeology*, 6, pp. 29-76. [http://dx.doi.org/10.1016/0278-4165\(87\)90016-X](http://dx.doi.org/10.1016/0278-4165(87)90016-X)

Binford, L. R. (1980). Archaeology Willow Smoke and Dogs' Tails: Hunter-Gatherer Settlement Systems and Archaeological Site Formation. *American Antiquity*, 45, pp. 4-20.

Binford, L. R. (1981). *Bones: Ancient Men and Modern Myths*. New York: Academic Press.

Blondel, J. (1967). Reflexions sur les rapports entre predateurs et proies chez les rapaces. I. Les effects de la predation sur les populations de proies. *Terre et Vie*, 67, pp. 5-32.

Blumenshine, R. J. (1987). Characteristics of an early hominid scavenging niche. *Current Anthropology*, 28, pp. 383-407. <http://dx.doi.org/10.1086/203544>

Blurton-Jones, N. G., Hawkes, K. y O'Connell, J. F. (1997). Why do Hadza children forage? En: Segal, N. L., Weisfeld, G. E. y Weisfeld C. C. (eds.). *Genetic, Ethological and Evolutionary Perspectives on Human Development. Essays in Honor of Dr. Daniel G. Freedman*. Washington DC: American Psychological Association, pp. 279-313.

Boesch, C. (1994). Cooperative hunting in wild chimpanzees. *Animal Behavior*, 48, pp. 653-657. <http://dx.doi.org/10.1006/anbe.1994.1285>

Borgerhoff, M. y Coppolillo, P. (2005). *Conservation: Ecology, Economics, and Culture*. Princeton: Princeton Univ. Press.

- Bright, J., Ugan, A. y Hunsaker, L. (2002). The effect of handling time on subsistence technology. *World Archaeology*, 34, pp. 164-181. <http://dx.doi.org/10.1080/00438240220134304>
- de Heinzelin, J., Desmond, J., White, T., Hart, W., Renne, P., Wolde, G., Beyene, Y. y Vrba, E. (1999). Environment and Behavior of 2.5-Million-Year-Old Bouri Hominids. *Science*, 284, pp. 625-629. <http://dx.doi.org/10.1126/science.284.5414.625>
- de la Rasilla, M. y Straus, L. G. (2004). El poblamiento en la región cantábrica en torno al último Máximo Glacial: Gravetiense-Solutrense. En: Fano, M.A. (ed.). *Las Sociedades del Paleolítico en la Región Cantábrica*. Bilbao: Kobie (Serie Anejos), pp. 209-244.
- Diamond, J. (1988). The Golden age that never was. *Discover*, 9, pp. 70-79.
- Dusseldorp, G. L. (2012). Studying prehistoric hunting proficiency: Applying Optimal Foraging Theory to the Middle Palaeolithic and Middle Stone Age. *Quaternary International*, 252, pp. 3-15. . <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2011.04.024>
- Fa, J. E., Peres, C. A. y Meeuwig, J. (2002). Bushmeat exploitation in tropical forests: an intercontinental comparison. *Conservation Biology*, 16, pp. 232-237. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00275.x>
- Fa, J. E., Olivero, J., Farfán, M. A., Márquez, A. L., Duarte, J., Nackoney, J., Hall, A., Dupain, J., Seymour, S., Jonhson, P. J., Macdonald, D. W., Real, R. y Vargas, J. M. (2015). Correlates of bushmeat in markets and depletion of wildlife. *Conservation Biology*, 29, pp. 805-815. <http://dx.doi.org/10.1111/cobi.12441>
- Faith, J. T. (2008). Eland, buffalo, and wild pigs: were Middle Stone Age humans ineffective hunters? *Journal of Human Evolution*, 55, pp. 24-36. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2007.11.005>
- FitzGibbon, C. (1998). The Management of Subsistence Harvesting: Behavioral Ecology of Hunters and Their Mammalian Prey. En: Caro, T. (ed.). *Behavioral Ecology and Conservation Biology*. Oxford: Oxford University Press, pp. 449-473.
- Grayson, D. K. y Delpech, F. (2006). Was there increasing dietary specialization across the Middle-to-Upper Palaeolithic transition in France? En: Conard, N. J. (ed.). *When Neanderthals and Modern Humans Met*. Tübingen: Kerns Verlag, pp. 377-417.
- Hames, R. (1987). Game Conservation or Efficient Hunting? En: McCay, B. y Acheson, J. (eds.). *The Question of the Commons*. Tucson: University of Arizona Press, pp. 92-107.
- Hames, R. (1991). Wildlife conservation in tribal societies. En: Oldfield, A. (ed.). *Biodiversity; Culture, Conservation and Ecodevelopment*. Boulder: Westview Press, pp. 172-179.
- Hames, R. (2007). The Ecologically Noble Savage Debate. *Annual Review of Anthropology*, 36, pp. 177-190. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.anthro.35.081705.123321>
- Hawkes, K. (1990). Why do men hunt? Benefits of risky choices. En: Cashdan, E. (ed.). *Risk and Uncertainty in Tribal and Peasants Economies*. Boulder: Westview Press, pp. 145-166.
- Hawkes, K. (1993). Why hunter-gatherers work?: an ancient version of the problem of public goods. *Current Anthropology*, 34, pp. 341-361. <http://dx.doi.org/10.1086/204182>

