
ECOLOGÍA ISOTÓPICA EN LA PUNA SECA ARGENTINA: UN MARCO DE REFERENCIA PARA EL ESTUDIO DE LAS ESTRATEGIAS DE PASTOREO EN EL PASADO

Celeste T. Samec¹

RESUMEN

El objetivo de este trabajo consiste en comprender las causas de variación en las composiciones isotópicas de pasturas y camélidos domesticados de la Puna Seca Argentina, a fin de construir un marco de referencia para la interpretación de las composiciones isotópicas de materiales provenientes de contextos arqueológicos del área.

Se presentan 26 pares de valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre dos rebaños de llamas manejados por pastores contemporáneos que emplean técnicas tradicionales de pastoreo. Al mismo tiempo, y para otorgar sentido a los datos medidos sobre dichos rebaños, se midieron 93 pares de valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ sobre las pasturas consumidas por estas llamas en tres unidades vegetales diferentes situadas en distintas cotas altitudinales dentro del área de estudio.

Los resultados presentados aquí demuestran la existencia de diferencias en las composiciones isotópicas de las distintas comunidades vegetales, determinadas por la altitud y la humedad disponible en el ambiente. Por un lado, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ medidos sobre la vegetación confirman la presencia de plantas C_4 por debajo de la cota altitudinal de 3900 msnm, en oposición a la ausencia de este tipo de plantas por encima de dicha cota. Por otro lado, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre la vegetación también se estructuran en función de la altitud, dado que los más elevados se encuentran por debajo de los 3900 msnm mientras que los más bajos se encuentran por encima de dicha cota. Este contraste en los valores isotópicos de la vegetación entre ambas cotas altitudinales determina la existencia de diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los dos rebaños de llamas muestreados.

Entonces, en este trabajo se discuten las dimensiones de variabilidad isotópica de la actividad pastoril contemporánea en la Puna Seca Argentina a partir de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre pasturas y llamas. Los resultados presentados aquí pueden plantearse como un marco de referencia para la discusión de las estrategias de pastoreo empleadas por las poblaciones humanas que ocuparon el área desde hace 3500 años.

PALABRAS CLAVE: pasturas, rebaños de llamas, composición isotópica del carbono y el nitrógeno, altitud.

INTRODUCCION

Una de las características principales de las economías pastoriles de áreas de altura es que hacen uso de recursos que son heterogéneos en tiempo y espacio (Genin 1995). En el área andina, los grupos pastoriles contemporáneos emplean

estrategias de pastoreo tradicionales que involucran el uso de distintos tipos de pasturas durante el ciclo anual (Bonte 1981). En la actualidad, estos grupos mantienen distintos rebaños, combinando la explotación de distintas especies de animales domésticos tales como llamas, cabras y ovejas. En el pasado, los grupos pastoriles que ocupaban

¹INGEIS (Instituto de Geocronología y Geología Isotópica) – CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas) celestesamec@gmail.com

las tierras altas del área andina también mantenían rebaños de llamas, pero combinaban el pastoreo de estos camélidos domésticos con la caza de camélidos silvestres, es decir vicuñas y guanacos, desde los ca. 3500 años AP según demuestra la evidencia zooarqueológica.

Sin embargo, a pesar de conocer los medios y estrategias de subsistencia de las sociedades pastoriles prehistóricas en el área de los Andes Centro Sur, aún desconocemos cómo se estructuraba el uso de los recursos en el tiempo y el espacio en el pasado. ¿Los grupos pastoriles prehistóricos empleaban un uso complementario de las pasturas tal como sucede en el presente? ¿Cómo se estructuraba la movilidad de los pastores y sus rebaños en el tiempo y el espacio? El objetivo general de este trabajo consiste en proponer una herramienta destinada a responder estas preguntas. Entonces, se busca elaborar un marco de referencia integrando los valores de isótopos estables de rebaños y pasturas, a fin de comparar este corpus de información con los datos isotópicos generados sobre restos óseos recuperados en contextos pastoriles prehistóricos.

Recientemente algunos investigadores han explorado el potencial de los análisis de isótopos estables aplicado al estudio de las estrategias de manejo de animales en el pasado en diversas partes del globo (Balasse *et al.* 2002; Britton *et al.* 2008; Finucane *et al.* 2006; Towers *et al.* 2011, entre muchos otros). Estas investigaciones han mostrado que el análisis de isótopos estables realizado sobre distintos tipos de tejidos de origen animal permite una nueva aproximación a la investigación de cuestiones tales como la movilidad pastoril o el uso de forraje suplementario, aspectos que a menudo escapan a las incumbencias del análisis zooarqueológico tradicional (Makarewicz y Tuross 2012; Stevens *et al.* 2013). Muchos de estos estudios emplean datos isotópicos actuales como material comparativo a fin de evaluar la variación en los datos isotópicos provenientes de contextos arqueológicos (Makarewicz y Tuross 2006; Thornton *et al.* 2011). Sin embargo, para que estas aproximaciones prosperen se deben conocer las dimensiones de variabilidad de las distintas señales isotópicas que integran el modelo

actual. Es por ello que el desarrollo de estudios que contemplen la variación en las composiciones isotópicas de plantas y tejidos animales es una de las preocupaciones principales entre los usuarios de los análisis de isótopos estables en disciplinas tales como la paleoecología y la arqueología (Stevens *et al.* 2006; Szpak *et al.* 2013; Tieszen 1991, entre otros). Este aspecto subraya la necesidad de construir una ecología isotópica para cada área de estudio antes de llevar a cabo reconstrucciones tróficas o evaluar estrategias de uso de recursos en el pasado (Cadwallader *et al.* 2012; Tieszen y Chapman 1992, entre otros).

Entonces, el objetivo de este trabajo consiste en comprender las causas de variación en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de pasturas y camélidos domesticados de la Puna Seca Argentina. Con este objetivo en mente, se midieron las composiciones isotópicas del carbono y el nitrógeno de colágeno óseo de llamas manejadas por pastores que emplean técnicas tradicionales de pastoreo en la actualidad. Se eligió el colágeno óseo con la perspectiva de emplear estos datos como referencia en la interpretación de datos isotópicos generados a partir del análisis de restos óseos recuperados en contextos arqueológicos del área. Al mismo tiempo, y para otorgar sentido a los datos medidos sobre tejido animal, se midieron las pasturas ingeridas por estas llamas en diversas localidades del área de estudio. Entonces, a partir de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre pasturas y colágeno óseo de llamas, en este trabajo se discuten las dimensiones de variabilidad isotópica de la actividad pastoril actual en la Puna Seca Argentina. Estos resultados pueden plantearse como un marco de referencia para la discusión de las estrategias de pastoreo empleadas por las poblaciones humanas que ocuparon esta misma área desde hace 3500 años AP.

EL DATO ISOTÓPICO Y SUS DIMENSIONES DE VARIABILIDAD

Variabilidad en la Composición Isotópica de las Plantas Terrestres

El carbono ingresa a las redes tróficas a partir de

la fijación del CO_2 atmosférico llevada a cabo por las plantas durante la fotosíntesis (O'Leary 1988). Existen tres modos diferentes por los cuales una planta puede incorporar a sus tejidos el carbono respirado, por lo que se habla de la existencia de tres vías fotosintéticas: C_3 , C_4 y CAM (Ehleringer y Cerling 2002; O'Leary 1981, 1988). Estas diferentes vías fotosintéticas se caracterizan por presentar una discriminación diferencial hacia el ^{13}C durante los procesos de fijación y fotorespiración, lo cual resulta en la existencia de diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las plantas C_3 y C_4 (O'Leary 1981; Smith y Epstein 1971). Las plantas de tipo C_3 , las cuales siguen la vía fotosintética de Calvin-Benson, exhiben valores de $\delta^{13}\text{C}$ que varían entre -20 ‰ y -35 ‰ con una media que oscila entre -26 ‰ y -28 ‰ (Dawson *et al.* 2002; Tieszen 1991). Dentro de este tipo de plantas encontramos árboles, arbustos, gramíneas de áreas templadas y legumbres (Cerling 1992). Esta vía fotosintética es dominante en zonas templadas de gran altitud, como aquellas que se encuentran en la porción sur de los Andes (Panarello y Fernández 2002). Por el contrario, las plantas de tipo C_4 siguen la vía fotosintética de Hatch-Slack y presentan valores de $\delta^{13}\text{C}$ más elevados, cuyo rango se encuentra entre los -6 ‰ y los -19 ‰, con una media que oscila entre los -12 ‰ y los -14 ‰ (Smith y Epstein 1971; Tieszen 1991). Las plantas C_4 incluyen mayormente gramíneas adaptadas a ambientes áridos, tropicales y/o salinos (Smith y Epstein 1971), y algunos cultivos como el maíz, de gran importancia en el área andina (Cadwallader *et al.* 2012). La tercera vía fotosintética es la de las plantas CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas), las cuales pueden fijar los átomos de carbono como lo hacen las plantas C_4 durante la noche y como lo hacen las plantas C_3 durante el día, por lo que pueden exhibir valores intermedios entre estos dos tipos de vías fotosintéticas (O'Leary 1981). Este tipo de plantas se halla representado por cactáceas, bromeliáceas y otras suculentas, las cuales suelen crecer en ambientes áridos o semiáridos (O'Leary 1981; Tieszen 1994). Es importante considerar que las condiciones ambientales, tales como la altitud, la temperatura, la irradiación solar, la disponibilidad de humedad

y la presión parcial de CO_2 , pueden influir la distribución de las plantas C_3 y C_4 y también provocar variación en sus respectivos valores de $\delta^{13}\text{C}$. Entonces, plantas que exhiben la misma vía fotosintética y pertenecen al mismo grupo funcional pueden presentar valores de $\delta^{13}\text{C}$ diferentes debido a las condiciones imperantes en el medio en el que se han desarrollado (Codron *et al.* 2005; Ehleringer *et al.* 1997; Heaton 1999; Tieszen 1991, entre otros).

Algunos investigadores han demostrado que la distribución de las plantas C_3 y C_4 se encuentra influenciada por la altitud y sus efectos sobre la temperatura, la precipitación y la irradiación solar (Cavagnaro 1988; Llano 2009; Panarello y Fernández 2002; Szpak *et al.* 2013; Tieszen *et al.* 1979; Tieszen y Chapman 1992). Los resultados de estos estudios han permitido establecer que las plantas C_4 se encuentran presentes únicamente en las áreas de menor altitud debido a la mayor temperatura y la menor humedad que caracterizan a estos ambientes, y que prácticamente desaparecen por encima de cierta cota altitudinal (entre los 3000 y los 4000 msnm dependiendo del área) donde estas condiciones ya no se encuentran (Tieszen *et al.* 1979).

En relación al ciclo del nitrógeno en los ambientes terrestres, este elemento ingresa a las redes tróficas a partir de la absorción de componentes que se encuentran en el suelo tales como NH_4^+ y NO_3^- , o a través de la absorción de N_2 atmosférico gracias a la simbiosis con bacterias fijadoras, por parte de las plantas (Ambrose 1991; Virginia y Delwiche 1982). Las plantas que absorben nitrógeno del suelo presentan un amplio rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$, dependiendo de la composición isotópica del sustrato y la forma de crecimiento. En general los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de dichas plantas suelen ser más altos que los de aquellas que sí fijan N_2 atmosférico, las cuales exhiben valores entre -2 ‰ y 2 ‰ y pertenecen mayormente al grupo de las legumbres (Peterson y Fry 1987; Virginia y Delwiche 1982). En líneas generales, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las plantas terrestres oscilan entre -5 ‰ y 20 ‰, encontrándose los valores más altos en ambientes áridos y salinos y los más bajos en ambientes húmedos con mayor precipitación y

elevación (Ambrose 1991; Heaton 1987; Virginia y Delwiche 1982). En este sentido, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las plantas pueden verse influidos por factores ambientales y fisiológicos, incluyendo el clima, el tipo de suelo, la disponibilidad de nitrógeno y agua, la salinidad, la profundidad de las raíces y la edad, entre muchos otros (Amundson *et al.* 2003; Austin y Vitousek 1998; Heaton 1987; Virginia y Delwiche 1982, entre otros). Estos factores pueden determinar variaciones en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de diferentes especímenes de la misma planta encontrados en diferentes micro hábitats dentro de una misma comunidad vegetal (Hobbie *et al.* 2000). En este sentido, algunos estudios han encontrado una correlación negativa entre la precipitación y los valores $\delta^{15}\text{N}$ medidos en suelos (Amundson *et al.* 2003; Austin y Vitousek 1998) y plantas (Hartman y Danin 2010; Heaton 1987; Szpak *et al.* 2013).

Variabilidad en la Composición Isotópica de los Herbívoros Terrestres

Todos los aspectos enumerados anteriormente influyen de manera indirecta sobre la composición isotópica de los tejidos de origen animal y por ende deben ser tenidos en cuenta al interpretar los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre los mismos (Cormie y Schwarcz 1996; Hartman 2011; Pate y Anson 2008; Stevens *et al.* 2006, entre muchos otros).

