



La acción de *Dermestes maculatus* (Coleoptera: Dermestidae) sobre restos óseos: un experimento de tafonomía actualística

The action of Dermestes maculatus (Coleoptera: Dermestidae) on bone remains: an actualistic taphonomy experiment

Alejandro E. Fernandez¹, Paula D. Escosteguy² y Fabricio M. Rugnone³

¹CONICET. Instituto de Arqueología, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires. E-mail: alejandro.fernandez@uba.ar

²CONICET. Instituto de Arqueología, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires. E-mail: pdescosteguy@uba.ar

³Unidad Ejecutora Lillo, CONICET. Fundación Miguel Lillo. E-mail: frugnone@conicet.gov.ar

Resumen

Con el fin de profundizar en el conocimiento sobre los efectos de determinados insectos sobre el registro óseo de la Depresión del río Salado, se desarrolló un experimento actualístico con la especie *Dermestes maculatus* (Coleoptera: Dermestidae) y restos actuales de cuatro especies de fauna de diferentes tamaños (*Myocastor coypus*, *Dasyopus hybridus*, *Ovis aries*, *Oryctolagus cuniculus*). *D. maculatus* es un coleóptero cosmopolita que coloniza carcasas que se encuentran en superficie y en etapas avanzadas de descomposición para consumir tejido muscular seco. Ocasionalmente, puede modificar los huesos y dejar marcas. En un contenedor se colocaron 15 unidades esqueléticas –con diferentes estados de integridad y cantidad de tejido muscular– y una colonia de *D. maculatus*; luego, se registraron semanalmente durante seis meses el estado de los restos y el comportamiento de los insectos. Se observó mayor actividad en especímenes fracturados y con tejido. Los huesos fueron limpiados y analizados con lupa trinocular (8-40x). Se registraron escasas estrías en tres especímenes, uno de ellos sin tejido fresco desde el inicio de la experiencia. Estos resultados contribuyen a la información disponible sobre las modificaciones de *D. maculatus* en el registro óseo y su rol como agente tafonómico.

Palabras clave: Procesos de formación de sitios; Agentes tafonómicos; Insectos; Derméstidos; Trazas en huesos.

Abstract

To deepen the current knowledge about the effects of certain insects on the bone record of the Salado River Depression, we carried out an actualistic experiment using the species *Dermestes maculatus* (Coleoptera: Dermestidae) and modern bones of four faunal species of different size (*Myocastor coypus*, *Dasyopus hybridus*, *Ovis aries*, *Oryctolagus cuniculus*). *D. maculatus* is a cosmopolitan beetle that colonizes surface carcasses in advanced stages of decomposition to consume dry muscle tissue. Occasionally, it can modify the bones and leave marks. 15 skeletal units with different states of integrity and amount of muscle tissue were disposed in a container with a colony of *D. maculatus*; then, a weekly record for six months was made by observing changes in the remains and in the behavior of the insects. Greater activity was observed in fractured specimens and with tissue. Subsequently, the bones were removed, cleaned, and analyzed with a trinocular microscope (8-40x). Few striae were recorded only on three specimens, one of them without fresh tissue since the beginning of the experiment. These results contribute to the available data regarding the modifications of *D. maculatus* on the bone record and its role as a taphonomic agent.

Keywords: Site formation processes; Taphonomic agents; Insects; Dermestids; Bone surface modifications.

A partir del momento de la muerte de un animal vertebrado y hasta su enterramiento, las carcasas y los huesos pueden verse afectados por una diversidad de procesos tafonómicos. Durante las últimas décadas, se

han incrementado considerablemente los estudios sobre modificaciones de las superficies de restos óseos y los agentes o procesos involucrados. Esto ha sido posible debido a los programas de investigación que incluyeron

Recibido 14-06-2022. Recibido con correcciones 05-08-2022. Aceptado 09-09-2022



estudios experimentales con huesos de diferentes taxones o bien observaciones actualísticas (p. ej., Backwell, Huchet, Harrison y d'Errico, 2021; Escosteguy, Fernandez y González, 2021; Fernandez-Jalvo y Andrews, 2016; Gifford-Gonzalez, 2018; Lyman, 1994; y bibliografía allí citada).

En las últimas décadas se han reconocido determinadas especies de insectos como agentes tafonómicos relevantes (Backwell, Parkinson, Roberts, D'Errico y Huchet, 2012; Backwell et al., 2021; Britt, Scheetz y Dangerfield, 2008; Huchet et al., 2013; Huchet y Greenberg, 2010; Matu, Crevecoeur y Huchet, 2017). El análisis de marcas en restos humanos con esta perspectiva ha permitido atribuir lesiones en los huesos a insectos osteófagos que, de otra manera, habrían sido tratados como patologías o modificaciones culturales, reinterpretando así el registro bioarqueológico (Di Donato, 2010; Huchet et al., 2013). Otros estudios ponen énfasis en el rol de la actividad de insectos en los procesos de formación de sitios, dada su capacidad para alterar o destruir restos de arqueofauna (Backwell, Huchet, Jashashvili, Dirks y Berger, 2020; Backwell et al., 2012, 2021). Sin embargo, el daño óseo ha sido inferido en ocasiones sin datos comparativos (p. ej., Huchet, Deverly y Gutiérrez, 2011) y, debido a esto, es necesario generarlos mediante experimentos controlados en laboratorio (Fernandez-Jalvo y Andrews, 2016; Parkinson, 2016).

En un trabajo previo (Escosteguy et al., 2021) llevamos a cabo un análisis de conjuntos faunísticos provenientes de dos sitios arqueológicos de la pampa bonaerense (LG1 y LG5) que exhiben marcas atribuidas a insectos. Por tal motivo, iniciamos una serie de estudios actualísticos tendientes a generar conocimiento sobre cómo estos insectos pudieron haber afectado el registro zooarqueológico de la Depresión del Salado y su incidencia en los procesos de formación de los sitios. Con este propósito, planificamos y desarrollamos un experimento de tafonomía actualística utilizando una colonia de coleópteros de la especie *Dermestes maculatus* De Geer, 1774 (Coleoptera: Dermestidae) y elementos esqueléticos de reciente obtención pertenecientes a mamíferos de tamaño similar a aquellos recuperados en sitios arqueológicos de la microrregión.

Esta área de estudio se encuentra en el centro-oeste de la provincia de Buenos Aires, posee un clima templado y húmedo y está atravesada por el curso medio e inferior del río Salado, cuya red hidrográfica conforma un ambiente léntico de humedal (López, Baigún, Iwaszkiw, Delfino y Padín, 2001). Las ocupaciones humanas se remontan al Holoceno tardío, al menos entre 2400 y 400 años AP (Frère, González y Greco, 2016), y corresponden a sociedades de cazadores-recolectores-pescadores con alfarería (González, 2005). Los restos arqueológicos se concentran mayormente en los primeros 30 cm de profundidad y atraviesan una perturbación intensa y

prolongada a causa de los procesos pedogénicos, que producen desplazamientos y deterioro de materiales. Por esta razón, estos sitios son considerados someros (Zárate, González de Bonaveri, Flegenheimer y Bayón, 2000-2002); y con el fin de entender su complejidad, se vienen desarrollando en los últimos años líneas novedosas de investigación, tales como la tafonomía actualística (Fernandez y Escosteguy, 2019) y la micromorfología de suelos (Fernandez, Morrás y Bressan 2022).

Así, el objetivo general de este trabajo es analizar los efectos de *D. maculatus* sobre restos esqueléticos. En este sentido, nos proponemos, por un lado, evaluar patrones de modificación en huesos en diferentes estados (completos/fracturados), con cantidad de tejido variable y correspondientes a distintos taxones; y, por otra parte, identificar marcas dejadas por esta especie sobre los elementos óseos.

Antecedentes

Insectos como agentes tafonómicos

Existe una diversidad de insectos que cumplen roles como agentes tafonómicos, dado que su capacidad para colonizar una variedad de sustratos y su habilidad para remover sedimentos y utilizar restos orgánicos como materia prima para nidificar los convierte en bioturbadores importantes (Genise, Mángano, Buatois, Laza, y Verde 2000). Por otra parte, se han observado más de 500 especies asociadas a la descomposición de la carroña, la mayoría asignadas a cuatro órdenes taxonómicos: Diptera, Coleoptera, Hymenoptera y Acari (Payne, 1965). Los dípteros y coleópteros dominan el proceso de descomposición, siendo los primeros los responsables de la mayor parte de la putrefacción de los tejidos blandos (Campobasso, Pietro, Di Vella e Introna, 2001). Una vez que éstos se han reducido, quedando el tejido desecado, los coleópteros tienden a volverse más dominantes, especialmente los de la familia Dermestidae (Beal, 1991).

