

EL PLEISTOCENO DE LA CUENCA DE CALAMA

EVIDENCIAS PALEONTOLÓGICAS Y ARQUEOLÓGICAS

Patricio López Mendoza y Osvaldo Rojas Mondaca
EDITORES



Monografías del Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama N°1



Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama

El Pleistoceno de la Cuenca de Calama. Evidencias Paleontológicas y Arqueológicas

Monografías del Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama

© Patricio López Mendoza y Osvaldo Rojas Mondaca

ISBN 978-956-393-630-8

Santiago de Chile, 2018

Impreso por Gráfica LOM

Impreso en Chile – Printed in Chile

EL PLEISTOCENO DE LA CUENCA DE CALAMA EVIDENCIAS PALEONTOLÓGICAS Y ARQUEOLÓGICAS

Monografías del Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de
Atacama N°1

Patricio López Mendoza y Osvaldo Rojas Mondaca (Editores)



M U S E O

HISTORIA NATURAL Y CULTURAL
DEL DESIERTO DE ATACAMA
CALAMA - CHILE

Autores(as)

Patricio López Mendoza
Osvaldo Rojas Mondaca
Valentina Flores-Aqueveque
Rodrigo Loyola Muñoz
Ismael Martínez Rivera
Isabel Cartajena Fasting

Ilustraciones

Patricio López Mendoza

Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama
Corporación de Cultura y Turismo de Calama
Ilustre Municipalidad de Calama
Codelco, Distrito Norte

En memoria de Paul Maluenda Bolados

ÍNDICE

Palabras iniciales	7
Agradecimientos	9
Prólogo	11
Introducción	13
Objetivos	13
Capítulos	14
Bibliografía	15
Capítulo I. Calama: algunas generalidades	16
Antecedentes geopolíticos	17
Relieve	17
Clima	17
Hidrografía	18
Flora y fauna	19
Antecedentes paleontológicos de Calama y alrededores	19
Bibliografía	22
Capítulo II. El Pleistoceno y el origen de las faunas de América del Sur	25
El Pleistoceno	26
El Gran Intercambio Biótico Americano	29
Edades faunísticas para el Cuaternario de América de Sur	30
Extinciones masivas durante el Pleistoceno	32
Bibliografía	34
Capítulo III. Geología de la cuenca de Calama	39
Introducción	40
Litología	40
Formación Calama (Eoceno inferior a Mioceno inferior)	40
Grupo El Loa	42
<i>Formación Yalquincha (Mioceno temprano-medio)</i>	42
<i>Formación Lasana (Mioceno inferior medio-Mioceno superior temprano)</i>	42
<i>Formación Opache (Mioceno superior-Plioceno superior temprano)</i>	43
<i>Formación Chiquinaputo (Mioceno superior-Plioceno superior temprano)</i>	43
Formación Chiu Chiu (Plioceno superior y Pleistoceno)	43
Ambiente depositacional e historia geológica	44
Condiciones climáticas	45
Bibliografía	46
Capítulo IV. Yacimientos paleontológicos	48
Acerca de los yacimientos paleontológicos	49
Kamac Mayu	50
Betecsa-1	53
Ojo de Opache	55
Yalquincha	55

Río Salado (RSAL)	57
Bibliografía	58
Capítulo V. Bestiario del Pleistoceno de Calama	61
Bestiario y reconstrucción de criaturas extintas	62
Clasificación del mundo natural	64
Bibliografía	65
Capítulo VI: Megatheriidae	66
Introducción	67
<i>Megatherium</i> en Chile: el problema de <i>M. medinae</i>	69
Hallazgos de <i>Megatherium</i> en Chile y cercanos a Calama	72
Bibliografía	74
Capítulo VII. Equidae	79
Introducción	80
Características de ambos géneros	81
Análisis genético	87
Los caballos fósiles en Chile	87
Hallazgos de équidos fósiles en Calama y sus cercanías	89
Bibliografía	89
Capítulo VII. Canidae	95
Introducción	96
Evidencias fósiles de cánidos en Chile	97
El registro de cánidos extintos en Calama	100
Bibliografía	101
Capítulo IX. Macraucheniiidae	105
Introducción	106
Hallazgos de <i>Macrauchenia patachonica</i> en Chile y Calama	112
Bibliografía	112
Capítulo X. Camelidae	116
Introducción	117
El registro de camélidos fósiles en Chile	122
Camélidos fósiles del sector de Calama	123
Bibliografía	126
Capítulo XI. Rheidae	135
Introducción	136
El registro fósil de Rheidae	138
La presencia de Rheidae en Calama	140
Bibliografía	142
Capítulo XI ¿Qué comían?	145
Algunas consideraciones generales sobre la dieta de las especies registradas en Calama	146
¿Qué nos dicen los isótopos estables?	148
Valores isotópicos de carbono y oxígeno en el Desierto de Atacama	149
Carbono	150
Oxígeno	151

El caso de Kamac Mayu y Betecsa-1	153
Resultados	154
Bibliografía	159
Capítulo XIII. El poblamiento humano del Desierto de Atacama centro-sur (21-25° S) durante el Pleistoceno tardío e inicios del Holoceno	165
Introducción	166
Conservación y tafonomía	168
Climas y escenarios ambientales de la transición Pleistoceno-Holoceno	171
Cronología y antigüedad del poblamiento del Norte Grande	174
Modelos y escalas del Poblamiento del Desierto de Atacama	177
Las sociedades costeras Huentelauquén de Atacama centro-sur	178
Los cazadores-recolectores Tuina de la Puna Salada	179
De las tierras altas a la costa: discutiendo la organización social de los grupos humanos durante el poblamiento temprano	183
Bibliografía	189
Capítulo XIX. Reflexiones finales	209
El origen de las faunas del Pleistoceno de Calama	210
Relaciones fauna extinta y humanos en el Desierto de Atacama: la falta de evidencias	211
Palabras finales	214
Bibliografía	214
Glosario	217
Sobre los(as) autores(as)	224

PALABRAS INICIALES

La historia de la vida en la tierra es una materia fascinante y subyugadora; nos entrega los antecedentes de nuestros orígenes y sobre el sitio que ocupamos dentro del enorme universo de la vida. Nuestra perspectiva biológica adquiere nuevos matices con cada descubrimiento o reinterpretación, nos vemos empequeñecidos por los inmensos períodos de tiempo y la infinita diversidad generada por la evolución.

Reconstruir la historia biológica de nuestro planeta le ha significado al ser humano convertirse en un(a) incansable investigador(a). Aparte de los datos genéticos almacenados en cada uno de los organismos existentes, los fósiles son los restos que nos quedan de la historia de especies que desaparecieron hace millones o miles de años. Por lo tanto, son el punto de partida para la reconstrucción sobre la aparición de la vida en los albores del tiempo, es donde contamos con una muestra infinitamente pequeña de los incontables organismos que habitaron el planeta durante casi 4.000 millones de años, y a medida que se van descubriendo más fósiles en mejor estado de conservación, nuestro conocimiento se va completando de fragmento a fragmento.

En estas materias, Calama no ha estado ausente y son cientos los fósiles que guardan sus entrañas, los cuales nos hablan de un pasado remoto, en el cual Calama y su entorno conocieron una geografía muy diferente a la que presenta en la actualidad, como densas vegas con grandes concentraciones de agua, lo que permitió en el Cuaternario albergar una gran gama de mamíferos que se extinguen con el nacimiento del desierto. De esta manera, la presente obra nos ilustra una parte de este singular período y nos invita a profundizar en su conocimiento.

Este trabajo fue realizado con el abnegado apoyo y compromiso de la Corporación de Cultura y Turismo, la Ilustre Municipalidad de Calama y Codelco Distrito Norte, quienes nos permiten llegar con estos antecedentes a la comunidad para la valorización de su territorio, consolidación de su identidad, y un aporte al conocimiento científico del país.

Oswaldo Rojas Mondaza

Codelco y la Corporación de Cultura y Turismo de Calama, suscribieron un convenio de cooperación por cinco años, que busca resguardar el patrimonio cultural de la Provincia el Loa. Por lo mismo y sin dudar, nos sumamos a este interesante trabajo colaborativo que responde a una necesidad que todas y todos tenemos en algún momento de nuestras vidas: conocer más sobre quiénes somos, de dónde venimos y qué lugar ocupamos en el universo. Temas que son relevantes y que están perfectamente abordados en este material, que será de mucha utilidad desde el punto de vista social y educativo.

Un material fascinante que está directamente en línea con los principales objetivos que perseguimos como Distrito Norte de Codelco, en esta búsqueda constante de seguir integrándonos con la comunidad, en todas aquellas acciones que contribuyan a mejorar la calidad de vida de las personas y el desarrollo del territorio. Esto es parte fundamental de nuestros ejes de gestión comunitaria y del Plan Maestro de Sustentabilidad, que mueve los pasos de Codelco desde el punto de vista socio ambiental. Por eso reiteramos nuestro permanente compromiso con el patrimonio local y específicamente, como en este caso, con la protección del patrimonio natural de Calama y de la Provincia de El Loa.

Seguiremos aportando en la puesta en valor del patrimonio para fortalecer este trabajo y así, lograr entre todos(as) que esta publicación logre la trascendencia que amerita y se convierta en un documento de consulta permanente a la hora de conocer más antecedentes sobre nuestra historia.

Agradecemos a la Municipalidad de Calama, a la Corporación de Cultura y Turismo y al profesor Osvaldo Rojas, quienes con su amable invitación nos dieron la posibilidad de hacernos parte de esta iniciativa que, sin duda, refuerza el cariño y compromiso que todos tenemos por nuestra querida tierra loína.

Claudio Flores Álvarez
Gerente de Asuntos Comunitarios y Sustentabilidad
Codelco, Distrito Norte

AGRADECIMIENTOS

Este libro es el resultado del esfuerzo de múltiples colaboradores(as) e instituciones. En particular, Osvaldo Rojas Mondaca, agradece el apoyo y disposición de todos los funcionarios de la Corporación de Cultura y Turismo de Calama, en especial de su Directora Sra. Evelyn Pizarro Peña, a la Ilustre Municipalidad de Calama, representada por su Alcalde Sr. Daniel Augusto Pérez, a Codelco Distrito Norte, en especial al Sr. Leonardo Herrera Valenzuela, Director de Asuntos Comunitarios y Medio Ambiente, y a la Sra. Lilian Rosales Núñez, Jefa de Desarrollo Comunitario, a los funcionarios del Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama, y su unidad de Conservación y Patrimonio, entes fundamentales para la consolidación de la presente iniciativa.

Patricio López Mendoza agradece el apoyo de Elvira Latorre Blanco (a quien dedica además este trabajo), a Beren, Luthien, y Mancha por todo su apoyo y horas de compañía. A Olga Cofré, Mario López Cofré y Oscar López Cofré por su ayuda de años. A la colega Nuriluz Hermosilla (Nawel Consultores) por el apoyo constante a la investigación de los sitios de Kamac Mayu y Betecsa-1, y a todo el equipo que participó en el proceso de excavación y conservación de estos sitios. Un especial agradecimiento al Dr. Javier Gelfo (Museo de La Plata, Argentina) por su valioso aporte en la identificación de los restos de *Macrauchenia patachonica* y por promover el estudio genético de esta especie. A los(as) Dres.(as) María Teresa Alberdi (Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, España) y José Luis Prado (Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires, INCUAPA, Argentina) por la identificación de los restos de *Hippidion saldiasi* de Betecsa-1 y Kamac Mayu, y por patrocinar su datación y análisis isotópico. Al amigo, investigador y explorador del desierto, Paul Maluenda por su importante labor en el estudio paleontológico de la cuenca de Calama y por su apoyo en diversas publicaciones. Una especial dedicación a Roxana Seguel y Donald Jackson por motivar en parte este trabajo. Por último, P. López agradece a la Universidad Internacional SEK-Chile, en particular a la carrera de Arqueología y a la ya desaparecida Facultad de Estudios del Patrimonio Cultural por resguardar el registro fósil de Kamac Mayu y Betecsa-1.

Valentina Flores-Aqueveque agradece a Rodrigo Torres Cartagena y Manuel Torres Flores por su apoyo, compañía y sonrisas matutinas. A la Universidad Santo Tomás por su apoyo y confianza, en especial a la directora de la Escuela de Geología, Carolina Silva. A J. Naranjo, R. Paskoff, N. Blanco, T. Jordan, G. May, y a todos(as) los geólogos(as) que han trabajado en el estudio de la Cuenca de Calama, por su importante aporte al conocimiento de nuestro territorio.

Ismael Martínez Rivera agradece a Nuriluz Hermosilla, por la oportunidad de monitorear las obras del proyecto Nueva Calama y su colaboración en la dirección

de las labores de rescate de Kamac Mayu. A Osvaldo Rojas, por su colaboración durante todos estos años. A Codelco, al MUHNCAL y al Área de Patrimonio Natural del CMN por los esfuerzos en la recuperación del patrimonio paleontológico de Calama. Especial aprecio y agradecimientos a Lilian Rosales Núñez (Codelco Distrito Norte), por su gran gestión en la recuperación y puesta en valor de la colección de Kamac Mayu y Betecsa 1. Al amigo Paul Maluenda por su gran afán explorador.

Rodrigo Loyola agradece a los colegas Wilfredo Faúndez, Benjamín Ballester y Rodrigo Lorca por su amabilidad en compartir material fotográfico. A Isabel Cartajena y Gabriela Bravo por sus comentarios y revisiones.

Por último, Isabel Cartajena Fasting agradece a las siguientes instituciones que colaboraron en el estudio de los fósiles de camélidos de Kamac Mayu: Museo de La Plata (Argentina), Musée d'Histoire Naturelle Paris (Francia), Staatssammlung für Anthropologie und Paläoanatomie (Alemania), Zoologische Staatssammlung de Múnich (Alemania), Zoologisches Museum de Berlín (Alemania) y Natural History Museum de Londres (Inglaterra).

PRÓLOGO

Patricio López Mendoza y Osvaldo Rojas Mondaca

La presente obra estaba pensada inicialmente para alumnos(as) de cursos avanzados de enseñanza media y universitaria de las distintas instituciones educativas de la Comuna de Calama. Sin embargo, durante su desarrollo, nos vimos en la necesidad de redactar e ilustrar los distintos capítulos redireccionando nuestros esfuerzos para un público más amplio, tanto especializado como potenciales interesados(as) que dan sus primeros pasos en la paleontología y arqueología del Pleistoceno del Calama.

Desde su inauguración, el Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama (MUHNCAL) con el apoyo de la Corporación de Cultura y Turismo de Calama y la Ilustre Municipalidad de Calama ha proclamado como objetivos el resguardar y difundir el patrimonio natural, arqueológico y antropológico de Calama y alrededores, concibiendo para esto un arduo trabajo de décadas de conservación y restauración, museográfico y actividades de divulgación sobre todo en colegios, institutos, liceos, centros de educación técnica y universidades.

Múltiples han sido los proyectos enfocados a cumplir estos objetivos. Para el Área de Paleontología del MUHNCAL, el desarrollo de una exposición permanente que abarca toda la historia evolutiva de las especies que habitaron la zona hace millones de años atrás, pasando por la elaboración de un museo virtual de parte de las colecciones del museo mediante su reconstrucción digital y tridimensional (www.fosiles3d.cl) y el actual proyecto de conservación y puesta en valor de las colecciones de los yacimientos paleontológicos de Kamac Mayu y Betecsa-1, reflejan algunos de estos avances y una incesante inquietud por el pasado de la Comuna de Calama. Pero estos avances no son suficientes. Si tan sólo consideramos que el presente libro aborda el registro de los últimos 2.5 millones de años en un área cuyas evidencias paleontológicas datan de por lo menos 245 millones de años, nos queda un vacío bastante grande por llenar. Es en este vacío, en donde se concentrarán y dirigirán nuestros esfuerzos, congregando a investigadores(as) a escribir y sintetizar una historia de estudios científicos que, si bien lleva décadas de avances en el Desierto de Atacama, requiere de una constante actualización.

Con este libro, además, el MUHNCAL inicia sus series monográficas destinadas a abordar algunas de las temáticas que el museo expone en sus vitrinas. Más importante aún, mediante estas monografías, el MUHNCAL comienza una fase dedicada también a la investigación. La necesidad de proteger nuestro patrimonio cultural y natural junto al devenir del desarrollo científico en Chile, son actualmente parte de una misma apuesta. Los científicos tienen un mandato de la misma

sociedad para proteger y divulgar sus investigaciones, pero además de proteger sus objetos de estudio para que futuras generaciones amplíen el conocimiento con nuevas metodologías de investigación *ad hoc* a un Estado que debe renovar y promover el crecimiento científico como parte inherente de un real desarrollo. Un ambiente tan frágil como el Desierto de Atacama, expuesto a una incesante explotación minera, sensible a los cambios climáticos de los que somos testigos, o la cada vez menor presencia de culturales ancestrales, nos invitan a acelerar nuestros esfuerzos en documentar, conocer e interactuar con un verdadero paraíso para todo tipo de disciplinas científicas.

Por último, pero no menos importante, muchos(as) son los que han apoyado las actividades del MUHNCAL y a la Corporación de Cultura y Turismo de Calama a lo largo de estos años, fomentando el crecimiento de sus colecciones y en el caso del museo, el número de ejemplares de su biblioteca. Durante todos estos años de apoyo, el Área de Paleontología tuvo a un representante único e irremplazable, el Sr. Paul Maluenda Bolados. Explorador del desierto, apasionado por los fósiles y las historias que estos nos cuentan, entregó toda una vida por lo que consideró una misión, el develar la antigua historia natural de Calama. Su inesperada partida, recorriendo estas tierras en busca de nuevos yacimientos paleontológicos, fue un duro golpe que dejó un profundo vacío en sus amigos(as), pero también motivó el no decaer y duplicar nuestros esfuerzos. Esta obra está dedica a nuestro querido amigo Paul.

INTRODUCCIÓN

Patricio López Mendoza y Osvaldo Rojas Mondaca

Objetivos del libro

El presente libro agrupa principalmente diversos artículos publicados durante las últimas décadas referidos a las evidencias de vertebrados fósiles del Pleistoceno de Calama y alrededores. No obstante, no sólo recopila datos ya publicados, sino que es una puesta al día del estudio taxonómico de las evidencias paleontológicas conocidas hasta la fecha, junto a una integración y discusión de las evidencias arqueológicas reconocidas para el Pleistoceno tardío del gran Desierto de Atacama.

Como toda obra que tiene por objetivo el sintetizar hallazgos paleontológicos y en parte arqueológicos, nace en estricto sentido incompleta. Esto se debe a que, por definición, el descubrimiento busca develar lo que está oculto y casi con seguridad gran parte del registro paleontológico de la cuenca de Calama y de otras áreas del actual territorio chileno se encuentran sin descubrir. El auge de la investigación paleontológica en las últimas décadas en Chile ha significado un enorme avance, así como la colaboración con especialistas extranjeros que han aportado conocimientos únicos y una comparación que va más allá de nuestras fronteras físicas y políticas, acorde a relaciones e historias evolutivas comunes. En este marco, la paleontología del Pleistoceno de Calama ha experimentado un desarrollo más interdisciplinario, apoyando el estudio taxonómico de los fósiles registrados, su análisis genético y su contextualización temporal.

Pero para descubrir hay que imaginar. La imaginación nos lleva a decenas de miles de años atrás a un oasis de Calama con un paisaje completamente distinto al actual, con ambientes que alternaban fases más secas con otras más húmedas, y con animales totalmente distintos a los actuales. La analogía con la sabana africana con sus grandes mamíferos como cebras, jirafas, antílopes, rinocerontes, búfalos, elefantes y carnívoros es típica para los animales y ambientes del Pleistoceno de América. Pese a esto, los esfuerzos realizados por este equipo y colaboradores(as) nos conducen a reconstrucciones más acordes a nuestras realidades y apegadas a evidencias únicas en el desierto más árido del mundo. Así, mamíferos de largas extremidades y posiblemente dotados de una gran trompa, caballos de cuerpos pequeños pero robustos, camélidos de patas estilizadas y perezosos gigantes, rondaban el Desierto de Atacama durante el Pleistoceno, desapareciendo hace aproximadamente 10.000 años antes del presente. Este periodo coincide además con la llegada de los primeros humanos, colonizando a lo largo del tiempo, salares, quebradas y oasis, llegando a domesticar camélidos y plantas, además de unir grandes distancias a través de rutas y caravanas.

Durante el Pleistoceno, grandes masas de hielo cubrieron, sobre todo en el hemisferio norte, las latitudes más altas de la Tierra. Estas fases glaciales estuvieron intercaladas por periodos interglaciales con climas similares a los actuales y que para la zona del Desierto de Atacama significaron notables cambios. La cuenca de Calama fue un antiguo lago de origen exorreico cuyas descargas provenían de los ríos Loa y Salado que, durante el Pleistoceno, alimentaban sus aguas a partir de las grandes masas de hielo de las altas cumbres. Esta cuenca alcanzó sus máximos niveles de agua dulce durante fases de recesión de los glaciares y niveles más bajos durante fases de máxima extensión de estos mismos glaciares (Ochsenius 1986). Y donde hay agua, hay vida...

A lo largo del Pleistoceno y sobre todo a fines de esta época, aproximadamente el 80% de los mamíferos terrestres se extinguieron en América del Sur. El actual Desierto de Atacama no estuvo ajeno a este proceso, aconteciendo un importante cambio de su biota animal y vegetal a fines del Pleistoceno y principio del Holoceno. De animales que alcanzaron las varias toneladas de peso se transitó al guanaco como el gran mamífero de esta parte del mundo. Así, esta publicación tiene por objetivos abordar el registro de mamíferos y aves registrados en sedimentos del Pleistoceno de Calama y sus alrededores. Cuestiones como el estatus taxonómico de este registro como sus implicancias paleoecológicas, son elementos centrales y fueron abordados considerando un público general como especializado, al igual que la información arqueológica de fines del Pleistoceno e inicios del Holoceno.

Capítulos

Este libro está ordenado en catorce capítulos. Estos capítulos se relacionan a temáticas como la geología, taxonomía de faunas extintas, y arqueología. Concebimos no sólo a los animales y a su ambiente como indisolubles de los paisajes pleistocénicos, ya que incorporamos a nuestra especie y su arribo al Desierto de Atacama como un elemento más de estos paisajes hasta iniciado el Holoceno.

En el Capítulo I (Calama: algunas generalidades), se entrega una pincelada general de Calama, sus datos geopolíticos, climáticos, relieve, flora, fauna, y los antecedentes paleontológicos generales conocidos hasta la fecha.

En relación con el Capítulo II (El Pleistoceno y origen de las faunas de América del Sur), se define el gran marco geológico, ambiental y ecológico denominado Pleistoceno y los orígenes de la fauna sudamericana en esta época.

Por su parte, el Capítulo III (Geología de la cuenca de Calama) se aborda el marco geológico de Calama durante los últimos 2.5 millones de años y a grandes rasgos, el marco paleoambiental para el Pleistoceno.

En cuanto al Capítulo IV (Yacimientos paleontológicos), se detalla la información de los principales yacimientos paleontológicos del Pleistoceno de Calama, junto a su información estratigráfica y cronológica.

El Capítulo V (Bestiario del Pleistoceno de Calama), nos conduce a cómo los científicos organizan el mundo natural y a la forma de reconstruir animales extintos.

Los Capítulos VI, VII, VIII, XIX, X, y XI abordan, describen y discuten las evidencias fósiles de los animales extintos de la cuenca. De esta manera, se describen las características de los fósiles registrados hasta la fecha y que provienen de yacimientos paleontológicos de la antigua cuenca datados hacia el Pleistoceno, junto a sus clasificaciones taxonómicas respectivas y sus relaciones con otras evidencias del cono sur de América.

Por su parte, en el Capítulo XII (¿Qué comían?) se discuten antecedentes referidos a la dieta de parte del conjunto fósil, en particular del sitio Kamac Mayu. Para esto, se recurrió al análisis de isótopos estables, el cual permite mediante una aproximación física y química entender la dieta y aspectos paleoecológicos de las distintas especies registradas.

En el Capítulo XIII (El poblamiento humano del Desierto de Atacama centro-sur [21-25° S] durante el Pleistoceno tardío e inicios del Holoceno) nos adentramos a las evidencias de los primeros hombres y mujeres que llegaron al Desierto de Atacama a fines del Pleistoceno. La llegada de nuestra especie trajo consigo una serie de revoluciones tecnológicas y son contemporáneos a grandes cambios ambientales que fueron transformando el paisaje ecológico y que derivaron en escenarios únicos que nuestros antepasados tuvieron que afrontar.

Por último, en el Capítulo XIV (Reflexiones finales) se realiza el ejercicio de discutir algunos puntos no tratados previamente y proponer futuras vías de investigación. Este es un trabajo que, como señalamos anteriormente, nace incompleto y por tanto deja abierto el continuar con las investigaciones.

Esperamos que esta obra, que inaugura las *Monografías del Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama*, sea el inicio de nuevas andanzas científicas para un remozado museo. Esa será nuestra obligación y misión para los próximos años.

Bibliografía

Ochsenius, C. 1986. La Glaciación Puna durante el Wisconsin, desglaciación y máximo lacustre en la transición Wisconsin-Holoceno y refugios de megafauna postglaciales en la Puna y Desierto de Atacama. *Revista de Geografía Norte Grande* 13: 29-58.

CAPÍTULO I



CALAMA: ALGUNAS GENERALIDADES

Patricio López Mendoza y Osvaldo Rojas Mondaca

Antecedentes geopolíticos

Calama ($22^{\circ} 28'00''\text{S}$ - $68^{\circ} 55'00''\text{O}$) es una de tres comunas de la Provincia del Loa, junto a Ollagüe y San Pedro de Atacama. Esta provincia, ubicada en la Segunda Región de Antofagasta entre los 21° y los 26° S aproximadamente, posee una extensión de 42.473 km^2 y limita entre la denominada Depresión Intermedia y los límites internacionales de Bolivia y Argentina en la Cordillera de los Andes. La ciudad y comuna de Calama es la capital de la Provincia del Loa. Localizada a los 2.400 msnm y edificada sobre un extenso oasis, Calama es considerada como la *Capital Minera de Chile* puesto que es una de las ciudades pilares de la minería chilena, sobre todo por la explotación de cobre, azufre, ulexita, entre otros.

Relieve

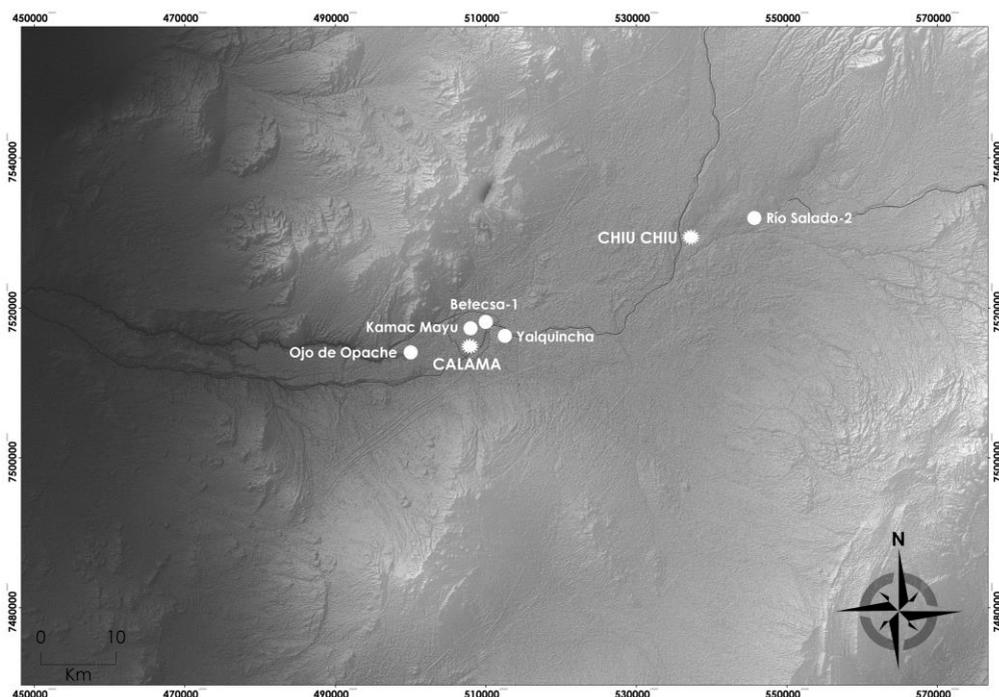
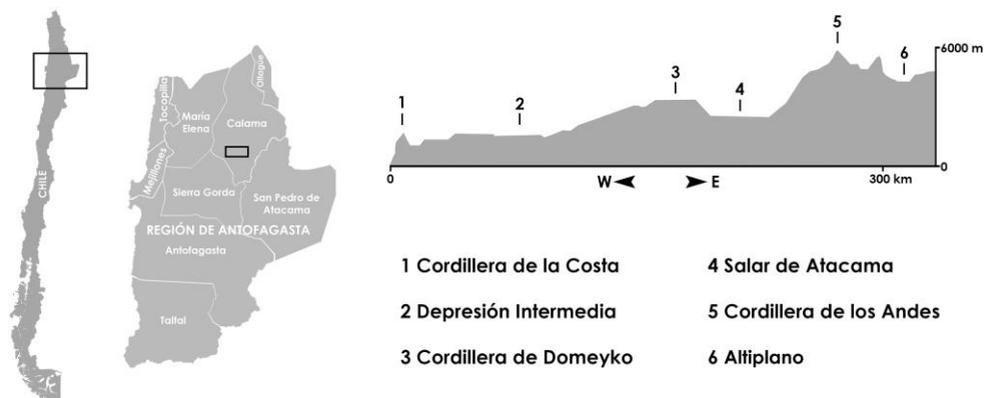
En la Provincia del Loa, la Precordillera se emplaza entre los 2.000 y 3.000 msnm mientras que el Altiplano se localiza entre los 4.100 y 4.300 msnm . El cordón precordillerano de Domeyko se ubica cerca de la ciudad de Calama y posee una altura promedio de 3.500 msnm , descendiendo hacia la Depresión Intermedia (Ramírez y Pincheira-Donoso 2005). En particular, la Comuna de Calama conecta la Depresión Central de la Pampa del Tamarugal y el Salar de Atacama. Hacia el occidente de la comuna destaca la zona precordillerana con una altura máxima de 4.589 msnm (Cerro Poquis). Entre esta zona precordillerana y el macizo andino, el río Loa se une con el Salado formando la denominada Depresión del Loa Superior, mientras que al sur y representada por la llamada Pampa de Moctezuma, se forma la gran Fosa Prealtiplánica.

Clima

El Desierto de Atacama es considerando en base a su temperatura como humedad, el más árido del mundo. Entre los 2.000 a 3.000 msnm el clima dominante es el Desértico-Frío con escasas precipitaciones y temperaturas que promedian al año 12°C . Por sobre los 3.000 msnm , el clima corresponde a Tundra por efecto de la altura, con lluvias que caen entre noviembre y marzo debido al denominado *Invierno Boliviano*, el que se origina por masas de aire provenientes de la región del Amazonas durante la estación lluviosa. Este fenómeno, se produce principalmente en El Altiplano de la Cordillera de los Andes. Durante el verano, las temperaturas medidas para Calama llegan hasta los 28°C en verano y 23°C en invierno, llegando la temperatura más baja en esta última estación a los de -10°C .

Hidrografía

El río Loa abarca un área aproximada de 33.570 km², siendo la mayor hoya hidrográfica y más larga de Chile con una longitud cercana a los 440 km (Ramírez y Pincheira-Donoso 2005). La cuenca hidrográfica del Loa es de carácter exorreica y nace a los pies de los grandes nevados cordilleranos, uniéndose a la altura de Chiu Chiu con el río Salado el cual aporta una gran salinidad a las aguas del Loa. El río Salado, con una longitud de 80 km y superficie de 2.210 km², recibe aportes en su curso medio de los ríos Toconce y Caspana, y alimenta una serie de vegas cercanas a las localidades de Caspana, Ayquina y Toconce.



Ubicación de los yacimientos paleontológicos y relieve de la Región de Antofagasta. Figura realizada por Renata Gutiérrez

Flora y Fauna

Calama y sus alrededores están modelados por dos escenarios o marcos ecológicos; en primer lugar, el *Desierto Interior* que abarca el margen occidental hasta los aproximadamente 3.000 msnm y en segundo lugar el *Altiplano*, el cual cubre alturas coronadas por cumbres que superan los 5.500 msnm. La vegetación presente en el Desierto Interior es escasa sobre todo en las yermas planicies, sobreviviendo principalmente cactáceas, lo mismo que la fauna, destacando una fauna poco diversa y abundante de arácnidos, reptiles e insectos. La barrera desértica restringe la distribución de especies disminuyendo la riqueza de todo el conjunto, afectando además los patrones comunitarios (Villagrán *et al.* 1983, Veloso y Núñez 1998). En las zonas de oasis la diversidad de plantas y animales es mucho mayor, destacando en el caso de las primeras, representantes de las familias Poaceae, Typhaceae, Fabaceae y Solanaceae, mientras que en relación con la fauna destacan una gran diversidad de aves como la *Fulica gigantea* (tagua), *Nothoprocta perdicaria perdicaria* (perdiz), *Parabuteo unicinctus unicinctus* (peuco), *Bubo virginianus magellanicus* (tucúquere), paseriformes (aves cantoras de tamaño pequeño), *Metriopelia* spp. (colúmbidas), caradriformes, entre otras; mamíferos como roedores representados por *Abrocoma cinerea* (ratón chinchilla), *Chinchilla chinchilla* (chinchilla), *Lagidium viscacia* (vizcacha), *Ctenomys* spp. (tucu-tucu), *Abrothrix* spp. (lauchas andinas), entre otras especies; cánidos como *Lycalopex culpaeus* (zorro culpeo) y *Lycalopex griseus* (zorro gris), y en los alrededores de la ciudad de Calama camélidos como el guanaco (*Lama guanicoe*), además de llamas (*Lama glama*). A este registro faunístico se unen reptiles como *Liolaemus* spp. (lagartijas), *Microlophus theresioides* (corredor del desierto), y anfibios (anuros) de la Familias Bufonidae y Leptodactylidae (Ramírez y Pincheira-Donoso 2005).

La historia filogenética de los vertebrados de la actual Provincia del Loa se encuentra fuertemente influenciada por el levantamiento abrupto de la Cordillera de los Andes hace aproximadamente 13 millones de años y por los cambios climáticos acaecidos a fines del Pleistoceno (Ramírez y Pincheira-Donoso 2005).

Antecedentes paleontológicos de Calama y alrededores

Como señalan Ramírez y Pincheira-Donoso (2005), la actual Provincia del Loa ha experimentado una serie de drásticas modificaciones a lo largo de su evolución geológica. Hace 400 millones de años, el actual desierto era parte de enormes territorios marinos epicontinentales que limitaban con las actuales fronteras de Bolivia y Argentina por el este y hasta Ollagüe por el norte, mares que permanecieron activos por millones de años.

Calama y sus alrededores son zonas ricas en yacimientos paleontológicos de distintas edades geológicas (ver Biese 1961, Baeza 1976, 1979, Chong 1973, 1976, 1977, Gasparini y Chong 1977, Casamiquela 1980, Vargas 2000, Desojo 2003, Vicente 2006,

Alberdi *et al.* 2007, Rubilar-Rogers y Vargas 2008, Blanco y Tomlinson 2009, Cartajena *et al.* 2010, López *et al.* 2010, López y Rojas 2011, Rubilar-Rogers *et al.* 2017, entre otros). Exceptuando los sitios estudiados en el presente libro, una pequeña revisión de antecedentes indica evidencias fósiles que parten desde el Triásico en adelante. Al respecto, en zonas cercanas a la actual Calama, a una distancia aproximada de 68 km de esta ciudad, en los depósitos jurásicos de la quebrada Sajasa se descubrieron los restos del cocodrilo marino *Metriorhynchus casamiquelai*, el que poseía aletas como extremidades, con aleta caudal y sin una coraza de placas, dentro un ambiente dominado además por ammonites, bivalvos y gastrópodos (Gasparini y Chong 1977, Ramírez y Pincheira-Donoso 2005). Cercano al área de este hallazgo, específicamente en la quebrada Cherejara (Sierra del Medio), fueron descubiertos los restos de *Metriorhynchus westermanni* en depósitos del Jurásico medio (Gasparini *et al.* 2008). Estos hallazgos de restos fósiles de cocodrilos marinos principalmente en la Cordillera de Domeyko representan uno de los depósitos fosilíferos más relevantes del antiguo bloque continental de *Gondwana* (Gasparini *et al.* 2000). Así mismo, evidencias de Ammonoidea como *Reineckeia*, *Rasenia (Prorasenia) sp.*, *Simaspidoceras sp.*, *Aulacosphinctoide* del Caloviano Superior (Jurásico, 140-160 millones de años) y de *Perisphinctes sp.* del Oxfordiano (Jurásico, 150 millones de años) han sido reportadas para el sector de Sierra de Varas (ver Chong 1973, 1976, 1977, Ramírez y Pincheira-Donoso 2005, Vicente 2006, entre otros).

Ahora bien, una de las zonas más relevantes a nivel paleontológico y localizada a tan solo 30 km al suroeste de la ciudad de Calama, corresponde a Cerritos Bayos. En esta localidad, el trabajo desarrollado por Walter Biese en la década del 60 y por Luis Baeza en la década de los 70 definieron las facies marinas del Jurásico de Cerritos Bayos. Estas unidades fueron clasificadas en el sector Occidental, Central y Oriental de la secuencia marina (Biese 1961, Baeza 1976, 1979). Sobre este punto, Biese (1961) describe los siguientes eventos geológicos y sus respectivas evidencias fósiles:

Triásico (210 hasta 245 millones de años atrás): algas de tipo silicosas.

Liásico (Jurásico, 199.6 a 175.6 millones de años atrás): En el Liásico inferior, las evidencias corresponden a *Arietites* (Cephalopoda, Arietitidae), *Schlotheimia* (Cephalopoda, Schlotheimiidae), *Lithotrochus* (Gastropoda, Trochidae), *Rhynchonella* (Rhynchonellata, Rhynchonellidae), *Trigonia* (Trigoniida, Trigoniidae), entre otros registros, además de peces primitivos de la clase Cyclostomi, que se caracterizan por no poseer mandíbulas como las lampreas. Durante el Liásico medio, el registro dominante corresponde a *Pentacrinites* (Echinodermata, Isocrinidae), *Terebratulula* (Rhynchonellata, Terebratulidae), *Serpula* (Poychaeta, Serpulidae), entre otros moluscos. Por último, para el Liásico Superior las evidencias fósiles corresponden a *Nautilus* (Cephalopoda, Nautilidae), *Lytoceras* (Cephalopoda, Lytoceridae), *Spiriferina* (Rhynchonellata, Spiriferinidae), entre otras evidencias.

Aaleniano (Jurásico, 175.6 hasta 171.6 millones de años atrás): Restos de *Ichthyosaurus* (Ichthyosauria, Ichthyosauridae) y restos de Belemnoides (Cephalopoda).

Bajociano (Jurásico, 171.6 hasta 167.7 millones de años atrás): Restos de *Teleosaurus* (Sauropsida, Teleosauridae), moluscos, equinodermos, braquiópodos, lamelibranchios, espongiarios, entre otros.

Calloviano (Jurásico, 164.7 hasta 161.2 millones de años atrás): Para el Calloviano Inferior destacan restos de *Ichthyosaurus*, *Plesiosaurus* (Sauropsida, Plesiosauridae), *Nautilus*, Belemnoides, Megalosauridae, *Lepidotes* (Actinopterygii, Semionotidae), *Kosmoceras* (Cephalopoda, Kosmoceratidae), entre otros registros. Por su parte, para el Calloviano Superior destacan restos de *Reineckeia* (Cephalopoda, Reineckeidae), *Oppelia* (Cephalopoda, Oppeliidae), *Macrocephalites* (Cephalopoda, Macrocephalitidae), y restos de Ichthyosauridae.

Oxfordiano (Jurásico, 161.2 hasta 155.7 millones de años atrás): Por último, para este periodo se incluyen restos de *Ichthyosaurus*, *Plesiosaurus*, *Lepidotes*, *Macrocephalites*, *Kosmoceras*, *Oppelia*, entre otras evidencias fósiles.

Por otra parte, Baeza (1976) define 3 ciclos sedimentarios marinos en Cerritos Bayos:

Primer Ciclo: Transgresión marina del Sinemuriense medio (196-189 millones de años) hasta la regresión Batheniense (168 millones de años).

Segundo Ciclo: Transgresión marina en el Calloviense (166 millones de años inferior hasta depósitos de evaporitas en el Kimmeridgiense inferior (157 millones).

Tercer Ciclo: Se desarrolla en el Kimmeridgiense-Titoniense (152 millones de años) y corresponde a lutitas no fosilíferas en una cuenca reducida. Con este tercer ciclo finalizan las facies marinas y se inicia un ciclo sedimentario y volcanismo cretácico.