Hawkes, K. (2001). Is Meat the Hunter's Property? Big Game, Ownership, and Explanations of Hunting and Sharing. En: Stanford, C. B. y Bunn, H. T. (eds.). *Meat-Eating and Human Evolution*. Oxford: Oxford University Press, pp. 219-236.

Hawkes, K. y O'Connell, J. F. (1992). On optimal foraging models and subsistence transitions. *Current Anthropology*, 33, pp. 63-65.

Hawkes, K., O'Connell, J. F. y Rogers, L. (1997). The behavioral ecology of moderns hunter-gatherers, and human evolution. *Tree*, 12, pp. 29-32. [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(96\)10060-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(96)10060-4)

Hewlett, B. S. (1992). *Intimate fathers: the nature and context of Aka pygmy paternal infant care*. Ann Arbor. Michigan: University of Michigan Press.

Hill, K. (1982). Hunting and Human Evolution. *Journal of Human Evolution*, 11, pp. 521-544. [http://dx.doi.org/10.1016/S0047-2484\(82\)80107-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0047-2484(82)80107-3)

Hill, K. y Hawkes, K. (1983). Neotropical hunting among the Ache of eastern Paraguay. En: Hames, R. B. y Vickers, W. T. (eds.). *Adaptive responses of native Amazonians*. New York: Academic Press, pp. 139-188.

Hill, K. y Hurtado, A. M. (1996). *Ache Life History: the Ecology and Demography of a Foraging People*. Berlín: Aldine de Gruyter.

Hunn, E. (1982). Mobility as a factor limiting resource use in the Columbia Plateau of North America. En: Williams, H. (ed.). *Resource Managers: North American and Australian Hunter-Gatherers*. Boulder: Westview Press, pp. 17-43.

Hurtado, A. M. y Hill, K. (1992). Paternal effects on offspring survivorships among Ache and Hiwi hunter-gatherers: implications for modeling pair-bond stability. En: Hewlett, B. (ed.). *Father-Child relations: Cultural and Biosocial Context*. Berlín: Aldine de Gruyter, pp. 31-35.

Jones, E. L. (2004). Dietary evenness, prey choice and human-environment interactions. *Journal of Archaeological Science*, 31, pp. 307-317. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jas.2003.08.011>

Kaplan, H., Hill, K., Lancaster, J. y Hurtado, A. (2000). A theory of human life history evolution: diet, intelligence, and longevity. *Evolutionary Anthropology*, 9, pp. 156-185. [http://dx.doi.org/10.1002/1520-6505\(2000\)9:4<156::AID-EVAN5>3.0.CO;2-7](http://dx.doi.org/10.1002/1520-6505(2000)9:4<156::AID-EVAN5>3.0.CO;2-7)

Kaplan, H. S., Hooper, P. L. y Gurven, M. (2009). The evolutionary and ecological roots of human social organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364, pp. 3289-3299. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2009.0115>.

