

Muestreo secuencial de piezas dentales de camélidos domésticos y silvestres de las tierras altas de Atacama: primeros resultados de las composiciones isotópicas del carbono y el nitrógeno

Celeste Samec y Chris Harrod

Recibido 31 de julio 2021. Aceptado 22 de abril 2022

RESUMEN

El objetivo de este trabajo consiste en establecer si la señal isotópica del carbono y el nitrógeno medida sobre piezas dentales de camélidos modernos de las tierras altas de Atacama refleja las variaciones en la dieta, la movilidad y la territorialidad de estos animales a nivel diacrónico. Se busca explorar el correlato isotópico de la variación estacional en la dieta de los rebaños de camélidos domésticos determinada por la movilidad trashumante que practican los grupos pastoriles en el área de estudio, así como también la señal isotópica de las variaciones estacionales en la dieta y la movilidad de las poblaciones de camélidos silvestres condicionadas por las fluctuaciones climáticas características de este ambiente. Para ello se obtuvieron valores isotópicos ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, medidos en colágeno de dentina) de manera secuencial y perpendicular al eje de crecimiento de las piezas dentales consideradas, los cuales revelaron la existencia de una variación acotada. La trascendencia de esta investigación radica en proveer un marco de referencia para la discusión de las composiciones isotópicas medidas a partir del muestreo secuencial de piezas dentales de camélidos recuperados en contextos arqueológicos de la puna de Atacama.

Palabras clave: Llamas; Vicuñas; Dieta; Movilidad; Estudio actualístico.

Sequential sampling of domestic and wild camelids' teeth in the highlands of Atacama: first results on carbon and nitrogen stable isotope compositions

ABSTRACT

The goal of this paper is to establish if the variation manifested in the carbon and nitrogen stable isotope compositions measured on modern camelids' teeth from the highlands of Atacama reflects how the diet, mobility, and territoriality of these animals vary through time. The study seeks to determine if the isotopic signal shows the seasonal variation in the diet of the domestic camelid herds conditioned by the transhumant mobility practiced by the local herders, as well as the seasonal variation in the diet and mobility of the wild camelid populations related to the environmental fluctuations typical of this area. For this purpose, isotopic values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ measured on dentin collagen) were obtained sequentially and perpendicularly to the growth axis of the teeth considered, which revealed the existence of a limited variation. The significance of this research lies in providing a frame of reference for the discussion of the

Celeste Samec. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Instituto de Geocronología y Geología Isotópica (INGEIS). Pabellón INGEIS, Ciudad Universitaria (1428), Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. Max-Planck-Institut für Menschheitsgeschichte, Kahlaische Strasse 10 (07745), Jena, Alemania. E-mail: celestesamec@gmail.com
Chris Harrod. Instituto de Ciencias Naturales Alexander von Humboldt y Stable Isotope Facility (UASIF)-Instituto de Antofagasta, Universidad de Antofagasta, Av. Universidad de Antofagasta 02800 (1271155), Antofagasta, Chile. E-mail: chris@harrodlab.net

stable isotope compositions obtained from the sequential sampling of dental samples of camelids recovered from archaeological contexts in the Puna de Atacama.

Keywords: Llamas; Vicuñas; Diet; Mobility; Modern study.

INTRODUCCIÓN

Los camélidos sudamericanos son los únicos mamíferos de gran tamaño que fueron domesticados en el continente americano y representan un recurso de notable importancia para las sociedades del área andina, tanto en tiempos pasados como modernos (Moore, 2016). Indudablemente, el estudio de las estrategias de subsistencia empleadas por los grupos humanos que habitaron esta área en la prehistoria necesariamente comprende la investigación de las estrategias de explotación y manejo de las distintas especies de camélidos (Mengoni Goñalons y Yacobaccio, 2006).

Las relaciones que los grupos humanos establecieron con las poblaciones de camélidos sudamericanos en el pasado han sido analizadas desde numerosas líneas de evidencia (Dransart, 1991; Olivera, 1997; Gallardo y Yacobaccio, 2005; Cartajena *et al.*, 2007). Dentro de ellas, la más importante es la zooarqueología, que, a partir del estudio de las características morfológicas y osteométricas de los elementos que forman parte de los conjuntos faunísticos, permite evaluar la presencia de animales domésticos y/o silvestres y las estrategias de explotación de estos implementadas por los grupos humanos en diferentes periodos (Olivera y Elkin, 1994; Mengoni Goñalons y Yacobaccio, 2006; Cartajena, 2013). Sin embargo, el estudio de las relaciones entre los grupos humanos y los camélidos –i.e., la intervención humana en el comportamiento de las especies silvestres por medio del amansamiento y la domesticación y las estrategias de crianza de las formas domésticas– requiere de la integración de la zooarqueología con otras líneas de evidencia (e.g., análisis de isótopos estables o de ADN). Tomando esto como puntapié inicial, este trabajo se propone elaborar un marco de referencia actualístico que resulte aplicable a la resolución de problemáticas arqueológicas vinculadas a la movilidad y la dieta de las poblaciones de camélidos explotadas por los grupos humanos que habitaron las tierras altas de Atacama en el pasado a partir de análisis de isótopos estables realizados sobre piezas dentales de camélidos actuales. Esta investigación busca explorar el correlato isotópico de las variaciones estacionales en la dieta y la territorialidad de los camélidos actuales –silvestres y domésticos– a fin

de concebir una herramienta aplicable a la evaluación de casos arqueológicos. Consideramos que los patrones comentados aquí resultarán de utilidad para el estudio de las estrategias prehispánicas de explotación y manejo de las poblaciones de camélidos sudamericanos tanto en el área de estudio como en localidades vecinas, aunque los resultados de esta investigación serán interpretados en función de las líneas de base locales ya existentes (Fernández y Panarello, 1999-2001; Díaz *et al.*, 2016; Samec *et al.*, 2017).

ANTECEDENTES

Los análisis de isótopos estables constituyen una línea de investigación que permite obtener información sobre la dieta humana y animal en el pasado, así como también establecer la procedencia de individuos y recursos (Schoeninger, 1995). Esta vía ha resultado fructífera para el estudio de la alimentación y la movilidad de los grupos prehistóricos mediante el análisis de la composición isotópica del carbono, el nitrógeno, el oxígeno y el estroncio de restos humanos provenientes de diversos contextos de los Andes (Turner, *et al.*, 2010; Torres-Rouff *et al.*, 2012; Santana Sagredo *et al.*, 2015). Asimismo, algunos investigadores han explorado el potencial de los análisis de isótopos estables aplicados al estudio de las estrategias de explotación y manejo de animales en el pasado en diversos sectores del área andina (Thornton *et al.*, 2011; Mengoni Goñalons, 2014; Szpak *et al.*, 2014). Así, los análisis de isótopos estables realizados sobre distintos tejidos animales han permitido indagar cuestiones tales como la movilidad pastoril o el uso de forraje suplementario, aspectos que a menudo escapan a los alcances del análisis zooarqueológico tradicional (Finucane *et al.*, 2006; Knudson *et al.*, 2012). De tal forma, en las últimas tres décadas ha crecido notablemente la cantidad de investigaciones que analizan la composición isotópica del material óseo de camélidos sudamericanos con el objetivo de conocer las estrategias de explotación y manejo de estas poblaciones empleadas por los grupos humanos en diferentes momentos (Thornton *et al.*, 2011; Knudson *et al.*, 2012; López *et al.*, 2017). Sin embargo, la mayor parte de las investigaciones que se desarrollaron en

los Andes se han enfocado en las composiciones isotópicas medidas sobre elementos óseos de camélidos (principalmente la fracción colágeno), y han pasado por alto la información susceptible de ser obtenida a partir del análisis isotópico secuencial de piezas dentales. Este último tipo de análisis ha resultado útil para el estudio de las estrategias de explotación de los recursos animales en diversos contextos a nivel global, especialmente en lo que se refiere a cuestiones relacionadas con la estacionalidad en el manejo de las poblaciones y su relación con las fluctuaciones ambientales (Balasse *et al.*, 2002; Britton *et al.*, 2011; Makarewicz, 2014). En este sentido, resulta importante mencionar que los análisis efectuados sobre los tejidos que componen las piezas dentales (dentina y esmalte) aportan información sobre la dieta y la movilidad durante momentos puntuales en la vida del animal, dado que dichas piezas presentan un calendario fijo de crecimiento y no sufren remodelación luego de su formación. Contrariamente, los tejidos óseos (colágeno y apatita) se renuevan de manera constante a lo largo de la vida del animal y, por consiguiente, ofrecen información promediada sobre su vida y sus cambios de residencia. Sin embargo, aún son escasas las investigaciones que han aplicado el análisis isotópico secuencial de piezas dentales al estudio de las estrategias de explotación y manejo de los camélidos sudamericanos; al respecto, únicamente se pueden mencionar unos pocos casos en los Andes centrales (Goepfert *et al.*, 2013; Dufour *et al.*, 2014). En vistas de ello, el objetivo general de este trabajo consiste en establecer si las variaciones temporales en la dieta y la movilidad de las

poblaciones de camélidos sudamericanos modernas se manifiestan en la composición isotópica de la dentina de molares de camélidos silvestres y domesticados. En síntesis, este trabajo busca explorar la utilidad de esta metodología de análisis y evaluar su posterior aplicación para el estudio de las estrategias de explotación de los camélidos empleadas por los grupos humanos que ocuparon las tierras altas de Atacama en el pasado.