Otra localidad relevante y cercana a la actual ciudad de Calama, corresponde a la Formación Moctezuma de cronología Jurásica, específicamente del Sinemuriense medio (196-189 millones de años) hasta el Toarciense inferior (182 millones de años), conformada por conglomerados, lutitas areniscas y calizas (Pérez y Levi 1961). Entre las faunas registradas en esta Formación se encuentran *Hildoceras* sp., *Lucina* sp., *Trigonia* sp., *Astarte* sp., *Panopea* sp., *Rinchonella* sp., *Terebratula* sp., *Lopha* sp., *Montlivaltia* sp., *Weyla alata*, *Pecten textorius*, entre otras.

Hacia el este de Calama, en el denominado cerro Quimal cerca de la Cordillera de Domeyko, en 1970 la geóloga María Angélica Fortty descubrió partes de un esqueleto incompleto de un reptil aetosáurido descrito por Rodolfo Casamiquela, quien lo bautiza con el nombre de *Chilenosuchus forttyae* y el que fue recuperado de

depósitos del Triásico (Casamiquela 1980, Desojo 2003, Rubilar-Rogers y Vargas 2008, Rubilar-Rogers *et al.* 2017). Además, de cerro Quimal provienen también los restos de uno de los ejemplares más antiguos de silesáurido (Rubilar-Rogers *et al.* 2013). Por su parte, en el sector de El Abra, al noreste de Calama, Vargas *et al.* (2000) describen materiales de Titanosauridae del Cretácico superior, clasificado posteriormente por Kellner *et al.* (2001) como *Atacamatitan chilensis*. Por último, en depósitos del Cenozoico (66 millones de años atrás), en el sector de Cerro La Cruz a 4 km al noroeste de Calama, se reconocieron evidencias de gastrópodos clasificados como *Chilina angusta* (Chiliniidae), *Littoridina* (Hydrobiidae) y *Tropicorbis* (Planorbidae) (Biese 1961).

Bibliografía

Alberdi, M.T., J.L. Prado, P. López, R. Labarca e I. Martínez. 2007. *Hippidion saldiasi* Roth, 1899 (Mammalia, Perissodactyla) en el Pleistoceno tardío de Calama, norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 157-171.

Blanco, N. y A. Tomlinson. 2009. *Carta Chiu-Chiu, Región de Antofagasta. Escala 1:50.000*. Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile, Serie Geológica Básica 117, Santiago.

Cartajena, I., P. López e I. Martínez. 2010. New camelid (Artiodactyla: Camelidae) record from the late Pleistocene of Calama (Second Region, Chile): a morphological and morphometric discussion. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27(2): 197-212.

Baeza, L. 1976. *Geología de Cerritos Bayos y área adyacentes entre los 22° 30'-22° 45' Lat. S y los 68° 55'-69° 25' Long. W, II Región de Antofagasta, Chile*. Memoria de Título, Universidad del Norte, Departamento de Geociencias, 155 pp. Antofagasta.

Baeza, L. 1979. Distribución de facies sedimentarias marinas en el Jurásico de Cerritos Bayos y zonas adyacentes, Norte de Chile. 2° Congreso Geológico Chileno, *Actas* 3: H45-H61, Arica.

Biese, W. 1961. *El Jurásico de Cerritos Bayos*. Universidad de Chile, Instituto de Geología, 19, 61 pp., Santiago.

Casamiquela, R. 1980. Nota sobre restos de un reptil aetosauroideo (Thecodontia, Aetosauria) de Quimal, Cordillera de Domeyko, Antofagasta. Prueba de la existencia del Neotriásico continental en los Andes del Norte de Chile. En *Actas del Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, No. 2*, y *Congreso Latinoamericano de Paleontología, No. 1*, pp.135-142. Buenos Aires, Argentina.

Chong, G. 1973. *Reconocimiento geológico del área Catalina-Sierra de Varas y estratigrafía del Jurásico del Profeta*. Tesis doctoral, Departamento de Geología, Universidad de Chile, 294 pp., Santiago.

Chong, G. 1976. El sistema jurásico en la Cordillera de Domeyko (Chile) entre 24°30' y 25°30' de latitud sur. En *Actas del 2º Congreso Latinoamericano de Geología N°2*, pp. 765-785, Caracas, Venezuela.

Chong, G. 1977. Contribution to the knowledge of the Domeyko Range in the Andes of Northern Chile. *Geologische Rundschau* 66(2): 374-404.

Desojo, J. 2003. Redescrición del aetosaurio *Chilenosuchus forttae* Casamiquela (Diapsida: Arcosauria): presencia de Triásico continental en el Norte de Chile. *Revista Geológica de Chile* 30(1): 53-63.

Gasparini, Z. y G. Chong. 1977. *Metriorhynchus casamiquelai* n. sp. (Crocodylia, Thalattosuchia), a marine crocodile from the Jurassic (Callovian) of Chile, South America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 153(3): 431-464.

Gasparini, Z., P. Vignaud y G. Chong. 2000. The Jurassic Thalattosuchia (Crocodyliformes) of Chile: a paleo-biogeographic approach. *Bulletin de la Société Géologique de France* 171(6): 657-664.

Gasparini, Z., A. Paulina-Carabajal y G. Chong. 2008. Un nuevo espécimen de cocodrilo marino del Jurásico Medio del norte de Chile: revalidación de *Metriorhynchus westermanni* (Crocodyliformes: Metriorhynchidae). *Revista Geológica de Chile* 35(2): 335-346.

Kellner, A., D. Rubilar-Rogers, A. Vargas y M. Suárez. 2011. A new titanosaur sauropod from the Atacama Desert, Chile. *Anais de Academia Brasileira de Ciências* 83(1): 211-219.

López, P., O. Rojas, P. Mansilla, L. Olivares e I. Martínez. 2010. Mamíferos extintos del Pleistoceno de la Cuenca de Calama (Segunda Región, Chile). Viejas colecciones y nuevos hallazgos. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 17: 1-15.

López, P. y O. Rojas. 2011. Extinct Fauna from the Calama-Chiu-chiu Basin (North Arid Chile): taphonomic and archaeological relevance in the Late Pleistocene. *Current Research in the Pleistocene* 28: 170-173.

Pérez, E. y B. Levi. 1961. Relación estratigráfica entre la Formación Moctezuma y el granito subyacente, Calama, Provincia de Antofagasta, Chile. Instituto de Ingenieros de Minas de Chile. *Revista Minerale* 16(74): 39-48.

Ramírez, G. y D. Pincheira-Donoso. 2005. *Fauna del Altiplano y Desierto de Atacama*. Phrynosaura Ediciones, Calama, Chile.

Rubilar-Rogers, D. y A. Vargas. 2008. Vertebrados terrestres del Mesozoico en Chile: estado del conocimiento y perspectivas. En *Actas del I Simposio de Paleontología en Chile*, D. Rubilar-Rogers, A. Vargas y C. Gunstein (eds.), pp. 83-86, Santiago, Chile.

Rubilar-Rogers, D., M. Ezcurra, R. Irmis, J. Desojo, S. Soto, A. Vargas y R. Otero. 2013. A silesaurid (Archosauria: Dinosauriformes) from the Triassic of the Atacama Desert, Chile. *Society of Vertebrate Paleontology, Supplement to the online Journal of Vertebrate Paleontology*: 202.

Rubilar-Rogers, D., S. Soto, A. Vargas y R. Otero. 2017. *Dinosaurios de Chile. Pasado y presente*. Sur Ciencia, Santiago, Chile.

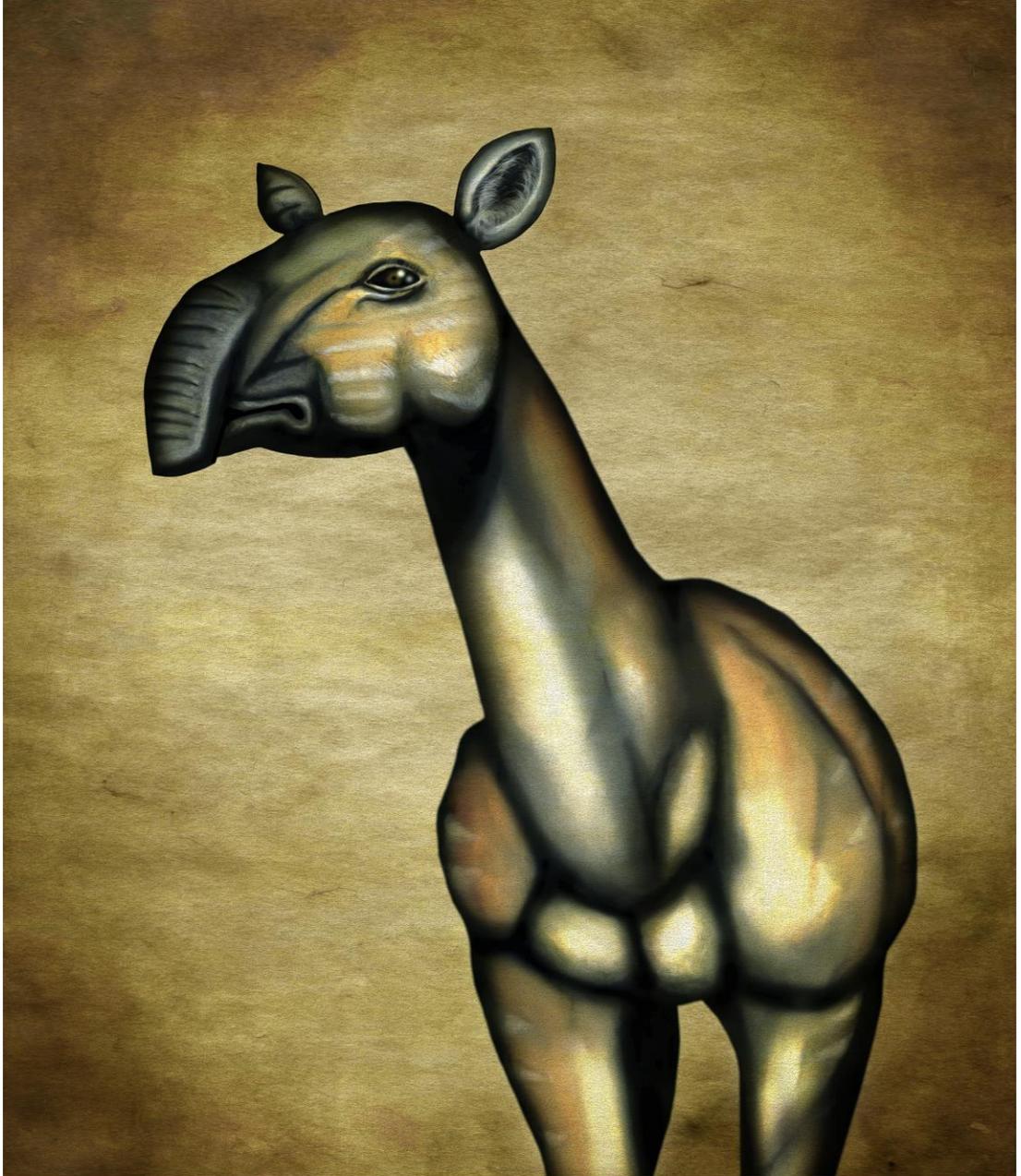
Vargas, A., A. Kellner, G. Chong, D. Rubilar y M. Suárez. 2000. New sauropod dinosaur from the Atacama Desert, Northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology, Supplement* 20(3): 75A.

Veloso, A. y H. Núñez. 1998. Inventario de especies de fauna de la Región de Antofagasta (Chile) y recursos metodológicos para almacenar y analizar información de biodiversidad. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 555-559.

Vicente, J. 2006. Dynamic paleogeography of the Jurassic Andean basin: pattern of regression and general considerations of main features. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 61(3): 408-437.

Villagrán, C., M. Kalin-Arroyo y C. Marticorena. 1983. Efectos de la desertización en la distribución de la flora andina de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 56: 137-157.

CAPÍTULO II



EL PLEISTOCENO Y EL ORIGEN DE LAS FAUNAS DE AMÉRICA DEL SUR

Patricio López Mendoza y Valentina Flores-Aqueveque

El Pleistoceno

El término Cuaternario fue acuñado por el francés Julián Desnoyers en 1829 y engloba dos grandes épocas geológicas, el Pleistoceno y el Holoceno. El Pleistoceno se inicia hace aproximadamente 2.58 millones de años hasta los 10.000 años antes del presente y acontece posteriormente al denominado Plioceno y precede al actual Holoceno. El Pleistoceno ha sido dividido secuencialmente de la siguiente forma:

Pleistoceno temprano: 2.588.000 - 781.000 años antes del presente.

Pleistoceno medio: 781.000 - 126.000 años antes del presente.

Pleistoceno tardío: 126.000 - 10.000 años antes del presente.

Otra subdivisión del Cuaternario corresponde a los Estadios Isotópicos Marinos de Oxígeno (EIO). Los registros isotópicos de oxígeno se obtuvieron a través del análisis de foraminíferos planctónicos obtenidos en perforaciones oceánicas en el Caribe (Emiliani 1955), complementados por Shackleton (1969) a partir del porcentaje de Oxígeno 18 en las valvas de moluscos. Ambas fuentes de información fueron usadas para crear una columna estratigráfica climática a nivel global con alrededor de 18 fases frías y 19 fases templadas a cálidas.

Para el caso específico del Pleistoceno, una de las divisiones realizadas corresponde a las *Edades* o *Pisos Geológicos*, en donde las primeras son unidades geocronológicas que representan el tiempo que dura un piso geológico el que, a su vez, se compone de estratos continuos que representan los últimos 542 millones de años. Esta división corresponde a:

Gelasiense: Comienza hace 2.588.000 y termina hace 1.806.000 millones de años atrás.

Calabriense: Inicia hace 1.806.000 a 781.000 años atrás. Se considera a este piso junto al Gelasiense como parte del Pleistoceno temprano.

Ioniense: Este piso comienza hace 781.000 años hasta los 126.000 años atrás.

Tarantiense: Por último, este piso o edad comienza hace 126.000 hasta los 11.784 años atrás.

Eón	Era	Período	Época	Millones de años	Eventos	
Fanerozoico	Cenozoico	Cuaternario	Holoceno	0,012	Final de la Edad de Hielo	
			Pleistoceno	2,588	Glaciaciones, evolución humana y extinción de la megafauna	
		Neógeno	Plioceno	5,332	Formación del Istmo de Panamá. Aparición del <i>Australopithecus</i>	
			Mioceno	23,030	Reglaciación de la Antártida. Deseccación del Mediterráneo	
		Paleógeno	Oligoceno	33,9 ± 0,1	Familias modernas de plantas y animales. Orogenia alpina	
			Eoceno	55,8 ± 0,2	Colisión entre India y Asia. Extinción de final del Eoceno	
	Paleoceno		65,5 ± 0,3	Continentes de aspecto actual		
	Mesozoico	Cretácico		145,5 ± 4	Extinción masiva del Cretácico-Terciario. Primitivos mamíferos placentarios	
		Jurásico		199,6 ± 0,6	Primeras aves, primeras plantas con flores y marsupiales	
		Triásico		251 ± 0,4	Extinción masiva del Jurásico-Triásico. Primeros dinosaurios	
	Paleozoico	Pérmico		299 ± 0,8	Extinción masiva del Pérmico-Triásico. Formación de Pangea	
		Carbonífero	Pensilvaniense	318,1 ± 1,3	Primeros reptiles. Bosque de helechos	
			Misisipiense	359,2 ± 2,5	Árboles grandes primitivos	
		Devónico		416 ± 2,8	Primeros anfibios	
Silúrico			443,7 ± 1,5	Primeras plantas terrestres fósiles		
Ordovícico			488,3 ± 1,7	Extinción masiva del Ordovícico-Silúrico		
Proterozoico	Neoproterozoico	Ediacárico		635	Formación del supercontinente Pannotia	
		Criogénico		850	Tierra bola de nieve	
		Tónico		1000	Fósiles de acritarcos	
	Mesoproterozoico	Esténico		1200	Formación del supercontinente Rodinia	
		Ectásico		1400	Posibles fósiles de algas rojas	
		Calmínico			Expansión de los depósitos continentales	
	Paleoproterozoico	Estáterico			Posible primer eucariota	
		Orosírico		2050	Atmósfera oxigenada	
		Riásico		2300	Glaciación Huroniana	
		Sidérico		2500	Gran oxidación	
	Arcaico	Neoarcaico			2800	Fotosíntesis oxigénica
		Mesoarcaico			3200	Primera glaciación
		Paleoarcaico			3600	Inicios de la fotosíntesis anoxigénica y primeros fósiles y estromatolitos
		Eoarcalco			3800	Primeras células Primer supercontinente, Vaalbará
Hadeico	Ímbrico			3850	Término del bombardeo de meteoritos	
	Nectárico			3920	Grandes impactos en la Luna	
	Grupo Basin			4150	Primeras células auto-replicantes	
	Críptico			4570	Formación de la Tierra	

Cuadro geológico detallando las fechas de eones, eras, períodos, épocas y principales eventos a lo largo de la historia de la tierra

En América del Sur, en particular para el área andina, los procesos geológicos y ambientales más relevantes corresponden a las glaciaciones y el vulcanismo. Sin embargo, las glaciaciones son procesos que se inician antes del Cuaternario. Por ejemplo, los Andes patagónicos fueron sometidos a varios períodos glaciales desde el Mioceno, las cuales se repitieron durante el Plioceno y Pleistoceno (Mercer y Stutter 1982, Rutter *et al.* 2012). Las *Glaciaciones* del Pleistoceno definen a distintas fases de

expansión de campos de hielo, que trajeron como consecuencia la formación de lagos, cambios en el nivel del mar, cambios en las elevaciones de la corteza terrestre, y otros más. Las reducciones en algunos periodos de las capas de hielo durante periodos más cálidos se llaman *Interglaciares*.

Los principales periodos glaciares definidos para la segunda mitad del Pleistoceno de Europa fueron cuatro, y recibieron su nombre a partir de los afluentes más importantes del río Danubio. Esta división para Europa occidental tiene su origen en el trabajo de Penck y Brückner (1901-1909) en los Alpes. Cada glaciación a su vez se divide en estadios afines a la posición del glaciar. Estas glaciaciones e interglaciaciones corresponden a:

Glaciación Würm: Inicia hace 70.000 años hasta los 12.000 años atrás aproximadamente (Mélières y Marécha, 2015). En América del Norte se conoce como glaciación de *Wisconsin*. En América del Sur, los principales sectores que estuvieron cubiertos de nieve correspondieron a la Cordillera de Los Andes hasta la Cordillera Oriental de la actual Colombia.

Interglaciación Riss-Würm: Ocurrida entre 120.000 y 75.000 años atrás. Conocida como *Sangamoniense* en América del Norte y *Eemiense* en el norte de Europa. Representa a una fase de clima templado, es decir, fue más húmeda y cálida que el clima actual.

Glaciación Riss: Esta larga glaciación data entre 170.000 y 120.000 años atrás. En América del Norte es conocida como *Illinoiana*.

Interglaciación Mindel-Riss: Este periodo interglacial, conocido como *Yarmouth* en América del Norte, corresponde a una fase de clima moderno que aconteció entre 230.000 y 170.000 años atrás.

Glaciación Mindel: La Glaciación Mindel es conocida en América del Norte como *Kansas*, y ha sido datada entre 480.000 y 230.000 años atrás aproximadamente.

Interglaciación Günz-Mindel: Conocida en América del Norte como Interglacial *Aftoniense*, corresponde a un periodo ocurrido entre 600.000 y 480.000 años atrás aproximadamente, de clima muy similar al actual.

Glaciación Günz: Se inicia hace 800.000 años atrás aproximadamente. En América del Norte se denomina Glaciación de *Nebraska*. Es la primera de las glaciaciones del Pleistoceno.

En Chile, se han identificado cuatro glaciaciones durante el Pleistoceno y, de acuerdo con Porter (1981), se denominan desde la más antigua a la más reciente de la siguiente forma:

Glaciación de Caracol: También conocida como *Glaciación Tegualda*. Se produce hace 680.000 a 500.000 años atrás aproximadamente y es cercana a la Glaciación Würm. Es también coincidente con la denominada Glaciación Puna en el sector de Atacama en los Andes (Ochsenius 1986).

Glaciación del Río Llico: Acaecida durante el Pleistoceno medio, hace 480.000 a 340.000 años atrás aproximadamente. Es concordante con la Glaciación Kansas de América del Norte y Mindel de Europa.

Glaciación Santa María: Es cercana a la Glaciación Illinois de América del Norte y Riss en Europa. Se produjo durante el Pleistoceno medio, entre 260.000 y 130.000 años atrás aproximadamente.

Glaciación de Llanquihue: Se produce en el sur de Chile, entre los 75.000 y 14.500 años atrás aproximadamente. Es coherente con la Glaciación Wisconsin de América del Norte y Würm de Europa.

Además, entre los 12.700 a 11.500 años atrás aproximadamente, acontece el evento denominado *Dryas Reciente* (*Younger Dryas* en inglés), el cual representa a una fase de enfriamiento abrupto del clima que interrumpe la tendencia general al calentamiento en el Atlántico Norte durante la última deglaciación. Esta fase ha sido bien caracterizada para el oeste de Europa y Groenlandia.

El gran Intercambio Biótico Americano

América del Sur y del Norte estuvieron separadas por más de 65 millones de años. Esta separación permitió que, para cada subcontinente, diversas especies en aislamiento evolucionaran y se diversificarán hasta por los menos 3 o 2.5 millones de años. Durante estas fechas se instauró definitivamente el denominado Istmo de Panamá que permitió la unión entre América del Norte y del Sur, separando además los océanos Pacífico y Atlántico (Marshall *et al.* 1984, Woodburne 2010, Coates y Stallard 2013, Cione *et al.* 2015). A partir de este puente natural se dio una serie de migraciones de especies que transitaron de norte a sur y viceversa, lo cual es conocido como el *Gran Intercambio Biótico Americano* o *Great American Biotic Interchange* (GABI). Este intercambio de faunas trajo consigo cambios notables en las ecozonas *Neotropical* (América del Sur hasta los trópicos de América del Norte) y la *Neártica* (la mayor parte de América del Norte). Previo al GABI, ocurrieron otros eventos de dispersión entre ambos subcontinentes como el *Intercambio Biótico Americano Temprano* (IBAT), con intercambios de faunas previas al Plioceno que fueron de carácter esporádicos, logrando algunos mamíferos colonizar América del Norte y del Sur con relativo éxito (Woodburne 2010, Chávez 2016).

Durante el GABI, los animales que migraron desde América del Norte fueron carnívoros como úrsidos, cánidos y félidos, perisodáctilos como équidos y tapires,

tayasuidos, camélidos, cérvidos, gonfotéridos, mustélidos, varios tipos de roedores entre ellos cricétidos, prociónidos, entre otros; mientras que desde América del Sur hacia América del Norte migraron notoungulados, armadillos, gliptodontes, pampaterios, perezosos terrestres, gliptodontes, cávidos, entre otros taxones. Este proceso de intercambio faunístico fue gradual y con varias migraciones que se han dividido en 4 grandes episodios, el primero acontecido hace 2.600.000 a 2.400.000 años atrás y está asociado a la llegada de gonfotéridos, équidos cánidos y algunos mustélidos a América del Sur, y de dasipódidos y eretizónidos a América del Norte. Durante el segundo episodio, hace 1.8 millones de años atrás, llegan a América del Sur carnívoros como el tigre dientes de sable, osos, junto a herbívoros como algunas especies de tapires, ciervos y camélidos, mientras que de sur a norte migraron representantes de mirmecofágidos. El tercer pulso ocurrió hace 1.000.000 a 800.000 años atrás con el arribo de nuevas especies de ciervos, pecaríes y felinos a América del Sur, y del paso de didélfidos al norte. Por último, hace aproximadamente 125.000 años atrás ingresan a América del Sur, lobos, coatíes, nutrias, entre otras especies (Woodburne 2010).

Interesante resulta que los clados de América del Norte fueron más exitosos que los de América del Sur. Recientemente esta asimetría en el intercambio, sobre todo de mamíferos, se ha explicado por una susceptibilidad diferencial a la depredación de los taxones de ambos subcontinentes, siendo mucho más exitosos los que habitaron América del Sur (Faurby y Svenning 2016).

Edades faunísticas para el Cuaternario de América del Sur

A partir de las evidencias estratigráficas, cronológicas y faunísticas de la Región Pampeana de la Provincia de Buenos Aires, Argentina, y en parte de algunos yacimientos de Bolivia, se definieron las denominadas *Edades Mamíferos* (Cione y Tonni 1995a, 1995b, 1995c). En estricto sentido, una Edad Mamífero corresponde a una *Biozona*, o, mejor dicho, a un estrato o conjunto de estratos caracterizados por la presencia de ciertas especies. Como señalan Bobe *et al.* (2004), el uso de estas edades a escala continental es problemático, pero son útiles para entender de mejor manera la evolución faunística a lo largo del Cuaternario del cono sur de Sudamérica. Estas edades, denominadas en inglés *South American Land Mammals Ages* (SALMAs) tienen una correlación estratigráfica con la *Tabla Cronoestratigráfica Internacional* y evidentemente con los depósitos cuaternarios de Calama. Sin embargo, para fines prácticos, en el presente texto evitaremos su aplicación, enfatizando el uso de épocas geológicas y dataciones radiométricas, aunque para hacer referencia a la antigüedad de algunas especies se recurrirá a estas edades.

Una primera propuesta de secuencia de pisos agrupadas en unidades cronoestratigráficas o formaciones, proviene del naturalista argentino Florentino Ameghino (ver Ameghino 1889, 1908, 1914, entre otros trabajos). Esta propuesta fue aceptada por posteriores investigadores con algunos cambios y correcciones

(Kaglievich 1930, 1934, Pascual *et al.* 1965, Marshall y Sempere 1993, Cione y Tonni 1995a, 1995b, 1995c, 2015). Las Edades Mamíferos para el Pleistoceno hasta el Holoceno corresponden a las siguientes:

Marplatense: Previamente denominada *Uquiense* abarca desde el Plioceno tardío hasta el Pleistoceno temprano, es decir, de 3 a 1.2 millones de años atrás. El Uquiense fue definido en la Quebrada de Humahuaca, Provincia de Jujuy, Argentina. La edad Marplatense se divide a su vez en tres subedades: *Barrancalobense*, *Vorohuense* y *Sanandresense*, las cuales están representadas por faunas como *Platygonus scagliai* (Artiodactyla, Tayassuidae), *Akodon (Akodon) lorenzii* (Rodentia, Cricetidae), y *Ctenomys chapadmalensis* (Rodentia, Ctenomyidae). Durante esta edad aparecen las primeras evidencias de Camelidae y de úrsidos.

Ensenadense: Corresponde al Pleistoceno temprano a medio y abarca desde los 1.2 millones a 400.000 años atrás. Cione y Tonni (1995c) señalan que la Edad Ensenadense está biogeográficamente sustentado en la zona de *Tolypeutes pampaeus-Daedicuroides* (Cingulata, Dasypodidae), y su taxón guía corresponde a *Mesotherium cristatum* (Notoungulata, Mesotheriidae). Deschamps (2005) incluye al *Bonaerense* (Pleistoceno medio) dentro del Ensenadense. El Bonaerense está representado por su taxón guía *Megatherium americanum* (Pilosa, Megatheriidae), mientras que según Cione y Tonni (1995c) esta especie representa al Lujanense inferior.

Bonaerense: El límite inferior se sitúa entre los 400.000 a 126.000 años (Pleistoceno medio), y está definido por la biozona de *Megatherium americanum*, mientras que, en una etapa inicial de esta Edad, el taxón guía corresponde a *Ctenomys kraglievichi* (Rodentia, Ctenomyidae)

Lujanense: El Lujanense tiene sus límites entre los 126.000 hasta los 8.500 años, siendo su localidad tipo el sector del río Luján en la Provincia de Buenos Aires. Como se describió anteriormente, Cione y Tonni (1995c) señalan que el Lujanense inferior está representado por *Megatherium americanum* (Pilosa, Megatheriidae) mientras que *Equus (Amerhippus) neogeus* representa al Lujanense superior. También se ha agregado a *Macrauchenia patachonica* (Litopterna, Macrauchenidae) como representante de esta Edad (Cione y Tonni 1999).

Platense: Por último, la Edad Platense se extiende desde los 8.500 hasta los 1.500 años y abarca principalmente al Holoceno. Esta Edad está representada por los sedimentos del Miembro Río Salado de la Formación Luján, por los sedimentos de la parte superior de la Formación Postrera y la parte superior de la Formación Lobería (Cione y Tonni 1995c). De acuerdo con Deschamps (2005), *Ozotoceros bezoarticus* (Artiodactyla, Cervidae) es el taxón guía de esta Edad, mientras que Cione y Tonni (1995c) indican a *Lagostomus maximus* (Rodentia, Chinchillidae).

Extinciones masivas durante el Pleistoceno

Como señalamos en la Introducción, cerca del 80% de la fauna del Pleistoceno de América del Sur desapareció en un fenómeno denominado *Evento de Extinción del Cuaternario Tardío* o *Late Quaternary Extinction Event* en inglés (LQE) (Martin y Klein 1984). Este fenómeno de extinción afectó principalmente a especies de megamamíferos (más de 1.000 kg) y de otros grandes mamíferos (más de 44 kg), desapareciendo por completo los enormes xenartros como perezosos y armadillos gigantes, los équidos nativos, algunas especies de camélidos, la totalidad de los notoungulados (*Toxodon* y *Nesodon*), gonfotéridos (*Cuvieronius*, *Stegomastodon*, entre otros), litopternos (*Macrauchenia patachonica* por ejemplo), algunos felinos (*Smilodon* por ejemplo), grandes cánidos, úrsidos, entre otras especies. Tal extinción supone la pérdida de aproximadamente 50 géneros y sus causas han sido objeto de intensivos estudios por especialistas de diversos campos de investigación. Coincide en parte, con la llegada de las primeras poblaciones humanas al continente. Por lo mismo, nuestra especie ha sido propuesta como una de las principales culpables en la extinción de algunos animales para fines del Pleistoceno. Múltiples son las hipótesis referentes a estas extinciones, las que pueden reseñarse en tres grandes escenarios: el ya mencionado impacto que tuvieron las primeras poblaciones humanas, cambios climáticos en la transición glaciario-interglaciario o bien la combinación de ambos (ver Martin 1967, 1973, 1975, Long y Martin 1974, Borrero 1977, 1997, Martin y Klein 1984, Markgraf 1985, Martin 1990, Lessa y Fariña 1996, Haynes 2002, Cione *et al.* 2003, Barnosky *et al.* 2004, 2016, Barnosky y Lindsey 2010, Martin y Steademan 1999, Alroy 2001, Metcalf *et al.* 2016, Villavicencio *et al.* 2016, entre otros trabajos).

Como señalan Alberdi y Prado (2004), las extinciones pueden clasificarse en dos tipos: (1) *extinciones de fondo*, que se observan de un modo más o menos continuo a lo largo de un registro geológico, involucrando pocas especies, y (2) *extinciones en masa*, que acontecen en un intervalo relativamente corto de tiempo geológico y que afectan a especies presentes en un rango ecológico y biogeográfico amplio. Esta última es la que se aplica para el caso de las extinciones acaecidas durante el Pleistoceno tardío de América del Sur.

Ahora bien, una de las primeras hipótesis, propuesta por el arqueólogo estadounidense Paul Martin apuntó a la acción humana en la extinción de la megafauna. Este investigador planteó un modelo que señalaba que un reducido grupo de cazadores que ingresó al continente americano vía Alaska hacia aproximadamente 11.700 años antes del presente inició una caza intensiva de presas de norte a sur, alcanzando el extremo más austral de América del Sur cerca de los 10.500 años antes del presente (Martin 1973, 1975). Esta hipótesis, denominada por Martin como *Blitzkrieg* o hipótesis de *Sobrematanza* (*Overkill* en inglés), enfatizaba que el proceso fue producto de la intensificación de la caza dentro de un lapso corto de tiempo. Junto a esto, para Martin (1967) la extinción de la megafauna no es consistente con los cambios climáticos debido a que el mayor número de animales

desaparecidos se dio en América del Norte y del Sur junto a Australia, continentes poblados inicialmente por *Homo sapiens sapiens* a fines del Pleistoceno. Junto a esto, la extinción fue un fenómeno que se dio más bien en grandes animales terrestres y no marinos (Martin 1967).

Otros modelos que siguen parte de los lineamientos de Martin señalan que la llegada de nuestra especie al continente americano y la consecuente caza de especies claves mayores a una tonelada de peso trajo consigo un consecuente cambio en los ambientes, lo que tuvo efecto directo sobre otras especies (Owen-Smith 1999, Haynes 2002). Así mismo, se ha señalado que la intervención humana fue una suerte de golpe o remate final a poblaciones en franco decaimiento por los cambios climáticos al término del Pleistoceno (Marshall *et al.* 1984).

En relación con las hipótesis sobre la extinción de la megafauna por causas ambientales y ecológicas, éstas son diversas y en muchos casos poseen una misma base o hipótesis de trabajo. Por ejemplo, Guthrie (1984) planteó que el cambio en la diversidad y la estacionalidad de plantas durante el Pleistoceno tardío afectó directamente a las poblaciones de herbívoros de gran tamaño a través de una deficiencia en la calidad y cantidad de forraje. Graham y Lundelius (1984) sostienen que un *stress* nutricional generado por los cambios rápidos en las comunidades de plantas fue la principal causa de las extinciones finipleistocénicas. De la mano de estas hipótesis se ha planteado que los cambios climáticos durante el Pleistoceno tardío trajeron consigo la desaparición de hábitats mientras que otros se distribuyeron de manera marginal, lo que tuvo como efecto cambios en la distribución de los animales y generando, además, nuevas competencias que previamente no existían entre algunos herbívoros, operando un proceso de selección de una especie por sobre otra (Guilday 1967). La hipótesis de cambio climático fue relacionada también a los hábitos de apareamiento de animales de gran talla. Especies más grandes tienden a tener periodos de gestación más largos. Sin embargo, en ambientes en proceso de cambio, la estacionalidad también cambia y por ende los periodos de apareamiento de algunas especies, aumentando el riesgo de extinción por una menor tasa de natalidad (Slaughter 1967, Kiltie 1984).

Tanto la hipótesis climática como la acción humana como causas de las extinciones masivas del Pleistoceno son consideradas actualmente como parte de un mismo fenómeno y estudiada a partir de múltiples evidencias (Koch y Barnosky 2006, Villavicencio *et al.* 2016). Por ejemplo, Villavicencio *et al.* (2016) para la Región de Última Esperanza en Patagonia chilena y a partir de un cruce de fechados de Carbono 14 tomados directamente sobre huesos de taxones extintos junto a dataciones arqueológicas, información polínica y paleoclimática, concluyen que los humanos causaron la extinción de los megacarnívoros como *Smilodon* (tigres dientes de sable) y *Panthera onca mesembrina* (jaguar patagónico) al competir y *requisar* las presas (herbívoros) que estos carnívoros consumían. Una segunda opción es la caza de estos carnívoros para hacer la región más segura para los humanos, o bien

la combinación de ambos escenarios (Villavicencio *et al.* 2016). Especies como *Hippidion saldiasi*, *Lama cf. owenii* y milodontinos desaparecen del registro en concordancia con los cambios de vegetación desencadenados por los cambios climáticos del Pleistoceno tardío (Villavicencio *et al.* 2016). Por lo mismo, al menos en esta región patagónica, las extinciones masivas se deberían a causas concurrentes. Dicho fenómeno de extinción no es posible de evaluar en detalle para el Desierto de Atacama debido principalmente a lo escaso de dataciones directas sobre huesos y por los complejos procesos involucrados en la formación de los sitios paleontológicos y arqueológicos, aún no comprendidos a cabalidad.

Bibliografía

Alberdi, M.T. y J.L. Prado. 2004. *Caballos fósiles de América del Sur. Una historia de tres millones de años*. Investigaciones arqueológicas y paleontológicas del Cuaternario Pampeano (INCUAPA), Olavarría.

Alroy, J. 2001. A multispecies overkill simulation of the end-Pleistocene megafaunal mass extinction. *Science* 292: 1893-1896.

Ameghino, F. 1914 (1876). Ensayos de un estudio de los terrenos de transporte cuaternarios de la Provincia de Buenos Aires. En *Obras Completas y Correspondencia Científica de Florentino Ameghino* 2: 53-137.

Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas Academia Nacional de Ciencias, Córdoba* 6: 1-1027.

Ameghino, F. 1908. Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapadmalán. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 10(10): 343-428.

Barnosky, A. y E. Lindsey. 2010. Timing of Quaternary megafaunal extinction in South America in relation to human arrival and climate change. *Quaternary International* 217(1): 10-29.

Barnosky, A., P. Koch, R. Feranec, D. Wing y A. Shabel. 2004. Assessing the causes of Late Pleistocene extinctions on the continents. *Science* 306(5693): 70-75.

Barnosky, A., E. Lindsey, N. Villavicencio, E. Bostelmann, E. Hadly, J. Wanket y C. Marshall. 2016. Variable impact of late-Quaternary megafaunal extinction in causing ecological state shifts in North and South America. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(4): 856-861.

Bobbe, R., A. Behrensmeyer y G. Carrasco. 2004. Paleoclima y evolución faunística en el Plio-Pleistoceno de África y América del Sur. *Ameghiniana* 41(4): 641-649.

Borrero, L. 1977. La extinción de la megafauna: su explicación por factores concurrentes. La situación en Patagonia Austral. *Anales del Instituto de la Patagonia* 8: 81-93

Borrero, L. 1997. The extinction of the megafauna. A supra-regional approach: America, Eastern Asia, Pacific. *Anthropozoologica* (25-26): 209-216.

Chávez, M. 2016. El origen de la fauna sudamericana moderna: de Gondwana al Gran Intercambio Americano. En *El sitio Pilauco Osorno, Patagonia Noroccidental de Chile*, M. Pino (ed.), pp. 47-74. Universidad Austral de Chile, Valdivia.

Cione, A. y E. Tonni. 1995a. Chronostratigraphy and "Land Mammal Ages" in the Cenozoic of southern South America: principles, practices, and the "Uquian" problem. *Journal of Paleontology* 69: 135-159.

Cione, A. y E. Tonni. 1995b. Los estratotipos de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. *Ameghiniana* 32: 369-374.

Cione, A. y E. Tonni. 1995c. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico Superior. En *Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos 5 millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*, M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.), pp. 49-74. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid.

Cione, A. y E. Tonni. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the Pampean area, Argentina. En *Quaternary vertebrate paleontology in South America*, E. Tonni y A. Cione (eds.), pp. 23-51. A. A. Balkema, Rotterdam.

Cione, A., E. Tonni y L. Soibelzon. 2003. The broken zig-zag: late Cenozoic large mammal and tortoise extinctions in South America. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 5(1): 1-19.

Cione, A., G. Gasparini, E. Soibelzon, L. Soibelzon y E. Tonni. 2015. *The Great American Biotic Interchange: a South American perspective*. Springer, Dordrechtm.

Coates, A. y R. Stallard. 2013. How old is the Isthmus of Panama? *Bulletin of Marine Science* 89: 801-813.

Deschamps, C. 2005. Bio-cronoestratigrafía de mamíferos del Cenozoico tardío en el sudoeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 42(4): 733-750.

Emiliani, C. 1955. Pleistocene temperatures. *Journal of Geology* 63: 538-578.

Faurby, S. y J-C. Svenning. 2016. The asymmetry in the Great American Biotic Interchange in mammals is consistent with differential susceptibility to mammalian predation. *Global Ecology and Biogeography* 25(12): 1443-1453.

Graham, R. y E. Lundelius. 1984. Coevolutionary disequilibrium and Pleistocene extinction. En *Quaternary extinction: a prehistoric revolution*, P. Martin y R. Klein (eds.), pp. 223-249. University of Arizona Press, Tucson.

Guilday, J. 1967. Differential extinction during Late-Pleistocene and recent times. En *Pleistocene extinctions: the search for a cause*, P. Martin y H. Wright (eds.), pp. 121-140. Yale University Press, New Haven.

Guthrie, R. 1984. Mosaics, allelochemicals and nutrients. An ecological theory of late Pleistocene megafaunal extinctions. En *Quaternary extinctions: A prehistoric revolution*, P. Martin y R. Klein (eds.), pp. 259-298. University of Arizona Press, Tucson.

Haynes, G. 2002. The catastrophic extinction of North American mammoths and mastodonts. *World Archaeology* 33(3): 391-416.

Kaglievich, L. 1930. La Formación Friaseana del río Frías, río Fénix, Laguna Blanca, etc. y su fauna de mamíferos. *Physis* 10: 127-161.

Kaglievich, L. 1934. *La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapdmalal, deducidas de su comparación con las que precedieron y sucedieron*. Siglo Ilustrado, Montevideo.