Kelly, R. L. (1995). *The Foraging Spectrum: Diversity in Hunter-Gatherer Lifeways*. Washington: Smithsonian Institution Press.

Krech, S. (1999). *The Ecological Indian: Myth and History*. New York: Norton.

Levi, T., Shepard, G. H., Ohl-Schacherer, J., Wilmers, C. C., Peres, C. A. y Yu, D. W. (2011). Spatial tools for modeling the sustainability of subsistence hunting in tropical forests. *Ecological Applications*, 21, pp. 1802-1818.

- Madsen, D. B. y Schmitt, D. N. (1998). Mass collecting and the diet breadth model: a Great Basin example. *Journal of Archaeological Science*, 25, pp. 445-455. <http://dx.doi.org/10.1006/jasc.1997.0245>
- Marín-Arroyo, A. B. (2009). Economic adaptations during the Late Glacial in northern Spain. A simulation approach. *Before Farm*, 2 (artículo 3), pp. 1-18. <http://dx.doi.org/10.3828/bfarm.2009.2.3>
- Marlowe, F. W. (2005). Hunter-Gatherers and human evolution. *Evolutionary Anthropology*, 14, pp. 54–67. <http://dx.doi.org/10.1002/evan.20046>
- Mellars, P. A. (2004). Reindeer specialization in the early Upper Palaeolithic: the evidence from south west France. *Journal of Archaeological Science*, 31, pp. 613-617. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jas.2003.10.010>
- Muchaal, P. K. y Ngandjui, G. (1999). Impact of village hunting on wildlife populations in the Western Dja Reserve, Cameroon. *Conservation Biology*, 13, pp. 385-396. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.013002385.x>
- Murdock, G. P. (1967). Ethnographic atlas; a summary. *Ethnology*, 6, pp. 109-236. <http://dx.doi.org/10.2307/3772751>
- Mussi, M. (2007). Women of the middle latitudes. The earliest peopling of Europe from a female perspective. En: Roebroeks, W. (ed.). *Guts and Brains: An Integrative Approach to the Hominin Record*. Leiden: Leiden University Press, pp. 165-183.
- Nasi, R., Taber, A. y Van Vliet, N. 2011. Empty forests, empty stomachs? Bushmeat and livelihoods in the Congo and Amazon Basins. *International Forestry Review*, 13, pp. 355-367. <http://dx.doi.org/10.1505/146554811798293872>
- Ohl-Schacherer, J., Shepard, G. H., Kaplan, H., Peres, C. A., Levi, T. y Yu, D. W. (2007). The sustainability of subsistence hunting by Matsigenka native communities in Manu National Park, Peru. *Conservation Biology*, 21, pp. 1174–1185. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00759.x>
- Packer, C. y Ruttan, L. (1988). The evolution of cooperative hunting. *American Naturalist*, 132, pp. 159-198. <http://dx.doi.org/10.1086/284844>
- Pearce, E., Stringer, C y, Dunbar R. I. M. (2013). New insights into differences in brain organization between Neanderthals and anatomically modern humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, pp. 1-68. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.0168>
- Peres, C. (1994). Indigenous reserves and nature conservation in Amazonian forest. *Conservation Biology*, 8, pp. 586-588. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.1994.08020586.x>
- Peres, C. A. y Lake, I. R. (2003). Extent of nontimber resource extraction in tropical forests: accessibility to game vertebrates by hunters in the Amazon basin. *Conservation Biology*, 17, pp. 521–535. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01413.x>
- Potts, R. (1996). *Humanity's Descent: The consequences of Ecological Instability*. New York: Avon Books.