CARACTERÍSTICAS DEL ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio contemplada aquí comprende un sector del Altiplano situado entre 21°50' y 23°50' S y 65°50' y 68°50' O y abarca tres localidades de muestreo situadas en distintos sectores de Chile y Argentina (Figura 1). En líneas generales, el área cuenta con una altitud que oscila entre los 3000 y los 5000 msnm, aspecto que condiciona muchas de sus características ambientales y ecológicas, entre las que destacan una amplia variación térmica entre el día y la noche, una alta radiación solar y una baja presión atmosférica. Los recursos acuíferos se distribuyen de manera irregular en el espacio, de forma que las únicas fuentes de agua dulce son algunos ríos y manantiales dispersos. La productividad primaria se encuentra concentrada en sectores específicos del paisaje vinculados a fuentes estables de humedad tales como cuencas primarias, quebradas altas o humedales. Las lluvias ocurren principalmente durante el verano y tienen un origen oriental y amazónico. Por este mismo motivo, las precipitaciones se distribuyen según un gradiente

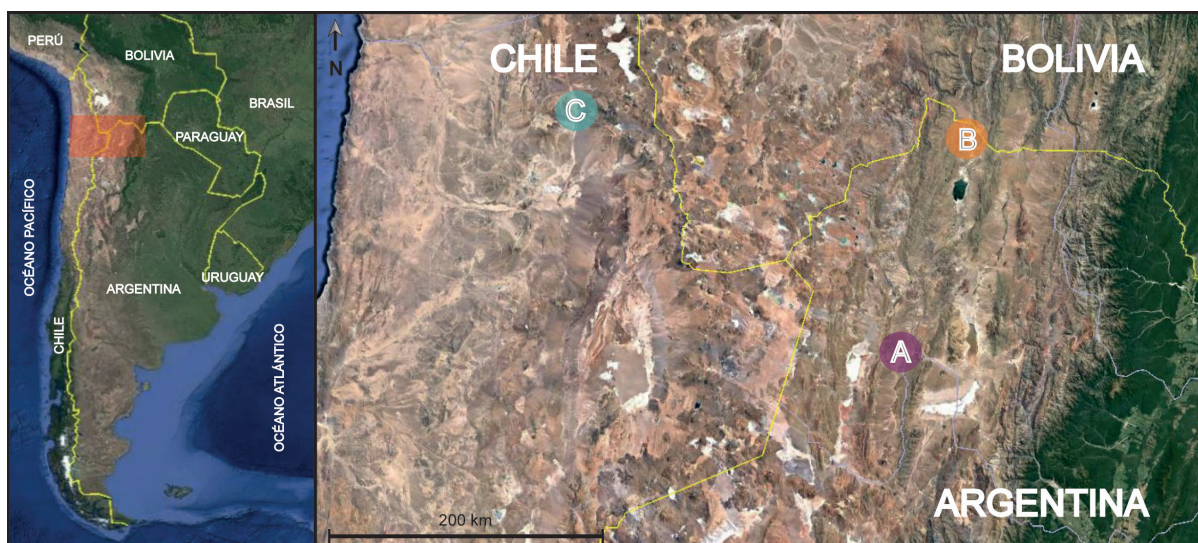


Figura 1. Localización del área de estudio en la zona más austral de América del Sur y detalle de esta, donde se señala la ubicación de las tres localidades de muestreo: A (áreas Lapao y Punta de la Pista), B (áreas Cieneguillas y Santa Catalina) y C (área Taira).

E-O según el cual el sector NE del área estudiada aquí exhibe una precipitación media anual que ronda los 300-400 mm/año, mientras que el sector situado hacia el SO cuenta con una precipitación media anual que apenas alcanza los 100 mm/año (Bianchi *et al.*, 2005; Sarricolea *et al.*, 2017).

Relevantes para este estudio resultan aquellos trabajos que han analizado la distribución de los vegetales con vías fotosintéticas C_3 y C_4 y sus composiciones isotópicas dentro del área de estudio (Fernández y Panarello, 1999-2001; Díaz *et al.*, 2016; Samec *et al.*, 2017). En líneas generales, estos antecedentes muestran que la distribución de las plantas C_3 y C_4 se encuentra correlacionada con la variable altitudinal, de acuerdo con sus efectos sobre la temperatura y la precipitación. Entonces, si bien las plantas C_3 son las más abundantes en todas las comunidades vegetales muestreadas, las plantas C_4 se encuentran presentes en porcentajes apreciables por debajo de los 3900 msnm debido a condiciones de mayor temperatura y estrés hídrico, aunque disminuyen notablemente por encima de dicha cota, donde estas condiciones ya no se presentan (Samec *et al.*, 2017). Asimismo, se han observado valores de $\delta^{15}N$ más elevados en aquellas plantas que crecen en ambientes áridos y salinos, mientras que los valores más bajos se encuentran en ambientes más húmedos, que cuentan con mayor precipitación (Díaz *et al.*, 2016). En conjunto, estos aspectos determinan la existencia de un gradiente altitudinal en los valores medios de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de las distintas comunidades vegetales utilizadas por los camélidos, en función del cual los valores se vuelven más bajos a medida que se incrementa la altitud (Samec *et al.*, 2018).

DIETA Y MOVILIDAD DE LOS CAMÉLIDOS SUDAMERICANOS EN EL ÁREA DE ESTUDIO

En esta área se han realizado diversos estudios etnográficos y etnoarqueológicos con distintos objetivos; los más relevantes para este trabajo son aquellos que buscaron determinar la escala de la movilidad anual practicada por los diversos grupos pastoriles que ocupan distintos sectores de las tierras altas de Atacama (Gundermann, 1984; Göbel, 2001; Yacobaccio, 2007, entre otros). Estos estudios muestran que actualmente los pastores emplean un sistema de movilidad estacional, de tal forma que la dieta de los rebaños se ve determinada por un

uso alternado de distintas áreas de pastoreo localizadas en distintos sectores del rango altitudinal (Gundermann, 1984; Caracotche, 2001; Yacobaccio, 2007). Como consecuencia de esto, el patrón de asentamiento de los pastores actuales es disperso en el paisaje y se encuentra integrado por sitios que no son empleados de manera homogénea durante el año (Yacobaccio *et al.*, 1998). De esta forma, pueden ser identificados dos tipos de sitios: bases residenciales (casas) y sitios temporarios (estancias) (Yacobaccio, 2007). Las bases residenciales siempre se encuentran en las cercanías de una fuente de agua, ya sean humedales o cursos de agua, y son ocupadas durante todo el año por, al menos, una porción de la familia de pastores, mientras que los sitios temporarios son utilizados de forma intermitente y no necesariamente cuentan con una fuente de agua cercana (Caracotche, 2001). Los trabajos realizados en la localidad de Susques (Jujuy, Argentina), la cual corresponde a la localidad de muestreo A en este trabajo, muestran que durante la estación lluviosa –i.e., de noviembre a marzo– los rebaños se mantienen en las cercanías de la base residencial haciendo uso de las pasturas que crecen en los humedales –llamados “vegas” en esta zona– y las unidades vegetales asociadas, a menudo situadas por debajo de los 3900 msnm (Yacobaccio, 2007). Por el contrario, los sitios temporarios empleados por los pastores de dicha zona son ocupados por una parte de la familia y los rebaños durante unos pocos meses durante la estación seca –i.e., de abril a octubre– y se sitúan en estepas arbustivas, mixtas o gramíneas de altitud variable ubicadas entre los 3500 msnm hasta los 4300 msnm (Yacobaccio *et al.*, 1998). Por su parte, en la vertiente occidental del área de estudio, la cual corresponde a la localidad C en este trabajo, el manejo de los rebaños también involucra el movimiento entre espacios contiguos, aunque ecológicamente diferenciados (Gundermann, 1984). Particularmente en la zona de Toconce y Caspana, los rebaños se alimentan en los humedales –denominados “bofedales” aquí– y sus inmediaciones entre los meses de septiembre y marzo. Luego, ya al inicio de la temporada seca, se mueven hacia los tolares o pajonales donde cada familia posee distintas estancias o puestos, a fin de obtener nutrientes en parches alternativos durante el invierno (Gundermann, 1984). De esta forma, el uso de los parches vegetales varía estacionalmente a partir del movimiento transhumante de una parte de la unidad doméstica y los rebaños, lo que les permite a los animales acceder a distintos tipos de pasturas con diferentes proporciones de vegetales

C₃ (arbustos, gramíneas y hierbas) y C₄ (gramíneas) en los distintos sectores del área de estudio contemplada aquí (Gundermann, 1984; Yacobaccio *et al.*, 1998).

Por otro lado, y según fuera establecido por diversos estudios etológicos realizados en distintos sectores del área de estudio y áreas aledañas, los camélidos silvestres también registran variaciones estacionales en sus hábitos de alimentación y uso de parches (Benítez *et al.*, 2006; Arzamendia *et al.*, 2020). En este sentido, si bien las vicuñas presentan un comportamiento territorial ligado a la disponibilidad de determinados recursos *-i.e.*, fuentes de agua-, también pueden alternar de manera estacional el uso de las comunidades vegetacionales por diversos motivos, ya sea a fin de aprovechar aquellas pasturas que ofrecen mayor calidad de nutrientes en cada época del año (Arzamendia *et al.*, 2006; Arzamendia y Vilá, 2015) o bien para evitar la competencia con animales domésticos (Borgnia *et al.*, 2008; Valencia Olatte, 2013). Por ejemplo, en el área de Tara, ubicada en la vertiente occidental de la zona de estudio relevada aquí, se registra un uso de los parches más productivos *-i.e.*, bofedales- durante la temporada húmeda tanto por parte de llamas como de vicuñas, mientras que durante la temporada seca estas últimas se desplazan a zonas subóptimas *-i.e.*, tolares y pajonales- a fin de evitar la competencia del ganado doméstico cuando los recursos escasean (Valencia Olatte, 2013). Por su parte, las investigaciones realizadas en el sector de Santa Catalina, ubicado en la vertiente oriental de nuestra área de estudio, observaron también una alternancia estacional de los hábitats empleados por las poblaciones locales de vicuñas, de forma tal que durante la temporada húmeda utilizaron los sectores más aptos *-i.e.*, de mayor cobertura vegetal y disponibilidad de agua, como las vegas- mientras que durante la época seca los animales se movieron hacia ambientes de menor calidad *-i.e.*, con menor cobertura vegetal, como las estepas arbustivas- (Rojo, 2015). Estas evidencias se encuentran en consonancia con estudios recientes que afirman que la vicuña tiene hábitos que corresponden a los de un herbívoro generalista, de forma que se la puede clasificar como "primariamente pastoreadora" pero también "facultativamente ramoneadora" (Borgnia *et al.*, 2020), lo cual reformula viejos postulados que establecían que la vicuña era una pastadora estricta (Franklin, 1982). En síntesis, si bien esta especie prefiere consumir vegetación graminosa (C₃ y C₄) y alimentarse en vegas y bofedales, también

consume vegetación arbustiva (C₃) cuando se moviliza hacia las estepas (Benítez *et al.*, 2006; Borgnia *et al.*, 2010).