En el caso de la composición isotópica del carbono, los tipos de plantas consumidas por cualquier herbívoro se verán reflejados en el valor de $\delta^{13}\text{C}$ del colágeno óseo con un enriquecimiento. El factor de discriminación entre la dieta y el consumidor puede variar entre 1 ‰ y 5 ‰ aunque aquellos investigadores que trabajan en estudios de ecosistemas a menudo emplean el valor de 5 ‰ (Koch *et al.* 1994).

En relación a esto, algunos autores han establecido que la composición isotópica del carbono del colágeno óseo de ungulados herbívoros depende de: la distribución de las plantas C_3 y C_4 y sus abundancias relativas en el ambiente, y los hábitos de selección propios de cada especie particular, además de la posible intervención humana en la

dieta en el caso de los animales domesticados (Koch *et al.* 1994, Stevens *et al.* 2006). Como ya se ha discutido en el acápite anterior, la distribución de las especies C_3 y C_4 se ve determinada por variables ambientales tales como la temperatura, la precipitación y la irradiación solar, entre otros, las cuales se verán reflejadas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de herbívoros. En este sentido, algunos estudios han encontrado una correlación entre la aridez y los valores de $\delta^{13}\text{C}$ medidos sobre colágeno óseo de herbívoros, de modo que a medida que la aridez aumenta los valores se vuelven más elevados, mostrando un mayor aporte de plantas C_4 en la dieta (Cormie y Schwarcz 1994; Pate y Noble 2000).

En el caso del nitrógeno, los consumidores representan el valor de $\delta^{15}\text{N}$ de su dieta más un factor de enriquecimiento que oscila entre 3 ‰ y 5 ‰ (Bocherens y Drucker 2003; Hartman 2011). Retomando la correlación negativa que se planteó en el acápite anterior entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de plantas y la humedad, se ha encontrado una correlación negativa entre las precipitaciones y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de herbívoros medidos tanto en colágeno óseo (Murphy y Bowman, 2006; Heaton *et al.* 1986; Pate y Anson 2008; Sealy *et al.* 1987, entre otros) como también en otros tejidos (Hartman 2011). Inicialmente, algunos investigadores apelaron a mecanismos fisiológicos relacionados con el estrés hídrico para explicar los elevados valores de $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre los tejidos de animales que habitan en áreas áridas (ver Ambrose, 1991 para los detalles de los modelos propuestos por: Ambrose y DeNiro 1986; Schoeninger y DeNiro 1984; Sealy *et al.* 1987). Sin embargo, los resultados de las investigaciones experimentales y ecológicas han permitido rechazar las explicaciones fisiológicas a favor de aquellas que enfatizan el papel de la dieta como la principal causa en la variación en la composición isotópica, explicando los elevados valores de $\delta^{15}\text{N}$ medidos en tejidos animales a partir de los valores elevados medidos en plantas y suelos de áreas áridas (Ambrose 2000; Hartman 2011; Murphy y Bowman 2006). Según estas explicaciones la variación en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ dentro de una red trófica y su correlación negativa con la

disponibilidad de humedad se halla vinculada a los procesos que ocurren en el suelo, y a la presencia de ciertos componentes orgánicos o inorgánicos en él (ver Amundson *et al.* 2003; Austin y Vitousek 1998 para mayor detalle). Entonces, y de acuerdo a estos resultados, la variación en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre colágeno óseo de animales herbívoros se halla ligada a la existencia de diferencias espaciales en los ambientes locales y a la influencia de variables tales como disponibilidad de humedad y temperatura en los valores de plantas y suelos (Ambrose 1991, Towers *et al.* 2011).

EL AREA DE ESTUDIO: LA PUNA SECA ARGENTINA

La Puna Argentina comprende las tierras altas de nuestro país situadas entre los 22° y los 27° de latitud Sur, con una altitud que varía entre los 3000 y los 5000 msnm. Esta región es considerada como un desierto de altura que comprende distintas comunidades vegetales cuya distribución se ve determinada por la altitud. Esta área se caracteriza por una amplia variación térmica entre el día y la noche, alta radiación solar y baja presión atmosférica debido a la altitud. Los recursos acuíferos se distribuyen de manera irregular en el espacio, existiendo una red hidrográfica pobremente desarrollada en general, y las únicas fuentes de agua dulce son unos pocos ríos y algunos manantiales dispersos. La productividad primaria se encuentra concentrada en sectores específicos del paisaje a menudo vinculados a fuentes estables de humedad tales como cuencas primarias, quebradas altas o vegas. Las precipitaciones ocurren durante el verano y se encuentran determinadas por el sistema monsonico de América del Sur (Zhou y Lau 1998). Dicho sistema produce el 80% de las lluvias anuales, las cuales ocurren entre diciembre y febrero (Vuille y Keimig 2004). Al mismo tiempo, las precipitaciones exhiben un gradiente latitudinal, el cual delimita dos subáreas dentro de la Puna Argentina: la Puna Seca, localizada al norte de los 24° S, con una precipitación media anual de 300 mm/año, y la Puna Salada, localizada al sur de los 24° S, con una precipitación media anual que apenas alcanza los 100 mm/año (Bianchi *et*

al. 2005).

Particularmente, en la Puna Seca han sido identificadas cuatro comunidades vegetales específicas distribuidas en función de la altitud y en relación al efecto que esta tiene sobre la humedad (Braun Wilke *et al.* 1999; Cabrera 1976; Fernández y Panarello 1999–2001, Ruthsatz y Movia 1975):

- a) Estepa arbustiva (Tolar): se halla localizada entre los 3500 y los 3900 msnm. Se encuentra dominada por especies arbustivas tales como *Parastrephia lepidophylla* y *Fabiana densa*, y exhibe una baja proporción de herbáceas (5%). Incluye principalmente plantas C_3 (arbustivas y gramíneas) y C_4 (gramíneas).
- b) Estepa mixta (Ecotono): localizada entre los 3900 y los 4100 msnm. Se halla compuesta por gramíneas y arbustos, mayormente del tipo C_3 .
- c) Estepa herbácea (Pajonal): se halla localizada entre los 4100 y los 4700 msnm. Se encuentra dominada por especies como *Festuca* spp. y otras gramíneas tales como *Poa* spp. y *Stipa* spp. Incluye mayormente plantas C_3 .
- d) Humedales (Vegas): se encuentran dispersos en el paisaje entre los 3500 y los 4700 msnm. Representan pequeños parches verdes (entre 4 y 6 ha. de extensión) que cuentan con cobertura vegetal durante todo el año. Se caracterizan por el desarrollo de hierbas en cojín y gramíneas hidrófilas tales como *Deyeuxia* spp. y *Muhlenbergia* spp.

LOS PASTORES DE LLAMAS DEL ÁREA DE SUSQUES

Las diversas investigaciones etnográficas y etnoarqueológicas que se han llevado a cabo en el sector Occidental de la Puna Seca y particularmente en el Departamento de Susques (Provincia de Jujuy) han mostrado que el pastoreo constituye principalmente una actividad familiar, destinada a garantizar la subsistencia (Göbel 1994; Yacobaccio 2007; Yacobaccio y Madero 2001; Yacobaccio *et al.* 1998, entre otros). Cada familia representa una unidad doméstica autosuficiente

que posee derechos de uso exclusivo sobre áreas de pasturas y fuentes de agua (Göbel 2001). El pastoreo constituye la actividad económica principal de estas familias debido a que en esta área la agricultura es inexistente o se practica a una escala muy pequeña a causa de lo riguroso e impredecible de las condiciones climáticas (Yacobaccio 2007).

La “hacienda” se halla compuesta por llamas, ovejas y cabras, siendo estas últimas dos especies introducidas en el área a partir de la conquista española en el siglo XVI (Yacobaccio *et al.* 1998). El tamaño de los rebaños puede ser pequeño (30 cabezas) o grande (hasta 300 cabezas) incluyendo las tres especies, con una media de 75 animales. El porcentaje de llamas en estos rebaños mixtos puede alcanzar valores de hasta 45% (Yacobaccio 2007). Particularmente en el área de Susques, la explotación pastoril es de tipo mixta, orientada a la obtención de productos primarios (carne, grasa y cuero) y secundarios (fibra) (Yacobaccio *et al.* 1998). La cría de llamas se halla mayormente destinada a la producción de fibra y carne, mientras que las ovejas se destinan a la producción de lana y carne y las cabras a la producción de carne y también leche en los años más benignos (Yacobaccio 2007). Los rebaños se alimentan de pasturas naturales, y aunque eventualmente los caprinos pueden ser alimentados con forraje suplementario, las llamas no lo son debido a que los camélidos sudamericanos se hallan mejor adaptados a la escasez de las pasturas (Göbel 2001).

La heterogeneidad temporal y espacial en la disponibilidad de pasturas determina que los pastores empleen un sistema de movilidad particular en el marco del ciclo anual, efectuando la movilización de los rebaños de manera estacional (Yacobaccio 2007). Como consecuencia de esto, el patrón de asentamiento es disperso en el paisaje, y se encuentra integrado por sitios que no son empleados de manera homogénea durante el año (Yacobaccio *et al.* 1998). De esta forma, pueden ser identificados dos tipos de sitios: bases residenciales (casas) y sitios temporarios (estancias) (Yacobaccio 2007). Las bases residenciales siempre se encuentran en las cercanías de alguna

f fuente de agua, comúnmente vegas, y representan complejas estructuras con numerosas habitaciones que están ocupadas por toda la familia durante gran parte del año. Durante la estación lluviosa (noviembre a marzo) los rebaños se mantienen en las cercanías de la base residencial haciendo uso de las pasturas que crecen en las vegas y las unidades vegetales asociadas, a menudo situadas por debajo de los 3900 msnm (Yacobaccio 2007). Los sitios temporarios, por el contrario, se sitúan en tolares o pajonales de altitud variable, pudiendo encontrarse desde los 3700 msnm hasta los 4200 msnm y no necesariamente cuentan con una fuente de agua cercana, siendo ocupados por una parte de la familia y los rebaños durante unos pocos meses (1-4) durante la estación seca (abril a octubre) (Yacobaccio *et al.* 1998). Existen dos tipos de sitios temporarios: estacionales, con una ocupación que puede extenderse desde 30 hasta 90 días, y transitorios, con una ocupación que puede extenderse desde 3 hasta 15 días (Caracotche 2001). Es importante mencionar que la duración de las ocupaciones en este tipo de sitios depende de la abundancia de las pasturas en las áreas en las que se encuentran localizados (Caracotche 2001). De esta forma, a partir del movimiento transhumante de una parte de la unidad doméstica y los rebaños, el uso de los parches vegetales varía estacionalmente, permitiendo a los animales acceder a distintos tipos de pasturas (Yacobaccio *et al.* 1998).

MATERIALES Y MÉTODOS

En este trabajo se presentan valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ correspondientes a 93 plantas herbáceas, gramíneas, juncáceas, arbustivas y cactáceas correspondientes a tres unidades vegetales diferentes situadas en distintas cotas altitudinales dentro del Departamento de Susques (Provincia de Jujuy). Las unidades vegetales muestreadas representan áreas de pasturas empleadas por los grupos pastoriles contemporáneos, los cuales acarrear a sus rebaños a dichas zonas, alternándolas de manera estacional y complementaria, como ya se ha mencionado anteriormente.

Al mismo tiempo, en este trabajo se presentan

valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre colágeno óseo de 26 llamas correspondientes a dos rebaños: Lapao y Agua Chica. Algunos de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ discutidos aquí ya han sido presentados en publicaciones anteriores (Samec 2012; Samec *et al.* 2014; Yacobaccio *et al.* 2009, 2010) pero nunca antes habían sido publicados en su totalidad. La preparación de las muestras, tanto vegetales como óseas, y el posterior análisis de las composiciones isotópicas se realizaron en el Instituto de Geocronología y Geología Isotópica (INGEIS-CONICET/UBA).

Muestras de Vegetales

Al realizar el muestreo de las distintas unidades vegetales se utilizó una técnica de muestreo por puntos, destinada a recolectar las especies preferidas por las llamas, pero incluyendo también las plantas más representadas en cada sitio de muestreo. Por ejemplo, taxones tales como *Parastrephia* sp. (tola), que comúnmente no son preferidos por las llamas, fueron recolectados también, dado que se encuentran muy representados en las comunidades muestreadas y por ello pueden llegar a ser ingeridos en bajas proporciones.

Los especímenes de vegetación analizados fueron recolectados en cuatro sitios diferentes, los cuales representan tres unidades vegetales: tolar, vega y ecotono. Estos sitios fueron seleccionados en función de su cercanía a los sitios pastoriles muestreados y a partir de la información extraída de las entrevistas con los pastores.

El primero de los sitios muestreados, Quebrada Ojo de Agua (3650 msnm), se encuentra situado en el tolar y representa una quebrada en la que predominan las especies arbustivas, pero que también cuenta con algo de vegetación gramínea. Quebrada Lapao (3680 msnm) y Vega Lapao (3660 msnm) representan dos sitios de muestreo muy cercanos, la quebrada se encuentra situada en el tolar y cuenta con vegetación arbustiva y algunas gramíneas, mientras que en la vega encontramos pequeñas gramíneas y herbáceas. El último sitio de muestreo, Curque (4040 msnm), se encuentra localizado en el ecotono, donde se hallan representados arbustos y gramíneas.

