



# Evidencias botánicas en contextos arqueológicos a partir del análisis *multiproxy* de coprolitos del noroeste de Santa Cruz, Argentina

*Botanical evidences from archaeological contexts based on multiproxy analysis of coprolites from northwestern Santa Cruz, Argentina*

Ana C. Martínez Tosto<sup>1</sup>, María L. Benvenuto<sup>1</sup>, Nadia J. Velázquez<sup>1</sup>,  
Romina S. Petriigh<sup>1</sup>, Florencia Agliano<sup>2</sup>, Ivana S. Camiolo<sup>1</sup>, Nicolás Begue<sup>1</sup> y  
Lidia S. Burry<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Investigaciones en Producción, Sanidad y Ambiente (IIPROSAM CONICET-UNMdP), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales-UNMdP, Centro Científico Tecnológico Mar Del Plata-CONICET, Centro de Asociación Simple CIC PBA, Mar Del Plata, Argentina. Deán Funes 3250-Nivel 2. E-mail: amtosto@mdp.edu.ar, nvelazquez@mdp.edu.ar, mlbenvenuto@mdp.edu.ar, rpetriigh@mdp.edu.ar, lburry@mdp.edu.ar.

<sup>2</sup>Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Instituto de Antropología de Córdoba (IDACOR CONICET-UNC), Córdoba, Argentina. Av. Hipólito Yrigoyen 174. E-mail: fagliano@mi.unc.edu.ar

## Resumen

Los coprolitos, heces mineralizadas o deshidratadas, brindan evidencias que contribuyen a la reconstrucción de los ambientes del pasado. En nuestro grupo de investigación, hace unos años iniciamos el análisis de coprolitos mediante la exploración de diversos elementos contenidos en su interior, como polen, fragmentos vegetales y silicofitolitos. Asimismo, comenzamos a desarrollar y evaluar distintas estrategias metodológicas para maximizar la recuperación de estos elementos. El objetivo de este trabajo es presentar una revisión de distintos casos de estudio realizados por los autores, enfocados en el análisis *multiproxy* de coprolitos de herbívoros y omnívoros hallados en sitios arqueológicos del noroeste de Santa Cruz, Argentina. Esta revisión muestra que este abordaje permite alcanzar niveles de resolución taxonómica más precisos que cuando se analiza un solo *proxy*. Asimismo, destaca la importancia de la generación de modelos actualísticos para la interpretación de los hallazgos en coprolitos. En los coprolitos estudiados con una buena preservación de los *proxies*, se observó la predominancia de taxones de las familias Poaceae y Asteraceae, lo que evidencia directamente los principales elementos de la dieta de la fauna que acompañaba a los cazadores-recolectores. Asimismo, se logró identificar taxones vegetales que estaban disponibles para los cazadores-recolectores que habitaron en el noroeste de Santa Cruz durante el Holoceno.

**Palabras clave:** Evidencias botánicas; Coprolitos; Análisis *multiproxy*; Paleoambiente; Santa Cruz.

## Abstract

Coprolites/paleofeces are mineralised or dehydrated feces and their study allows us to reconstruct part of the environmental scenarios of the past. A few years ago, our research group began to analyze coprolites by studying different elements contained within them, such as pollen, plant remains, and silicophytoliths. Additionally, different methodological strategies were evaluated to recover as many elements as possible. The aim of this paper is to present a review of different case studies based on the *multiproxy* analysis of coprolites of herbivorous and omnivorous organisms found in archaeological sites in Santa Cruz northwest, Argentina. The results showed that the *multiproxy* approach allows for improvement in taxonomic resolution compared to other cases where a single *proxy* is analyzed. In addition, it emphasizes the importance of generating actualistic models for interpreting findings in coprolites. The good preservation of *proxies* enables us to identify plant taxa that were available to the hunter-gatherers inhabiting the northwest of Santa Cruz during the Holocene. The identified taxa from the Poaceae and Asteraceae families were recorded as dominant, providing direct evidence that these taxa were the main dietary items of the fauna accompanying the hunter-gatherers.

**Keywords:** Botanical evidences; Coprolites; *Multiproxy* analysis; Paleoenvironment; Santa Cruz.



Los coprolitos/paleoheces se pueden encontrar deshidratados o mineralizados en contextos paleontológicos o arqueológicos. En el interior de los mismos, se suelen hallar elementos de distinta naturaleza incluidos en su matriz (Reinhard y Bryant, 1992, 2008). Algunos de estos elementos (*proxies*), como el polen, fragmentos vegetales y silicofitolitos, representan evidencias directas de la paleodieta de organismos omnívoros y herbívoros. En este sentido, las heces son un registro paleoecológico de alta resolución temporal ya que proveen información sobre lo ingerido por el organismo días previos a la deposición (Horrocks *et al.*, 2003). Por lo tanto, el análisis de estas inclusiones también permite explorar además de la dieta, las estaciones del año en las que los organismos ocuparon los sitios arqueológicos y algunos aspectos del paleoambiente como, la disponibilidad de recursos vegetales o animales en el área de forrajeo en un momento particular determinado (Reinhard y Bryant, 1992; Horrocks *et al.*, 2003; Carrión *et al.*, 2004; Velázquez *et al.*, 2014, 2020; Wang *et al.*, 2015; Mosca Torres *et al.*, 2018). Una de las problemáticas en los estudios de coprolitos consiste en identificar la procedencia del polen y los silicofitolitos que están incluidos en los coprolitos. Es decir, tanto los granos de polen como silicofitolitos encontrados podrían deberse a: la ingesta voluntaria de plantas (considerados ítems de dieta), la ingesta involuntaria debida a la contaminación del alimento por polen o silicofitolitos depositados en la superficie de los órganos consumidos, al consumo de agua con partículas en suspensión, o a la contaminación post-depositacional de las heces (Tsartsidou *et al.*, 2007; Alcover *et al.*, 1999; Chaves, 2000; Velázquez y Burry, 2010). Por lo tanto, es necesario realizar tanto análisis actualísticos como antiguos a partir de varios indicadores, para poder realizar inferencias más certeras acerca de la paleodieta y paleoambiente de los organismos que originaron las heces.

La identificación del origen zoológico de los coprolitos resulta fundamental para interpretar los resultados obtenidos del análisis de los *proxies*. La caracterización morfológica de los coprolitos y el contenido de los mismos son herramientas útiles para aproximarse al origen zoológico (Chame, 2003). Sin embargo, esta información muchas veces debe ser complementada con otras evidencias como las brindadas por el análisis del ADN antiguo (ADNa) que permite, de manera más precisa, definir a qué nivel taxonómico corresponde el animal que depositó las heces (Poinar *et al.*, 1998; Hofreiter *et al.*, 2000, 2003). Integrantes de nuestro grupo de investigación, han optimizado los métodos de extracción de ADNa de coprolitos, la amplificación y secuenciación de fragmentos génicos específicos de distintos mamíferos silvestres que habitaban el mismo ambiente que los cazadores-recolectores y que dejaban sus huellas en los distintos refugios rocosos de la Patagonia (Petrih y Fugassa, 2017; Fugassa *et al.*, 2018; Petrih *et al.*, 2019; 2021). Sin embargo, los problemas de conservación del ADN recuperado de los coprolitos (fragmentación,

modificaciones químicas debido a los efectos del paso del tiempo y las condiciones tafonómicas de cada sitio) muchas veces no permiten obtener información si se analiza solo este *proxy* (Mitchell *et al.*, 2005; Dabney *et al.*, 2013). Por esta razón, la determinación del origen zoológico de los coprolitos es posible a través de la suma de todas o algunas de las siguientes evidencias como: caracteres morfológicos, contenido interno y del análisis de biomarcadores moleculares (Petrih *et al.*, 2021).

En el marco de las diversas investigaciones realizadas por los miembros de nuestro grupo, se destaca una línea de estudio que tiene como objetivo generar información sobre la paleoecología de herbívoros y omnívoros que habitaron en Patagonia, a través de un enfoque multidisciplinario que abarca el análisis *multiproxy* de coprolitos del Holoceno.

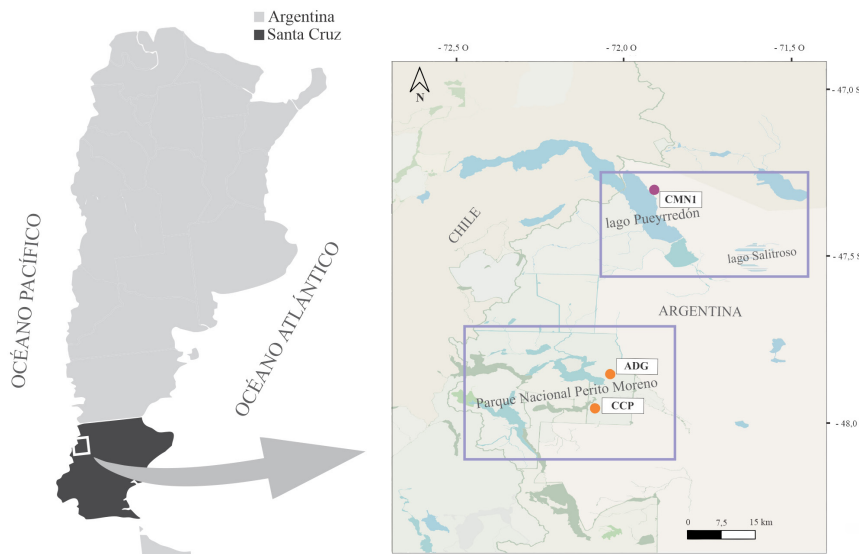
En este artículo, se consideran algunos estudios paleobotánicos realizados por los autores del presente trabajo con el objetivo de evaluar y discutir la potencialidad de los análisis de múltiples indicadores (polen, fragmentos vegetales, silicofitolitos) de coprolitos de organismos herbívoros y omnívoros en la generación de información paleoecológica (origen zoológico, paleodieta, estacionalidad, paleoambiente); y de manera indirecta en la identificación de recursos vegetales disponibles para los cazadores-recolectores. Estos coprolitos se encontraron en sitios arqueológicos ubicados en dos áreas de estudio del noroeste de Santa Cruz. Además, se citan en este trabajo algunos estudios de modelos actualísticos de los diferentes *proxies* realizados en heces y en vegetación, que han contribuido en el avance de las inferencias paleoecológicas.