Kiltie, R. 1984. Seasonality, gestation time, and large mammal extinctions. En *Quaternary extinctions: a prehistoric revolution*. P. Martin y R. Klein (eds.), pp. 299-314. University of Arizona Press, Tucson.

Koch, P. y A. Barnosky. 2008. Late Quaternary extinctions: state of the debate. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 215-250.

Lessa, E. y R. Fariña. 1996. Reassessment of extinction patterns among the late Pleistocene mammals of South America. *Palaeontology* 39: 651-662.

Long, A. y P. Martin. 1974. Death of american ground sloths. *Science* 186: 638-640.

Markgraf, V. 1985. Late Pleistocene faunal extinctions in southern Patagonia. *Science* 288: 1110-1112.

Marshall, L. y T. Sempere. 1993. Evolution of the Neotropical Cenozoic land mammal fauna in its geochronologic, stratigraphic and tectonic context. En *Biological*

relationships between Africa and South America, P. Goldblatt (ed.), pp. 339-392. Yale University Press, New Haven.

Marshall L., A. Berta, R. Hoffstetter, R. Pascual, O. Reig, M. Bombin y A. Mones. 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Paleovertebrata, Mémoire Extraordinaire*: 1-76.

Martin P. 1967. Prehistoric overkill. En *Prehistoric extinctions: the search for a cause*, P. Martin y Jr. Wright (eds), pp- 75-120. Yale University Press, New Haven.

Martin, P. 1973. The discovery of America. *Science* 179: 969-74.

Martin, P. 1975. Paleolithic players on the American stage: man's impact on the Late Pleistocene megafauna. En *Arctic and Alpine environments*, J. Ivés y R. Barry (eds.), pp. 669-700. Methuen and Co. Ltd., Londres.

Martin, P. 1990. 40,000 years of extinctions on the "planet of doom". *Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology* 82(1): 187-201.

Martin, P. y R. Klein. 1984. *Quaternary extinctions: a prehistoric revolution*. University of Arizona Press, Tucson.

Martin, P. y D. Steadman. 1999. Prehistoric extinctions on islands and continent. En *Extinctions in near time: causes, contexts and consequences*, R. MacPhee (ed.), pp. 17-50. Kluwer Academic/Plenum, Nueva York.

Mélières, M.A. y C. Marécha. 2015. *Climate change: past, present, and future*. Wiley-Blackwell, Chichester.

Mercer, J. y J. Sutter. 1982. Late Miocene-earliest Pliocene glaciation in southern Argentina: implications for global ice-sheet history. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 38 (3-4): 185-206.

Metcalf, J., C. Turney, R. Barnett, F. Martin, S. Bray, J. Vilstrup, L. Orlando, R. Salas-Gismondi, D. Loponte, M. Medina, M. De Nigris, T. Civalero, P. Fernández, A. Gasco, V. Duran, K. Symour, C. Otaola, A. Gil, R. Paunero, F. Prevosti, C. Bradshaw, J. Wheeler, L. Borrero, J. Austin y A. Cooper. 2016. Synergistic roles of climate warming and human occupation in Patagonian megafaunal extinctions during the Last Deglaciation. *Science Advances* 2(6): e1501682.

Ochsenius, C. 1986. La Glaciación Puna durante el Wisconsin, desglaciación y Máximo Lacustre en la transición Wisconsin-Holoceno y refugios de megafauna postglaciales en la Puna y Desierto de Atacama. *Revista de Geografía Norte Grande* 13: 29-58.

Owen-Smith, N. 1999. The interaction of humans, megaherbivores, and habitats in the Late Pleistocene extinction event. En *Extinctions in near times. Causes, contexts and consequences. Advances in vertebrate paleobiology*, R. MacPhee (ed.), pp. 57-69. Kluwer Academic/Plenum Publishers, Nueva York.

Pascual, R., E. Ortega Hinojosa, D. Gondar y E. Tonni. 1965. Las edades del Cenozoico mamífero de la Argentina, con especial atención a aquéllas del territorio Bonaerense. *Anales Comisión Investigaciones Buenos Aires* 6: 165-193.

Penck, A. y E. Brückner. 1901-1909. *Die Alpe nim Eiszeitalter*. 3 Bände, Leipzig.

Porter, S. 1981. Pleistocene Glaciation in the southern Lake District of Chile, *Quaternary Research* 16: 263-292.

Rutter, N., A. Coronato, K. Helmens, J. Rabassa y M. Zárate. 2012. *Glaciations in North America from the Miocene to the Last Glacial Maximun. Comparison, linkages and uncertainties*. Springer Briefs in Earth Systems Sciences, Nueva York.

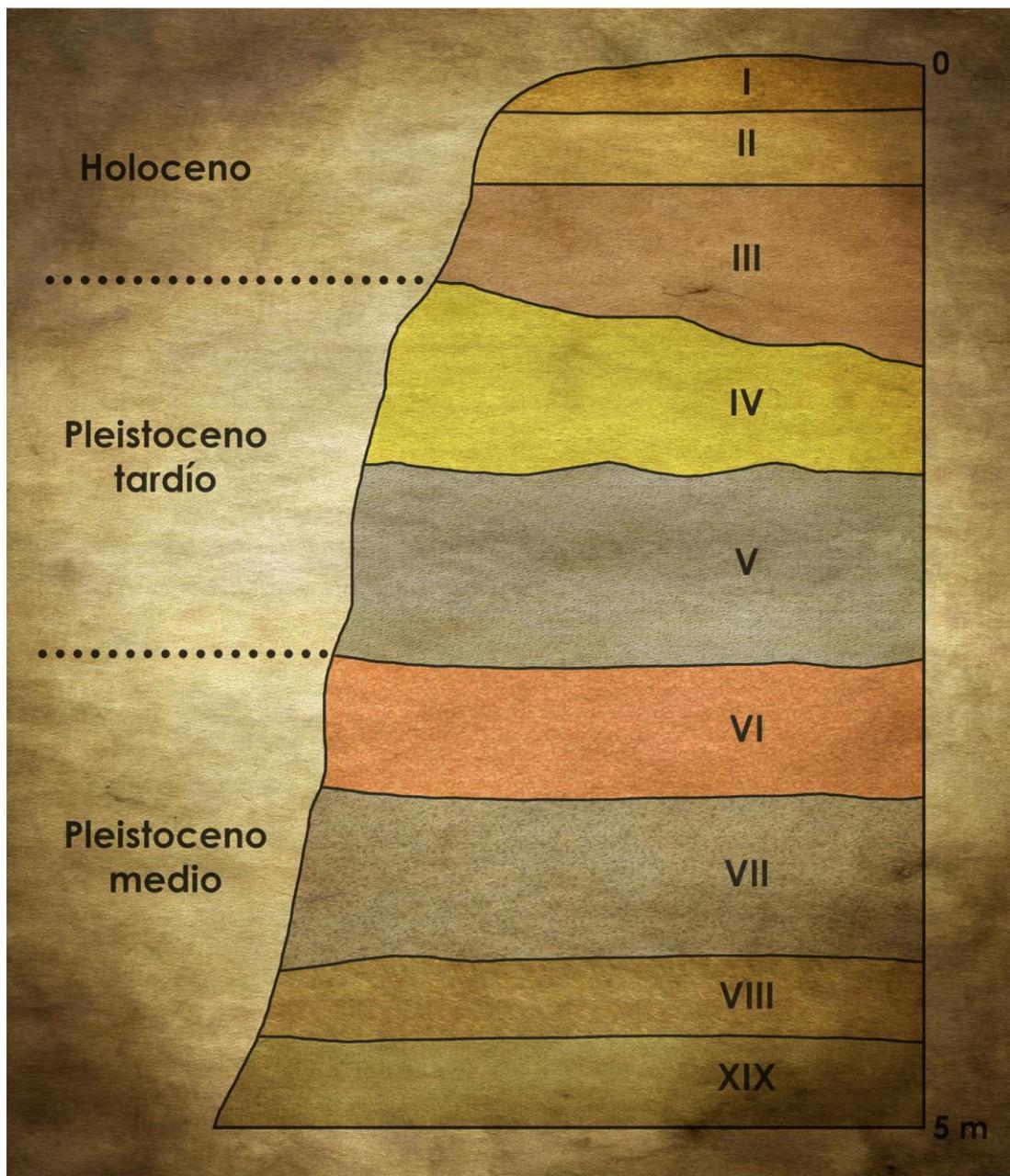
Shackleton, N. 1969. The Last Interglacial in the marine and terrestrial records. *Proceedings of the Royal Society B174*: 135-154.

Slaughter, B. 1967. Animal ranges as a clue to Late-Pleistocene extinction. En *Pleistocene extinctions: the search for a cause*, P. Martin y H. Wright, Jr. (eds.). pp. 155-168. Yale University Press. New Haven.

Villavicencio, N., E. Lindsey, F. Martin, L.A. Borrero, P. Moreno, C. Marshall y A. Barnosky. 2016. Combination of humans, climate, and vegetation change triggered Late Quaternary megafauna extinction in the Última Esperanza region, southern Patagonia, Chile. *Ecography* 39: 125-140.

Woodburne, M. 2010. The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17(4): 245-264.

CAPÍTULO III



GEOLOGÍA DE LA CUENCA DE CALAMA

Valentina Flores-Aqueveque

Introducción

La Cuenca de Calama (22°-23°S, 2.000-3.000 msnm) es una de las cuencas terciarias pre-Andinas del Norte de Chile. Tiene un área total de 2.400 km² aproximadamente y está ubicada entre la Precordillera (Cordillera de Domeyko), por el oeste, y el arco volcánico actual de la Cordillera de Los Andes, por el este. Por este motivo, la Cuenca de Calama se clasifica como una cuenca de antearco, que conecta la Depresión Central (Pampa del Tamarugal) y el Salar de Atacama.

Litología

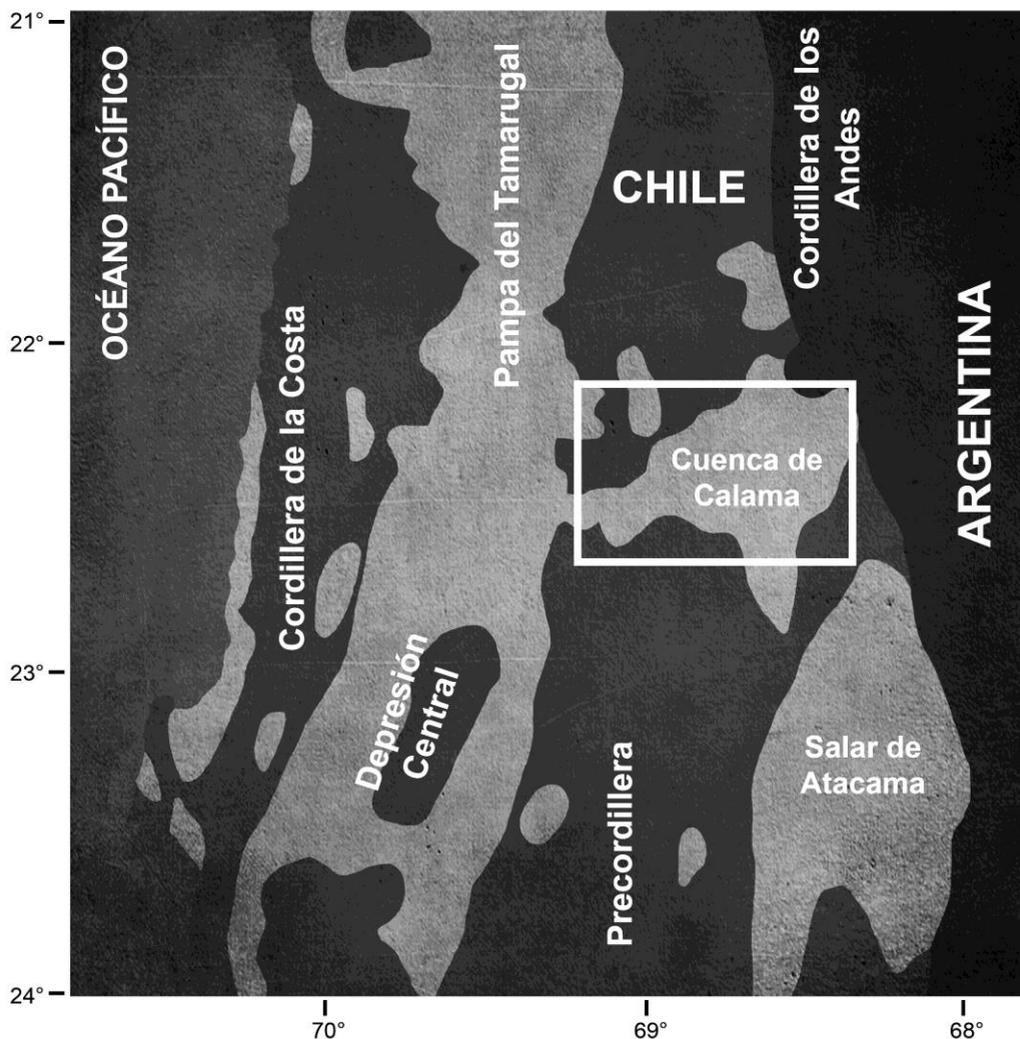
La Cuenca de Calama está rellena por rocas sedimentarias moderadamente consolidadas de edad Eoceno-Plioceno (May 1997, May *et al.* 1999, 2005, Blanco *et al.* 2003, Jordan *et al.* 2015, Blanco 2008, Blanco y Tomlinson 2009, Tomlinson *et al.* 2010). Estos depósitos, de más antiguo a más reciente, corresponden principalmente a la Formación Calama, Grupo El Loa, compuesto por las formaciones Yalquincha, Lasana, Opache y Chiquinaputo (May *et al.* 2005), y la Formación Chiu Chiu. Además, localmente hacia el borde oriental de la cuenca se observan secuencias de rocas sedimentarias de menor espesor como la Formación Yalqui, Formación El Yeso y depósitos volcánicos asociados a la Ignimbrita Sifón.

Formación Calama (Eoceno Inferior a Mioceno Inferior)

Corresponde principalmente a conglomerados con intercalaciones de depósitos volcánicos y sedimentos finos de alrededor de 1.000 m de espesor, depositados discordantemente sobre rocas del basamento de edad principalmente Triásico a Cretácico. Se observan preferentemente en el sector sur del Valle de Calama. Esta formación puede subdividirse en 3 miembros diferenciados por color, composición de clastos, direcciones y aportes de sedimentos (Blanco *et al.* 2003).

Miembro Inferior: Presenta una secuencia de al menos 195 m de espesor. Está compuesto principalmente de conglomerados gris verdosos, con clastos de hasta 1 m de diámetro de naturaleza andesítica y brechas andesíticas. Ocasionalmente se observan intercalaciones de areniscas limosas. La orientación (imbricación) de los clastos indica flujos dirigidos hacia el noreste y este-noreste a este-sureste. La edad de este miembro, determinada en base a dataciones en flujos de lavas de composición andesítica intercalados cerca de su base es Eoceno Inferior (Blanco *et al.* 2003).

Miembro Medio: Consiste en 275 m de conglomerados de color marrón anaranjado claro, con clastos de hasta 1 m de diámetro, que forman un cuerpo asimétrico que disminuye su espesor hacia el este. La naturaleza de los clastos es principalmente (56%) andesitas y brechas andesíticas alteradas. Presenta intercalaciones de areniscas gruesas y niveles canalizados de conglomerados hacia la parte media del miembro, con clastos de gran tamaño. Sus características, diferentes al miembro inferior, sugieren un contacto erosivo entre ambas unidades. La imbricación de los clastos presenta direcciones de flujo que indican un transporte neto hacia el norte. La edad del Miembro Medio, basada en la datación de un bloque de ignimbrita ubicado en la mitad inferior del miembro, es Paleoceno superior temprano (Blanco *et al.* 2003).



Mapa con la ubicación de Calama destacando los principales rasgos geomorfológicos de la Región de Antofagasta

Miembro Superior: Corresponde a una secuencia de 290 m de espesor compuesta principalmente por conglomerados de color gris verdoso claro, de hasta 0,5 m de diámetro, depositados en discordancia de erosión sobre el Miembro Medio. Se componen mayoritariamente (60%) de andesitas y brechas andesíticas alteradas (propilitizadas). Secundariamente aparecen lentes de limolita arenosa de color rojizo. Las direcciones de paleocorrientes indican un flujo neto hacia el norte. Según Blanco *et al.* (2003), basados en dataciones de intercalaciones y clastos volcánicos de la parte inferior de la formación, la edad de la Formación Calama es probablemente Eoceno inferior a Mioceno inferior.

Grupo EL Loa

El Grupo El Loa se divide informalmente en una parte inferior compuesta por areniscas, fangolitas y conglomerados de la Formación Lasana, y fangolitas evaporíticas y areniscas de la Formación Yalquincha, distribuidos en la parte oriental y central de la cuenca, respectivamente. Sobre éstas se depositan las areniscas y conglomerados carbonatados, margas y calizas de la Formación Opache. La parte superior del grupo, separada de la inferior por una discordancia angular, corresponde a conglomerados y areniscas de la Formación Chiquinaputo, presentes en el margen oriental de la cuenca (May *et al.* 2005). A continuación, se presentan más detalladamente las características de las cuatro formaciones que conforman el Grupo El Loa.

Formación Yalquincha (Mioceno temprano-medio)

La Formación Yalquincha está compuesta de una intercalación de capas de areniscas finas rojizas y limolitas con evaporitas, de espesor máximo observado de 200 m. Estos depósitos se disponen discordantemente sobre la Formación Calama. Ocasionalmente se observan también depósitos de areniscas como rellenos de canales. Hacia el sector centro-norte de la cuenca pueden observarse depósitos locales de areniscas gravosas y conglomerados imbricados. Se ha inferido que, hacia el margen oriental de la Cuenca de Calama, la Formación Yalquincha se interdigita con los sedimentos gruesos de la Formación Lasana (May *et al.* 2005). A partir de dataciones en depósitos de ceniza volcánica de la Formación Yalquincha y Formación Chiquinaputo (definida abajo) se estima que esta formación se depositó durante el periodo Mioceno inferior-Mioceno superior temprano.

Formación Lasana (Mioceno inferior medio-Mioceno superior temprano)

Corresponde a alrededor de 150 m de conglomerados canalizados, intercalados con arenisca gruesa y capas de limolita y arcillolita de hasta 120 cm de espesor, las cuales están presentes en el margen oriental de la cuenca. Secundariamente, se observan areniscas gravosas y, en menor medida, depósitos de caída de ceniza y ceniza retrabajada. Esta formación se dispone discordantemente sobre la Formación

Calama y se relaciona hacia el oeste con la Formación Yalquincha. La edad de la Formación Lasana, determinada a partir de dataciones en las ignimbritas Artola y Sifón (depositadas sobre esta unidad) y un horizonte de ceniza volcánica ubicado cerca de la base de la formación, es Mioceno inferior-medio a Mioceno superior-temprano.

Formación Opache (Mioceno superior–Plioceno superior temprano)

Corresponde a una secuencia de alrededor de 66 m de espesor compuesta por diferentes litologías. En el sector oeste, la formación comprende de conglomerados a areniscas carbonatadas. Hacia el interior de la cuenca los sedimentos gradan a areniscas, con contenido variable de finos y margas, con escasa presencia de fósiles de moluscos (gastrópodos) y crustáceos (ostrácodos), y evidencias de bioturbación. La parte central de la cuenca está compuesta por margas y areniscas con contenido variable de finos. En este sector se encuentran gran cantidad de fósiles de gastrópodos y ostrácodos, además de evidencias de bioturbación. A partir de cenizas volcánicas ubicadas cerca del techo y base de la secuencia, se estimó que la Formación Opache se depositó entre el Mioceno superior (de 5.76 a 7.92 millones de años) y Plioceno superior temprano (3.37 millones de años).

Formación Chiquinaputo (Mioceno superior-Plioceno superior temprano)

Esta formación consiste en conglomerados, areniscas y fangolitas de al menos 55 m de espesor, depositados en contacto erosivo sobre la Ignimbrita Sifón. Los conglomerados están distribuidos rellenando canales y comprenden clastos de la Ignimbrita Sifón, de hasta 1 m de diámetro. Las areniscas varían en tamaño de finas a gruesas y gradan hacia arriba a fangolitas. En la secuencia también es posible apreciar ocasionalmente cenizas volcánicas retrabajadas y areniscas gruesas grásceas de origen eólico. La edad estimada para esta formación, de acuerdo con sus relaciones de contacto con la Ignimbrita Sifón (8.27 ± 0.13 millones de años atrás) y la Formación Opache es Mioceno superior (Tortoniano) al Plioceno superior temprano.

Formación Chiu Chiu (Plioceno temprano y Pleistoceno)

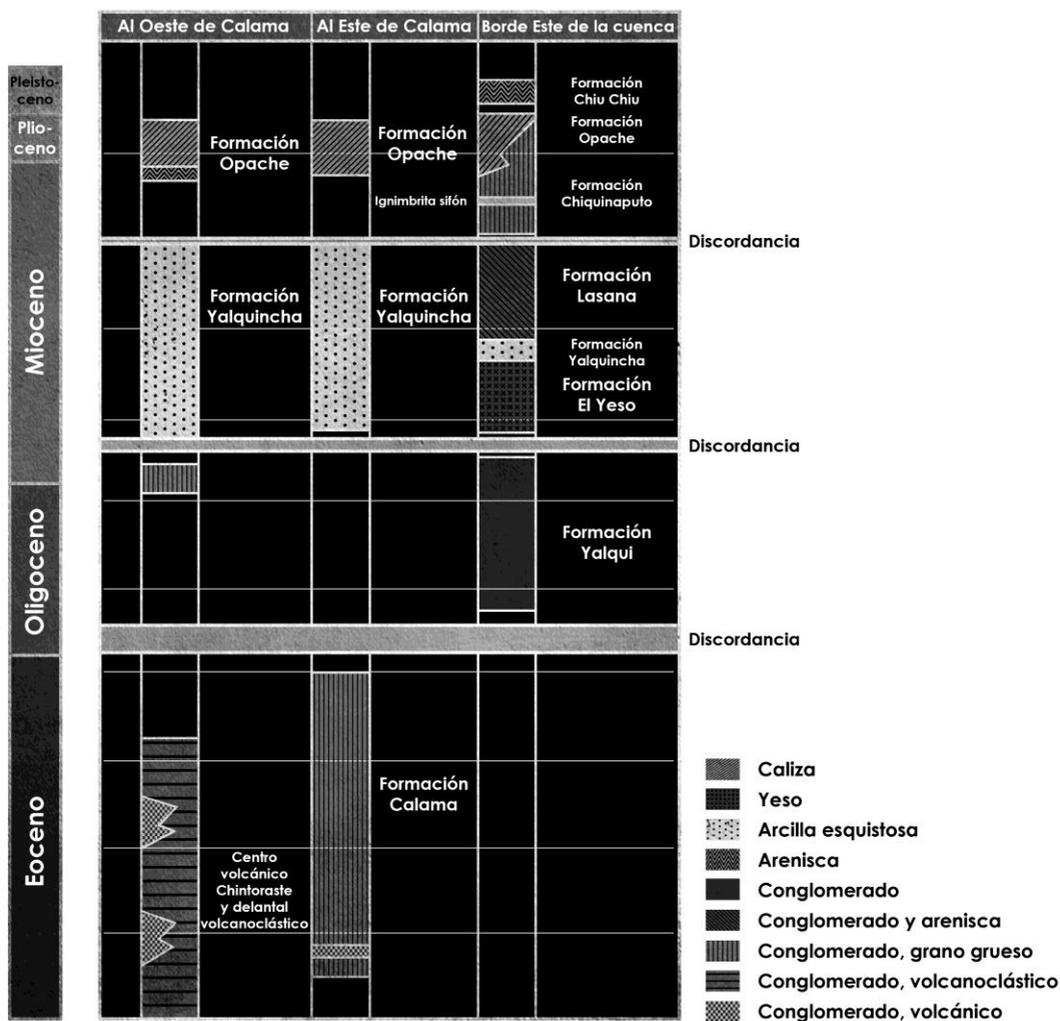
Corresponde a una secuencia de hasta 50 m de espesor de conglomerados de relleno de canal intercalados con areniscas, diatomitas con presencia de raicillas y fósiles de moluscos (gastrópodos), travertino y ceniza volcánica retrabajada. Su base se dispone discordantemente sobre los estratos plegados de la Formación Opache, mientras que el techo de la secuencia corresponde a la superficie actual, expuesta en las cercanías del pueblo Chiu Chiu. La edad de la Formación Chiu Chiu se estima entre Plioceno superior y Pleistoceno (entre 2.5 millones a 500.000 años atrás) en base a restos fósiles de vertebrados (Salinas *et al.* 1991).

Ambiente depositacional e historia geológica

Las características litológicas y estratigráficas del relleno sedimentario de la cuenca permiten definir tres fases distintas de sedimentación limitadas por discordancias: (1) Eoceno-Oligoceno, (2) Mioceno temprano a Mioceno medio y (3) Mioceno tardío a Plioceno tardío (May *et al.* 2005). Por su parte, Jordan *et al.* (2015) indican que la distribución de los sedimentos al interior de la cuenca sugiere que el depocentro se ha desplazado al menos 4 veces durante su historia depositacional. La sedimentación en la Cuenca de Calama comenzó durante el Eoceno temprano (Blanco *et al.* 2003) con la depositación de hasta 400 m de sedimentos aluviales (Formación Calama), discordantemente sobre rocas de edad pre-Eoceno. Este ambiente duró al menos 25 millones de años, pudiendo haberse extendido hasta comienzos del Mioceno. Este estilo de sedimentación es común en todo el norte de Chile y está asociado al término de la fase tectónica *Incaica* (May *et al.* 2005). Un evento tectónico de alzamiento y, consecuente deformación, terminó con la depositación de la Formación Calama a principios del Mioceno (~23 millones de años). Posterior a este periodo, entre los 22 y 10 millones de años aproximadamente, la sedimentación continuó con depósitos de playa y presencia ocasional de canales fluviales efímeros (Formación Yalquincha), distribuidos en la zona central de la cuenca (May 1997). Estos depósitos gradan hacia el margen oriental a depósitos fluviales asociados a inundaciones fuertes, pero de carácter intermitente (Formación Lasana). En este periodo es posible ver también el desarrollo de dunas, formadas a partir del retrabajo por viento de depósitos fluviales efímeros, y depósitos de flujo de detritos.

Las características de estos depósitos (formaciones Calama, Yalquincha y Lasana) y los ambientes depositacionales interpretados, sugieren que la cuenca de Calama tuvo un sistema de drenaje endorreico durante todo este periodo y que, por lo tanto, el río Loa estaba ausente. Entre 8 y 6 millones de años, la sedimentación continuó exclusivamente en el margen oriental de la cuenca, donde se desarrolló una nueva planicie aluvial que registró la depositación de eventos de inundación intensos e intermitentes (Formación Chiquinaputo). Mientras que, entre los 7 y 6 millones de años, la parte central de la cuenca experimentó una fase de deformación tectónica asociada a actividad en los sistemas de fallas Precordillerano/Falla Oeste, que plegó localmente los estratos. A partir de los 6 millones de años se reanudó la sedimentación en el sector central de la cuenca con la depositación de sedimentos carbonatados palustres (Formación Opache) paralelamente a los depósitos aluviales y fluviales de la Formación Chiquinaputo. Este cambio se relaciona a una mayor precipitación en las cuencas de drenaje. Posterior a los 3 millones de años el relleno de la cuenca experimentó un suave plegamiento, seguido de un encajonamiento e incisión por parte de los ríos Loa y San Salvador, hasta alcanzar el nuevo nivel base probablemente relacionado a la llegada del río Loa al Océano Pacífico, cortando la Cordillera de la Costa.

Finalmente, este plegamiento generó pequeñas depresiones en la parte central de la cuenca en las cuales se depositaron sedimentos lacustres como diatomitas y evaporitas (Formación Chiu Chiu). Las características de estos depósitos indican que la depositación ocurrió en condiciones no salinas en una cuenca exorreica. Según Naranjo y Paskoff (1981), durante esta última etapa de depositación imperaban condiciones climáticas relativamente más húmedas.



Esquema estratigráfico de la Cuenca de Calama. Tomado y modificado de Jordan *et al.* (2010)

Condiciones climáticas

La secuencia sedimentaria del relleno de la Cuenca de Calama sugiere que las condiciones climáticas durante el periodo Eoceno-Pleistoceno estaban

determinadas por un clima árido -que dominó gran parte de la secuencia- a semiárido, caracterizado por un incremento en la precipitación, quedando ejemplificadas en la depositación de diatomitas y carbonatos palustres. La comparación de estas formaciones con secuencias sedimentarias equivalentes de otras partes del norte de Chile, como el Salar de Atacama y la Pampa del Tamarugal, sugieren que estas condiciones climáticas fueron de carácter regional e imperaron desde el Oligoceno hasta el Plioceno.

Por otro lado, autores como Hartley y Chong (2002) y Hartley (2003), basados en la presencia de depósitos evaporíticos de hasta 60 m de potencia (Formación Soledad) de fines del Plioceno al Pleistoceno, han sugerido que, entre los 4 y 3 millones de años, ocurrió un cambio a condiciones de hiperaridez que afectó a todo el antearco del norte de Chile. Esta interpretación también es apoyada por la ocurrencia de una costra salina de espesor variable (0,5-5 m) desarrollada sobre sedimentos Plioceno inferior y más antiguos, junto a otras evidencias geomorfológicas a lo largo del norte de Chile y sur de Perú (Chong 1988), indicando la ocurrencia de un cambio climático, caracterizado por una cantidad limitada de escorrentía, que afectó a la región posterior al Plioceno tardío hasta el presente.

Bibliografía

Blanco, N. 2008. *Estratigrafía y evolución tectono-sedimentaria de la Cuenca Cenozoica de Calama (Chile, 22°S)*. Tesis de Máster de Geología Experimental, Universidad de Barcelona, Barcelona.

Blanco, N. y A. Tomlinson. 2009. *Carta Chiu Chiu, Región de Antofagasta: Servicio Nacional de Geología y Minería*. Carta Geológica de Chile N° 117. Escala 1:50.000. Santiago.

Blanco, N., A. Tomlinson, C. Madozis, C. Pérez de Arce y S. Matthews. 2003, Formación Calama, Eoceno, II Región de Antofagasta (Chile): estratigrafía e implicancias tectónicas. En *Actas del Congreso Geológico Chileno N°10*, 10 p. Concepción.

Chong, G. 1988. The Cenozoic saline deposits of the Chilean Andes between 18° and 27°S. En *The southern Central Andes*, H. Bahlburg, C. Breitzkreuz y P. Giese (eds.), pp. 137-151. Springer-Verlag, Berlín.

Hartley, A. y G. Chong. 2002. A late Pliocene age for the Atacama Desert: implications for the desertification of western South America. *Geology* 30: 43-46.

Hartley, A. 2003. Andean uplift and climate change. *Journal of the Geological Society of London, Special Paper* 160: 7-10.

Jordan, T., C. Herrera, N. Kirk-Lawlor y L. Godfrey. 2015. Architecture of the aquifers of the Calama Basin, Loa catchment basin, northern Chile. *Geosphere* 11(5): 1438-1474.

May, G. 1997. *Oligocene to recent evolution of the Calama Basin, northern Chile*. Tesis doctoral, University of Aberdeen, Aberdeen, Reino Unido.

May, G., A. Hartley, F. Stuart y G. Chong. 1999. Tectonic signatures in arid continental basins: an example from the upper Miocene–Pleistocene, Calama basin, Andean forearc, northern Chile: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 151: 55–77.

May, G., A. Hartley, G. Chong, F. Stuart, P. Turner y S. Kape. 2005. Eocene to Pleistocene lithostratigraphy, chronostratigraphy and tectono-sedimentary evolution of the Calama Basin, northern Chile. *Revista Geológica de Chile* 32: 33-58.

Naranjo, J. y R. Paskoff. 1981. Estratigrafía de los depósitos Cenozoicos de la región de Chiuchiu-Calama, desierto de Atacama. *Revista Geológica de Chile* 13-14: 79-85.

Sáez, A., L. Cabrera, M. Garcés, P. Bogaard, A. Jensen y D. Gimeno. 2012. The stratigraphic record of changing hyperaridity in the Atacama Desert over the last 10 Ma. *Earth and Planetary Science Letters* 355: 32-38.

Salinas, P., J. Naranjo y L. Marshall. 1991. Nuevos restos del perezoso gigante (*Megatheriidae*, *Megatherium medinae*) de la Formación Chiu-Chiu, Cuenca del Río Loa, Calama, Norte de Chile. En *Congreso Geológico Chileno*, No. 6, Actas, Vol. 1, pp. 306-309. Viña del Mar.

Tomlinson, A., P. Blanco y J. Dilles. 2010. *Carta Calama, Región de Antofagasta: Carta Geológica de Chile*. Subdirección Nacional de Geología, SERNAGEOMIN Serie Preliminar N°8, Escala 1: 50,000. Santiago.

CAPÍTULO IV



YACIMIENTOS PALEONTOLÓGICOS

Patricio López Mendoza

Acerca de los yacimientos paleontológicos

Como *yacimiento paleontológico* se entiende a la acumulación natural en un depósito sedimentario de seres vivos del pasado. Una primera imagen que nos hacemos de un yacimiento paleontológico es la de una gran cantidad de huesos fosilizados de uno o más animales ya desaparecidos. Sin embargo, también puede considerarse como un yacimiento las huellas dejadas por las pisadas de criaturas extintas o *icnitas*¹, una mina de ámbar que preserva animales prácticamente completos, o bien cuevas que son excelentes reservorios fósiles, entre otras variedades de casos documentadas en todo el orbe.

Ahora bien, esta simple definición de un yacimiento paleontológico trae consigo una serie de complejidades sobre el cómo se generan las acumulaciones de fósiles, cuál fue el origen de los sedimentos que los portan, qué tan antiguos son y cómo se da la integración y la selección de organismos vivos que fueron fosilizados. En el caso de las acumulaciones, existen tres conceptos que en parte responden a estas preguntas, en primer lugar, la *Tanatocenos* o conjunto de restos de organismos que vivieron juntos, *Tafocenos* o bien el conjunto de restos de organismos que fueron enterrados juntos, y *Orictocenos* o el conjunto de fósiles que están o han sido registrados juntos (Fernández 2001). Por su parte, los sedimentos donde fueron registradas las evidencias fósiles se definen ya sea por su origen marino, continental (de bordes de ríos o fluviales), transición, o incluso volcánico.

El explicar la integración y selección de organismos es parte de disciplinas como la *Tafonomía* y de la *Paleoecología*. La *Tafonomía* (del griego *taphos* o enterramiento y de *nomos* o ley), concepto propuesto por el paleontólogo ruso Iván Efremov en 1940, corresponde a la disciplina que estudia los procesos de fosilización (Fernández 2001). La *Paleoecología* por su parte busca reconstruir las relaciones ecológicas entre los organismos y los distintos ecosistemas, por lo que es esperable que un yacimiento paleontológico refleje en parte estas relaciones de manera directa o indirecta. Tanto la *Paleoecología* como *Tafonomía* son disciplinas afines entre sí, por cuanto si estudiamos una trama trófica entre carnívoros y sus presas lo hacemos mediante una aproximación paleoecológica, la que se nutre a su vez mediante la tafonomía a

¹Un caso interesante de icnitas en la Región de Antofagasta fue el abordado por Casamiquela y Chong (1974). En este trabajo se citan icnitas de un équido que nomina *Ichneippus cotaposi* de la zona de Quebrada La Chimba a unos 4 km al este del borde costero. Los autores dan una antigüedad Plioceno-Pleistoceno para estas huellas.

partir de las marcas que estos carnívoros dejan en los huesos de sus presas y que son señales fósiles que reflejan una relación ecológica del pasado.

En el presente capítulo, se describen los distintos yacimientos paleontológicos del Pleistoceno de Calama. Estos yacimientos corresponden a formaciones cársticas rellenas con sedimentos de origen fluvial (Kamac Mayu y Ojo de Opache) o bien a depósitos de cuencas lacustres/fluviales (RSAL-2 y Yalquincha). Betecsca-1 es una incógnita, debido a que la nula información contextual del sitio no nos permite clasificarlo, aunque la información tafonómica apunta a un caso distinto al de una formación cárstica o de origen fluvial debido a la integridad anatómica de la especie registrada y su excelente estado de conservación.

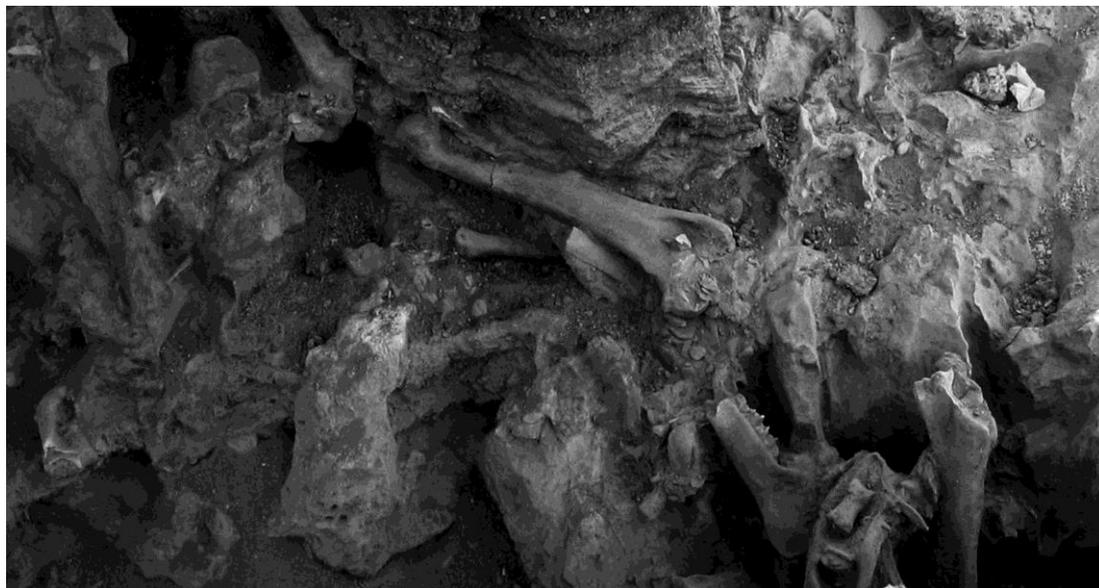


Proceso de excavación del sitio Kamac Mayu. Fotografía tomada por Ismael Martínez

Kamac Mayu

El sitio de Kamac Mayu fue descubierto el año 2004 en el marco de la construcción de la actual villa homónima, ubicada al noreste del centro de Calama. La excavación de este sitio, a cargo de la arqueóloga Nuriluz Hermosilla, permitió recobrar un importante conjunto de restos fósiles de *Macrauchenia patachonica*, cf. *Lama gracilis*, *Megatherium* sp., *Hippidion saldiasi* y *Rheidae* (Alberdi et al. 2007, López

y Labarca 2005, López y Rojas 2011, López *et al.* 2007, Jackson y López 2008, Cartajena *et al.* 2010, Martínez *et al.* 2009, Der Sarkissian *et al.* 2015, Seguin-Orlando *et al.* 2015, Westbury *et al.* 2017). La importancia de este yacimiento se debe sobre todo al abundante registro de *Macrauchenia patachonica*, animal que posee un escaso registro en el actual territorio chileno (Gelfo *et al.* 2008, Westbury *et al.* 2015).