Cuando fue posible, los especímenes vegetales fueron identificados a nivel especie o género en el campo. Cuando no fue posible, la identificación se efectuó en el laboratorio y los resultados fueron comparados con los herbarios del área y con la información consignada en la bibliografía para los distintos tipos de vías fotosintéticas (Cadwallader *et al.* 2012; Cavagnaro 1988; Fernández *et al.* 1991; Fernández y Panarello 1999-2001; Llano 2009; Panarello y Fernández 2002; Szpak *et al.* 2013; Tieszen y Chapman 1992). Sin embargo, es importante mencionar que no todos los especímenes analizados en este estudio pudieron ser identificados a nivel especie o género.

Muestras Óseas

Los materiales óseos analizados en este estudio fueron recolectados en el marco de un proyecto etnoarqueológico que se lleva a cabo desde el año 1989 en el Departamento de Susques, más precisamente en las cercanías del pueblo homónimo (Yacobaccio *et al.* 1998). Los huesos analizados fueron recuperados en las áreas de descarte de dos sitios pastoriles correspondientes a dos unidades domésticas diferentes. El primero de estos sitios, Lapao, corresponde a una base residencial localizada a 3600 msnm de altura en las cercanías de una vega (más detalles en el apartado anterior). A partir de la información etnográfica sabemos que las llamas que integran este rebaño hacen uso de las pasturas que se encuentran en las cercanías del sitio, consumiendo la vegetación disponible en la vega y el tolar cercano, pero que también son llevadas a los puestos de altura situados en el tolar a 3800 msnm de altura en las cercanías del límite entre el tolar y el ecotono. El segundo de los sitios muestreados, Agua Chica, se encuentra localizado a 3940 msnm de altura y representa el puesto principal de otra unidad doméstica, que emplea como área de pastura la vegetación de tipo ecotono disponible en las cercanías de este sitio y de otro puesto a unos pocos kilómetros de distancia.

En todos los casos, al recolectar las muestras óseas se tomaron en cuenta criterios tales como la parte esquelética, la lateralidad y el estado de fusión para evitar muestrear el mismo individuo más de una vez.

La muestra se encuentra integrada principalmente por animales maduros cuya edad de muerte pudo determinarse en función de la erupción y el desgaste dentario (en el caso de las mandíbulas) y de la fusión (en el caso de los huesos largos) (Kent 1982; Wheeler 1982). Los especímenes óseos de animales inmaduros no fueron seleccionados aunque se encontraran disponibles, a fin de evitar generar valores isotópicos afectados por efecto del amamantamiento (Britton *et al.* 2008).

Preparación de las Muestras Vegetales y Óseas en el Laboratorio

En la preparación de las muestras vegetales, inicialmente se separaron aquellas partes de la planta con valor forrajero (mayormente hojas y tallos tiernos), los cuales fueron lavados en una lavadora ultrasónica sumergidos en agua deionizada durante 45 minutos y luego secados en un horno a 60° durante 24 horas. Posteriormente, las partes seleccionadas fueron molidas a mano con un mortero de ágata y homogeneizadas a fin de obtener la señal isotópica promediada de cada espécimen vegetal (Cadwallader *et al.* 2012).

Por otro lado, las muestras óseas recolectadas fueron sometidas a un proceso químico a fin de extraer el colágeno, tejido que presenta ciertas ventajas para el análisis isotópico. Por un lado, representa un promedio de la dieta proteica de un animal a lo largo de su vida, debido a que se remodela de manera lenta pero constante (Pate y Noble 2000). Por otro lado, es potencialmente resistente a los procesos diagenéticos, hecho que lo convierte en el material adecuado para generar información de referencia para comparar con materiales provenientes de contextos arqueológicos (Stevens *et al.* 2006). Todas las muestras fueron preparadas según el método de extracción especificado en Tykot (2004). Inicialmente, se seleccionó un gramo de tejido óseo compacto por muestra, preferentemente un fragmento de diáfisis de hueso largo. Esta fracción fue limpiada físicamente con un torno Dremel® y luego lavada sumergida en agua deionizada en una lavadora ultrasónica durante 45 minutos a fin de remover partículas contaminantes. Posteriormente,

se llevó a cabo la demineralización a partir del uso de ácido clorhídrico al 2% durante 72 horas. Al mismo tiempo, de manera previa y posterior a la demineralización se realizó la eliminación de ácidos húmicos con hidróxido de sodio con una dilución de 0.1 durante 24 horas cada vez.

Espectrometría de Masas

La medición de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ tanto para las muestras óseas como para las vegetales, se realizó con un analizador elemental CarloErba (CHONS) acoplado a un espectrómetro de masas de flujo continuo Finnigan MAT Delta V (CF-IRMS) a través de una interfaz Thermo ConFlo IV. Dichas mediciones se realizaron a partir del uso de materiales de referencia internos al laboratorio, calibrados según los estándares internacionales (VPDB para carbono y AIR para nitrógeno) con un error analítico de $\pm 0,2$ ‰ para los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y de $\pm 0,2$ ‰ para los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (Coplen *et al.* 1992; Craig 1957).

En el caso del colágeno la calidad de la señal isotópica de la muestra fue evaluada utilizando la relación C:N y los porcentajes de carbono y nitrógeno (%C y %N) para cada muestra (DeNiro 1985; Ambrose 1990).

RESULTADOS

Vegetación

El análisis de las composiciones isotópicas del carbono y el nitrógeno de los 93 especímenes de plantas muestreados arrojó como resultado que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ oscilan entre -30,3 ‰ y -12,2 ‰ y los de $\delta^{15}\text{N}$ entre -1,1 ‰ y 13 ‰ (ver Tabla 1 y Figura 1). De las muestras analizadas en este estudio, el 90% son plantas C_3 , el 9% son plantas C_4 y el 1% son plantas CAM. En el caso de las plantas C_3 (n = 84) los valores de $\delta^{13}\text{C}$ varían entre -30,3 ‰ y -21 ‰ con un valor medio de -25,2 ‰, mientras que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ oscilan entre -1,1 ‰ y 13 ‰, con un valor medio de 4,9 ‰, reflejando en ambos casos una distribución normal (Test de Shapiro-Wilk para los valores de $\delta^{13}\text{C}$ $W = 0,99$ $p = 0,62$ y para los valores de $\delta^{15}\text{N}$ $W =$

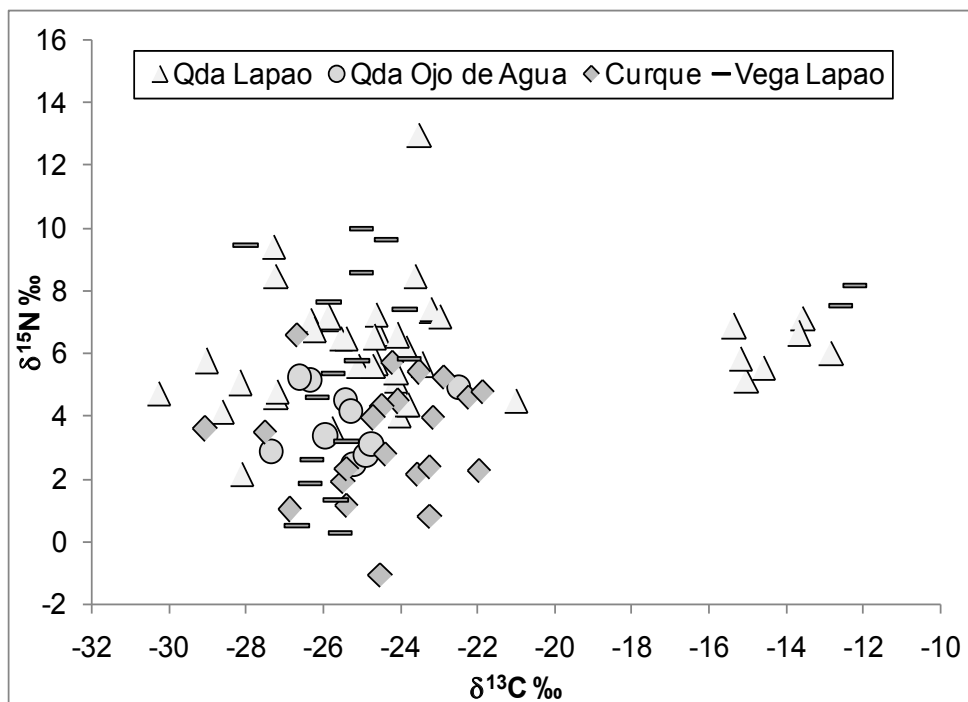


Figura 1. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ correspondientes a los 93 vegetales muestreados en las localidades de Vega Lapao, Quebrada Lapao, Quebrada Ojo de Agua y Curque.

0,99 $p = 0,74$). Para el caso de los especímenes de vegetación de tipo C_4 ($n = 8$) los valores de $\delta^{13}\text{C}$ presentan un rango entre $-15,4$ ‰ y $-12,2$ ‰, con un valor medio de -14 ‰, y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ varían entre $5,1$ ‰ y $8,2$ ‰, con un valor medio de $6,6$ ‰ reflejando en ambos casos una distribución normal (Test de Shapiro-Wilk para los valores de $\delta^{13}\text{C}$ $W = 0,91$ $p = 0,39$ y de $\delta^{15}\text{N}$ $W = 0,98$ $p = 0,96$). El único ejemplar de vía fotosintética CAM analizado en este estudio presenta un valor de $\delta^{13}\text{C}$ de $-12,8$ ‰ y un valor de $\delta^{15}\text{N}$ de $6,0$ ‰. Como puede observarse, el valor de $\delta^{13}\text{C}$ de esta cactácea cae dentro del rango de variación de la vegetación con vía fotosintética C_4 , aspecto que se explica al considerar que esta planta debió desarrollarse en un ambiente de considerable aridez (Eickmeier y Bender 1976).

Tal como puede observarse en la Tabla 1, las plantas C_4 se hallan representadas principalmente por gramíneas, mientras que las especies C_3 se hallan representadas por gramíneas y arbustos, tal como resulta esperable en una región árida como la Puna Seca. Las plantas C_3 son las más abundantes en todas las localidades muestreadas, independientemente de la altitud del sitio y

sus características florísticas, tal como puede observarse en la Tabla 1 y en la Figura 1. Las plantas C_4 se encuentran presentes solo en dos de las cuatro localidades muestreadas, Quebrada Lapao y Vega Lapao, encontrándose ambas localidades por debajo de la cota altitudinal de los 3900 msnm (Fernández y Panarello 1999-2001). El porcentaje más alto de vegetación C_4 se encuentra en el sitio Quebrada Lapao (14%) donde se recolectó un total de 6 plantas C_4 , seguido por la Vega Lapao (11%) donde se recolectó un total de 2 plantas con esta vía fotosintética. Por otro lado, las localidades Quebrada de Ojo de Agua y Curque no presentan vegetación C_4 . En la Figura 1 se observa claramente la separación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las plantas C_3 de las plantas C_4 y CAM, las cuales a su vez no exhiben grandes diferencias en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ si bien aquellos de las plantas C_4 resultan algo más elevados (Hartman y Danin 2010).

A fin de simplificar el análisis, se ha decidido agrupar a las muestras en función de las unidades vegetales a las que pertenecen, separando el tolar (sitios Quebrada Lapao y Quebrada Ojo de Agua), la vega (sitio Vega Lapao) y el ecotono (sitio Curque).