## Áreas de estudio

### *Parque Nacional Perito Moreno*

La región del Parque Nacional Perito Moreno (PNPM) se caracteriza por presentar precipitaciones anuales entre 600 mm al oeste y 400 mm al este y una temperatura media anual menor a 4 °C (Paruelo *et al.*, 1998). La vegetación está determinada por el bosque, con predominio de *Nothofagus pumilio*, y como acompañantes *N. antarctica* y *N. betuloides*, y la estepa arbustiva gramínea, compuesta por *Chilictrichium* sp., *Mulinum spinosum* (actual *Azorella prolifera*), *Nardophyllum obtusifolium*, *Festuca pallenscens*, *Stipa* sp., *Poa ligularis*, *Carex* sp., *Cerastium arvense*, *Adesmia lotoides*, *Nassauvia darwinii*, *Acaena pinnatifida*, *Rytidosperma picta*, *Colobanthus lycopodioides*, *Armeria maritima*, *Polygala darwiniana*, *Perezia recurvata*, *Mulinum microphyllum*, *Senecio filaginoides*, *Berberis heterophylla*, *Empetrum rubrum*, *Plantago barbata* y *Acaena magellanica* (Movia *et al.*, 1987; Mermoz, 1998; Ferreyra *et al.*, 2008).

En el PNPM integrantes del grupo de investigación han trabajado durante estos últimos años en tres



**Figura 1.** Ubicación de las dos áreas estudiadas (lago Pueyrredón y Parque Nacional Perito Moreno) en Santa Cruz, Argentina, y los sitios arqueológicos. CMN1: Cueva Milodón Norte 1, CCP: Cerro Casa de Piedra (que abarca CCP5 y CCP7), y ADG (Alero Destacamento Guardaparque).

**Figure 1.** Location of the two studied areas (Lago Pueyrredón and Perito Moreno National Park) in Santa Cruz, Argentina, and the archaeological sites. CMN1: Cueva Milodón Norte 1, CCP: Cerro Casa de Piedra (CCP5 and CCP7), and ADG (Alero Destacamento Guardaparque).

sitios arqueológicos. El Cerro Casa de Piedra (CCP) que corresponde a una elevación de origen volcánico ubicado a 900 msnm a 47° 57' S y 72° 05' O, en un área de ecotono bosque-estepa, próxima al lago Burmeister, y que comprende los sitios arqueológicos CCP5 y CCP7 (entre otras cuevas y aleros), y el Alero Destacamento Guardaparque (ADG) ubicado en el área del lago Belgrano también a 900 msnm a 47° 51' 9.12" S, 72° 2' 1.21" O, sobre un cerro dentro de la estepa graminosa-arbustiva (Figura 1).

En los sitios CCP5 y CCP7, se han llevado a cabo investigaciones arqueológicas que permitieron reconocer momentos de ocupación humana durante la transición Pleistoceno-Holoceno y el Holoceno temprano y medio. Estas evidencias se ven reflejadas en manifestaciones de arte rupestre como representaciones de guanacos, huemules, felinos, ñandúes y numerosos motivos abstractos geométricos simples (Aschero *et al.*, 1992; 2007; Goñi, 1988; Civalero y Aschero, 2003; entre otros). En ADG se reportaron evidencias de ocupación humana que incluyen manifestaciones de arte rupestre (negativos de manos, representaciones de guanacos, manchones y formas puntiformes), así como instrumentos líticos y restos óseos con marcas de procesamiento y consumo. Estos hallazgos sitúan al sitio como un campamento transitorio con ocupaciones a lo largo del Holoceno medio y tardío (Torres, 1999; Cassiodoro, 2001; Rindel, 2003, 2009).

#### Lago Pueyrredón

En la región del Lago Pueyrredón (LP) (47° 16' 00" S, 72° 3' 00" O), las precipitaciones medias anuales son de 500 mm y decrecen hacia el este hasta llegar a 200 mm. La temperatura media anual está entre 7 °C y 8 °C y durante el mes de julio entre 0 °C y 1 °C (Horta *et al.* 2016). La vegetación presente al este del LP, una estepa arbustiva graminosa, está representada por *Mulinum*

*spinosum* y *Berberis heterophylla*, acompañada por *Senecio filaginoides*, *Schinus polygamus* y hierbas como *Festuca pallescens* y *Stipa* sp., entre otras. Cerca del límite con Chile, hacia el oeste sobre laderas y valles, domina un bosque de *Nothofagus pumilio* (Oliva *et al.*, 2001).

Las evidencias de ocupación humana en esta región fueron encontradas desde ca. 8000 años AP y durante el Holoceno medio y tardío, en sitios que se encuentran entre 300 y 400 msnm: Cueva Milodón Norte 1 (CMN1) y Cerro Cuadrado 3 (COCU3) (Aschero *et al.*, 2009; Horta *et al.*, 2016; Sacchi *et al.*, 2016) (Fig.1). Sin embargo, para el lapso 8100-7700 años cal AP, no se han reportado registros de ocupación. Este hiato de evidencias arqueológicas en la región coincide cronológicamente con la presencia de una capa de ceniza volcánica de la primera erupción (H1) del volcán Hudson con un fechado de 7900 años cal. AP y que podría haber impactado negativamente en la permanencia de poblaciones humanas y de tropas de guanacos (Naranjo y Stern, 1997; Stern *et al.*, 2016). A su vez, antes y luego de la erupción también se registraron en los sitios arqueológicos de la zona, variaciones en la tecnología lítica y en el arte rupestre, con registros de la desaparición de escenas de caza colectivas y la aparición de tropas de guanacos con hembras preñadas y sus crías (Sacchi *et al.*, 2016).

#### Materiales y métodos

En los sitios CCP5, CCP7 y ADG (PNPM) y en CMN1 (LP) se llevaron a cabo muestreos de heces de herbívoros en unidades de vegetación de ecotono bosque-estepa y de estepa arbustiva-graminosa. Las heces fueron recolectadas de bosteos y bosteaderos. En cada uno de los bosteaderos, se recolectaron tres *pooles* de heces en puntos equidistantes, asumiendo que se trataba de la deposición de distintos individuos (Velázquez, 2016). Las heces fueron colocadas en bolsas de papel,

en el laboratorio se secaron en estufa a 35 °C y se almacenaron en el laboratorio del Grupo Palinología y Bioantropología (FCEyN-IIPROSAM, UNMDP). Por otra parte, se recuperaron coprolitos de animales herbívoros y omnívoros de niveles estratigráficos correspondientes al Holoceno en los sitios previamente mencionados (Figura 2 y Tabla 1).

En el laboratorio, las heces actuales y coprolitos fueron pesados, medidos y descriptos morfológicamente según Jouy-Avantin *et al.* (2003) realizándose un registro fotográfico de cada uno. Además, se llevó a cabo la observación e identificación de macrorrestos utilizando lupa binocular, con el objetivo de reconocer hábitos de dieta y sumar evidencias para poder inferir su origen zoológico. Se trabajó con la parte interna de cada muestra para evitar la contaminación post-depositacional. En el caso de los coprolitos de omnívoros se procesó 1 g de muestra, mientras que la parte interna de los coprolitos de herbívoros se procesó en su totalidad según el protocolo de Callen y Cameron (1960). Las muestras fueron hidratadas en una solución de fosfato trisódico al 0,5 % a 4 °C durante tres a cinco días. Para el análisis palinológico y de silicofitolitos, las muestras fueron procesadas según Faegri e Iversen (1989), evitando la utilización de ácidos como el ácido fluorhídrico que afectan la preservación de los silicofitolitos. Luego se utilizaron diferentes medios de montaje para la realización de los preparados microscópicos: glicerina para los palinológicos y aceite de inmersión para los fitolíticos (D'Antoni, 2008; Fernández Honaine *et al.*, 2019). Mientras que para la obtención e identificación de restos vegetales (restos de hojas, tallos, semillas), se procedió según Martínez Tosto *et al.* (2016). Las muestras fueron filtradas a través de una malla de 500 µm, las fracciones retenidas fueron secadas a temperatura ambiente y observadas bajo lupa. Luego, fueron rehidratadas en fosfato trisódico a 4 °C por tres días y se decoloraron con hipoclorito de sodio al 50 % durante dos minutos. Se lavaron varias veces con agua destilada sobre una malla de 200 µm de poro y se realizaron preparados montados en gelatina-glicerina para

su observación al microscopio óptico. La identificación de los fragmentos vegetales se realizó mediante comparación con preparados histológicos de referencia de las especies colectadas en las áreas de estudio.

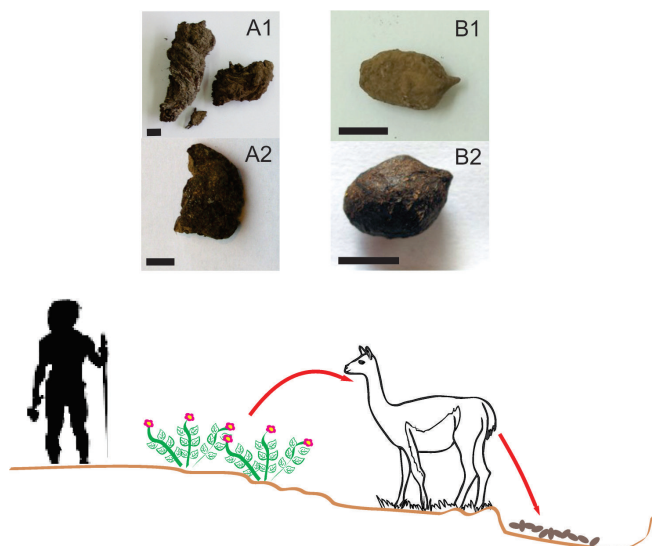
A partir del año 2018, se comenzó a diseñar un protocolo de extracción de múltiples indicadores que permitió optimizar la información brindada por las muestras (Velázquez *et al.*, 2019). Este protocolo fue utilizado en el procesamiento de las heces actuales de herbívoros procedentes del área del LP. Se analizó la parte interna de cada uno de los *pellets*. Esta parte interna se separó en dos secciones: una para la determinación del origen zoológico a través del análisis del ADN, y la otra para el análisis de fragmentos vegetales, silicofitolitos, polen, isótopos estables de carbono y nitrógeno y restos parasitarios. A esta última sección se adicionó una tableta de *Lycopodium clavatum*, como marcador foráneo y para el cálculo de concentración polínica. Se rehidrató con fosfato trisódico acuoso. Se filtró a través de una malla de 250 µm, y lo retenido sobre la misma se separó para posteriores análisis de isótopos y para la identificación de los restos vegetales, parásitos y silicofitolitos. El filtrado, fue nuevamente tamizado con una malla de 10 µm y luego se realizaron preparados con aceite de inmersión para la observación, identificación y recuento de parásitos y silicofitolitos por microscopía óptica. El líquido concentrado restante se utilizó para la extracción polínica mediante acetólisis (Faegri e Iversen, 1989). Para esto, se volvió a concentrar y luego se adicionó etanol al 70% al residuo obtenido. Se realizaron preparados microscópicos montados en glicerina para la identificación y recuento de granos de polen y esporas.

Para la identificación y asociación taxonómica de los diferentes *proxies* hallados en las heces y coprolitos se utilizaron las colecciones de referencia de polen, restos vegetales y silicofitolitos de plantas recolectadas en los sitios de estudio. Estas colecciones están depositadas en los Laboratorios de Botánica y de Palinología y Bioantropología (FCEyN-UNMDP).