La presencia de insectos en sitios arqueológicos puede determinarse por sus restos (p. ej., élitros, labros y pupas; Fugassa, Martínez y Centeno, 2008; Huchet, 2014; Huchet y Greenberg, 2010; Igareta, Mariani, Varela y Teileche, 2019) y por sus estructuras asociadas (p. ej., nidos, túneles y cámaras; Robins y Robins, 2011; Villagran, Strauss, Alves y Oliveira, 2019) y, especialmente en el registro osteoarqueológico, por las modificaciones que realizan sobre las superficies corticales (p. ej., Backwell et al., 2020, 2021). Además de sus efectos sobre el tejido óseo y el sustrato, también son útiles como datos proxy para reconstruir paleoambientes y condiciones climáticas del pasado (Backwell et al., 2012; Parkinson, 2012, 2022).

Las marcas de insectos en los huesos son frecuentes y a menudo coexisten con –y se superponen a– las marcas de dientes, de raíces y de cortes hechos con artefactos

(Genise, 2017). Se han reconocido especies de una variedad de familias de insectos que pueden alterar tejidos blandos y óseo de diferentes maneras:

- **escarabajos** (Coleoptera: Dermestidae, Silphidae, Tenebrionidae, Trogidae): Britt *et al.*, 2008; Huchet, 2014; Zanetti, Visciarelli y Centeno, 2014; Zanetti, Ferrero y Centeno, 2015, 2019; Backwell *et al.*, 2020, 2021; Parkinson, 2022;
- **termitas** (Blattodea: Termitidae): Britt *et al.*, 2008; Backwell *et al.* 2012, 2020, 2021; Huchet, 2014;
- **cucarachas** (Blattodea: Blattidae): Parkinson, 2012; Backwell *et al.*, 2021;
- **hormigas** (Hymenoptera: Formicidae): Go, 2018; Backwell *et al.*, 2021;
- **abejas** (Hymenoptera: Halictidae): Huchet, 2014; Backwell *et al.*, 2021;
- **avispas** (Hymenoptera: Sphecidae): Huchet, 2014; Backwell *et al.*, 2021;
- **polillas** (Lepidoptera: Tineidae): Britt *et al.*, 2008; Huchet, 2014; Backwell *et al.*, 2021;
- **larvas de mosca** (Diptera: familias asociadas a la carroña, como Calliphoridae y Sarcophagidae): Huchet, 2014; Backwell *et al.*, 2021.

Las especies de coleópteros que poseen mandíbulas capaces de marcar huesos son –junto con las termitas– unos de los agentes tafonómicos a los que con mayor frecuencia se les atribuyen las modificaciones óseas, ya que pueden producir marcas características sobre las superficies corticales: estrías lineales, hoyos y roído del borde (Backwell *et al.*, 2020; Fernandez-Jalvo y Andrews, 2016), perforaciones cónicas profundas (Britt *et al.*, 2008) y depresiones semicirculares con estrías irradiantes u orientadas al azar (Parkinson, 2022). Otro tipo de marca, que consiste en hoyos milimétricos con estrías irradiantes (comúnmente referida como “marca estrellada”) ha sido atribuida tanto a derméstidos (Britt *et al.*, 2008) como a termitas (Backwell *et al.*, 2012). Un trabajo experimental reciente indica que este tipo de daño puede ser producido por termitas y por trógididos, dada la similitud en sus comportamientos de alimentación (Backwell *et al.*, 2020).

De esta manera, los criterios utilizados para identificar modificaciones hechas por diversos coleópteros deben poder descartar la potencial influencia de la equifinalidad y la convergencia comportamental (Parkinson, 2022), aunque Backwell *et al.* (2021) han demostrado que hay

un gran solapamiento en las marcas que producen la mayoría de los insectos. Esto refuerza la necesidad de llevar a cabo experimentos controlados en un intento de identificar los rasgos característicos de los diferentes tipos de agentes.

La especie D. maculatus como marcadora de huesos: abordajes experimentales

La familia Dermestidae incluye 66 géneros y cerca de 1700 especies o subespecies distribuidas a través del mundo (Háva, 2018). En gran medida, los derméstidos son carroñeros y su alimentación es de origen animal seco (piel, cuero, hueso, pelaje, plumas, tendones o carne seca). Varios de sus géneros son principalmente necrófagos (Beal, 1991). En particular, *Dermestes* Linnaeus, 1758 incluye alrededor de 80 especies (Háva, 2018).

D. maculatus tiene hábitos cadavéricos, distribución cosmopolita y mide entre 5 y 10 mm de longitud en su estadio adulto, el cual alcanza a los 96 días desde la puesta del huevo cuando la temperatura está constantemente por encima de 18°C (Arnaldos, Sánchez, Álvarez y García, 2004). Este insecto coloniza restos expuestos o semienterrados de carcasas de vertebrados en proceso de descomposición, generalmente entre cinco y 11 días luego de la muerte, para consumir tejido muscular seco y piel (Richardson y Goff, 2001). Cuando la disponibilidad de alimento y de sustrato es limitada, también consumen hueso (Hefti, Trechsel, Rüfenacht, y Fleisch, 1980).

El daño causado por las mandíbulas de *D. maculatus* incluye la destrucción de huesos pequeños, perforaciones a través del hueso esponjoso, surcos en las superficies articulares (Schroeder, Klotzbach, Oesterhelweg y Püschel, 2002) y depresiones en forma de agujeros resultantes de la perforación para refugio y formación de pupas (Zanetti *et al.*, 2019). Varios son los trabajos de laboratorio llevados a cabo con *D. maculatus* que llevaron a verificar estos comportamientos.

A lo largo de las últimas décadas, se han realizado experimentaciones tendientes a explorar los efectos de *D. maculatus* sobre diferentes unidades anatómicas pertenecientes a diversas especies de vertebrados. Un caso es el presentado por Holden, Harris y Timm (2013), quienes realizaron un experimento para contrastar el daño óseo producido bajo condiciones controladas en laboratorio con el observado en fósiles de Rancho La Brea (sur de California, Estados Unidos), un sitio del Pleistoceno tardío. Para esto utilizaron larvas de *D. maculatus* sobre carcasas modernas de pollo (*Gallus gallus* Linnaeus, 1758) y de cerdo (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758). Los investigadores observaron hoyos y perforaciones sobre las áreas más suaves y esponjosas del hueso a lo largo de las diferentes etapas de descomposición. Sin embargo, no lograron distinguir cámaras pupales sobre la base de la morfología de las marcas (Holden *et al.*, 2013).

Por su parte, Zanetti, Ferrero y Centeno (2015) y Zanetti et al. (2014, 2019) llevaron a cabo una serie de experimentos controlados para evaluar la actividad de estos insectos sobre restos esqueléticos actuales. En uno de ellos, expusieron miembros distales de *S. scrofa* a una colonia para analizar las marcas producidas bajo determinadas condiciones. Como resultado, identificaron diferentes tipos de lesiones (p. ej. orificios, estrías y hoyos), en distintos tipos de tejido (tegumentario, conectivo y muscular) tanto en estado fresco como seco (Zanetti et al., 2014). En otro trabajo, con perspectiva forense, evaluaron la actividad de *D. maculatus* sobre restos anatómicos de *S. scrofa* con cortes preexistentes en los tejidos. Los autores concluyeron que dicho coleóptero puede enmascarar heridas postmortem –y probablemente también antemortem– y, por lo tanto, la causa de muerte del individuo (Zanetti, Ferrero y Centeno, 2015).

En otra contribución, Zanetti et al. (2019) estudiaron el comportamiento, bajo condiciones controladas, de larvas de *D. maculatus* sobre una carcasa de *S. scrofa* con el objetivo de determinar si las depresiones producidas en los huesos eran producto del empupado. Cuando las carcasas perdieron el tejido muscular, encontraron depresiones esféricas u ovoides en diferentes unidades anatómicas (p. ej. húmero, tibia, fémur y costillas). Los investigadores destacan haber demostrado que las depresiones en los huesos pueden ser producto del proceso de empupar, dado que hallaron pupas y prepupas dentro de estos orificios (Zanetti et al., 2019).