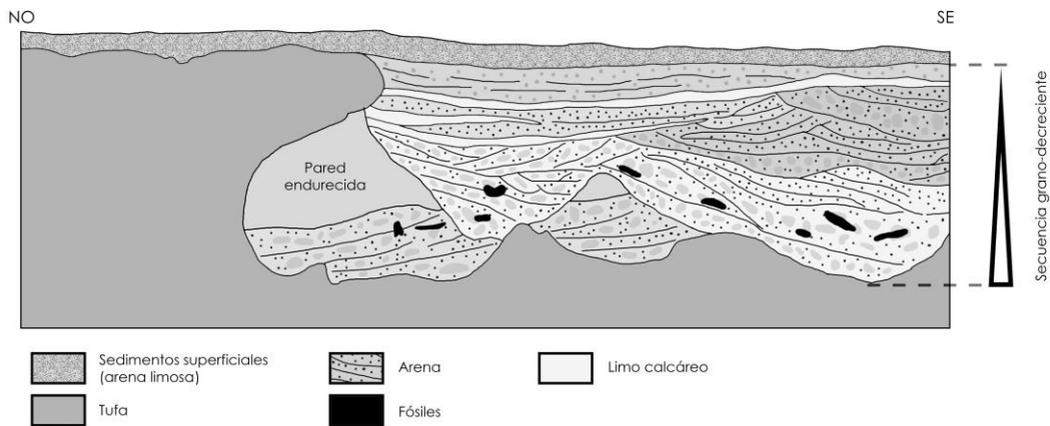
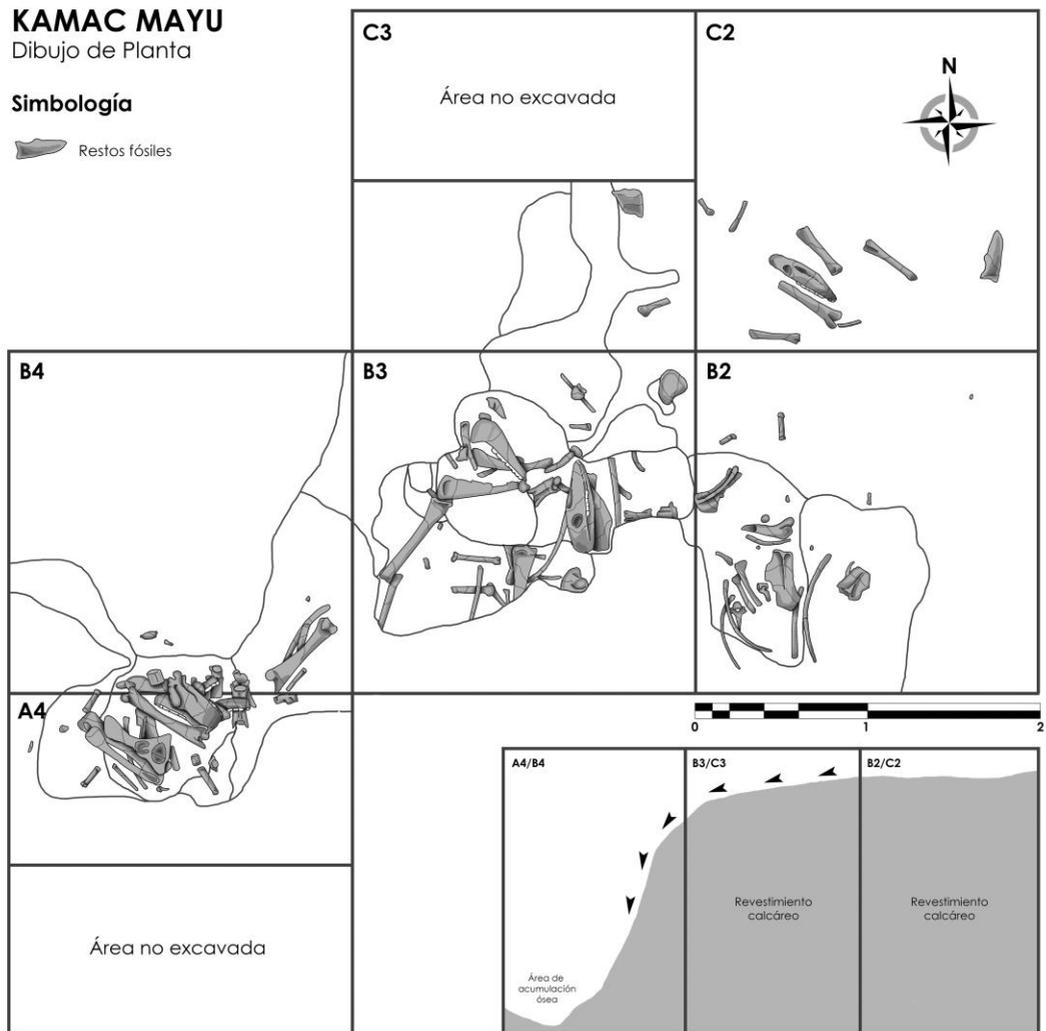


Restos óseos de *Macrauchenia patachonica* del sitio Kamac Mayu *in situ*. Fotografía tomada por Patricio López

De acuerdo con el análisis geológico realizado por Chong-Díaz y Jensen (2004), en el sitio Kama Mayu fue posible diferenciar cuatro etapas asociadas a los eventos de enterramiento del registro fósil: (1) una primera etapa lacustre, representada por una unidad litológica estratificada de margas pulverulentas con intercalaciones de diatomitas, la cual según estos autores puede ser asignada a la Formación Chiu Chiu de edad Plio-Pleistoceno. (2) Una segunda etapa de erosión cárstica, constituida por una superficie erosionada y formada por cavidades de disolución. (3) La tercera etapa es de origen fluvial y está representada por depósitos de grava arenosa y arena que constituyen el relleno de una serie de canales originados sobre la formación cárstica. Esta etapa fue anterior al encajonamiento del actual río Loa y corresponde al momento en que se habrían depositado los restos fósiles durante el Pleistoceno tardío. (4) Por último, una etapa de cementación calcárea que tuvo origen en la precipitación de calcita en los espacios intergranulares provocando la cementación de los fragmentos de roca, formando una envoltura calcárea que cubre incluso los restos fósiles registrados en el sitio. La profundidad máxima de los depósitos portadores de fósiles fue de aproximadamente 1,8 m.

KAMAC MAYU

Dibujo de Planta

Simbología
 Restos fósiles


Dibujo de planta (imagen superior) y dibujo de perfil de Kamac Mayu (imagen inferior)

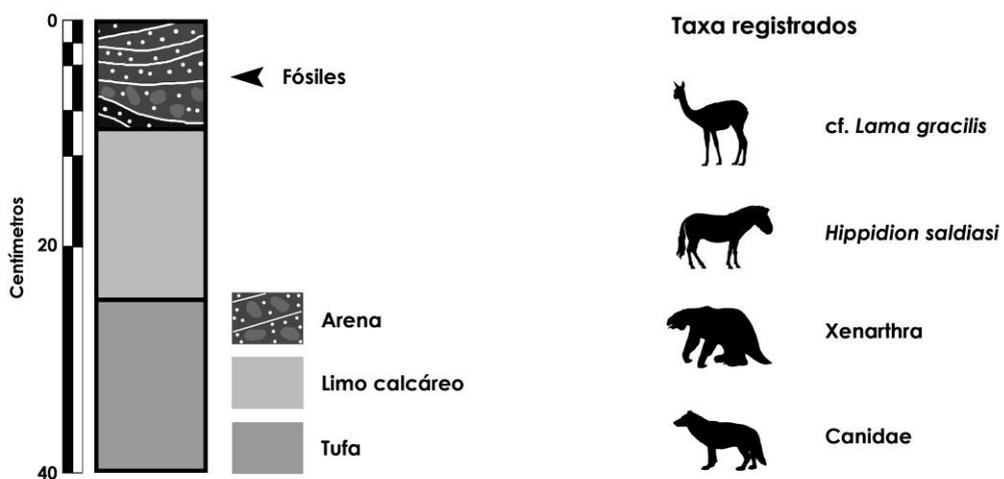


Vista general de la quebrada Ojo de Opache. Fotografía tomada por Patricio López

Betecsa-1

El yacimiento de Betecsa-1 fue descubierto durante las faenas de construcción de la villa del igual nombre el año 2004, a la par con los hallazgos de Kamac Mayu, a metros de la terraza sur del río Loa y al noroeste del centro de la ciudad de Calama. Lamentablemente poco se conoce del contexto de hallazgo de uno de los esqueletos más completos de *Hippidion saldiasi* de América del Sur, debido a que éste fue descubierto por obreros que trabajaban en el lugar y considerados como

restos de un animal actual, lo que impidió la toma de datos estratigráficos y del contexto en sí mismo. Sin embargo, el buen estado de conservación de los huesos del équido extinto, unido a que el esqueleto estaba prácticamente completo, sugieren un evento de muerte natural de un animal adulto dentro de sedimentos finos como arcillas y/o limos, en un ambiente de escasa a nula presencia de corrientes de agua que pudiesen arrastrar los huesos, posterior a su depositación. Dicho ambiente, pudo localizarse en antiguas áreas pantanosas, inundadas por las crecidas del río o bien por las lluvias esporádicas en la zona. Las evidencias de Betecsa-I fueron datadas mediante Carbono 14 en un tercer molar derecho (muestra GrA-29389) y en un fragmento de cráneo (GrA-29388) en 21.070 ± 100 y 21.380 ± 100 años antes del presente (Alberdi *et al.* 2007).



Fotografía del sitio (imagen superior) y perfil estratigráfico junto a las especies registradas en el sitio Ojo de Opache (imagen inferior). Fotografía tomada por Patricio López

Ojo de Opache

El yacimiento paleontológico Ojo de Opache se emplaza en el borde superior de la cuenca de la quebrada homónima, al suroeste del centro de Calama. Las primeras descripciones de hallazgos fósiles de faunas del Pleistoceno de este sitio fueron realizadas por López *et al.* (2005) en donde se clasificaron preliminarmente algunos especímenes depositados actualmente en el MUHNCAL. Estos restos se localizaron en la década de los '80 en un depósito geológico originado por el escurrimiento de un conglomerado de carbonatos cementados, a partir de la erosión superior de un extenso perfil que da cuenta de las diversas litologías de la denominada Formación Opache. Esta formación ha sido descrita en detalle por May *et al.* (1999) y se encuentra representada por extensos conglomerados de carbonatos cementados y arenas cohesionadas.

Los hallazgos en Ojo de Opache corresponden a *Hippidion sp.*, cf. *Lama gracilis*, Canidae y Xenarthra, los cuales provienen de la parte alta de la quebrada, específicamente de canales cársticos. A partir de una visita en el año 2009 al lugar exacto del cual fueron recolectados los restos fósiles inventariados por el MUHNCAL, fue posible observar una zona formada por depósitos cársticos erosionados constituidos por superficies de erosión y cavidades de disolución rellenas con depósitos de grava arenosa y arena. Estos sedimentos se condicen con los del sitio Kamac Mayu localizado a aproximadamente 9 km al noreste de Ojo Opache. Como se mencionó anteriormente para el caso de Kamac Mayu, por medio de las asociaciones faunísticas y a la geología de lugar, el evento fluvial portador de los restos fósiles fue asignado al Pleistoceno tardío (Chong Díaz y Jensen 2004).

Los sedimentos impregnados en algunos de los fósiles corresponden a carbonatos altamente cohesionados y material pulverulento de diatomitas, mezclados con arena y grava, aunque en baja proporción e incrustados en los intersticios y cavidades de los huesos. En relación con los sedimentos carbonatados y material pulverulento, su presencia se explica por precipitaciones provenientes de sectores aledaños al sitio, y que mezclada con la escasa cantidad de agua que cae en la zona, producen y aceleran la concreción de sedimentos sobre los restos óseos.

Yalquincha

El sitio de Yalquincha fue reportado inicialmente por Salinas y colaboradores (1991) a partir de la descripción estratigráfica detallada del contexto y de los materiales fósiles recolectados producto de un hallazgo fortuito en una cantera emplazada a unos 3 km al este de la actual ciudad de Calama. A partir de este análisis los autores asignaron la totalidad del registro óseo a *Megatherium medinae*, evidencias conformadas por el esqueleto axial y apendicular de un individuo juvenil. De acuerdo con Salinas *et al.* (1991: 306): "El fósil fue recolectado en sedimentos que rellenan la cuenca del río Loa, la cual se originó, posiblemente, por efectos tectónicos a partir

del Mioceno superior. Su evolución estratigráfica está representada por unidades de distribución continua discontinua a lo largo del curso del río Loa. En el sector donde se recolectó el fósil se distinguen dos unidades principales de roca, separadas entre sí, disconformemente: La Formación El Loa, Mioceno superior, y la Formación Chiu Chiu (sic), Plioceno superior-Pleistoceno". Los restos fósiles fueron excavados en la base de la cantera entre las Formaciones El Loa y Chiu Chiu, aunque el material pulverulento adherido en los huesos, según Salinas *et al.* (1991), indicarían la proveniencia de los huesos de la Formación Chiu Chiu.



Vista general del sector de Yalquincha. Fotografía tomada y facilitada por Jennyfer Rojas



Vista general del sector de Río Salado. Fotografía tomada y facilitada por Jennyfer Rojas

Río Salado (RSAL)

En el río Salado (RSAL), el registro fósil no es infrecuente, sobre todo en las terrazas fluviales, expuestas a la erosión eólica y durante las crecidas producidas por el Invierno Boliviano. Esta erosión, ha generado que las evidencias fósiles registradas en esta cuenca correspondan a bloques que colapsan de su ubicación original, rodando por las terrazas y cayendo cerca del lecho del río. Por lo mismo, la proveniencia estratigráfica de los restos fósiles que han llegado al MUHNAL ha sido reconstruida parcialmente a través de los sedimentos impregnados en los intersticios óseos. Uno de estos registros, asignado tentativamente a Gomphoteriidae y que no ha sido incluido en esta publicación por su dudosa clasificación y sobre todo

procedencia (ver López *et al.* 2010), posiblemente fue recolectado décadas atrás en el lecho del río Salado.

Dentro de esta área proviene, además, una mandíbula bastante completa, pero en mal estado de conservación, asignada a *Megatherium* sp. Este fósil, fue recolectado de un bloque rodado desde un área caracterizada por una serie de gravas y areniscas finas, con sobreposición de estratos de diatomitas y limos brechadas por turbas. Estos sedimentos presentan concentraciones de gastrópodos de agua dulce como *Littoridina* sp. y *Succinea* sp. (López *et al.* 2010). Si bien en la superficie de los especímenes se observó un leve recubrimiento de estratos de diatomitas, la posterior limpieza de los intersticios del fósil como alvéolos y tejido trabecular permitió recolectar e identificar arenas y gravas atribuibles a un antiguo depósito fluvial asignable de acuerdo con los datos de Blanco y Tomlinson (2009) a la Formación Chiu Chiu.

Bibliografía

Alberdi, M.T., J.L. Prado, P. López, R. Labarca e I. Martínez. 2007. *Hippidion saldiasi* Roth, 1899 (Mammalia, Perissodactyla) en el Pleistoceno tardío de Calama, norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 157-171.

Blanco, N. y A. Tomlinson. 2009. *Carta Chiu-Chiu, Región de Antofagasta. Escala 1:50.000*. Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile, Serie Geológica Básica 117, Santiago.

Cartajena, I., P. López e I. Martínez. 2010. New camelid (Artiodactyla: Camelidae) record from the late Pleistocene of Calama (Second Region, Chile): a morphological and morphometric discussion. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27(2): 197-212.

Casamiquela, R. y G. Chong. 1974. *Incitas* (Mammalia. Equidae?) en rocas del Plioceno de la costa Provincia de Antofagasta (Chile). *Actas Primer Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*. Philippi. *Ameghiniana* 11: 97-123.

Chong Díaz, D. y A. Jensen. 2004. *Informe geológico del sitio de hallazgo de restos de vertebrados en el sector urbano de la ciudad de Calama, Sector de Kamac Mayu*. Manuscrito en el poder de los autores.

Der Sarkissian, C., J.T. Vilstrup, M. Schubert, A. Seguin-Orlando, D. Eme, J. Weinstock, M.T. Alberdi, F. Martin, P. López, J.L. Prado, A. Prieto, Ch. J. Douady, T. Stafford, E. Willerslev y L. Orlando. 2015. Mitochondrial genomes reveal the extinct *Hippidion* as an outgroup to all living equids. *Biology Letters* 11: 20141058.

Fernández, S.R. 2001. Tafonomía, fosilización y yacimientos de fósiles: modelos alternativos. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra* 9(2): 116-120.

Gelfo, J., P. López e I. Martínez. 2008. Una manada de *Macrauchenia* (Mammalia, Litopterna) del Pleistoceno tardío de Kamac Mayu, Calama II Región, Chile. Trabajo presentado en el III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Neuquén, Argentina.

Jackson, D. y P. López. 2008. Associations of freshwater mollusks and extinct fauna in Kamac Mayu site during the Late Pleistocene in the Arid North of Chile. *Current Research in the Pleistocene* 25: 172-174.

López, P., I. Cartajena, R. Labarca, M.T. Alberdi, y J.L. Prado. 2007. Extinct faunal remains in exokarstic deposits from the Late Pleistocene in Calama (II Region, Chile). *Current Research in the Pleistocene* 24: 175-177.

López, P. y R. Labarca. 2005. *Macrauchenia* (Litopterna), *Hippidion* (Perissodactyla), Camelidae y Edentata en Calama (II Región): comentarios taxonómicos y tafonómicos. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* 355: 7-10.

López, P., I. Martínez, R. Labarca y D. Jackson. 2005. Registro de *Hippidion*, Canidae, Camelidae y Edentata en el sector de Ojo de Opache, Calama, II Región. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* 356: 22-26.

López, P., O. Rojas, P. Mansilla, L. Olivares e I. Martínez. 2010. Mamíferos extintos del Pleistoceno de la Cuenca de Calama (Segunda Región, Chile). Viejas colecciones y nuevos hallazgos. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 17: 1-15.

López, P. y O. Rojas. 2011. Extinct Fauna from the Calama-Chiuchiu Basin (North Arid Chile): taphonomic and archaeological relevance in the Late Pleistocene. *Current Research in the Pleistocene* 28: 170-173.

Martínez, I., I. Cartajena e I. Martínez. 2009. Presence of Late Pleistocene Rheidae in the oasis of Calama (Second Region, Chile). *Current Research in the Pleistocene* 26: 33-35.

May, G., A. J. Hartley, F. Stuart y G. Chong. 1999. Tectonic signatures in arid continental basins: an example from the upper Miocene-Pleistocene, Calama basin, Andean forearc, northern Chile. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 151: 55-77.

May, G., A.J. Harttlely, G. Chong, F. Stuart, P. Turner y S. Kape. 2005. Eocene to Pleistocene lithostratigraphy, chronostratigraphy and tectono-sedimentary evolution of the Calama Basin, northern Chile. *Revista Geológica de Chile* 32 (1): 33-58.

Salinas, P., Naranjo, J.A. y L.G. Marshall. 1991. Nuevos restos del perezoso gigante (*Megatheriidae*, *Megatherium medinae*) de la Formación Chiu-Chiu, Cuenca del Río Loa, Calama, Norte de Chile. En *Congreso Geológico Chileno* 1(6): 306-309.

Seguin-Orlando, A., C. Gamba, C. Der Sarkissian, L. Ermini, G. Louvel, E. Boulygina, A. Sokolov, A. Nedoluzhko, E. Lorenzen, P. López, H.G. McDonald, E. Scott, A. Tikhonov, T. Stafford, B. Shapiro, E. Willerslev, E. Prokhortchouck, y L. Orlando. 2015. Evaluating the pros and cons of methylation-based enrichment methods for ancient DNA. *Scientific Reports, Nature* 5: 11826; DOI 10.1038/srep11826.

Westbury, M., S. Baleka, A. Barlow, S. Hartmann, J. Paijmans, A. Kramarz, A. Forasiepi, M. Bond, J. Gelfo, M. Reguero, P. López, M. Taglioretti, F. Scaglia, A. Rinderknecht, W. Jones, J. Aguilar, G. Billet, Ch. de Muizon, R. MacPhee y M. Hofreiter. 2017. A mitogenomic timetree for Darwin's enigmatic South American mammal *Macrauchenia patachonica*. *Nature Communications* 8: DOI 10.1038/ncomms15951.

CAPÍTULO V



BESTIARIO DEL PLEISTOCENO DE CALAMA

Patricio López Mendoza

Bestiario y reconstrucción de criaturas extintas

Los *Bestiarios* eran antiguos códices manuscritos que compilaban narraciones acerca de animales tanto reales como imaginarios. Surgidos en Inglaterra en el siglo XII (casi a fines de la Edad Media) y escritos mayoritariamente en latín, los *Bestiarios* se basaban en una imagen y en una definición de las bestias (Hassig 1995, Forasiepi et al. 2007). Estas imágenes, no eran representaciones fidedignas de los animales puesto que los iluministas, es decir, aquellos personajes encargados de ilustrar los *Bestiarios* nunca fueron testigos directos de las criaturas que dibujaban, basándose en relatos de otros para dar vida a las bestias. Bajo esta lógica, las representaciones y en parte las descripciones de los animales extintos del Pleistoceno de Calama pueden considerarse una suerte de *Bestiario*, ya que ilustran especies de las cuales no somos testigos directos. No obstante, como veremos más adelante, cada reconstrucción se basa en principios básicos que nos permiten acercarnos con certeza a la forma, tamaño, color que poseía un animal en vida.

El *bestiario* del Pleistoceno de la cuenca de Calama es extremadamente parcial, aunque no tan fragmentario. Es parcial, porque del total de las familias y géneros identificados para el Pleistoceno del actual territorio chileno, un porcentaje muy bajo está representado en los áridos sedimentos de la cuenca calameña y alrededores. Esto no se debe a que lo estudiado hasta la fecha, represente el panorama casi total de los escenarios pleistocénicos, sino que se debe más bien a la fase en que se encuentra la investigación paleontológica en la zona, en donde los hallazgos se producen más bien por situaciones fortuitas y esporádicas, en unión a un mayor aumento en las décadas recientes de los estudios de Impacto Ambiental en base a la actual Ley de Monumentos Nacionales 17.288².

Tal como los iluministas, los paleontólogos están lejos de ser testigos directos de todas las cualidades de las especies que ya no habitan en nuestro planeta. Para acercarse

²En términos generales la Ley N° 17.288 de Monumentos Nacionales señala que quedan bajo tuición y protección del Estado, los lugares, ruinas, construcciones u objetos de carácter histórico o artístico; los enterratorios o cementerios u otros restos de los aborígenes, las piezas u objetos antro-po-arqueológicos, paleontológicos o de formación natural, que existan bajo o sobre la superficie del territorio nacional o en la plataforma submarina de sus aguas jurisdiccionales y cuya conservación interesa a la historia, al arte o a la ciencia; los santuarios de la naturaleza; los monumentos, estatuas, columnas, pirámides, fuentes, placas, coronas, inscripciones y, en general, los objetos que estén destinados a permanecer en un sitio público, con carácter conmemorativo.

a una reconstrucción basada en criterios científicos, la paleontología se apoya en disciplinas como la *Anatomía Comparada*, la *Zoología*, la *Genética*, la *Etología*, la *Tafonomía*, entre otras. Todas estas disciplinas vierten sus campos de acción para que evidencias tan frágiles y pequeñas como un fragmento de diente o hueso cobren vida y sepamos, como era su forma y tamaño, qué comían, cómo caminaban, etcétera. Para esto, y para llegar a un resultado final, el proceso es largo y se inicia con la extracción de los fósiles desde los sedimentos que lo portan, pasando por un delicado proceso de conservación y restauración, hasta llegar a la fase de estudio y la posterior publicación de los resultados. Para la reconstrucción de un animal extinto, la fosilización o, mejor dicho, la serie de cambios físicos y químicos que ocurren en un organismo desde que éste muere hasta su descubrimiento como fósil, trae consigo una pérdida de elementos originales que son claves para el entendimiento general de una especie extinta como los tejidos blandos, la piel, el color y otros más. A esto se suma la acción de animales cazadores y carroñeros que trasladan, mastican y fracturaban huesos antes que estos organismos entren al proceso de fosilización; o bien el mismo ambiente hace que huesos más frágiles tiendan a desaparecer a lo largo de sus historias tafonómicas.

Por esto, y exceptuando condiciones excepcionales de preservación como los mamuts congelados de Siberia, las inferencias de los investigadores nacen de un conjunto altamente fragmentado. Para suplir estas carencias de información, paleontólogos(as), paleoecólogos(as) y tafónomos(as) se basan en cuatro principios fundamentales: *principio del actualismo biológico*, *principio de la anatomía comparada*, *principio de la correlación orgánica*, y el *principio de la correlación funcional*. El principio del actualismo biológico se basa en que los seres extintos se organizaban fisiológica, orgánica y etológicamente mediante leyes biológicas, químicas y físicas que rigen a los organismos actuales. En cuanto al principio de la anatomía comparada, el mismo establece que partes ausentes en un fósil pueden reconstruirse a través de las formas de sus equivalentes o descendientes actuales. El principio de la correlación orgánica implica que cada organismo posee una coherencia mediante el complemento de sus partes entre sí, ya que, por ejemplo, si encontramos dientes de un animal carnívoro, esperaremos también una anatomía - como garras- afín a un animal carnívoro. Por último, el principio de correlación funcional es casi inseparable del principio de correlación orgánico, por cuanto los órganos de una especie deben tener una función reconocible en el organismo, y no deben ser únicamente compatibles entre sí.

Estos principios, aplicados al caso de una especie registrada en la cuenca de Calama como *Macrauchenia patachonica* no son del todo resolutivos. Como veremos más adelante y en base a comparaciones con animales actuales, la presencia de una proboscis o trompa tan común en las reconstrucciones de *Macrauchenia* no es clara ya que por principios de anatomía comparada puede tener un símil a especies actuales como el tapir o bien una abertura nasal parecida a la de los cetáceos. Por lo mismo, la reconstrucción de un fósil, la firma personal del

científico o del artista, así como los avances de las técnicas y metodologías de reconstrucción son más que relevantes. Sobre este último punto, la disciplina denominada *Paleoarte* -asociada directamente a la paleontología- responde a una manifestación artística que busca reconstruir seres extintos a partir de datos científicos y/o libertades estéticas. Desde las pioneras reconstrucciones de Charles Knight, paleoartista estadounidense de la primera mitad del siglo XX, hasta las actuales reconstrucciones, existen notables diferencias no sólo por los avances metodológicos y de las técnicas asociadas, sino que también por el estilo artístico dominante en cada época. Esta disciplina en nuestro país ha adquirido un impulso importante en las últimas décadas, sobre todo por el naciente interés en la paleontología y en la necesidad de difundir masivamente los hallazgos a través de medios de comunicación de fácil acceso.

Las reconstrucciones realizadas para el presente libro se basan en parte en la técnica de reconstrucción de tejidos blandos y piel sobre cráneos y esqueletos completos, además de utilizar referentes de paleoartistas previos basados en criterios estrictamente anatómicos. Para el caso de especies como *Lama gracilis*, *Rheidae*, y parcialmente *Hippidion saldiasi*, existen referentes actuales que facilitan el proceso de reconstrucción, mientras otros como *Macrauchenia patachonica* se ajustan a ciertas libertades artísticas como el color de su piel, aunque tomando como analogías algunas especies actuales emparentadas o morfológicamente similares.

Clasificación del mundo natural

Para entender los próximos capítulos es necesario detallar la forma en que los científicos clasifican al mundo natural. El sistema actual de clasificación se basa en los postulados del naturalista sueco Carl von Linné (1707-1778), el cual ideó un sistema de clasificación y orden de plantas y animales a partir de sus estructuras. Este sistema denominado *Nomenclatura Binomial*, clasifica a los organismos vivos mediante nombres derivados del latín o griego clásico. Para llegar a una clasificación es necesario seguir los siguientes pasos: cada animal o planta pertenece a una *Especie*, la que define en parte a especímenes que pueden reproducirse entre sí en estado salvaje, poseyendo además características similares. Posteriormente, cada especie se agrupa en *Géneros*, los cuales agrupan a especies que poseen grandes similitudes entre ellas, pero que no poseen la capacidad de cruzarse en estado silvestre. Estos géneros se agrupan en *Familias* que integran a géneros y especies que se parecen entre sí. Las familias a su vez se agrupan en *Órdenes*, que incluyen a especies que no necesariamente presentan un parecido, aunque poseen algunas semejanzas básicas. Posteriormente, las *Clases* integran a órdenes con características comunes. Estas clases por su parte se ordenan en *Filos* -o *División* para el Reino Vegetal- que agrupan a organismos de ascendencia común que tienen un mismo modelo de organización. Estos filos se agrupan en un *Reino*, el cual se basa en las características celulares, diferenciación de tejidos, requerimientos nutritivos, entre otras. La categoría taxonómica más amplia corresponde al *Dominio*, la cual se

sustenta en las diferencias en las secuencias de ADN, ribosomas, en la estructura de los lípidos de la membrana, ARN de transferencias, entre otras características.

Por ejemplo, si consideramos al gato doméstico, su clasificación mediante el sistema de nomenclatura binomial debería expresarse de la siguiente forma:

Reino: Animalia

Filo: Chordata

Clase: Mammalia

Orden: Carnivora

Familia: Felidae

Género: *Felis*

Especie y subespecie: *Felis silvestris catus* Schreber, 1775

Algunos detalles de esta clasificación se encuentran, por ejemplo, en que la primera letra del género se escribe en mayúscula y en cursiva mientras que la especie y subespecie sólo en minúscula y en cursiva. El nombre de *Schreber, 1775* se refiere al investigador que definió la especie por primera vez y el año en que esta clasificación fue realizada. Como todo sistema de clasificación, la nomenclatura taxonómica está regido por un *Código Internacional de Nomenclatura*, el cual establece las normas para la clasificación de animales, plantas, bacterias, virus y plantas cultivadas (ver <http://www.sam.mncn.csic.es/codigo.pdf> para el caso del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica). Este código define los principios de nomenclatura con el fin de delimitar ciertos marcos que deben regir el campo de acción y la forma en que clasifica un especialista en taxonomía.

En base a este *Código Internacional de Nomenclatura*, los siguientes capítulos clasifican y ordenan las distintas especies reconocidas para el Pleistoceno de Calama. Como se verá, el sistema de clasificación taxonómica de restos fósiles se complejiza por lo fragmentario del registro, porque muchas especies están fundadas en base a criterios no del todo válidos y porque diversas clasificaciones pueden corresponder a una misma especie. Por lo mismo, la taxonomía en paleontología es una disciplina en constante discusión y movimiento.

Bibliografía

Forasiepi, A., A. Martinelli y J. Blanco. 2007. *Bestiario fósil. Mamíferos del Pleistoceno de la Argentina*. Editorial Albatros Saci, Buenos Aires.

Hassig, D. 1995. *Medieval bestiaries: text, image, ideology*. Cambridge University Press, Cambridge.

CAPÍTULO VI



MEGATHERIIDAE

Clase Mammalia
Magnorden Xenarthra
Orden Pilosa
Suborden Folivora
Familia Megatheriidae
Género *Megatherium*
Especie *Megatherium medinae*

Patricio López Mendoza

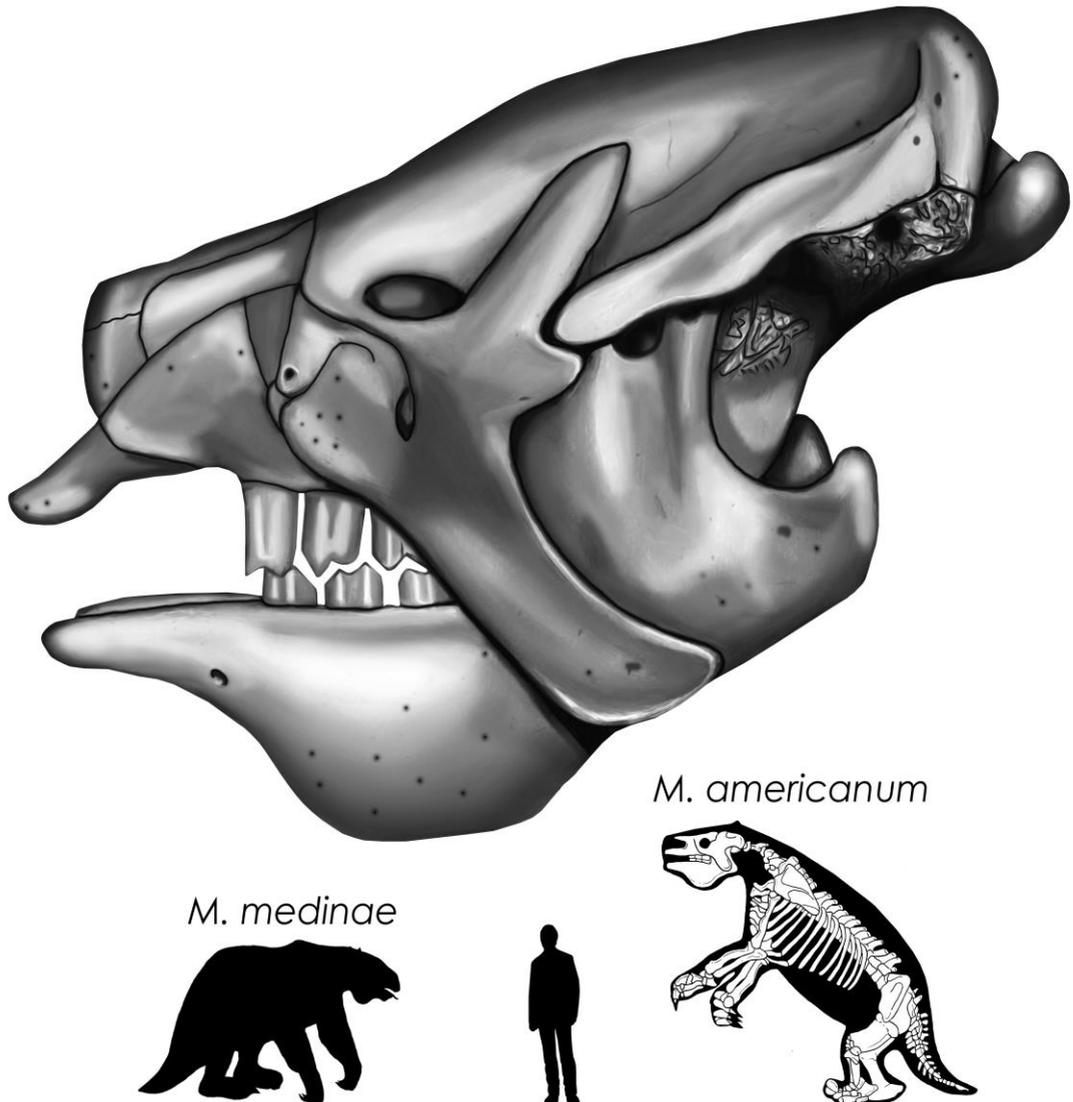
Introducción

Los xenartros (del griego *articulación extraña*) corresponde a un Magnorden de animales muy diversos entre los que se incluyen actualmente armadillos, perezosos, y osos hormigueros, además de una gran variedad de animales extintos como el milodón, los armadillos de gran tamaño como el gliptodonte, el megaterio, entre otras. Corresponden a un grupo de mamíferos autóctonos de América del Sur y que se dispersó por América Central y del Norte durante la última parte de Cenozoico, hace aproximadamente 8 millones de años (De Iuliis *et al.* 2005). Se caracterizan por dientes que permanecen en continuo crecimiento, careciendo además de una capa de esmalte exterior reemplazada por una capa de dentina con o sin un anillo exterior de cemento, patrón que es único entre los mamíferos (Green y Kalthoff 2015). Asimismo, un rasgo común entre todos los xenartros corresponde a extremidades que poseen grandes garras destinadas a distintas funciones como excavar, escalar e incluso descascarar la corteza de los árboles (Quintana 1992, Fariña y Viscaíno 1995, Pujos *et al.* 2007, Dondas *et al.* 2009, Frank *et al.* 2011, Sekiguchi *et al.* 2016).

Dentro de este Magnorden, los Megatheriidae corresponde a una familia actualmente extinta y cuyas especies habitaron el continente americano desde inicios del Oligoceno (34 millones de años) hasta principios del Holoceno (Borrero 2008, Politis y Messineo 2008, Steele y Politis 2009). Una de sus subfamilias, corresponde a los Megatheriinae, presentes desde el Mioceno medio hasta principios del Holoceno en América del Sur y del Plioceno tardío hasta el término del Pleistoceno en América del Norte (De Iuliis y Saint-Andre 1997, De Iuliis y Cartelle 1999, Pujos y Salas 2004, Cartelle y De Iullis 2006).

Un género característico de la Subfamilia Megatheriinae es *Megatherium*, que se distribuye temporalmente desde el Plioceno hasta la transición Pleistoceno-Holoceno, aunque no se descarta una mayor antigüedad en depósitos del Mioceno superior a partir de los hallazgos de *Megatherium antiquum* en Argentina (Brandoni

2005), especie considerada *nomen dubium* (nombre científico cuya aplicación implica desconocimiento o duda) por Brandoni y Scillato-Yané (2007). Dentro del género *Megatherium* destaca la especie *M. americanum*, perezoso descubierto en la zona de Luján (Argentina) en 1788 y descrito por primera vez por el naturalista francés Georges Cuvier en 1796 (Bargo 2001). Es el representante más grande de los perezosos extintos americanos, alcanzando un peso de aproximadamente 4 toneladas (Fariña *et al.* 1998, Bargo 2001).



Vista lateral del cráneo de *Megatherium americanum* (imagen superior) y relación de tamaño entre *M. medinae* y *M. americanum* (imagen inferior)

Si bien, los actuales perezosos arbóreos son mamíferos en extremos lentos, *Megatherium* probablemente fue un poco más ágil en sus movimientos (Billet *et al.* 2013), mientras que las evidencias de icnitas (pisadas fósiles) demuestran que era capaz de levantarse en dos patas, aunque también se apoyaban en sus cuatro extremidades (Aramayo y Manera de Bianco 1996). *Megatherium* posiblemente se alimentaba de plantas (arbustos) o partes de plantas (hojas, ramas y frutos) (Bargo y Vizcaíno 2008), o bien plantas con baja a moderada dureza para el caso de *M. americanum* (Green y Kalthoff 2015). Se ha propuesto, además, a partir de la superficie oclusal de los molariformes, un posible consumo de carne (Fariña 1996, Fariña y Blanco 1996, Vizcaíno 2002), lo que ha sido desestimado o no comprobado en investigaciones recientes (Bocherens *et al.* 2017).

Estudios isotópicos indican una variabilidad adaptativa sugerida además por los análisis morfológicos, con un consumo tanto de plantas C_3 como C_4 (Pradeiro *et al.* 2012, Bocherens *et al.* 2017. Ver Capítulo XII). Cabe destacar también, que la morfología de los molariformes es tanto hipsodonte como bilofodonte, lo que sugiere que estos eran usados para cortar más que para moler. Por último, se ha propuesto en base a cálculos de tamaño, grosor de la piel, metabolismo y resistencia a temperaturas ambientales, que *Megatherium* poseía su piel desnuda y no cubierta de una densa capa de pelos (Fariña 2002), tal como es representado en las múltiples reconstrucciones existentes de este animal.

Para América del Sur, las especies reconocidas del género *Megatherium* y su biocronología corresponden a *M. altiplanicum* del Plioceno del Altiplano de Bolivia (Saint-André y De Luliis 2001), *M. (Pseudomegatherium) tarijense* del Lujanense (8.500 a 128.000 años) de Tarija, Bolivia (De Luliis *et al.* 2009), *M. medinae* del Pleistoceno de Chile (Frassinetti y Azcárate 1974, Salinas *et al.* 1991, López *et al.* 2010), *M. gallardoii* del Ensenadense (400.000 a 2.000.000 de años) de la Pampa Argentina, *M. americanum* de las pampas de Argentina y asignados al Lujanense (Brandoni *et al.* 2008, Pradeiro *et al.* 2012), *M. istilarti* del Chapadmalalense (3 a 4 millones de años) del río Quequén Salado de Argentina (Cione y Tonni 1995), *M. parodii* del Bonaerense-Lujanense de Argentina (128.000 a 400.000 de años) (Saint-André y De Luliis 2001), *M. sundtii* del Pleistoceno de Tarija, Bolivia (De Luliis 2006), y el *M. larensis* del Pleistoceno de Venezuela (Tamayo y Frassinetti, 1980). Estas clasificaciones, no obstante, y como veremos más adelante para el caso de *M. medinae* deben tomarse con reserva debido a la posible variabilidad en tamaño y forma de una misma especie ya sea por dimorfismo sexual, edad, entre otras causas.

