

Primeros datos isotópicos ($\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$, $\delta^{15}\text{N}$) de una población moderna de guanaco en el Monte de Patagonia nororiental. Implicancias paleoecológicas y arqueológicas

Nahuel A. Scheifler, Paula Vitale y Cristian A. Kaufmann

Recibido 07 de mayo 2021. Aceptado 13 de octubre 2021

RESUMEN

En este trabajo se dan a conocer los primeros resultados del análisis de los isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ sobre colágeno óseo de guanacos (*Lama guanicoe*) modernos procedentes del paraje de Cinco Chañares, noreste de la provincia de Río Negro (Argentina). Se seleccionaron siete muestras que representan las principales etapas ontogénicas del guanaco. Se registró una escasa variación de los valores $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en relación con la edad de los individuos y una dieta centrada en plantas C_3 . La comparación de los valores isotópicos de la población moderna con muestras arqueofaunísticas procedentes de sectores cercanos señaló una variabilidad regional y temporal significativa. Se plantea que en Patagonia nororiental, los guanacos del Holoceno medio y Holoceno tardío inicial habrían accedido a una amplia variabilidad de plantas C_3 y C_4 , mientras que los guanacos del Holoceno tardío final habrían forrajeado en ambientes en los que predominaban las plantas C_3 .

Palabras clave: Patagonia nororiental; *Lama guanicoe*; Cazadores-recolectores; Isótopos estables.

First isotopic data ($\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$, $\delta^{15}\text{N}$) from modern guanaco population in the Monte of northeastern Patagonia. Paleocological and archaeological implications

ABSTRACT

In this paper, the first results of the analysis of the isotopes of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ on bone collagen of modern guanacos (*Lama guanicoe*) from the Cinco Chañares area, northeast of the Río Negro province (Argentina), are presented. Seven samples of the main ontogenetic stages of the guanaco were selected. Little variation in the $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in relation to the age of the individuals and a diet centered on plants C_3 are registered. Comparison of the isotopic values of the modern population with archaeofaunal samples from nearby sectors indicated significant regional and temporal variability. It is suggested that guanacos from the middle Holocene and early late Holocene had access to a wide variability of C_3 and C_4 plants, while guanacos from the final late Holocene would have foraged in environments with a predominance of C_3 plants.

Keywords: Northeast Patagonian; *Lama guanicoe*; Hunter-gatherers; Stable isotopes.

Nahuel A. Scheifler. Instituto de Investigaciones Arqueológicas y Paleontológicas del Cuaternario Pampeano-Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (INCUAPA-CONICET), Facultad de Ciencias Sociales, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires (FACSO-UNICEN). Del Valle 5737 (7400), Olavarría, Buenos Aires, Argentina. E-mail: nscheifler@soc.unicen.edu.ar

Paula Vitale. Laboratorio de Pretratamiento de Muestras para Análisis Isotópicos (LAPREI-INCUAPA-CONICET), INCUAPA-CONICET. Del Valle 5737 (7400), Olavarría, Buenos Aires, Argentina. E-mail: ing.paulavitale@gmail.com

Cristian A. Kaufmann. INCUAPA-CONICET, FACSO-UNICEN. Del Valle 5737 (7400), Olavarría, Buenos Aires, Argentina. E-mail: ckaufman@soc.unicen.edu.ar

INTRODUCCIÓN

El guanaco (*Lama guanicoe*) ocupó un rol destacado en la economía de los cazadores-recolectores de la región pampeana y patagónica, por lo que gran parte de los análisis de isótopos estables realizados en estas regiones buscan modelar la ecología de la especie (Barberena et al., 2009, 2018b; Tessone et al., 2014; Gil et al., 2016; Loponte y Corriale, 2019; Kochi et al., 2020). De hecho, los estudios de la composición de isótopos estables de carbono y nitrógeno de huesos provenientes de contextos arqueológicos y modernos han identificado variaciones relevantes en términos geográficos, ambientales y/o temporales (Barberena et al., 2009; Tessone et al., 2014; Gil et al., 2016; Loponte y Corriale, 2019; Kochi et al., 2020). Un estudio sobre los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ de guanaco informados junto con fechados por ^{14}C AMS señala que las muestras de Patagonia centro-septentrional presentan una amplia variación, con valores muy altos ($\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ ca. $\delta 16\%$), que podrían responder a la disponibilidad de diferentes tipos de pasturas (Barberena et al., 2009). Asimismo, en esta región se han reconocido diferencias significativas en los valores $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ de guanaco entre diferentes lapsos cronológicos del Holoceno, aunque no fueron consideradas relevantes para inferir cambios en la alimentación de la especie (Flensburg et al., 2020). Una investigación reciente sobre la ecología isotópica del venado de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus*) en el centro este de la Argentina también señaló la existencia de amplios rangos de valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en muestras arqueofaunísticas de esta especie en el Monte de Patagonia nororiental, que se vincularía con la heterogeneidad ambiental de esta región (Scheifler et al., 2020).

A pesar del interés por aplicar análisis de isótopos estables en las investigaciones sobre paleodietas humanas en el Monte de Patagonia nororiental (Favier Dubois et al., 2009; Martínez et al., 2009; Flensburg et al., 2020), no se registran estudios sobre la variabilidad isotópica de las presas dentro de poblaciones silvestres contemporáneas, lo que ha sido señalado como un aspecto relevante para este tipo de estudios (Gannes et al., 1997; Nelson et al., 1998; Stevens et al., 2006). El estudio isotópico de poblaciones faunísticas modernas permite conocer el rango de variabilidad que puede esperarse en la ecología isotópica de diferentes especies (a nivel inter e intrapoblacional) con relación a variables climáticas (precipitación, humedad, temperatura), ambientales (heterogeneidad ambiental, salinidad,

efecto canopia) y fisiológicas (destete, estrés nutricional) (Stevens et al., 2006). Asimismo, la integración del análisis de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de muestras actuales y fósiles ofrece la posibilidad de obtener información ecológica de alta resolución en relación con la historia de vida del animal y su hábitat, lo que incluye estrategias de forrajeo, patrones de movilidad, rangos de acción y las trayectorias históricas de las poblaciones (Cormie y Schwarcz, 1996; Cerling et al., 1999; Tessone et al., 2014; Grant, 2017; Hofman-Kamińska et al., 2018; Samec et al., 2020). Estudios de este tipo ofrecen información relevante para la planificación de proyectos de restauración de los ecosistemas y conservación biológica, ya que permiten predecir los hábitats preferidos de las especies, el tamaño óptimo de las áreas de refugio, la amplitud del nicho alimenticio y la tolerancia a las variaciones climáticas (Stevens et al., 2006; Barberena et al., 2011; Hofman-Kamińska et al., 2018; Scheifler et al., 2020).

En este trabajo se presentan los primeros resultados de un proyecto a largo plazo sobre la investigación de la ecología isotópica de poblaciones actuales de guanaco como marcos de referencia para las reconstrucciones paleoecológicas de esta especie. Los objetivos principales de esta contribución son: 1) cuantificar la variabilidad de los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en guanacos procedentes de una población moderna que habita en Cinco Chañares, un sector ubicado entre las unidades vegetacionales del Monte Austral y Monte Oriental de Patagonia nororiental (Figura 1); 2) contribuir a la comprensión de si en el guanaco los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$ varían en función del desarrollo ontogénico de los individuos y/o de las condiciones del escenario ecológico; 3) aportar a las reconstrucciones paleoecológicas del guanaco en el Monte de Patagonia nororiental basadas en el análisis de los isótopos estables. Para abordar estos objetivos, se analizaron isotópicamente huesos de una colección moderna de guanaco procedentes de la planicie patagónica ubicada en el paraje de Cinco Chañares (Kaufmann, 2009). Asimismo, se comparan los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de esta población moderna de guanaco con datos publicados de muestras arqueofaunísticas procedentes de la cuenca media e inferior de los ríos Colorado y Negro y del golfo de San Matías (Figura 1), lo que permitirá aportar a la reconstrucción de la evolución ecológica de las poblaciones de guanaco en el Monte de Patagonia.