Área	Sitio Arqueológico	Edad cal A.P. 2σ	Coprolitos						Referencias
			Herbívoros			Omnívoros			
			P	S	M	P	S	M	
PNPM	ADG	669-908	x		x				Agliano 2022
		7427-7623	x		x				
	CCP5	7402-7601	x	x					Benvenuto <i>et al.</i> 2018
		7402-7601	x	x	x	x		x	Velázquez <i>et al.</i> 2021, Martínez Tosto <i>et al.</i> 2016
		6737-7253 a 10366-11399	x						Velázquez <i>et al.</i> 2014
CCP7	6737-7253 a 12537-12713				x		x	Burry <i>et al.</i> 2013, Martínez Tosto <i>et al.</i> 2012; 2016	
LP	CMN1	6662-6840	x	x	x				Velázquez y Burry 2022, Benvenuto <i>et al.</i> 2022
		7933-8157	x	x	x				
		8194-8375	x	x	x				

**Tabla 1.** *Proxies* analizados (X) y fechados calibrados de los coprolitos estudiados de cada uno de los sitios. P: polen, S: silicofitolitos, M: macrorrestos.

**Table 1.** Analyzed *proxies* (X) and calibrated dates of the studied coprolites from each of the sites. P: pollen, S: silicophytoliths, M: plant remains.



**Figura 2.** Coprolitos de omnívoros recuperados de CCP7 (A1), CCP5 (A2), de camélido de CMN1 (B1) y feca actual de CCP5 (B2). Barra = 1 cm

**Figure 2.** Omnivore coprolites recovered from CCP7 (A1), CCP5 (A2), camelids from CMN1 (B1) and faeces from CCP5 (B2). Bar = 1 cm

## Resultados y discusión

A continuación, se exponen y discuten los distintos abordajes realizados sobre el conjunto de muestras analizadas en cada sitio de estudio.

### Parque Nacional Perito Moreno

#### Análisis actualísticos: polen de heces modernas y de superficie de hojas y tallos de plantas

Entre los análisis actualísticos realizados con el objetivo de lograr interpretaciones más precisas sobre las paleodietas y el paleoambiente del PNPM, está el trabajo de Velázquez y Burry (2012) que desarrollaron un modelo palinológico de heces actuales de *Lama guanicoe* de diferentes estaciones del año en el PNPM. Este modelo se utilizó como análogo moderno de los coprolitos y permitió inferir ítems de dieta asociados a la estacionalidad en el uso de diferentes sitios por parte de los guanacos (Velázquez *et al.*, 2014). En este estudio de heces actuales se identificaron taxones asociados a la dieta de los guanacos y se evaluó la contaminación de las heces por polen post-depositacional. Para ello, se recolectaron heces de *L. guanicoe* en verano, otoño, invierno y primavera de bosteaderos ubicados cerca de los sitios de CCP, en el ecotono bosque-estepa del PNPM. Los resultados mostraron diferencias entre las heces de cada estación. Los valores de concentración de polen evidenciaron abundancia de los tipos polínicos: *Mulinum spinosum* y *Rumex* en las heces de verano, Poaceae en las de otoño, *Empetrum rubrum* en las de invierno y *Nassauvia*, *Plantago* y Poaceae en las de primavera.

Asimismo, con el objetivo de evaluar el aporte en las

heces de polen proveniente de la superficie de hojas y tallos de ítems alimenticios, se analizó la contaminación polínica de la superficie de plantas que representan los principales ítems de dieta de las poblaciones de guanacos del ecotono bosque estepa del PNPM. En este caso de estudio, Velázquez y Burry (2019) analizaron el espectro polínico que estaba depositado en la superficie de tallos y hojas de las especies *Empetrum rubrum*, *Senecio filaginoides*, *Nardophyllum obtusifolium* y *Mulinum spinosum*. Los resultados mostraron que los tipos polínicos dominantes en la superficie de cada una de estas especies, proceden de la misma especie, salvo en el caso de *N. obtusifolium* en el que se detectó la dominancia del tipo *Rumex*. Asimismo, fue importante también la presencia de otros tipos polínicos como *Nothofagus*, *Nassauvia*, *Podocarpus*, Poaceae y *Rumex* sobre la superficie de las plantas. Los resultados de este estudio mostraron que existe contaminación de la superficie de hojas y tallos con polen proveniente de la misma especie, pero también se detectó polen de otras especies vegetales acompañantes y de especies de otras zonas como el bosque. Este análisis es valioso para interpretar los conjuntos polínicos de coprolitos y poder discriminar entre ítems de dieta e ítems de contaminación polínica.

Por otra parte, el análisis de evidencias botánicas de coprolitos, incluye también el estudio de otros *proxies* vegetales. El empleo de técnicas microhistológicas, permite reconocer los restos vegetales encontrados en las paleoheces (Yagueddú y Arriaga 2010; Martínez Tosto y Yagueddú 2012). Así, Agliano (2022) realizó un estudio microhistológico y palinológico de heces recolectadas en la estepa gramínea-arbustiva de un bosteadero cercano al sitio Alero Destacamento Guardaparque (ADG-PNPM). El objetivo fue construir un modelo actual comparativo para el análisis de coprolitos recuperados en ADG. El análisis reveló que los macrorrestos presentes en las heces consistían principalmente en epidermis de hojas de *Poa ligularis*, *Nassella tenuis*, *Distichlis sp.*, *Pappostipa sp.* y *Luzula sp.*, entre otros, así como fragmentos florales de Asteraceae y restos de frutos de *Cerastium arvense* y *M. spinosum*. Los principales tipos polínicos determinados fueron Asteraceae subfam. Asteroideae y subfam. Cichorioideae, Caryophyllaceae, Iridaceae, Poaceae y Rosaceae. La información obtenida en este trabajo a través del análisis de dos *proxies* permitió inferir que los principales ítems de dieta de los guanacos que habitan la estepa gramínea-arbustiva del PNPM corresponden mayormente a gramíneas, seguidos de dicotiledóneas y gramínoideas.

#### Estudios de diferentes proxies en coprolitos de herbívoros y omnívoros

Para el análisis de coprolitos de herbívoros encontrados en el PNPM se recurrió al estudio del modelo palinológico de heces actuales de guanacos, mencionado previamente (Velázquez y Burry, 2012). Así, Velázquez *et al.* (2014) realizaron un análisis de polen de coprolitos de camélidos

del Holoceno temprano y medio recuperados del sitio Cerro Casa de Piedra Cueva 7 (CCP7-PNPM) (Tabla 1). El análisis comparativo de la composición polínica de los coprolitos con respecto a la de las heces actuales recolectadas en las cuatro estaciones (Velázquez y Burry, 2012), mostró que la mayoría de los coprolitos de CCP7 estaban asociados a las heces de invierno, lo que indicaría la utilización del sitio en esta estación, probablemente como refugio por parte de los guanacos en condiciones de estrés invernal. Cabe destacar la buena preservación de los coprolitos hallados en CCP7, como así también los granos de polen incluidos en ellos, manteniendo en muy buen estado las características morfológicas y la ornamentación de la pared. Estos hallazgos señalan las condiciones de frío y de baja humedad del sitio lo que permite una muy buena preservación de los registros fósiles.

Por otra parte, con el objetivo de inferir la paleodieta de organismos omnívoros, atribuidos a humanos, Burry *et al.* (2013) realizaron estudios palinológicos en coprolitos recuperados del sitio arqueológico CCP7 con fechados correspondientes a la transición Pleistoceno-Holoceno y Holoceno temprano y medio (Tabla 1). Se identificaron en total 28 *taxa* siendo los más representativos *Nothofagus*, Empetraceae-Ericaceae, Asteraceae, *Nassauvia*, *Azorella*, Caryophyllaceae y Poaceae. El resto de los *taxa* identificados se encontraron presentes en muy bajo porcentaje, lo que podría indicar contaminación postdeposicional procedente de la lluvia polínica depositada sobre el agua o el alimento ingerido (Velázquez y Burry, 2019). Así también, Martínez Tosto *et al.* (2016) realizaron un análisis microhistológico de los restos vegetales presentes en estos mismos coprolitos recuperados de CCP7 de la transición Pleistoceno-Holoceno y Holoceno temprano y medio (Tabla 1), con el propósito de identificar los componentes vegetales de la dieta, reconocer algunas prácticas culturales y la estacionalidad en el uso de los refugios por parte de los cazadores-recolectores. El estudio microscópico de las muestras permitió reconocer fragmentos de epidermis de tallo de *Ephedra* sp., restos de hojas y de fruto de *Empetrum rubrum* y *Gaultheria mucronata*, restos de nervaduras de hojas de *Azorella monantha* y de epidermis de *Armeria maritima*. Entre las monocotiledóneas, sólo se encontraron fragmentos de epidermis de hojas de *Stipa tenuis* (actual *Nassella tenuis*), *S. chubutensis* (actual *Pappostipa chubutensis*), *Poa ligularis*, *Festuca* sp., *Poa* sp. Cabe destacar la buena preservación de los restos vegetales que se hallaron dentro de los coprolitos lo que permitió llegar, en muchos casos, a identificar especies. Estos resultados permitieron avalar el consumo de frutos de *Empetrum rubrum* y *Gaultheria mucronata* por parte de los cazadores-recolectores. Asimismo, se infirió el uso de la cueva por los humanos durante el período estival, a través del conocimiento del período del año en que fructifican estas especies.

En el año 2018, Benvenuto y colaboradores, incorporaron

el análisis de silicofitolitos a los estudios que se estaban llevando a cabo en coprolitos recuperados del sitio CCP5 (PNPM). El objetivo fue evaluar la potencialidad del estudio de este *proxy* en la reconstrucción de la paleodieta de camélidos. Los resultados permitieron identificar ítems de dieta a nivel de subfamilia y tribu dentro de las Poaceae (Pooideae, Stipeae). Por otro lado, se observó que el 64 % del total de silicofitolitos recuperados se encontraban articulados, indicando una buena conservación de tejidos vegetales silicificados tanto en especies de monocotiledóneas como de dicotiledóneas. Actualmente, se continúa avanzando con la construcción de colecciones de referencia de silicofitolitos de plantas actuales con el fin de determinar la asociación fitolítica de diferentes taxones bajo distintas condiciones ambientales y/o biológicas que pueden estar condicionando su producción.

Otro de los abordajes importantes del análisis *multiproxy* de los coprolitos consiste en estudiar posibles evidencias del consumo directo e indirecto de elementos de la dieta, pudiendo reconstruir así la dinámica ecológica de ecosistemas pasados. Desde este enfoque, Velázquez *et al.* (2021) realizaron un análisis comparativo del contenido de fragmentos vegetales, polen y silicofitolitos de coprolitos de organismos omnívoros (asignados a humanos/cánidos) y de coprolitos de herbívoros (camélidos) del Holoceno hallados en el sitio arqueológico CCP5. Este análisis permitió la identificación de algunos ítems vegetales de la paleodieta de organismos omnívoros y aportó indicios sobre el consumo indirecto de plantas a través del consumo de estómagos y otras vísceras de camélidos.