Muestra	Especie	Tipo	Familia	Parte de la planta	Valor forrajero y preferencia	Localidad	$\delta^{13}\text{C}\text{‰}$	$\delta^{15}\text{N}\text{‰}$
27687	<i>Fabiana</i> aff. <i>denudata</i>	arbusto	Solanaceae	hojas y tallos	bajo	Curque	-22,0	2,3
27688	<i>Adesmia</i> <i>horrida</i>	arbusto	Fabaceae	hojas	medio	Curque	-24,5	-1,1
27689	<i>Baccharis</i> aff. <i>boliviensis</i>	arbusto	Asteraceae	hojas, tallos y flor	medio	Curque	-24,4	2,8
27690	<i>Junellia</i> aff. <i>seriphoides</i>	arbusto	Verbenaceae	hojas y tallos	medio	Curque	-22,9	5,3
27691	<i>Baccharis</i> aff. <i>boliviensis</i>	arbusto	Asteraceae	hojas, tallos y flor	medio	Curque	-25,5	1,9
27692	<i>Fabiana</i> aff. <i>denudata</i>	arbusto	Solanaceae	hojas y tallos	bajo	Curque	-23,6	2,2
27693	<i>Parastrephia</i> aff. <i>lepidophylla</i>	arbusto	Asteraceae	hojas	bajo	Curque	-23,2	0,8
27694	Sin identificar	gramínea	Poaceae	hojas	desconocido	Curque	-26,9	1,0
27695	<i>Baccharis</i> aff. <i>boliviensis</i>	arbusto	Asteraceae	hojas	medio	Curque	-25,4	1,2
27696	Sin identificar	hierba	Desconocido	hojas	desconocido	Curque	-25,4	2,3
27697	<i>Fabiana</i> aff. <i>densa</i>	arbusto	Solanaceae	hojas	bajo	Curque	-24,1	4,5
27698	<i>Festuca</i> sp.	gramínea	Poaceae	hojas y flor	medio	Curque	-23,3	2,4
27699	<i>Baccharis</i> <i>incarum</i>	arbusto	Asteraceae	hojas y flor	medio	Curque	-22,3	4,6
27700	<i>Parastrephia</i> <i>lepidophylla</i>	arbusto	Asteraceae	hojas	bajo	Curque	-24,5	4,3
27701	<i>Fabiana</i> sp.	arbusto	Solanaceae	hojas y tallos	bajo	Curque	-24,2	5,7
27702	<i>Nassella</i> sp.	gramínea	Poaceae	hojas	alto	Curque	-21,9	4,8
27703	<i>Gnaphalium</i> sp.	hierba	Asteraceae	hojas, tallos y flor	medio	Curque	-29,1	3,6
27704	<i>Nassauvia</i> sp.	hierba	Asteraceae	hojas	bajo	Curque	-26,7	6,6
27705	<i>Stipa</i> sp.	gramínea	Poaceae	hojas	medio	Curque	-23,2	4,0
31635	<i>Gnaphalium</i> sp.	hierba	Asteraceae	hojas, tallos y flor	medio	Curque	-27,5	3,5
31636	<i>Baccharis</i> <i>incarum</i>	arbusto	Asteraceae	hojas y tallos	medio	Curque	-24,7	3,9
31637	<i>Festuca</i> sp.	gramínea	Poaceae	hojas y flor	medio	Curque	-23,5	5,4
27706	<i>Maihuenuopsis</i> sp.	cactus	Cactaceae	fruto y semillas	bajo	Quebrada Lapao	-12,8	6,0
27707	<i>Acantholippia</i> <i>salsoloides</i>	arbusto	Verbenaceae	hojas	bajo	Quebrada Lapao	-27,3	9,4
27708	<i>Parastrephia</i> sp.	arbusto	Asteraceae	hojas y tallos	bajo	Quebrada Lapao	-24,0	4,0
27709	Sin identificar	hierba	Desconocido	hojas, tallos y flor	desconocido	Quebrada Lapao	-25,8	3,6
27710	Sin identificar	hierba	Desconocido	hojas, tallos y flor	desconocido	Quebrada Lapao	-13,6	7,2
27711	<i>Senecio</i> sp.	arbusto	Asteraceae	hojas y flor	bajo	Quebrada Lapao	-28,2	5,1
27712	<i>Stipa</i> sp.	gramínea	Poaceae	hojas y flor	medio	Quebrada Lapao	-24,1	5,1

Tabla 1. Especímenes vegetales muestreados. Se consigna el número de muestra de laboratorio, la especie, el tipo de vegetal, la familia, las partes muestreadas, el valor forrajero y la preferencia, la localidad de muestreo y los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para cada espécimen.

27713	Sin identificar	hierba	Asteraceae	hojas y flor	desconocido	Quebrada Lapao	-30,3	4,8
28299	<i>Distichlis</i> aff. <i>spicata</i>	gramínea	Poaceae	hojas	alto	Quebrada Lapao	-15,4	6,9
28300	<i>Distichlis</i> aff. <i>spicata</i>	gramínea	Poaceae	hojas y tallos	alto	Quebrada Lapao	-15,0	5,1
28301	<i>Distichlis</i> aff. <i>spicata</i>	gramínea	Poaceae	hojas y tallos	alto	Quebrada Lapao	-15,2	5,9
28302	Sin identificar	gramínea	Poaceae	hojas	desconocido	Quebrada Lapao	-25,9	7,1
28303	<i>Nardophyllum</i> sp.	arbusto	Asteraceae	hojas y tallos	medio	Quebrada Lapao	-23,5	13,0
28304	<i>Fabiana</i> sp.	arbusto	Solanaceae	hojas, tallos y flor	bajo	Quebrada Lapao	-23,6	8,5
28305	<i>Fabiana</i> sp.	arbusto	Solanaceae	hojas, tallos y flor	bajo	Quebrada Lapao	-25,1	5,6
28306	<i>Senecio</i> sp.	arbusto	Asteraceae	hojas y tallos	bajo	Quebrada Lapao	-26,3	7,1
28307	<i>Junellia</i> sp.	arbusto	Verbenaceae	hojas, tallos y flor	medio	Quebrada Lapao	-25,6	6,5
28308	<i>Junellia</i> sp.	arbusto	Verbenaceae	hojas, tallos y flor	medio	Quebrada Lapao	-23,2	7,4
28309	<i>Senecio</i> sp.	arbusto	Asteraceae	hojas y tallos	bajo	Quebrada Lapao	-25,9	7,2
28310	<i>Fabiana</i> sp.	arbusto	Solanaceae	hojas, tallos y flor	bajo	Quebrada Lapao	-24,6	6,6
31638	Sin identificar	gramínea	Poaceae	hojas y flor	desconocido	Quebrada Lapao	-23,9	4,4
31639	<i>Hoffmannseggia</i> sp.	hierba	Fabaceae	hojas y tallos	desconocido	Quebrada Lapao	-28,6	4,1
31640	<i>Parastrephia leptidophylla</i>	arbusto	Asteraceae	hojas y flor	bajo	Quebrada Lapao	-27,2	4,6
31641	Sin identificar	hierba	Desconocido	hojas, tallos y flor	desconocido	Quebrada Lapao	-27,2	8,5
31642	Sin identificar	gramínea	Poaceae	hojas, tallos y flor	desconocido	Quebrada Lapao	-13,7	6,6
31643	<i>Junellia</i> aff. <i>Scirphioides</i>	arbusto	Verbenaceae	hojas	medio	Quebrada Lapao	-24,6	7,2
31644	Sin identificar	hierba	Desconocido	hojas y tallos	desconocido	Quebrada Lapao	-28,1	2,1
31645	<i>Baccharis obtusifolia</i>	arbusto	Asteraceae	hojas y tallos	medio	Quebrada Lapao	-21,0	4,5
31959	Sin identificar	arbusto	Asteraceae	hojas y tallos	desconocido	Quebrada Lapao	-27,2	4,8
31960	<i>Baccharis boliviensis</i> var. <i>latifolia</i>	arbusto	Asteraceae	hojas, tallos y flor	medio	Quebrada Lapao	-24,1	5,4
31961	<i>Baccharis boliviensis</i> var. <i>latifolia</i>	arbusto	Asteraceae	hojas, tallos y flor	medio	Quebrada Lapao	-23,9	6,2
31962	<i>Eragrostis</i> aff. <i>mexicana</i>	gramínea	Poaceae	hojas y tallos	medio	Quebrada Lapao	-14,6	5,6
31963	<i>Chusquea acanthophylla</i>	arbusto	Asteraceae	hojas y flor	bajo	Quebrada Lapao	-23,8	4,4
31964	<i>Philibertia micrantha</i>	arbusto	Apocynaceae	hojas, tallos y flor	desconocido	Quebrada Lapao	-23,2	7,4
31965	Sin identificar	arbusto	Asteraceae	hojas y tallos	desconocido	Quebrada Lapao	-29,0	5,8
31966	<i>Acantholippia salsoloides</i>	arbusto	Verbenaceae	hojas	bajo	Quebrada Lapao	-24,6	5,7
31967	<i>Baccharis boliviensis</i> var. <i>latifolia</i>	arbusto	Asteraceae	hojas, tallos y flor	medio	Quebrada Lapao	-23,4	5,6
31968	<i>Philibertia micrantha</i>	arbusto	Apocynaceae	hojas y tallos	desconocido	Quebrada Lapao	-24,7	5,6
31969	<i>Fabiana densa</i>	arbusto	Solanaceae	hojas y tallos	bajo	Quebrada Lapao	-24,1	6,6

Tabla 1. (Continuación) Especímenes vegetales muestreados. Se consigna el número de muestra de laboratorio, la especie, el tipo de vegetal, la familia, las partes muestreadas, el valor forrajero y la preferencia, la localidad de muestreo y los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para cada espécimen.

31970	<i>Fabiana punensis</i>	arbusto	Solanaceae	hojas y tallos	bajo	Quebrada Lapao	-23,0	7,2
31971	<i>Junellia seriphiooides</i>	arbusto	Verbenaceae	hojas	medio	Quebrada Lapao	-24,7	6,5
31972	<i>Junellia seriphiooides</i>	arbusto	Verbenaceae	hojas	medio	Quebrada Lapao	-25,4	6,5
31973	<i>Junellia seriphiooides</i>	arbusto	Verbenaceae	hojas	medio	Quebrada Lapao	-26,2	6,8
31930	<i>Senecio virididis</i>	arbusto	Asteraceae	hojas, tallos y flor	medio	Quebrada Ojo de Agua	-26,3	5,1
31931	<i>Senecio virididis</i>	arbusto	Asteraceae	hojas, tallos y flor	medio	Quebrada Ojo de Agua	-26,6	5,2
31932	<i>Fabiana aff. densa</i>	arbusto	Solanaceae	hojas y tallos	bajo	Quebrada Ojo de Agua	-25,4	4,5
31933	<i>Fabiana aff. densa</i>	arbusto	Solanaceae	hojas y tallos	bajo	Quebrada Ojo de Agua	-25,3	4,2
31934	<i>Stipa</i> sp.	gramínea	Poaceae	hojas	medio	Quebrada Ojo de Agua	-25,2	2,4
31935	<i>Stipa</i> sp.	gramínea	Poaceae	hojas	medio	Quebrada Ojo de Agua	-25,9	3,4
31936	<i>Stipa</i> sp.	gramínea	Poaceae	hojas	medio	Quebrada Ojo de Agua	-24,9	2,7
31937	<i>Stipa</i> sp.	gramínea	Poaceae	hojas	medio	Quebrada Ojo de Agua	-24,8	3,1
31938	<i>Junellia seriphiooides</i>	arbusto	Verbenaceae	hojas y flor	medio	Quebrada Ojo de Agua	-22,5	4,9
34510	Sin identificar	hierba	Desconocido	hojas y tallos	desconocido	Quebrada Ojo de Agua	-27,3	2,9
31646	<i>Distichlis</i> aff. <i>Humilis</i>	gramínea	Poaceae	hojas	alto	Vega Lapao	-12,2	8,2
31647	<i>Distichlis</i> aff. <i>Humilis</i>	gramínea	Poaceae	hojas	alto	Vega Lapao	-12,6	7,5
31648	Sin identificar	hierba	Desconocido	hojas y tallos	desconocido	Vega Lapao	-25,7	5,4
31649	Sin identificar	hierba	Desconocido	hojas y tallos	desconocido	Vega Lapao	-25,8	7,7
31650	Sin identificar	hierba	Desconocido	hojas, tallos y flor	desconocido	Vega Lapao	-28,0	9,5
31651	<i>Deyeuxia</i> sp.	gramínea	Poaceae	hojas y flor	medio	Vega Lapao	-23,9	7,4
31652	<i>Deyeuxia</i> sp.	gramínea	Poaceae	hojas y tallos	medio	Vega Lapao	-25,1	5,8
31653	<i>Parastrephia lepidophylla</i>	arbusto	Asteraceae	hojas, tallos y flor	bajo	Vega Lapao	-25,0	8,6
31718	<i>Deyeuxia</i> sp.	gramínea	Poaceae	hojas y flor	medio	Vega Lapao	-23,8	5,9
31719	Sin identificar	hierba	Desconocido	hojas	desconocido	Vega Lapao	-26,2	4,6
31720	<i>Eleocharis</i> sp.	junco	Cyperaceae	hojas y flor	medio	Vega Lapao	-24,4	9,6
31952	<i>Lilaeopsis macloviana</i>	hierba	Apiaceae	hojas	desconocido	Vega Lapao	-26,3	2,6
31953	<i>Eleocharis pseudoalbilbracteata</i>	junco	Cyperaceae	hojas y flor	medio	Vega Lapao	-25,4	3,2
31954	<i>Lobelia oligophylla</i>	hierba	Campanulaceae	hojas, tallos y flor	desconocido	Vega Lapao	-26,3	1,9
31955	<i>Lilaeopsis macloviana</i>	hierba	Apiaceae	hojas	desconocido	Vega Lapao	-25,0	10,0
31956	<i>Halterpestes exilis</i>	hierba	Ranunculaceae	hojas, tallos y flor	desconocido	Vega Lapao	-25,7	1,3
31957	<i>Lilaeopsis macloviana</i>	hierba	Apiaceae	hojas, tallos y flor	desconocido	Vega Lapao	-26,7	0,5
31958	<i>Halterpestes exilis</i>	hierba	Ranunculaceae	hojas, tallos y flor	desconocido	Vega Lapao	-25,6	0,3

Tabla 1. (Continuación) Especímenes vegetales muestreados. Se consigna el número de muestra de laboratorio, la especie, el tipo de vegetal, la familia, las partes muestreadas, el valor forrajero y la preferencia, la localidad de muestreo y los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ para cada espécimen.