Por último, Parkinson (2022) diseñó una experiencia para evaluar si *D. maculatus* modifica huesos de densidades variables (cortical fino, cortical grueso, compacto y esponjoso) y en diversos estados de preservación (fresco, seco, meteorizado y fosilizado). Así, expuso huesos de

mamíferos grandes y de aves a una colonia, variando la presencia/ausencia de sustrato y la disponibilidad de alimento. Luego del análisis, el autor identificó cinco tipos de modificaciones sobre los huesos (la mayoría, microscópicas): surcos, destrucción de hueso, perforaciones, estrías y hoyos superficiales. Así, este investigador concluye que *D. maculatus* modifica huesos de distintas maneras, pero no puede producir un sesgo considerable en términos de representaciones taxonómicas y anatómicas.

Materiales y métodos

Etapa experimental

Este experimento se llevó a cabo en el dermestario del bioterio del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Ciudad Autónoma de Buenos Aires, República Argentina). En un recipiente plástico de 60 cm de largo por 40 cm de ancho por 22 cm de alto se colocó una capa de algodón, para que los escarabajos nidificaran, una cubierta de cartón, para aislar dicho sustrato, y un frasco de vidrio acostado con algodón embebido en agua destilada, para garantizar un mínimo de humedad relativa dentro del recipiente y como fuente de hidratación. Luego, se dispusieron en bandejas de plástico restos esqueléticos actuales correspondientes a diferentes taxones, equivalentes en tamaño a especies de fauna autóctona de la microrregión de investigación arqueológica: coipo (*Myocastor coypus* Molina, 1782), mulita (*Dasyus hybridus* Desmarest, 1804), oveja (*Ovis aries*, Linnaeus, 1758) y conejo (*Oryctolagus cuniculus* Linnaeus, 1758). Por último, el material se expuso a una colonia compuesta por individuos adultos y larvas de *D. maculatus* en condiciones de oscuridad, pues los adultos son fotofóbicos y prefieren entornos oscuros, húmedos y cálidos (Muñoz-Saba et al., 2020).

Tabla 1. Unidades anatómicas empleadas en el experimento. *Fracturado: hueso/s largo/s fracturado/s. **Elementos recolectados de superficie en el área de estudio.

Table 1. Anatomical units used in the experiment. *Fractured: fractured long bone(s). **Elements surface-collected from the study area.

Nº	TAXÓN	UNIDAD ANATÓMICA	ESTADO*	TEJIDO
1	<i>M. coypus</i>	Fémur	Completo	SI
2	<i>M. coypus</i>	Fémur y rótula	Fracturado	SI
3	<i>M. coypus</i>	Tibia, fibula, calcáneo, astrágalo y tarsianos	Completo	SI
4	<i>M. coypus</i>	Tibia, fibula, calcáneo, astrágalo y tarsianos	Fracturado	SI
5	<i>M. coypus</i>	Cráneo**	Completo	Escaso
6	<i>D. hybridus</i>	Fémur	Completo	SI
7	<i>D. hybridus</i>	Húmero	Fracturado	SI
8	<i>D. hybridus</i>	Escápula	Completo	SI
9	<i>O. aries</i>	Fémur	Completo	SI
10	<i>O. aries</i>	Fémur**	Completo	NO
11	<i>O. aries</i>	Tibia, fibula, rótula, calcáneo, astrágalo y tarsianos	Fracturado	SI
12	<i>O. cuniculus</i>	Fémur	Completo	SI
13	<i>O. cuniculus</i>	Fémur	Fracturado	SI
14	<i>O. cuniculus</i>	Tibia-fibula	Completo	SI
15	<i>O. cuniculus</i>	Tibia-fibula	Fracturado	SI

Se seleccionaron unidades anatómicas diversas, en diferentes estados de integridad (enteras/fracturadas) y con variable cantidad de tejido blando adherido. Esto se realizó con el propósito de evaluar cuáles resultaban más atractivas para estos insectos. Se utilizaron 15 partes esqueléticas, distribuidas como se indica en la Tabla 1. Dos de estos elementos fueron recolectados en superficie en el área de investigación arqueológica y, previo a la experimentación, fueron analizados para registrar todas las modificaciones sobre las superficies óseas (tanto macro como microscópicamente). Estos no se encontraban afectados por la meteorización.

El experimento se desarrolló entre los meses de octubre de 2019 y abril de 2020, dado que se esperaba mayor actividad por parte de *D. maculatus* durante el verano. En dos ocasiones, diciembre de 2019 y febrero de 2020, se incorporaron individuos para restablecer el tamaño de la colonia y mantener constante el ritmo de actividad.

Se realizó un registro semanal que consistió, por un lado, en observar y fotografiar todas las unidades anatómicas y, por otro lado, en tomar nota de los cambios observados en los restos (igual o menor cantidad de tejido blando, presencia o ausencia de insectos sobre y alrededor de los huesos, y sus estadios de vida). Por último, se utilizó un termohigrómetro para registrar la temperatura y humedad mínimas y máximas dentro del bioterio durante el período entre cada observación.

Procesamiento y análisis posteriores al experimento

Una vez finalizada la etapa experimental, se procedió a retirar los huesos y a extraer los restos de grasa y tejido muscular y cartilaginoso adheridos. Se los sumergió en un medio acuoso ácido dentro de un vaso de precipitados de vidrio de 1000 ml, se ajustó a un valor de pH 5 con ácido acético y se los mantuvo durante tres horas a una

temperatura de entre 85 y 95°C, utilizando un anafe eléctrico con sensor y regulador de temperatura. Luego, se enjuagaron los huesos con agua desmineralizada y se dejaron secar en un contenedor plástico a temperatura ambiente (20-25°C) y 30% de humedad durante 24 h.

Posteriormente, los huesos fueron analizados utilizando una lupa trinocular Zeiss STEMI 305 de bajos aumentos (8-40x) en conjunto con un iluminador de alta intensidad de dos brazos led. Para el análisis de las modificaciones en las superficies óseas, se tomaron en cuenta las categorías descriptivas propuestas por Pirrone, Buatois y Bromley (2014) y Parkinson (2016, 2022). Estas características incluyen: depresiones (*pits*), agujeros (*holes*), cámaras (*chambers*), tubos/perforaciones (*tubes/bores*), surcos (*furrows*) y estrías (*striae*). También consideramos otros rasgos, tales como picado (*pitting*), destrucción, superficies gravadas, disolución y decolorado (Backwell *et al.*, 2012, 2020; Parkinson, 2012). Por último, se tomó en cuenta el patrón de ocurrencia de las trazas: individual, de a pares, agrupadas, o superpuestas (Pirrone *et al.*, 2014).

Resultados

Observaciones durante la experimentación

La actividad de *D. maculatus* se mantuvo constante durante el transcurso del experimento y cesó hacia el final, con el comienzo del período de baja temperatura. Esta osciló entre un mínimo de 15,8°C (mes de octubre) y un máximo de 31,1°C (mes de febrero), mientras que la humedad registró un mínimo de 36% (mes de diciembre) y un máximo de 93% (mes de octubre). Observamos distintas etapas vitales de los coleópteros: larvas, pupas e individuos adultos. También registramos exuvias, grumos fecales y desechos de alimentación en las bandejas contenedoras, encima y dentro de los restos, entre los elementos articulados, y adheridas a los huesos (Figura 1).

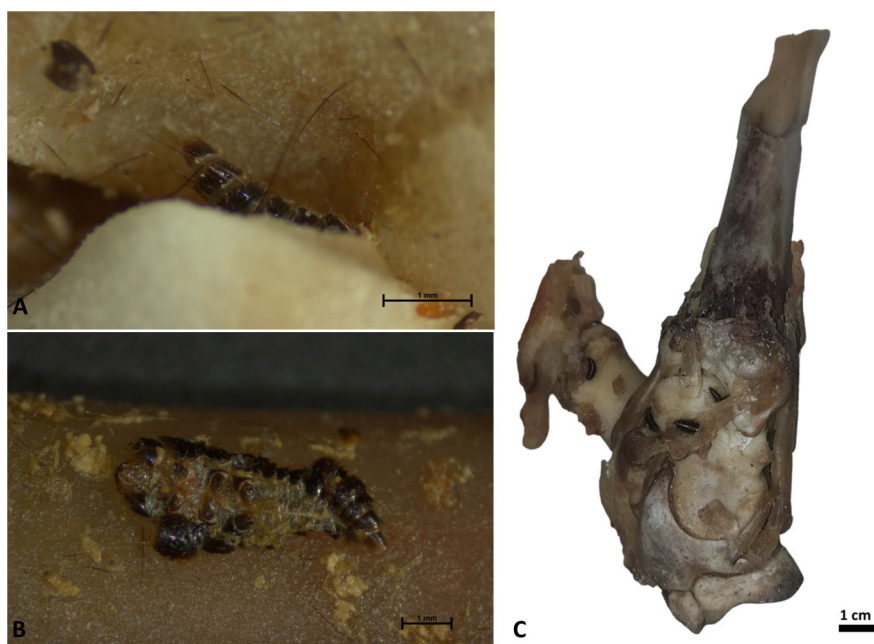


Figura 1. A) Larva de *D. maculatus* entre calcáneo y astrágalo de *M. coypus* (N°4); B) Exuvia adherida a superficie de tibia de *O. cuniculus* (N°15). C) Registro de larvas de *D. maculatus* en restos de *O. aries* (N°11, tibia-fíbula distal, calcáneo, astrágalo y tarsianos).