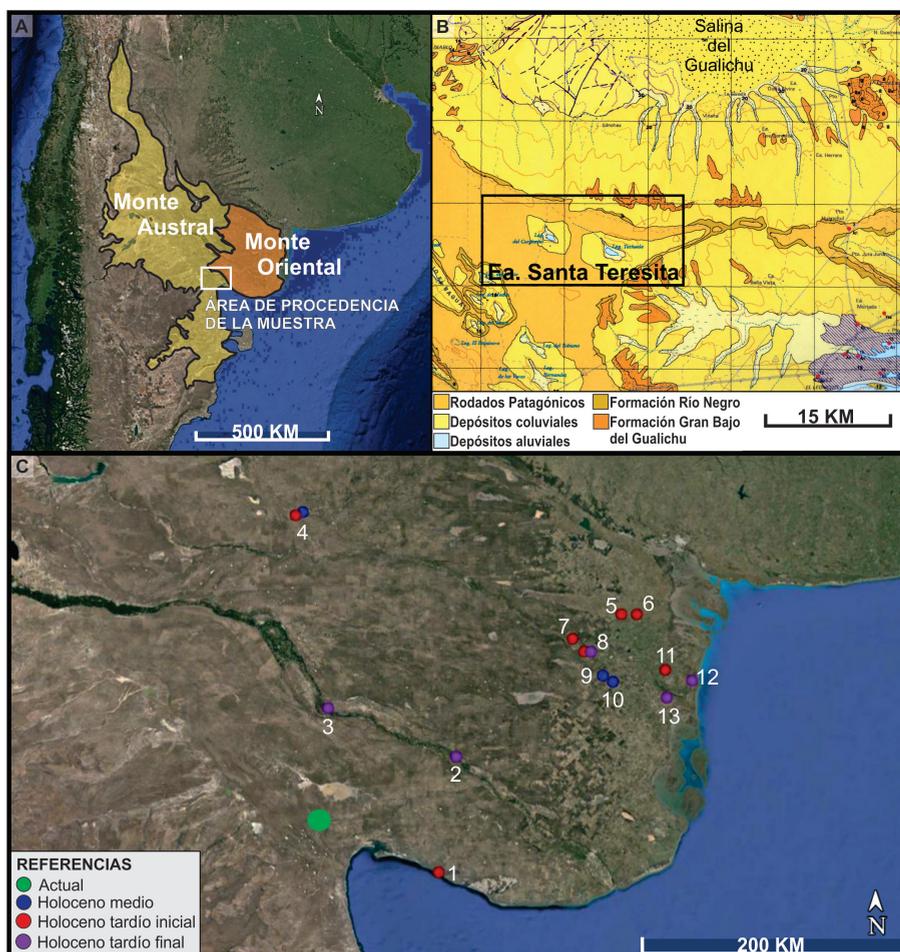


Figura 1. A) Unidades de vegetación del noreste de la Patagonia argentina (Oyarzabal *et al.* 2018). B) Ubicación del sector de donde proceden las muestras actuales de guanaco. C) Procedencia de las muestras actuales (círculo verde) y de las arqueofaunísticas del Holoceno medio (círculo azul), Holoceno tardío inicial (círculo rojo), Holoceno tardío final (círculo violeta) con valores isotópicos publicados (ver Material suplementario 1): 1- Bajo La Quinta-La Noria; 2- Negro Muerto; 3- La Angostura 1; 4- Tapera Moreira 1; 5- Campo Monaldi; 6- Loma Ruiz 1; 7- El Puma 3 y 4; 8- Zoco Andi 1; 9- La Modesta; 10- Loma de los Morteros; 11- La Primavera; 12- San Antonio 1 y 2; 13- El Tigre.

CINCO CHAÑARES: CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES

La muestra analizada en este trabajo forma parte de una colección de referencia moderna que fue recolectada en un estudio actualista realizado entre los años 2000 y 2006 en la estancia Santa Teresita (paraje de Cinco Chañares), ubicada en el departamento de San Antonio, provincia de Río Negro, Argentina ($40^{\circ} 33' - 40^{\circ} 40' \text{ LS}$ y $65^{\circ} 11' - 65^{\circ} 32' \text{ LO}$) (Kaufmann, 2009). El clima de esta región es árido, de tipo semidesértico y templado, con un promedio de precipitación de 245 mm, distribuidos uniformemente a lo largo del año y con una temperatura media anual de 13°C (Gainza, 2003).

Las carcasas de guanacos de la colección fueron recolectadas en una estancia que presenta una

planicie suavemente ondulada, interrumpida por pequeños bajos (Kaufmann, 2009). El fondo de estos bajos está conformado por playas de sedimentos finos y arcillosos que se cubren temporalmente de agua en los períodos lluviosos. Las planicies del paraje Cinco Chañares lindan con grandes depresiones, entre las cuales se destaca el Bajo del Gualicho (Figura 1B). Los suelos que predominan en la región son del tipo aluvial con horizontes de escaso desarrollo, integrados por arenas y arcillas (Lizuain, 1983).

Las comunidades vegetales que se desarrollan en el área corresponden a las de la provincia fitogeográfica del Monte (Cabrera, 1976), específicamente a la unidad de vegetación denominada Monte Austral (Oyarzabal *et al.*, 2018).

No obstante, a una distancia muy cercana, hacia el norte del área de estudio, se desarrolla la unidad de vegetación denominada Monte Oriental o de Transición (Oyarzabal *et al.*, 2018). El Monte Austral se caracteriza por el desarrollo de zigofiláceas de baja cobertura entre las que dominan especies del género *Larrea* y la especie *Parkinsonia aculeata* (Morello *et al.*, 2012). Con una distribución mucho más densa, en el Monte Oriental también dominan las especies del género *Larrea*, y adquieren mayor relevancia otras, como *Montea aphylla* (Roig *et al.*, 2009). Asimismo, se desarrolla una vegetación leñosa con abundantes isletas de *Geoffroea decorticans* e individuos aislados de *Prosopis flexuosa* (Morello *et al.*, 2012). En esta unidad, los pastizales tienen una mayor riqueza de especies y las gramíneas C_4 cobran mayor relevancia debido a una precipitación anual superior a

250 mm con un régimen isohigro y mayor temperatura (León *et al.*, 1998). El sobrepastoreo al que ha sido sometida esta región ha favorecido la erosión hídrica y eólica, y esto a su vez ha generado un fuerte impacto negativo sobre los suelos y la estructura espacial de las comunidades vegetales (Gainza, 2003). Las características climáticas y ambientales de Patagonia nororiental se habrían establecido durante el Holoceno tardío (Schäbitz, 1994; Tonello y Prieto, 2010; Fayó *et al.*, 2020).

ECOLOGÍA DEL GUANACO

En poblaciones actuales de guanaco, la masa corporal promedio de un adulto puede variar entre 80 y 120 kg, según su ubicación geográfica (González *et al.*, 2006; Vilá, 2012). Esta especie se organiza en tres unidades sociales básicas: grupos familiares poligínicos territoriales, grupos de machos y machos solitarios (Raedeke, 1979; Franklin, 1982; González *et al.*, 2006; Vilá, 2012). Poseen una marcada temporalidad reproductiva, que coincide con el período estival. Son bebedores periódicos, es decir que requieren tomar ocasionalmente agua o incorporarla a partir de la ingesta de vegetales. La especie es clasificada como herbívora generalista, pastadora y ramoneadora, con una selectividad intermedia y de bajo impacto ambiental (González *et al.*, 2006; Vilá, 2012).

Las gramíneas son la alimentación preferente del guanaco, seguidas por los arbustos y otras hierbas (ver revisión en González *et al.*, 2006). La organización social de este ungulado, así como su grado

de sedentarismo, puede variar en relación con las condiciones de las fuentes de alimento. Áreas con buena productividad primaria a lo largo del año presentan poblaciones sedentarias, con territorialidad fija; mientras que ambientes con productividad baja o fluctuante de manera estacional poseen poblaciones migratorias, con territorialidad variable (Raedeke, 1979).