Las Figuras 2 y 3 muestran las diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre las distintas unidades vegetales muestreadas. Entonces, tal como puede observarse en la Figura 2, el piso altitudinal que presenta la mayor variación en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ es el tolar (DE = 4,2) con un rango entre -30,3 ‰ (valor extremo de las plantas C_3 en esa unidad) y -12,8 ‰ (valor extremo de las C_4 en esa unidad), donde también se muestrearon la mayor cantidad de especímenes (n = 53). Asimismo, se observa la existencia de una diferencia notable entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de las plantas C_4 del tolar y la vega, siendo estos últimos más elevados. Sin embargo, dicha diferencia puede responder al hecho de que la cantidad de especímenes de plantas C_4 muestreados en ambas unidades es aún pequeña (n tolar = 7 vs. n vega = 2). Por otro lado, en lo que se refiere a la vegetación C_3 no existe una diferencia significativa entre las tres unidades muestreadas (One-way ANOVA F = 2,30 p = 0,11).

En el caso de los valores de $\delta^{15}\text{N}$, tal como puede observarse en la Figura 3, la unidad vegetal que presenta la mayor variación es la vega (DE = 3,25), a pesar de que la cantidad de especímenes muestreados aquí es menor (n = 18) que en las otras unidades. Este aspecto podría estar vinculado a la existencia de variaciones en el acceso a nutrientes y humedad por parte de los distintos especímenes vegetales muestreados en dicha unidad vegetal. Al comparar los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los tres grupos entre sí, encontramos que existe una diferencia significativa (One-way ANOVA F = 9,93 p = 1,26E⁻⁰⁴). Esta diferencia se vincula al contraste que se observa entre los valores más bajos del ecotono y los valores más altos del tolar y la vega, aspecto ligado a la diferencia en la disponibilidad de humedad que existe entre estas dos últimas localidades y la primera, tal como fuera comentado previamente (Hartman y Danin 2010; Heaton 1987).

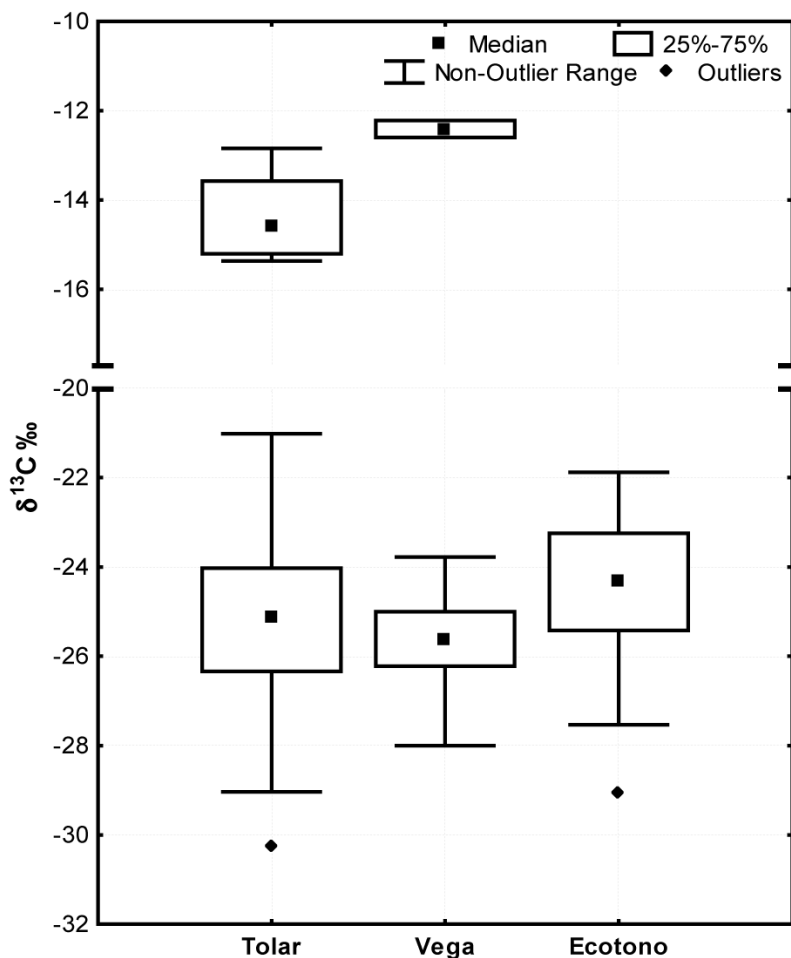


Figura 2. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ de la vegetación según la unidad vegetal de procedencia.

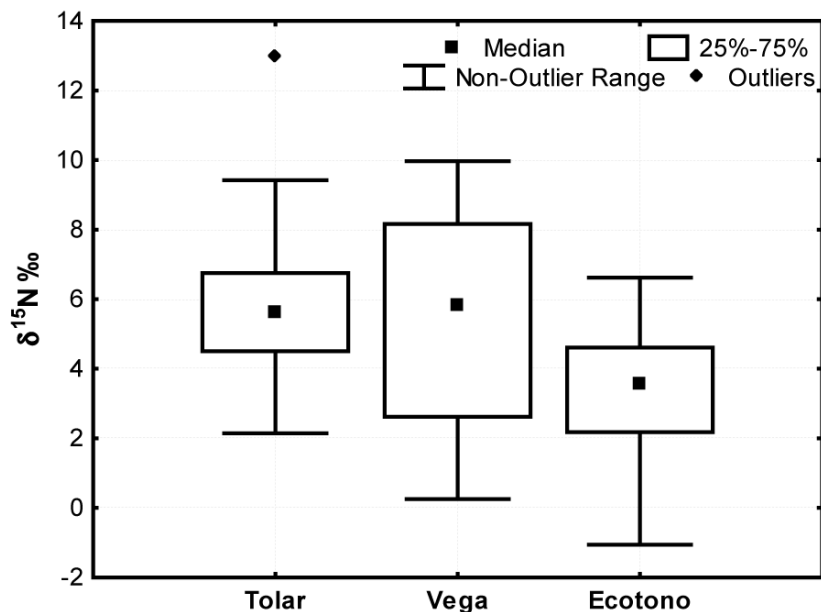


Figura 3. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ ‰ de la vegetación según la unidad vegetal de procedencia.

Colágeno Óseo

Los resultados del análisis de las composiciones isotópicas del carbono y el nitrógeno del colágeno óseo de las 26 llamas que integran los dos rebaños muestreados han arrojado valores de $\delta^{13}\text{C}$ que oscilan entre -20,4 ‰ y -16,9 ‰ con una media de -18,5 ‰, y valores de $\delta^{15}\text{N}$ que varían entre 5,1 ‰ y 9,7 ‰ con una media de 7,2 ‰ (ver Tabla 2 y Figura 4).

Al mismo tiempo, los rebaños presentan ciertas diferencias entre sí, tal como se observa en la Figura 4. Por un lado, el rebaño de Lapao ($n = 14$) presenta valores de $\delta^{13}\text{C}$ que oscilan entre -18,8 ‰ y -16,9 ‰ con una media de -17,6 ‰ y valores de $\delta^{15}\text{N}$ que varían entre 6,8 ‰ y 9,7 ‰ con una media de 8,3 ‰. Por otro lado, el rebaño de Agua Chica ($n = 12$) presenta valores de $\delta^{13}\text{C}$ que oscilan entre -20,4 ‰ y -18,4 ‰ con una media de -19,6 ‰ y valores de $\delta^{15}\text{N}$ que varían entre 5,1 ‰ y 7,6 ‰ con una media de 5,9 ‰. En ambos grupos encontramos que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ presentan una menor dispersión que los de $\delta^{15}\text{N}$ (DE $\delta^{13}\text{C}$ Lapao = 0,59, DE $\delta^{13}\text{C}$ Agua Chica = 0,59, DE $\delta^{15}\text{N}$ Lapao = 0,82, DE $\delta^{15}\text{N}$ Agua Chica = 0,75). Al comparar los resultados de ambos rebaños entre sí, tal como puede observarse en la Figura 5, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ correspondientes a Lapao son más altos que aquellos correspondientes a Agua

Chica, existiendo una diferencia significativa entre ambos grupos (Test T F = 1,02 T = 8,92 p = 4,38E⁻⁰⁹). Esta diferencia apunta a la existencia de una dieta con un mayor aporte de vegetación C₄ para el rebaño de Lapao, aspecto que resulta lógico si consideramos que dicho rebaño se alimenta de pasturas que se encuentran a menor altitud y, por ende, en las existe disponibilidad de plantas C₄ para el consumo de estos herbívoros, como fuera mencionado anteriormente.

Al mismo tiempo, se calculó la proporción de plantas C₄ y CAM incluidas en la dieta de ambos rebaños, empleando un modelo de mezcla lineal. Para ello se utilizó la serie de ecuaciones elaboradas por Phillips y Gregg (2001) y especificadas en el archivo Excel disponible en la página http://www.epa.gov/wed/pages/models/stableIsotopes/isotopes/isoerror1_04.htm, a saber:

$$\begin{aligned} \bar{\delta}^{13}\text{C}_{\text{muestra}} &= \bar{\delta}^{13}\text{C}_{\text{dieta}} + \Delta^{13}\text{C} \\ \bar{\delta}^{13}\text{C}_{\text{dieta}} &= fC_{4\text{yCAM}} \bar{\delta}^{13}\text{C}_{\text{C}_{4\text{yCAM}}} + fC_3 \bar{\delta}^{13}\text{C}_{\text{C}_3} \\ fC_{4\text{yCAM}} + fC_3 &= 1 \end{aligned}$$

Se tomó como factor de discriminación ($\Delta^{13}\text{C}$) el valor de 5 ‰, en función de la literatura publicada sobre factores de discriminación en poblaciones de herbívoros en condiciones ecológicas (Koch *et al.* 1994). Este factor fue sustraído de los valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ de ambos rebaños para obtener

Muestra	Parte esquelética	Edad	Localidad	$\delta^{13}\text{C} \text{‰}$	$\delta^{15}\text{N} \text{‰}$	C:N	%C	%N
32037	RMI	adulto	Lapao	-17,3	8,3	3,3	40,5	14,5
32038	RMI	adulto	Lapao	-18,1	8,0	3,4	46,6	16,4
19139	Húmero	adulto	Lapao	-17,3	7,2	3,1	43,3	16,1
19140	Húmero	adulto joven	Lapao	-17,0	8,2	3,5	46,7	15,5
19142	Metatarso	adulto joven	Lapao	-17,2	9,0	3,1	45,7	17,0
19145	Húmero	adulto	Lapao	-18,1	8,6	3,6	41,2	13,5
19146	Fémur	adulto	Lapao	-18,8	7,1	3,5	42,0	14,1
19148	Metacarpo	adulto	Lapao	-17,6	9,7	3,2	43,6	16,1
19149	Fémur	adulto joven	Lapao	-17,2	6,8	3,2	44,3	16,0
19150	Fémur	adulto	Lapao	-18,4	8,7	3,4	42,7	14,8
27352	RMD	adulto joven	Lapao	-16,9	8,1	3,4	36,7	12,6
27354	Húmero	adulto	Lapao	-16,9	8,3	3,3	46,6	16,7
27355	RMI	senil	Lapao	-17,4	9,3	3,4	43,5	15,1
31656	Húmero	adulto	Lapao	-17,8	8,5	3,4	44,6	15,3
19138	Radio Ulna	adulto	Agua Chica	-19,9	5,1	3,3	45,7	16,2
19141	Metatarso	adulto	Agua Chica	-19,5	6,2	3,1	44,3	16,4
19143	RMD	adulto joven	Agua Chica	-19,4	6,4	3,3	44,1	15,8
20345	Radio Ulna	adulto	Agua Chica	-19,2	6,0	3,1	44,0	16,6
20346	RMI	adulto	Agua Chica	-19,3	6,6	3,4	43,1	14,8
20347	Mandíbula	adulto	Agua Chica	-18,4	5,7	3,4	43,1	14,8
20348	Metapodio	adulto	Agua Chica	-20	7,6	3,3	43,7	15,7
20349	Metapodio	adulto	Agua Chica	-19,1	5,5	3,2	44,6	16,4
20350	Metapodio	adulto	Agua Chica	-20,4	5,1	3,3	43,4	15,3
20351	Radio Ulna	adulto	Agua Chica	-20	5,3	3,4	42,7	14,8
20352	Falange	adulto	Agua Chica	-20,3	6,4	3,3	43,9	15,3
20353	Radio Ulna	adulto joven	Agua Chica	-20,2	5,3	3,3	42,9	15,3

Tabla 2. Resultados de la medición de las composiciones isotópicas del carbono y el nitrógeno sobre el colágeno óseo de dos rebaños de llamas de la Puna Seca. Se consigna el número de muestra de laboratorio, la parte esquelética, la edad estimada, el sitio en el que fue recolectada la muestra, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, la relación C:N, y los porcentajes de carbono y nitrógeno para cada muestra.