Por último, Agliano (2022) analizó coprolitos recuperados del sitio ADG. Mediante análisis microhistológicos, en muestras del Holoceno medio identificó restos de hojas de dicotiledóneas como *E. rubrum*, *P. recurvata*, *Cerastium arvense* y *C. lycopodioides*, así como fragmentos de Poaceae, en algunos casos, silicificados y de *Ephedra* sp. Los análisis palinológicos mostraron una suma polínica baja, sin embargo, fue posible identificar los tipos polínicos Asteraceae subfam. Mutisioideae, *Ephedra*, *Perezia*, Poaceae y Rosaceae, entre otros. En coprolitos del Holoceno tardío, se identificaron 18 taxones, que incluyeron fragmentos epidérmicos de hojas de Poaceae, como *Deschampsia antarctica*, *Pappostipa chrysophylla*, *P. speciosa* y *P. ligularis*, y de dicotiledóneas como *Perezia recurvata*, *Senecio cuneatus*, *Colobanthus lycopodioides* y *A. marítima*. Por otro lado, el análisis reveló los tipos polínicos Poaceae, Asteraceae, *Perezia*, Caryophyllaceae, *Nothofagus* y *Empetrum*, entre otros. Esta información permitió inferir los ítems de dieta de los camélidos que habitaron el área durante el Holoceno medio y tardío, los cuales coinciden con los *taxa* que crecen actualmente en la estepa gramínea-arbustiva del PNPM y con aquellos identificados en el análisis de las heces modernas por la misma autora. A pesar de las dificultades para la identificación de los restos vegetales,

debido a la mala conservación de los mismos en todas las muestras, este trabajo aportó información valiosa para la reconstrucción de la vegetación del Holoceno, permitiendo la identificación de taxones a nivel específico dentro de la familia Poaceae y de algunas dicotiledóneas.

## Área del lago Pueyrredón

### Análisis actualísticos

Durante la campaña realizada en el año 2019, se recolectaron heces de guanacos en las inmediaciones de CMN1 para construir un modelo actual, para luego interpretar los conjuntos de *proxies* hallados en los coprolitos.

Mediante la integración de los resultados de macrorrestos, silicofitolitos y polen identificados en las heces, se analizó la correspondencia entre los ítems de dieta hallados en las heces actuales y las especies vegetales asociadas al área de forrajeo. Los resultados obtenidos mostraron una buena asociación. El análisis y discusión de los resultados se encuentran en preparación para su publicación.

### Estudios de diferentes proxies en coprolitos de herbívoros

Con el objetivo de aportar evidencias para analizar cambios en los ítems de dieta de los camélidos antes, durante y posterior a la erupción H1 del volcán Hudson (6800/7200 años AP), se planteó estudiar coprolitos asociados a fechados anteriores, posteriores y sincrónicos a esta erupción. Para esto, se trabajó con coprolitos del sitio arqueológico CMN1 recuperados durante las campañas realizadas en 2011 y 2019. Este sitio presenta fechados radiocarbónicos realizados sobre huesos y carbones que abarcan desde el Holoceno temprano hasta el tardío (Sacchi *et al.*, 2016). Para probar la relación cronológica entre coprolitos y otros fósiles de las mismas capas, se dataron tres coprolitos de camélidos recuperados de los niveles estratigráficos de antes, durante (ceniza) y después de la erupción H1. Los resultados revelaron edades acordes a lo esperado (Benvenuto *et al.*, 2022), incluido un fechado que corresponde al lapso 6800/7200 años AP en el cual no se registraron indicios de ocupación humana (Sacchi *et al.*, 2016).

Entre los primeros análisis llevados a cabo en el área se encuentra el de Velázquez y Burry (2022), quienes realizaron un estudio palinológico de coprolitos de camélidos de CMN1 con fechados posteriores a la erupción volcánica del Hudson (7800 cal AP). Los tipos polínicos dominantes fueron: *Nothofagus*, *Asteraceae* subfam *Asteroideae*, *Cerastium* y *Poaceae*. La presencia de tipos polínicos como *Onagraceae*, *Lathyrus* y pteridofitas como *Blechnum* podrían sugerir el uso del bosque y de la estepa gramínea-arbustiva, en busca de alimento, por los camélidos. Este trabajo permitió conocer la paleodieta y contribuyó al conocimiento de la vegetación del área de distribución de los camélidos. Posteriormente, Benvenuto *et al.* (2022) y Begue *et al.* (2023) analizaron, mediante

el estudio de silicofitolitos, coprolitos de camélidos de CMN1 recuperados de los niveles estratigráficos de antes, durante (ceniza) y después de la erupción H1. Los resultados mostraron un menor número de silicofitolitos en uno de los coprolitos de la capa del nivel de ceniza respecto a los de pre y post erupción H1 indicando una posible reducción en la ingesta de alimento. Los silicofitolitos asociados a gramíneas fueron dominantes en los espectros de todos los coprolitos analizados (42-59 %), mientras que los de dicotiledóneas alcanzaron valores menores (10-26 %). Particularmente, los morfotipos fitolíticos asociados a las tribus *Poeae* y *Stipeae*, en donde se encuentran representados géneros palatables para el guanaco como *Festuca*, *Poa*, *Deschampsia* y *Pappostipa*, fueron identificados en todas las muestras analizadas. Silicofitolitos Bilobados tipo *Stipa* atribuibles al género *Pappostipa*, taxón representativo de zonas más áridas, obtuvo valores más bajos de porcentajes en niveles pre erupción, y más altos en niveles post erupción. Los resultados obtenidos sugieren un cambio en el consumo de gramíneas en momentos posteriores a la erupción, sugiriendo condiciones más secas. Actualmente, se continúan los estudios con los análisis de otros *proxies*.

Por otro lado, los estudios zooarqueológicos en los sitios estudiados señalan que durante el Holoceno hubo una continua explotación del guanaco por los grupos de cazadores-recolectores, aunque también se conoce el aprovechamiento del huemul (*Hippocamelus bisulcus*) como presa, indicando la coexistencia en el área de ambas especies de artiodáctilos (Mengoni Goñalons, 1999; De Nigris y Catá, 2005; De Nigris, 2014; Rindel *et al.*, 2017; entre otros). Dado que la identificación de los coprolitos de guanacos y huemules por morfología puede ser difícil por las similitudes en forma y tamaño, fue necesario realizar estudios de ADN para diferenciarlos (Wood y Wilmshurst, 2016). Los estudios moleculares se realizaron sobre las mismas muestras analizadas para los *proxies* botánicos obteniendo resultados positivos para camélidos solo para los coprolitos de la capa de ceniza volcánica de la erupción H1. Todos los coprolitos analizados resultaron negativos para huemul (Benvenuto *et al.*, 2022).

Los resultados presentados en los distintos casos de estudio dan cuenta de la importancia y de la necesidad del trabajo interdisciplinario para llegar a responder preguntas a diferentes escalas y con información detallada para enriquecer los estudios paleoecológicos.

El análisis de heces actuales y de vegetación ha brindado información valiosa para interpretar los conjuntos polínicos, de silicofitolitos y de fragmentos vegetales encontrados en los coprolitos (Velázquez y Burry, 2012; 2019; Benvenuto *et al.*, 2022; Begue *et al.*, 2023; Agliano, 2022; Camiolo, 2023). Estudiar heces actuales y plantas de diferentes unidades de vegetación, como el ecotono bosque-estepa y la estepa arbustiva-graminosa, correspondientes a los sitios PNPM y LP respectivamente,

ofrece referencias sobre dos contextos espaciales donde crecen diversas especies. La identificación de taxones a partir de los estudios de los diferentes *proxies* reportados en este trabajo, aportó información sobre la composición de la flora del Holoceno en el noroeste de Santa Cruz y la disponibilidad de la misma, tanto para los animales como para los cazadores-recolectores que habitaron en esa área.

Las evidencias botánicas registradas en los estudios presentados en este trabajo, provenientes del análisis de distintos *proxies* hallados en coprolitos de diferentes sitios del NO de Patagonia, permitieron reconocer *taxa* de estratos arbóreos, arbustivos y herbáceos. Actualmente, algunos de estos *taxa* son representativos de diferentes unidades de vegetación. Así en los coprolitos de ADG dominaban *taxa* pertenecientes a la estepa gramínea, en los de CCP7 y CCP5 *taxa* del ecotono bosque estepa y en los de CMN1 *taxa* de la estepa arbustiva-gramínea. En este sentido, se pueden mencionar taxones propios o que estaban presentes sólo en alguno de los sitios como *Colobanthus lycopodioides*, *Clinopodium darwini*, *Bromus setifolius*, *Deschampsia antarctica* y *Rytidosperma* en ADG, *Drimys*, *Colliguaja*, *Nardophyllum*, *Gunnera*, *Lathyrus*, *Blechnum* en CMN1, mientras que *Berberis*, *Ribes*, *Silene*, *Festuca pallescens*, *Nasella tenuis* y *Plantago* en CCP5 y CCP7 (Tabla 2). Estas diferencias podrían reflejar los diferentes recursos asociados a zonas de bosque o de transición bosque-estepa a los cuales tenían acceso los herbívoros y omnívoros. De esta manera el análisis comparativo de los coprolitos de distintos sitios permitió diferenciar las unidades de vegetación en las que están localizados los sitios arqueológicos.

Los estudios evidenciaron la presencia de taxones pertenecientes a la familia Poaceae en todos los sitios arqueológicos analizados, y a lo largo del Holoceno, tanto en los sitios ubicados en el ecotono bosque estepa, como en la estepa gramínea-arbustiva actual. Particularmente, los resultados de macrorrestos y fitolitos se complementaron para alcanzar una mejor resolución taxonómica dentro de esta familia. Taxones propios de las tribus Poeae y Stipeae tales como, *Poa*, *Festuca* y *Pappostipa*, fueron identificados a partir del análisis de estos *proxies*. Según el análisis cronológico, en el Holoceno medio, se observó una mayor riqueza de hierbas con respecto al Holoceno temprano. Por otra parte, para el Holoceno tardío se registraron algunos taxones de hierbas, que no fueron identificados en el temprano y medio, pero esto no quiere decir que no estuvieran presentes en ese tiempo, sino que podría ser que no hayan sido registrados debido a que estas plantas no estaban en floración o porque los restos vegetales hayan sido degradados en el tracto digestivo durante el proceso de digestión de los organismos.

Los taxones determinados en el presente trabajo coinciden con los reportados por Mancini *et al.* (2002), Mancini

(2007) y Marcos *et al.* (2022) en secuencias polínicas de sedimentos de sitios arqueológicos del PNPM y LP. Cabe destacar que se ha logrado identificar taxones vegetales a nivel de subfamilia, género y especies que no han sido reportados en los estudios mencionados previamente.