MATERIALES Y MÉTODOS

La colección osteológica de guanacos modernos está conformada por 158 individuos y se encuentra almacenada en el Instituto INCUAPA-CONICET/FACSO-UNICEN (Kaufmann, 2009). Esta colección fue formada a partir de individuos que murieron naturalmente o que fueron abatidos y descartados por cazadores furtivos. Para el desarrollo de este trabajo se seleccionaron siete muestras, que representan las principales etapas ontogénicas del guanaco: un feto de 10 meses de gestación, una cría lactante (0,5-3 meses), una cría con alimentación mixta (lactante y forrajero) (6-9 meses), un juvenil (12-24 meses), un subadulto (24-30 meses), un adulto (48-60 meses) y un adulto senil (> 60 meses) (Tabla 1 y Material suplementario 2 y 3). A los fines de reducir otros posibles factores de variación isotópica como diferencias fisiológicas en función del sexo u ocupación diferencial de hábitats por distintos grupos sociales de guanaco, se muestrearon costillas de individuos hembras, a excepción del feto, de sexo indeterminado. Las muestras analizadas pertenecen a individuos que murieron en el año 2001 (n = 1), 2002 (n =

Edad	Alimentación	Elemento	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{13}\text{C}$ Suess	$\delta^{15}\text{N}$	C/N	C%	N%	Nº de laboratorio
Feto (10 meses de gestación)	Placentaria	Costilla	-22,13	-20,32	4,99	3,25	47,79	17,15	MSR-1172
Cría (0,5-3 meses)	Lactante	Costilla	-21,86	-20,05	5,91	3,25	43,71	15,22	MSR-1167
Cría (6-9 meses)	Lactante y forrajero	Costilla	-22,23	-20,46	6,06	3,37	43,94	15,22	MSR-1168
Juvenil (12-24 meses)	Forrajero	Costilla	-22,27	-20,46	4,93	3,30	44,64	15,77	MSR-1169
Subadulto (24-30 meses)	Forrajero	Costilla	-22,01	-20,24	5,77	3,25	44,56	15,96	MSR-1171
Adulto (48-60 meses)	Forrajero	Costilla	-22,05	-20,24	5,97	3,29	47,35	16,77	MSR-1170
Senil (10-11 años)	Forrajero	Costilla	-21,39	-19,7	6,24	3,29	43,94	15,59	MSR-1173

Tabla 1. Valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de la población moderna de guanaco.

1) y 2003 ($n = 5$).

Las muestras modernas fueron analizadas en el Laboratorio de Isótopos Estables en Ciencias Ambientales (LIECA-IANIGLA-CONICET; UTN FRSR). El procedimiento para la extracción de colágeno se realizó según el método de Longin (1971) modificado, que es descripto a continuación. Cada muestra de hueso de aproximadamente 1 g fue descalcificada con HCl 0,6 M a 4 °C. Posteriormente se lavó con NaOH 0,1 M para la eliminación de contaminantes solubles en álcali y se realizaron tres lavados en agua tridestilada para la eliminación de sales. La gelatinización se realizó en HCl 0,06 M a 85 °C durante 24 horas. Finalmente, el colágeno disuelto se filtró (fibra de vidrio, 0,45 μm). El colágeno seco se obtuvo mediante liofilización: la solución de colágeno se congeló mediante inmersión en nitrógeno líquido y luego fue secada en una cámara al vacío, hasta obtener un peso constante de la muestra. Se registró el rendimiento de colágeno extraído respecto de la masa inicial de hueso procesada (% colágeno) y se midieron sobre los colágenos extraídos otros parámetros de calidad característicos, tales como la relación atómica C/N, %C y %N. Se utilizaron las relaciones C/N para evaluar la conservación del colágeno de las muestras (De Niro, 1985). Para el análisis de isótopos estables de C y N se utilizó un analizador elemental Flash 2000 acoplado a un IRMS Thermo Delta Advantage; los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ se informan en VPDB y aire respectivamente, en partes por mil. Como patrones internos de referencia para el control de calidad de las mediciones se utilizaron Col Polar ($\delta^{13}\text{C} = -13,66$; $\delta^{15}\text{N} = 21,52$), Col LIECA ($\delta^{13}\text{C} = -18,16$; $\delta^{15}\text{N} = 11,07$) y Cafeína LIECA ($\delta^{13}\text{C} = -33,02$; $\delta^{15}\text{N} = -2,02$). La incertidumbre en las mediciones fue de $d^{13}\text{C}/^{12}\text{C} = 0,07$ y $d^{15}\text{N}/^{14}\text{N} = 0,06$. Se aplicó un factor de corrección a las muestras modernas con el fin de compensar el llamado "efecto Suess", que produce una disminución en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ atmosférico (Long *et al.*, 2005).

Con el propósito de evaluar la variación de los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de guanaco en relación con el desarrollo ontogénico de los individuos se realizó la comparación con un trabajo previo que ofrece datos isotópicos para guanacos modernos de diferentes grupos etarios de Patagonia austral (Tessone *et al.*, 2014). A los fines de poder realizar la comparación entre poblaciones de guanaco se ajustaron las clases de edad en cuatro grupos: feto/neonato, cría, juvenil y adulto (Material suplementario 2 y 3).

Para analizar la evolución ecológica del guanaco en el Monte de Patagonia nororiental se compararon los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de guanaco presentados en este trabajo con datos isotópicos arqueofaunísticos publicados previamente (Material suplementario 1 y 4) por equipos de investigación de la cuenca media e inferior del río Colorado y río Negro y del golfo San Matías (Prates, 2008; Barberena *et al.*, 2009, 2018a; Favier Dubois *et al.*, 2009; Flensburg *et al.*, 2020). Para esta comparación se utilizaron los lapsos cronológicos considerados comúnmente en la arqueología del noreste de Patagonia: Holoceno medio (6000-3000 años AP); Holoceno tardío inicial (3000-1000 años AP) y Holoceno tardío final (1000-250 años AP) (Martínez, 2017).

El estudio estadístico fue realizado mediante análisis no paramétricos debido al número reducido de especímenes ($n < 10$) y a las desviaciones respecto del comportamiento normal de las distribuciones. Las pruebas de la suma de rangos de Wilcoxon (U de Mann-Whitney) fue utilizada para comparar medianas de dos conjuntos independientes, con distribución no normal, y Kolmogorov-Smirnov fue usada para comparar si las distribuciones de cada muestra son significativamente diferentes, mientras que para la comparación entre las medianas de tres o más grupos de muestras se aplicó la prueba de Kruskal Wallis. En los casos en que esta última identificó diferencias significativas se utilizó la prueba Tukey's HSD (Honestly Significant Difference) para n desigual y así identificar los diferentes grupos de datos. En estos casos, las diferencias significativas en los pares de datos se verificaron mediante la prueba de la suma de rangos de Wilcoxon. Se realizó el test de correlación de Spearman, que es adecuado para distribuciones no normales. Los tests estadísticos fueron realizados mediante el *software* Statgraphics Centurion XVI.I, y las correlaciones, mediante el *software* InfoStat. En todos los casos se estableció un nivel de 95% de confianza.