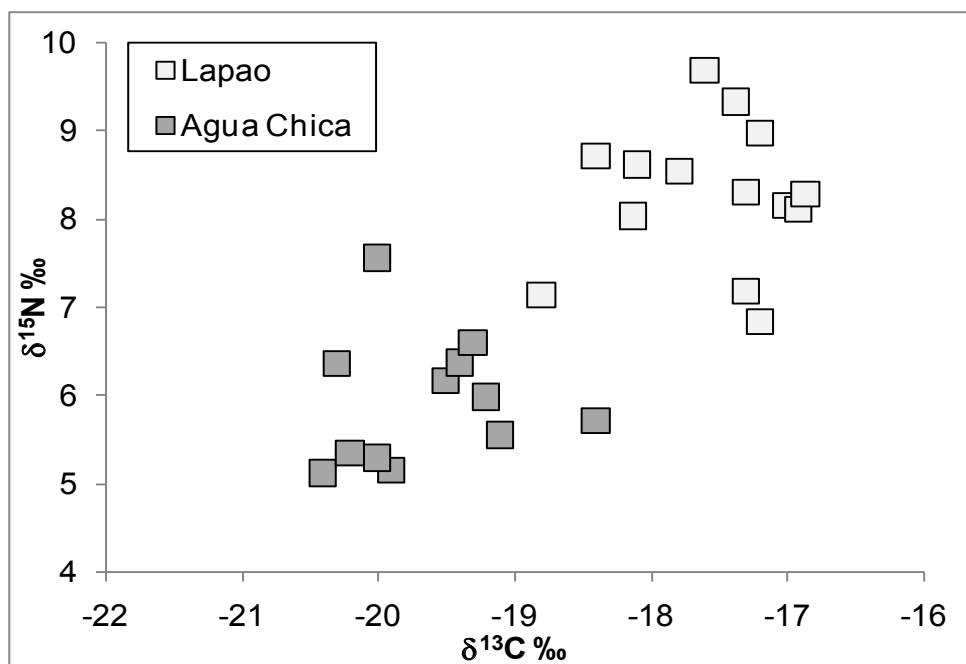


Figura 4. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ correspondientes a los rebaños de llamas de Lapao y Agua Chica.

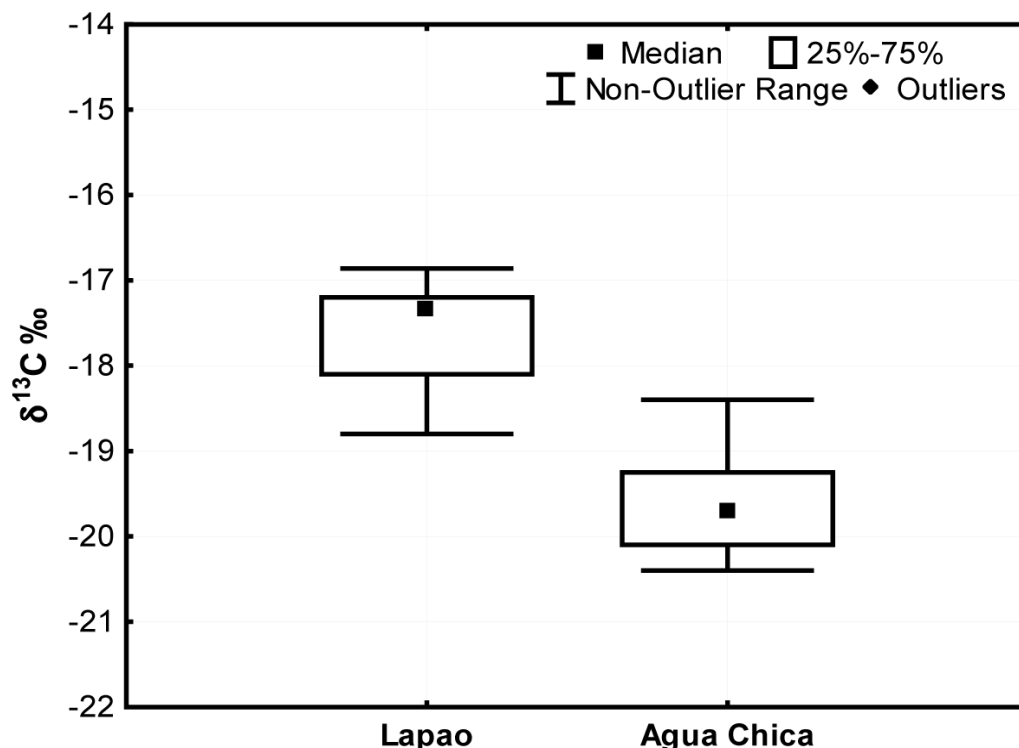


Figura 5. Valores de $\delta^{13}C$ de colágeno óseo representando los dos rebaños de llamas muestreados.

los valores medios de la dieta de cada grupo, utilizándose estos valores con sus respectivos DE en el cálculo de la proporción de plantas C_4 y CAM (fC_{4yCAM}). Por otro lado, al contar con los valores de $\delta^{13}C$ de las pasturas ingeridas por los rebaños, se han utilizado los valores medios de los tipos fotosintéticos muestreados, considerando por un lado la media de la vegetación C_3 ($\bar{\delta}^{13}C_{C_3} = 25,2 \text{ ‰}$) y por el otro la media de la vegetación C_4 y CAM ($\bar{\delta}^{13}C_{C_4yCAM} = 13,9 \text{ ‰}$) con sus sendos DE. Se decidió agrupar a los valores de las plantas C_4 y CAM debido a que el único espécimen medido que representa a este último tipo presentaba un valor de $\delta^{13}C$ similar a los de la vegetación C_4 . Los resultados de los cálculos de la proporción de

plantas C_4 y CAM en la dieta de ambos rebaños se encuentran consignados en la Tabla 3. Allí se observa la existencia de una diferencia notable en el aporte de este tipo de vegetación a la dieta de los dos rebaños, con una media de 0,23 para el caso de Lapao y una de 0,05 para el caso de Agua Chica, números que representan un 23 % y un 5 % de plantas C_4 y CAM incluidas en la dieta de ambos grupos respectivamente.

En el caso de los valores de $\delta^{15}N$, tal como se observa en la Figura 6, existe una diferencia significativa entre ambos rebaños (Test T F = 1,20 T = 7,53 p = 8,98E⁻⁰⁸) dado que los valores de Lapao son más altos que los de Agua Chica.

En la Figura 7 podemos observar las medias de los rebaños de Lapao y Agua Chica con sus DE, las dietas estimadas para los mismos a partir de la sustracción de los factores de discriminación para valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$, y las medias de los distintos tipos de vegetación de las tres unidades muestreadas también con sus DE. Si consideramos un factor de discriminación entre dieta y consumidor de 5 ‰ para los valores de $\delta^{13}C$ y uno de 3 ‰ para los valores de $\delta^{15}N$, se puede

Rebaño	Proporción media de plantas C_4 y CAM en la dieta	Intervalo de confianza del 95%
Lapao	0,23	0,19 - 0,27
Agua Chica	0,05	0 - 0,09

Tabla 3. Cálculos de la proporción de vegetales C_4 y CAM en la dieta de ambos rebaños, realizados a partir de los procedimientos especificados en Phillips y Gregg (2001).

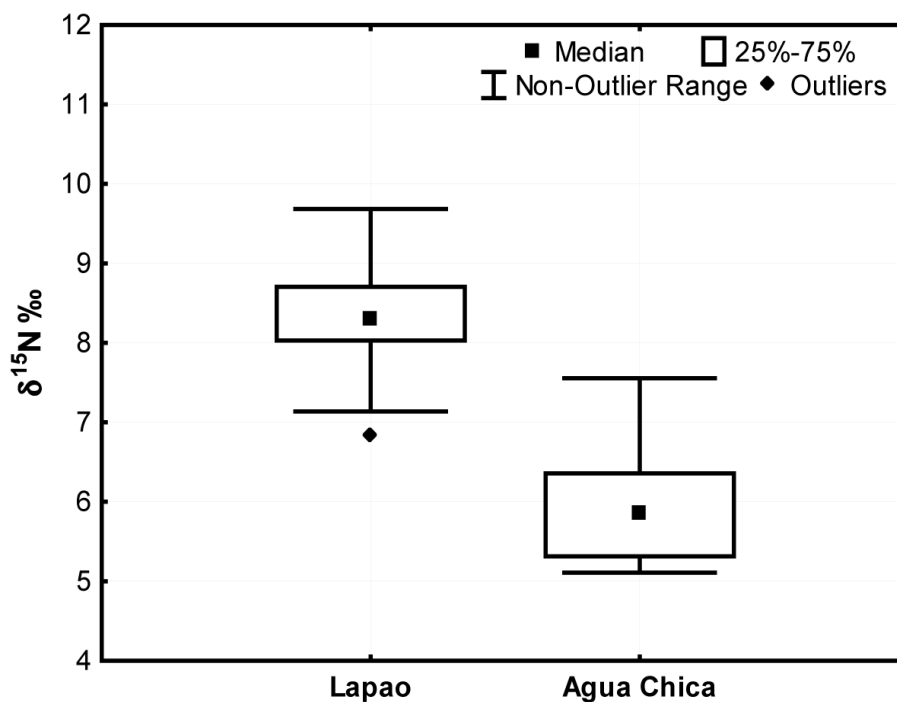


Figura 6. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ de colágeno óseo representando los dos rebaños de llamas muestreados.

observar que la dieta de las llamas de Agua Chica se explica perfectamente considerando la media y la dispersión de la vegetación del ecotono, como resultaba esperable en función de la información etnográfica sobre las áreas de pastura utilizadas por este rebaño. Por otro lado, en el caso del rebaño de Lapao, la dieta presenta proporciones variables de vegetación C_3 y C_4 del tolar y la vega, tal como resultaba esperable en función de la información etnográfica sobre las áreas de pastura utilizadas por este otro rebaño.

DISCUSION

Los resultados presentados aquí han demostrado la influencia de la variable altitudinal sobre las composiciones isotópicas del carbono y el nitrógeno de las pasturas y de los rebaños muestreados.

En lo que se refiere a los valores isotópicos medidos sobre la vegetación de las distintas comunidades vegetales, la altitud se ha manifestado tanto en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ como en los valores de $\delta^{15}\text{N}$. En una primera instancia, se ha registrado una diferencia en la distribución de las plantas C_3 y C_4 en función

de la altitud, dado que las plantas C_4 se encuentran presentes en la vega y el tolar, es decir por debajo de los 3900 msnm, mientras que se encuentran ausentes en el ecotono, es decir por encima de los 3900 msnm (Panarello y Fernández 2002; Tieszen y Chapman 1992). Por otro lado, la altitud también se ha manifestado en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre la vegetación, dado que los valores más altos se encuentran en las comunidades situadas por debajo de los 3900 msnm con condiciones de menor humedad, mientras que los más bajos se encuentran en las cotas por encima de los 3900 msnm donde la humedad es mayor (Ambrose 1991).

Al mismo tiempo, resulta interesante destacar que los valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de la vegetación C_3 y C_4 presentados aquí (media plantas $C_3 = -25,2$ ‰, media plantas $C_4 = -14$ ‰) presentan ciertas diferencias con los valores promedio globales para ambos tipos de vegetación (media plantas $C_3 = -27$ ‰, media plantas $C_4 = -12,5$ ‰) (Codron *et al.* 2005; O'Leary 1988; Smith y Epstein 1971). Este hecho puede deberse al efecto de distintas variables, tales como la altitud, la cual puede afectar los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de la vegetación C_3 (Körner *et*

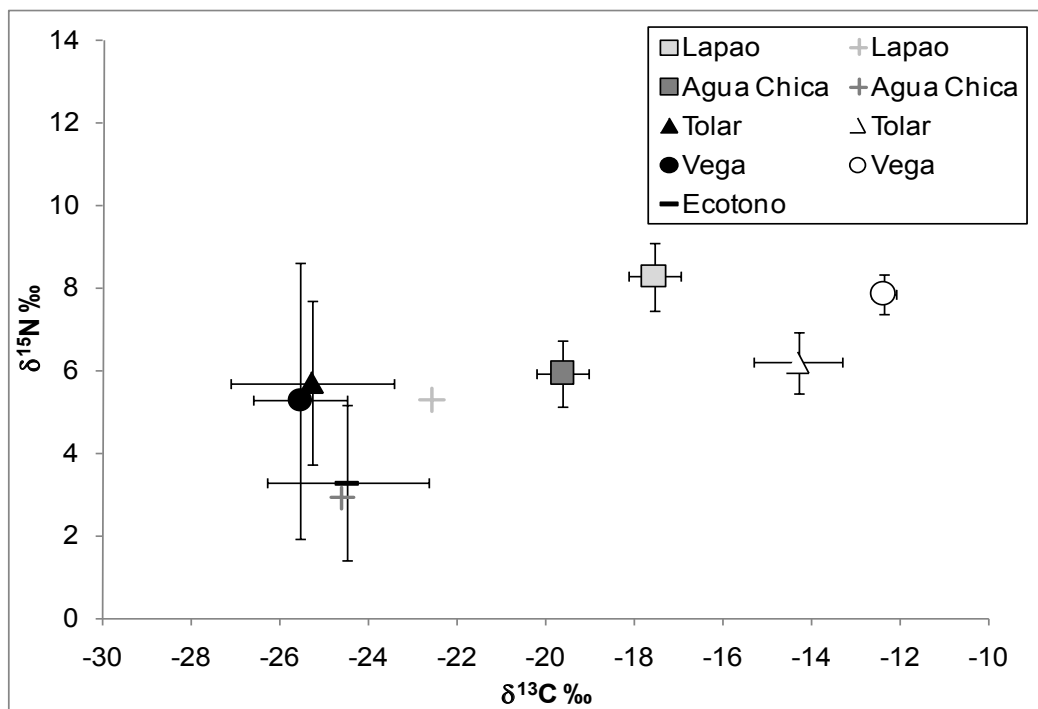


Figura 7. Valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ con los DE respectivos de las plantas de las tres unidades vegetales y los dos rebaños de llamas muestreados. En negro se halla representada la vegetación C_3 y en blanco la vegetación C_4 de las unidades vegetales del tolar (triángulos), la vega (círculos) y el ecotono (guión), los cuadrados en gris representan ambos rebaños y las cruces representan la dieta estimada para cada rebaño a partir de la sustracción de los factores de discriminación.

al. 1991, Szpak *et al.* 2013) o la estacionalidad, la cual también puede afectar los valores de la vegetación C_3 y potencialmente los de C_4 (Codron *et al.* 2005; Hartman y Danin 2010).