Megatherium* en Chile: el problema de *M. medinae

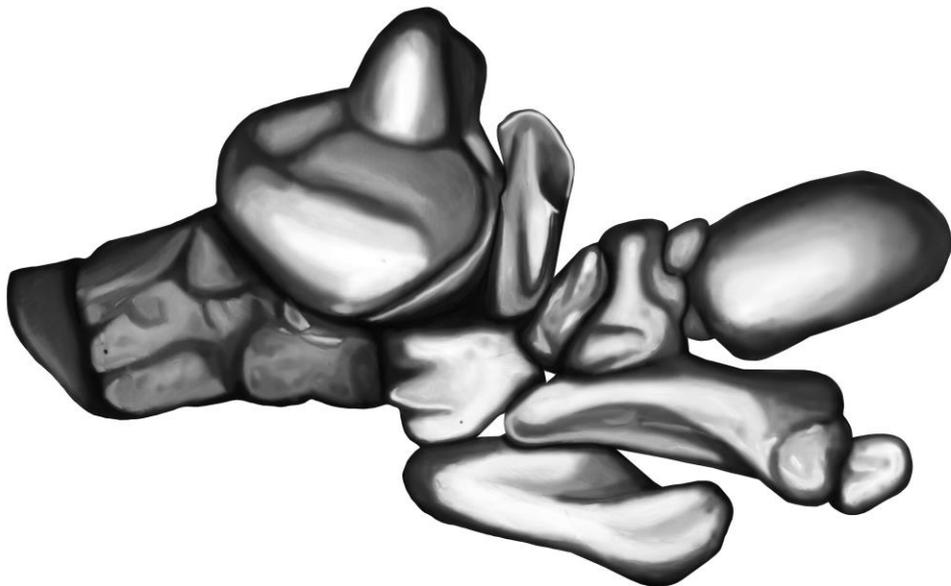
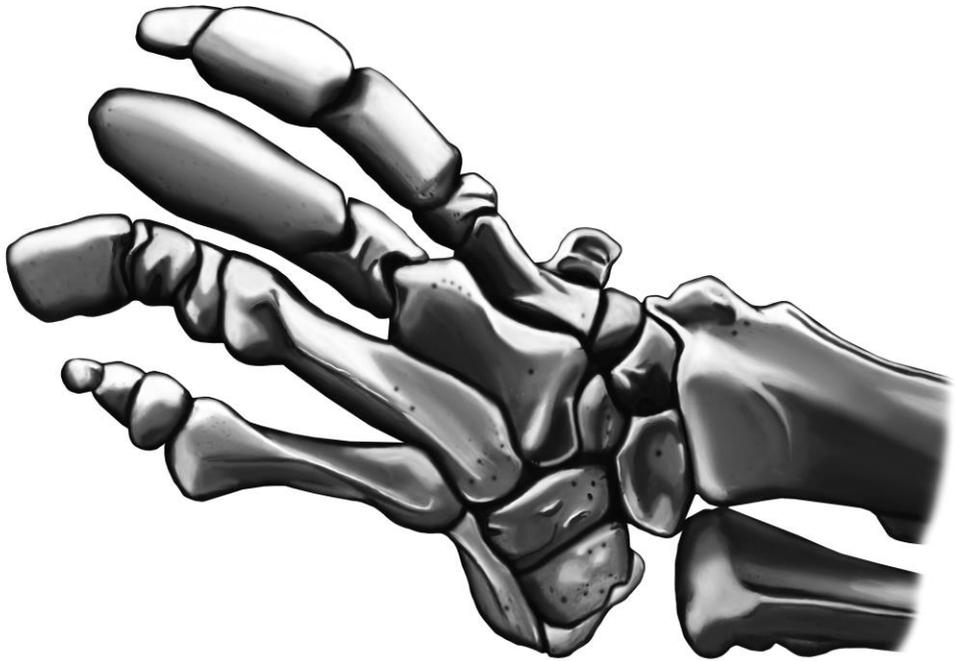
La única especie de *Megatherium* descrita para el norte-centro de Chile corresponde a *M. medinae*. Esta especie fue definida por el naturalista alemán Rodolfo Philippi en 1893 mediante una mandíbula recolectada en la Pampa del Tamarugal, en la I Región de Tarapacá (Philippi 1893, Casamiquela 1999). Philippi

(1893) separa a *M. medinae* de *M. sundti* en base a la orientación de la serie molariforme superior. Una posterior revisión realizada por Casamiquela (1967) en el marco de hallazgos de Scelidotheriinae en la comuna de Conchalí (Región Metropolitana), señala que *M. medinae* es un *nomen nudum* (pretendido nombre científico para un taxón en el que fallan los criterios formales para su empleo científico), mientras que otras revaluaciones han validado esta especie y la han separado de *M. sundti*, considerada como sinónimo de *M. medinae* por Casamiquela y Sepúlveda (1974). Esta situación se debe a que las diferencias observadas por Philippi (1893) entre *M. medinae* y *M. sundti* pueden ser consideradas como variaciones intraespecíficas (Casamiquela y Sepúlveda 1974, De Iuliis 2006), situación con la que concuerdan Hoffstetter (1986) y también Marshall y Salinas (1991) en su revisión de los materiales de la colección Lorenzo Sundt de Ulloma, Bolivia. Casamiquela y Sepúlveda (1974) sugieren que *M. medinae* es una forma transicional entre especies primitivas de *Eremotherium* y las más derivadas especies del género *Megatherium*.

Por su parte, Frassinetti y Ascárate (1974) señalan que existen diferencias entre *M. medinae* y *M. sundti* debido a que este último taxa es más pequeño y porque además la distribución de las series molariformes de la mandíbula son paralelas mientras que en *M. medinae* tienden a ser divergentes. No obstante, ambos rasgos (tamaño y posición de la serie molariforme inferior) deben ser tomadas con cautela debido a posibles deformaciones de la mandíbula considerada en el análisis y depositada actualmente en el MNHN con el código SGO PV 252 (De Iuliis 2006:163). Pese a estas discusiones se considera que *M. medinae* corresponde a una forma de tamaño medio similar a *M. sundti* y *M. tarijense*, mayor a *M. altiplanicum* y menor a *M. americanum* (De Iuliis 2006). El cráneo, desde una vista dorsal, es más sinuoso en relación con *M. sundti* con una dentadura menos comprimida anteroposteriormente, con el margen anterior del coronoide menos vertical en comparación a *M. sundti* (De Iuliis 2006).

Para el esqueleto postcraneal destaca la robustez del fémur y tibia de *M. medinae* comparado a *M. americanum*, *M. sundti* y *M. altiplanicum*, siendo similar a *M. tarijense* (Frassinetti y Ascárate 1974, De Iuliis 2006:164). En el caso del fémur, de acuerdo con Casamiquela y Sepúlveda (1974) uno de los rasgos propios de *M. medinae* corresponde al borde lateral que es casi rectilíneo, mientras que para Saint-André y De Iuliis (2001) la diáfisis del fémur es menos comprimida y el borde lateral y medial son prácticamente paralelos, lo que según estos autores se debe a estados plesiomórficos de esta especie. En el caso de las mandíbulas se ha observado para *M. sundti* y *M. medinae* un tamaño y morfología similar (De Iuliis 2006). En las mandíbulas de *M. sundti* se aprecia, no obstante, que el margen anterior del proceso coronoide se dispone más vertical y separado anteriormente con una apariencia más comprimida, mientras que en vista lateral el margen anterior cubre todo o gran parte del cuarto molariforme.

Esta breve discusión refleja que *Megatherium medinae* como entidad taxonómica, requiere de un trabajo y revisiones más sistemáticas con el fin de validarla o no en la lista de especies de los Megatheriinae.



Vista dorsal de los huesos de la mano (imagen superior) y del pie de *Megatherium americanum* (imagen inferior)

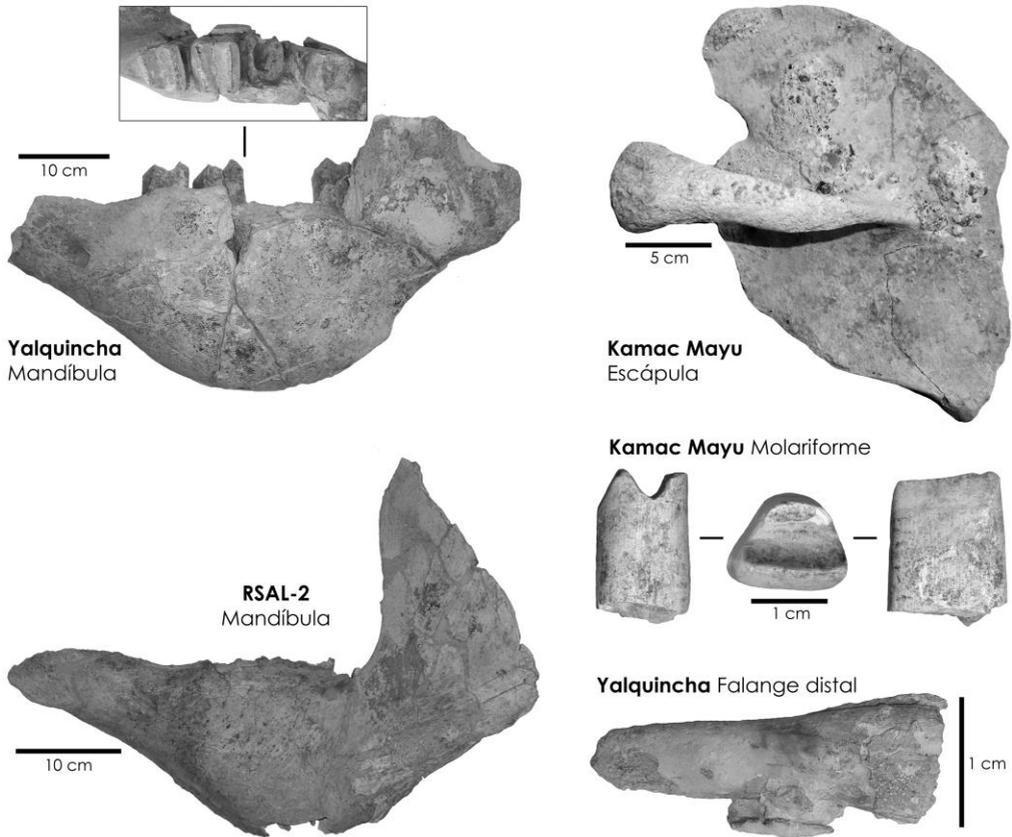
Hallazgos de *Megatherium* en Chile y cercanos a Calama

El género *Megatherium* se distribuye en Chile desde el extremo norte hasta la zona centro del país (Fuenzalida 1963, Casamiquela y Sepúlveda 1974, Frassinetti y Azcárate 1974, Frassinetti 1982, Salinas *et al.* 1991, Moreno *et al.* 1991, 1994, Casamiquela 1999, Frassinetti y Alberdi 2001, Canto *et al.* 2010). Como se mencionó en párrafos previos, los restos fósiles de territorio chileno en su totalidad fueron clasificados como *Megatherium medinae*, la cual corresponde a una forma de tamaño intermedio similar a *M. sundti* y *M. tarijense*, mayor en talla a *M. altiplanicum*, aunque menor a *M. americanum* (De Iuliis 2006). En el extremo norte los hallazgos provienen de la zona de Pampa de Tamarugal (Región de Tarapacá), Pica-Matilla (Región de Tarapacá) y Chiu Chiu (Región de Antofagasta) dentro de depósitos asignados al Pleistoceno (Casamiquela 1999, Frassinetti y Alberdi 2001, Canto *et al.* 2010).

Dentro de estos registros, uno de los de mayor relevancia corresponde al material extraído en el sector de Yalquincha (sitio Yalquincha-1 *sensu* López *et al.* 2010), el cual fue clasificado por Salinas y colaboradores (1991) como *Megatherium medinae*. Los fósiles fueron hallados fortuitamente en una cantera emplazada a unos 3 km al este de la actual ciudad de Calama dentro de la Formación Chiu Chiu en sedimentos que rellenan la cuenca del río Loa (Salinas *et al.* 1991). Otro hallazgo corresponde a una mandíbula prácticamente completa asignada a *Megatherium* sp. proveniente de depósitos pleistocénicos del Río Salado de un sitio denominado RSAL-2 (Rojas *et al.* 2012), igual clasificación dada a restos (molariforme y escápula) de un animal juvenil del yacimiento de Kamac Mayu; mientras que escasos restos de vértebras y huesos largos asignados a *Xenarthra* fueron recobrados décadas atrás del sitio Ojo de Opache (López y Labarca 2005, López *et al.* 2005, 2007, López *et al.* 2010).

En relación con la cronología, los primeros hallazgos de *Megatherium* en el Norte Grande de Chile fueron asignados a una edad pliocénica. La posterior revisión de Casamiquela y Sepúlveda (1974) reasigna los restos al Pleistoceno. No obstante, la información estratigráfica y cronológica de los yacimientos que portan fósiles de *Megatherium* es escasa. Una de las descripciones más detalladas proviene del sector de Yalquincha en donde se localizaron restos de un *Megatherium medinae* juvenil los que de acuerdo a Salinas *et al.* (1991:306): "...fue recolectada en sedimentos que rellenan la cuenca del río Loa, la cual se originó, posiblemente, por efectos tectónicos a partir del Mioceno superior. Su evolución estratigráfica está representada por unidades de distribución continua discontinua a lo largo del curso del río Loa. En el sector donde se recolectó el fósil se distinguen dos unidades principales de roca, separadas entre sí, disconformemente: la Formación El Loa, Mioceno superior, y la Formación Chiuchiu (*sic*), Plioceno superior-Pleistoceno". No obstante, la revisión de la Formación Chiu Chiu realizada por Blanco y Tomlinson (2009: 28) la asignan al Pleistoceno, señalando, además, un ambiente para la Formación Chiu Chiu de

deposición fluvial influenciado por las variaciones de caudal y la formación local de zonas lacustres.



Evidencias fósiles de *Megatherium* registradas en la Cuenca de Calama y alrededores

Por su parte, la mandíbula de *Megatherium* sp. del sitio RSAL-2 proviene de la terraza fluvial norte del río Salado y fue recolectada de un bloque rodado de un yacimiento aún no determinado. El área se caracteriza por una base de gravas y areniscas finas, con estratos de diatomitas sobrepuestos y limos cortados por turbas. El sedimento al interior del hueso corresponde a arenas y gravas atribuibles a un antiguo depósito fluvial propio de la Formación Chiu Chiu. Cercana al yacimiento RSAL-2, específicamente en el poblado Chiu Chiu y laguna Inca Coya, Rech y colaboradores (2002) efectuaron análisis de Carbono 14 (AMS) en material orgánico los que dieron valores de >48.000, 22.470 ± 260 , 41.400 ± 1.700 y 19.240 ± 170 años AP. Este material orgánico se puede asociar a la turba en los alrededores de RSAL-2 y sugiere que el contexto de los restos de *Megatherium* se sitúa dentro de los rangos del Pleistoceno tardío.

Los restos de Kamac Mayu y Ojo de Opache fueron descubiertos en depósitos de origen fluvial constituidos por gravas arenosas y arena asignadas al Pleistoceno tardío por Chong-Díaz y Jensen (2004) en el caso de Kamac Mayu, y por López *et al.* (2010) en relación con Ojo de Opache.

Bibliografía

Aramayo, S. y T. Manera de Bianco. 1996. Pehuén-Có: las huellas de su pasado geológico. *Ciencia e Investigación* 47: 53-56.

Bargo, M. 2001. The ground sloth *Megatherium americanum*: skull shape, bite forces, and diet. *Acta Palaeontologica Polonica* 46(2): 173-192.

Bargo, M. y S. Vizcaíno. 2008. Paleobiology of Pleistocene ground sloths (*Xenarthra*, *Tardigrada*): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana* 45: 175-196.

Blanco, N. y A. Tomlinson. 2009. *Carta Chiu-Chiu, Región de Antofagasta. Escala 1:50.000*. Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile, Serie Geológica Básica 117, Santiago.

Billet, G., D. Germain, I. Ruf, C. de Muizon y L. Hautier. 2013. The inner ear of *Megatherium* and the evolution of the vestibular system in sloths. *Journal of Anatomy* 223: 557-567.

Bocherens, H. M. Cotte, R. Bonini, P. Straccia, S. Scian, L. Soibelzon y F. Prevosti. 2017. Isotopic insight on paleodiet of extinct Pleistocene megafaunal Xenarthrans from Argentina. *Gondwana Research* 48: 7-14.

Borrero, L.A. 2008. Extinction of Pleistocene megamammals in South America: the lost evidence. *Quaternary International* 185(1): 69-74.

Brandoni, D. 2005. Los Megatheriinae (*Xenarthra*, *Tardigrada*) de la Formación Itzaingó (Mioceno Superior-Plioceno) de la Provincia de Entre Ríos. *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino II* 14: 27-35.

Brandoni, D. y G.J. Scillato-Yané. 2007. Los Megatheriinae (*Xenarthra*, *Tardigrada*) del Terciario de Entre Ríos, Argentina: aspectos taxonómicos y sistemáticos. *Ameghiniana* 44(2): 427-434.

Brandoni, D., E. Soibelzon y A. Scarano. 2008. On *Megatherium gallardoi* (Mammalia, *Xenarthra*, *Megatheriidae*) and the Megatheriinae from the Ensenadan (lower to middle Pleistocene) of the Pampean region, Argentina. *Geodiversitas* 30(4): 793-804.

Canto, J., J. Yáñez y J. Rovira. 2010. Estado actual del conocimiento de los mamíferos fósiles de Chile. *Estudios Geológicos* 66(2): 255-284.

Cartelle, C. y G. De Iuliis. 2006. *Eremotherium laurillardii* (Lund) (Xenarthra, Megatheriidae), the Panamerican giant ground sloth: taxonomy aspects of the ontogeny of skull and dentition. *Journal of Systematic Paleontology* 4(2): 199-209.

Casamiquela, R. 1967. Nota sobre los restos de desdentatos fósiles (Mylodontidae, Scelidotheriinae) de Conchalí, suburbios de Santiago. *Revista Universitaria, Universidad Católica de Chile* 52: 127-135.

Casamiquela, R. 1999. The Pleistocene vertebrate record of Chile. *Quaternary of South America & Antarctic Peninsula* 7: 91-107.

Casamiquela, R. y F. Sepúlveda. 1974. Catalogación crítica de algunos vertebrados fósiles chilenos. III. Los megatéridos. Sobre *Megatherium medinae* Philippi. *Ameghiniana* 11: 97-123.

Chong Díaz, D. y A. Jensen. 2004. *Informe geológico del sitio de hallazgo de restos de vertebrados en el sector urbano de la ciudad de Calama, Sector de Kamac Mayu*. Manuscrito en el poder de los autores.

Cione, A. y E. Tonni. 1995. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico de la región Pampeana. En *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*, M.T. Alberdi, G. Leone y E. Tonni, (eds.), pp. 47-74. Museo Nacional de Ciencia Naturales. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.

De Iuliis, G. 2006. On the taxonomic status of *Megatherium sundti* Philippi, 1893 (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae). *Ameghiniana* 43(1): 161-169.

De Iuliis, G. y P.A. Saint-André. 1997. *Eremotherium sefvei* nov. sp. (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae) from the Pleistocene of Ulloma, Bolivia. *Geobios* 30: 453-461.

De Iuliis, G. y C. Cartelle. 1999. A new giant megatheriine ground sloth (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae) from the late Blancan to early Irvingtonian of Florida. *Zoological Journal of the Linnean Society* 127: 494-515.

De Iuliis, S. Viscaíno, R. Fariña y M.S. Bargo. 2005. El legado del *Megatherium*. *Museo* 3(19): 33-38.

De Iuliis, G., F. Pujos y G. Tito. 2009. Systematic and taxonomic revision of the Pleistocene ground sloth *Megatherium (Pseudomegatherium) tarijense* (Xenarthra: Megatheriidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29(4): 1244–1251.

Dondas, A., F. Isla y J. Carvallido. 2009. Paleocaves exhumed from the Miramar Formation (Ensenadan Stage-age, Pleistocene), Mar del Plata, Argentina. *Quaternary International* 210(1-2): 44-50

Fariña, R. 1996. Trophic relationships among Lujanian mammals. *Evolutionary Theory* 11: 125-134.

Fariña, R. 2002. *Megatherium*, el pelado: sobre la apariencia de los grandes perezosos (Mammalia; Xenarthra) cuaternarios. *Ameghiniana* 39(2): 241-244.

Fariña, R. y S. Vizcaíno. 1995. *Hace solo diez mil años*. 6ª ed. Editorial Fin de Siglo, Montevideo.

Fariña, R. y R. Blanco. 1996. *Megatherium*, the stabber. *Proceedings of the Royal Society* 263: 1725-1729.

Fariña, R., S. Vizcaino y S. Bargo. 1998. Body size estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical* 5(2): 87-108.

Frank, H., F. Buchmann, L. Lima, F. Caron, R. Lopes y M. Fornari. 2011. Karstic features generated from large palaeovertebrate tunnels in southern Brazil. *Espeleo-Tema* 22: 139-143.

Frassinetti, D. 1982. Bibliografía escogida y comentada sobre mamíferos fósiles de Chile. *Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural* 37: 3-24.

Frassinetti, D. y M. Azcárate. 1974. Presencia de *Megatherium* en los alrededores de Santiago (Chile). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 33: 35-42.

Frassinetti, D. y M.T. Alberdi. 2001. Los macromamíferos continentales del Pleistoceno superior de Chile: reseña histórica, localidades, restos fósiles, especies y dataciones conocidas. *Estudios Geológicos* 57(1-2): 53-69.

Fuenzalida, H. 1963. Un *Megatherium* de Tarapacá. *Noticiero Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* 60: 3-5.

Green, J. y D. Kalthoff. 2015. Xenarthran dental microstructure and dental microwear analyses, with new data for *Megatherium americanum* (Megatheriidae). *Journal of Mammalogy* 96(4): 645–657.

Hoffstetter, R. 1986. High andean mammalian faunas during the Plio-Pleistocene. En *High altitude tropical biogeography*, F. Vuilleumier y M. Monasterio (eds.), pp. 218-245. Oxford University Press, American Museum of Natural History, Nueva York.

López, P. y R. Labarca. 2005. *Macrauchenia* (Litopterna), *Hippidion* (Perissodactyla), Camelidae y Edentata en Calama (II Región): comentarios taxonómicos y tafonómicos. *Noticiero Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* 355: 7-10.

López, P., I. Martínez, R. Labarca y D. Jackson. 2005. Registro de *Hippidion*, Canidae, Camelidae y Edentata en el Sector de Ojo de Opache, Calama, II Región. *Noticiero Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* 356: 22-26.

López, P., I. Cartajena, R. Labarca, M.T. Alberdi y J.L. Prado. 2007. Extinct faunal remains in exokarstic deposits from the Late Pleistocene in Calama (II Region, Chile). *Current Research in the Pleistocene* 24: 175-177.

López, P., O. Rojas, P. Mansilla, L. Olivares e I. Martínez. 2010. Mamíferos extintos del Pleistoceno de la Cuenca de Calama (Segunda Región, Chile). Viejas colecciones y nuevos hallazgos. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 17: 1-15.

Marshall, L. y P. Salinas. 1991 The Lorenzo Sundt collection of Pleistocene mammals from Ulloma, Bolivia in the Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile. En *Fósiles y Facies de Bolivia. Volumen I-Vertebrados*, R. Suárez-Suroco (ed.). *Revista Técnica de Yacimiento Petrolíferos Fiscales Bolivianos* 12: 685-692.

Moreno, P., L. Marshall y P. Salinas. 1991. Los mamíferos pleistocénicos del norte y centro de Chile en su contexto geográfico. *Resúmenes expandidos del Sexto Congreso Geológico Chileno*, 670-673.

Moreno, P., C. Villagrán, P. Marquet y L. Marshall. 1994. Quaternary paleogeography of northern and central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 487-502.

Philippi, R. 1893. Noticias preliminares sobre huesos fósiles de Ulloma. *Anales de la Universidad de Chile* 82: 499-506.

Politis, G. y P. Messineo. 2008. The Campo Laborde site: new evidence for the Holocene survival of Pleistocene megafauna in the Argentine Pampas. *Quaternary International* 191: 98-114.

Pradeiro, A., A. Gil y A. Forasiepi. 2012. El registro de *Megatherium* (Xenarthra, Tardigrada) en Mendoza (Argentina): aspectos taxonómicos, cronológicos y paleocológicos. *Mastozoología Neotropical* 19(2): 279-291.

Pujos, F. y R. Salas. 2004. A new species of *Megatherium* (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae) from the Pleistocene of Sacado and Tres Ventanas, Peru. *Paleontology* 47(3): 579-604.

Pujos, F., G. De Iuliis, Ch. Argot y L. Werdelin. 2007. A peculiar climbing Megalonychidae from the Pleistocene of Peru and its implication for sloth history. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149(2): 179-235.

Quintana, C. 1992. Estructura interna de una paleocueva, posiblemente de un Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Pleistoceno de Mar del Plata (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Ameghiniana* 29: 87-91.

Rech, J., J. Quade y J. Betancourt. 2002. Late Quaternary paleohydrology of the central Atacama Desert (lat. 22°-24° S), Chile. *Geological Society of American Bulletin* 114: 334-348.

Rojas, O., P. López e I. Martínez. 2012. Notas sobre un hallazgo de *Megatherium* sp. (Mammalia, Xenarthra, Megatheriidae) en el curso inferior del Río Salado (II Región de Antofagasta, Chile). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 61: 75-84.

Saint-André, P-A. y G. De Iuliis. 2001. The smallest and most ancient representative of the genus *Megatherium* Cuvier, 1796 (Xenarthra, Tardigrada, Megatheriidae) from the Pliocene of the Bolivian Altiplano. *Geodiversitas* 23(4): 625-645.

Salinas, P., J. Naranjo y L. Marshall. 1991. Nuevos restos del perezoso gigante (Megatheriidae, *Megatherium medinae*) de la Formación Chiu-Chiu, Cuenca del Río Loa, Calama, Norte de Chile. *Actas Congreso Geológico Chileno* 1(6): 306-309.

Sekiguchi, F., H. Frank, V. Moreira y E. Antal. 2016. Evidencia de vida gregaria em paleotocas atribuídas a Mylodontidae (Preguiças-Gigantes). *Revista Brasileira de Paleontología* 19(2): 259-270.

Steele, J. y G. Politis. 2009. AMS ¹⁴C dating of early human occupation of southern South America. *Journal of Archaeological Science* 36: 416-429.

Tamayo, M. y D. Frassinetti. 1980. Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural Chile* 37: 323-405.

Vizcaíno, S. 2002. Juicio al megaterio. *Museo* 3(16): 29-33.

CAPÍTULO VII



EQUIDAE

Clase Mammalia

Orden Perissodactyla

Familia Equidae

Género *Hippidion*

Especie *Hippidion saldiasi*

Patricio López Mendoza

Introducción

Los perisodáctilos (*Perissodactyla*, del griego *impar* y *dáctilo*) corresponden a un orden de mamíferos placentarios, y congrega a una serie de especies de ungulados cuya principal característica es la presencia en sus extremidades de un número impar de dedos que terminan en pezuñas, con un dedo central más desarrollado que sirve para el apoyo. Este orden agrupa a tapires, rinocerontes, asnos, cebras y caballos. Dentro de los perisodáctilos, los équidos (Familia Equidae) tienen su origen en América del Norte hace aproximadamente 50 millones de años, irradiándose a gran parte del mundo, salvo Australia y Antártida (MacFadden 1993, Alberdi y Prado 2004). Los équidos, es un grupo que actualmente lo conforman asnos, cebras y caballos, y poseen una de las historias evolutivas mejor conocida debido a lo abundante de su registro fósil (Alberdi y Prado 2004, Prado y Alberdi 2017).

La evolución en los équidos se expresa principalmente en sus extremidades que son de tipo mesaxónico (la mayor parte del peso corporal descansa sobre el dedo número 3), y su dentición que transita de braquiodonta (molares que presentan coronas bajas) a hipsodonta (molares de algunos herbívoros que poseen coronas elevadas). Estos cambios reflejan adaptaciones a las transformaciones del ambiente ya que, durante el Cenozoico -era que se inicia aproximadamente hace 66 millones de años- mediante estudios paleoambientales se ha observado un crecimiento sostenido de las llanuras asociado a una disminución de las precipitaciones, generando así espacios más abiertos. Los équidos se adaptaron gradualmente a estas condiciones a partir del desarrollo de un aparato masticador más eficiente para hierbas, que debido a condiciones ambientales más áridas se vuelven más duras (Alberdi y Prado 2004). Estos cambios se traducen en el crecimiento de las coronas de los molares, lo que permite que el aparato masticador prolongue su vida a medida que los dientes se desgastan.

En el caso de las extremidades, los cambios observados pueden ser explicados como una adaptación a un clima seco, dominado por extensas llanuras abiertas y suelos más duros (Alberdi y Prado 2004). A esto se suma, que la gran velocidad que

alcanzan los équidos actuales se explica a la necesidad de estos animales de poseer un mecanismo de defensa contra predadores en ambientes abiertos. Para América del Sur, la Familia Equidae aparece con posterioridad al cierre del Istmo de Panamá que motivó el proceso discutido anteriormente y definido como el Gran Intercambio Biótico Americano, en donde faunas de América del Norte emigraron a través de América Central hasta el sur del continente y viceversa (Marshall *et al.* 1979, Webb 1991, Alberdi y Prado 2004, Laurito 2012).

El registro más antiguo para América del Sur corresponde a hallazgos de *Hippidion* provenientes de la localidad de Uquía en Argentina, en depósitos del Plioceno tardío-Pleistoceno temprano (Prado *et al.* 1998), siendo el primer género que aparece en este subcontinente, además de ser endémico en la región (Alberdi y Prado 1992, 1993, 1995, 2004, Prado y Alberdi 1996). La aparición del subgénero *Equus* (*Amerhippus*) fue más tardía, cuyo registro más temprano corresponde al de Tarija en depósitos del Ensenadense (Prado y Alberdi 1994, Alberdi y Prado 2004) y fechados por MacFadden (2000) en 1.000.000-700.000 años atrás. La fecha de extinción para ambos géneros es el Pleistoceno tardío, antecedente ratificado a partir de múltiples dataciones directas sobre huesos o bien a partir de cronologías relativas de pisos geológicos conocidos sobre todo para el área Pampeana (Alberdi y Prado 1992, 1993, 1995, 2004, Alberdi y Frassinetti 2000, Alberdi *et al.* 1986, 2001, 2007), al igual que en otras regiones del subcontinente (Núñez *et al.* 1994a, 1994b, Casamiquela 1999, Alberdi y Frassinetti 2000, Alberdi y Prieto 2000, Frassinetti y Alberdi 2001, Alberdi *et al.* 2001, 2003, López y Labarca 2005, López *et al.* 2005, Cartajena *et al.* 2013, López *et al.* 2015a, 2015b, entre otros).

Como se mencionó, el género *Hippidion* es endémico en América del Sur (Alberdi y Prado 1993, 2004), con un registro que se extiende desde el Plioceno tardío al Pleistoceno tardío. Así mismo, se le considera un grupo monofilético restringido a América del Sur, sin relaciones con *Onhippidium* de América del Norte descrito por MacFadden y Skinner (1979). Por su parte, y como se señaló en párrafos anteriores, el subgénero *Equus* (*Amerhippus*) procede de diferentes niveles del Pleistoceno medio y tardío de América del Sur. En años recientes, los estudios moleculares han permitido ratificar al género *Hippidion* como un grupo distinto separado de *Equus* hace 5.6 a 6.5 millones de años (Der Sarkissian *et al.* 2015).

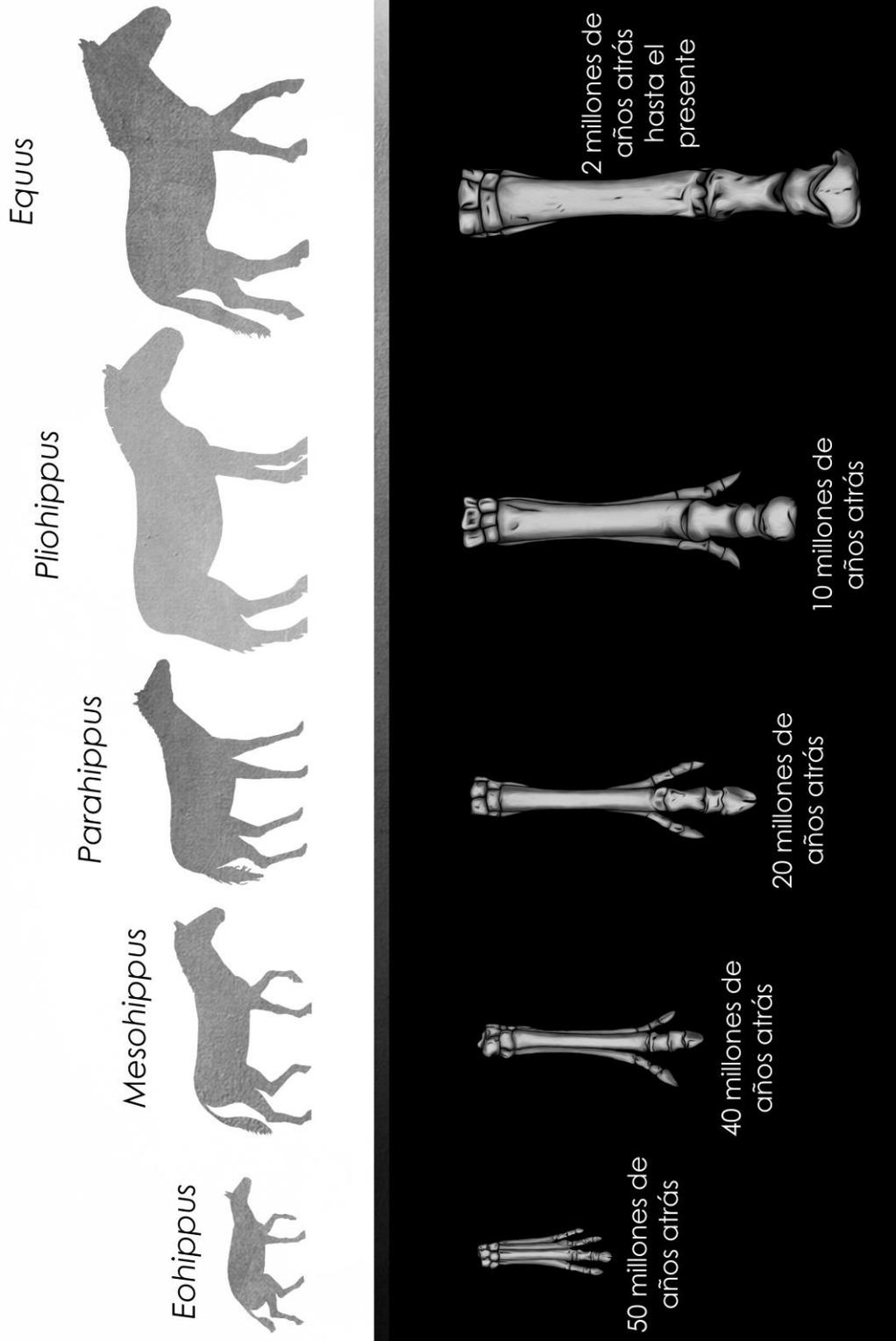
Características de ambos géneros

El subgénero *Equus* (*Amerhippus*) posee un cráneo grande con una marcada cresta supraoccipital, siendo además proporcionalmente grande con relación al esqueleto postcraneal, con una región preorbital y nasal estrecha, y levemente excavada (Alberdi y Frassinetti 2000). Es en los molares, en donde se observa uno de los rasgos más característicos del subgénero, por cuanto en los superiores, el protocono presenta la parte distal más larga que la mesial y en algunos casos se advierten pliegues sobre su esmalte, mientras que en los bordes de las prefosetas y postfosetas

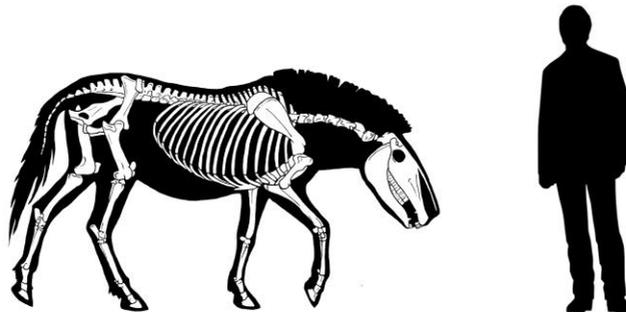
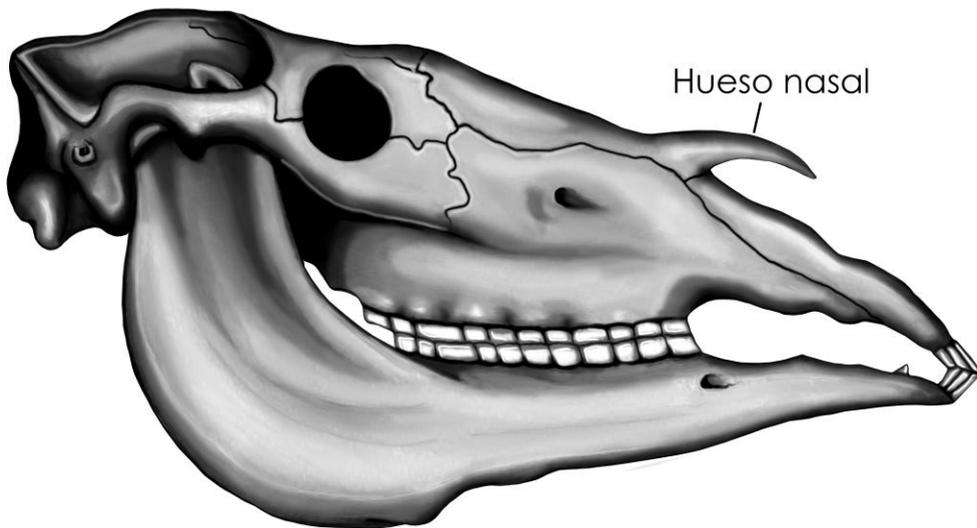
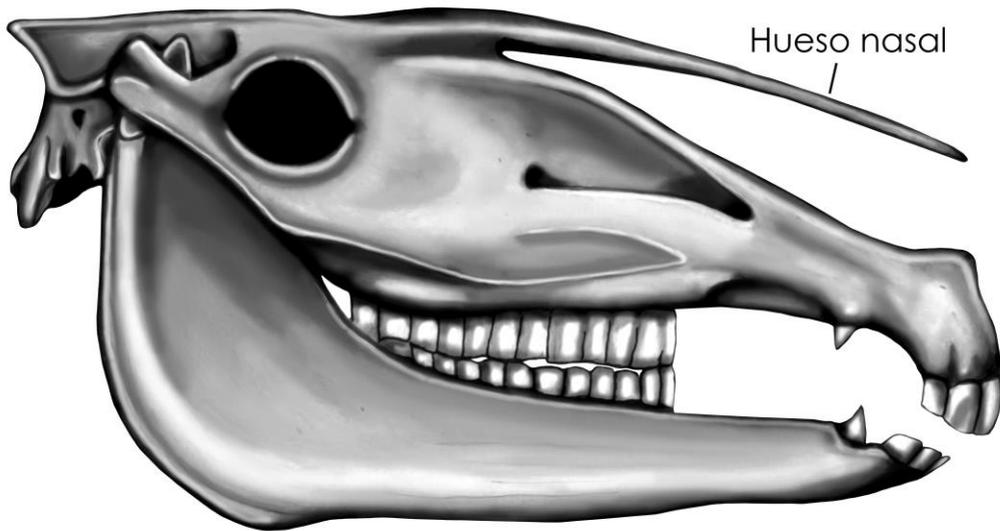
de los dientes superiores hay pocos pliegues. Las mandíbulas son robustas y en la superficie oclusal de los dientes inferiores, el doble bucle es redondeado y angular respectivamente, a su vez que el linguaflexido es más angular sobre el tercer y cuarto premolar y más abierto sobre el primer y segundo molar. El ectoflexido varía desde profundo a somero y no contacta con el linguaflexido (Alberdi y Frassinetti 2000). En relación con el esqueleto apendicular, presenta un acortamiento de la parte distal de las extremidades, aunque menor al género *Hippidion*, rasgo acentuado en la flexión distal del metatarso. Todas las especies tienen metápodos robustos y el Índice de Gracilidad (IG) varía dentro los límites de robustez propias del subgénero (Alberdi y Frassinetti 2000).

Para el subgénero *Equus (Amerhippus)* se reconocen 5 especies: *E. (A.) andium*, *E. (A.) insulatus*, *E. (A.) neogeus*, *E.(A.) santaeelenae* y *E.(A.) lasallei* (Alberdi y Prado 1995, 2004). La especie *Equus (Amerhippus) andium* presenta los mismos caracteres diagnósticos del subgénero, destacando la presencia de una órbita más ancha y situada algo más lateral y más inferior. El esqueleto se caracteriza por unas extremidades más cortas y robustas sobre todo en el radio y los metápodos, diferenciándose claramente del resto de las especies del subgénero. Por su parte, *E. (A.) insulatus* se caracteriza por un cráneo más grande que *E. (A.) andium*, aunque es similar morfológicamente. Presenta flexión craneal prominente entre la caja craneana y el rostro, con la cresta nugal extendiéndose detrás de los cóndilos occipitales. La mandíbula es profunda y masiva, mientras que los protoconos son levemente alargados y las fosetas moderadamente plegadas. El tamaño del esqueleto es intermedio entre *E. (A.) neogeus* y *E. (A.) andium* (Alberdi y Prado 2004).