RESULTADOS

La relación C/N sobre el colágeno de los siete individuos analizados fue de 3,25 y 3,37 (Tabla 1). Estos valores se ubican dentro del rango aceptado para muestras sin alteración diagenética (De Niro, 1985). La estadística sobre los valores muestra una media de -20,21‰ para $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ (efecto Suess corregido) y de 5,69‰ para $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla 2). El rango de los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ es de -20,46‰ (individuos

cría y juvenil) a $-19,7\text{‰}$ (individuo senil). Por su parte, el rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ es de $4,93\text{‰}$ (individuo juvenil) a $6,24\text{‰}$ (individuo senil). La correlación de Spearman entre los valores isotópicos y la edad media de los individuos arrojó resultados no significativos: $\delta^{13}\text{C}$ vs. edad de los individuos ($r_s = 0,43644$, $p = 0,340$); $\delta^{15}\text{N}$ vs. edad de los individuos ($r_s = 0,5$, $p = 0,267$). La distribución de los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en relación con los grupos de edad definidos es acotada (Figuras 2 y 3), con un rango de variación de $0,76\text{‰}$ para carbono y de $1,31\text{‰}$ para nitrógeno. Estos resultados son similares a los obtenidos para guanacos modernos de Patagonia austral (Tessone *et al.*, 2014). En la muestra de Cinco Chañares no se registraron correlaciones significativas entre los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$ con respecto al desarrollo ontogénico de los individuos. En los guanacos modernos de Patagonia austral solo se registraron correlaciones levemente significativas entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de la categoría juvenil en comparación con las otras cohortes. Los datos $\delta^{13}\text{C}$ presentados en este trabajo y los

publicados previamente para guanaco contrastan con la significativa variabilidad isotópica etaria registrada para otros herbívoros (Sukumar y Ramesh, 1992; Nelson *et al.*, 1998; Witt y Ayliffe, 2001). No obstante, es necesario enfatizar que las muestras por clase de edad son pocas, por lo que el patrón observado y las interpretaciones poseen un carácter exploratorio.

La distribución de los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en las muestras de guanaco de Cinco Chañares es acotada en comparación con las muestras arqueofaunísticas del Monte de Patagonia nororiental (Figuras 4 y 5). La comparación estadística entre los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ de la muestra de guanacos de Cinco Chañares y las del Holoceno medio, Holoceno tardío inicial y Holoceno tardío final señala diferencias estadísticamente significativas (Prueba de Kruskal-Wallis; $p < 0,001$). La prueba Tukey's HSD indica diferencias estadísticas significativas entre la muestra moderna de Cinco Chañares y aquella del Holoceno tardío inicial ($W = 138,5$; $p < 0,001$). También, se registraron diferencias significativas entre la muestra arqueológica del Holoceno tardío final y la del Holoceno tardío inicial ($W = 10,5$; $p < 0,001$). La correlación de Spearman entre los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de todas las muestras señala que la asociación entre las dos variables es positiva y estadísticamente significativa ($p = 0,002$). En conjunto, la amplia distribución de valores y la

	N	Media	SD	Min	Max	Rango
$\delta^{13}\text{C}$	7	-20,21	0,27	-20,5	-19,7	0,8
$\delta^{15}\text{N}$	7	5,69	0,52	4,93	6,24	1,31

Tabla 2. Estadística descriptiva de los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de la población moderna de guanaco.

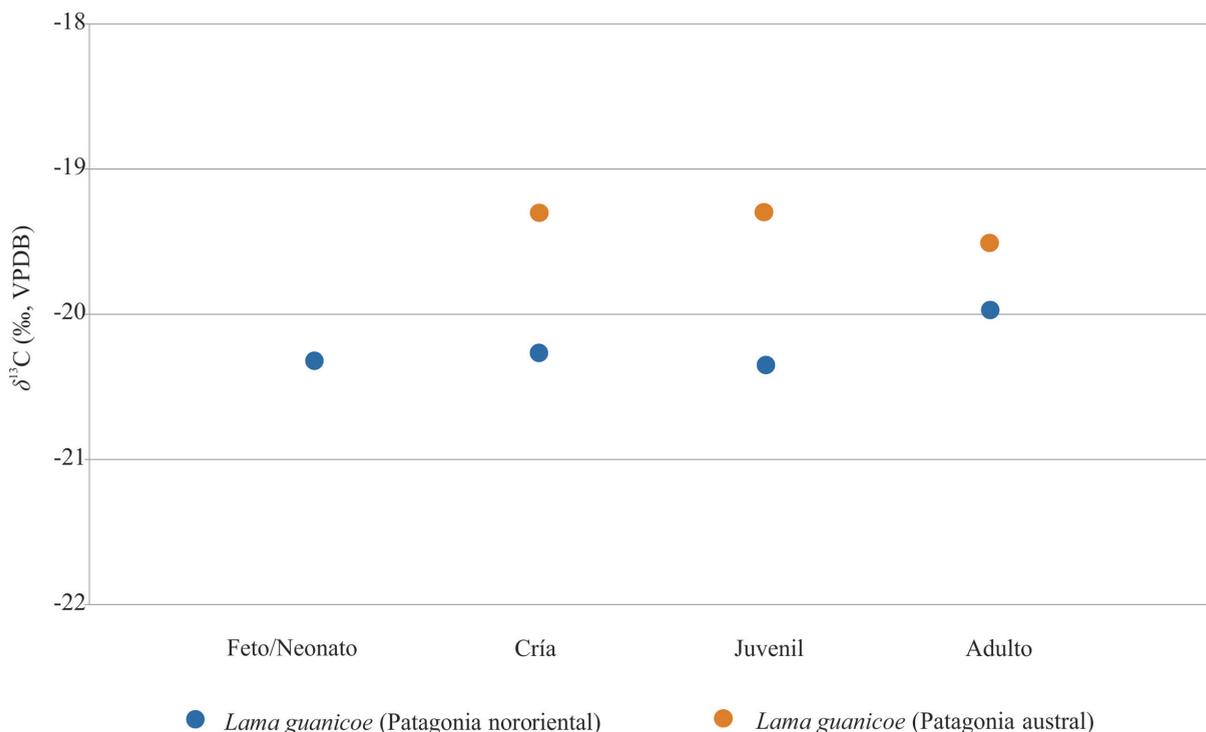


Figura 2. Media de los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ para cada una de las clases de edad en guanacos de Patagonia nororiental y austral (Tessone *et al.*, 2014).

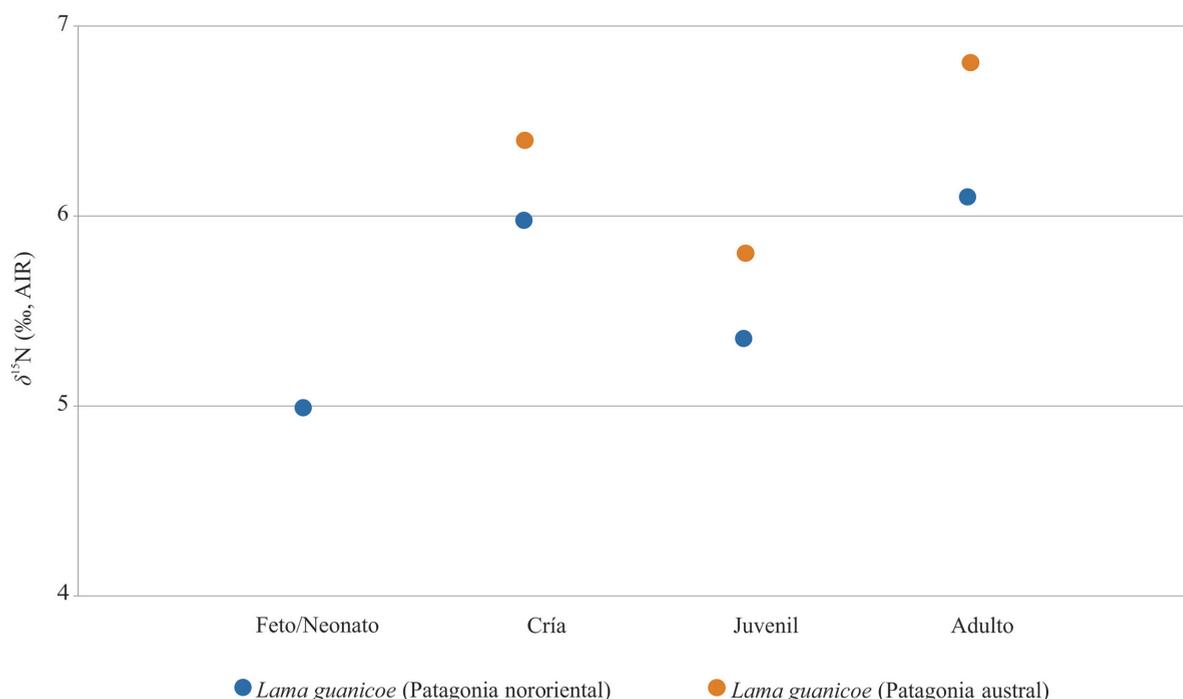


Figura 3. Media de los valores de $\delta^{15}N$ para cada una de las clases de edad en guanacos de Patagonia nororiental y austral (Tessone *et al.*, 2014).

correlación significativa entre ambos isótopos de cada muestra pueden ser interpretadas como el consumo de dos o más fuentes de forraje con señales isotópicas distintas.