Considerando estos aspectos del comportamiento de los camélidos sudamericanos y tomando como punto de partida la existencia de un gradiente altitudinal en las composiciones isotópicas de las pasturas disponibles (Fernández y Panarello, 1999-2001; Díaz *et al.*, 2016; Samec *et al.*, 2017), este trabajo se propone explorar el correlato isotópico de la variación estacional en la dieta y la movilidad de las poblaciones de camélidos que habitan las tierras altas de Atacama en la actualidad a partir del muestreo seriado de piezas dentales. Hasta el momento, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre colágeno óseo de camélidos modernos provenientes del área de estudio muestran una clara correlación con la variable altitudinal vinculada a la proporción de las especies C₃ y C₄ y a los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de estas (Fernández y Panarello, 1999-2001; Yacobaccio *et al.*, 2009; Samec *et al.*, 2018). Entonces, si bien sabemos que existe una alternancia estacional entre comunidades vegetacionales, esta variación resulta imposible de comprender a partir de la señal isotópica obtenida en tejidos que se regeneran a lo largo de la vida de un individuo y que, por ende, presentan señales promediadas *-i.e.*, colágeno y apatita ósea-. De tal forma, esta contribución busca generar información de grano fino que permita explorar el correlato isotópico de dicha variación estacional y así hipotetizar sobre cómo pudo haberse manifestado en el pasado. En esta primera instancia, se espera que los resultados obtenidos en este estudio muestren diferencias en el aporte de los vegetales C₃ y C₄ (y metabolismo ácido de las crasuláceas, CAM, por sus siglas en inglés) en función de la alternancia estacional entre parches con vegetales C₃ y C₄ *-i.e.*, vegas y tolares- ocupados durante la temporada estival y parches con mayoría de vegetales C₃ *-i.e.*, estepas mixtas y pajonales- ocupados durante la temporada invernal, tanto en el caso de los camélidos domésticos como en el de los silvestres.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los materiales considerados aquí corresponden a 13 molares de la dentición permanente de distintos especímenes de camélidos sudamericanos recolectados en distintas campañas realizadas entre 1992 y 2019. De estas 13 piezas dentales, siete pertenecen

a especímenes de la especie doméstica *Lama glama* (llama) y seis corresponden a la especie silvestre *Vicugna vicugna* (vicuña). En el caso de la especie doméstica, los materiales recolectados corresponden a carcadas obtenidas a partir de la inspección de sitios pastoriles modernos y sus pozos de basura, mientras que en el caso de la especie silvestre los especímenes fueron recuperados a partir de la inspección de las áreas de alimentación de las poblaciones de vicuñas y el hallazgo de carcadas de animales muertos por causas naturales (ver Samec *et al.*, 2018). En todos los casos, la recolección de los especímenes considerados aquí tuvo en cuenta el estado de preservación, fragmentación y completitud de las piezas dentales. Debido a que no todos los especímenes recolectados se encontraban completos, no se realizaron estimaciones de sexo en función de las características de los caninos, dado que estos no siempre se encontraban presentes, ya fuera por pérdida de la pieza dental o fragmentación de la parte esquelética recolectada (mandíbula o maxila) (Kaufmann, 2009).

Se seleccionaron distintos molares de las mandíbulas y maxilas de estos especímenes con el objetivo de representar los distintos estadios en la vida de estos individuos, en aras de obtener un muestreo exploratorio –aunque representativo– de su potencial variabilidad. Entonces, la muestra utilizada comprende cinco primeros molares (M1), cuatro segundos molares (M2) y cuatro terceros molares (M3), los cuales corresponden a distintos estadios de formación y erupción. Asimismo, el grado de erupción y desgaste de las piezas seleccionadas, así como el de las piezas vecinas permitieron establecer la edad de los individuos analizados, que son juveniles (3), adultos jóvenes (2), adultos (6) y seniles (2), en función de las clases de edad establecidas por Yacobaccio *et al.* (1998) y asignadas teniendo en cuenta el calendario de erupción y desgaste expuesto en Samec *et al.* (2014), elaborado a partir de Fernández Baca (1962), Oporto *et al.* (1979) y Wheeler (1982). Es necesario aclarar que no se cuenta con un calendario de formación (morfogénesis e histogénesis) de las distintas piezas dentales de los camélidos sudamericanos, aunque sí se conocen el momento de la erupción y el cronograma de desgaste posterior para las distintas especies (ver, por ejemplo, Wheeler, 1982 y Kaufmann, 2009). Sin embargo, se puede considerar al momento de erupción como aquel en el que ya ha concluido gran parte de la formación de la corona de la pieza dental, por lo que podemos afirmar que los valores

isotópicos corresponden a momentos anteriores al de la erupción en todos los casos (Tabla 1).

En la Tabla 1 se presenta un cronograma unificado de erupción de los distintos molares de los camélidos sudamericanos, el cual fuera presentado originalmente por Samec y coautores (2014) en función de los trabajos mencionados en forma previa. Debido a que las edades que figuran allí corresponden a las edades máximas para el desarrollo de las coronas, trabajaremos únicamente con la dentina de esta porción de cada pieza, excluyendo la raíz de estas, con el objetivo de afinar el lapso de tiempo contemplado en cada secuencia de valores isotópicos –i.e., los meses previos a la erupción–. Esta metodología también resultó ser la más conveniente en términos de factibilidad, debido a la dificultad de extraer la raíz de las piezas de forma completa en muchos de los casos. Dado que las piezas dentales corresponden a maxilas, mandíbulas y hemimandíbulas de especímenes modernos, el proceso de extraer los dientes de sus posiciones resultó complejo debido a la propia fragilidad de las piezas (muchas contaban con líneas de fractura al momento de la recolección) y al fuerte encastramiento en la rama mandibular o la maxila. Por su parte, la etapa de erupción y particularmente el estado de desgaste y preservación de algunas de las piezas medidas también han condicionado la cantidad de muestras obtenidas de cada molar, que oscilan entre cuatro y ocho pares de valores.

Al mismo tiempo, vale aclarar que el destete de las crías de llamas y vicuñas tiene lugar entre los 6 y los 8 meses de edad, lo que varía en función de diversos factores, tales como la disponibilidad de alimento y la intervención de los pastores en el caso de la especie doméstica (Göbel, 1994; Vilá, 2000). Por ello, consideramos que las composiciones isotópicas medidas en los primeros molares probablemente se vean afectadas por efecto del amamantamiento y sus consecuencias a nivel trófico (Balasse *et al.*, 2001), al tiempo que los segundos molares casi en su mayoría probablemente representen la dieta posterior al destete, aspecto

Diente	Erupción (meses)
M1	6-9
M2	15-24
M3	33-45

Tabla 1. Cronograma unificado de erupción de los molares de la dentición permanente de los camélidos sudamericanos (adaptado de Samec *et al.*, 2014, elaborado en función de Fernández Baca, 1962; Oporto *et al.*, 1979; Wheeler, 1982).

indiscutible en el caso de los terceros molares (Samec *et al.*, 2014).

En cuanto al pretratamiento de las piezas, primeramente se llevó a cabo una limpieza superficial de los especímenes con herramientas abrasivas y luego el material fue lavado con agua bidestilada a fin de eliminar contaminantes superficiales. Luego, se realizó un corte longitudinal destinado a preservar la mitad de cada pieza e incluso, en aquellos casos en que fue posible, se cortó uno de los lóbulos, con la intención de preservar la mayor cantidad de material para futuros análisis. En forma posterior, se eliminó mecánicamente la capa de esmalte exterior de la corona de cada lóbulo seleccionado, a fin de efectuar el pretratamiento de desmineralización únicamente sobre la dentina de cada sección. El proceso de desmineralización posterior siguió los procedimientos sugeridos por Tykot (2004), con el objetivo de generar un isomorfo de colágeno de dentina sobre el que pudiera efectuarse el muestreo seriado. Dicho isomorfo fue enjuagado en agua bidestilada antes de proceder a realizar el muestreo, el cual se efectuó cortando cuidadosa y secuencialmente trozos de aproximadamente 0,5 mm de ancho de manera perpendicular al eje de crecimiento del molar manteniendo una separación de aproximadamente 1,5 mm empleando un escalpelo como herramienta cortante, según los procedimientos especificados por Balasse y coautores (2001). Luego, las muestras de colágeno de dentina se sometieron al análisis de las relaciones $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ mediante la utilización de un Analizador Elemental Elemental Vario PYRO cube acoplado a un espectrómetro de masas Elemental Isoprime visION de flujo continuo en la Universidad de Antofagasta Stable Isotope Facility. Dichas mediciones se realizaron a partir del uso de materiales de referencia certificados internacionalmente, así como de materiales internos al laboratorio calibrados según los estándares internacionales (V-PDB para carbono y AIR para nitrógeno) redundando en errores analíticos de $\pm 0,04\%$ para los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\pm 0,05\%$ para los valores de $\delta^{15}\text{N}$.