Por otra parte, los diferentes *taxa* identificados en los sitios estudiados a lo largo del Holoceno han sido mencionados como recursos utilizados por los grupos cazadores-recolectores vinculados con diferentes usos, como alimento, medicinal u ornamental, entre otros (Gallardo, 1910; Gusinde, 1937; Martínez Crovetto, 1968; Muñoz *et al.*, 1981; Duke, 1985; Pelliza-Sbriller *et al.*, 1997; Ancibor y Pérez de Micou, 2002; Rapoport *et al.*, 2003; 2005; Barthelemy *et al.*, 2008; Ciampagna y Capparelli, 2012; Guerrero y Fernández, 2020; Ferreyra y Ezcurra, 2022).

Para la interpretación de los resultados obtenidos a través del análisis de los coprolitos de los distintos sitios arqueológicos estudiados, fue fundamental la información obtenida a partir del análisis de distintos *proxies* en heces actuales provenientes de distintas estaciones del año. Los resultados mostraron importantes datos de alta resolución temporal sobre la disponibilidad de las plantas en contextos temporales diferentes (Velázquez y Burry, 2012; Romano, 2012; Agliano, 2022).

Cabe destacar también, la importancia de la construcción de colecciones de referencia de la vegetación de las áreas de estudio (palinoteca, histoteca y fitolitoteca), que permiten comparar con los restos hallados en los coprolitos y ajustar la identificación taxonómica (D'Antoni, 2008; Martínez Tosto *et al.*, 2016; Benvenuto *et al.*, 2013; Agliano, 2022). Los análisis actualísticos, representan un marco de referencia significativo en los estudios de los ecosistemas del pasado. En esta línea, los coprolitos constituyen un registro de alta resolución temporal, ya que revelan una fotografía instantánea de un determinado momento (Horrocks *et al.*, 2002). Este tipo de registro, además, proporciona información precisa sobre interacciones biológicas del pasado que con otro tipo de evidencias no es factible reconstruir. En este sentido, los trabajos de Velázquez *et al.* (2014) y Martínez Tosto *et al.* (2016) permitieron inferir la estacionalidad en el uso de cuevas y aleros por los camélidos y cazadores-recolectores que habitaban en el área del PNPM durante el Holoceno, según el estadio fenológico de los *taxa* identificados (floración, fructificación de las plantas) a partir de los *proxies* estudiados.

El estudio de coprolitos atribuidos a humanos reveló las primeras evidencias directas del uso de los recursos vegetales con diversos fines en el área del PNPM por parte de los grupos cazadores-recolectores (Martínez Tosto *et al.*, 2016). Este trabajo, permitió abordar aspectos culturales, como estrategias de subsistencia (utilización de *Azorella monantha* como combustible



Tipo biológico	Taxa	Htem	Hm			Ht
		CCP7	CCP7 y CCP5	CMN1	ADG	ADG
Árbol	Nothofagus spp.	x	x	x		x
	Drimys sp.			x		
	Podocarpus spp.	x	x	x		
Arbusto	Colliguaja sp.			x		
	Empetrum sp.		x	x		
	Empetrum rubrum	x	x	x	x	
	Gaultheria sp.					x
	Gaultheria mucronata	x	x			
	Senecio spp.		x			
	Senecio cuneatus					x
	Senecio filaginoides		x			
	Nardophyllum spp.			x		
	Nassauvia spp.	x	x	x		
	Mulinum spp.		x	x		x
	Azorella sp.	x	x			x
	Azorella monantha	x	x			
	Adesmia spp.		x	x		
	Adesmia salicornioides					x
	Ephedra spp.	x		x	x	
	Berberis sp.		x			
	Ribes sp.		x			
Subarbusto	Colobanthus lycopodioides				x	x
	Clinopodium darwini					x
	Acaena spp.	x	x	x		
	Misodendrum spp.	x		x		
Hierba	Perezia spp.		x	x	x	x
	Perezia recurvata				x	x
	Osmorhiza spp.		x	x		
	Lathyrus sp.			x		
	Cerastium sp.		x	x		
	Cerastium arvense				x	x
	Silene spp.		x			
	Poa sp.	x				
	Poa ligularis		x			x
	Festuca sp.	x	x			
	Festuca pallescens		x			
	Pappostipa spp.			x		x
	Pappostipa speciosa					x
	Pappostipa crysophylla					x
	Pappostipa chubutensis*		x			
	Nasella tenuis		x			
	Bromus setifolius					x
	Deschampsia antarctica					x
	Rytidosperma spp.					x
	Gunnera sp.			x		
	Armeria sp.			x		
	Armeria maritima	x				x
	Valeriana sp.	x	x	x		
	Plantago spp.		x			
	Rumex spp.		x	x		
	Polypodium spp.		x	x		
Blechnum spp.			x			

**Tabla 2.** Presencia de *taxa* (X) identificados a partir del análisis de los *proxies* recuperados de los coprolitos del holoceno de los sitios arqueológicos estudiados del PNPM (CCP7, CCP5 y ADG) y LP (CMN1). Htem: Holoceno temprano, Hm: Holoceno medio, Ht: Holoceno tardío. \* antes *Stipa chubutensis*.

**Table 2.** Presence of *taxa* (X) identified from the analysis of *proxies* recovered from Holocene coprolites of CCP7, CCP5, ADG, CMN1 archaeological sites. Htem: Early Holocene, Hm: Middle Holocene, Ht: Late Holocene. \* ex-*Stipa chubutensis*.

en los fogones), uso alimenticio (aportó evidencias que permitieron sugerir el consumo de frutos de *Empetrum rubrum* y *Gaultheria mucronata*) y medicinal (presencia de restos con propiedades medicinales como *Ephedra* sp., *Armeria maritima* y *A. monantha* por parte de los organismos que habitaron en CCP7 durante el Holoceno.

Asimismo, los primeros estudios paleobotánicos de coprolitos de animales herbívoros que fueron la principal presa de los cazadores-recolectores, dan cuenta de manera indirecta, de cuáles eran las plantas que utilizaban para alimentarse y de su disponibilidad no solo para los herbívoros sino también para los grupos humanos.

El análisis de coprolitos de diferentes orígenes generó preguntas relacionadas con la interacción predador-presa, por ejemplo, mediante el consumo de vísceras de herbívoros por los omnívoros (Velázquez et al., 2021). Estas preguntas surgieron a partir del análisis comparativo del conjunto de *proxies* de coprolitos de herbívoros y omnívoros. En tal sentido, se continuará explorando a partir del análisis de nuevos indicadores.

La preservación de los macrorrestos, polen y silicofitolitos hallados en los coprolitos de los sitios del ecotono bosque-estepa (CCP5 y CCP7, PNPM), como se describió previamente, fue buena. Sin embargo, en las muestras recuperadas de los sitios ADG (PNPM) y CMN1 (LP) se han encontrado esporas de hongos y pequeños depósitos de carbonato de calcio, respectivamente, que indican malas condiciones de preservación de los *proxies*, particularmente de los fragmentos vegetales (Figura 3). En estos sitios, el análisis *multiproxy* de coprolitos plantea otros desafíos, probablemente asociados a procesos tafonómicos post-depositacionales. No obstante, la importancia de este tipo de análisis radica por un lado en evidenciar la buena preservación de indicadores inorgánicos como los silicofitolitos que permiten, aunque a distintas resoluciones taxonómicas, conocer las plantas disponibles. Por otra parte, puede manifestar la baja preservación del material orgánico en algunos casos ya sea por procesos tafonómicos como así también por procesos propios del sistema digestivo de los diferentes organismos.

Las interpretaciones paleobotánicas a partir del análisis *multiproxy* de coprolitos resultan más robustas cuando se ajusta la cronología de los coprolitos. En tal sentido, los fechados radiocarbónicos de tres coprolitos de CMN1 (Tabla 1) confirman las dataciones realizadas con anterioridad por los arqueólogos sobre otros elementos como restos óseos de camélidos identificados dentro de las mismas capas del perfil estratigráfico y permiten ajustar el tiempo en el que se podrían haber depositado los coprolitos junto con las evidencias botánicas presentes en ese rango temporal. Esto permite ajustar las interpretaciones sobre la vegetación presente en

los momentos pre y post erupción del volcán Hudson (Benvenuto et al., 2022).

El origen zoológico de los coprolitos puede ser determinado de manera precisa mediante la identificación del ADN antiguo. Sin embargo, la preservación del mismo también resulta ser un condicionante al momento de realizar inferencias. El daño (fragmentación, modificaciones químicas) que puede sufrir el ADN debido a los efectos del paso del tiempo y las características de cada sitio muchas veces dificultan su análisis arrojando resultados negativos. Es por eso que la identificación de los coprolitos debe surgir de la suma de las evidencias morfológicas, del contenido interno de los coprolitos y de biomarcadores moleculares (Shillito et al., 2011; Blong et al., 2023).

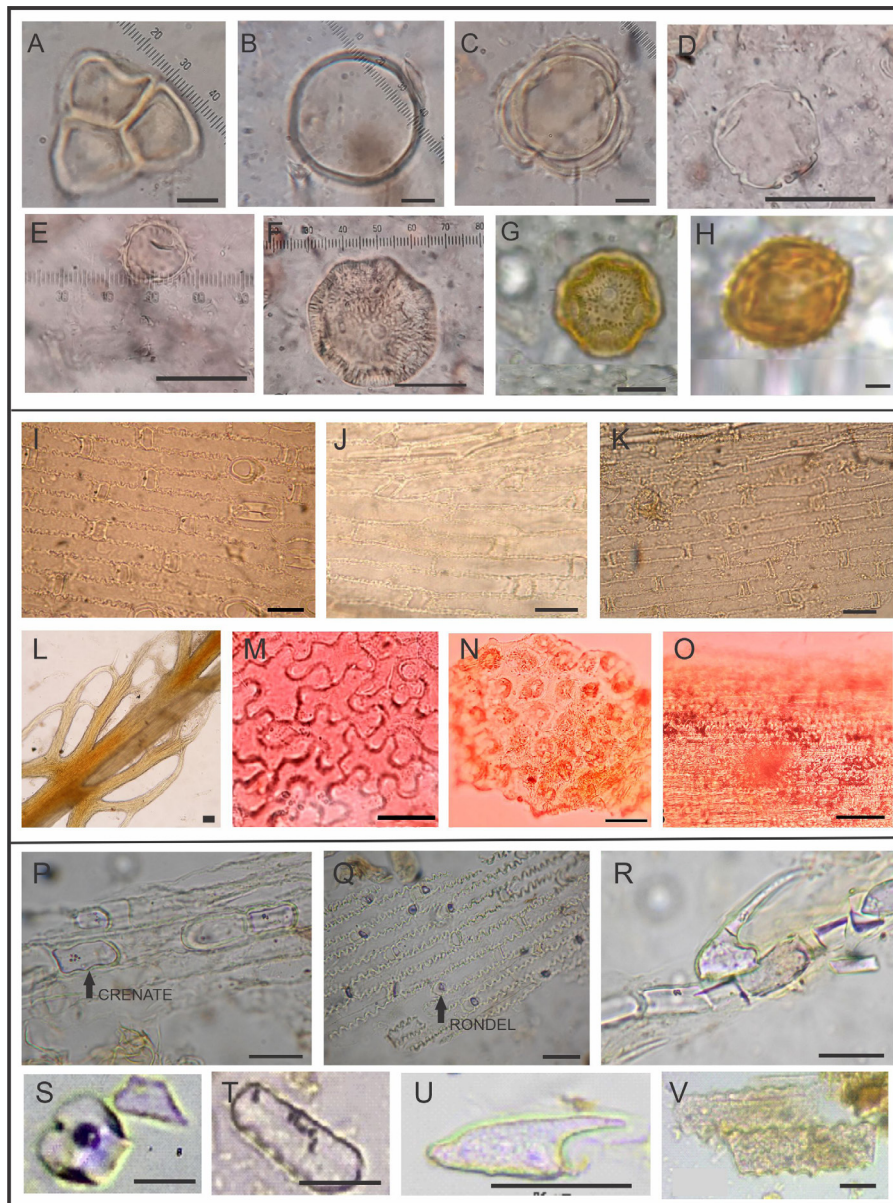
El abordaje *multiproxy* de los coprolitos no solo permite superar las limitaciones o sesgos presentes en el estudio de los *proxies* de forma individual, sino que también abre la puerta a un enfoque más holístico. La suma de evidencias representa un desafío que nos permite no solo comprender, sino también interpretar de manera más precisa la paleoecología de nuestras áreas de estudio, enriqueciendo así nuestro entendimiento de la historia.