DISCUSIÓN

Los valores obtenidos de $\delta^{13}C_{col}$ de la muestra moderna de guanacos señalan una dieta compuesta principalmente por plantas de tipo C_3 , lo que es

coherente con el forraje que ofrece el Monte en el Paraje de Cinco Chañares. El análisis realizado en este trabajo muestra una escasa variación de los valores de $\delta^{13}C_{col}$ en relación con el desarrollo ontogénico de los guanacos, aspecto que ya fue observado por Tessone *et al.* (2014) para esta misma especie. Esta característica contrasta con investigaciones realizadas con otras especies de mamíferos que muestran variaciones de los valores de $\delta^{13}C_{col}$ y de $\delta^{15}N$ en relación con la edad de los individuos. Para el oso de las cavernas se propuso que los valores más bajos de $\delta^{13}C_{col}$ y más altos de $\delta^{15}N$ de los grupos

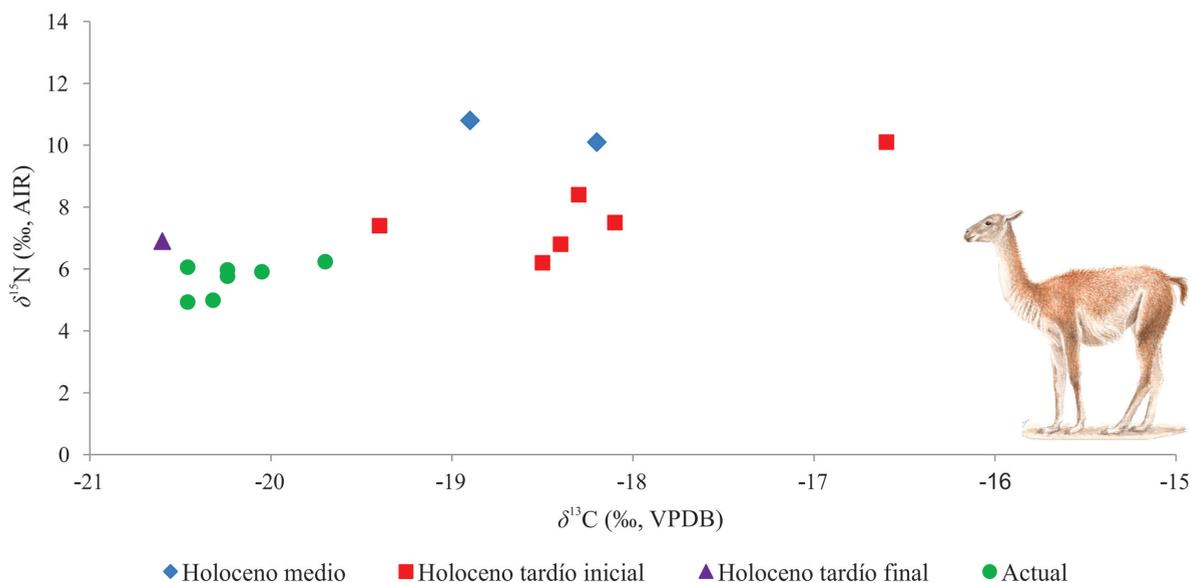


Figura 4. Dispersión de valores de $\delta^{13}C_{col}$ y $\delta^{15}N$ de guanaco en el Monte de Patagonia nororiental. Solo se incluyen las muestras en las que se midieron ambos isótopos (ver Material suplementario 1).

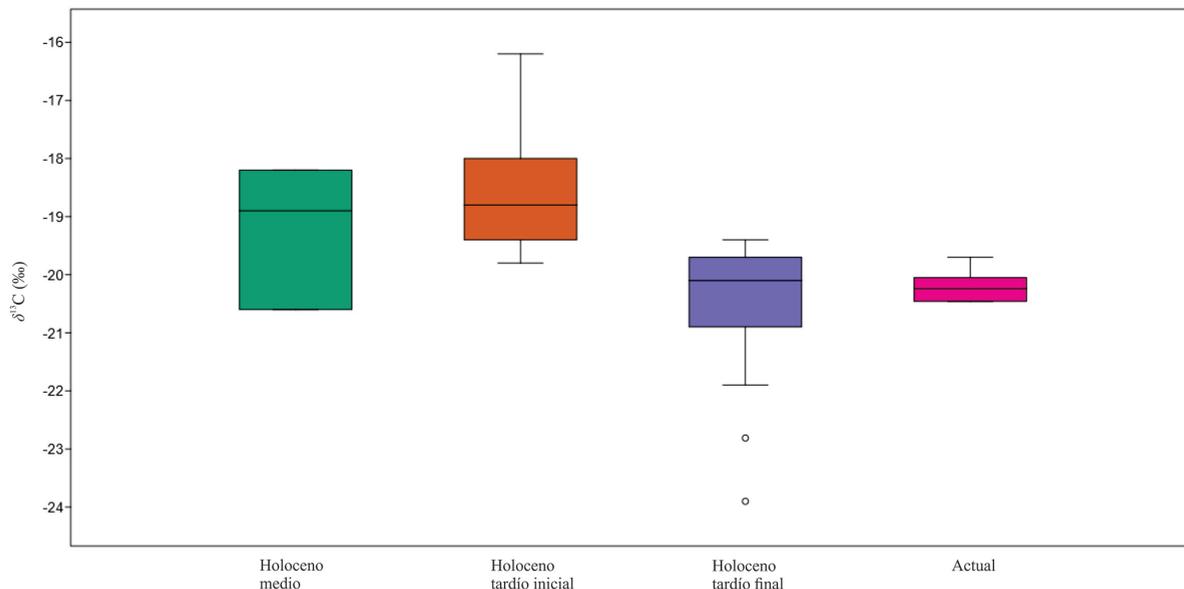


Figura 5. Rangos de variación de los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ de guanaco del Monte de Patagonia nororiental. Se incluyen valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ asociados a fechados por ^{14}C AMS y obtenidos específicamente por análisis de isótopos estables (ver Material suplementario 1).

de edad iniciales se relacionarían con el funcionamiento metabólico que requieren la hibernación y gestación (Nelson *et al.*, 1998). Alternativamente, se propuso que proporciones elevadas de peso ganado a través de la leche materna en relación con el fraccionamiento limitado entre leche y colágeno explicarían los valores más bajos de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ en los grupos de edad iniciales del oso de las cavernas y el canguro rojo (Witt y Ayliffe, 2001). Por su parte, en el elefante asiático, las diferencias en el promedio de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ con respecto al desarrollo ontogénico de los individuos se relacionaría con una síntesis del colágeno elevada en los individuos en crecimiento, combinada con una alternancia estacional entre plantas C_3 y C_4 que componen su dieta (Sukumar y Ramesh, 1992). En contraste con estos casos, las crías de guanaco comienzan a pastar al mes de nacimiento, y alcanzan el destete completo hacia el octavo mes de vida (Garay *et al.*, 1995). Por lo tanto, resulta coherente que las señales isotópicas en este ungulado sean similares a lo largo del desarrollo ontogénico (Tessone *et al.*, 2014).