Finalmente, con el objetivo de establecer la significancia de nuestros resultados en términos del aporte de los vegetales C_3 y C_4 (y CAM) a la dieta de los camélidos y

sus variaciones en el tiempo, hemos empleado el modelo de mezcla Bayesiano FRUITS (Fernandes *et al.*, 2014). Para ello se han cargado en el programa los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de cada individuo por separado, a fin de elaborar una serie temporal para cada molar analizado aquí. El modelo fue alimentado con los valores medios (y DE) de la vegetación local separada en dos grupos: C_3 y C_4 +CAM, empleando los datos publicados en Díaz *et al.* (2016) y Samec *et al.* (2017) en función de la proveniencia de cada individuo (vertiente occidental vs. vertiente oriental) (Tabla 2). Los vegetales C_4 y CAM se agrupan en una misma categoría porque sus valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ resultan virtualmente indistinguibles (Díaz *et al.*, 2016; Samec *et al.*, 2017). A su vez, vale aclarar que los datos incluidos en las corridas corresponden a las especies vegetales consumidas activamente por los camélidos silvestres y domésticos (Castellaro *et al.*, 2004; Borgnia *et al.*, 2010).

Asimismo, las corridas de FRUITS utilizaron factores de discriminación extraídos de la bibliografía existente para mamíferos con dietas herbívoras ($\Delta^{13}\text{C}_{\text{colágeno-dieta}} = 5 \pm 1,3\%$; $\Delta^{15}\text{N}_{\text{colágeno-dieta}} = 3,4 \pm 1,0\%$) (Koch *et al.*, 1994; Kelly, 2000; Murphy *et al.*, 2007). Se eligió correr modelos no ponderados con cien mil iteraciones a fin de garantizar la convergencia de los resultados. Estos procedimientos resultaron en estimaciones medias del aporte de las plantas C_3 y las plantas C_4 +CAM en la dieta para cada punto de muestreo de los molares analizados, las cuales permitirán evaluar la existencia de variaciones temporales en la dieta de los individuos muestreados. Finalmente, los resultados de las estimaciones de las proporciones de vegetales C_3 y C_4 +CAM elaboradas a partir de los modelos de mezcla obtenidos a partir de FRUITS se graficarán en función de la escala temporal, considerando que el extremo superior de la corona de cada molar representa el momento más antiguo de la formación de este (Misk *et al.*, 1998).

Vertiente	Vegetales	Rango altitudinal (msnm)	N	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	
				Media	DE	Media	DE
Oriental	C_3	2870-3870	72	-25,37	1,65	5,23	2,50
	C_4 +CAM	2870-3870	15	-14,11	0,99	5,51	2,24
Occidental	C_3	3415-3890	18	-23,39	2,29	4,69	2,38
	C_4 +CAM	3415-3890	30	-14,21	2,51	6,08	1,55

Tabla 2. Fuentes utilizadas para correr los modelos de mezcla en FRUITS en función de los datos publicados por Díaz *et al.* (2016) y Samec *et al.* (2017).

RESULTADOS

Se presentan 73 pares de valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ correspondientes a la medición de las composiciones isotópicas del carbono y el nitrógeno de la dentina de molares de llamas (40 pares de valores) y vicuñas (33 pares de valores) (Material suplementario 1). En todos los casos, la relación C:N para cada par de valores se encuentra dentro del rango esperado –entre 2,9 y 3,6– (DeNiro, 1985), lo que permite descartar alteraciones posdeposicionales y señala el carácter primario de las señales obtenidas. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ presentan una media de $-17,86\text{‰}$, abarcando un rango entre $-19,74\text{‰}$ y $-12,92\text{‰}$ al considerar todos los resultados. Asimismo, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ exhiben una media de $8,83\text{‰}$ con valores que varían entre $5,63\text{‰}$ y $13,36\text{‰}$ cuando se tienen en cuenta todos los resultados. Al separarlos por especies, encontramos que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las llamas presentan una media de $-17,50\text{‰}$ y varían entre $-19,64\text{‰}$ y $-12,92\text{‰}$, mientras que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las vicuñas exhiben una media de $-18,31\text{‰}$, un valor mínimo de $-19,74\text{‰}$ y un valor máximo de $-17,15\text{‰}$. Esta diferencia obedece en gran parte a los elevados valores que presenta uno de los especímenes (CT19), los cuales empujan la media de las llamas hacia arriba. Es por ello que, al comparar las medianas de ambas poblaciones, $-18,10\text{‰}$ en las llamas y $-18,05\text{‰}$ en las vicuñas, tal diferencia se desvanece. Al mismo tiempo, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre la especie doméstica tienen una media de $9,84\text{‰}$ y un rango de entre $7,04\text{‰}$ y $13,36\text{‰}$, mientras que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de la especie silvestre considerada aquí presentan

una media de $7,60\text{‰}$ y varían entre $5,63\text{‰}$ y $11,27\text{‰}$. En oposición al patrón descripto para el carbono, en este caso, la diferencia que se observa en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ se mantiene si comparamos las medianas, $9,69\text{‰}$ en llamas y $7,17\text{‰}$ en vicuñas, aspecto que ya fuera planteado y discutido para los valores de la composición isotópica del nitrógeno en colágeno óseo en un trabajo previo (Samec et al., 2018).

Ahora bien, al observar los resultados a nivel intraindividual corresponde discutir los rangos de los valores a fin de arrojar luz sobre los patrones de variación observados (Tabla 3). En este sentido, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ presentan un rango de variación promedio de $0,72\text{‰}$ con valores extremos de $0,35\text{‰}$ (individuo B326) y $1,13\text{‰}$ (individuo B327). Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ presentan una variación promedio de $1,00\text{‰}$ con un rango situado entre $0,19\text{‰}$ (individuo B816) y $2,74\text{‰}$ (individuo PDEM2). Estos resultados muestran una variación acotada, con rangos que se sitúan en torno al 1‰ para ambas composiciones isotópicas medidas en el mismo molar, con contadas excepciones (Tabla 3). Al mismo tiempo, y contrariamente a lo esperado en función de las variaciones estacionales que existen en el área de estudio, las series de valores no presentan un patrón sinusoidal claro (Figuras 2 y 3), aunque en algunos de los casos se observa cierta oscilación intraindividual, la cual resulta difícil de interpretar a causa de lo acotado de su extensión –e.g., los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y de $\delta^{15}\text{N}$ del individuo PD5 exhibidos en la Figura 2–. En líneas generales, estos resultados sugieren que la metodología empleada

Individuo	Localidad de muestreo	Área	Altitud (msnm)	Especie	Diente	Edad	Cantidad de muestras	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)			$\delta^{15}\text{N}$ (‰)		
								Valor mín.	Valor máx.	Ran-go	Valor mín.	Valor máx.	Ran-go
PDEM1	A	Lapao	3600	<i>L. glama</i>	M ₃	Adulto	7	-19,64	-18,57	1,07	9,56	9,96	0,40
PDEM2	A	Lapao	3600	<i>L. glama</i>	M ₃	Adulto	8	-18,67	-18,23	0,44	7,04	9,78	2,74
PD5	A	Lapao	3600	<i>L. glama</i>	M ₂	Senil	8	-18,51	-17,75	0,76	9,29	10,29	1,00
PPP1192	A	P. de la Pista	3800	<i>L. glama</i>	M ₁	Adulto joven	4	-17,90	-17,16	0,74	8,00	9,72	1,72
B776	B	Sta. Catalina	3770	<i>L. glama</i>	M ¹	Adulto	4	-18,45	-17,89	0,56	9,42	9,93	0,51
B787	B	Sta. Catalina	3770	<i>L. glama</i>	M ₁	Senil	4	-16,72	-16,15	0,57	8,16	9,93	1,77
CT19	C	Taira	3330	<i>L. glama</i>	M ₂	Adulto	5	-14,02	-12,92	1,10	12,72	13,36	0,64
B326	B	Cieneguillas	3600	<i>V. vicugna</i>	M ₂	Adulto	4	-19,74	-19,39	0,35	6,41	6,9	0,49
B327	B	Cieneguillas	3600	<i>V. vicugna</i>	M ¹	Juvenil	8	-18,58	-17,45	1,13	6,38	7,28	0,90
B409	B	Cieneguillas	3600	<i>V. vicugna</i>	M ³	Adulto joven	5	-19,61	-18,92	0,69	5,63	6,5	0,87
B788	B	Sta. Catalina	3770	<i>V. vicugna</i>	M ³	Adulto	4	-18,25	-17,99	0,26	7,03	7,63	0,60
B816	B	Sta. Catalina	3770	<i>V. vicugna</i>	M ²	Juvenil	7	-18,11	-17,15	0,96	7,98	8,17	0,19
B821	B	Sta. Catalina	3770	<i>V. vicugna</i>	M ₁	Juvenil	5	-18,51	-17,77	0,74	10,12	11,27	1,15

Tabla 3. Síntesis de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ obtenidos por individuo. Los datos crudos se consignan en Material suplementario 1.