## Conclusiones

El abordaje interdisciplinario representa varias ventajas en el estudio de los coprolitos: 1) Determinar ítems de dieta con mayor resolución taxonómica (se alcanza con la identificación de los restos vegetales presentes en las muestras cuando éstos presentan buena preservación); 2) Inferir rango de acción de los organismos (involucra a todos los *proxies* estudiados); 3) Identificar plantas con diferentes usos (involucra a todos los *proxies* estudiados); 4) Identificar el origen zoológico más preciso a través del análisis conjunto de distintos *proxies* (restos vegetales, ADN); 5) Dilucidar aspectos tafonómicos de las muestras mediante la evaluación de la conservación de cada uno de los *proxies*.

Se enfatiza la importancia de la recuperación de este tipo de muestras en los sitios arqueológicos, debido a la información detallada que se puede obtener con el análisis de las evidencias botánicas y de otras evidencias biológicas halladas en los coprolitos. También se destaca el diseño de protocolos de extracción múltiple, la creación de colecciones de referencia y el uso de análogos modernos para poder realizar inferencias paleoecológicas y así contribuir a la integración de la información paleobotánica con evidencias arqueológicas para responder preguntas acerca de los sucesos del pasado que ocurrieron en los diferentes sitios.

No obstante, las limitaciones y complejidades a tener en cuenta en el análisis *multiproxy* de heces, los coprolitos representan un registro paleoecológico con un potencial que vale la pena seguir investigando e indagando.



**Figura 3.** Imágenes de fragmentos vegetales, polen y silicofitolitos identificados en coprolitos de omnívoros y camélidos hallados en los sitios de muestreo. Polen de coprolitos de camélidos del sitio CCP5: (A) *Empetrum*, (B) Poaceae, (C) Asteraceae subfam. Asteroideae (Barra = 10  $\mu$ m); ADG: (D) *Nothofagus* sp., (E) Asteraceae (Barra = 25  $\mu$ m), (F) Caryophyllaceae (Barra = 50  $\mu$ m); y CMN1: (G) Caryophyllaceae (Barra = 25  $\mu$ m), (H) Asteraceae subfam. Asteroideae (Barra = 10  $\mu$ m). Fragmentos vegetales de coprolitos de omnívoro del sitio CCP5: restos de hoja de (I) *Festuca pallescens*, (J) *Poa ligularis* y (K) *Nassella tenuis* (Barra = 400  $\mu$ m); y CCP7: restos de hoja de (L) *Azorella monantha* (Barra = 100  $\mu$ m). Fragmentos vegetales de coprolitos de camélidos del sitio ADG: restos de hoja de (M) *Perezia recurvata*, (N) *Ephedra* sp. y (O) Fragmento vegetal con hongos (Barra = 50  $\mu$ m). Silicofitolitos hallados en coprolitos de camélidos del sitio CCP5: (P, Q) silicofitolitos articulados derivados de hoja de gramíneas (Pooideae), (R) pelo multicelular silicificado articulado con células cortas silicificadas (Barra = 25  $\mu$ m); y CMN1: silicofitolitos aislados correspondientes a los morfotipos (S) Bilobado tipo *Stipa* (Barra = 10  $\mu$ m), (T) Crenate (Barra = 25  $\mu$ m), (U) Acute bulbosus (Barra = 25  $\mu$ m) y (V) elongate articulados (Barra = 10  $\mu$ m).

**Figure 3.** Images of plant fragments, pollen and silicophytoliths identified in coprolites of omnivores and camelids found at the sampling sites. Pollen of camelid coprolites from the CCP5 archaeological site: (A) *Empetrum*, (B) Poaceae, (C) Asteraceae subfam. Asteroideae (Bar = 10  $\mu$ m); ADG: (D) *Nothofagus* sp., (E) Asteraceae (Bar = 25  $\mu$ m), (F) Caryophyllaceae (Bar = 50  $\mu$ m); and CMN1: (G) Caryophyllaceae (Bar = 25  $\mu$ m), (H) Asteraceae subfam. Asteroideae (Bar = 10  $\mu$ m). Plant fragments found in omnivore coprolites from the CCP5 archaeological site: leaf remains of (I) *Festuca pallescens*, (J) *Poa ligularis* and (K) *Nassella tenuis* (Bar = 400  $\mu$ m); and CCP7: (L) *Azorella monantha* leaf remains (Bar = 100  $\mu$ m). Plant remains found in camelid coprolites from the ADG archaeological site: leaf remains of (M) *Perezia recurvata*, (N) *Ephedra* sp. and (O) Plant fragment with fungi (Bar = 50  $\mu$ m). Silicophytoliths in camelid coprolites from the CCP5 archaeological site: (P, Q) silicophytoliths articulated in the grass epidermis (Pooideae). (R) Silicified multicellular hair with grass silica short-cell phytoliths. (Bar = 25  $\mu$ m); y CMN1: isolated silicophytolith morphotype such as, (S) Bilobate *Stipa* type (Bar = 10  $\mu$ m), (T) Crenate (Bar = 25  $\mu$ m), (U) Acute bulbosus (Bar = 25  $\mu$ m) and (V) elongate articulated (Bar = 10  $\mu$ m).

## Agradecimientos

A los integrantes del Museo Carlos Gradín, Perito Moreno, Santa Cruz, por su participación en la logística de la campaña de 2019 al área de LP. A Carlos Otamendi, por permitirnos entrar a su estancia y por su hospitalidad para poder realizar nuestras tareas de campo. A los arqueólogos que trabajan en los diferentes sitios analizados en este estudio: Teresa Civalero, Damián Bozutto, Carlos Aschero, Natalia Fernández, Nicolás Maveroff y Diego Rindel. El presente trabajo fue subsidiado por los proyectos PICT 0455 3239, PICT 02815/20, PICT 2021 GRF T1 00748, PIP 2022 0942 y EXA 1109/22, UNMdP.

Mar del Plata, 9 de febrero de 2024

## Referencias bibliográficas

- Alcover, J.A., Perez-Obiol, R., Yll, E-I., y Bover, P. (1999). The diet of *Myotragus balearicus* Bate 1909 (Artiodactyla: Caprinae), an extinct bovid from the Balearic Islands: evidence from coprolites. *Biological Journal of the Linnean Society* 66(1), 57-74. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01917.x>
- Agliano, F. (2022). *Análisis microhistológico y palinológico de heces y coprolitos de camélidos del Parque Nacional Perito Moreno, Santa Cruz*. Tesis para optar por el título de Licenciada en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de Mar del Plata, 82.
- Ancibor, E. y Perez de Micou, C. (2002). Reconocimiento de especies vegetales combustibles en el registro arqueológico de la estepa patagónica. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires, 1531.
- Aschero, C.A., Belleli, C., y Goñi, R.A. (1992). Avances en las investigaciones arqueológicas del Parque Nacional Perito Moreno (provincia de Santa Cruz, Patagonia Argentina). En *Cuadernos del Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano*, 14, 143-170. [https://www.researchgate.net/publication/292741510\\_Avances\\_en\\_las\\_investigaciones\\_arqueologicas\\_del\\_Parque\\_Nacional\\_Perito\\_Moreno\\_Provincia\\_de\\_Santa\\_Cruz\\_Patagonia\\_Argentina](https://www.researchgate.net/publication/292741510_Avances_en_las_investigaciones_arqueologicas_del_Parque_Nacional_Perito_Moreno_Provincia_de_Santa_Cruz_Patagonia_Argentina)
- Aschero, C.A., Bozzuto, D., Civalero, M.T., De Nigris, M., Di Vruno, A., Dolce, V., Fernandez, N., Gonzalez, L. y Sacchi, M. (2007). Nuevas evidencias sobre las ocupaciones tempranas en Cerro Casa de Piedra 7. En M. Morello, F. Martinic, A. Prieto, y G. Bamonde, (Eds.) *Arqueología de Fuego-Patagonia, levantando piedras, desenterrando huesos y develando arcanos*, (pp. 569-576). Punta Arenas, Chile: CEQUA.
- Aschero, C., Bozzuto, D., Civalero, T., De Nigris, M., di Vruno, A., Dolce, V., Fernández, N., González, L., y Limbrunner, P. (2009). El registro arqueológico de la costa noroeste del Lago Pueyrredón-Cochrane (Santa Cruz, Argentina). En M.Salemme, F.Santiago, M. Alvarez, E. Piana, M.Vazquez, y M.E. Mansur (Eds.), *Arqueología de Patagonia: una mirada desde el último confín*, (pp. 919-926). Utopías.
- Barthelemy, D., Brion, C., y Puntieri, J. (2008). *Plantas Patagonia*. Editorial Vázquez- Mazzini. Buenos Aires, Argentina.
- Benvenuto, M.L., Fernández Honaine, M., Osterrieth, M., Coronato, A., y Rabassa, J. (2013). Silicophytoliths in Holocene peatlands and fossil peat layers from Tierra del Fuego, Argentina, southernmost South America. *Quaternary International*, 287, 20-33. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.11.025>.
- Benvenuto, M.L., Velázquez, N.J, Burry, L.S. y Osterrieth, M.L. (2018). Análisis de silicofitolitos y polen en coprolitos de *Lama guanicoe*: su potencialidad en estudios paleobotánicos y paleoambientales. *XVII Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología: rumbo a nuevos desafíos*. UADER, FCyT. Paraná, Entre Ríos
- Benvenuto, M.L., Martínez Tosto A.C., Petrigh, R., Fernández, N., Civalero, M.T., y Burry, L.S. (2022). Estudios paleoecológicos de camélidos a partir del análisis multiproxy de coprolitos del sitio CMN1, Santa Cruz: aspectos metodológicos e interacción disciplinar. 6° Congreso Nacional de Zooarqueología Argentina. Revista del Museo de La Plata, UNLP, Fac. Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Argentina, 7:88.
- Begue, N., Benvenuto, M.L., Velázquez, N.J., y Burry, L.S. (2023). Análisis de fitolitos de coprolitos del sitio Cueva Milodón Norte 1, lago Pueyrredón, noroeste de Santa Cruz. *XXXIX Jornadas Argentinas de Botánica*. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica, UNCA, San Fernando del valle de Catamarca, Argentina, 58 (Suplemento), 357-358. <https://botanicaargentina.org.ar/wp-content/uploads/2023/11/BOTANICA-58SUP.pdf>
- Blong, J.C., Whelton, H.L., van Asperen, E.N., Bull, I.D., y Shillito, L.M. (2023). Sequential biomolecular, macrofossil, and microfossil extraction from coprolites for reconstructing past behavior and environments. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11(1), 131-294. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1131294>