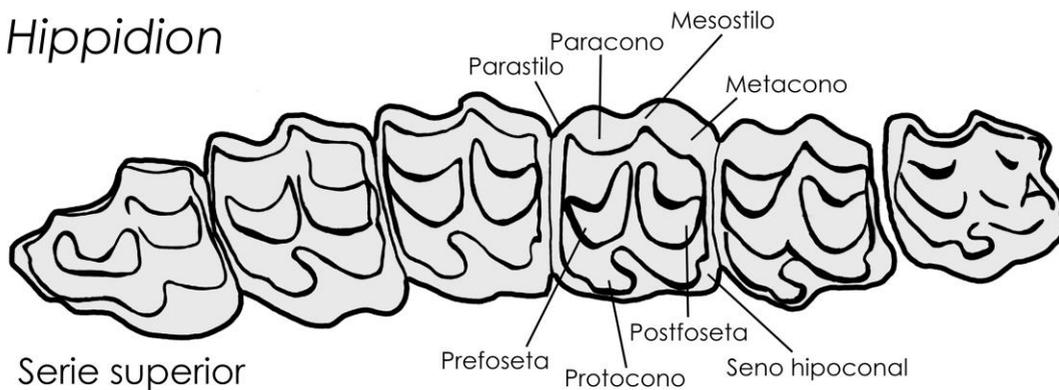
En el caso de la especie *Equus (Amerhippus) santaeelenae*, ésta se caracteriza por una mandíbula robusta similar a las de las otras especies del subgénero, con los molares proporcionalmente más anchos en relación con su longitud. El esqueleto postcraneal es más grande y robusto en comparación a *E. (A.) andium* aunque con morfología similar. El acortamiento de las longitudes del radio y de los metápodos son similares a los observados para esta última especie, aunque *E. (A.) santaeelenae* posee un esqueleto más ancho y más pesado. En cuanto a *Equus (Amerhippus) lasallei* presenta uno de los cráneos más grandes dentro de los équidos sudamericanos, con los lóbulos anteriores de los cóndilos occipitales unidos, aunque tal rasgo puede deberse a la edad (Alberdi y Prado 2004). Por su parte, el género *Hippidion*, se caracteriza por la retracción del nasal al nivel del segundo molar superior o posterior al tercer molar, hueso nasal que se caracteriza además por ser estrecho y largo en forma de estilete. La dentición se caracteriza por protoconos ovales levemente redondeados, con el surco anterior y posterior más o menos desarrollado. El esqueleto apendicular es robusto y monodáctilo, con las metápodos segundo y cuarto reducidos, sobrepasando la mitad de la longitud del tercer dedo (Alberdi y Prado 2004).



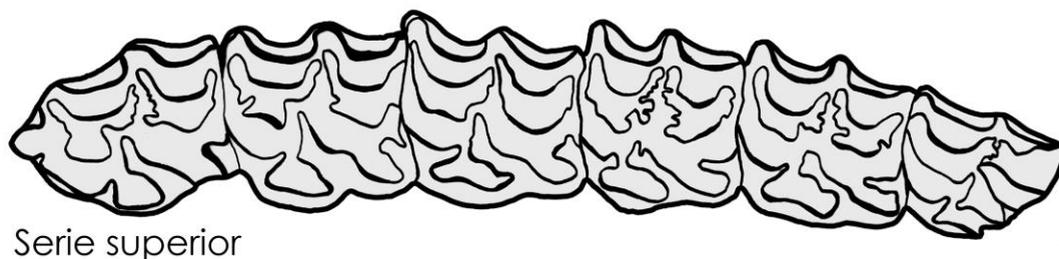
Esquema evolutivo del caballo



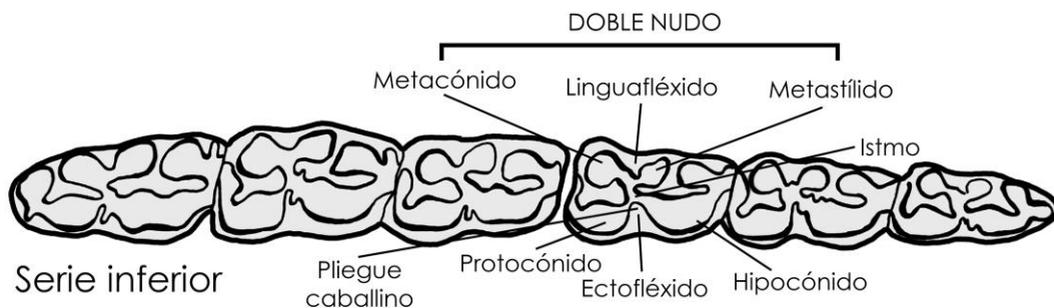
Vistas laterales de los cráneos de *Hippidion* y *Equus* (*Amerhippus*) mostrando las diferencias en forma y tamaño del hueso nasal (imágenes superior y central), además del tamaño estimado para *Hippidion saldiasi* (imagen inferior). Figura de cráneo de *Hippidion* basado y modificado de dibujo realizado por Gustavo Righelato

Hippidion

Serie inferior

Equus (Amerhippus)

Serie superior



Diferencias entre las superficies oclusales de los premolares y molares superiores e inferiores de *Hippidion* y *Equus (Amerhippus)*. Figura tomada y modificada de Alberdi y Prado (2004)

De acuerdo con los estudios de Alberdi y Prado (1993, 2004), se han identificado tres grupos distintos para el género que se asocian a las tres especies validadas: *Hippidion principale*, *Hippidion devillei* e *Hippidion saldiasi*. La especie *Hippidion principale* se caracteriza por ser una especie de talla grande, con un cráneo comparativamente prominente en relación con el esqueleto postcranial y con una hendidura profunda al nivel de la retracción del hueso nasal a la altura del tercer molar. El esqueleto postcranial es grande y fuerte con extremidades robustas. Por su parte, *Hippidion devillei* corresponde a una especie de talla media y más grácil en comparación a *H. principale* e *H. saldiasi*. El cráneo es grande en relación con el esqueleto postcranial, con una retracción del hueso nasal que llega a nivel del mesostilo del segundo molar, mientras que en vista lateral el cráneo es convexo. El esqueleto es corto y robusto, sobre todo los metápodos y las falanges. Por último, *Hippidion saldiasi* corresponde a un équido de talla pequeña con metápodos y falanges notablemente cortas y con las superficies articulares anchas con marcadas inserciones musculares en la cara posterior de las primeras, segundas y terceras falanges que se asocian al tipo de suelo en los que habitaron (Alberdi y Prado 2004).

Una discusión interesante sobre la validez del género *Hippidion* proviene de la existencia de un rasgo anatómico particular presente en el cráneo de algunos representantes de este género. Así, la denominada Fosa Preorbital Dorsal (DPOF o *Dorsal Preorbital Facial Fossae*) ha concentrado parte del interés en los estudios morfológicos. Esta fosa, que algunos autores llaman *fosa lagrimal*, *fosa preorbital*, *fosa naso-maxilar* o *fosa supracranial* (ver discusión en Alberdi y Prado 2004), presente también en algunas especies de Hipparionini del Viejo Mundo, corresponde a una pequeña excavación cercana a la órbita del cráneo en ambos lados y en posición dorsal. Este carácter, que algunos casos presenta una pequeña bolsa asociada o *pocket* no siempre está presente en todos los cráneos reconocidos para el género *Hippidion* y su forma, tamaño y profundidad es variable. Sobre este punto, los(as) investigadores(as) María Teresa Alberdi y José Luis Prado han discutido la postura de Bruce MacFadden que plantea la validez del género *Onhippidium* a partir de la presencia y morfología de la DPOF (ver síntesis en Alberdi y Prado 2004). MacFadden (1997) sostiene que la DPOF está ausente en *Hippidion*, lo que lo diferencia del género *Onhippidium* donde si está presente. Alberdi y Prado (1998) sostienen por su parte que la DPOF varía en *Hippidion* debido a factores como el dimorfismo sexual, al igual que la especie de *Hipparion* en el Viejo Mundo, mientras que MacFadden (1998) defiende en parte su postura, señalando que la DPOF no está relacionado al sexo o desarrollo ontogénico.

Interpretar la funcionalidad de esta fosa es complejo debido a que no existen homólogos en los équidos actuales (ver MacFadden y Skinner 1982). Las hipótesis funcionales para la DPOF son diversas, desde un rasgo asociado al dimorfismo sexual (Osborn 1918), una zona para alojar un divertículo nasal (Gregory 1920), soportes para bolsas glandulares similares a la de los ciervos o bien para mejorar la resonancia durante vocalizaciones (ver MacFadden 1984, 1993). En relación con esta última

hipótesis, MacFadden (1993) señaló que la máxima diversidad morfológica de la fosa ocurre durante la mayor diversidad taxonómica de los caballos fósiles en el Mioceno tardío de América del Norte, en donde alrededor de 12 a 15 especies vivieron en simpatria. Este escenario, debió implicar la partición de sus nichos, por lo que la diversidad de formas de la fosa y sus músculos asociados pudieron funcionar para distintas especializaciones alimenticias. Otra hipótesis, también planteada por MacFadden (1993), señala que la fosa y su musculatura asociada, pudo servir para el movimiento de labios y de la región nasal como mecanismo de comunicación e interacción con otros individuos. Este es un tema que queda abierto a discusión.

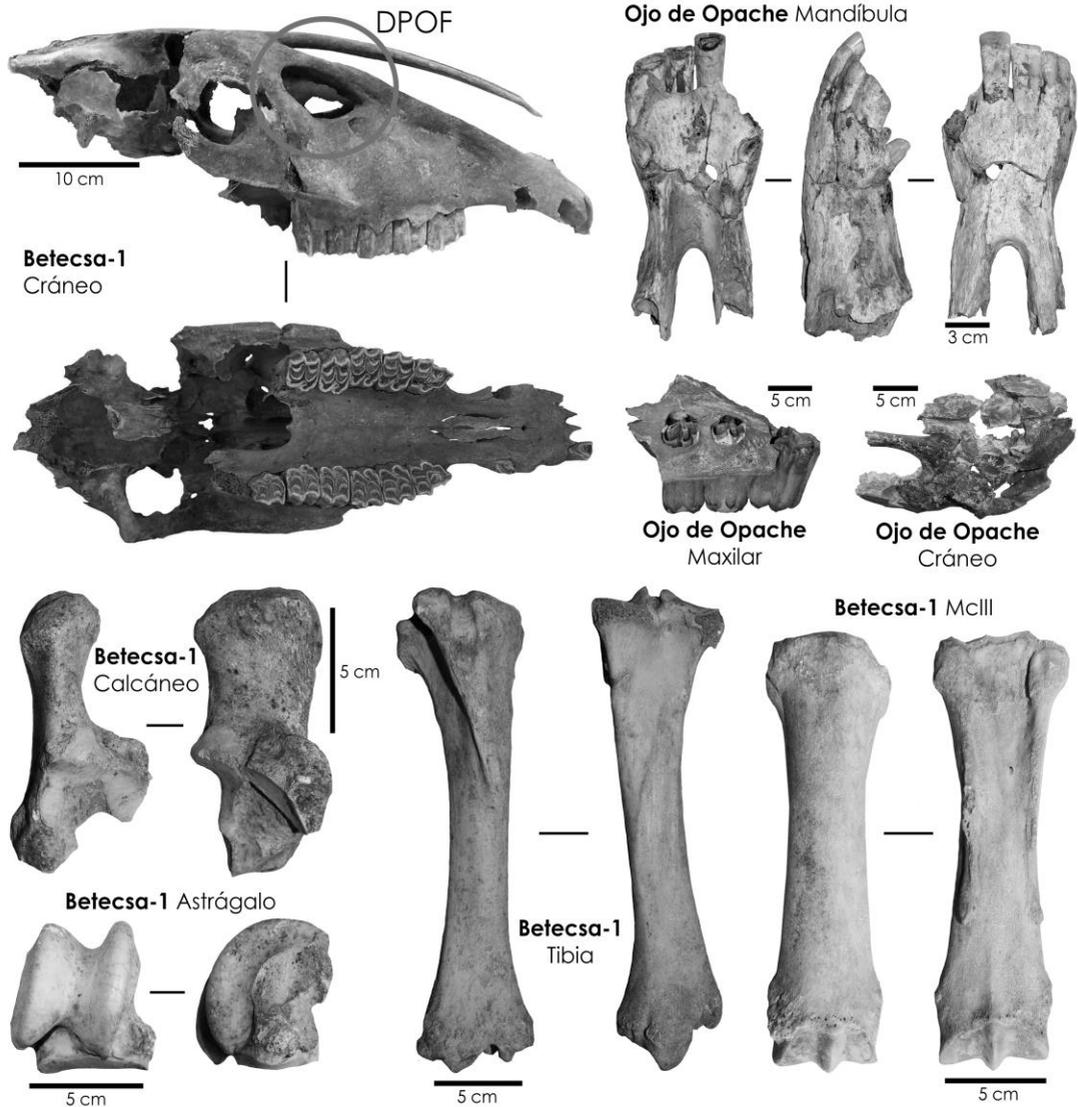
Análisis genético

Recientes estudios de ADN mitocondrial indican que *Hippidion saldiasi* e *Hippidion principale* formaron un clado monofilético basal, separado a *Equus*, respaldando a *Hippidion* como un género distinto, dividiéndose ambos (*Equus* e *Hippidion*) hace 5.6 a 6.5 millones de años (Der Sarkissian *et al.* 2015), información que completa y discute estudios genéticos previos (Orlando *et al.* 2003, 2008, Weinstock *et al.* 2005).

Los caballos fósiles en Chile

Los datos de hallazgos de restos de caballos fósiles son diversos y provienen de estudios sistemáticos como de notificaciones de hallazgos aislados (Oliver 1919, 1927, 1934, Fuenzalida 1936, Berdichewsky 1969-1970, Casamiquela y Chong 1974, Tamayo y Frassinetti 1980, Casamiquela 1969, 1999, Núñez *et al.* 1994a, 1994b, Latorre 1998, Alberdi y Frassinetti 2000, Alberdi y Prieto 2000, Frassinetti y Alberdi 2001, López y Labarca 2005, López *et al.* 2005, Alberdi *et al.* 2007, López 2009, López 2007, 2010, 2015a, 2015b, Recabarren *et al.* 2011, Cartajena *et al.* 2013).

De los trabajos antes mencionados, los desarrollados a principios del año 2000 aportaron las revisiones y síntesis de la mayor parte del registro de équidos a lo largo del territorio nacional. De estos trabajos destacan la revisión de Alberdi y Frassinetti (2000) y Alberdi *et al.* (2007) para los restos del territorio norte, centro y sur, y la revisión de Alberdi y Prieto (2000) para los restos de Patagonia y Tierra del Fuego, siendo las más detalladas y las bases para el presente trabajo. En relación con los restos del género *Hippidion*, las evidencias provienen de casi todo el territorio nacional. Sobre este punto, la especie *Hippidion saldiasi* fue identificada en Santa Rosa de Chena (Región Metropolitana), Chacabuco (Región Metropolitana) y la totalidad de los hallazgos de Patagonia y Tierra del Fuego (Alberdi y Frassinetti 2000, Alberdi *et al.* 2007). Por su parte, *Hippidion principale* se ha descrito para el sitio de Taguatagua (Región de O'Higgins), mientras que restos de *Hippidion* sp. fueron hallados en el sector de Tierras Blancas (Región de Valparaíso) y Calama (Alberdi y Frassinetti 2000, López *et al.* 2010).



Evidencias fósiles de *Hippidion* de la cuenca de Calama y alrededores

Por su parte, en el caso del subgénero *Equus* (*Amerhippus*), la especie *E. (A.) andium* ha sido registrada para el Valle del Elqui (Región de Coquimbo), Pilauco (Región de Los Lagos), Calera (Región de Valparaíso), mientras que *Equus* (*Amerhippus*) sp. fue descrito para Chacabuco (Región Metropolitana), Taguatagua (Región de O'Higgins), Huimpil (Región de la Araucanía), Los Vilos (Región de Coquimbo), Conchalí (Región Metropolitana), Colina (Región Metropolitana) y Quintero (Región de Valparaíso) (ver Alberdi y Frassinetti 2000, Recabarren *et al.* 2011, Cartajena *et al.* 2013, López *et al.* 2015a).

Hallazgos de équidos fósiles en Calama y sus cercanías

Prácticamente la totalidad de los restos de caballos fósiles de Calama corresponden a *Hippidion saldiasi*. Particularmente relevante, es el hallazgo de un esqueleto prácticamente completo y en muy buen estado de conservación del yacimiento Betecsa-1. Como se señaló previamente, se desconoce el contexto de depositación de estos restos, aunque la integridad del esqueleto y su buena conservación apunta a un evento de mortandad natural en sedimentos finos en un ambiente de baja energía. Los restos de Betecsa-1 fueron fechados a través de Carbono 14 en 21.070 ± 100 y 21.380 ± 100 años del presente (Alberdi *et al.* 2007, López *et al.* 2007).

Otros hallazgos de *Hippidion saldiasi* provienen de Ojo de Opache, de donde se recuperó un fragmento de cráneo, maxilar, mandíbula y molares, mientras que de Kamac Mayu provienen restos de cráneo, un metacarpo y un fragmento de mandíbula (Alberdi *et al.* 2007, López *et al.* 2010). Por último, un molar superior del sitio La Vega fue asignado a *Equus (Amerhippus) sp.*, el cual, sin embargo, debe ser revaluado en base a análisis más detallados, sobre todo mediante dataciones radiométricas (López *et al.* 2010).

Bibliografía

Alberdi, M.T. y D. Frassinetti. 2000. Presencia de *Hippidion* y *Equus (Amerhippus)* (Mammalia, Perissodactyla) y su distribución en el Pleistoceno Superior de Chile. *Estudios Geológicos* 56: 279-290.

Alberdi, M.T. y J.L. Prado. 1992. El registro de *Hippidion* Owen, 1869 y *Equus (Amerhippus)* Hoffstetter, 1959 (Mammalia, Perissodactyla) en América del Sur. *Ameghiniana* 29: 265-284.

Alberdi, M.T. y J.L. Prado. 1993. Review of the genus *Hippidion* Owen, 1869 (Mammalia; Perissodactyla) from the Pleistocene of South America. *Zoological Journal of the Linnean Society* 108: 1-22.

Alberdi, M.T. y J.L. Prado. 1995. Los équidos de América del sur. En *Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos 5 millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*, M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.), pp. 295-307. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid.

Alberdi, M.T. y J.L. Prado. 1998. Comments on: Pleistocene horse from Tarija, Bolivia, and validity of the genus *Onhippidium* (Mammalia: Equidae), by B. J. MacFadden. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 669-672.

Alberdi, M.T. y J.L. Prado. 2004. *Caballos fósiles de América del Sur. Una historia de tres millones de años*. Investigaciones arqueológicas y paleontológicas del Cuaternario Pampeano (INCUAPA), Olavarría, Argentina.

Alberdi, M.T., J. Fernández, A. Menégaz y J.L. Prado. 1986. *Hippidion* Owen 1869 (Mammalia, Perissodactyla) en sedimentos del Pleistoceno tardío de la localidad Barro Negro (Jujuy, Argentina). *Estudios Geológicos* 42: 487-493.

Alberdi, M.T., J.L. Prado, P. López, R. Labarca e I. Martínez. 2007. *Hippidion saldiasi* Roth, 1899 (Mammalia, Perissodactyla) en el Pleistoceno tardío de Calama, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 157-171.

Alberdi, M.T. y A. Prieto. 2000. *Hippidion* (Mammalia, Perissodactyla) de las Cuevas de las provincias de Magallanes y Tierra de Fuego. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas* 28: 147-171.

Alberdi, M.T., M. Zárate y J.L. Prado. 2001. Presencia de *Hippidion principale* en los acantilados costeros de Mar del Plata (Argentina). *Revista Española de Paleontología* 16: 1-7.

Alberdi, M.T., C. Cartelle y J.L. Prado. 2003. El registro Pleistoceno de *Equus* (*Amerhippus*) e *Hippidion* (Mammalia, Perissodactyla) de Brasil. Consideraciones paleoecológicas y biogeográficas. *Ameghiniana* 40: 173-196.

Berdichewsky, B. 1969-1970. El megaterio de Conchalí: hallazgo de un desdentado fósil en la comuna de Conchalí en Santiago. *Boletín de Prehistoria* 2(2-3): 101-115.

Cartajena, I. P. López, D. Carabias, C. Morales, G. Vargas y C. Ortega. 2013. First evidence of an underwater final Pleistocene terrestrial extinct faunal bone assemblage from Central Chile (South America): taxonomic and taphonomic analyses. *Quaternary International* 305: 45-55.

Casamiquela, R. 1967. Nota sobre los restos de desdentados fósiles (Mylodontidae, Scelidotheriinae) de Conchalí, Suburbios de Santiago. *Revista Universitaria* 52: 127-135.

Casamiquela, R. 1969. Enumeración crítica de los mamíferos continentales pleistocenos de Chile. *Rehue* 2: 143-172.

Casamiquela, R. 1999. The Pleistocene vertebrate record of Chile. *Quaternary of South America & Antarctic Peninsula* 7: 91-107.

Casamiquela, R. y G. Chong. 1974. *Incitas* (Mammalia, Equidae?) en rocas del Plio-Pleistoceno de la costa Provincia de Antofagasta (Chile). *Actas del Primer Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2: 621-632.

Der Sarkissian, C., J. Vilstrup, M. Schubert, A. Seguin-Orlando, D. Eme, J. Weinstock, M.T. Alberdi, F. Martín, P. López, J.L. Prado, A. Prieto, Ch. Douady, T. Stafford, E. Willerslev y L. Orlando. 2015. Mitochondrial genomes reveal the extinct *Hippidion* as an outgroup to all living equids. *Biology Letters* 11: 20141058.

Frassinetti, D. y M.T. Alberdi. 2001. Los macromamíferos continentales del Pleistoceno superior de Chile: reseña histórica, localidades, restos fósiles, especies y dataciones conocidas. *Estudios Geológicos* 57: 53-69.

Fuenzalida, V.H. 1936. Los caballos fósiles encontrados en Chacabuco y otros con los cuales se relacionan. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 15: 47-62.

Gregory, W. 1920. On the anatomy of the preorbital fossae of Equidae and other ungulates. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 62: 265-284.

Latorre, C. 1998. Paleontología de mamíferos del Alero Tres Arroyos 1, Tierra del Fuego, XII Región, Chile. *Anales de Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Naturales* 26: 77-90.

Laurito, C. 2012. Paleobiogeografía del arribo de mamíferos suramericanos al sur de América Central de previo al Gran Intercambio Biótico Americano: un vistazo al GABI en América Central. *Revista Geológica de América Central* 46: 123-144

López, P. 2007. Tafonomía de los mamíferos extintos del pleistoceno tardío de la costa meridional del Semiárido de Chile (IV Región-32° Latitud S). Alcances culturales y paleoecológicos. *Chungara* 39(1): 69-86.

López, P. 2009. El mundo perdido de Patagonia Central: una aproximación taxonómica al estudio de los mamíferos extintos del sitio Baño Nuevo-1 (XI Región-Chile). En *Zoarqueología del confín de mundo*. P. López, I. Cartajena, Ch. García y F. Mena (eds.), pp. 115-132. Universidad Internacional SEK-Chile. Santiago.

López, P. y R. Labarca. 2005. *Macrauchenia* (Litopterna), *Hippidion* (Perissodactyla), Camelidae y Edentata en Calama (II Región): comentarios taxonómicos y tafonómicos. *Noticiero Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* 355: 7-10.

López, P., I. Martínez, R. Labarca y D. Jackson. 2005. Registro de *Hippidion*, Canidae, Camelidae y Edentata en el Sector de Ojo de Opache, Calama, II Región. *Noticiero Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* 356: 22-26.

López, P., I. Cartajena, R. Labarca, M.T. Alberdi y J.L. Prado. 2007. Extinct faunal remains in exokarstic deposits from the late Pleistocene in Calama (II Region, Chile). *Current Research in the Pleistocene* 24: 175-177.

López, P., O. Rojas, P. Mansilla, L. Olivares e I. Martínez. 2010. Mamíferos extintos del Pleistoceno de la Cuenca de Calama (Segunda Región, Chile). Viejas colecciones y nuevos hallazgos. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 17: 1-15.

López, P., F. Mena y E. Bostelmann. 2015a. Presence of extinct bear in a pre-cultural level of Baño Nuevo-1 cave (Central Patagonia, Chile). *Estudios Geológicos*: DOI 10.3989/egeol.42011.357.

López, P., I. Cartajena, D. Carabias, C. Morales, D. Letelier y V. Flores. 2015b. Terrestrial and maritime taphonomy: differential effects on spatial distribution of a Late Pleistocene continental drowned faunal bone assemblage from the Pacific coast of Chile. *Archaeological and Anthropological Sciences*: DOI 10.1007/s12520-015-0275-y.

MacFadden, B. y M. Skinner. 1982. *Hipparion* horses and modern phylogenetic interpretation: comments on Forsten's view of *Cormohipparion*. *Journal of Paleontology* 56(6): 1336-1342.

MacFadden, B. 1984. *Astrihippus* and *Dinohippus* from the Yepómera Local Fauna (Hemphillian, Mexico) and implications for the phylogeny of one-toed horses. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4: 273-283.

MacFadden, B. 1993. *Fossil Horses. Systematics, paleobiology, and evolution of the Family Equidae*. Cambridge University Press, Cambridge.

MacFadden, B. 1997. Pleistocene horses from Tarija, Bolivia, and validity of the genus *Onhippidium* (Mammalia: Equidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 199-218.

MacFadden, B. 1998. Preorbital facial fossae, *Onhippidium*, and origin of South American Pleistocene horses: response to Alberdi and Prado. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 673-675.

MacFadden, B. 2000. Middle Pleistocene climate change recorded in fossil mammal teeth from Tarija Bolivia, and upper limit of the Ensenadan Land-Mammal Age. *Quaternary Research* 54: 121-131.

MacFadden, B. y M. Skinner. 1979. Diversification and biogeography of the one-toed horses *Onhippidium* and *Hippidion*. *Yale Peabody Museum of Natural History Postilla* 175: 1-9.

Marshall, L., R. Butler, R. Drake, G. Curtis y R. Tedford. 1979. Calibration of the Great American Interchange. *Science* 204(4390): 272-279.

Núñez, L., J. Varela, R. Casamiquela y C. Villagrán. 1994a. Reconstrucción multidisciplinaria de la ocupación prehistórica de Quereo, centro de Chile. *Latin American Antiquity* 5(2): 99-118.

Núñez, L., J. Varela, R. Casamiquela, V. Schiappacasse, H. Niemeyer y C. Villagrán. 1994b. Cuenca de Taguatagua en Chile: el ambiente del Pleistoceno Superior y ocupaciones humanas. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 503-519.

Oliver, C. 1919. Contribución a la paleontología chilena. Sobre el *Equus curvidens* Owen. *Revista Chilena de Historia Natural* 23: 6-11.

Oliver, C. 1927. Las condiciones biológicas de la fauna vertebrada de Chile en la era cenozoica. *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción* 1: 68-79.

Oliver, C. 1934. Los hallazgos de restos de caballos fósiles de Chile. *Revista Universitaria* 19: 541-553.

Orlando, L., V. Eisenmann, F. Reynier, P. Sondaar y C. Hänni. 2003. Morphological convergence in *Hippidion* and *Equus* (*Amerhippus*) South American equids elucidated by ancient DNA analysis. *Journal of Molecular Evolution* 57: 29-40.

Orlando, L., D. Male, M.T. Alberdi, J.L. Prado, A. Prieto, A. Cooper y C. Hänni. 2008. Ancient DNA clarifies the evolutionary history of American late Pleistocene equids. *Journal of Molecular Evolution* 66: 533-538.

Osborn, H. 1918. Equidae of the Oligocene, Miocene, and Pliocene of North America. Iconographic type revision. *Memoirs of the American Museum of Natural History, New Ser.* 2: 1-326.

Prado, J.L. y M.T. Alberdi. 1994. A quantitative review of the horse *Equus* from South America. *Paleontology* 37: 459-481.

Prado, J.L. y M.T. Alberdi. 1996. A cladistic analysis of the horses of the tribe Equini. *Paleontology* 39: 663-680.

Prado, J. L. y M.T. Alberdi. 2017. *Fossil Horses of South America. Phylogeny, systematics and ecology*. Springer, The Latin American Studies Book Series, Cham.

Prado, J.L., M.T. Alberdi y M. Reguero. 1998. El registro más antiguo de *Hippidion* Owen, 1869 (Mammalia, Perissodactyla) en América del Sur. *Estudios Geológicos* 54: 85-91.

Recabarren, O., M. Pino e I. Cid. 2011. A new record of *Equus* (Mammalia: Equidae) from the Late Pleistocene of central-south Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 84(4): 535-542.

Tamayo, M. y D. Frassinetti. 1980. Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. *Boletín del Museo Nacional del Historia Natural de Chile* 37: 323-399.

Webb, S. 1991. Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology* 17: 266-280.

Weinstock, J., E. Willerslev, A. Sher, W. Tong, S. Ho, D. Rubenstein, J. Storer, J. Burns, L. Martin, C. Bravi, A. Prieto, D. Froese, E. Scott, L. Xulong y A. Cooper. 2005. Evolution, systematics, and phylogeography of Pleistocene horses in the new world: a molecular perspective. *PLoS Biology* 3(8): e241.

CAPÍTULO VIII



CANIDAE

Clase Mammalia
Orden Carnivora
Familia Canidae
Canidae indeterminado

Patricio López Mendoza

Introducción

Los cánidos (Familia Canidae, del latín *perro*) corresponden a mamíferos de régimen carnívoro y omnívoro, los cuales están presentes en todos los continentes, a excepción de Antártida, mientras que en Australia la aparición de perros se debió a la acción humana (Clutton-Brock 1995). Los cánidos llegaron a América del Sur durante el Plioceno tardío hace aproximadamente 2 a 2.4 millones años, cruzando el Istmo de Panamá y a partir de varias oleadas. Esta familia refleja en sus distintas especies piernas largas y delgadas, con sentidos bien desarrollados, y una adaptación propia de un animal carnívoro. A nivel morfológico, además, se caracterizan por poseer cuatro dedos en las patas posteriores y cinco dedos en las anteriores a excepción del género *Lycaon* que tiene cuatro dígitos.

La clasificación taxonómica de formas extintas como actuales de cánidos ha sido objeto de una gran discusión, incluyendo el momento temporal y lugar en donde aparecieron por primera vez las primeras formas domésticas (ver Berta 1987, 1988, Clutton-Brock 1995, Tedford *et al.* 1995, 2009, Coppinger y Coppinger 2001, Prevosti 2001, Savolainen *et al.* 2002, Bardeleben *et al.* 2005, Soibelzon y Prevosti 2007, Wang *et al.* 2004, Galibert *et al.* 2011, Fuentes-González y Muñoz-Durán 2012, Larson *et al.* 2012, Grace *et al.* 2015, Skoglund *et al.* 2015, entre otros). Al respecto, Berta (1987) señaló cuatro grupos mayores de Canidae en América del Sur: (1) *Urocyon* (que incluye *Vulpes*, *Urocyon* y *Otocyon*); (2) *Dusicyon* (incluyendo *Pseudalopex*, *Dusicyon*, *Protocyon* y *Theriodictis*); (3) *Cerdocyon* (con los géneros *Nyctereutes*, *Cerdocyon*, *Atelocynus* y *Speothos*), y (4) *Chrysocyon* (el que incluye *Chrysocyon* y *Canis*), distribuidos desde el Plioceno tardío hasta la actualidad. De acuerdo con Berta (1987, 1988), tanto *Theriodictis* como *Protocyon* corresponden a un clado filogenéticamente relacionado a *Dusicyon*, y en donde *Canis gezi* estaría emparentado con la especie de América del Norte *C. ambrusteri* (Berta 1987, 1988). Sin embargo, Prevosti (2001) propuso que *C. gezi* debe ser asignada al género *Theriodictis*.

Dentro de los géneros de gran tamaño destacan *Protocyon* y *Theriodictis*, con una masa estimada de 20 kg para el primero y de 37 kg para el segundo (Prevosti y

Palmqvist 2001, Soibelzon y Prevosti 2007), mientras que *Canis dirus* alcanzó un peso de 50 kg, especie que además posee una morfología similar a *Canis lupus* (lobo) (Soibelzon y Prevosti 2007). Estudios recientes tanto osteológicos como genéticos indican que los cánidos sudamericanos son parte de un grupo monofilético que está dividido en los clados conformados por *Speothos*, *Chrysocyon*, *Dusicyon* por un lado y por *Cerdocyon*, *Atelocynus* y *Lycalopex* por otro (Soibelzon y Prevosti 2013). Por su parte, *Protocyon*, *Theriodictis* y *Canis gezi* y *Speothos* conformarían un mismo grupo monofilético (Prevosti 2010, Soibelzon y Prevosti 2013).

De acuerdo con la revisión realizada por Soibelzon y Prevosti (2007) el género *Dusicyon* estaría representado por *D. cultridens* del Vorohuense (Plioceno medio) de la región Pampeana (Argentina); *D. gymnocercus* del Ensenadense (Plioceno tardío-Pleistoceno medio) de la región Pampeana (Argentina) y de Tarija (Bolivia), y en depósitos del Pleistoceno tardío de Minas Gerais (Brasil), Salto (Uruguay) y Entre Ríos (Argentina); *D. avus* del Ensenadense de la región Pampeana hasta el Pleistoceno tardío y Holoceno al sur de Patagonia y el sur de Brasil; y *D. vetulus* del Pleistoceno tardío de Brasil. Por su parte, *Chrysoscyon brachyurus* se ha registrado en el Ensenadense de Tarija, Lujanense de Minas Gerais y el Holoceno de la región Pampeana (Soibelzon y Prevosti 2007).

En cuanto al género *Speothos*, éste se encuentra representado por la especie actual que habita en la zona de Minas Gerais, en Brasil, y la especie extinta *S. pacivorus* registrada en esta misma zona (Soibelzon y Prevosti 2007). Para el caso del género *Theriodictis* se han descrito dos especies *T. platensis* y *T. tarijensis* que aparecen en el Ensenadense de Argentina y Bolivia (Soibelzon y Prevosti 2007). El género *Protocyon* incluye a las especies *P. scagliarum* del Ensenadense de Argentina, *P. orcesi* del Pleistoceno tardío de Ecuador y *P. troglodytes* del Ensenadense-Lujanense de Bolivia, Perú, Brasil y Argentina (Soibelzon y Prevosti 2007). Por último, el género *Canis* estaría representado por *C. dirus* del Pleistoceno tardío de Bolivia, Perú, Venezuela, *C. nehringi* de la Región Pampeana de Argentina, y *C. gezi* con escasos restos obtenidos en el Ensenadense de la Región Pampeana (Soibelzon y Prevosti 2007).

En una revisión actualizada publicada recientemente por Prevosti y Forasiepi (2018) se establece un panorama taxonómico y cronológico más claro, el cual se detalla en la tabla anexada más abajo.

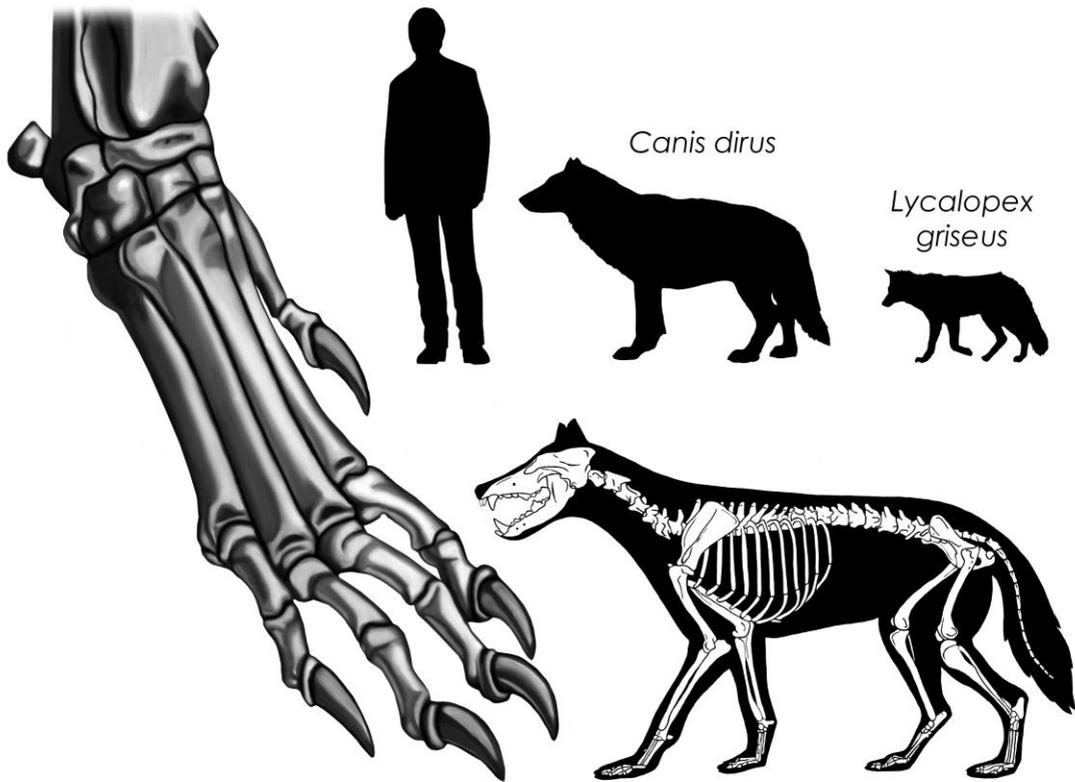
Evidencias fósiles de cánidos en Chile

El conocimiento de los cánidos del Pleistoceno tardío de Chile es aún incipiente, debido al escaso tratamiento que se le ha dado al grupo y por lo escaso del material fósil (Trejo y Jackson 1998, López *et al* 2010). La única especie de cánido extinto descrita para el territorio nacional es *Dusicyon avus*, cuyos restos provienen de Patagonia y Tierra del Fuego y de depósitos estratigráficos asignados al Pleistoceno tardío (Latorre 1998, Prevosti *et al.* 2011, Martín 2013). Las fechas taxón, es decir,

dataciones mediante Carbono 14 que fueron obtenidas directamente sobre los huesos de una especie identificada, indican para el caso del sitio de Tres Arroyos-1 (Tierra del Fuego chilena) una antigüedad de 10.575 ± 65 años AP, mientras que para el sitio de Baño Nuevo-1 (Aysén) se obtuvo una fecha de 7.070 ± 25 (Trejo y Jackson 1998, Velásquez y Mena 2006, Prevosti *et al.* 2011). *Ducisyon avus* fue una especie que sobrevivió a las extinciones masivas del Pleistoceno tardío, registrándose restos en la Región Pampeana y Patagonia Argentina con fechas que se sitúan bien avanzado el Holoceno (Mansur 2007, Messineo y Politis 2007, Prevosti *et al.* 2011).