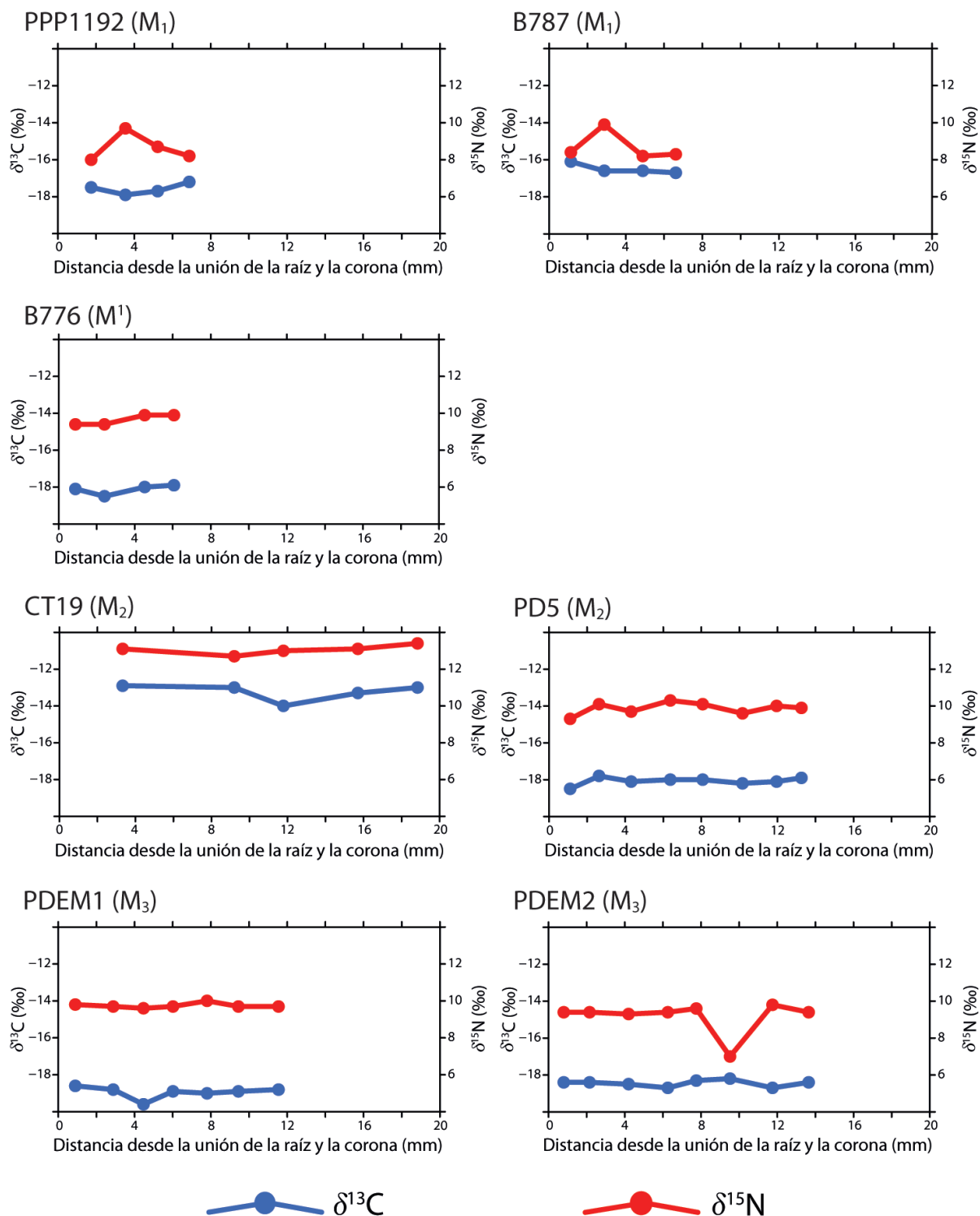


Figura 2. Resultados de la medición de las composiciones isotópicas del carbono y el nitrógeno de muestras de dentina tomadas de forma secuencial de las coronas de molares correspondientes a la especie *Lama glama*.

aquí no resulta lo suficientemente sensible para reflejar las fluctuaciones estacionales de la dieta de los camélidos –tanto silvestres como domésticos– y el uso alternado de distintos parches vegetacionales, al menos en términos del aporte de los vegetales C₃ y C₄ (y CAM) y sus valores promedio de δ¹⁵N.

Por otro lado, al observar los resultados en función de los tipos de molares considerados, resulta interesante recalcar la presencia de ciertos cambios abruptos en las composiciones isotópicas, tanto del carbono como del nitrógeno, de algunos de los M₁ considerados aquí –e.g., PPP1192 y B787–, que

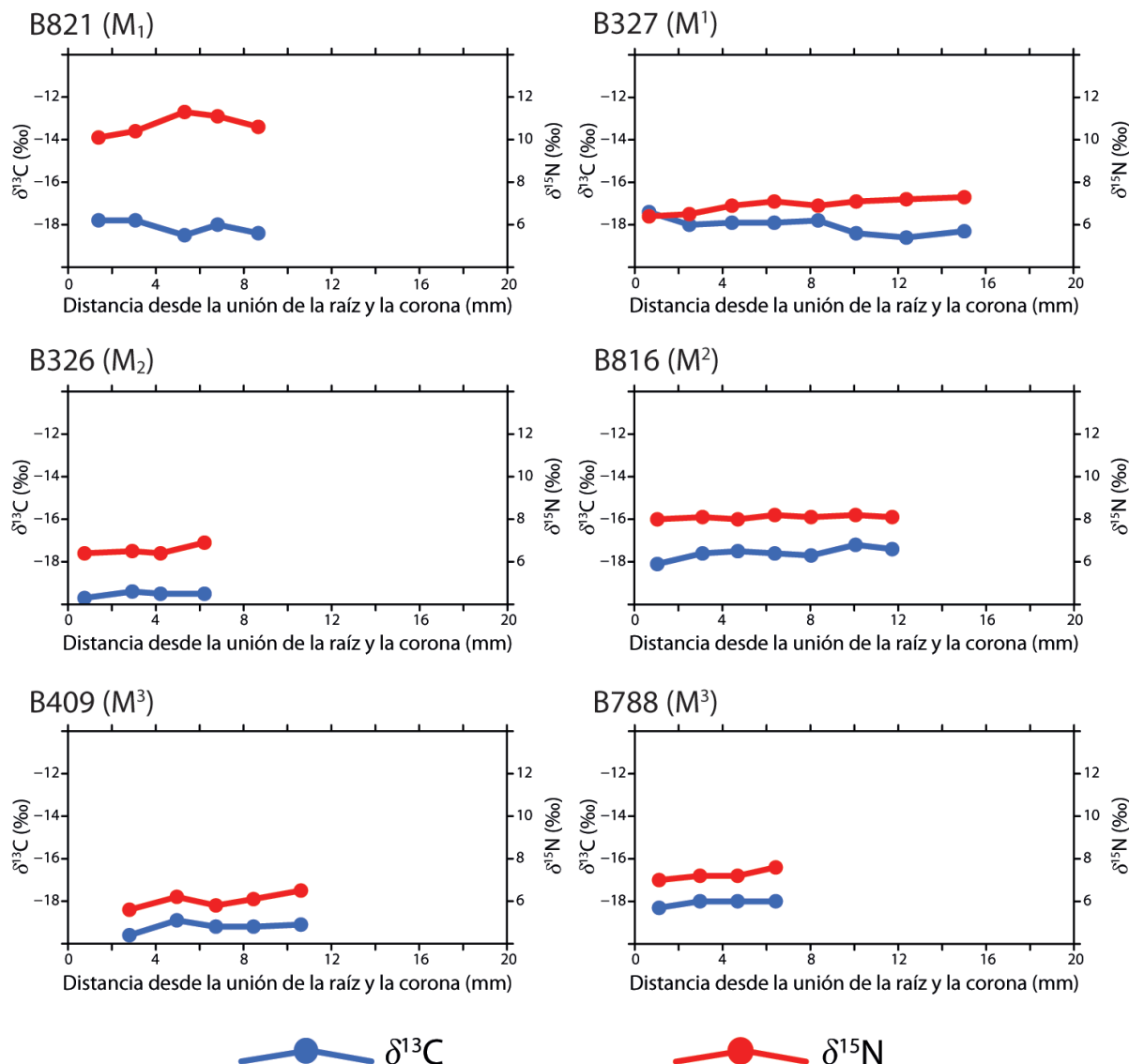


Figura 3. Resultados de la medición de las composiciones isotópicas del carbono y el nitrógeno de muestras de dentina tomadas de forma secuencial de las coronas de molares correspondientes a la especie *Vicugna vicugna*.

podrían indicar cambios metabólicos ligados a la gestación, el amamantamiento y el destete, aunque este patrón no se repite en todos los M1 (Figura 2). Como ya fuera mencionado más arriba, si bien no se cuenta con un calendario de formación de las distintas piezas dentales para los camélidos sudamericanos, si se tiene en cuenta el calendario de erupción establecido para las especies domésticas y silvestres, puede pensarse que parte del M1 se ha formado dentro del vientre materno, aunque su erupción se produce recién entre los 6 y 9 meses luego del nacimiento (Samec *et al.*, 2014). Por otro lado, el caso de mayor variación intraindividuo se da en un M2 (PDEM2) debido a la existencia de un valor de $\delta^{15}\text{N}$ notablemente bajo dentro de la progresión de valores, el cual sin embargo, presenta

un valor de C:N dentro de los rangos establecidos para el colágeno bien preservado (3,1) (ver Material Suplementario 1).

Finalmente, los resultados de las estimaciones de las proporciones de vegetales C_3 y C_4 +CAM elaboradas en función de los modelos de mezcla corridos en FRUITS se encuentran graficados en función de la escala temporal en las Figuras 4 y 5. Para ello se tuvo en cuenta que el extremo superior de la corona de cada molar representa el momento más antiguo de la formación de este (Misk *et al.*, 1998), con lo que los ejes se presentan invertidos con respecto a las Figuras 2 y 3 presentadas previamente. En líneas generales, las estimaciones del aporte de las distintas vías fotosintéticas a la dieta de los individuos analizados aquí confirman el patrón ya comentado