Figure 1. A) Larva of *D. maculatus* between the calcaneus and astragalus of *M. coypus* (N°4); B) Exuvia adhered to the surface of *O. cuniculus* tibia (N°15). C) Register of *D. maculatus* larvae on *O. aries* remains (N°11, distal tibia-fibula, calcaneus, talus, and tarsals).

Tabla 2. Registro de observaciones en las unidades anatómicas a lo largo de la experimentación (a los 2, 4 y 6 meses).

Table 2. Record of observations in the anatomical units throughout the experimentation (at 2, 4 and 6 months).

TAXÓN	UNIDAD ANATÓMICA (N°)	OBSERVACIONES		
		2 MESES	4 MESES	6 MESES
<i>M. coypus</i>	Fémur completo (1)	Se redujo la cantidad de tejido.	Se redujo la cantidad de tejido.	Escaso tejido remanente. Mayor cantidad en epifisis.
	Fémur fracturado y rótula (2)	Se redujo considerablemente la cantidad de tejido. Separación de fragmentos.	Fragmentos separados por pérdida de tejido. Mayor cantidad en epifisis. Larvas en canal medular.	Escaso tejido remanente. Larvas en canal medular y epifisis.
	Tibia y fibula completas, calcáneo, astrágalo y tarsianos (3)	Se redujo la cantidad de tejido. Huesos en posición anatómica articulada.	Se redujo la cantidad de tejido. Huesos en posición anatómica articulada.	Escaso tejido remanente. Huesos en posición anatómica articulada, unidos por tendones.
	Tibia y fibula fracturadas, calcáneo, astrágalo y tarsianos (4)	Se redujo notablemente la cantidad de tejido. Separación de fragmentos de tibia.	Se redujo la cantidad de tejido. Escarabajos adultos en canal medular.	Escaso tejido remanente, concentrado en epifisis. Fibula separada. Larvas en canal medular.
	Cráneo (5)	Sin cambios. Escarabajos adultos exploran el interior y exterior del hueso.	Escaso tejido remanente en sector antero-maxilar.	Escaso tejido remanente.
<i>D. hybridus</i>	Fémur completo (6)	Se redujo la cantidad de tejido.	Reducción de tejido, concentrado en epifisis. Grumos fecales y virutas de tejido sobre el hueso.	Escaso tejido remanente. Grumos fecales y virutas de tejido sobre el hueso.
	Húmero fracturado (7)	Se redujo la cantidad de tejido. Exuvias en el sector de la fractura.	Reducción de tejido, concentrado en epifisis. Grumos fecales y virutas de tejido sobre restos. Escarabajos adultos y larva en canal medular.	Escaso tejido remanente, concentrado en epifisis. Grumos fecales y virutas de tejido. Escarabajos adultos, exuvias y larvas en canal medular.
	Escápula (8)	Se redujo la cantidad de tejido.	Se redujo la cantidad de tejido. Grumos fecales y virutas de tejido sobre el hueso.	Escaso tejido remanente. Grumos fecales y virutas de tejido sobre el hueso.
<i>O. aries</i>	Fémur completo (9)	Se redujo considerablemente la cantidad de tejido, especialmente en la diáfisis.	Reducción de tejido. Larvas maduras en epifisis. Escarabajos adultos y larvas concentrados en la fosa entre la cabeza femoral y trocánter.	Tejido remanente en epifisis. Abundancia de escarabajos adultos y larvas sobre éstas y en el interior de las cavidades.
	Fémur sin tejido (10)	No se registran cambios	No se registran cambios. Se observan escarabajos adultos y larvas en epifisis.	No se registran cambios. Se observan escarabajos adultos y larvas en epifisis.
	Tibia y fibula fracturadas, rótula, calcáneo, astrágalo y tarsianos (11)	Se redujo considerablemente la cantidad de tejido, especialmente en la diáfisis.	Abundante cantidad de tejido en epifisis proximales, reducida en otros sectores. Larvas pequeñas entre las superficies articulares y en el canal medular.	Escaso tejido remanente. Fragmentos separados. Individuos inmóviles dentro del canal medular. Larvas pequeñas y escarabajos adultos sobre epifisis distales.
<i>O. cuniculus</i>	Fémur completo (12)	Reducción de tejido, en especial en la diáfisis. Grumos fecales y virutas de tejido sobre el hueso.	Tejido en epifisis proximal. Grumos fecales y virutas de tejido sobre el hueso.	Tejido remanente en las epifisis. Larvas sobre éstas y entre los cóndilos.
	Fémur fracturado (13)	Disminución de tejido. Separación de fragmentos. Grumos fecales y virutas de tejido sobre restos.	Tejido en epifisis. Escarabajos adultos y larvas concentrados en el sector de la fractura y en el canal medular.	Tejido remanente en sector distal. Larvas entre los trocánteres y dentro de la cavidad medular Grumos fecales y virutas de tejido.
	Tibia-fibula completa (14)	Reducción de tejido, en especial, en diáfisis. Larvas concentradas en epifisis proximal. Grumos fecales y virutas de tejido sobre los huesos.	Tejido presente en epifisis. Larvas y exuvias concentradas en cavidades de la epifisis proximal. Grumos fecales y virutas de tejido.	Escaso tejido remanente en epifisis. Huesos en posición anatómica articulada, unidos por tendones. Larvas concentradas en epifisis proximal.
	Tibia-fibula fracturada (15)	Disminución de tejido. Separación de fragmentos. Grumos fecales y virutas de tejido sobre los huesos.	Tejido en las epifisis. Escarabajos adultos y larvas en canal medular. Grumos fecales y virutas de tejido sobre huesos.	Escaso tejido remanente. Abundantes grumos fecales y virutas de tejido sobre los huesos.



Figura 2. Condición de las unidades anatómicas: al inicio, luego de 3 meses y al finalizar el experimento; A) Fémur completo (N°1); B) Tibia y fibula completas, calcáneo, astrágalo y tarsianos (N°3); C) Fémur fracturado (N°2); D) Tibia y fibula fracturadas, calcáneo, astrágalo y tarsianos (N°4); E) Fémur completo (N°9). Las escalas gráficas equivalen a 1 cm y el número de cada espécimen refiere al de la Tabla 2.

Figure 2. Condition of the anatomical units: at the beginning, after 3 months and at the end of the experiment; A) Complete femur (N°1); B) Complete tibia and fibula, calcaneus, talus, and tarsals (N°3); C) Fractured femur (N°2); D) Fractured tibia and fibula, calcaneus, talus, and tarsals (N°4); E) Complete femur (N°9). The graphic scales are equivalent to 1 cm and the number of each specimen refers to that of Table 2.

A lo largo de los sucesivos registros, se observaron cambios en las diferentes unidades anatómicas. Estos se resumen en la Tabla 2, donde se presenta la información cada dos meses. En general, los huesos fracturados tendieron a ser más escogidos por los derméstidos, aprovechando todas las cavidades (Figura 1) e introduciéndose en el interior de las diáfisis. En consecuencia, el tejido blando de estos especímenes disminuyó más rápido en comparación con los demás restos, y permaneció poca cantidad como remanente (Figura 2). Incluso los fragmentos que se mantenían unidos se separaron completamente.