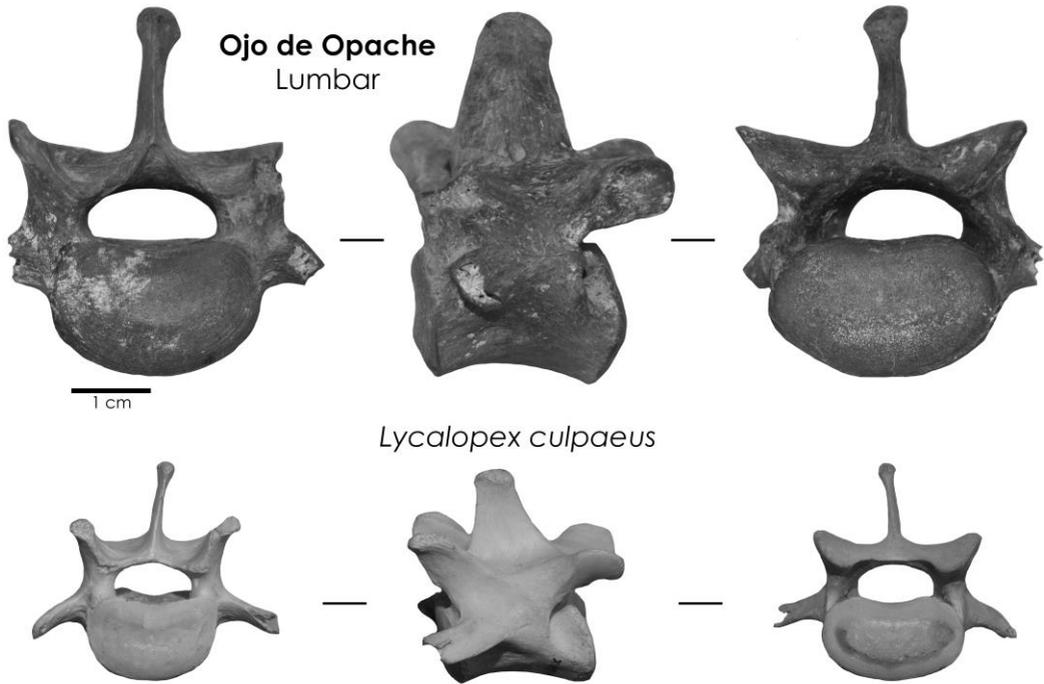
Taxa	Antigüedad	Localidades
<i>Lycalopex culpaeus</i>	Pleistoceno tardío hasta la actualidad	Argentina, Chile, Ecuador y Perú
<i>Lycalopex cultridens</i>	Plioceno tardío hasta el Pleistoceno medio	Buenos Aires, Argentina
<i>Lycalopex ensenadensis</i>	Pleistoceno medio hasta el Pleistoceno tardío	Buenos Aires, Argentina
<i>Lycalopex fulvipes</i>	Holoceno	Chile
<i>Lycalopex griseus</i>	Holoceno	Argentina y Chile
<i>Lycalopex gymnocerus</i>	Plioceno tardío-Pleistoceno temprano) hasta el Holoceno	Argentina, Uruguay, Bolivia y Brasil
<i>Lycalopex sechurae</i>	Pleistoceno tardío	Ecuador y Perú
<i>Lycalopex vetulus</i>	Pleistoceno tardío	Brasil
<i>Cerdocyon thous</i>	Pleistoceno tardío	Argentina y Brasil
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	Pleistoceno tardío-Holoceno	Restos fósiles en Argentina y Brasil Poblaciones actuales habitan en Argentina, Brasil, Bolivia, Paraguay y Uruguay
<i>Speothos venaticus</i>	Pleistoceno tardío-Holoceno	Restos fósiles en Brasil Poblaciones actuales habitan desde Panamá hasta Argentina
<i>Ducisyon avus</i>	Pleistoceno tardío-Holoceno	Argentina, Brazil, Chile y Uruguay
<i>Theriodictis platensis</i>	Pleistoceno medio	Argentina
<i>Protocyon scagliorum</i>	Pleistoceno medio	Región Pampeana, Argentina
<i>Protocyon troglodytes</i>	Pleistoceno tardío	Argentina, Bolivia, Brasil, Ecuador, Venezuela y Uruguay
<i>Protocyon tarijensis</i>	Pleistoceno medio-Pleistoceno tardío	Tarija, Bolivia
<i>Canis gezi</i>	Pleistoceno medio	Región Pampeana, Argentina
<i>Canis dirus</i>	Pleistoceno tardío	Argentina, Bolivia, Perú y Venezuela
<i>Canis nehringi</i>	Pleistoceno tardío	Argentina, Bolivia, Perú y Venezuela
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Pleistoceno tardío-Holoceno	Restos fósiles en Venezuela Poblaciones actuales en Colombia y Venezuela

Especies de cánidos extintos y actuales de América del Sur. Datos tomados de Prevosti y Forasiepi (2018)



Esquema de los huesos del pie delantero de un cánido doméstico (imagen izquierda), relación de tamaño entre la especie extinta de mayor tamaño registrada en América (*Canis dirus*) y la especie actual del territorio chileno con menor tamaño (*Lycalopex griseus*) (imagen superior derecha), y esquema del esqueleto de un cánido (imagen inferior derecha)

Para Patagonia, específicamente para Cueva Fell y Pali Aike, Amorosi y Prevosti (2008) señalan registros de *Duscicyon griseus* y *Duscicyon culpaeus* (sic) en depósitos del Pleistoceno tardío y Holoceno temprano, mientras que Labarca *et al.* (2008) señalan restos de *Duscicyon culpaeus* (sic) en depósitos del Pleistoceno tardío del sitio Las Guanacas (Región de Aisén). Por su parte, *Lycalopex culpaeus* (zorro culpeo) fue registrado en el sitio de GNLQ-1 en el sector de Quintero (Región de Valparaíso, Cartajena *et al.* 2011, 2013), el cual presenta fechas cercanas a los 20.000 años antes del presente (Carabias *et al.* 2013, López *et al.* 2016, 2018). Casamiquela (1999) además, refiere a Canidae un fragmento de mandíbula del sitio de Tagua-Tagua (Región de O'Higgins). Para el Norte Semiárido, específicamente en Quereo, cerca de Los Vilos, Casamiquela (1969-1970) señaló la presencia de *Duscicyon* sp. en sedimentos finipleistocénicos. Por último, para el Norte Árido, en este mismo trabajo se menciona un hallazgo de *Duscicyon* sp. en Pampa del Tamarugal (I Región) en depósitos del Pleistoceno tardío (Casamiquela 1969-1970).



Vértebra lumbar de Canidae del sitio Ojo de Opache (imagen superior) comparada con vértebra lumbar de *Lycalopex culpaeus* (imagen inferior). Fotografías del fósil de Ojo de Opache tomadas por Jennyfer Rojas. Fotografías del espécimen de *Lycalopex culpaeus* tomadas por Elvira Latorre Blanco

El registro de cánidos extintos en Calama

En el sector de Calama, el único registro fósil de cánido proviene del sitio Ojo de Opache (López *et al.* 2005, 2007, 2010). Este material, corresponde a un fragmento de vértebra lumbar que supera en tamaño a los especímenes del actual *Lycalopex culpaeus* y de *Dusicyon avus* (especie extinta). Sin embargo, al tratarse de una pieza de baja diagnosis taxonómica, este fósil no ha sido asignado a un género en particular, siendo necesaria una mayor comparación con otros restos fósiles.

El espécimen del sitio Ojo Opache presenta una robustez y tamaño afín a cánidos de gran talla como *Protocyon* (ca. 20 kg), *Theriodictis* (ca. 37 kg) y *Canis dirus* (ca. 50 kg), taxa registrados con probabilidad desde el Pleistoceno temprano (Ensenadense), y con certeza hasta la transición Pleistoceno-Holoceno (Lujanense-Reciente) en el sur de Bolivia, zona relacionada directamente con la actual Calama (Berta 1988, Marshall y Sempere 1991, Van Vankelburgh 1991, Prevosti y Palmqvist 2001, Soibelzon y Prevosti 2007), tal como discutiremos más adelante.

Bibliografía

Amorosi, T. y F. Prevosti. 2008. A preliminary review of the canid remains from Junius Bird's excavations at Fell's and Pali Aike caves, Magallanes, Chile. *Current Research in the Pleistocene* 25: 25-27.

Bardeleben, C, R. Moore y R. Wayne. 2005. A molecular phylogeny of the Canidae based on six nuclear loci. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37(3): 815-831.

Berta, A. 1987. Origin, diversification, and zoogeography of the South America Canidae. *Fieldiana: Zoology* 39: 455-471.

Berta, A. 1988. Quaternary evolution and biogeography of the large South American Canidae (Mammalia: Carnivora). *Geological Sciences* 132: 1-149.

Carabias, D. I. Cartajena, R. Simonetti, P. López, C. Morales y C. Ortega. 2013. Submerged paleolandscapes: site GNL Quintero 1 (GNLQ1) and the first evidences from the Pacific coast of South America. En *Submerged prehistoric archaeology: how climate change and technology are rewriting history*, J. Flatman, A. Evans y N. Flemming (eds.), pp. 131-148. Editorial Springer, Nueva York.

Cartajena, I., P. López, D. Carabias, C. Morales y G. Vargas. 2011. Arqueología subacuática y tafonomía: recientes avances en el estudio de sitios finipleistocénicos sumergidos en la costa Pacífica de Chile central. *Antípoda* 13: 201-225.

Cartajena, I., P. López, D. Carabias, C. Morales, G. Vargas y C. Ortega. 2013. First evidences of an underwater final pleistocene terrestrial extinct faunal bone assemblage from central Chile (South America): taxonomic and taphonomic analyses. *Quaternary International* 305: 45-55.

Casamiquela, R. 1969-1970. Primeros documentos de la Paleontología de vertebrados para un esquema estratigráfico y zoogeográfico del Pleistoceno de Chile. *Boletín de Prehistoria de Chile* 2-3: 65-73.

Casamiquela, R. 1999. The Pleistocene vertebrate record of Chile. *Quaternary of South America & Antarctic Peninsula* 7: 91-107.

Clutton-Brock, J. 1995. Origins of the dog: domestication and early history. En *The domestic dog: its evolution, behaviour and interactions with people*, J. Serpell (ed.), pp. 7-20, Cambridge University Press, Nueva York.

Coppinger, R. y L. Coppinger. 2001. *Dogs: a startling new understanding of canine origin, behavior and evolution*. Scribner, Nueva York.

Fuentes-González, J. y J. Muñoz-Durán. 2012. Filogenia de los cánidos actuales (Carnivora: Canidae) mediante análisis de congruencia de caracteres bajo parsimonia. *Actualidades Biológicas* 34(96): 85-102.

Galibert, F., P. Quignon, Ch. Hitte y C. Andre. 2011. Toward understanding dog evolutionary and domestication history. *Comptes Rendus Biologies* 334: 190-196.

Grace, A., M. Coquerelle y G. Colombeau. 2015. 3D morphometric analysis of fossil canid skulls contradicts the suggested domestication of dogs during the late Paleolithic. *Scientific Reports* 5: 8299; DOI 10.1038/srep08299.

Labarca, R., F. Fuentes y F. Mena. 2008. Los conjuntos faunísticos pleistocénicos de Cueva Las Guanacas (Región de Aisén, Patagonia chilena): alcances taxonómicos y tafonómicos. *Magallania* 36(2): 123-142.

Latorre, C. 1998. Paleontología de mamíferos del alero Tres Arroyos I, Tierra del Fuego, XII Región, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Naturales* 26: 77-90.

Larson, G., E. Karlsson, A. Perri, M. Webster, S. Ho, J. Peters, P. Stahl, P. Piper, F. Lingaas, M. Fredholm, K. Comstock, J. Modiano, C. Schelling, A. Agoulnik, P. Leegwater, K. Dobney, J-D. Vigne, C. Vilà, L. Andersson y K. Lindblad-Toh. 2012. Rethinking dog domestication by integrating genetics, archeology, and biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109: 8878-8883.

López, P., I. Martínez, R. Labarca y D. Jackson. 2005. Registro de *Hippidion*, Canidae, Camelidae y Edentata en el sector de Ojo de Opache, Calama, II Región. *Noticiero Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* 356: 22-26.

López, P., I. Cartajena, R. Labarca, M.T. Alberdi y J.L. Prado. 2007. Extinct faunal remains in exokarstic deposits from the Late Pleistocene in Calama (II Region, Chile). *Current Research in the Pleistocene* 24: 175-177.

López, P., O. Rojas, P. Mansilla, L. Olivares e I. Martínez. 2010. Mamíferos extintos del Pleistoceno de la Cuenca de Calama (Segunda Región, Chile). Viejas colecciones y nuevos hallazgos. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 17: 1-15.

López, P., I. Cartajena, D. Carabias, C. Morales, D. Letelier y V. Flores-Aqueveque. 2016. Terrestrial and maritime taphonomy: differential effects on spatial distribution of a Late Pleistocene continental drowned faunal bone assemblage from the Pacific coast of Chile. *Archaeological and Anthropological Sciences* 8(2): 277-290.

López, P., I. Cartajena, D. Carabias, F. Prevosti, A. Maldonado y V. Flores-Aqueveque. 2018. Reconstructing drowned terrestrial landscapes. Paleogeography of a late Pleistocene extinct faunal assemblage: site GNL Quintero 1 (GNLQ1) (33° S, Central Chile). *Quaternary International* 463: 153-160.

Mansur, M. 2007. Confección y uso de artefactos discoides en contextos de cazadores-recolectores de Patagonia meridional: pesas para redes en el sitio HS01AM (Prov. Santa Cruz, Argentina). En *Arqueología de Fuego-Patagonia. Levantando piedras, desenterrando huesos, y develando arcanos*, F. Moreno, M. Martinic, A. Prieto y G. Bahamonde (eds.), pp. 701-708. Ediciones CEQUA, Punta Arenas.

Marshall, L. y T. Sempere. 1991. The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. En *Fósiles y Facies de Bolivia-Volumen 1, Vertebrados*. *Revista Técnica de YPF* 12(3-4): 631-652.

Martin, F. 2013. *Tafonomía de la transición Pleistoceno-Holoceno en Fuego-Patagonia. Interacción entre humanos y carnívoros y su importancia como agentes en la formación del registro fósil*. Ediciones de la Universidad de Magallanes, Punta Arenas.

Messineo, P. y G. Politis. 2007. El sitio Calera. Un depósito ritual en las Sierras Bayas (Sector Noroccidental de Tandilia). En *Arqueología en las pampas II*, C. Bayón, A. Pupio, M. González de Bonaveri, N. Flegenheimer y M. Frére, M. (eds.), pp. 697-720. Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires.

Prevosti, F. 2001. The fossil record of *Canis* (Carnivora: Canidae) in South America. Comments on the systematic status of *Canis gezi*. *Canid Biology and Conservation Conference*, Abstracts 94.

Prevosti, F. 2010. Phylogeny of the large extinct South American canids (Mammalia, Carnivora, Canidae) using a "total evidence" approach. *Cladistics* 26: 456-481.

Prevosti, F. y P. Palmqvist. 2001. Análisis ecomorfológico del cánido hipercarnívoro *Theriodictis platensis* (Mammalia, Carnivora) basado en un nuevo ejemplar del Pleistoceno de Sudamérica. *Ameghiniana* 38(4): 375-384.

Prevosti, F. y A. Forasiepi. 2018. *Evolution of South American mammalian predators during the Cenozoic: paleobiogeographic and paleoenvironmental contingencies*. Springer International Publishing AG, Cham.

Prevosti, F., F. Santiago, L. Prates y M. Salemme. 2011. Constraining the time of extinction of the South American fox *Dusicyon avus* (Carnivora, Canidae) during the late Holocene. *Quaternary International* 245(6): 209-217.

Savolainen, P., Y-P. Zhang, J. Luo, J. Lundeberg y T. Leitner. 2002. Genetic evidence for an East Asian origin of domestic dogs. *Science* 298: 1610–1613.

Skoglund, P., E. Ersmark, E. Palkopoulou y L. Dalén. 2015. Ancient wolf genome reveals an early divergence of domestic dog ancestors and admixture into high-latitude breeds. *Current Biology* 25: 1515–1519.

Soibelzon, L. y F. Prevosti. 2007. Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur. En *Geomorfología litoral i Quaternari. Homenatge a D. Joan Cuerda Barceló*, Pons, G. X y Vicens, D. (eds.), pp. 49-68. Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears. Palma de Mallorca.

Tedford, R., B. Taylor y X. Wang. 1995. Phylogeny of the Caninae (Carnivora: Canidae): the living taxa. *American Museum Novitates* 3146: 1-37.

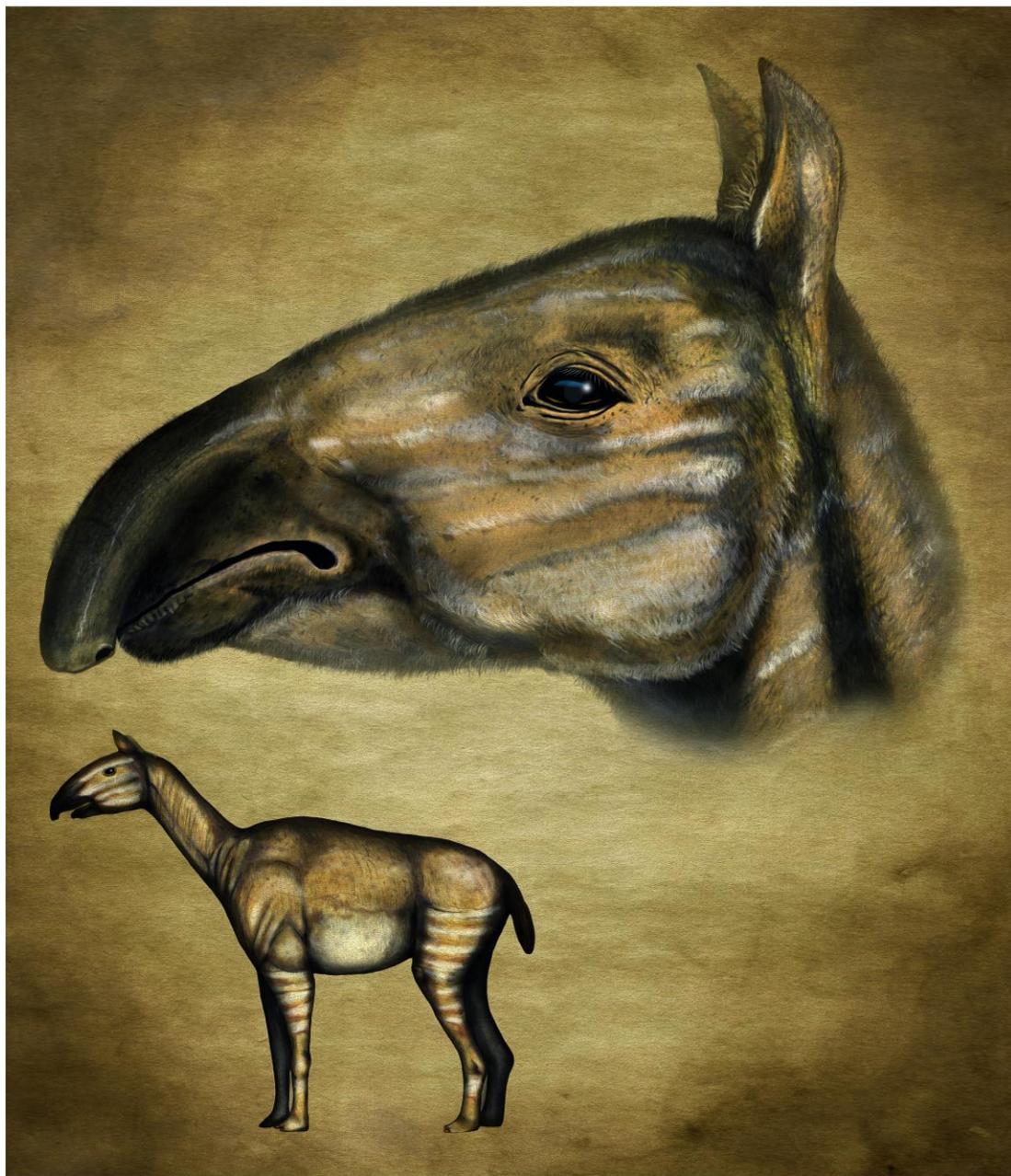
Tedford, R., X. Wang y B. Taylor. 2009. Phylogenetic systematics of the North American fossil Caninae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 574: 1-215.

Trejo, V. y D. Jackson. 1998. Cánidos patagónicos: identificación taxonómica de mandíbulas y molares del sitio arqueológico Cueva Baño Nuevo-1 (Alto Ñirehuao, XI Región). *Anales del Instituto de la Patagonia* 26:181-194.

Van Valkenburgh, B. 1991. Iterative evolution of hypercarnivory in canids (Mammalia: Carnivore): evolutionary interactions among sympatric predators. *Paleobiology* 17(4): 340-362.

Wang, X, R. Tedford, B. Van Valkenburgh y R. Wayne. 2004. Ancestry: evolutionary history, molecular systematics, and evolutionary ecology of Canidae. En *The biology and conservation of wild canids*, D. Macdonald y C. Sillero-Zubiri (eds.), pp. 39-54. Oxford University Press, Oxford.

CAPÍTULO IX



MACRAUCHENIIDAE

Clase Mammalia

Orden Litopterna

Familia Macraucheniidae

Género *Macrauchenia*

Especie *Macrauchenia patachonica*

Patricio López Mendoza

Introducción

Los Litopternos (del griego *talón suave*) corresponden a un Orden de herbívoros que forma parte del grupo denominado *Ungulados Nativos Sudamericanos* o *Meridiungulados* (Bond 1999). Este Orden se encuentra representado por diversas familias como Macraucheniidae, la que agrupa a mamíferos placentarios con morfologías dentales de tipo lofoselenodontes, y que posee una distribución temporal que va desde el Eoceno tardío hasta inicios del Holoceno para el caso de *Macrauchenia patachonica* de acuerdo con una fecha radiocarbónica de 8.390 ± 40 años antes del presente, obtenida del Sitio 2 de Arroyo Seco (Bond *et al.* 1995, Tonni 1990). Los Litopternos, en general, se caracterizan por miembros de tipos mesaxónicos (un dedo central más grande) y diferencias notables en el cráneo y su dentadura en comparación a otros herbívoros.

Dentro de Macraucheniidae se incluyen a su vez tres subfamilias, que agrupan una gran diversidad de géneros y especies: Sparnotheriodontinae, Cramaucheniinae y Macraucheniinae. En cuanto a los Macraucheniinae, a lo largo de su historia evolutiva se observan cambios notables, como el aumento continuo de sus tamaños corporales, un cuello y un hocico más alargado y un aumento en el tamaño de las coronas de los dientes (Rusconi 1957, Guérin y Faure 2004, Schmidt y Ferrero 2014, Forasiepi *et al.* 2016, Souza Lobo 2017, Westbury *et al.* 2017). Junto a esto, los macraucheníidos se caracterizan por la retracción gradual y el desplazamiento hacia atrás de las fosas nasales, lo cual alcanza su mayor expresión en taxones del Pleistoceno (Souza Lobo 2017). Para el Pleistoceno, y en particular para el caso del género *Macrauchenia*, la tendencia en el desplazamiento de las fosas nasales llega al extremo por su posición en la zona supraorbital (cercano y sobre los ojos), lo que se interpreta como un rasgo afín a la presencia de una proboscis o trompa, o bien de un opérculo muscular (Hoffstetter y Paskoff 1966, Bond *et al.* 1995, Bond 1999).

El registro de *Macrauchenia* en América del Sur abarca zonas representadas actualmente por países como Venezuela, Perú, Bolivia, Paraguay, Brasil, Uruguay, Argentina y Chile (Sefve 1925, Marshall y Sempere 1991, Ubilla y Perea 1999, Carlini y

Tonni 2000, Guérin y Faure 2004, López y Labarca 2005, Gelfo *et al.* 2008, Chávez *et al.* 2010, Westbury *et al.* 2017). Curiosamente los primeros restos descubiertos de esta especie fueron realizados por Charles Darwin en 1834 en la zona de Puerto San Julián en Patagonia, fósiles que fueron descritos por el eminente anatomista y paleontólogo inglés Richard Owen en 1838.

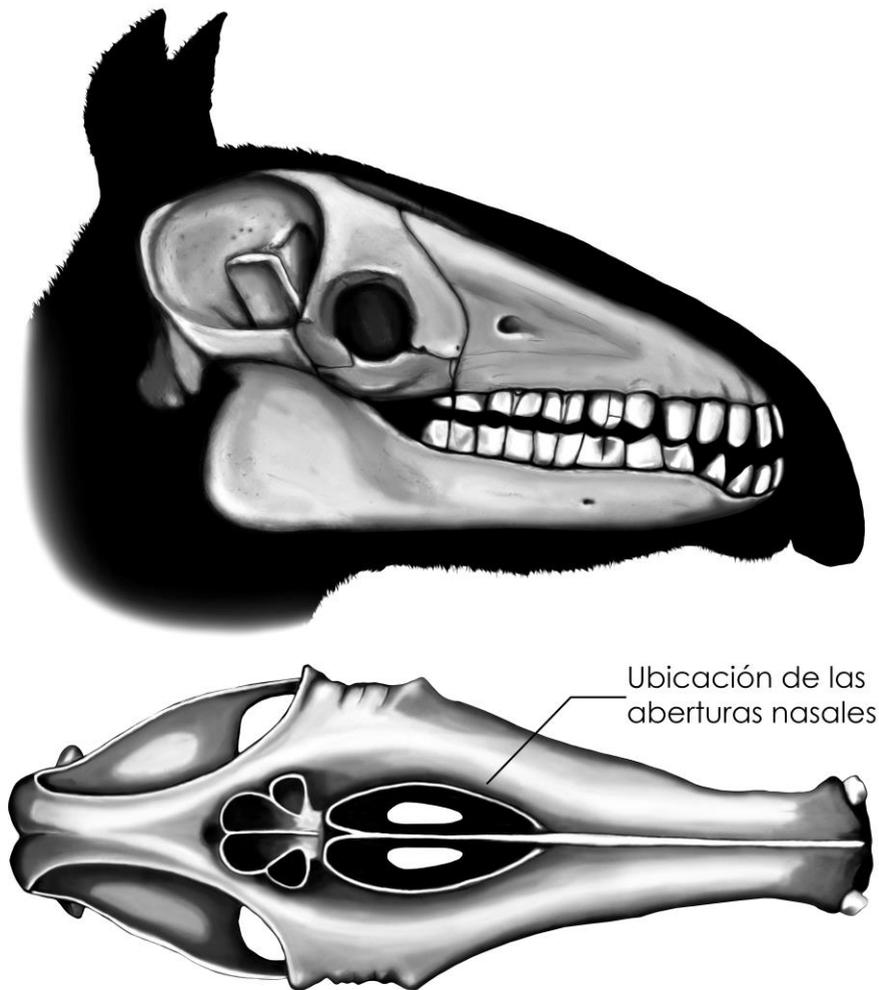
Especie	Periodo
<i>Cullinia levis</i>	Mioceno tardío
<i>Huayqueriana cristata</i>	Mioceno tardío
<i>Oxydontherium zeballosi</i>	Mioceno tardío
<i>Paranauchenia hystata</i>	Mioceno tardío
<i>Paranauchenia denticulata</i>	Mioceno tardío
<i>Promacrauchenia calchaquiorum</i>	¿Mioceno tardío/Plioceno temprano?
<i>Scalabriniherium bravardi</i>	Mioceno tardío
<i>Scalabriniherium rusconi</i>	¿Mioceno tardío-Plioceno?
<i>Xenorhinotherium bahiense</i>	Cuaternario
<i>Macrauchenia patachonica</i>	Cuaternario
<i>Macrauchenopsis ensenadensis</i>	Cuaternario
<i>Promacrauchenia (Pseudomacrauchenia) yepesi</i>	Cuaternario
<i>Promacrauchenia antiqua</i>	Plioceno temprano
<i>Promacrauchenia chapadmalense</i>	Plioceno temprano
<i>Promacrauchenia kraglievichi</i>	Plioceno temprano
<i>Windhausenia delacroixi</i>	Plioceno tardío

Especies reconocidas para la Familia Macrauchenidae. Tabla tomada y modificada de Forasiepi *et al.* (2016)

Una de las características morfológicas de *Macrauchenia* está en el autopodio, el cual presenta tres dígitos y es comparable con el autopodio de especies actuales como los rinocerontes (*Perissodactyla*, *Rhinocetoridae*), y a diferencia de los *Rhinocerotidae* el zeugapodio de *Macrauchenia* posee el radio y ulna bien desarrollados, robustos y soldados a lo largo de toda la diáfisis (Gelfo *et al.* 2008). La conformación de la pelvis, en particular el ilión, es similar a la de los équidos, mientras que las vértebras se elevan y disminuyen su tamaño progresivamente hacia la parte posterior de la columna (Luna y Cruz 2014). Por su parte, la mandíbula tiene ramas horizontales, bajas y subparalelas, con un húmero corto en relación con el radio-ulna, y un fémur más largo en comparación a la tibia y fíbula (Guérin y Faure 2004). Con casi una tonelada de peso, se ha postulado que *Macrauchenia* utilizó el esquite facilitado por las características biomecánicas de sus huesos largos de las extremidades que son más fuertes en el sentido transversal (especialmente en el fémur), sobre todo de depredadores como el *Smilodon* o tigre dientes de sable (Fariña *et al.* 2005).

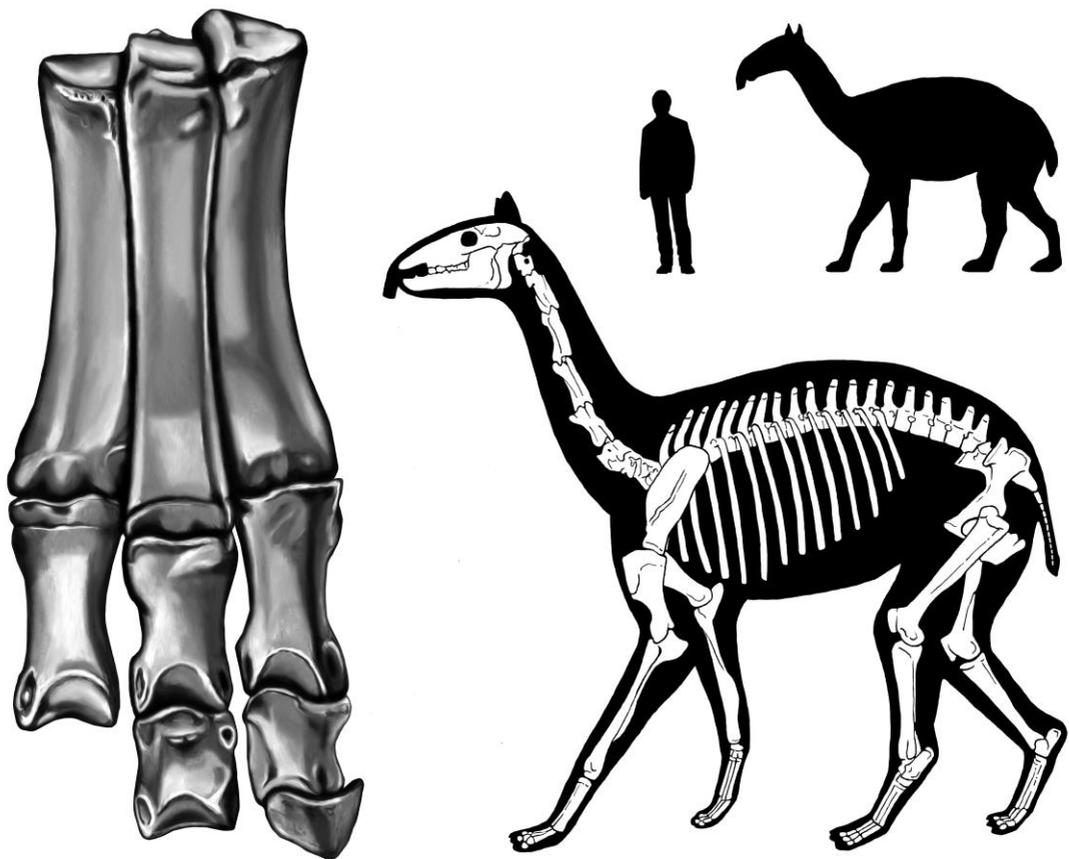
Sin embargo, es en el cráneo en donde se observa uno de los rasgos más comunes de esta especie y de los *Macrauchenidae* en general. Este rasgo tiene que ver con la ubicación de la abertura nasal, la cual, en vez de estar situada en el frente del rostro, se localiza en una posición centrodorsal, entre los ojos, cerca de la cima del

cráneo, lo que sugiere la existencia de una trompa o proboscis (Burmeister 1864, Rusconi 1957), o bien una abertura similar a los espiráculos que existen en los cetáceos. Ambos posibles rasgos anatómicos implican potencialmente escenarios paleocológicos distintos por cuanto la presencia de una trompa puede entenderse como una adaptación a la vida acuática o anfibia similar a la del tapir (género *Tapirus*), mientras que una abertura que permite abrir y cerrarse puede ser indicativa de adaptaciones a condiciones más áridas, en donde el viento arrastra una fuerte cantidad de arena o polvo (ver discusión en Guérin y Faure 2004). Si *Macrauchenia* tenía o no trompa, sigue siendo un tema no resuelto, aunque la reconstrucción de este animal con una larga trompa parece no ser factible debido a que la estructura del cráneo no permite soportar un apéndice muy largo.

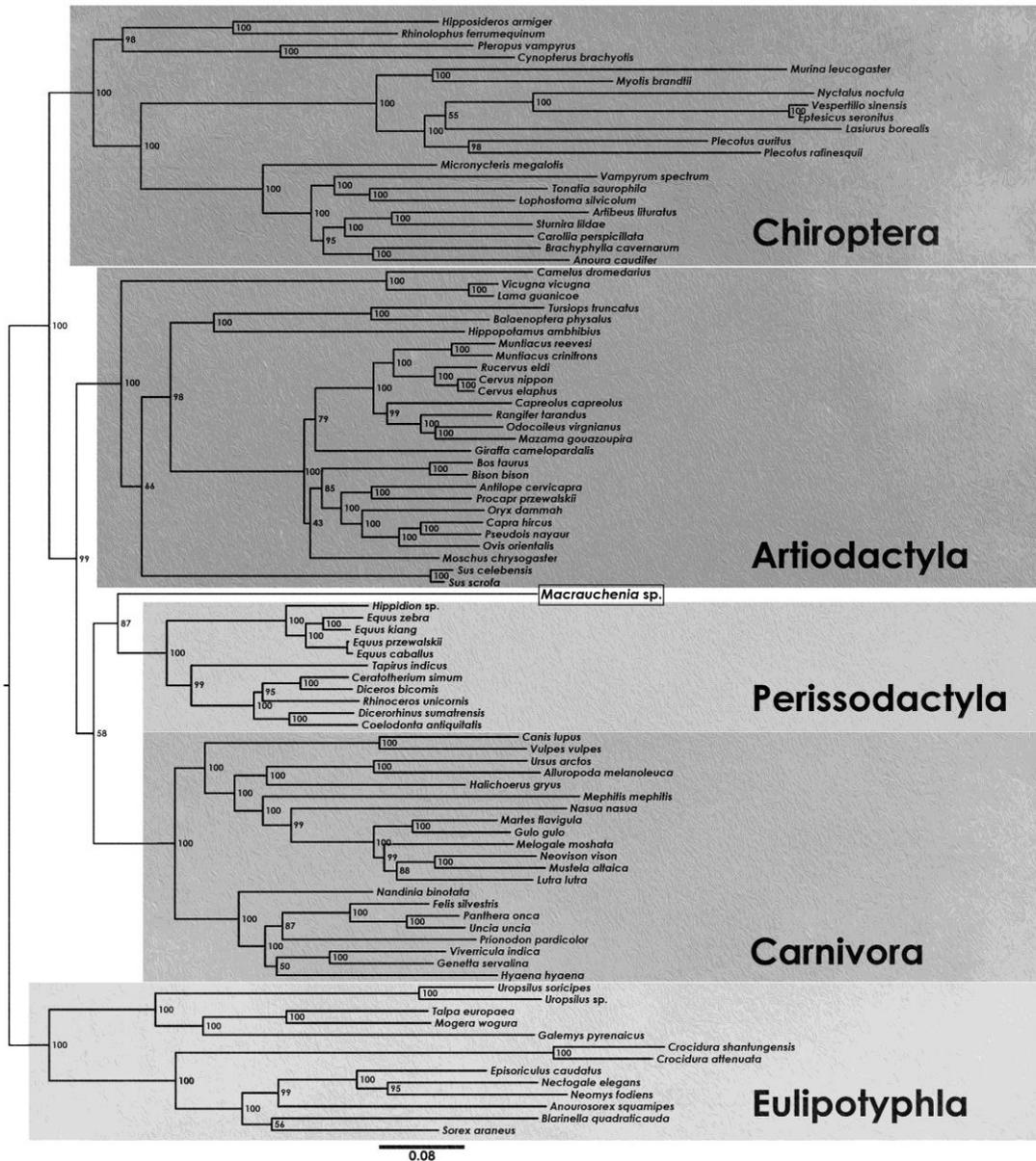


Vista lateral del cráneo de *Macrauchenia patachonica* mostrando la posible prolongación de una proboscis (imagen superior) y vista dorsal del cráneo mostrando la ubicación de las aberturas nasales (imagen inferior)

En años recientes a la publicación de este libro, se logró un gran avance en el conocimiento filogenético de *Macrauchenia patachonica* mediante la extracción de su ADN mitocondrial, el cual proviene de las mitocondrias de las células y que se hereda por vía materna. Para esto, un equipo internacional colaboró en el envío de muestras de *M. patachonica* de diversos yacimientos de América del Sur con el fin de extraer colágeno, proteína que se encuentra en el tejido óseo de todos los animales con el objetivo de entender su secuencia de aminoácidos. Este análisis tenía por fin comparar los resultados en las muestras fósiles de *Macrauchenia* con taxones afines tanto actuales como extintos. Esto se debe a que desde las primeras descripciones realizadas por Richard Owen ni por el mismo Charles Darwin, lograron situar con cierta certeza a *Macrauchenia patachonica* dentro del árbol genealógico de los mamíferos nativos de América del Sur, llegando a señalar únicamente que esta especie fue una forma transicional entre los artiodáctilos y los Pachydermata, orden taxonómico actualmente en desuso y que incluía a elefantes, hipopótamos, caballos y rinocerontes (Westbury *et al.* 2017).



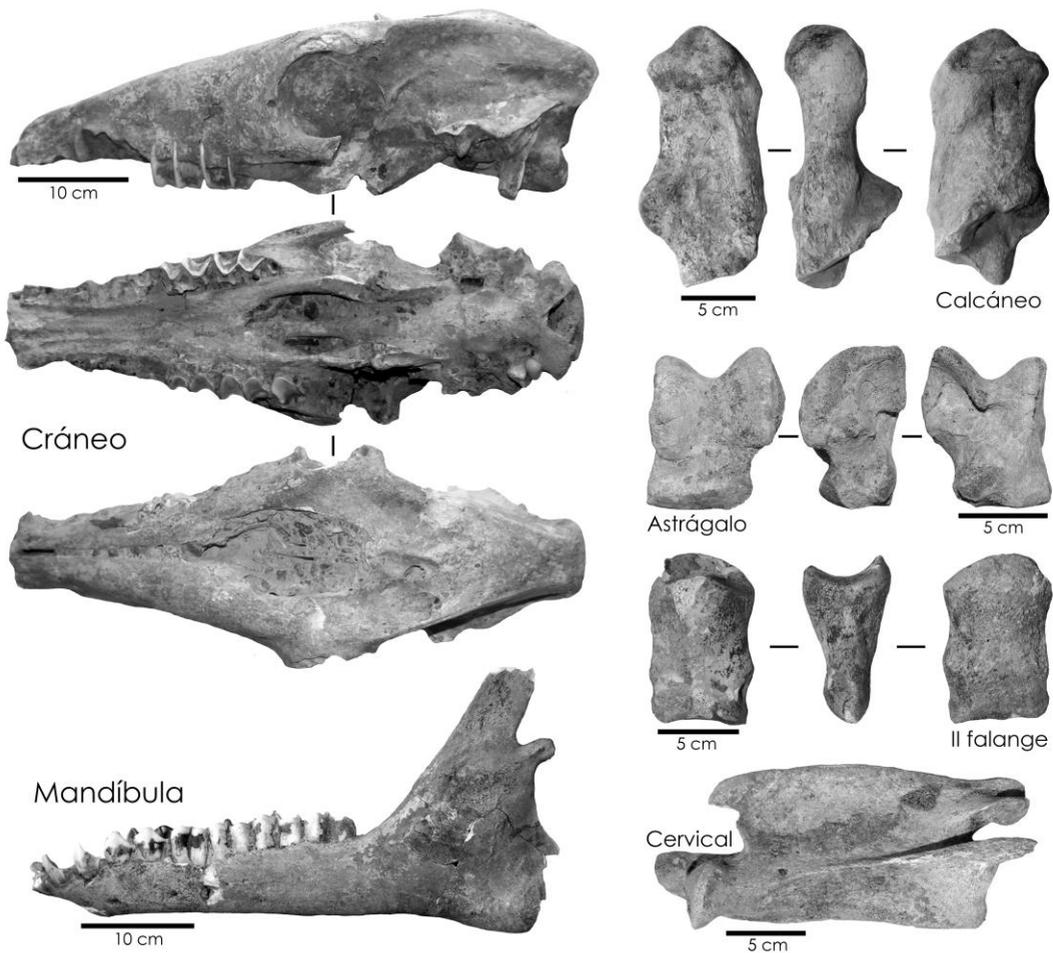
Huesos del pie de *Macrauchenia patachonica* mostrando la presencia de tres dígitos (imagen izquierda), tamaño de la especie *M. patachonica* (imagen superior derecha), y esquema del esqueleto de esta misma especie (imagen inferior derecha)



Árbol del genoma mitocondrial de diversas especies de los órdenes Chiroptera, Artiodactyla, Perissodactyla, Carnivora y Eulipotyphla y el género *Macrauchenia*, evidenciando la ubicación de este último taxa cercano a los Perissodactyla. Figura tomada y modificada de Westbury et al. (2017)

Dentro del conjunto de muestras analizadas, algunas provenían de sitios localizados en el actual territorio chileno como Kamac Mayu de Calama y Baño Nuevo-1 de la Región de Aysén, fósiles que se unieron a muestras de Argentina y Bolivia. Debido a

que el colágeno se degrada bajo ciertas condiciones impuestas por los ambientes donde se depositan los fósiles, no siempre es posible su extracción. Así, ambientes muy secos y fríos tienden a preservar mejor las fibras de colágeno versus ambientes húmedos que se inclinan a degradarlas más rápido. En ambientes desérticos como Calama, si bien la preservación tiende a ser óptima sobre todo en restos arqueológicos, la presencia de sales y minerales y un mayor tiempo de depositación, atenta contra la preservación de colágeno, generándose un intercambio entre elementos orgánicos y minerales más completa. Por lo mismo, la única muestra que aportó datos fue la del sitio Baño Nuevo-1, una cueva emplazada en la Región Aysén y cuyas condiciones frías y secas permitieron una mejor preservación.