En el caso de los valores isotópicos de los dos rebaños de llamas, estos se ajustan a los resultados esperados en función del efecto de la altitud en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre las pasturas ingeridas. Como fuera planteado en trabajos previos, existe una correlación negativa entre la altitud y los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre camélidos domésticos y silvestres (Fernández y Panarello 1999-2001, Samec 2012; Samec *et al.* 2014; Yacobaccio *et al.* 2009, 2010). Siguiendo esta tendencia, las llamas de Lapao, que se alimentan entre los 3600 y los 3800 msnm, presentan valores más elevados de $\delta^{13}\text{C}$, en función del consumo de una mayor cantidad de vegetación C_4 , tal como muestra el cálculo de la proporción de especies C_4 y CAM en la dieta de este rebaño. Por otro lado, las llamas de Agua Chica, que se alimentan entre los 3900 y los 4100 msnm, presentan valores menos elevados de $\delta^{13}\text{C}$, revelando la poca importancia, y

en algunos casos completa ausencia, de vegetación C_4 en la dieta, tal como revela el cálculo de la proporción de plantas C_4 y CAM en la dieta de este rebaño. Sin embargo, si bien dichos cálculos toman en cuenta la variabilidad de la señal isotópica del consumidor y de las fuentes de alimento (Phillips y Gregg 2001), no contemplan la variabilidad que pudiera existir en el factor de discriminación, el cual se asume como constante.

En el caso de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre ambos rebaños, estos también se ajustan a la altitud, dado que los valores más elevados se encuentran en la cota altitudinal más baja, en donde las condiciones de humedad son menores, mientras que los valores más bajos se sitúan en la cota más alta donde las condiciones de humedad son mayores. Este patrón se explica fácilmente al considerar las diferencias entre los valores medios de $\delta^{15}\text{N}$ de la vegetación muestreada por encima y por debajo de los 3900 msnm, como fuera mencionado previamente. Estos resultados se encuentran en consonancia con aquellos estudios que plantean la existencia una correlación negativa

entre la humedad y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre herbívoros (Heaton *et al.* 1986; Murphy y Bowman 2006; Pate y Anson 2008, entre otros). Al mismo tiempo, existe una mayor variación en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ que en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ hacia el interior de los rebaños, aspecto probablemente ligado a las diferencias metabólicas y fisiológicas entre los individuos (Ambrose y DeNiro 1986; Minagawa y Wada 1984).

CONCLUSIONES

Los resultados presentados aquí han permitido ahondar en la variabilidad isotópica exhibida por los rebaños de llamas muestreados y explicarla a partir de los valores isotópicos de la vegetación del área. Estos resultados muestran que las composiciones isotópicas del carbono y el nitrógeno de una misma especie de herbívoro pueden variar entre distintos sitios dentro de la misma región geográfica, en función del efecto que tienen variables tales como la altitud y la humedad sobre la composición isotópica de la vegetación de la que se alimentan (Ambrose 1991; Britton *et al.* 2008; Fernández y Panarello 1999-2001).

Al mismo tiempo, la transhumancia practicada por los grupos pastoriles que ocupan la Puna Seca en la actualidad no involucra grandes distancias entre las áreas de pasturas utilizadas, hecho que se refleja particularmente en la acotada variabilidad en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de ambos rebaños. Estos resultados permiten elaborar expectativas sobre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre tejidos animales para las distintas cotas altitudinales, ofreciendo un material para contrastar hipótesis arqueológicas en relación al rango altitudinal empleado por los grupos pastoriles en el pasado. Por supuesto que existe un problema potencial de equifinalidad entre los resultados de los cambios culturales, de existir efectivamente diferencias en el uso de las distintas cotas y pasturas entre el presente y el pasado, y los resultados de las variaciones en la disponibilidad de vegetación C_3 y C_4 producto de posibles cambios ambientales. Sin embargo, estas cuestiones pueden ser fácilmente controladas a partir de los modelos paleoambientales que se han generado para el área a través del empleo de

proxies tales como diatomeas y polen (Morales 2011; Morales *et al.* 2009). Una vez controlados estos factores ajenos a la agencia humana, los patrones exhibidos por los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre los rebaños de llamas pueden ser empleados como un marco de referencia en la evaluación de los valores isotópicos generados a partir del análisis de materiales óseos recuperados en contextos pastoriles prehistóricos. En este sentido, el modelo presentado en este trabajo nos permitirá evaluar los alcances del pastoreo prehistórico en la Puna Seca, tal como ha sido esbozado en un trabajo anterior (ver Yacobaccio *et al.* 2010).

Al mismo tiempo, los patrones exhibidos por los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ medidos sobre la vegetación y los camélidos pueden ser utilizados como punto de partida para las reconstrucciones de paleodietas humanas a través del análisis de isótopos estables sobre restos humanos, estableciendo una línea de base para las interpretaciones paleodietarias en el marco de condiciones climáticas conocidas (Killian *et al.* 2012).

Entonces, este estudio representa una nueva aproximación a la variabilidad isotópica exhibida por la vegetación y los camélidos domésticos en las tierras altas de los Andes Centro Sur. En el futuro, los patrones discutidos aquí podrán ser aplicados al estudio de la variabilidad isotópica exhibida por las arqueofaunas recuperadas en el área, y así ganar una nueva perspectiva en la investigación de las estrategias pastoriles empleadas por los grupos humanos que ocuparon el área desde *ca.* 3500 años AP. Al mismo tiempo los resultados presentados aquí podrán dar pie al desarrollo de una ecología isotópica del área que contemple nuevas líneas, tales como la medición de la composición isotópica del oxígeno sobre los mismos materiales a fin ajustar el modelo altitudinal, o el muestreo de pelo o de capas de dentina en dientes a fin de comprender los cambios estacionales en el uso de las pasturas.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi profundo agradecimiento a la comunidad de Susques, y especialmente a las

pastoras Demetria y Delia, quienes me permitieron efectuar el muestreo de sus rebaños y sus áreas de pasturas. Quiero agradecer también a Brenda Oxman y Alicia Cruz, quienes colaboraron en el muestreo de la vegetación en el campo, y a Mariela Borgnia y Francisco Ratto, quienes realizaron la identificación de los vegetales en el laboratorio. Gracias a Hugo Yacobaccio, Héctor Panarello, Luciano Valenzuela, Guti Tessone y Malena Pirola, quienes enriquecieron enormemente este trabajo a través de sus sugerencias y comentarios.

BIBLIOGRAFIA

AMBROSE, S.H.

1990. Preparation and characterization of bone and tooth collagen for isotopic analysis. *Journal of Archaeological Science* 17(4):431-451.

1991. Effects of diet, climate and physiology on nitrogen isotope abundances in terrestrial foodwebs. *Journal of Archaeological Science* 18: 293-317.

2000. Controlled diet and climate experiments on nitrogen isotope ratios in rats. En *Biochemical Approaches to Paleodietary Analysis*, editado por S.H. Ambrose y M.A. Katzenberg, pp. 243-259. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.

AMBROSE, S.H. Y M. J. DE NIRO

1986. The isotopic ecology of East African mammals. *Oecologia* 69: 395-406.

AMUNDSON, R., A.T. AUSTIN, E.A.G. SCHUUR, K. YOO, V. MATZEK, C. KENDALL, A. UEBERSAX, D. BRENNER Y W.T. BAISDEN.

2003. Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. *Global Biogeochemical Cycles* 17: 1031.

AUSTIN, A.T. Y P.M. VITOUSEK

1998. Nutrient dynamics on a precipitation gradient in Hawaii. *Oecologia* 113: 519-529.

BALASSE, M., S.H. AMBROSE, T.D. SMITH Y D. PRICE

2002. The seasonal mobility model for prehistoric

herders in the south-western Cape of South Africa assessed by isotopic analysis of sheep tooth enamel. *Journal of Archaeological Science* 29: 917-932.

BIANCHI, A.R., C.E. YAÑEZ Y L.R. ACUÑA

2005. *Bases de datos mensuales de las precipitaciones del Noroeste Argentino*. Informe del Proyecto Riesgo Agropecuario. INTA-SAGPYA.

BOCHERENS, H. Y D. DRUCKER

2003. Trophic level isotopic enrichments for carbon and nitrogen in collagen: case studies from recent and ancient terrestrial ecosystems. *International Journal of Osteoarchaeology* 13: 46-53.

BONTE, P.

1981. Ecological and Economic Factors in the Determination of Pastoral Specialisation. En *Change and development in nomadic and pastoral societies*, editado por J. Galaty y P. Salzman. pp. 33-49.

BRAUN WILKE, R.H., L.P.E. PICCHETTI Y B.S. VILLAFANE

1999. *Pasturas Montanas de Jujuy*. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Jujuy.

BRITTON, K., G. MÜLDNER Y M. BELL.

2008. Stable isotope evidence for salt-marsh grazing in the Bronze Age Severn Estuary, UK: implications for palaeodietary analysis at coastal sites. *Journal of Archaeological Science* 35: 2111-2118.

CABRERA, A. L.

1976. *Regiones fitogeográficas argentinas*. Enciclopedia Argentina de Agricultura y jardinería, 2da Edición, tomo II. Buenos Aires. Editorial Acme.

CADWALLADER, L., D.G. BERESFORD-JONES, O.Q. WHALEY Y T.C. O'CONNELL.

2012. The signs of maize? A reconsideration of what $\delta^{13}\text{C}$ values say about palaeodiet in the Andean region. *Human Ecology* 40: 487-509.

CARACOTCHE, S.

2001. The Invisibility of Time: An Ethnoarchaeological Study of the Temporary Sites of Herders of the Southern Puna. En *Ethnoarchaeology of Andean South America*, editado por L. A. Kuznar, pp. 97-115. Internacional Monographs in Prehistory, Ethnoarchaeological Series 4.
- CAVAGNARO, J.B.
1988. Distribution of C₃ and C₄ grasses at different altitudes in a temperate arid region of Argentina. *Oecologia* 76: 273-277.
- CERLING, T. E.
1992. Development of grasslands and savannas in East Africa during the Neogene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 97: 241-247.
- CODRON, J., D. CODRON, J.A. LEE-THORP, M. SPONHEIMER, W.J. BOND, D. DE RUITER Y R. GRANT.
2005. Taxonomic, anatomical, and spatio-temporal variations in the stable carbon and nitrogen isotopic compositions of plants from an African savanna. *Journal of Archaeological Science* 32: 1757-1772.
- COPLEN, T.B., H.R. KROUSE Y J.K. BOHLKE.
1992. Reporting of nitrogen-isotope abundances. *Pure & Applied Chemistry* 64: 907-908.
- CORMIE, A.B. Y H.P. SCHWARCZ
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 C₄ plants. *Gecohimica et Cosmochimica Acta* 60: 4161-4166.
- CRAIG, H.
1957. Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 12: 133-137.
- DAWSON, T.E., S. MAMBELLI, A.H. PLAMBOECK, P.H. TEMPLER Y K.P. TU.
2002. Stable isotopes in plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematic* 33: 507-559.
- DENIRO M. J.
1985. Postmortem preservation and alteration of in vivo bone collagen isotope ratios in relation to palaeodietary reconstruction. *Nature* 317: 806-809.
- EHLERINGER, J.R. Y T.E. CERLING.
2002. C₃ and C₄ photosynthesis. En *Encyclopedia of Global Environmental Change. The earth system: biological and ecological dimensions of global environmental change*, editado por R.E. Munn, pp. 186-190. Wiley, New York.
- EHLERINGER, J.R., T.E. CERLING Y B.R. HELLIKER.
1997. C₄ photosynthesis, atmospheric CO₂, and climate. *Oecologia* 112: 285-299.
- EICKMEIER, W.G. Y M.M. BENDER.
1976. Carbon isotope ratios of crassulacean acid metabolism species in relation to climate and phytosociology. *Oecologia* 25: 341-347.
- FERNÁNDEZ, J., V. MARKGRAF, H.O. PANARELLO, M. ALBERO, F.E. ANGIOLINI, S. VALENCIO Y M. ARRIAGA.
1991. Late Pleistocene/Early Holocene Environments and climates, fauna and human occupation in the Argentine Altiplano. *Geoarchaeology* 6: 251-272.
- FERNÁNDEZ, J. Y H.O. PANARELLO.
- 1999-2001. Isótopos del carbono en la dieta de herbívoros y carnívoros de los Andes Jujeños. *Xama* 12-14: 71-85. Mendoza.
- FINUCANE, B.C., P. MAITA AGURTO Y W.H. ISBELL.
2006. Human and animal diet at Conchopata, Perú: stable isotope evidence for maize agriculture and animal management practices during the Middle Horizon. *Journal of Archaeological Science* 33: 1766-1776.
- GENIN, D.
1995. Pampa de viento y de pastores, pampa de memoria y de cambios: introducción a un enfoque pluridisciplinario. En *Waira Pampa*, editado por D. Genin *et al.*, pp. 11-24. ORSTOM, IBTA,

CONPAC, Oruro.