- Burly, L.S., Velázquez, N., Martínez Tosto, A.C., Yagueddú, C., y Fugassa, M.H. (2013). Estudios palinológicos, paleobotánicos y parasitológicos en coprolitos holocénicos de Patagonia, Argentina. *XIV Simposio Brasileiro de Paleobotánica y Palinología y 5º Encuentro Latinoamericano de Fitólitos*. Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología (ALPP), Sociedade Brasileira de Paleontologia e da Sociedade Botânica do Brasil, Rio de Janeiro, Brasil, 43.
- Callen, E.O., y Cameron, T.W.M. (1960). A prehistoric diet revealed in coprolites. *New Scientist*, 8(190), 35-40.
- Camiolo, I. (2023). *Estudio palinológico e isotópico ( $\delta^{13}C$  y  $\delta^{15}N$ ) de heces de Lama guanicoe del sistema lacustre Pueyrredón-Posadas-Salitrero, Noroeste de Santa Cruz*. Tesis de grado para optar por el título de Licenciada en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, 55.
- Chame, M. (2003). Terrestrial mammal feces: a morphometric summary and description. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 98, 71-94. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762003000900014>
- Carrión, J.S., Yll, E.I., y Riquelme, J.A. (2004). Perspectivas del análisis polínico de coprolitos y otros depósitos biogénicos útiles en la inferencia paleoambiental. En *Miscelánea en Homenaje a Emiliano Aguirre: Paleontología*. Museo Arqueológico Regional, 128-139.
- Caruso Fermé, L., Velázquez, N.J., Martínez Tosto, A.C., Yagueddú, C., Burly, S. y Civalero, M.T. (2018). Multiproxy study of plant remains from Cerro Casa de Piedra 7 (Patagonia, Argentina), *Quaternary International*, 463, Part B, 327-336. DOI: 10.1016/j.quaint.2016.11.005
- Cassiodoro, G. (2001). *Variabilidad de la tecnología lítica en el sitio Alero Destacamento Guardaparque (Santa Cruz)*. *Análisis de instrumentos formatizados*. Tesis de grado, Universidad de Buenos Aires.
- Chame, M. (2003). Terrestrial mammal feces: a morphometric summary and description. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98 (1), 71-94. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762003000900014>
- Chaves, S.A.M. (2000). Estudio palinológico de Coprólitos pré-históricos Holocenos coletados na toca do Boqueirão do sítio da Pedra Furada-contribuições paleoetnológicas, paleoclimáticas e paleoambientais para a região sudeste do Piauí-Brasil. *Revista do Museu de Arqueologia e Etnologia*, 10,103-120.
- Ciampagna, M.L., y Capparelli, A. (2012). Historia del uso de las plantas por parte de las poblaciones que habitaron la Patagonia Continental Argentina. *Cazadores-recolectores del Cono Sur* (6), 45-75. <http://hdl.handle.net/11336/198712>
- Civalero, M.T., y Aschero, C.A. (2003). Early occupations at Cerro Casa de Piedra 7, Santa Cruz province, Patagonia, Argentina. Center for the Study of the First Americans, Texas University Press, 141-147.
- Dabney, J., Meyer, M., y Pääbo, S. (2013). Ancient DNA damage. *Cold Spring Harbor perspectives in biology*, 5(7): a012567. DOI: 10.1101/cshperspect.a012567
- D'Antoni, H.L. (2008). *Arqueoecología: Sistemica y Caótica*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), Madrid. 278.
- De Nigris, M.E., y Catá, M.P. (2005). Cambios en los patrones de representación ósea del guanaco en Cerro de los Indios 1 (Lago Posadas, Santa Cruz). *Intersecciones en antropología*, 6, 109-119. [http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1850-373X2005000100009&lng=es&tlng=en](http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1850-373X2005000100009&lng=es&tlng=en).
- De Nigris, M.E. (2014). Los conjuntos óseos de cueva Milodón Norte 1, Lago Pueyrredón (Santa Cruz, Argentina). *Revista Chilena de Antropología*, 30,116-120. <http://dx.doi.org/10.5354/0719-1472.2014.36283>
- Duke, J. A. (1985). *Handbook of medicinal herbs*. Boca Raton: CRC Press.
- Faegri, K., e Iversen, J. (1989). En K. Faegri, P.E. Kalland, y K. Krzywinski, (Eds.), *Textbook of Pollen Analysis*. Chichester: J. Wiley & Sons.
- Fernández Honaine M, Benvenuto M.L., y Osterrieth M. (2019). An easy technique for silicophytolith visualization in plants through tissue clearing and immersion oil mounting. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 54: 353-365. <http://dx.doi.org/10.31055/1851.2372.v54.n3.25359>.
- Ferreira, M., y Ezcurra, C. (2022). *Plantas de la Patagonia Extra-Andina. Estepa Patagónica y Monte Austral*. Balcarce ediciones, Argentina, 331.
- Fugassa, M.H., Petrih, R.S., Fernández, P.M., Catalayud, M.C., y Belleli, C. (2018). Fox parasites in pre-Columbian times: Evidence from the past to understand the current helminth assemblages. *Acta*

- Tropica*, 185, 380-384. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2018.06.007>
- Gallardo, C.R. (1910). *Los Onas de Tierra del Fuego*. Ushuaia: Zagier y Urruty publicaciones.
- Guerrido, C., y Fernández, D. (2020). *Flora Patagonia*. Córdoba: Editorial Ecoval.
- Gusinde, M. (1937). Plantas medicinales que los indios Araucanos recomiendan. *Antropos*, 850-873.
- Goñi, R. (1988). Arqueología de momentos tardíos en el Parque Nacional Perito Moreno (Santa Cruz, Argentina). En *Precirculados Simposio TX Congreso Nacional de Arqueología Argentina*, (pp. 140-151). Buenos Aires.
- Hofreiter, M., Poinar, H. N., Spaulding, W. G., Bauer, K., Martin, P. S., Possnert, G., y Pääbo, S. (2000). A molecular analysis of ground sloth diet through the last glaciation. *Molecular Ecology*, 9(12), 1975-1984.
- Hofreiter, M., Betancourt, J.L., Sbriller, A., Markgraf, V., y Gregory, H. (2003). Phylogeny, diet and habitat of an extinct ground sloth from Cuchillo Cura, Neuquén province, southwest Argentina. *Quaternary Research*, 59(3), 364-378. [https://doi.org/10.1016/S0033-5894\(03\)00030-9](https://doi.org/10.1016/S0033-5894(03)00030-9)
- Horrocks, M., Jones, M.D., Beever, R.E. y Sutton, D.G. (2002). Analysis of plant microfossils in prehistoric coprolites from Harataonga Bay, Great Barrier Island, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 32, 617-628. <https://doi.org/10.1080/03014223.2002.9517712>
- Horrocks, M., Irwin, G.J., McGlone, M.S., Nichol, S.L., y Williams, L.J. (2003). Pollen, phytoliths and diatoms in prehistoric coprolites from Kohika, Bay of Plenty, New Zealand. *Journal of Archaeological Science*, 30, 13-20. <https://doi.org/10.1006/jasc.2001.0714>
- Horta, L.R., Marcos, M.A., Bozzuto, D., Mancini, V., y Sacchi, M. (2016). Paleogeographic and paleoenvironmental variations in the área of the Pueyrredón, Posadas and Salitroso lakes, Santa Cruz province, Argentina, during the Holocene and its relationships with the occupational dynamics. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 3(449), 541-552. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.02.051>
- Jouy-Avantin, F. (2003). A standardized method for the description and study of coprolites. *Journal of Archaeological Science*, 30(3), 367-372. <https://doi.org/10.1006/jasc.2002.0848>
- Mancini, M.V. (2002). Vegetation and climate during the Holocene in Southwest Patagonia, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 122, 101-115. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(02\)00105-7](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(02)00105-7).
- Mancini, M.V. (2007). Cambios paleoambientales en el ecotono bosque-estepa: análisis polínico del sitio Cerro Casa de Piedra 7, Santa Cruz (Argentina). *Arqueología de Fuego Patagonia. Levantando piedras, desenterrando huesos y develando arcanos*, 89-94.
- Marcos, M. A., Bamonte, F. P., Echeverría, M. E., Sottile, G. D., y Mancini, M. V. (2022). Changes in vegetation and human-environment interactions during the Holocene in the Lake Pueyrredón area (Southern Patagonia). *Vegetation History and Archaeobotany*, 31(3), 291-305. <https://doi.org/10.1007/s00334-021-00854-x>.
- Martínez Crovetto, R. (1968). Nombre de plantas y su utilidad según los indios de Tierra del Fuego. Estudios Etnobotánicos IV. *Etnobiológica*, 3. <https://doi.org/10.30972/etn.032150>.
- Martínez Tosto, A.C., y Yagueddú, C. (2012). Identificación de microrrestos vegetales en un coprolito humano del sitio Cerro Casa de Piedra, Santa Cruz, Argentina. *Magallania*, 40(1), 333-339. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-22442012000100020>.
- Martínez Tosto, A.C., Burry, L.S., Arriaga, M.O., y Civalero, M.T. (2016). Archaeobotanical study of Patagonian Holocene coprolites, indicators of diet, cultural practices and space use. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 10, 204-211. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2016.09.017>
- Mengoni Goñalons, G.L. (1999). *Cazadores de guanacos de la estepa patagónica*. Colección de tesis doctorales. Sociedad Argentina de Antropología. <http://repositorio.filo.uba.ar/handle/filodigital/12016>
- Mermoz, M. (1998). Mapa preliminar de vegetación Parque Nacional Perito Moreno. *Dirección Nacional de Conservación de Áreas protegidas. Delegación Regional Patagonia. Bariloche*.
- Mitchell, D., Willerslev, E., y Hansen, A. (2005). Damage and repair of ancient DNA. *Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*, 571(1-2): 265-276. 10.1016/j.mrfmmm.2004.06.060
- Mosca Torres, M.E., Urquiza, S.V., y Aschero, C.A. (2018). Microhistological analysis of ancient camelid