Análisis de daños óseos

De las 15 unidades anatómicas incluidas en el experimento, tres presentan modificaciones en las superficies corticales, por lo que predominan los restos sin alteraciones. El tipo de modificación registrada es asignable a las estrías (Parkinson, 2016; Pirrone *et al.*, 2014) y se observaron tanto de forma aislada como agrupadas. No obstante, no se presentan como lentes o grandes áreas afectadas, ya que su frecuencia es de hasta dos estrías. Los elementos en los cuales se observaron estas marcas fueron fémures de coipo, oveja y conejo (respectivamente, especímenes N°2, N°10 y N°13, Figura 3). Su longitud oscila entre 0,26 y 0,63 mm y su ancho entre 0,03 y 0,07 mm.

Las registradas en coipo se ubican en el cuello del fémur, son profundas y paralelas, mientras que las observadas en los otros dos elementos se encuentran en sus respectivas diáfisis, son finas y superficiales. En el caso del fémur de oveja, la estría presenta un extremo más amplio (cabeza y cola *sensu* Backwell *et al.*, 2021, Figura 3B). Este espécimen fue recolectado en superficie y no presentaba dicha marca antes del experimento. No se registraron otras categorías, como hoyos superficiales, surcos o perforaciones (Parkinson, 2016, 2022; Pirrone *et al.*, 2014). La Tabla 3 sintetiza los resultados de este análisis.

Discusión

Etapas experimentales

En el transcurso del experimento, se observó que esta especie de derméstido tendía a consumir primero el tejido blando que se encontraba en las diáfisis de los huesos largos (tanto enteros como fracturados), para luego desplazarse hacia las epífisis. Esto es digno de mención, ya que, en general se señala que los derméstidos colonizan los cadáveres hacia el final del proceso de descomposición, cuando queda poco tejido blando remanente y este se encuentra seco (Beal, 1991). El momento de acceso de esta especie a los restos

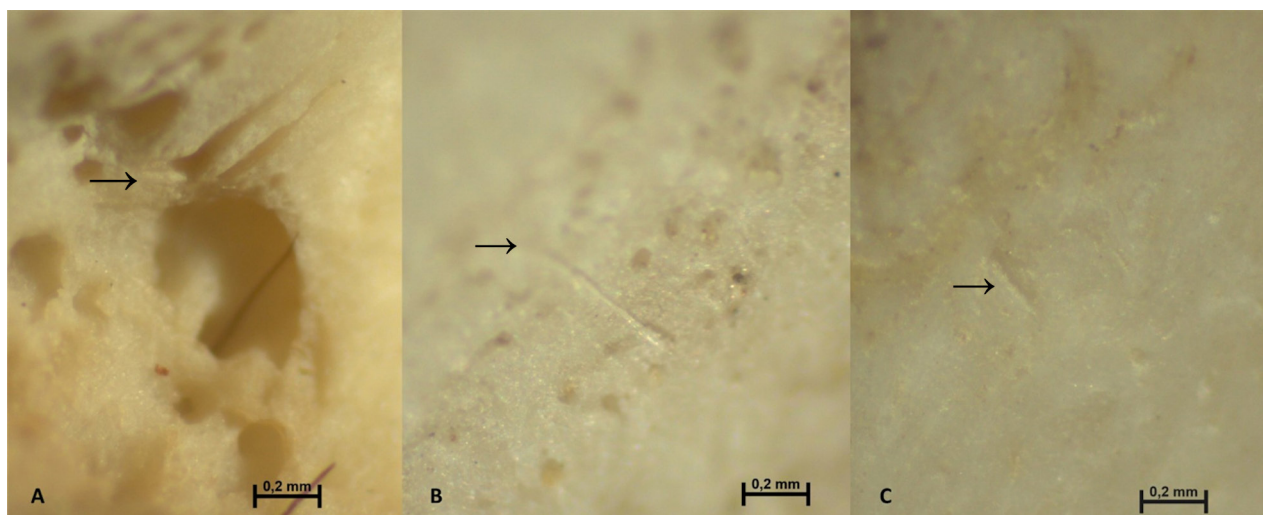


Figura 3. Detalle de las marcas observadas. A) Estrías paralelas en fémur de *M. coypus* (N°2); B) Estría aislada en fémur de *O. aries* (N°10); C) Estría aislada en fémur de *O. cuniculus* (N°13). El número de cada espécimen refiere al de la Tabla 2.

Figure 3. Detail of the observed marks. A) Parallel striae on *M. coypus* femur (N°2); B) Isolated stria on *O. aries* femur (N°10); C) Isolated stria on *O. cuniculus* femur (N°13). The number of each specimen refers to that of Table 2.

cadavéricos y su rol potencial como agente que oblitera heridas sobre los tejidos blandos han sido evaluados con perspectiva forense (Zanetti, 2014; Zanetti, Visciarelli y Centeno, 2015). Zanetti (2014) registró que *D. maculatus* accedía a los cadáveres en la etapa hinchada, que es la que sigue a la primera etapa, referida como fresca. Si bien nuestro objetivo estuvo orientado a identificar e interpretar patrones de modificación que puede generar esta especie sobre restos esqueléticos en el marco de prácticas alimentarias, deseamos destacar un dato que se desprende de nuestro experimento: *D. maculatus* consume el tejido fresco cuando este está disponible en cantidad abundante.

Esto es evidente tanto en los registros puntuales, en los que se observaron larvas sobre la carne (Figura 1C) e individuos adultos, como a lo largo de los sucesivos registros, que mostraban que los huesos iban perdiendo progresivamente tejido en el sector de la diáfisis (Figura 2E). Por otra parte, estos insectos manifestaron una tendencia a colonizar los restos de todos los taxones y consumir más rápido los elementos fracturados. Así, a partir del tercer mes comenzaron a registrarse individuos en diferentes estadios de vida y con tamaños variables en el interior del canal medular y alojados dentro de las cavidades naturales del hueso. Este comportamiento es similar al que observaron Roberts *et al.* (2003) en su experiencia con derméstidos, si bien ellos no explicitan

la especie que utilizaron.

En consecuencia, en los especímenes que estaban fracturados desde el comienzo del proceso, pero tenían todas sus partes unidas por tejido muscular y tendones, dichas partes se separaron y se desprendieron fragmentos que se encontraban en el sector de la fractura a los dos meses del experimento. En cambio, los huesos completos no sufrieron fragmentación. Esto es interesante desde el punto de vista tafonómico y está en línea con las observaciones de Parkinson (2022) sobre la capacidad limitada de estos insectos para destruir íntegramente los huesos.

Por último, los elementos con escaso tejido (cráneo de coipo) y sin tejido (fémur de oveja) no resultaron atractivos para los insectos durante los primeros meses. Sin embargo, a partir del segundo mes se registraron escarabajos dentro y sobre el cráneo y, hacia el final, este había perdido el tejido remanente. En cuanto al fémur, luego de cuatro meses comenzó a registrarse mayor actividad, especialmente en las epífisis. Por lo tanto, la abundancia de alimento disponible fue determinante para la elección de unos huesos en detrimento de otros. Cuando el tejido muscular disminuyó, los insectos comenzaron a explorar los otros elementos. En otros experimentos similares, en los que se utilizaron restos esqueléticos con escaso tejido blando, los autores

TAXÓN	N°	ELEMENTO	MARCA	DISTRIBUCIÓN	MEDIDA (mm)	
					Largo	Ancho
<i>M. coypus</i>	2	Fémur	Estrías	Agrupadas	0,47-0,63	0,04-0,07
<i>O. aries</i>	10	Fémur	Estría	Aislada	0,48	0,03
<i>O. cuniculus</i>	13	Fémur	Estría	Aislada	0,26	0,04

Tabla 3. Modificaciones registradas en las unidades anatómicas.

Table 3. Registered modifications in the anatomical units.

observaron modificaciones en los huesos luego de nueve meses (Zanetti *et al.*, 2014) y cuatro meses (Parkinson, 2022), respectivamente. Esto nos conduce a considerar que la abundancia de tejido remanente en los huesos de nuestros experimentos habría influido en la preferencia de estos insectos por estos huesos y, por ende, habría postergado la necesidad de explorar el tejido cortical o esponjoso en busca de alimento cuando este escaseaba. Retomaremos este tema en profundidad en el próximo apartado.