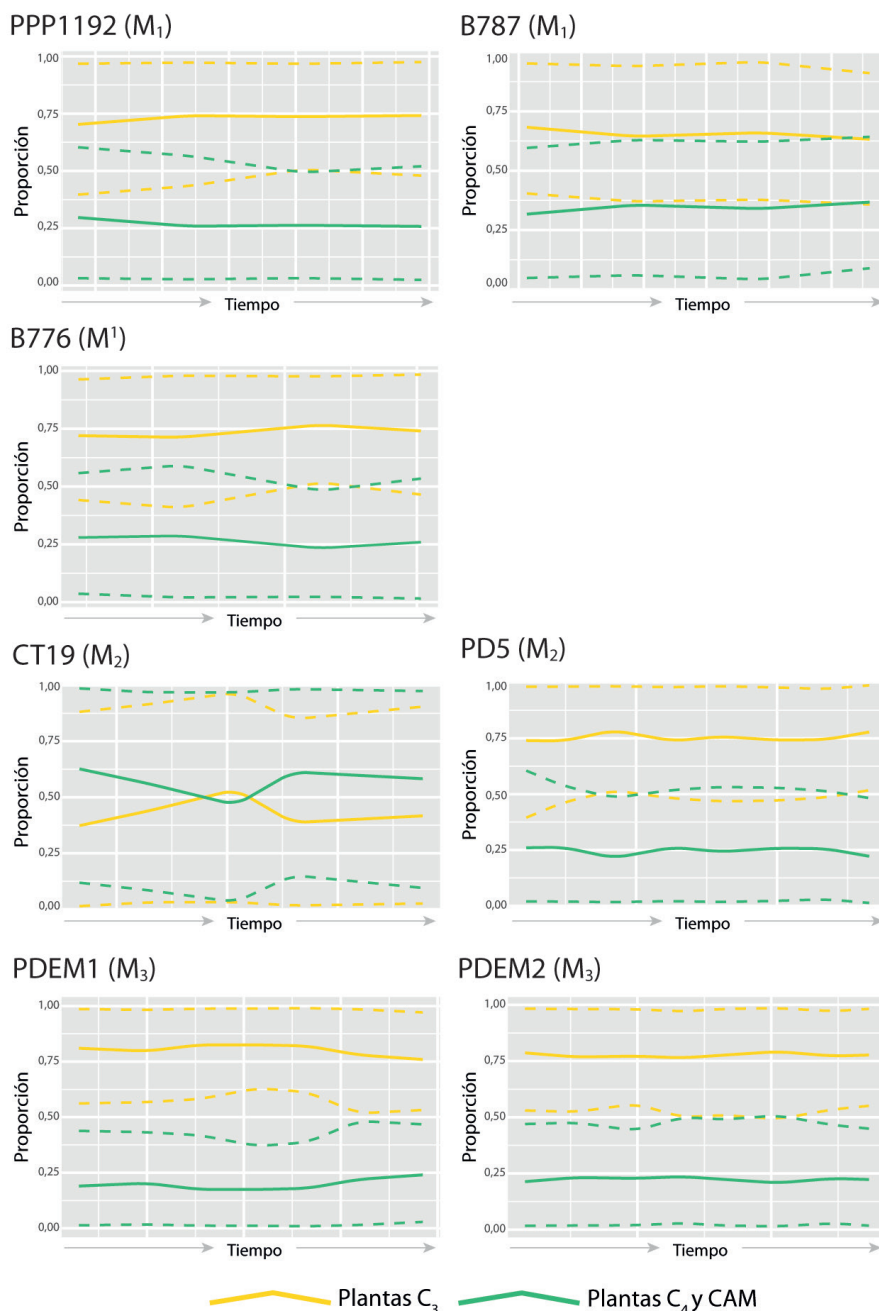


Figura 4. Proporciones medias (línea continua) e intervalos de credibilidad del 95% (línea partida) para las estimaciones de la contribución de las distintas vías fotosintéticas a la dieta de la especie *L. glama* según el modelo de mezcla.

anteriormente: no existen variaciones que puedan ser claramente asociadas con cambios estacionales en la dieta vinculados al uso de los distintos parches vegetacionales. Sin embargo, los resultados muestran la existencia de ciertas oscilaciones en el aporte promediado de los distintos tipos de vegetación –del orden de 5-10%– en el caso de algunos de los individuos considerados. Al mismo tiempo, vale aclarar que aquellos patrones que se encuentran más “planchados” en las Figuras 4 y 5 corresponden a aquellas piezas que arrojaron una menor cantidad

del muestreo secuencial no reflejan variaciones estacionales sustanciales y/o direccionadas en lo que se refiere al aporte de la vegetación C₃ y C₄+CAM en las dietas de estas poblaciones. En líneas generales, la inexistencia de variaciones marcadas en las series temporales de los valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre molares de camélidos domésticos y silvestres parece acusar cierta falta de sensibilidad por parte de la metodología de muestreo empleada aquí. Sin embargo, los patrones observados pueden explicarse a partir de la existencia de un sistema

de muestras por diversos motivos, relacionados con el método de muestreo (piezas parcialmente fragmentadas, con líneas de fractura y/o muy desgastadas producto de la edad del individuo).

DISCUSIÓN

En líneas generales, los valores isotópicos presentados aquí muestran que la vegetación C₃ ocupa un rol preponderante en la alimentación de los camélidos sudamericanos domésticos y silvestres que habitan actualmente las tierras altas de Atacama, y representan más del 50% de la dieta en casi todos los casos. En este sentido, vale mencionar que estos resultados se encuentran en consonancia con los patrones identificados en trabajos previos que midieron las mismas composiciones isotópicas sobre otros tejidos –i.e., colágeno óseo– de estas mismas especies (Samec *et al.*, 2018). Por otro lado, los resultados obtenidos a partir

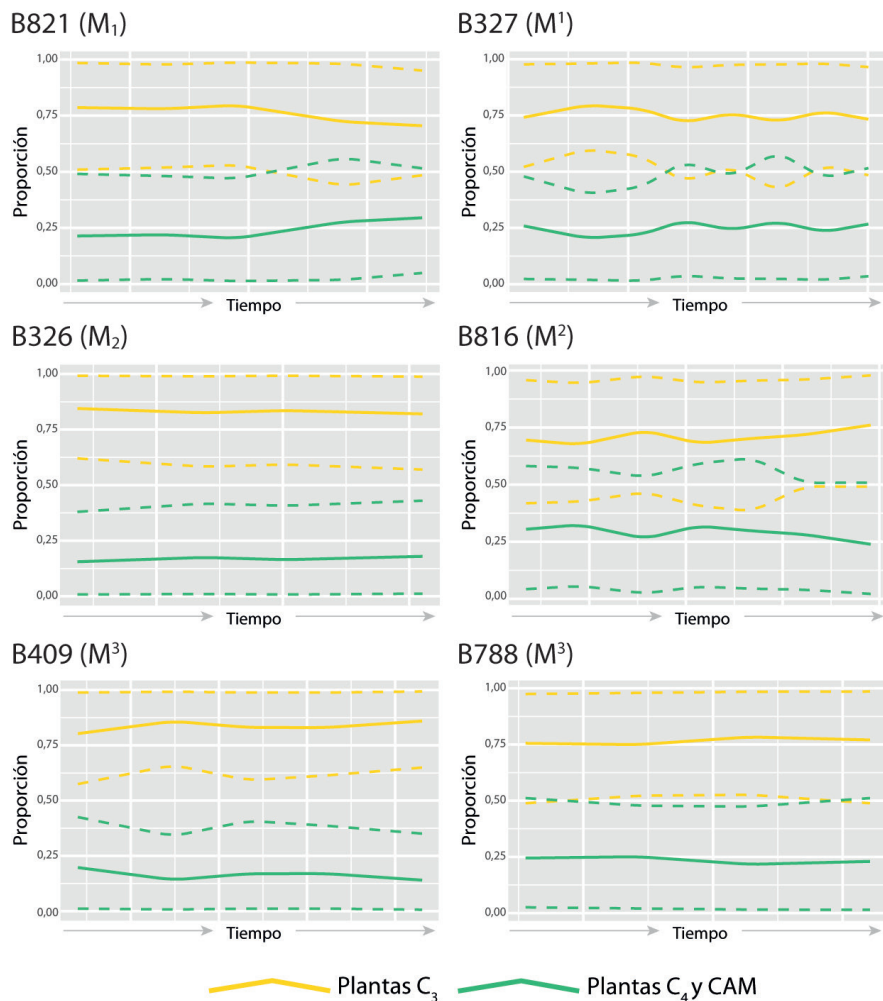


Figura 5. Proporciones medias (línea continua) e intervalos de credibilidad del 95% (línea partida) para las estimaciones de la contribución de las distintas vías fotosintéticas a la dieta de la especie *V. vicugna* según el modelo de mezcla.

de manejo de los camélidos domésticos acotado espacialmente y de hábitos de baja movilidad de los camélidos silvestres, los cuales implican cambios en la localización de los parches utilizados que no necesariamente se ven reflejados en modificaciones sustanciales en los tipos de vegetación consumidos (gramíneas C₄ vs. gramíneas y arbustos C₃) debido a la inexistencia de cambios abruptos en la disponibilidad de los distintos tipos de vegetación y a las preferencias propias de los animales considerados (Castellaro *et al.*, 2004; Borgnia *et al.*, 2010). No obstante, y retomando lo expuesto más arriba, cabe preguntarse por la efectividad del método de muestreo para reflejar variaciones estacionales en la dieta de los camélidos, considerando la posibilidad de que la toma de muestras de 0,5 mm de espesor de forma perpendicular al eje de crecimiento del molar incluya múltiples capas de dentina, lo cual redundaría en valores que promedian distintos momentos de la vida de cada individuo (Czermak *et*

al., 2020). Sin embargo, existen dificultades prácticas que impiden la toma de muestras de forma más precisa, ligadas fundamentalmente a la histología propia del tejido muestreado –i.e., la falta de anillos de crecimiento visibles– y la necesidad de obtener suficiente material para llevar a cabo la medición de las composiciones isotópicas según las limitaciones asociadas a la cantidad de muestra requerida por los equipos empleados. En este sentido, si bien se han desarrollado métodos alternativos que permiten tomar muestras más pequeñas sin pretratamiento, estos se limitan a las mediciones de $\delta^{15}\text{N}$ y son inaplicables para la obtención de valores de $\delta^{13}\text{C}$ (ver, por ejemplo, Guiry *et al.*, 2016), los cuales resultan de ma-

yor interés en el caso que tratamos aquí. Futuras investigaciones deberán resolver estos interrogantes y elaborar protocolos de muestreo que permitan sortear estas dificultades y afinar la resolución temporal de los patrones identificados.