- Rose, L. M. (2001). Meat and the early human diet. Insights from Neotropical Primates studies. En: Stanford, C. B. y Bunn, H. T. (eds.). *Meat-Eating and Human Evolution*. Oxford: Oxford University Press, pp. 141-159.
- Ross, E. B. (1978). Food taboos, diet and hunting strategy: the adaptation to animals in Amazon cultural ecology. *Current Anthropology*, 19, pp. 1-36. <http://dx.doi.org/10.1086/201999>
- Scheel, D. y Packer, C. (1991). Group hunting behaviour of lions: a search for cooperation. *Animal Behavior*, 41, pp. 697-709. [http://dx.doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80907-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80907-8)
- Slobodkin, L. B. (1974). Prudent predation does not require group selection. *American Naturalist*, 108, pp. 665-678. <http://dx.doi.org/10.1086/282942>
- Smith, E. A. (1983). Anthropological applications of optimal foraging theory: a critical review. *Current Anthropology*, 24, pp. 625-651. <http://dx.doi.org/10.1086/203066>
- Smith, D. A. (2008). The spatial patterns of indigenous wildlife use in western Panama: implications for conservation management. *Biological Conservation*, 141, pp. 925-937. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2007.12.021>
- Smith, E. y Wishnie, M. (2000). Conservation and subsistence in small-scale societies. *Annual Review of Anthropology*, 29, pp. 493-524. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.anthro.29.1.493>
- Snodgrass, J. y Leonard, W. R. (2009). Neandertal energetics revisited: insights into population dynamics and life history evolution. *PalaeoAnthropology*, 2009, pp. 220-237. <http://dx.doi.org/10.4207/PA.2009.ART31>.
- Stephens, D. W. y Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Guildford: Princeton University Press.
- Souza-Mazurek, R. R. D., Temehe, P., Xinyiny, F., Waraie, H., Sanapyty, G. y Ewepe, M. (2000). Subsistence hunting among the Waimiri Atroari Indians in central Amazonia, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 9:579-596. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1008999201747>
- Speth, J. D. (2010). *The Paleoanthropology and Archaeology of Big-Game Hunting: Protein, Fat, or Politics? Interdisciplinary Contributions to Archaeology*. Nueva York: Springer.
- Stanford, C. B. (1998). *Chimpanzee and Red Colobus: The Ecology of Predator and Prey*. Cambridge: Harvard University Press.
- Stanford, C. B. (2001). A comparison of social meat-foraging by Chimpanzees and Human foragers. En: Stanford, C. B. y Bunn, H. T. (eds.). *Meat-Eating and Human Evolution*. Oxford: Oxford University Press, pp. 101-121.
- Stiner, M. C. (1991). An interspecific perspective on the emergence of the modern human predatory niche. En: Stiner, M. C. (ed.). *Human predator and prey mortality*. Boulder: Westview Press, pp. 149-195.
- Stiner, M. C. (1994). *Honor Among Thieves, a Zooarchaeological Study of Neandertal Ecology*. Princeton: Princeton University Press.
- Stiner, M. C. (2002). Carnivory, Coevolution, and the Geographic Spread of the Genus Homo. *Journal of Archaeological Research*, 10, pp. 1-63. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1014588307174>

Van Valkenburgh, B. (2001). The Dog-eat-Dog world of Carnivores. A review of Past and Present Carnivore community dynamics. En: Stanford, C. B., Bunn, H. T. (eds.). *Meat-Eating and Human Evolution*. Oxford: Oxford University Press, pp. 101-121.

Walker, A. y Shipman, P. (1996). *The Wisdom of the Bones*. New York: Alfred A. Knopf.

Wiessner, P. (1996). Leveling the hunter: constraint of the status quest in foraging societies. En: Wiessner, P. y Schiefelhoevel, W. (eds.). *Food and the Status Quest. An interdisciplinary Perspective*. Providence: Bergman Books, pp. 171-191.

Winterhalder, B. y Kennett, D. J. (2006). Behavioral ecology and the transition from hunting and gathering to agriculture. En: Kennett, D. J. y Winterhalder, B. (eds.). *Behavioral Ecology and the Transition to Agriculture*. Berkeley: University of California Press, pp. 1-21.

Zeder, M. A. (2012). The Broad Spectrum Revolution at 40: Resource diversity, intensification, and an alternative to optimal foraging explanations. *Journal of Anthropological Archaeology*, 31, pp. 241-264. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaa.2012.03.003>