No obstante, los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para un feto y una cría (exclusivamente lactante) de guanaco presentados en este trabajo son similares a los de otros grupos de edad (incluida la madre), lo que sugiere que, aparte del rápido destete, otros factores condicionarían un patrón isotópico uniforme durante el crecimiento de los individuos de esta especie. Para el caso del feto, la información obtenida señala que la fuente de carbono y nitrógeno

de la que se alimenta no sufre procesos metabólicos que cambien los valores del fraccionamiento inicial producido por la madre. Por su parte, el neonato exclusivamente lactante muestra la señal isotópica intraútero, ya que es muy joven (< 2 meses de edad) para fijar la información de la composición de la leche. En conjunto, la información disponible para guanacos de Patagonia austral y nororiental sobre los valores $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de diferentes clases de edad sugiere que el factor ontogénico no incidiría en la variabilidad isotópica de la especie. Es necesario resaltar que el patrón registrado hasta el momento debe ser robustecido estadísticamente, incrementando la muestra analizada de Cinco Chañares e incorporando al estudio muestras de otros ambientes.

Al agrupar los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ de guanaco en lapsos cronológicos se observa que el rango de valores es un poco más amplio en las muestras arqueológicas en comparación con las muestras de la población moderna: Holoceno medio = 2,9‰; Holoceno tardío inicial = 3,6‰; **Holoceno tardío final = 4,5‰; Holoceno tardío final sin casos atípicos = 2,5‰; población moderna = 0,8‰.** La muestra moderna se encuentra restringida temporal y espacialmente (Figura 1), por lo que conocemos con precisión que estos individuos accedieron principalmente a plantas C_3 ; mientras que las muestras arqueofaunísticas tienen una mayor distribución cronológica y espacial (Figura 1), lo que podría explicar que posean un mayor rango de valores.

No obstante, también se ha señalado la situación inversa en otros estudios de herbívoros silvestres (e.g., Scheifler *et al.* 2020), es decir, que las muestras actuales registren mayor rango de valores que las muestras arqueológicas, por lo que la explicación de los patrones isotópicos debe ser explorada en cada caso en particular.

La dispersión hacia valores más altos de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ en el Holoceno medio y Holoceno tardío inicial, y valores más bajos de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ del Holoceno tardío final y de la población moderna (Figuras 4 y 5) sugiere que la relevancia de las fuentes de forraje C_3 y C_4 en la dieta de este ungulado fue diferente a lo largo del tiempo y/o del espacio. Las pruebas estadísticas indican que las principales diferencias se encuentran al comparar los valores $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ de las muestras de la población moderna y del Holoceno tardío final contra los valores $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ de la muestra del Holoceno tardío inicial. Esto señala que la variable cronológica es relevante en la explicación de la evolución de la dieta de esta especie de ungulado en el Monte de Patagonia nororiental. Las variaciones cronológicas de los valores $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ de guanaco identificadas en este trabajo son similares a las reconocidas previamente en la cuenca inferior del río Colorado (Flensburg *et al.*, 2020). Sin embargo, estos autores sostienen que el patrón general de los valores $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ establece que los guanacos mantuvieron la misma dieta C_3 a lo largo del tiempo y que, por lo tanto, no habrían ocurrido cambios temporales en la disponibilidad de fuentes de forraje en el área de estudio. A la luz de los valores obtenidos para las muestras modernas de guanaco de Cinco Chañares y del conocimiento de que acceden principalmente a plantas C_3 , no debería descartarse la variación temporal y/o espacial de la disponibilidad de plantas con distintas vías fotosintéticas en Patagonia nororiental. De este modo se sostiene que las diferencias entre los valores $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ de guanaco del Holoceno medio y Holoceno tardío inicial, por un lado, y del Holoceno tardío final y de la población moderna de Cinco Chañares, por el otro, probablemente se deberían a cambios en la abundancia de plantas C_3 y C_4 . Las poblaciones de guanaco de los lapsos más tempranos habrían accedido a una mayor oferta de fuentes de forraje C_4 , mientras que los guanacos del Holoceno tardío final habitaron ambientes en los que la disponibilidad de pasturas se redujo a especies C_3 .

Los análisis de secuencias polínicas fósiles de lagunas salinas del noreste de Patagonia registran

un decrecimiento en la proporción de las plantas halófilas y un aumento de las gramíneas desde el Holoceno medio (5200 años cal. AP) al Holoceno tardío (3500 a 2500 años cal. AP), lo que sugiere una evolución de condiciones áridas a semiáridas durante este lapso (Schäbitz, 1994). Tendencias palinológicas similares fueron registradas en testigos de lagunas de los pastizales pampeanos y Patagonia nororiental (Tonello y Prieto, 2010). Sin embargo, este último estudio identifica variaciones dentro del Holoceno tardío, con comunidades no análogas entre 2500 y 2000 años cal. AP dominadas por *Typha*, proporciones elevadas de gramíneas y compuestas entre 2000 y 500 años cal. AP y un incremento notable de Chenopodiaceae hacia los 500 años cal. AP. Estos datos coincidentemente muestran un descenso de las precipitaciones, tanto para los pastizales pampeanos como para el noreste de Patagonia hacia la última parte del Holoceno tardío (Tonello y Prieto, 2010). Esta información paleoambiental es relevante al conocer que, en la actualidad, la distribución de pastos C_4 (e.g., *Aristida mendocina*, *Setaria leucopila*, *Sporobolus cryctandrus*, entre otras) en el Monte de Patagonia nororiental depende de variables climáticas como precipitaciones anuales mayores a 250 mm (León *et al.*, 1998). Para el caso de la población moderna, se ha señalado que en Patagonia nororiental, el desarrollo histórico de la producción ovina y ganadera produjo el desplazamiento del guanaco a sectores marginales del espacio con escasa disponibilidad de pasturas (Baldi *et al.*, 1997), como sería el caso de Cinco Chañares. Asimismo, la degradación del ambiente por el sobrepastoreo en estos ambientes marginales produjo el remplazo progresivo de especies herbáceas por leñosas (Gainza, 2003).

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de guanaco de Cinco Chañares y el único valor de este isótopo del Holoceno tardío final son típicos de herbívoros que habitan ambientes continentales templados y semiáridos (Gröcke *et al.*, 1997; Schwarcz *et al.*, 1999). En contraste, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras del Holoceno medio y Holoceno tardío inicial son mucho más altos. La mayoría de estas muestras proceden del curso inferior del río Colorado. Este sector se caracteriza por ser un ambiente fluvial deltaico salobre-dulceacuícola que ha evolucionado gradualmente de un canal fluvial-estuarino con influencia mareal, desde ca. 7300 años ^{14}C AP, hacia un canal fluvial similar al río actual a los ca. 2200 años ^{14}C AP (Fayo *et al.*, 2020). Se destaca la presencia de especies de diatomeas marino-costeras

en un perfil ubicado a 22 km de la costa actual, lo que indica que durante la transgresión marina del Holoceno medio la planicie deltaica del río Colorado se habría desarrollado hacia el interior (Fayo *et al.*, 2020). En ambientes costeros de Patagonia austral se han registrado en muestras arqueofaunísticas de guanaco valores más altos de $\delta^{15}\text{N}$ en relación con otras procedentes de sitios del interior, lo que sería causado por la influencia del espray marino sobre las cadenas tróficas terrestres (Zilio *et al.*, 2018). Recientemente, se ha obtenido un amplio rango de valores enriquecidos de $\delta^{15}\text{N}$ (9,4‰ a 13,3‰) en muestras actuales de venado de las pampas procedentes de la bahía Samborombón –localizada en la costa atlántica de la región pampeana–, que se relacionarían con el consumo de un gran abanico de plantas C_3 y C_4 adaptadas a sustratos litorales altamente salinos (Scheifler *et al.*, 2020).