Finalmente, existe la posibilidad de que la variabilidad acotada que fuera relevada aquí a partir del muestreo secuencial de molares de camélidos modernos obedezca a la incidencia de factores antrópicos que afectan la ecología del área de estudio en la actualidad, tales como el sobrepastoreo, la competencia entre especies animales nativas e introducidas, el cambio climático, etc. (Rojo, 2015). En este sentido, consideramos que la aplicación de esta misma metodología al análisis de molares de camélidos recuperados en sitios arqueológicos contribuirá a comprender sus alcances y limitaciones en función de su comparación con los resultados actuales. Estudios anteriores realizados sobre materiales arqueológicos en el área de estudio han

planteado la posibilidad de que los pastores del pasado emplearan rangos de movilidad más amplios que los actuales (Samec *et al.*, 2020), aspecto que bien podría explorarse a partir de la metodología desarrollada en este trabajo. En última instancia, los resultados obtenidos a partir del análisis de materiales arqueológicos deberán complementarse con otras líneas de investigación, tales como los perfiles de mortalidad o el análisis de micro y macrorrestos vegetales, que permitan aportar datos independientes para discutir las estrategias de pastoreo y caza en el marco de la variabilidad estacional que caracteriza al área de estudio.

CONCLUSIONES

En este trabajo se presentaron los primeros resultados del análisis isotópico producto del muestreo secuencial de la dentina de molares de camélidos sudamericanos de las tierras altas de Atacama. Contrariamente a lo esperado en función de la estacionalidad característica del área de estudio, no se han podido identificar patrones claros que apunten a establecer la existencia de variaciones sustanciales en la contribución de plantas C_3 y C_4 (y CAM) a la dieta de los camélidos analizados. Estos resultados, sin embargo, no invalidan la aplicación de esta metodología para el análisis de la composición isotópica de camélidos provenientes de sitios arqueológicos, sino que señalan la importancia de trazar expectativas claras en relación con las variaciones esperadas, así como también la necesidad de desarrollar una metodología adecuada para la toma de muestras que permita minimizar la pérdida de información y afinar la resolución temporal de los datos obtenidos. Entonces, a pesar de las dificultades mencionadas, consideramos que los resultados presentados aquí representan un antecedente relevante para el estudio de la movilidad pastoril y sus efectos sobre la dieta de los rebaños de llamas en el área de estudio. En última instancia, vale mencionar que este representa el primer trabajo en aplicar una metodología de análisis isotópico secuencial sobre tejidos dentales de camélidos de las tierras altas de Atacama, y no solo sienta un precedente metodológico sumamente relevante a nivel regional, sino también las bases para el trabajo conjunto entre investigadores de uno y otro lado de la cordillera en el futuro.

Agradecimientos

Agradecemos la asistencia de quienes trabajan en el Fish and Stable Isotope Ecology y el Instituto Antofagasta de la Universidad de Antofagasta. Asimismo, destacamos la colaboración invaluable de los miembros del Proyecto Arqueológico Barrancas y de Vicuñas, Camélidos y Ambiente. Queremos destacar también la labor de los editores y evaluadores, quienes contribuyeron a mejorar la primera versión de este escrito con sus comentarios y sugerencias. Este trabajo fue financiado por la Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo de Chile (Proyecto Postdoctoral FONDECYT n°3190566 y Proyecto Regular FONDECYT n°1191452) y la Universidad de Buenos Aires de Argentina (Proyecto UBACyT F-383). Chris Harrod fue financiado por la Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo de Chile (Programas Milenio NCN16-034 y NCN19-153).

REFERENCIAS CITADAS

- Arzamendia, Y., Cassini, M. H. y Vilá B. L. (2006). Habitat use by *Vicugna vicugna* in Laguna Pozuelos Reserve, Jujuy, Argentina. *Oryx*, 40, 198-203.
- Arzamendia, Y., Rojo, V., Baldo, J. y Vilá, B. L. (2020). Uso del hábitat de la vicuña austral. En B. A. González (Ed.). *La vicuña austral* (pp. 74-84). Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza (FCFCN), Universidad de Chile; Corporación Nacional Forestal (CONAF); Grupo Especialista en Camélidos Sudamericanos (GECS).
- Arzamendia, Y. y Vilá, B. L. (2015). *Vicugna* habitat use and interactions with domestic ungulates in Jujuy, Northwest Argentina. *Mammalia*, 79, 267-278.
- Balasse, M., Ambrose, S. H., Smith, T. D. y Price, D. (2002). The seasonal mobility model for prehistoric herders in the south-western Cape of South Africa assessed by isotopic analysis of sheep tooth enamel. *Journal of Archaeological Science*, 29, 917-932.
- Balasse, M., Bocherens, H., Mariotti, A. y Ambrose, S. H. (2001). Detection of dietary changes by intra-tooth carbon and nitrogen isotopic analysis: an experimental study of dentine collagen of cattle (*Bos taurus*). *Journal of Archaeological Science*, 28, 235-245.
- Benítez, V., Borgnia, M. y Cassini, M. H. (2006). Ecología nutricional de la vicuña (*Vicugna vicugna*): Un caso de estudio en la Reserva Laguna Blanca, Catamarca. En B. Vilá (Ed.). *Investigación, conservación y manejo de vicuñas* (pp. 51-67). Proyecto MACS.

- Bianchi, A. R., Yañez, C. E. y Acuña, L. R. (2005). *Bases de datos mensuales de las precipitaciones del Noroeste Argentino*. Informe del Proyecto Riesgo Agropecuario. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA)-Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca (SAGPYA).
- Borgnia, M., Arzamendia, Y. y Vilá, B. (2020). Box 8.1. Uso de los recursos tróficos de la vicuña austral en Jujuy y Catamarca, Argentina. En B. A. González (Ed.). *La vicuña austral* (pp. xxiii-xxiv). FCFCN, CONAF, GECS.
- Borgnia M., Vilá, B. L. y Cassini, M. H. (2008). Interaction between wild camelids and livestock in an Andean semi-desert. *Journal of Arid Environments* 72, 2150-2158.
- Borgnia M., Vilá, B. L. y Cassini, M. H. (2010). Foraging ecology of Vicuña, *Vicugna vicugna*, in dry Puna of Argentina. *Small Ruminant Research*, 88, 44-53.
- Britton, K., Grimes, V., Niven, L., Steele, T. E., McPherron, S., Soressi, M., Kelly, T. E., Jaubert, J., Hublin, J. J. y Richards, M. P. (2011). Strontium isotope evidence for migration in late Pleistocene *Rangifer*: Implications for Neanderthal hunting strategies at the Middle Palaeolithic site of Jonzac, France. *Journal of Human Evolution*, 61(2), 176-185.
- Caracotche, S. (2001). The Invisibility of Time: An Ethnoarchaeological Study of the Temporary Sites of Herders of the Southern Puna. En L. A. Kuznar (Ed.). *Ethnoarchaeology of Andean South America* (pp. 97-115). International Monographs in Prehistory, Ethnoarchaeological Series 4.
- Cartajena, M. I. (2013). Faunal assemblages from the middle Holocene environmental and cultural variability in the western slope of the puna de Atacama. *Quaternary International*, 307, 31-37.
- Cartajena, I., Núñez, L. y Grosjean, M. (2007). Camelid domestication in the western slope of the Puna de Atacama, Northern Chile. *Anthropozoologica*, 42, 155-173.
- Castellano G., G., Ullrich R., T., Wackwitz, B. y Raggi S., A. (2004). Composición botánica de la dieta de alpacas (*Lama pacos* L.) y llamas (*Lama glama* L.) en dos estaciones del año, en praderas altiplánicas de un sector de la Provincia de Parinacota, Chile. *Agricultura Técnica*, 64(4), 353-363.
- Czermak, A., Fernández-Crespo, T., Ditchfield, P. W. y Lee-Thorp, J. A. (2020). A guide for an anatomically sensitive dentine microsampling and age-alignment approach for human teeth isotopic sequences. *American Journal of Physical Anthropology*, 173, 776-783.
- DeNiro, M. (1985). Postmortem preservation and alteration of in vivo bone collagen isotope ratios in relation to palaeodietary reconstruction. *Nature*, 317, 806-809.
- Díaz, F., Frugone, M., Gutiérrez, R. y Latorre, C. (2016). Nitrogen Cycling in an Extreme Hyperarid Environment Inferred from $\delta^{15}\text{N}$ Analyses of Plants, Soils and Herbivore Diet. *Scientific Reports*, 6, 22226.
- Dransart, P. (1991). Llamas, herders and the exploitation of raw materials in the Atacama Desert. *World Archaeology*, 22, 304-319.
- Dufour, E., Goepfert, N., Léon, B. G., Chauchat, C., Jordán, R. F. y Sánchez, S. V. (2014). Pastoralism in Northern Peru during pre-Hispanic times: Insights from the Mochica Period (100-800 AD) based on stable isotopic analysis of domestic camelids. *PlosOne*, 9, e87559.
- Fernandes, R., Millard, A. R., Brabec, M., Nadeau, M. J. y Grootes, P. (2014). Food Reconstruction Using Isotopic Transferred Signals (FRUITS): A Bayesian Model for Diet Reconstruction. *Plos One*, 9(2), e87436.
- Fernández, J. y Panarello, H. O. (1999-2001). Isótopos del carbono en la dieta de herbívoros y carnívoros de los Andes Jujenos. *Xama*, 12-14, 71-85.
- Fernández-Baca, S. (1962). Algunos aspectos del desarrollo dentario en la alpaca (*Lama pacos*). *Revista de la Facultad de Medicina Veterinaria*, 16-17, 88-103.
- Finucane, B. C., Maita Agurto, P. e Isbell, W. H. (2006). Human and animal diet at Conchopata, Perú: stable isotope evidence for maize agriculture and animal management practices during the Middle Horizon. *Journal of Archaeological Science*, 33, 1766-1776.
- Franklin, W. L. (1982). Biology, Ecology, and Relationship to Man of the South American Camelids. En M. A. Mares y H. H. Genoways (Eds.). *Mammalian Biology in South America* (pp. 457-489). Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Linesville.
- Gallardo, F. y Yacobaccio, H. (2005). Wild or domesticated? Camelids in early formative rock art of the Atacama Desert (Northern Chile). *Latin American Antiquity*, 16, 115-130.
- Göbel, B. (1994). Management of camelids in a pastoral community of NW-Argentina (Puna de Atacama). En M. Gerken M. y C. Renieri (Eds.). *Proceedings of the European Symposium on South American Camelids* (pp. 85-94). Università degli Studi di Camerino.
- Göbel, B. (2001). El ciclo anual de la producción pastoril en Huancar (Jujuy, Argentina). En G. L. Mengoni Goñalons, D. E. Olivera y H. D. Yacobaccio (Eds.). *El uso de los camélidos a través del tiempo* (pp. 91-115). Grupo Zooarqueología de Camélidos; Ediciones del Tridente.
- Goepfert, N., Dufour, E., Gutiérrez, B. y Chauchat, C. (2013). Origen geográfico de camélidos en el periodo mochica (100-800 AD) y análisis isotópico secuencial