Modificaciones óseas

Las modificaciones que registramos sobre las superficies óseas fueron dos estrías aisladas y dos estrías agrupadas de forma paralela. Parkinson (2022) observó este mismo tipo de marca en sus experimentos: en forma agrupada, dispuestas en forma lenticular, y orientadas al azar cubriendo amplias superficies. No obstante, aunque en muy baja proporción, también las registró aisladas. En esos casos, dichas estrías tenían un perfil en forma de U, longitudes entre 123 y 837 μm (0,123 mm y 0,837 mm respectivamente), y un ancho de 20 μm (0,02 mm) en promedio. Cabe destacar que aquellas escasas estrías que registramos luego de nuestro experimento coinciden con el rango de medidas observadas por el autor para la longitud. Sin embargo, Parkinson (2012) destaca que estas estrías pueden ser variables en cuanto a longitud, ancho, orientación y posición; y esa variabilidad se la atribuye a las variaciones en el tamaño de las larvas o de los escarabajos que generaron las marcas al roer el hueso con sus mandíbulas.

Tal como destacamos previamente, cuando analizamos las marcas de insectos en los restos arqueológicos provenientes de la Depresión del río Salado bonaerense (Escosteguy *et al.*, 2021), consideramos que el estudio de las muestras –tanto arqueológicas como actualísticas– con equipamientos con altos aumentos contribuiría a mejorar el análisis y la correcta identificación de las improntas, en particular de trazas aisladas. En el presente estudio, únicamente registramos escasas estrías empleando lentes de 40x. Sin embargo, Holden *et al.* (2013) señalaron en sus experimentos que no identificaron marcas generadas por las mandíbulas de estos insectos, empleando aumentos menores a 40x. Por su parte, aunque Parkinson (2022) diferenció aquellas modificaciones que pueden ser observadas con distintas magnificaciones (las que se pueden registrar micro y macroscópicamente o que son visibles de forma intermedia), destaca la necesidad de emplear aumentos mayores a 20x para detectar algunos hoyos y estrías muy pequeños. Tomando en consideración nuestra experiencia, creemos que para poder identificar estrías aisladas es pertinente el uso de 40x o de mayores aumentos; mientras que, cuando estas se presentan agrupadas o superpuestas, podrían registrarse a partir de 20x, tal como señala Parkinson (2022). Así, cuando este autor observa las estrías orientadas al azar, sobre toda la depresión superficial (*Pit* clase 2), resalta que es una marca

macroscópicamente visible que puede medir más de 5 mm de largo. Otras trazas como las depresiones (*depressions*) de estos insectos son conspicuas, tales como aquellas que registran Zanetti *et al.* (2019), las cuales pueden medir más de 1 cm. Los autores las designan como cámaras pupales, pues las observan con la pupa en su interior, con prepupas o vacías.

Respecto de la escasez de trazas registradas en los huesos, esto se puede relacionar con la disponibilidad de alimento para los insectos durante el experimento. Cuando se proyectó la experiencia que aquí presentamos, se tomó la decisión metodológica de colocar restos con abundante tejido porque tomamos en consideración que los sitios arqueológicos de nuestra área de investigación fueron campamentos de usos múltiples ubicados al aire libre, por lo que gran parte de los restos arqueofaunísticos corresponden a desechos de alimentación humana (para más detalle, véase González y Frère, 2019). Tal como se anticipó en el apartado anterior, esta abundancia de restos comestibles para los insectos, sumada a la duración del experimento, habría repercutido en el hecho de que no atacaran las superficies corticales y el tejido esponjoso sino hasta los momentos finales.

Hay distintas posturas sobre las condiciones que contribuyen a que los derméstidos generen más modificaciones en los huesos. Hefti *et al.* (1980) sostienen que *D. maculatus* consume tejido óseo sólo cuando carece de alimento y sustrato. En este mismo sentido, Roberts *et al.* (2003) señalan que los derméstidos producen más modificaciones en los restos bajo condiciones de alimento y sustrato limitados. En consecuencia, se podría considerar que la naturaleza y extensión de sus modificaciones podrían ser usadas como indicador de estrés ambiental, ya que cuando disponen de escaso alimento y sustratos para anidar producen mayores daños en los huesos (Backwell *et al.*, 2021). Por su parte, Parkinson (2022) presenta una situación distinta: en el experimento en el cual les coloca menor cantidad de comida, registra que los insectos producen una frecuencia menor de daños. A modo de hipótesis, plantea que esto podría significar que los insectos, bajo condiciones de estrés, no tienen energía suficiente para marcar los restos óseos. Así, los resultados de nuestra experiencia, en lo que respecta a la escasez de daños registrados, estarían en concordancia con las primeras posturas; es decir, al disponer de abundantes tejidos blandos para alimentarse, no necesitan atacar los huesos.

Por otra parte, no hemos identificado marcas que puedan asociarse a otras conductas no relacionadas con la alimentación, tales como la construcción de cámaras pupales. En este sentido, debemos señalar que Parkinson (2022) tampoco las documentó en sus experiencias, lo que lo llevó a cuestionar la frecuente interpretación de las perforaciones observadas en restos arqueológicos o paleontológicos y su asociación a este

comportamiento. Por ejemplo, sobre la base del análisis de cámaras elipsoidales en huesos fósiles, Britt *et al.* (2008) propusieron que estas fueron producidas por los escarabajos al excavar en los huesos para depositar sus huevos y que luego las larvas pudieran formar allí las pupas. No obstante, otros sostienen que estos insectos empupan lejos de la fuente de alimento para evitar la depredación y el canibalismo (ver discusión en Genise, 2017, p. 479). Sin embargo, tal como se mencionó previamente, Zanetti *et al.* (2019) sí las registran en su experimentación con restos de cerdo. Entonces, consideramos que es pertinente el desarrollo de más estudios que permitan continuar indagando estas conductas tanto de *D. maculatus* como de otros insectos, además de sus consecuencias sobre el registro óseo.

Como agenda a futuro, es menester ampliar la información actualística que incluya experimentos con otras variables controladas (en particular, la disponibilidad de alimento) y que involucren otros taxones presentes en el registro arqueológico donde identificamos marcas de insectos, tales como aves y roedores pequeños (por ejemplo, cávidos) (Escosteguy, Frontini, y Day Pilaría, 2020). Por otro lado, siguiendo a Parkinson (2022), las experimentaciones y observaciones en el presente deberían esforzarse en evaluar las posibles relaciones entre los tamaños máximos de las modificaciones óseas que producen los insectos y el ancho de su mandíbula y su cabeza. Este podría ser un buen indicador para considerar al momento de interpretar los agentes que modificaron los restos arqueofaunísticos. Asimismo, la extensión temporal en la que los restos permanecen expuestos debería ampliarse; Backwell *et al.* (2021) sugieren al menos un año con el fin de registrar una firma tafonómica más fuerte. Originalmente, en nuestro diseño experimental planteamos la posibilidad de extenderlo, en particular, hasta el retorno de temperaturas cálidas y la consecuente reactivación de la actividad de los derméstidos. Sin embargo, esto no fue posible dado que comenzó a regir el período de aislamiento social, preventivo y obligatorio debido a la pandemia de COVID-19 que limitó la circulación y el ingreso a diversas instituciones públicas. Por ende, proyectamos realizar una nueva experimentación más extensa y que alterne horas de luz y de oscuridad para comparar la tasa de actividad y el grado de modificación producida con respecto al experimento realizado en oscuridad completa.

Por último, el trabajo aquí presentado forma parte del programa experimental que hemos desarrollado para indagar la incidencia de agentes de tamaño pequeño sobre el registro óseo. En particular, nuestra propuesta surgió de la observación en el registro zooarqueológico de la Depresión del río Salado de marcas cuyo agente no había sido identificado originalmente. Su análisis nos condujo a indagar y proponer a los insectos como sus causantes, aunque debido a nuestra escasa evidencia arqueológica y al solapamiento de trazas de estos agentes, no pudimos discernir de cuál insecto o insectos

se trataba. En este sentido, coincidimos con Holden *et al.* (2013), quienes señalan que la identificación de un agente en particular es una tarea muy dificultosa que requiere obtener múltiples datos de variados estudios actualísticos. En consecuencia, estamos proyectando la realización de observaciones con tenebriónidos, termitas y hormigas.

Consideraciones finales

Para concluir, queremos resaltar que, a diferencia de otros estudios experimentales, en nuestra experiencia incluimos especies de tamaño mediano a pequeño, similares a las presentes en la Depresión del Salado durante el Holoceno tardío. También variamos los estados de integridad y la cantidad de tejido de las diferentes partes esqueléticas. De la etapa experimental en laboratorio destacamos que *D. maculatus* consume tejido fresco y accede primero a los elementos fracturados. Esto refuerza la idea de que no consumen exclusivamente tejido seco y que buscarían acceso al canal medular ya sea porque se ven atraídos por su contenido o para buscar refugio, comportamientos que podrían tener implicancias en estudios forenses.