Los datos isotópicos medidos sobre especímenes de guanaco de la población moderna de Cinco Chañares sugieren valores bajos de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$ como expectativa para muestras procedentes de los ambientes interiores del Monte de Patagonia nororiental. Es interesante notar que las tres muestras de guanaco procedentes de la cuenca media del río Colorado presentan valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$ muy diferentes entre sí; dos de ellas con valores isotópicos típicos de ambientes continentales templados y una con valores altos de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$, que podría considerarse inusual para estos sectores geográficos (ver Material suplementario 1). Barberena y colaboradores (2018) sostienen que el amplio rango de valores registrados se debería a la disponibilidad de fuentes de forraje C_3 y C_4 en este sector del interior de Patagonia nororiental y su incorporación a la dieta de los guanacos locales. Sin embargo, una alternativa que podría considerarse es que el hueso con valores isotópicos inusuales sea de un guanaco no local, obtenido en el delta del río Colorado. Las investigaciones arqueológicas han demostrado que los ríos del norte de Patagonia han sido una destacada vía de movilidad y comunicación para los cazadores-recolectores de la región (Prates *et al.*, 2019), por lo que no sería improbable el viaje de productos animales (e.g., cueros, charqui) que acarrearán huesos y su posterior depositación en diferentes sectores. Se destaca que la muestra con valores isotópicos atípicos procede de un hueso –cuneiforme– de la parte distal de las patas (M. Berón, comunicación personal 2021), las cuales, según información etnográfica, se encuentran entre

las unidades anatómicas que podían quedar adheridas durante la elaboración de cueros con pelo de guanaco (Aguerre, 2000, pp. 112-113). Los resultados presentados en este trabajo del análisis de isótopos estables de huesos de guanaco moderno ilustran su utilidad como punto de partida de la evaluación de los valores arqueofaunísticos y la posibilidad de ofrecer hipótesis alternativas a los patrones registrados.

CONCLUSIONES

El estudio isotópico novedoso de una población moderna de guanaco del Monte de Patagonia nororiental presentado en este trabajo sugiere que la variabilidad de los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de esta especie no se encuentra condicionada por la edad de los individuos, lo que robustece estudios previos (Tessone *et al.*, 2014). De esta manera, es posible vincular la variabilidad isotópica registrada en los huesos de guanaco con el hábitat. La integración de los valores isotópicos de la población de guanaco moderna de Cinco Chañares con muestras arqueofaunísticas holocénicas de sectores cercanos evidencia una variabilidad regional y temporal significativa. Esto confirma la gran plasticidad del nicho alimenticio del guanaco y ofrece nueva evidencia para desarrollar e implementar programas de restauración de la especie en hábitats donde actualmente se encuentra ausente. Con respecto a las investigaciones arqueológicas, la información analizada establece que las modelaciones de las cadenas tróficas de las microrregiones de estudio de Patagonia nororiental deberían realizarse con valores obtenidos de muestras óseas de recursos locales y que se encuentren en los mismos lapsos cronológicos.

Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por FACSU-UNICEN (Subsidios a proyectos en áreas de menor desarrollo relativo. Resolución de Consejo Académico Nro. 080 18. Programa de Apoyo al Fortalecimiento de la Ciencia y la Técnica. Resolución de Consejo Académico Nro. 133/18). Las sugerencias realizadas por María A. Gutiérrez contribuyeron a mejorar el manuscrito. Los evaluadores de este trabajo hicieron observaciones que lo enriquecieron sustancialmente.

REFERENCIAS CITADAS

- Aguerre, A. M. (2000). *Las vidas de Pati en la toldería tehuelche del río Pinturas y el después*. Editorial de la Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires.
- Baldi, R. C., Campagna, C. y Saba, S. (1997). Abundancia y distribución del guanaco (*Lama guanicoe*) en el NE de Chubut, Patagonia Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 4, 5-15.
- Barberena, R., Zangrando, A. F. J., Gil, A. F., Martínez, G. A., Politis, G. G., Borrero, L. A. y Neme, G. A. (2009). Guanaco (*Lama guanicoe*) Isotopic Ecology in Southern South America: Spatial and Temporal Tendencies, and Archaeological Implications. *Journal of Archaeological Science*, 36(12), 2666-2675. 10.1016/j.jas.2009.08.003
- Barberena, R., Méndez, C., Mena, F., y Reyes, O. (2011). Endangered species, archaeology, and stable isotopes: huemul (*Hippocamelus bisulcus*) isotopic ecology in central-western Patagonia (South America). *Journal of Archaeological Science*, 38, 2313-2323.
- Barberena, R., Berón, M. y Luna, L. (2018a). Isótopos estables en el Sitio Chenque I: paleodieta y procedencia geográfica. En M. Berón (Ed.), *El sitio Chenque. Un cementerio prehispánico en la Pampa Occidental. Estilo de vida e interacciones culturales de cazadores-recolectores del Cono Sur Americano* (pp. 367-395). Sociedad Argentina de Antropología.
- Barberena, R., Tessone, A., Quiroga, M. N., Gordón, F., Llano, C., Gasco, A., Paiva, J. y Ugan, A. (2018b). Guanacos y ecología isotópica en el norte del Neuquén: El registro de Cueva Huenul 1. *Revista del Museo de Antropología*, 11(1), 7-14.
- Cabrera, A. L. (1976). Regiones fitogeográficas argentinas. En M. Dimitri (Ed.), *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*, t. 2, fasc. 1 (pp. 1-85). Acme.
- Cerling, T. E., Harris, J. M. y Leakey, M. G. (1999). Browsing and Grazing in Elephants: The Isotope Record of Modern and Fossil Proboscideans. *Oecologia*, 120, 364-374. 10.1007/s004420050869
- Cormie, A. y Schwarcz, H. (1996). Effects of Climate on Deer Bone $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$: Lack of Precipitation Effects on $\delta^{15}\text{N}$ for Animals Consuming Low Amounts of C_4 Plants. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 60, 4161-4166. 10.1016/S0016-7037(96)00251-7
- De Niro, M. J. (1985). Postmortem Preservation and Alteration of in Vivo Bone Collagen Isotope Ratios in Relation to Palaeodietary Reconstruction. *Nature*, 317, 806-809. 10.1038/317806a0
- Favier Dubois, C. M., Borella, F. y Tykot, R. (2009). Explorando tendencias en el uso humano del espacio y los recursos en el litoral rionegrino (Argentina) durante el Holoceno medio y tardío. En M. Salemme, F. Santiago, M. Álvarez, E. Piana, M. Vázquez y E. Mansur (Eds.), *Arqueología de la Patagonia: Una mirada desde el último conífin* (pp. 985-998). Utopías.
- Fayo, R., Espinosa, M. A. e Isla, F. I. (2020). Diatomeas holocenas del Delta del Río Colorado, Argentina. Una aproximación paleoambiental a partir del estudio de "fragilarioides pequeñas". *Revista Brasileira de Paleontologia*, 23(3), 209-221. 10.4072/rbp.2020.3.05
- Flensburg, G., Martínez, G. y Tessone, A. (2020). Paleodieta en grupos cazadores-recolectores de la transición pampeano-patagónica oriental (Argentina) durante los últimos 6.000 años. *Latin American Antiquity*, 31(1), 1-19.
- Franklin, W. L. (1982). Biology, ecology, and relationship to man of the South American camelids. En M. Mares y H. Genoways (Eds.), *Mammalian Biology in South America* (pp. 457-489). Laboratory of Ecology, Special Publication 7. The University of Pittsburg.
- Gainza, M. A. (2003). Efectos ecológicos del pastoreo en el Bajo del Gualicho (área sur): evaluación preliminar e implicancias para la conservación y manejo del ecosistema. En R. F. Masera y J. C. Guarido (Eds.), *Bajo del Gualicho: una planicie patagónica bajo el nivel del mar. Realidad y leyenda* (pp. 351-367). Secretaría de Estado de Acción Social de Río Negro.
- Gannes, L. Z., O'Brien, D. M. y Del Rico, C. M. (1997). Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology*, 78, 11.271-11.276.
- Garay, G., Franklin, W., Sarno, R. y Johnson, W. (1995). Development of juvenile guanaco social behavior: first study on wild population from the Chilean Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural*, 68, 429-439.
- Gil, A. F., Ugan, A., Otaola, C., Neme, G., Giardina, M. y Menéndez, L. (2016). Variation in camelid $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in relation to geography and climate: Holocene patterns and archaeological implications in central western Argentina. *Journal of Archaeological Science*, 66, 7-20. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2015.12.002>
- González, B. A., Palma, R. E., Zapata, B. y Marín, J. C. (2006). Taxonomic and biogeographic status of guanaco *Lama guanicoe* (Artiodactyla, Camelidae). *Mammal Review*, 36, 157-178.