GÖBEL, B.

2001. El ciclo anual de la producción pastoril en Huancar (Jujuy, Argentina). En *El uso de los camélidos a través del tiempo*, editado por G. L. Mengoni Goñalons *et al.*, pp. 91-115. Buenos Aires.

1994. El manejo del riesgo en la economía pastoril de Susques. En: *Zoarqueología de camélidos 1*, editado por el Grupo de zooarqueología de camélidos, pp. 43-56.

HARTMAN, G.

2011. Are elevated $\delta^{15}\text{N}$ values in herbivores in hot and arid environments caused by diet or animal physiology? *Functional Ecology* 25(1): 122-131.

HARTMAN, G. Y A. DANIN.

2010. Isotopic values of plants in relation to water availability in the Eastern Mediterranean region. *Oecologia* 162: 837-852.

HEATON, T. H. E.

1987. The $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratios of plants in South Africa and Namibia: relationship to climate and coastal/saline environments. *Oecologia* 74: 236-246.

1999. Spatial, species and temporal variation in the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of C_3 plants: implications for palaeodiet studies. *Journal of Archaeological Science* 26: 637-650.

HEATON, T. H. E., J. C. VOGEL, G. VON LA CHEVALLERIE, G. COLLETT.

1986. Climatic influence on the isotopic composition of bone nitrogen. *Nature* 322: 822-823.

HOBBIIE, E.A., S. A. MACKO Y M. WILLIAMS.

2000. Correlations between foliar $\delta^{15}\text{N}$ and nitrogen concentrations may indicate plant-mycorrhizal interactions. *Oecologia* 122: 273-283.

HOBSON, K. A. Y H. P. SCHWARCZ.

1986. The variation in $\delta^{13}\text{C}$ values in bone collagen for two wild herbivore populations: implications for paleodiet studies. *Journal of Archaeological Science* 13:101-106.

KENT, J. D.

1982. *The domestication and exploitation of the South American camelids: methods of analysis and their application to circum-lacustrine archaeological sites in Bolivia and Peru*. Tesis doctoral inédita. Washington University, St. Louis, Missouri. MS

KILLIAN GALVÁN, V. A., D. E. OLIVERA Y E. GALLEGOS.

2012. Una aproximación isotópica al consumo del maíz en la Localidad Arqueológica Río Doncellas (Dpto. de Cochinoca, Prov. de Jujuy). En *Las Manos en la Masa: Arqueologías, Antropologías e Historias de la Alimentación en Suramérica*, editado por M.P. Babot *et al.*, pp. 319-338. Museo de Antropología, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.

KOCH, P. L., M. L. FOGEL Y N. TUROSS.

1994. Tracing the diets of fossil animals using stable isotopes. En *Stable isotopes in ecology and environmental Science*, editado por K. Lajtha y R.H., pp. 63-92. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

KÖRNER, C., G.D. FARQUHAR Y S.C. WONG.

1991. Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia* 88: 30-40.

LLANO, C.

2009. Photosynthetic pathways, spatial distribution, isotopic ecology, and implications for pre-hispanic human diets in central-western Argentina. *International Journal of Osteoarchaeology* 19: 130-143.

MAKAREWICZ, C. Y N. TUROSS.

2006. Foddering by Mongolian pastoralists is recorded in the stable carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) isotopes of caprine dental collagen. *Journal of Archaeological Science* 33: 862-870.

MAKAREWICZ, C. Y N. TUROSS.

2012. Finding fodder and tracking Transhumance: isotopic detection of goat domestication processes in the near east. *Current Anthropology* 53: 495-

505.

MINAGAWA, M., Y WADA, E.

1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relationship between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48: 1135-1140.

MORALES, M. R.

2011. *Arqueología ambiental del Holoceno Temprano y Medio en la Puna Seca argentina. Modelos paleoambientales multi-escalas y sus implicancias para la Arqueología de Cazadores-Recolectores*. British Archaeological Reports (BAR), South American Archaeology Series 15. Archaeopress, Oxford.

MORALES, M., R. BARBERENA, J.B. BELARDI, L. BORRERO, V. CORTEGOSO, V. DURÁN, A. GUERCI, R. GOÑI, A. GIL, G. NEME, H. YACOBACCIO Y M. ZÁRATE.

2009. Reviewing human environment interactions in arid regions of southern South America during the past 3000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 281: 283-295.

MURPHY, B. P. Y D. BOWMAN

2006. Kangaroo metabolism does not cause the relationship between bone collagen $\delta^{15}\text{N}$ and water availability. *Functional Ecology* 20: 1062-1069.

O'LEARY, M. H.

1981. Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry* 20: 553-567.

1988. Carbon isotopes in photosynthesis. *Bioscience* 38: 325-336.

PANARELLO, H. O. Y J. FERNÁNDEZ.

2002. Stable isotope carbon isotope measurements on hair from wild animals from altiplanic environments of Jujuy. *Radiocarbon* 44: 709-716.

PATE, F. D. Y T. J. ANSON.

2008. Stable nitrogen isotope values in arid-land kangaroos correlated with mean annual rainfall: potential as a palaeoclimatic indicator. *International Journal of Osteoarchaeology* 18: 317-326.

PATE, F. D. Y A. H. NOBLE.

2000. Geographic distribution of C_3 and C_4 grasses recorded from stable carbon isotope values of bone collagen of South Australian herbivores. *Australian Journal of Botany* 48: 203-207.

PETERSON, B. J. Y B. FRY.

1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 293-320.

PHILLIPS, D. L. Y J.W. GREGG.

2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia* 127:171-179.

RUTHSATZ B. Y C. MOVIA.

1975. *Relevamiento de las estepas andinas del noreste de la provincia de Jujuy*. FECYT. Argentina.

SAMEC, C.T.

2012. Variabilidad dietaria en camélidos de la Puna: un modelo actual a partir de la evidencia isotópica. En *Entre Pasados y Presentes III. Estudios Contemporáneos en Ciencias Antropológicas*, editado por Kuperszmit *et al.*, pp. 666-683. Colección Investigación y Tesis. Editorial MNEMOSYNE.

SAMEC, C.T., M.R. MORALES Y H.D. YACOBACCIO.

2014. Exploring human subsistence strategies and environmental change through stable isotopes in the Dry Puna of Argentina. *International Journal of Osteoarchaeology* 24: 134-148.

SCHOENINGER, M. J. Y M.J. DE NIRO.

1984. Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48: 625-639.

SEALY, J.C., N.J. VAN DER MERWE, J.A. LEE THORP Y J. LANHAM.

1987. Nitrogen isotope ecology in southern Africa: Implications for environmental and dietary tracing. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 51: 2707-2717.

SMITH, B.N. Y S. EPSTEIN.

1971. Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants. *Plant Physiology* 47: 380-384.
- STEVENS, R.E., A.M. LISTER Y R.E.M. HEDGES.
2006. Predicting diet, trophic level and palaeoecology from bone stable isotope analysis: a comparative study of five red deer populations. *Oecologia* 149: 12-21.
- STEVENS, R.E., E. LIGHTFOOT, J. HAMILTON, B.W. CUNLIFFE Y R.E.M. HEDGES.
2013. One for the master and one for the dame: stable isotope investigations of Iron Age animal husbandry in the Danebury Environs. *Archaeological and Anthropological Sciences* 5: 95-109.
- SZPAK, P., C.D. WHITE, F.J. LONGSTAFFE, J.-F. MILLAIRE Y V.F. VÁSQUEZ SÁNCHEZ.
2013. Carbon and nitrogen isotopic survey of northern peruvian plants: baselines for paleodietary and paleoecological studies. *PLoS One* 8: e53763.
- THORNTON, E.K., S.D. DEFRANCE, J.S. KRIGBAUM Y P.R. WILLIAMS.
2011. Isotopic Evidence for Middle Horizon to 16th Century Camelid Herding in the Osmore Valley, Peru. *International Journal of Osteoarchaeology* 21: 544-567.
- TIESZEN, L.L.
1991. Natural variations in the carbon isotopes of plants: Implications for archaeology, ecology and paleoecology. *Journal of Archaeological Science* 18: 227-248.
1994. Stable isotopes on the Plains: Vegetation analyses and diet determinations. En *Skeletal Biology in the Great Plains: A Multidisciplinary View*, editado por D.W. Owsley y R.L. Jantz, pp. 261-282. Smithsonian Press.
- TIESZEN, L.L. Y M. CHAPMAN.
1992. Carbon and nitrogen isotopic status of the major marine and terrestrial resources in the Atacama Desert of northern Chile. Trabajo presentado en el *First World Congress on Mummy Studies*, Puerto de la Cruz, Islas Canarias, España.
- TIESZEN, L.L., M.M. SENYIMBA, S.K. IMBAMBA Y J.H. TROUGHTON.
1979. The Distribution of C_3 and C_4 Grasses and Carbon Isotope Discrimination along an Altitudinal and Moisture Gradient in Kenya. *Oecologia* 37: 337-350.
- TOWERS, J., M. JAY, I. MAINLAND, O. NEHLICH, Y J. MONTGOMERY.
2011. A calf for all seasons? The potential of stable isotope analysis to investigate prehistoric husbandry practices. *Journal of Archaeological Science* 38: 1858-1868.
- TYKOT, R. H.
2004. Stable Isotopes and Diet: You Are What You Eat. En *Physics Methods in Archaeometry. Proceedings of the International School of Physics "Enrico Fermi"*, editado por M. Martini *et al.*, 433-444. Società Italiana di Fisica. Bologna.
- VIRGINIA, R. A. Y C. C. DELWICHE.
1982. Natural ^{15}N abundance of presumed N_2 -fixing and non- N_2 -fixing plants from selected ecosystems. *Oecologia* 54: 317-325.
- VUILLE, M. Y F. KEIMIG
2004. Interannual variability of summertime convective cloudiness and precipitation in the central Andes derived from ISCCP-B3 data. *Journal of Climate* 17: 3334-3348.
- WHEELER, J. C.
1982. Aging llamas and alpacas by their teeth. *Llama World* 1: 12-17
- YACOBACCIO, H. D.
2007. Andean camelid herding in the South Andes: ethoarchaeological models for archaeozoological research. *Anthropozoologica* 42 (2): 143-154.
- YACOBACCIO, H. D. Y C.M. MADERO.
2001. Ethnoarchaeology of a pastoral settlement

- of the Andean Plateau: An investigation of archaeological scale. En *Ethnoarchaeology of Andean South America*, editado por L. A. Kuznar. Internacional Monographs in Prehistory, Ethnoarchaeological Series 4.
- YACOBACCIO, H.D., C.M. MADERO Y M.P. MALMIERCA.
1998. *Etnoarqueología de Pastores Surandinos*. Grupo Zooarqueología de camélidos. Buenos Aires.
- YACOBACCIO H.D., M.R. MORALES Y C.T. SAMEC.
2009. Towards an isotopic ecology of herbivory in the Puna ecosystem: new results and patterns in Lama glama. *International Journal of Osteoarchaeology* 19: 144-155.
- YACOBACCIO, H.D., C.T. SAMEC Y M.P. CATÁ.
2010. Isótopos estables y zooarqueología de camélidos en contextos pastoriles de la puna (Jujuy, Argentina). En: *Zooarqueología a principios del siglo XXI. Aportes teóricos, metodológicos y casos de estudio*, editado por M.A. Gutiérrez *et al.*, 77-86. Editorial del Espinillo, Buenos Aires.
- ZHOU, J. Y K.M. LAU.
1998. Does a monsoon climate exist over South America? *Journal of Climate* 11: 1020-1040.