- dung from the southern Argentinean Puna: Past vegetation composition and diet. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 20:347–354. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2018.05.009>.
- Movia, C.P., Soriano, A., y Leon, R. (1987). La vegetación de la cuenca del río Santa Cruz (provincia de Santa Cruz, Argentina). *Darwiniana*, 9-78. <http://www.jstor.org/stable/23218930>
- Muñoz, M., Barrera, E., Meza, I. (1981). El uso medicinal y alimenticio de plantas nativas y naturalizadas de Chile. (33) Santiago, Chile: Museo Nacional de Historia Natural.
- Naranjo, J.A., y Stern, C. (1997). La actividad explosiva Postglacial del Volcán Hudson. *En Actas VIII Congreso Geológico Chileno*. 1, 362-365. Antofagasta: Dto. Cs. Geológicas. Universidad Católica del Norte.
- Oliva, G., González, L., y Rial, P. (2001). El ambiente en la Patagonia Austral. En P. Borrelli y G. Oliva (Eds.) *Ganadería Sustentable en la Patagonia Austral*, 17-80. INTA Reg. Pat. Sur.
- Paruelo, J.M., Beltrán, A., Jobbágy, E., Sala, O.E., y Golluscio, R.A. (1998). El clima de la Patagonia: patrones generales y controles sobre los procesos biológicos. *Ecología Austral*, 8(2), 85-101.
- Pelliza-Sbriller, A., Willems, P., Nakamatsu, V., Manero, A., y Somlo, R. (1997). *Atlas dietario de herbívoros patagónicos*. Proyecto PRODESAR-INTA-GTZ, EEA Bariloche, EEA Trelew, EEA Santa Cruz. Apoyo FAO-UNESCO/MAB, S.C. de Bariloche. 109.
- Petrich, R.S. y Fugassa, M.H. (2017). Improved coprolite identification in Patagonian archaeological contexts. *Quaternary International*, 438(B), 90-93. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2017.03.006>
- Petrich, R.S., Martínez, J.G., Mondini, M. y Fugassa, M.H. (2019). Ancient parasitic DNA reveals *Toxascaris leonina* presence in Final Pleistocene of South America. *Parasitology*, 146(10), 1284-1288. <https://doi.org/10.1017/S0031182019000787>
- Petrich, R.S., Velázquez, N.J., Fugassa, M.H., Burry, L.S., Mondini, M. y Korstanje, M.A. (2021). Herbivore coprolites from the south-central Andes. A multiproxy study at los Viscos archaeological site, Catamarca, Argentina. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 38, 103063. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2021.103063>
- Poinar, H.N., Hofreiter, M., Spaulding, W.G., Martin, P.S., Stankiewicz, B.A., Bland, H., Evershed, R.P., Possnert, G. y Pääbo, S. (1998). Molecular coproscopy: dung and diet of the extinct ground sloth *Nothrotheriops shastensis*. *Science*, 281, 402–406. <https://doi.org/10.1126/science.281.5375.402>.
- Rapoport, E.H., Ladio, A. y Sanz, E.H. (2003). *Plantas Nativas Comestibles de la Patagonia Andina, Argentino-Chilena, parte II*. San Carlos de Bariloche, Ro Negro, Argentina: Ediciones de Imaginaria. 79.
- Rapoport, E.H., Ladio, A. y Sanz, E.H. (2005). *Plantas Nativas Comestibles de la Patagonia Andina, Argentino-Chilena, parte I*. San Carlos de Bariloche, Ro Negro, Argentina: Ediciones de Imaginaria. 81.
- Reinhard, K.J., Bryant, V.M.J. (1992). *Coprolite analysis: a biological perspective on archaeology*. En M. Shiffer (Ed.), *Advances in Archaeological Method and Theory* 4. University of Arizona Press, Tucson, 245–288.
- Reinhard, K.J., Bryant Jr, V.M. (2008). *Pathoecology and the future of coprolite studies in bioarchaeology*. En A. L.W. Stodder (Eds.). *Reanalysis and Reinterpretation in Southwestern Bioarchaeology*. Arizona State University Anthropological Research Papers 59.
- Rindel, D. (2003). *Patrones de procesamiento faunístico durante el Holoceno medio y tardío en el sitio Alero Destacamento Guardaparque (Parque Nacional Perito Moreno, provincia de Santa Cruz, Argentina)*. Tesis de Licenciatura en Cs. Antropológicas, Universidad de Buenos Aires.
- Rindel, D. (2009) *Arqueología de momentos tardíos en el noroeste de la Provincia de Santa Cruz (Argentina): una perspectiva faunística*. Tesis Doctoral inédita, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires.
- Rindel, D., Goñi, R., Belardi, J. B., Bourlot, T. (2017). Climatic changes and hunter-gatherer populations: Archaeozoological trends in southern Patagonia. *Climate change and human responses: A zooarchaeological perspective*, 153-172.
- Romano, V. (2012). *Identificación de restos vegetales en muestras de fecas de Lama guanicoe del Parque Nacional Perito Moreno, Santa Cruz*. Tesis para optar por el título de Licenciada en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de Mar del Plata, 53 p.
- Sacchi, M., Bozzuto, L., Horta, L.R., Fernandez, N., De Nigris, M., Civalero, M.T., y Aschero, C. (2016). Dataciones y Circulación Humana: Posibles Influencia de las fluctuaciones del sistema lacustre Pueyrredón Posadas durante el Holoceno.

- Revista Andes*, 27(2). [http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1668-80902016000200004&lng=en&tlng=en](http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1668-80902016000200004&lng=en&tlng=en).
- Shillito, L.M., Bull, I.D., Matthews, W., Almond, M.J., Williams, J.M. y Evershed, R.P. (2011). Biomolecular and micromorphological analysis of suspected faecal deposits at Neolithic Çatalhöyük, Turkey. *Journal of Archaeological Science*, 38(8), 1869-1877. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2011.03.031>.
- Stern, C., Moreno, P., Henríquez, W., Villa-Martínez, R., Sagrado, E., Aravena, J., de Pol-Holz, R. (2016). Holocene tephrChronology around Cochacrane (~47°S), southern Chile. *Andean Geology*, 43(1), 1-19.
- Torres, M. A. (1999). *Las representaciones rupestres del sitio Alero Destacamento Guardaparque y su lugar dentro del sistema de asentamiento de los cazadores-recolectores en el área río Belgrano-lago Posadas, prov. de Santa Cruz*. Tesis de grado. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Tsartsidou, G., Lev-Yadun, S., Albert, R.M., Miller-Rosen, A., Efstratiou, N., y Weiner, S. (2007). The phytolith archaeological record: strengths and weaknesses evaluated based on a quantitative modern reference collection from Greece. *Journal of Archaeological Science*, 34, 1262-1275.
- Velázquez, N.J., Burry, L.S., Mancini, M.V. y Fugassa, M.H. (2010). Coprolitos de camélidos del Holoceno como indicadores paleoambientales. *Magallania*, 38(2), 213-229.
- Velázquez, N.J., y Burry, L.S. (2012). Palynological analysis of *Lama guanicoe* modern feces and its importance for the study of coprolites from Patagonia, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 184, 14-23. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2012.07.012>
- Velázquez, N.J., Burry, L.S., Fugassa, M.H., Civalero, M.T., y Aschero, C.A. (2014). Palynological analysis of camelid coprolites: seasonality in the use of the site Cerro Casa de Piedra 7 (Santa Cruz, Argentina). *Quaternary Science Reviews*, 83, 143-156. DOI: 10.1016/j.quascirev.2013.11.006.
- Velázquez, N.J. (2016). *Análisis palinológico de coprolitos de mamíferos herbívoros del Holoceno de Patagonia centro-meridional*. Tesis Doctoral inédita, Universidad Nacional de Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Velázquez, N.J. y Burry, L.S. (2019). Análisis palinológico de superficie de hojas y tallos de ítems dietarios de *Lama guanicoe* (Fam. Camelidae) en Patagonia (Argentina): implicancias en la identificación del origen del polen en coprolitos. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 54, 67-78. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v54.n1.23576>
- Velázquez, N.J., Martínez Tosto, A.C., Benvenuto, M.L., Fernández, N., Civalero M.T. y Burry, L.S. (2021). Multiproxy analysis of omnivore and herbivore coprolites: Inferences on Mid-Holocene dietary habits in Argentine Patagonia. *Quaternary International*, 601, 130-142. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2021.06.029>.
- Velázquez, N.J., y Burry, L.S. (2022). New insights into the palaeodiet and paleoenvironment of the camelids (*Lama guanicoe*) based on a palynological analysis of mid-Holocene coprolites from Cueva Milodon Norte 1, Pueyrredón Lake, Patagonia, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 300, 104626, <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2022.104626>.
- Velázquez, N.J., Petrih, R., Benvenuto, M.L., Martínez Tosto, C., Camiolo, I., Palacio, P., Fugassa, M.H., Valenzuela, L.O. y Burry, L.S. (2019). Diseño y evaluación de un protocolo de extracción múltiple de restos vegetales, silicofitolitos, polen, parásitos, isótopos estables y ADN de heces de *Lama guanicoe*. *Anales de Arqueología y Etnología*, 74(2), 127-145. <https://revistas.uncu.edu.ar/ojs/index.php/analarqueyetno/article/view/3735#:~:text=https%3A/revistas.uncu.edu.ar/ojs/index.php/analarqueyetno/article/view/3735>
- Wang, W., Li, Z., Song, G. y Wu, Y. (2015). A study of possible hyaena coprolites from the Lingjing site, Central China. *Acta Anthropologica Sinica*, 34(1), 117-125.
- Wood, J.R. y Wilmshurst, J.M. (2016). A protocol for subsampling Late Quaternary coprolites for multiproxy analysis. *Quaternary Science Reviews*, 138, 1-5. 10.1016/j.quascirev.2016.02.018
- Yagueddú, C. y Arriaga, M.O. (2010). Paleodietas de guanacos (*Lama guanicoe*) del Cerro Casa de Piedra (Parque Nacional Perito Moreno, Santa Cruz, Argentina). *Zooarqueología a principios del siglo XXI: Aportes teóricos, metodológicos y casos de estudio*.