- del esmalte dentario: enfoque metodológico y aportes preliminares. *Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines*, 42, 25-48.
- Guiry, E. J., Hepburn, J. C. y Richards, M. P. (2016). High-resolution serial sampling for nitrogen stable isotope analysis of archaeological mammal teeth. *Journal of Archaeological Science*, 69, 21-28.
- Gundermann K., H. (1984). Ganadería Aymara, ecología y forrajes: evaluación regional de una actividad productiva andina. *Chungara*, 12, 99-124.
- Kaufmann, C. A. (2009). *Estructura de edad y sexo en Lama guanicoe (guanaco). Estudios actualísticos y arqueológicos en Pampa y Patagonia*. Sociedad Argentina de Antropología.
- Kelly, J. F. (2000). Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*, 78, 1-27.
- Knudson, K. J., Gardella, K. R. y Yaeger, J. (2012). Provisioning Inka feasts at Tiwanaku, Bolivia: the geographic origins of camelids in the Pumapunku complex. *Journal of Archaeological Science*, 39, 479-491.
- Koch, P. L., Fogel, M. L. y Tuross, N. (1994). Tracing the diets of fossil animals using stable isotopes. En R. Michener y K. Lajtha (Eds.). *Stable isotopes in ecology and environmental Science* (pp. 63-92). Blackwell Scientific Publications.
- López, P., Cartajena, I., Loyola, R., Núñez, L. y Carrasco, C. (2017). The use of hunting and livestock space inferred by stable isotopes analyses on camelids during the early Formative (Tilocalar Phase) in Tulan Transect (Puna de Atacama, Chile). *International Journal of Osteoarchaeology*, 27, 1059-1069.
- Makarewicz, C. 2014. Winter pasturing practices and variable fodder provisioning detected in nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) and carbon ($\delta^{13}\text{C}$) isotopes in sheep dentinal collagen. *Journal of Archaeological Science*, 41, 502-510.
- Mengoni Goñalons, G. L. (2014). Isótopos estables en camélidos del Período Tardío del Noroeste de Argentina (NOA): Estrategias de uso y manejo de rebaños. *Revista Chilena de Antropología*, 30, 68-75.
- Mengoni Goñalons, G. L. y Yacobaccio, H. D. (2006). The domestication of South American camelids. A view from the South-Central Andes. En M. A. Zeder, D. G. Bradley, E. Emshwiller y B. D. Smith (Eds.). *Documenting domestication. New Genetic and Archaeological Paradigms* (pp. 228-244). University of California Press.
- Misk, N., Youssef, H., Semieka, M. y El-Khabery, A. (1998). Radiographic studies on the development of teeth in camels. *Journal of Camel Practice and Research*, 5(1), 23-37.
- Moore, K. (2016). Early Domesticated Camelids in the Andes. En J. Capriles y N. Tripcevich (Eds.). *The Archaeology of Andean Pastoralism* (pp. 17-38). University of New Mexico Press.
- Murphy, B. P., Bowman, D. M. J. S. y Gagan, M. K. (2007). Sources of carbon isotope variation in kangaroo bone collagen and tooth enamel. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 71, 3847-3858.
- Olivera, D. E. (1997). La importancia del Recurso Camelidae en la Puna de Atacama entre los 10.000 y 500 años A.P. *Estudios Atacameños*, 14, 29-41.
- Olivera, D. E. y Elkin, D. C. (1994). De cazadores y pastores: El proceso de domesticación de camélidos en la Puna Meridional Argentina. En D. C. Elkin, C. Madero, G. L. Mengoni Goñalons, D. E. Olivera, M. C. Reigadas y H. D. Yacobaccio (Eds.). *Zooarqueología de camélidos 1* (pp. 95-124). Grupo Zooarqueología de Camélidos.
- Oporto, N., Bigatti, R. y Larrieu, E. (1979). Determinación de edades en guanaco (*Lama guanicoe*) en base a su dentición. *Revista Argentina de Producción Animal*, 4, 965-983.
- Rojo, V. (2015). *Aplicación de un SIG para el análisis espacial de la distribución de vicuñas silvestres en un sector de la Cuenca de La Laguna de Pozuelos, Jujuy*. Universidad Nacional de Luján.
- Samec, C., Arzamendia, Y., Baldo, J., Panarello, H. y Yacobaccio, H. (2014). Intra-individual variation in carbon and nitrogen isotope composition from bone and dentin collagen from a modern wild camelid in the Dry Puna of Argentina. En *Libro de Resúmenes de la 12th International Conference of Archaeozoology*, p. 138. San Rafael, Mendoza, Argentina.
- Samec, C. T., Pirola, M., Yacobaccio, H. D. y Panarello, H. O. (2020). Assessing Prehispanic Herding Strategies through Stable Isotope Analysis: A Case Study from the Dry Puna of Argentina. *Environmental Archaeology*, 25, 353-364.
- Samec, C. T., Yacobaccio, H. D. y Panarello, H. O. (2017). Carbon and nitrogen isotope composition of natural pastures in the Dry Puna of Argentina: A baseline for the study of prehistoric herd management strategies. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 9, 153-163.
- Samec, C. T., Yacobaccio, H. D. y Panarello, H. O. (2018). Stable isotope compositions of South American camelids in the Dry Puna of Argentina: A frame of reference for the study of prehistoric herding and hunting strategies. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 18, 628-636.

- Santana-Sagredo, F., Uribe, M., Herrera, M. J., Retamal, R. y Flores, S. (2015). Dietary practices in ancient populations from northern Chile during the transition to agriculture (Tarapacá region, 1000 BC-AD 900). *American Journal of Physical Anthropology*, 158, 751-758.
- Sarricolea, P., Meseguer-Ruiz, O. y Romero-Aravena, H. (2017). Precipitation trends in the Chilean Norte Grande and its relationship with climate change projections. *Diálogo Andino*, 54, 41-50.
- Schoeninger, M. J. (1995). Stable isotope studies in human evolution. *Evolutionary Anthropology*, 4, 83-98.
- Szpak, P., Millaire, J. F., White, C. D. y Longstaffe, F. J. (2014). Small scale camelid husbandry on the north coast of Perú (Virú Valley): insight from stable isotope analysis. *Journal of Anthropological Archaeology*, 36, 110-29.
- Thornton, E. K., Defrance, S. D., Krigbaum, J. S. y Williams, P. R. (2011). Isotopic Evidence for Middle Horizon to 16th Century Camelid Herding in the Osmore Valley, Peru. *International Journal of Osteoarchaeology*, 21, 544-567.
- Torres-Rouff, C., Pestle, W. y Gallardo, F. (2012). Eating fish in the driest desert in the world: osteological and biogeochemical analyses of human skeletal remains from the San Salvador cemetery, North Chile. *Latin American Antiquity*, 23, 51-69.
- Turner, B., Kingston, J. y Armelagos, G. (2010). Variation in dietary histories among the immigrants of Machu Picchu: Carbon and Nitrogen isotope evidence. *Chungara*, 42, 497-513.
- Tykot, R. H. (2004). Stable Isotopes and Diet: You Are What You Eat. En M. Martini, M. Milazzo y M. Piacentini (Eds.). *Physics Methods in Archaeometry. Proceedings of the International School of Physics "Enrico Fermi" Course CLIV* (pp. 433-444). Società Italiana di Fisica.
- Valencia Olatte, D. I. (2013). *Interacción espacio-temporal entre vicuña (Vicugna vicugna) y llama (Lama glama) en el sector de Tara, región de Antofagasta, Chile* [Tesis de pregrado, Universidad de Chile]. <https://repositorio.uchile.cl/handle/2250/131734>
- Vilá, B. L. (2000). Comportamiento y organización social de la vicuña. En B. González et al. (Eds.). *Manejo sustentable de la vicuña y el guanaco* (pp. 175-191). Servicio Agrícola y Ganadero, Pontificia Universidad Católica de Chile, Fundación para la Innovación Agraria.
- Wheeler, J. C. (1982). Aging llamas and alpacas by their teeth. *Llama World*, 1, 12-17.
- Yacobaccio, H. D. (2007). Andean camelid herding in the South Andes: ethnoarchaeological models for archaeozoological research. *Anthropozoologica*, 42, 143-154.
- Yacobaccio, H. D., Madero, C. M. y Malmierca, M. P. (1998). *Etnoarqueología de pastores surandinos*. Grupo Zooarqueología de Camélidos.
- Yacobaccio, H. D., Morales, M. R. y Samec, C. T. (2009). Towards an isotopic ecology of herbivory in the Puna ecosystem: new results and patterns in *Lama glama*. *International Journal of Osteoarchaeology*, 19(2), 144-155.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Material suplementario 1. Composiciones isotópicas del carbono y el nitrógeno (valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) del colágeno extraído secuencialmente de la dentina de molares de llamas ($n = 7$) y vicuñas ($n = 6$).