Si bien los experimentos controlados permiten conocer y distinguir determinados insectos como agentes tafonómicos y los daños que ocasionan, se debe tener en cuenta que en el entorno natural actúa sobre los restos materiales una diversidad no solo de insectos (Backwell *et al.*, 2021) sino también de otros invertebrados (Balek, 2002). Además, los entornos donde se recuperan restos como pupas o exoesqueletos que permiten identificar inequívocamente a los insectos son escasos y excepcionales (Igarreta *et al.*, 2019; Huchet, 2014). Todo esto dificulta la identificación de un único agente como responsable de las modificaciones observadas en el hueso arqueológico.

Aunque solo algunos insectos pueden generar extensas alteraciones de restos óseos (Backwell *et al.*, 2021; Parkinson, 2022), sus modificaciones pueden obliterar otras tales como aquellas de origen antrópico, sesgando así la interpretación de las prácticas humanas pasadas. En el caso particular de los conjuntos faunísticos de los sitios del humedal del río Salado, evidencias como las marcas de corte son escasas y pequeñas (p. ej., González *et al.*, 2021). Para estos conjuntos, se han identificado daños de distintos agentes y procesos tafonómicos (p. ej., raíces y meteorización) y recientemente, modificaciones producidas por insectos (Escosteguy *et al.*, 2021).

La investigación aquí presentada, aunque de limitada extensión, apuntó a dar cuenta del accionar de *D. maculatus* como parte de los procesos de formación de sitios arqueológicos. Basándonos en las estrías observadas en los especímenes experimentales, por el momento no podemos confirmar que esta especie haya sido la responsable de los daños observados en el registro arqueofaunístico. Tal como se mencionó, en el futuro llevaremos a cabo experimentos con otras

especies de insectos con el fin de evaluar su rol potencial en la alteración de los restos zooarqueológicos del área de estudio. Esta línea de análisis propone aportar conocimiento sobre agentes tafonómicos de tamaño pequeño desde una perspectiva actualística, tal como lo hemos iniciado con lombrices de tierra (*Oligochaeta: Lumbricidae*) (Fernandez y Escosteguy, 2019). Por último, consideramos pertinente llamar la atención sobre el accionar de los insectos y sus consecuencias—que deberían tenerse en cuenta en todos los estudios tafonómicos— así como los posibles problemas de equifinalidad al momento de identificar al agente causal.

Ciudad de Buenos Aires, 9 de setiembre de 2022

Agradecimientos

Esta investigación fue realizada en el marco de los proyectos UBACyT 2018 20020170100525BA, PICT 2016-0368 y PIP-CONICET 112-202001-00324. Agradecemos a las autoridades del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, al Dr. Alexander Parkinson por proporcionarnos bibliografía, al técnico químico Roberto Leandro por asistirnos en el procedimiento de limpieza de los huesos luego del experimento, a la Dra. Romina Frontini (CONICET-UNS) y al Dr. Duniesky Ríos-Tamayo (UEL-CONICET) por sus comentarios y sugerencias sobre un borrador previo, a los editores de este Dossier por invitarnos a participar, y a los evaluadores anónimos por ayudar con sus observaciones a mejorar la calidad de este trabajo. Una versión preliminar fue presentada en el II Taller de Discusión y Actualización “Tafonomía actualística: metodología y aplicaciones arqueológicas” (Ongamira, Córdoba, 3 a 5 de noviembre de 2021). A. Fernandez es beneficiario de una beca de finalización de doctorado otorgada por el CONICET.

Referencias citadas

- Arnaldos, M. I., Sánchez, F., Álvarez, P., & García, M. D. (2004). A forensic entomology case from the southeastern Iberian Peninsula. *Aggrawal's Internet Journal of Forensic Medicine and Toxicology*, 5, 22–25.
- Backwell, L., Huchet, J.-B., Harrison, J., & d'Errico, F. (2021). Invertebrate modification of bone. En J. Pokines, E. L'Abbé & S. Symes (Eds.), *Manual of Forensic Taphonomy* (pp. 631-666). Boca Raton: CRC Press. <https://doi.org/10.4324/9781003171492-18>
- Backwell, L., Huchet, J.-B., Jashashvili, T., Dirks, P., & Berger, L. (2020). Termites and necrophagous insects associated with early Pleistocene (*Gelasian*) *Australopithecus sediba* at Malapa, South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimate, Palaeoecology*, 560, 109989. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109989>

[org/10.1016/j.palaeo.2020.109989](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109989)

- Backwell, L., Parkinson, A., Roberts, E., D'Errico, F., & Huchet, J.-B. (2012). Criteria for identifying bone modification by termites in the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimate, Palaeoecology*, 337-338, 72–87. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.03.032>
- Balek, C. (2002). Buried artifacts in stable upland sites and the role of bioturbation: A review. *Geoarchaeology: An International Journal*, 17(1), 41–51. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/gea.10002>
- Beal, R. (1991). Dermestidae (Bostrichoidea) (including Thorictidae, Thylodriidae). En F. Stehr (Ed.), *Immature insects* (pp. 434-439). Dubuque: Kendall/Hunt.
- Britt, B., Scheetz, R., & Dangerfield, A. (2008). A suite of dermestid beetle traces on dinosaur bone from the Upper Jurassic Morrison Formation, Wyoming, USA. *Ichnos*, 15, 59–71. <https://doi.org/10.1080/10420940701193284>
- Campobasso, C. P., Di Vella, G., & Introna, F. (2001). Factors affecting decomposition and Diptera colonization. *Forensic Science International* 120(1–2): 18–27. [https://doi.org/10.1016/s0379-0738\(01\)00411-x](https://doi.org/10.1016/s0379-0738(01)00411-x)
- Di Donato, R. (2010). Taphos nomos: El potencial de la tafonomía en la interpretación de contextos funerarios. En M. Berón, L. Luna y M. Bonomo (Eds.), *Mamül Mapu: pasado y presente desde la arqueología pampeana* (pp. 137-152). Ayacucho: Libros del Espinillo.
- Escosteguy, P., Fernandez, A., & González, M. I. (2021). Insect marks on bones from La Guillerma archaeological locality (Salado River Depression, Buenos Aires, Argentina). *Quaternary*, 4(4), 45. <https://doi.org/10.3390/quat4040045>
- Escosteguy, P., Frontini, R., & F. Day Pilaría (2020). Experimental and observational research in Zooarchaeology: Scopes, limitations and future perspectives. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 32, 102448. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2020.102448>.
- Fernandez, A., Morrás, H., & Bressan, E. (2022). Procesos de formación en sitios arqueológicos de la Depresión del Río Salado (provincia de Buenos Aires, Argentina): Análisis desde la micromorfología de suelos. *Arqueología*, 28(2): 9984. <https://doi.org/10.34096/arqueología.9984>