- Grant, J. (2017). Of Hunting and Herding: Isotopic evidence in wild and domesticated camelids from the Southern Argentine Puna (2120-420 years BP). *Journal of Archaeological Science: Reports*, 11, 29-37.
- Gröcke, D. R., Bocherens, H. y Mariotti, A. (1997). Annual Rainfall and Nitrogen-Isotope Correlation in Macropod Collagen: Application as a Palaeoprecipitation Indicator. *Earth and Planetary Science Letters*, 153(3-4), 279-285. 10.1016/S0012-821X(97)00189-1
- Hofman-Kamińska, E., Bocherens, H., Borowik, T., Drucker, D. H. y Kowalczyk, R. (2018). Stable Isotope Signatures of Large Herbivore Foraging Habitats Across Europe. *PLoS ONE*, 13(1), e0190723. 10.1371/journal.pone.0190723
- Kaufmann, C. A. (2009). *Estructura de edad y sexo en guanaco*. Sociedad Argentina de Antropología.
- Kochi, S., Tessone, A., Zangrando, A. F. J., Ugan, A., Alunni, D., Salemme, M., Santiago, F. C. y Vázquez, M. (2020). $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ variation on guanacos in Tierra del Fuego: references for terrestrial foodwebs in a high-latitude island. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 12, 52. <https://doi.org/10.1007/s12520-020-01011-7>
- León, R. J. C., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J. M. y Soriano, A. (1998). Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral*, 8, 123-141.
- Lizuin, A. (1983). *Descripción geológica de la Hoja 38-j, Salinas del Gualichu*. Servicio Geológico Nacional.
- Long, E. S., Sweitzer, R. A., Diefenbach, D. R. y Ben-David, M. (2005). Controlling for Anthropogenically Induced Atmospheric Variation in Stable Carbon Isotope Studies. *Oecologia*, 146, 148-156. 10.1007/s00442-005-0181-6
- Longin, R. (1971). New Method of Collagen Extraction for Radiocarbon Dating. *Nature*, 230, 241-242. 10.1038/230241a0
- Loponte, D. y Corriale, M. J. (2019). Patterns of Resource Use and Isotopic Niche Overlap among Guanaco (*Lama guanicoe*), Pampas Deer (*Ozotoceros bezoarticus*) and Marsh Deer (*Blastocercus dichotomus*) in the Pampas. Ecological, Paleoenvironmental and Archaeological Implications. *Environmental Archaeology*. 10.1080/14614103.2019.1585646
- Martínez, G. (Ed.) (2017). Discusión. En *Arqueología de cazadores-recolectores del curso inferior del Río Colorado (provincia de Buenos Aires, Argentina): Aportes al conocimiento de las ocupaciones humanas pampeano-patagónicas* (pp. 255-297). INCUAPA-CONICET y UNICEN.
- Martínez, G., Zangrando, A. F. J. y Prates, L. (2009). Isotopic Ecology and Human Paleodiets in the Lower Basin of the Colorado River, Buenos Aires Province, Argentina. *International Journal of Osteoarchaeology*, 19, 281-296. 10.1002/oa.1057
- Morello, J., Matteucci, S., Rodríguez, A. y Silva, M. (2012). *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos*. Orientación Gráfica Editora.
- Nelson, D. E., Angerbjörn, A., Lidén, K. y Turk, K. L. (1998). Stable isotopes and the metabolism of the European cave bear. *Oecologia*, 116, 177-181.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H. M., Aragón, R., Campanello, P. I., Prado, D., Oesterheld, M. y León, R. J. C. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, 28, 40-63.
- Prates, L. (2008). *Los indígenas del río Negro: un enfoque arqueológico*. Sociedad Argentina de Antropología.
- Prates, L., Martínez, G. y Belardi, J. B. (2019). Los ríos en la arqueología de Norpatagonia (Argentina). *Revista del Museo de La Plata*, 4(2), 633-656.
- Raedeke, K. (1979). *Population dynamics and socioecology of the guanaco (Lama guanicoe) of Magallanes, Chile* [tesis doctoral inédita. University of Washington].
- Roig, F. A., Roig-Juñent, S. y Corbalán, V. (2009). Biogeography of the Monte Desert. *Journal of Arid Environments*, 73, 164-172.
- Samec, C. T., Pirola, M., Yacobaccio, H. D. y H. O. Panarello (2020). Assessing Prehispanic Herding Strategies through Stable Isotope Analysis: A Case Study from the Dry Puna of Argentina. *Environmental Archaeology*, 25(3), 353-364.
- Sukumar, R y Ramesh, R. (1992). Stable carbon isotope ratios in Asian elephant collagen: implications for dietary studies. *Oecologia*, 91, 536-539.
- Schäbitz, F. (1994). Holocene climatic variations in northern Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 109, 287-294.
- Scheifler, N. A., Merino, M. L., Vitale, P., Kaufmann, C. A., Messineo, P. G., Álvarez, M. C. y Bocherens, H. (2020). Isotopic ecology in modern and Holocene populations of Pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) from central-eastern Argentina. Implications for conservation biology and ecological models of hunter-gatherer subsistence. *Environmental Archaeology*. <https://doi.org/10.1080/14614103.2020.1846451>
- Schwarcz, H. P., Dupras, T. L. y Fairgrieve, S. I. (1999). ^{15}N Enrichment in the Sahara: In Search of a Global Relationship. *Journal of Archaeological Science*, 26(6), 629-636. 10.1006/jasc.1998.0380

- Stevens, R., Lister, A. M. y Hedges, R. (2006). Predicting Diet, Trophic Level and Palaeoecology from Bone Stable Isotope Analysis: A Comparative Study of Five red Deer Populations. *Oecologia*, 149, 12-21. 10.1007/s00442-006-0416-1
- Tessone, A., Rindel, D., Belardi, J. B., Panarello, H. O. y Goñi, R. A. (2014). $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ Variability in Modern Guanaco (*Lama guanicoe*) Assemblages in Southern Patagonia: Implications for Zooarchaeological Studies. *International Journal of Osteoarchaeology*, 24, 202-218.
- Tonello, M. S. y Prieto, A. R. (2010). Tendencias climáticas para los pastizales pampeanos durante el Pleistoceno tardío-Holoceno: estimaciones cuantitativas basadas en secuencias polínicas fósiles. *Ameghiniana*, 47(4), 501-514. 10.5710/AMGH.v47i4.7
- Vilá, B. (2012). *Camélidos sudamericanos*. Eudeba.
- Witt, G. B. y Ayliffe, L. K. (2001). Carbon Isotope Variability in the Bone Collagen of Red Kangaroos (*Macropus rufus*) is Age Dependent: Implications for Palaeodietary Studies. *Journal of Archaeological Science*, 28, 247-252. 10.1006/jasc.1999.0539
- Zilio, L., Tessone, A. y Hammond, H. (2018). Stable Isotope Ecology and Human Palaeodiet in the Northern Coast of Santa Cruz (Argentine Patagonia). *International Journal of Osteoarchaeology*, 28, 1-13. 10.1002/oa.2655

Material suplementario

- Material suplementario 1. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de colágeno de *Lama guanicoe* disponibles para el Monte de Patagonia nororiental.
- Material suplementario 2. Valores de isotopos estables de *Lama guanicoe* en relación a cuatro cohortes: Feto/ Neonato, Cría, Juvenil y Adulto.
- Material suplementario 3. Media de los valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de *Lama guanicoe* en relación a cuatro cohortes: Feto/ Neonato, Cría, Juvenil y Adulto.
- Material suplementario 4. Estadística descriptiva de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de colágeno de *Lama guanicoe* disponibles para el Monte de Patagonia nororiental.