t28.n2.9984

- Fernandez, A., & Escosteguy, P. (2019). Bioturbación por lombrices en sitios arqueológicos: Análisis desde la Tafonomía experimental. *Cuadernos del Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano. Series Especiales*, 7(2), 99–109. <http://repositorio.filo.uba.ar/handle/filodigital/12987>
- Fernandez-Jalvo, Y., & Andrews, P. (2016). *Atlas of taphonomic identifications. 1001+ images of fossil and recent mammal bone modification*. Dordrecht: Springer. <https://link.springer.com/book/10.1007/978-94-017-7432-1>
- Frère, M. M., González, M. I., & Greco, C. (2016). Continuity in the use of shallow sites of the Salado River Basin in the Pampean Region, Argentina. *Radiocarbon*, 58, 921–933. <https://doi.org/10.1017/RDC.2016.63>
- Fugassa, M. H., Martínez, P. A., & Centeno, N. (2008). Examen paleobiológico de sedimentos asociados a restos humanos hallados en el sitio arqueológico Alero Mazquiarán, Chubut, Argentina. *Intersecciones en Antropología*, 9, 3–9.
- Genise, J. (2017). *Ichnoentomology: Insect traces in soils and paleosols*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-28210-7>
- Genise, J., Mángano, M.G., Buatois, L., Laza, J., & Verde, M. (2000). Insect trace fossil associations in paleosols: The Coprinisphaera ichnofacies. *Palaios*, 15, 49–64. [https://doi.org/10.1669/0883-1351\(2000\)015%3C0049:1TFAIP%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1669/0883-1351(2000)015%3C0049:1TFAIP%3E2.0.CO;2)
- Gifford-Gonzalez, D. (2018). *An Introduction to Zooarchaeology*. Cham: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-65682-3_1
- Go, M. (2018). A case of human bone modification by ants (Hymenoptera: Formicidae) in the Philippines. *Forensic Anthropology*, 1(2), 117–123. <https://doi.org/10.5744/fa.2018.0012>
- González, M. I. (2005). *Arqueología de alfareros, cazadores y pescadores pampeanos*. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Antropología.
- González, M. I., Escosteguy, P., Salemme, M., Frère, M. M., Weitzel, C., & Vecchi, R. (2021). Assessing strategies of coypu hunting and use in the Salado River Depression (Buenos Aires province). En J.B. Belardi, D. Bozzuto, P. Fernández, E. Moreno y G. Neme (Eds.), *Ancient hunting strategies in Southern South America* (pp. 59-82). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-61187-3_3
- González, M. I., & Frère, M. M. (2019). Río Salado: Espacio de interacción de cazadores-recolectores-pescadores (provincia de Buenos Aires, Argentina). *Revista del Museo de La Plata*, 4, 611–632. <https://publicaciones.fcnym.unlp.edu.ar/rmlp/article/view/2350/1690>
- Háva, J. (2018). *World Catalogue of Dermestidae* (3ª ed.). Recuperado de <http://www.dermestidae.wz.cz>
- Hefti, E., Trechsel, U., Rüfenacht, H., & Fleisch, H. (1980). Use of dermestid beetles for cleaning bones. *Calcified Tissue International*, 31(1), 45–47. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF02407166>
- Holden, A., Harris, J., & Timm, R. (2013). Paleocological and taphonomic implications of insect-damaged Pleistocene vertebrate remains from Rancho La Brea, Southern California. *PLoS ONE*, 8, e67119. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0067119>
- Huchet, J.-B. (2014). Insect remains and their traces: Relevant fossil witnesses in the reconstruction of past funerary practices. *Anthropologie*, 52(3), 329–346. <https://www.jstor.org/stable/26272486>
- Huchet, J.-B., Deverly, D., & Gutiérrez, B. (2011). Taphonomic evidence of a human skeleton gnawed by termites in a Moche civilization grave at Huaca de la Luna, Peru. *International Journal of Osteoarchaeology*, 21, 92–102. <https://doi.org/10.1002/oa.1110>
- Huchet, J.-B., Le Mort, F., Rabinovich, R., Blau, S., Coqueugniot, H., & Arensburg, B. (2013). Identification of dermestid pupal chambers on Southern Levant human bones: Inference for reconstruction of Middle Bronze Age mortuary practices. *Journal of Archaeological Science*, 40, 3793–3803. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2013.04.025>
- Huchet, J.-B., & Greenberg, B. (2010). Flies, Mochicas and burial practices: A case study from Huaca de la Luna, Peru. *Journal of Archaeological Science*, 37, 2846–2856. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2010.06.025>
- Igareta, A., Mariani, R., Varela, G., & Teilleche, T. (2019). Insectos en contextos urbanos: Su rol como evidencia en un caso de reuso de objetos del siglo XIX. *Comechingonia. Revista*

- de Arqueología*, 23(2), 135–154. <https://doi.org/10.37603/2250.7728.V23.N2.27491>
- López, H., Baigún, C., Iwaszkiw, J.M., Delfino, R., & Padín, O. (2001). *La cuenca del Salado: Uso y posibilidades de sus recursos pesqueros*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/15937>
- Lyman, R. (1994). *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press.
- Matu, M., Crevecoeur, I., & Huchet, J.-B. (2017). Taphonomy and paleoichnology of Olduvai Hominid 1 (OH1). *International Journal of Osteoarchaeology*, 27, 785–800. <https://doi.org/10.1002/oa.2593>
- Muñoz-Saba, Y., Sánchez-Nivicela, J. C., Sierra-Durán, C., Vieda-Ortega, J. C., Amat-García, G., Muñoz, R., Casallas-Pabón, D., & Calvo-Roa, N. (2020). Cleaning osteological specimens with beetles of the genus *Dermestes* Linnaeus, 1758 (Coleoptera: Dermestidae). *Journal of Natural Science Collections*, 7, 72–82. <http://www.natsca.org/article/2584>
- Parkinson, A. (2012). *Dermestes maculatus and Periplaneta americana: bone modification criteria and establishing their potential as climatic indicators*. Tesis doctoral inédita. Johannesburg: University of the Witwatersrand.
- Parkinson, A. (2016). Traces of insect activity at Cooper's D fossil site (Cradle of Humankind, South Africa). *Ichnos*, 23, 322–339. <https://doi.org/10.1080/10420940.2016.1202685>
- Parkinson, A. (2022). Modern bone modification by *Dermestes maculatus* and criteria for the recognition of dermestid traces in the fossil record. *Historical Biology*. <https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2054714>
- Payne, J. A. (1965). A summer carrion study of the baby pig *Sus scrofa* Linnaeus. *Ecology*, 46(5), 592–602. <https://doi.org/10.2307/1934999>
- Pirrone, C., Buatois, L., & Bromley, R. (2014). Ichnotaxobases for bioerosion trace fossils in bones. *Journal of Paleontology*, 88, 195–203. <https://doi.org/10.1666/11-058>
- Richardson, M., & Goff, M. L. (2001). Effects of temperature and intraspecific interaction on the development of *Dermestes maculatus* (Coleoptera: Dermestidae). *Journal of Medical Entomology*, 38(3), 347–351. <https://doi.org/10.1603/0022-2585-38.3.347>
- Roberts, E., Rogers, R., & Foreman, B. (2003). An experimental approach to identifying and interpreting dermestid (Insecta: Coleoptera) bone modification. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23, 89A–90A.
- Robins, R., & Robins, A. (2011). The antics of ants: Ants as agents of bioturbation in a midden deposit in south-east Queensland. *Environmental Archaeology*, 16(2), 151–161. <https://doi.org/10.1179/174963111X13110803261010>
- Schroeder, H., Klotzbach, H., Oesterhelweg, L., & Püschel, K. (2002). Larder beetles (Coleoptera: Dermestidae) as an accelerating factor for decomposition of a human corpse. *Forensic Science International*, 127, 231–236. [https://doi.org/10.1016/S0379-0738\(02\)00131-7](https://doi.org/10.1016/S0379-0738(02)00131-7)
- Villagran, X., Strauss, A., Alves, M., & Oliveira, R. (2019). Virtual micromorphology: The application of micro-CT scanning for the identification of termite mounds in archaeological sediments. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 24, 785–795. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2019.02.035>
- Zanetti, N. (2014). Estudio bionómico de la coleopterofauna de interés forense en condiciones naturales y controladas en el área de Bahía Blanca (provincia de Buenos Aires, Argentina). Tesis doctoral inédita. Bahía Blanca: Universidad Nacional del Sur.
- Zanetti, N., Visciarelli, E., & Centeno, N. (2014). Taphonomic marks on pig tissue due to cadaveric Coleoptera activity under controlled conditions. *Journal of Forensic Sciences*, 59, 997–1001. <https://doi.org/10.1111/1556-4029.12399>
- Zanetti, N., Ferrero, A., & Centeno, N. (2015). Modification of postmortem wounds by *Dermestes maculatus* (Coleoptera: Dermestidae) activity: A preliminary study. *Journal of Forensic and Legal Medicine*, 36: 22–24. <https://doi.org/10.1016/j.jflm.2015.07.001>
- Zanetti, N., Visciarelli, E., & Centeno, N. (2015). Associational patterns of scavenger beetles to decomposition stages. *Journal of Forensic Sciences*, 60(4), 919–927. <https://doi.org/10.1111/1556-4029.12781>
- Zanetti, N., Ferrero, A., & Centeno, N. (2019). Depressions of *Dermestes maculatus* (Coleoptera: Dermestidae) on bones could be pupation

chambers. *The American Journal of Forensic Medicine and Pathology*, 40, 122–124. <https://doi.org/10.1097/PAF.0000000000000449>

Zárate, M., González de Bonaveri, M. I., Flegenheimer, N., & Bayón, C. (2000-2002). Sitios arqueológicos

someros: El concepto de sitio en estratigrafía y sitio de superficie. *Cuadernos del Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano*, 19, 635–653. <https://revistas.inapl.gob.ar/index.php/cuadernos/article/view/566>