Evidencias fósiles de *Macrauchenia patachonica* del sitio Kamac Mayu

La muestra de Aysén resultó clave para entender que *Macrauchenia* tuvo hace 66 millones de años un antepasado común con los ungulados perisodáctilos, grupo que incluye a tapires, rinocerontes y caballos (Westbury *et al.* 2017), información que

complementa a la obtenida en estudios previos (Buckley 2015, Welker *et al.* 2015). Al menos dos órdenes de ungulados nativos, los Litopterna y los Notoungulata, se encuentran emparentados con los Perissodactyla a tal nivel que se ha propuesto un nuevo grupo denominado Panperissodactyla que integra a estos órdenes (Welker *et al.* 2015) y cuya historia evolutiva se encuentra en pleno estudio.

Hallazgos de *Macrauchenia patachonica* en Chile y Calama

En Calama, la totalidad de las evidencias de *Macrauchenia patachonica* provienen del sitio de Kamac Mayu. Este registro, uno de los más abundantes y completos de América del Sur, corresponde a varios individuos depositados y sepultados en un mismo evento de mortandad (López y Labarca 2005, Gelfo *et al.* 2008, Labarca 2009), la cual constituye una evidencia no menor para interpretar un comportamiento gregario de *Macrauchenia* (Gelfo *et al.* 2008). En el caso de Kamac Mayu, el Número Mínimo de los restos de *Macrauchenia patachonica* da cuenta al menos de tres individuos, dominando en la muestra restos de huesos del esqueleto apendicular, en especial metacarpos, metatarsos, húmeros y fémures (Gelfo *et al.* 2008). La ausencia de fusión ente el radio y la ulna, la escasa osificación general entre las diáfisis y las epífisis de huesos largos, así como el nivel de erupción en molares y premolares, permitió estimar que prácticamente la totalidad de estos individuos corresponden a animales juveniles (Gelfo *et al.* 2008). Otro hallazgo de *Macrauchenia* cercano al área de estudio, corresponde a un cuneiforme en la cuenca del río Salado reportado por el arqueólogo Mario Orellana (1965). A esta evidencia se suman restos descritos por Hoffstetter y Paskoff (1966) de la localidad de Tongoy en la Región de Coquimbo, algunos fragmentos del sitio Hacienda de Chacabuco en la Región Metropolitana (Fuenzalida 1936), restos provenientes de la Cueva del Milodón de la Región de Magallanes y descrita inicialmente por Nordenskjöld (1900, ver además Latorre 1998), en Cueva de las Guanacas de la Región de Aisén (Labarca *et al.* 2008, Labarca 2015), y la ya mencionada falange del sitio Cueva Baño Nuevo-1 (López *et al.* 2015, Westbury *et al.* 2017).

Bibliografía

Bond, M., E. Cerdeño y G. López. 1995. Los Ungulados nativos de América del Sur. En *Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años*, M. T. Alberdi, G. Leone, y E. Tonni (eds.), pp. 257-277. CSIC Monografías 12, Madrid.

Bond, M. 1999. Quaternary native ungulates of Southern South America. A synthesis. *Quaternary of South America & Antarctic Peninsula* 12: 177–205.

Buckley, M. 2015. Ancient collagen reveals evolutionary history of the endemic South American "ungulates". *Proceedings of the Royal Society B* 282: 20142671.

Burmeister, G. 1864. Beschreibung der *Macrauchenia patachonica* Owen (*Opisthorhinus falkoneri* Brav.) nach A. Bravard's Zeichnungen und den im Museo zu Buenos Aires vorhandenen Resten entworfen. *Abhandlung der Naturforscher Gesellschaft zu Halle* 1: 75–112.

Carlini, A. y E. Tonni. 2000. *Mamíferos Fósiles del Paraguay*. Cooperación Técnica Paraguayo-Alemana, La Plata.

Chávez, E., I. Alfonso y A. Agüero. 2010. Contribución preliminar a la caracterización paleoecológica de megamamíferos del Pleistoceno tardío de Venezuela. Trabajo presentado en el X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología, La Plata.

Fariña, R., E. Blanco y P. Christiansen. 2005. Swerving as the escape strategy of *Macrauchenia patachonica* Owen (Mammalia; Litopterna). *Ameghiniana* 42(4): 751-760.

Forasiepi, A., R. MacPhee, S. Hernández Del Pino, G. Schmidt, E. Amson y C. Grohé. 2016. Exceptional skull of *Huayqueriana* (Mammalia, Litopterna, Macraucheniidae) from the Late Miocene of Argentina: anatomy, systematics, and paleobiological implications. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 404: 1-76.

Fuenzalida, V.H. 1936. Noticia sobre los fósiles encontrados en la Hacienda Chacabuco, en abril de 1929. *Revista Chilena de Historia Natural* 40: 96-99.

Gelfo, J., P. López e I. Martínez. 2008. Una manada de *Macrauchenia* (Mammalia, Litopterna) del Pleistoceno tardío de Kamac Mayu, Calama II Región, Chile. Trabajo presentado en el III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Neuquén, Argentina.

Guérin, C. y M. Faure. 2004. *Macrauchenia patachonica* Owen (Mammalia, Litopterna) from the São Raimundo Nonato archaeological area (Piauí, North Eastern Brazil) and the diversity of the Pleistocene Macraucheniidae. *Geobios* 37: 516-535.

Hoffstetter, R. y R. Paskoff. 1966. Présence des genres *Macrauchenia* et *Hippidion* dans la faune Pléistocène du Chili. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle* 2e Série 38: 476-490.

Labarca, R. 2009. El Yacimiento paleontológico "Kamac Mayu": tafonomía y procesos de formación en el Cuaternario kárstico de la Cuenca de Calama (Región de Antofagasta-Chile). *Ameghiniana* 46 3-16.

Labarca, R. 2015. La meso y megafauna terrestre extinta del Pleistoceno de Chile. *Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural* 63: 412-416.

Labarca, R., F. Fuentes y F. Mena. 2008. Los conjuntos faunísticos pleistocénicos de Cueva Las Guanacas (Región de Aisén, Patagonia chilena): alcances taxonómicos y tafonómicos. *Magallania* 36(2): 123-142.

Latorre, C. 1998. Paleontología de mamíferos del Alero Tres Arroyos 1, Tierra del Fuego, XII Región, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Naturales* 26: 77-90.

López, P. y R. Labarca. 2005. *Macrauchenia* (Litopterna), *Hippidion* (Perissodactyla), Camelidae y Edentata en Calama (II Región): comentarios taxonómicos y tafonómicos. *Noticiario Mensual del MNHN* 355: 7-10.

López, P., F. Mena y E. Bostelmann. 2015. Presence of extinct bear in a pre-cultural level of Baño Nuevo-1 cave (Central Patagonia, Chile). *Estudios Geológicos*: DOI 10.3989/egeol.42011.357.

Luna, C. y L. Cruz. 2014. Los mamíferos fósiles del Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano del Sudeste de la Provincia de Córdoba y sus implicancias paleoambientales para el centro de Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología* 17(1): 69-82.

Marshall, L. y T. Sempere. 1991. The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. En *Fósiles y Facies de Bolivia*, R. Suárez-Soruco (editor). *Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos* 1: 631-652.

Martínez, J-N. 2010. Mamíferos del Plio-Pleistoceno nordperuano: paleoambientes y biocronología. Trabajo presentado en el X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología, La Plata.

Nordenskiöld, E. 1900. Jakttagelser och fynd i Grottor vid Ultima Esperanza i sydvästra Patagonien. *Kongliga Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar* 33(3): 1-24.

Orellana, M. 1965. Informe de la primera fase del proyecto arqueológico Río Salado. *Antropología* 3: 81-117.

Rusconi, C. 1957. Evolución de la trompa en las macrauchenias. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 10: 111-118.

Sefve, I. 1925. *Macrauchenia patagonica*. *Bulletin of the Geological Institution of the University of Upsala* 19: 1-21

Schmidt, G. y B. Ferrero. 2014. Taxonomic reinterpretation of *Theosodon hystatus* Cabrera and Kraglievich, 1931 (Litopterna, Macraucheniidae) and phylogenetic relationships of the family. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 1231-1238.

Soibelzon, L. y F. Prevosti. 2013. Fossils of South American land carnivores (Mammalia, Carnivora). En *Molecular population genetics, evolutionary biology conservation of Neotropical carnivores*, M. Ruiz-García y J. Shostell (eds.), pp. 509-527. Nova Publishers, Nueva York.

Souza Lobo, L., G. Lessa, C. Cartelle y P. Romano. 2017. Dental eruption sequence and hypsodonty index of a Pleistocene Macraucheniid from the Brazilian Intertropical Region. *Journal of Paleontology* 91(5): 1083-1090.

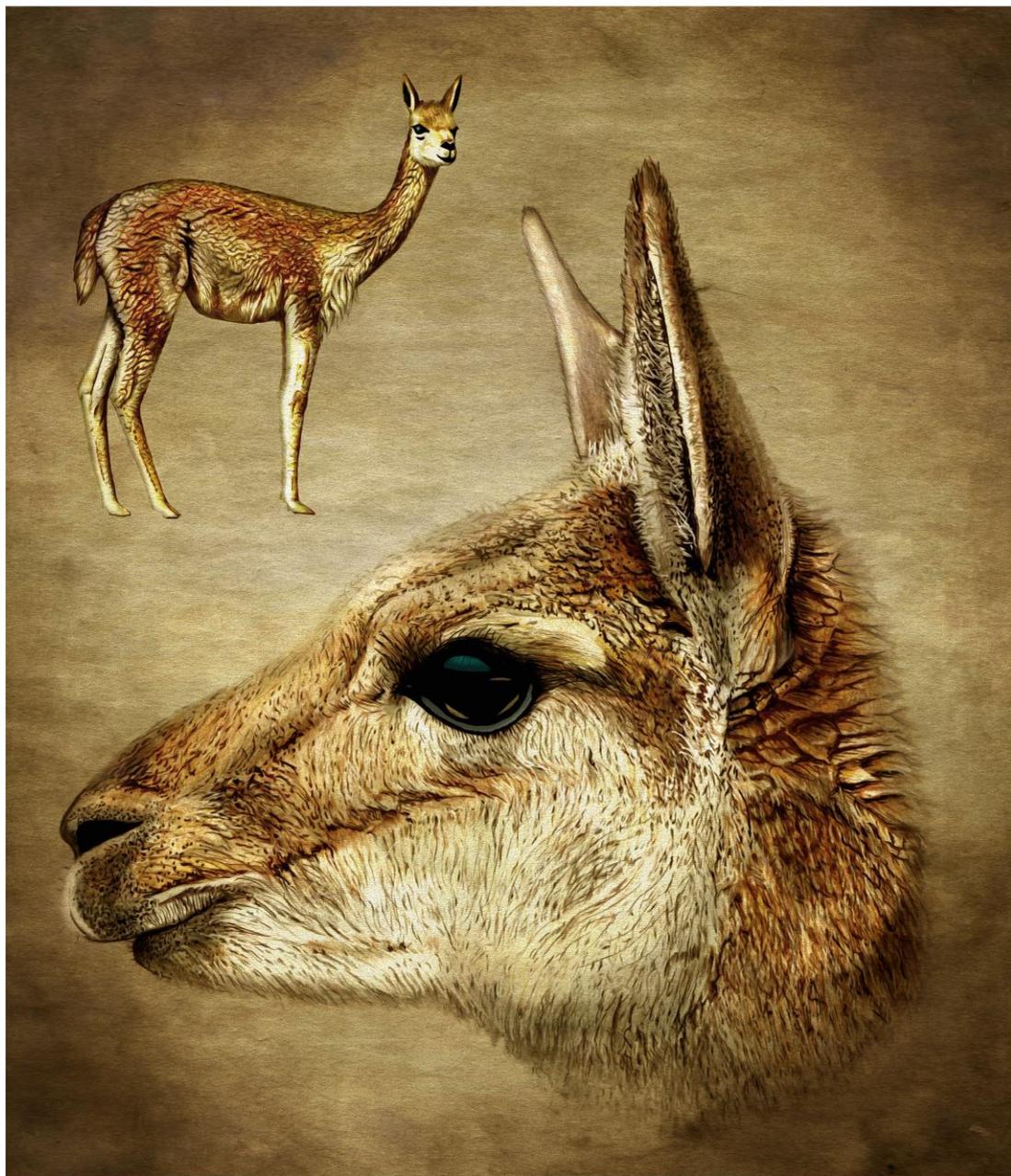
Tonni, E. 1990. Mamíferos del Holoceno en la Provincia de Buenos Aires. *Paulacoutiana* 4: 3-21.

Ubilla, M. y D. Perea. 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: a biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. *Quaternary of South America & Antarctic Peninsula* 12: 75-90.

Welker, F., M. Collins, J. Thomas, M. Wadsley, S. Brace, E. Cappellini, S. Turvey, M. Reguero, J. Gelfo, A. Kramarz, J. Burger, J. Thomas-Oates, D. Ashford, P. Ashton, K. Rowsell, D. Porter, B. Kessler, R. Fisher, C. Baessmann, S. Kaspar, J. Olsen, P. Kiley, J. Elliott, Ch. Kelstrup, V. mullin, M. Hofreiter, E. Willerslev, J-J. Hublin, L. Orlando, I. Barnes y R. MacPhee. 2015. Ancient proteins resolve the evolutionary history of Darwin's South American ungulates. *Nature* 255: 81-84.

Westbury, M., S. Baleka, A. Barlow, S. Hartmann, J. Pajmans, A. Kramarz, A. Forasiepi, M. Bond, J. Gelfo, M. Reguero, P. López, M. Taglioretti, F. Scaglia, A. Rinderknecht, W. Jones, J. Aguilar, G. Billet, Ch. de Muizon, R. MacPhee y M. Hofreiter. 2017. A mitogenomic timetree for Darwin's "transitional" South American mammal, *Macrauchenia patachonica*. *Nature Communications* 8: DOI 10.1038/ncomms15951.

CAPÍTULO X



CAMELIDAE

Clase Mammalia
Orden Artiodactyla
Familia Camelidae
Tribu Lamini
Género *Lama*
Especie cf. *Lama gracilis*

Patricio López Mendoza e Isabel Cartajena Fasting

Introducción

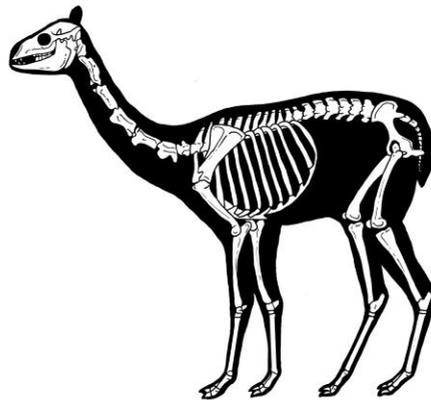
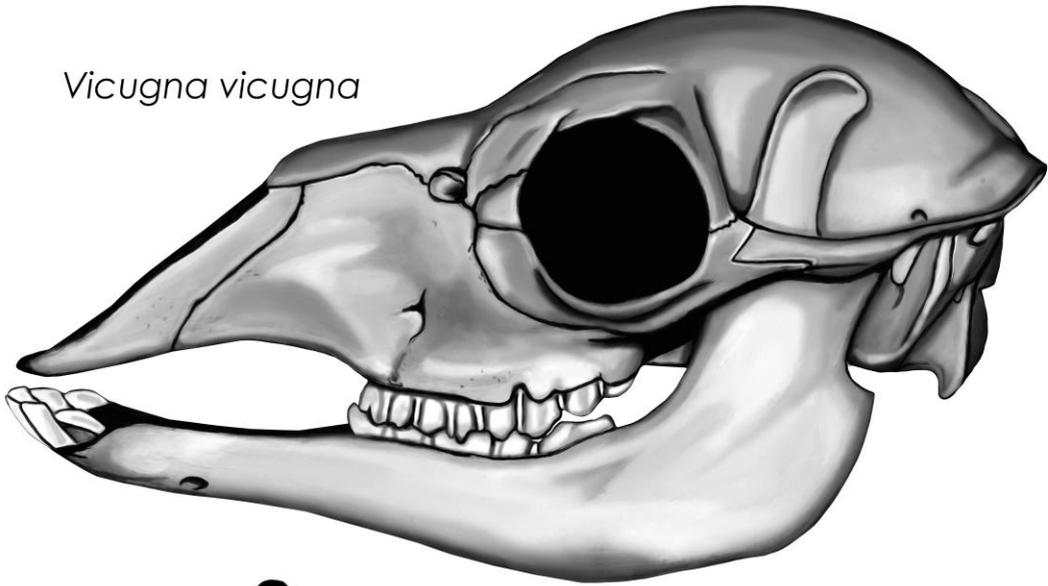
Los Artiodactyla (del griego *par de dedos*) corresponden a un clado de mamíferos que se caracterizan por poseer dedos terminados en pezuñas, la disposición semisimétrica de los huesos del carpo, tarso, metacarpo y metatarso, una fuerte reducción del radio y la ulna, la ausencia del dedo I, la reducción o ausencia de los II y V, y la unión de los dedos III y IV (Menégaz y Ortiz-Jaureguizar 1995). En cuanto a la clasificación taxonómica del Orden Artiodactyla, a partir del análisis mediante citocromo b y secuencia mitocondriales, Montgelard *et al.* (1997) propusieron un gran clado denominado Cetartiodactyla, el cual reúne a los grupos Artiodactyla y Cetacea (del griego *ballena o monstruo marino*). En este grupo se sitúan rumiantes, cerdos y familias afines junto a los cetáceos, pese a la morfología diferente que presenta este grupo, pero que, a nivel genético, se encuentran muy emparentados. Los resultados genéticos muestran que las ballenas son un linaje formado a partir de artiodáctilos terrestres.

Los Cetartiodactyla son un grupo que ya estaba presente durante el Eoceno inferior, diversificándose notablemente durante el Mioceno. Para el Eoceno, algunos artiodáctilos pasaron a vivir de forma anfibia que, con el paso del tiempo, se fueron adaptando plenamente a la vida acuática, adaptaciones ligadas a miembros anteriores y posteriores más especializadas para la natación, un desarrollo notable de la cola, pero manteniendo los pulmones como estructuras anatómicas para la respiración, entre otras características (Luckett y Hong 1998, Thewissen *et al.* 2001). De esta manera, dentro de los Cetartiodactyla, se encuentran los Subórdenes Mysticeti y Odontoceti (Cetacea) y Suina (cerdos y pecaríes), Tylopoda (camélidos) y Ruminantia (vacas y toros, cabras, ovejas y ciervos).

Más allá de estos antecedentes, la familia taxonómica que nos interesa en el presente capítulo corresponde a los camélidos (Familia Camelidae, del griego *cara de camello*), la cual actualmente está formada por tres géneros: *Camelus* (camello bractiano, camello dromedario y camello salvaje) y que habita en Asia y África, y los

géneros *Vicugna* y *Lama*, propios de los Andes de América del Sur. Estos géneros se encuentran directamente emparentados, iniciando su historia evolutiva en el Eoceno (hace 45 millones de años) de América del Norte. En dicho periodo y continente aparecieron los primeros Artiodáctilos mientras que a finales del Eoceno estos se diversificaron en varios subórdenes, entre ellos Tylopoda (del griego *pies con almohadillas*). Establecido el puente terrestre entre América del Norte y Sudamérica hacia el Pleistoceno, ingresaron desde el norte representantes de tres familias de artiodáctilos: Tayassuidae, Camelidae y Cervidae (Menégaz y Ortiz-Jaureguizar 1995).

Vicugna vicugna



Vista lateral de cráneo de *Vicugna vicugna* de características similares al de *Lama gracilis* (imagen superior) y tamaño estimado para esta última especie (imagen inferior)

Los camélidos sudamericanos, tanto silvestres como domésticos, distribuidos en diversas regiones de Perú, Paraguay, Ecuador, Bolivia, Argentina y Chile, concitan un interés único. Numerosos trabajos han abordado diversas dimensiones relacionadas con su taxonomía, distribución geográfica, ecología, conservación y su utilización económica tanto en sociedades actuales como en la prehistoria e historia humana (Cardozo 1974, Raedecke 1978, Franklin 1983, Wheeler 1984, 2012, Lichteinstein y Vilá 2003, Mengoni-Goñalons y Yacobaccio 2006, Marín *et al.* 2007, Cartajena 2007, Cartajena *et al.* 2007, Bonacic 2008, entre otros). De igual forma, existen numerosos estudios acerca de los camélidos fósiles de América del Sur (Lund 1837, Gervais 1867, Ameghino 1884, 1889, Boule y Thevenin 1920, López-Aranguren 1930, Cabrera 1932, 1935, Kraglievich 1946, Churcher 1965, Menégaz y Ortiz Jaureguizar 1995, Menégaz *et al.* 1989, Menégaz 2000, Salas *et al.* 2003, Ubilla 2004, Ubilla *et al.* 2004, Deraco *et al.* 2006, Ferrero 2005, 2006, Noriega y Ferrero, 2007, Ribeiro *et al.* 2007, Scherer *et al.* 2007, Scherer 2013, entre otros); no obstante, el registro fósil de la Familia Camelidae ha sido escasamente abordado en la bibliografía en comparación a otros grupos taxonómicos, situación que en Chile es particularmente notoria (ver Tamayo y Frassinetti 1980, Prieto y Canto 1997, Casamiquela 1999, Frassinetti y Alberdi 2001, López *et al.* 2005a, 2005b, López y Labarca 2005, Labarca y López 2006, Cartajena *et al.* 2010, Labarca *et al.* 2013, entre otros).

Los primeros rastros fósiles de la familia Camelidae corresponden a hallazgos en depósitos del Plioceno tardío (Webb 1974, Cione y Tonni 1995, Menégaz y Ortiz Jaureguizar 1995). Para América del Sur, el registro más antiguo ha sido datado para la misma época y fueron clasificados como restos de *Hemiauchenia* provenientes de la ciudad de Olavarría, Provincia de Buenos Aires, Argentina (Gasparini *et al.* 2017). Una vez instalado el puente terrestre que une América del Norte con el Sur, algunas formas de lamínidos migran a nuestro subcontinente sufriendo una marcada radiación adaptativa (Cione y Tonni 1995, Menégaz y Ortiz Jaureguizar 1995, Webb 2006, Woodburne *et al.* 2006, Woodburne 2010). La mayor diversidad de géneros se produce durante el Pleistoceno tardío, con taxones que poseen diferentes rasgos morfológicos, distribución y marcadas diferencias de tamaño, desde formas de gran talla como *Hemiauchenia* y *Palaeolama* hasta especies de menor envergadura como *Lama gracilis*, taxa cuya clasificación, no es del todo clara y ha sido cuestionada en recientes estudios (Scherer 2013).

Los trabajos de McKenna y Bell (1997), Guérin y Faure (1999), Tauber (1999), Menégaz y Ortiz-Jaureguizar (1995), Menégaz (2000), Ferrero (2005), Scherer *et al.* (2007), y Scherer (2013), han tenido por interés sistematizar una larga lista de hallazgos de fósiles de camélidos, lo que ha permitido corregir o redefinir antiguas clasificaciones e identificar nuevas especies. Al respecto, en América del Sur la Tribu Lamini estaría representada por géneros extintos como *Palaeolama* y *Hemiauchenia* (presentes también en América del Norte y extintos hacia fines del Pleistoceno), *Eulamaops* del Pleistoceno tardío de Argentina, *Lama* que posee especies extintas como actuales, cuyo registro se inicia durante el Plioceno tardío, y por último *Vicugna*, género

presente desde el Pleistoceno medio hasta la actualidad (Webb 1974, Menégaz y Ortiz Jaureguizar 1995).

Según Menégaz y Ortiz-Jaureguizar (1995) *Palaeolama* correspondería a un género de gran tamaño, con miembros robustos, metapodios cortos y mandíbulas mesognatas (levemente alargada) y bajas. Por su parte, *Hemiauchenia* representa el rango superior de tamaño de la familia Camelidae (aproximadamente 2,5 m de altura), y se caracteriza por su rostro dolicoognato, miembros elongados y premolares y molares de corona alta. El género *Eulamaops* corresponde a una forma de gran tamaño, ubicado en el rango superior conocido para los Lamini y que se caracteriza por sus mandíbulas bajas, rostro braquignato, molares pocos hipsodontos y en series paralelas. En el caso del género *Lama*, éste engloba a formas diversas y distribuidas desde Ecuador hasta Tierra del Fuego, y desde la costa hasta zonas cordilleranas. Dentro de este género, la especie más representativa corresponde a *Lama guanicoe* (guanaco) que posee patas relativamente gráciles, así como esmalte de distribución uniforme en los incisivos inferiores. La especie *Lama glama* (llama) corresponde a la forma domesticada del guanaco y su aparición es ya avanzado el Holoceno. Otros registros de especies extintas del Pleistoceno adscritas al género *Lama*, corresponden a *L. owenii* y *L. angustimaxila*, especies de gran tamaño pero que carecen de un estudio sistemático (Menégaz y Ortiz-Jaureguizar 1995). Una especie más pequeña es *Lama gracilis*, similar a *Vicugna vicugna* y que será discutida más adelante.

A partir de estudios morfológicos y cladísticos, Scherer (2009, 2012) considera válidas las siguientes especies: *Palaeolama major* (Pleistoceno tardío del Brasil, Argentina, Uruguay, Ecuador, Perú y Venezuela), *Palaeolama weddelli* (Pleistoceno medio al Pleistoceno tardío de Bolivia y Ecuador), *Lama guanicoe* (Plioceno tardío hasta la actualidad de Ecuador Argentina, Uruguay, Brasil, Bolivia, Paraguay, Perú y Chile, hasta Tierra del Fuego), *Lama castelnaudi* (Pleistoceno medio a tardío de Bolivia) y por último *Eulamaops parallelus* (Pleistoceno tardío de Argentina). Como se mencionó anteriormente, la migración de los Lamini fue iniciada por individuos de *Hemiauchenia* desde América del Norte durante el Plioceno, género que posiblemente estuvo relacionado al origen de *Lama guanicoe* (Scherer 2013).

Las evidencias de un camélido grácil y pequeño se distribuyen desde Bolivia hasta Tierra del Fuego durante el Pleistoceno medio-tardío y Holoceno temprano. Esta especie más pequeña, correspondería a *Lama gracilis*. Las descripciones iniciales de Gervais y Ameghino (1880) y estudios posteriores (ver Menégaz y Ortiz-Jaureguizar 1995, Scherer 2013) indican un camélido similar a *Vicugna vicugna*, caracterizado por metapodios gráciles y por una distribución del esmalte en los incisivos inferiores intermedia entre *Lama guanicoe* y *Vicugna vicugna* (Menégaz y Ortiz-Jaureguizar 1995, Guérin y Faure, 1999). La especie *Lama gracilis* se habría extinguido a fines del Pleistoceno e inicios del Holoceno (Cajal *et al.* 2010).

Lama guanicoe*Lama gracilis**Vicugna vicugna*

Comparación del tamaño de los metacarpos de animales juveniles de *Lama guanicoe*, *Lama gracilis* y *Vicugna vicugna*

Hasta la actualidad existe una profusa discusión respecto a la validez de su nomenclatura o bien su subordinación a los géneros *Lama* o *Vicugna*. Menégaz y colaboradores (Menégaz, 2000, Menégaz et al. 1989, Menégaz y Ortiz-Jaureguizar 1995) subordinan al género *Vicugna* como subgénero de *Lama*, el que estaría representado por las especies *Lama (Vicugna) vicugna* y *Lama (Vicugna) gracilis*. Por su parte, los primeros análisis moleculares de restos provenientes de piezas dentales de la Patagonia chilena sugieren que restos clasificados previamente como *Lama gracilis* corresponderían a *Vicugna vicugna* (Weinstock et al. 2009). No obstante, un estudio de ADN mitocondrial reciente a partir del material recuperado en algunos de los mismos sitios como Cueva Lago Sofía-4, sugiere que *Lama gracilis*, ocupó la región patagónica hasta el final del Pleistoceno (Metcalf et al. 2016). Scherer (2013) indica

que *Lama gracilis* no correspondería a un taxón válido, siendo *Vicugna Vicugna* (Pleistoceno medio hasta la actualidad) y *Vicugna provicugna* (Pleistoceno medio hasta el tardío en Bolivia) las especies que agrupan a las formas silvestres de pequeño tamaño tanto fósiles como actuales.

Por último, el género *Vicugna* se encuentra restringido geográficamente a las regiones altoandinas de Perú, Ecuador, Bolivia y el Norte de Chile y Argentina, en altitudes superiores a los 3.800 msnm. La especie actual, *Vicugna vicugna* (vicuña), corresponde a un animal de hábito estrictamente pastador, con incisivos de crecimiento permanente, miembros gráciles, siendo la especie de menor tamaño de los Lamini. A partir de la vicuña, fue domesticada la alpaca (*Vicugna pacos*), la cual supera levemente el tamaño de *Vicugna vicugna* (ver Wheeler *et al.* 2001).

Esta breve presentación de antecedentes sobre la clasificación taxonómica de los camélidos extintos y actuales sobre todo de América del Sur refleja para el caso de los primeros, una larga lista de trabajos que aún no unifican del todo los criterios anatómicos, osteométricos y la nomenclatura fundada y discutida desde los inicios de la sistematización de los Lamini. En este sentido, los recientes avances de la taxonomía molecular permitirán a corto plazo ordenar las clasificaciones, incluyendo las formas domésticas de camélidos.

El registro de camélidos fósiles en Chile

Las evidencias fósiles de camélidos en Chile si bien no son escasas, en general, han carecido de estudios sistemáticos y no están exentas de los problemas antes planteados. Uno de los registros más abundantes corresponde a *Palaeolama* (camélido de tamaño mayor al actual guanaco), cuyos restos provienen del Pleistoceno tardío de las localidades de Los Vilos (Región de Coquimbo), Quintero (Región de Valparaíso), Chacabuco (Región Metropolitana), Los Sauces (Región de la Araucanía), Monteverde (Región de Los Lagos) (Fuenzalida 1936, Casamiquela 1969, 1999, Núñez *et al.* 1983, 1994, Jackson 2003, Jackson *et al.* 2005, Méndez *et al.* 2005-2006, Labarca y López 2006, López 2007, Seguel *et al.* 2010, Cartajena 2013, López *et al.* 2005, 2016, 2018a, 2018b). Los materiales del yacimiento de Chacabuco corresponden a fragmentos de la articulación y parte superior del cuerpo y una extremidad distal de un zeugapodio con la articulación distal del metacarpo III, extremidad distal de un radio y porción inferior de una escápula. Estos restos fueron adscritos por Fuenzalida (1936) a la especie *Lama major* considerada como sinónimo de *Palaeolama* por algunos autores. Asimismo, restos de camélidos del sitio de Pilauco (Región de Los Lagos) fueron asignados a *Hemiauchenia* en un estudio reciente (Labarca *et al.* 2013).

Fósiles de camélidos de talla grande provienen además en depósitos del Pleistoceno tardío de sitios como Cueva del Medio (Región de Magallanes) y clasificados inicialmente por Nami y Menégaz (1991) como *Lama* morfotipo *L. owenii*. A estas

evidencias se unen restos de gran talla asignadas a Camelidae provenientes de Cueva Baño Nuevo-1 en la Región de Aysén (López 2009, López *et al.* 2015), en Marchigüe en la Región del Libertador Bernardo O'Higgins (López y Cartajena 2006), en Aguas de Ramón en la precordillera de la Región Metropolitana (López *et al.* 2008), y en el sector de Pique Vivaceta en la Comuna de Conchalí, Región Metropolitana (López *et al.* 2018b). Otros hallazgos, asignados a *Lama sp.* provienen del sector de Pica en la Región de Tarapacá, Los Vilos en la Región de Coquimbo, y Los Sauces en la Región de la Araucanía (Tamayo y Frassinetti 1980, Frassinetti y Alberdi 2001, Canto *et al.* 2010).

En cuanto a los restos fósiles de camélidos de talla pequeña, las clasificaciones taxonómicas han dado pie a diversos debates. Sobre este tema, Massone y Prieto (2004) reportaron restos afines a *Lama gracilis* de Patagonia continental datados hacia el Pleistoceno tardío. En el caso de posibles restos de un Lamini atípico afín a *Vicugna*, Prieto y Canto (1997) describen especímenes de los sitios Cueva Lago Sofía-4 y Tres Arroyos en la Región de Magallanes. Weinstock *et al.* (2009) realizaron el análisis de estos restos dentales a partir de dos fragmentos mitocondriales de ADN (región de control y el citocromo b), cuyos resultados señalan que los fósiles corresponden a *Vicugna vicugna* sugiriendo, además, que los fósiles registrados en Patagonia y asignados a *Lama gracilis* podrían corresponder a vicuña (ver discusión osteométrica en Labarca y Prieto [2009] para los restos de posibles vicuñas de Cueva Lago Sofía-4). Una reevaluación que consideró un mayor número de muestras provenientes de este mismo sitio, mediante secuencias de ADN mitocondrial confirmó la identidad de un nuevo grupo, *Lama gracilis*, filogenéticamente divergente de la vicuña moderna, consistente con las diferencias morfológicas observadas en especies extintas y modernas (Metcalf *et al.* 2016). Es por esta razón que a nivel molecular se observa una separación entre *Lama gracilis* y *Vicugna vicugna*, formando un clado distinto al de *Lama guanicoe*³. Otro registro fuera del área patagónica corresponde a restos que se encuentran en estudio afines a una especie de camélido de tamaño pequeño y tendiente a la gracilidad recuperado del sitio GNLQ-1 en el sector de Quintero, Región de Valparaíso (López *et al.* 2016, 2018).

Camélidos fósiles del sector de Calama

Las evidencias de camélidos de fósiles de Calama provienen de dos sitios, Kamac Mayu y Ojo de Opache. Este registro fue asignado como cf. *Lama gracilis* para ambos yacimientos, considerando rasgos definidos en estudios previos como la longitud y gracilidad de los metapodios y rasgos dentales y que, como se detalló anteriormente, deben considerarse con cautela o bien como propios de otro género

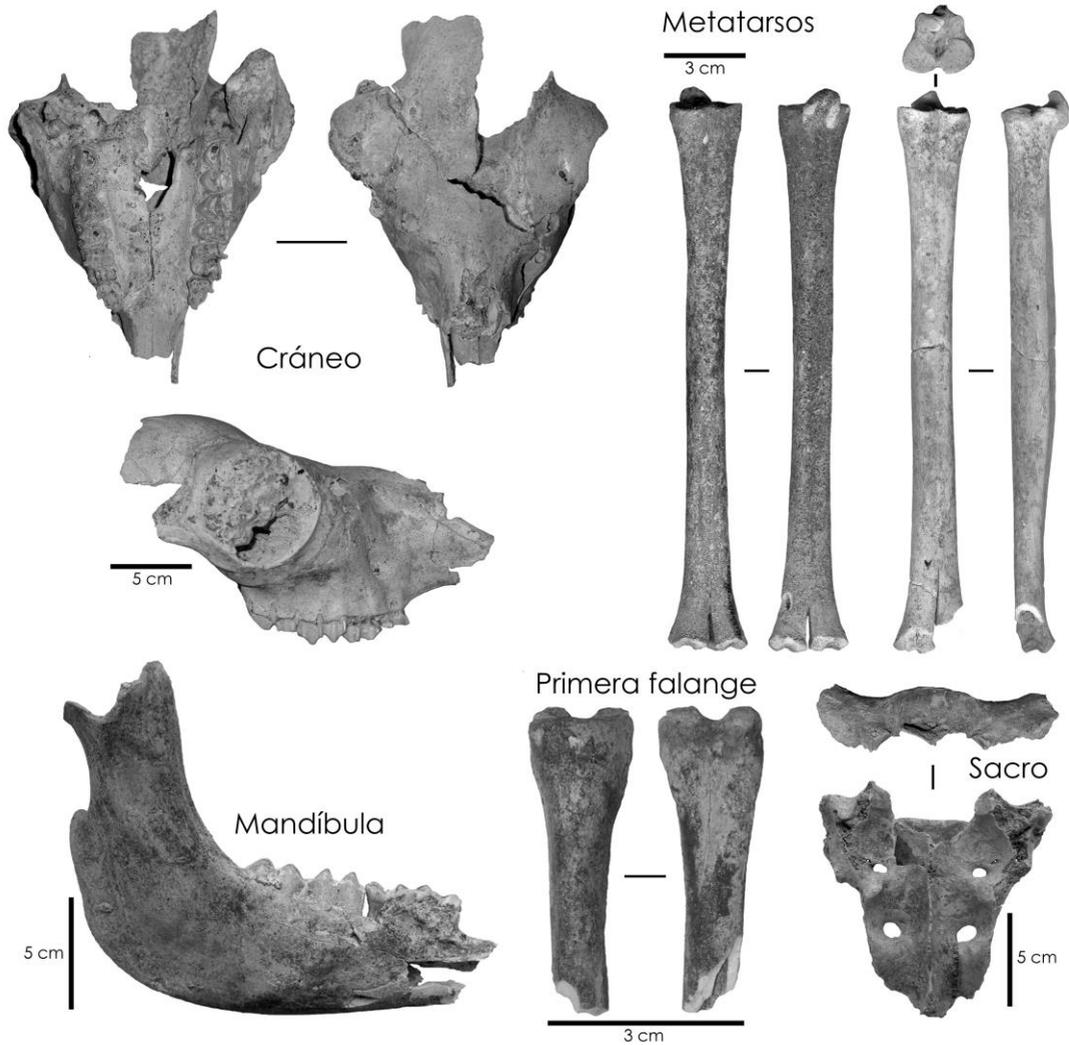
³En esta revisión no se consideraron los restos de *Lama guanicoe*, taxa que habita aún gran parte del territorio actual chileno y registrado en sedimentos del Pleistoceno tardío de sitios arqueológicos.

y especie (*Vicugna provicugna*) (Schrerer 2013, Cartajena *et al.* 2010, López y Labarca 2005, López *et al.* 2005, López *et al.* 2010). Por lo mismo, para las evidencias de Calama se utilizó la abreviación cf. (*confer* o *confróntese con*) debido a que la identificación del material se aproximó a las descripciones del taxón *Lama gracilis*, aunque se requiere de estudios más detallados para realizar una identificación más exhaustiva y clara del registro. En particular, la colección de Kamac Mayu, fue analizada a partir de diversas comparaciones con registros fósiles depositados en las colecciones del Museo de La Plata (Argentina) y el Museo Nacional de Historia Natural de París (Francia), junto a colecciones de referencia actuales de *Lama guanicoe* y *Vicugna vicugna*. Una de las aproximaciones metodológicas durante el proceso de análisis fue el osteométrico, el cual conlleva realizar comparaciones mediante el tamaño de los huesos, con el fin de identificar posibles diferencias que tengan un valor taxonómico, más allá de las diferencias de talla de una misma población y especie por dimorfismo sexual, edad o distribución geográfica. A este análisis se unió un estudio de anatomía comparada con el propósito de identificar y describir rasgos anatómicos diagnósticos.

Dentro de los rasgos interesantes en los restos de camélidos de Kamac Mayu principalmente, son el tamaño y gracilidad de sus metapodios, los cuales presentan un tamaño menor que el observado para *Lama guanicoe* y levemente mayor que *Vicugna vicugna* y se distinguen, además, por ser comparativamente más gráciles que en estas especies. En el caso de los metatarsos, la superficie proximal se caracteriza por dos facetas articulares, una medial para la articulación con el tercer tarsiano de tipo triangular, y una segunda faceta lateral para el cuarto tarsiano cuya forma es más bien ovoidal. Un aspecto interesante es que el ángulo formado en la unión entre ambas facetas tiende a ser más abierto que en vicuñas y guanacos y se proyecta en los huesos analizados entre los 85° y los 95°. En la superficie plantar existe un surco bastante profundo y abierto que se prolonga por casi toda la extensión del hueso, con excepción del cuarto distal. Pese a que en su totalidad las muestras corresponden a individuos juveniles se han comparado algunos rasgos métricos para tener un panorama general de las dimensiones de los metatarsos de Kamac Mayu con las muestras provenientes de Tarija (Bolivia), Argentina y con las actuales vicuñas y guanacos. Lo interesante de esto, es que los especímenes de Kamac Mayu se diferencian en cuanto a la longitud de las colecciones de vicuña actuales a pesar de no encontrarse fusionadas, lo que las relaciona a las colecciones de Tarija. En cuanto al ancho tanto de la diáfisis como de la epífisis proximal la diferencia es menor con las vicuñas actuales.

Considerando el cociente entre GL (Longitud máxima) y Bp (Ancho máximo de la epífisis proximal) los metatarsos de Kamac Mayu se caracterizan por una mayor longitud que vicuña. Al respecto, Menégaz (2000) señala que el Índice de Gracilidad o IG (Bp:GL) es de 0,14 para *Lama gracilis*, no obstante, de acuerdo con el IG (0,13) obtenido para los especímenes de Kamac Mayu se puede observar que estos se encontrarían entre el rango de individuos gráciles (IG 0,12 - IG, 0,14, Menégaz 2000:

45). Pese a estos datos, es necesario considerar que los especímenes de Kamac Mayu no se encuentran fusionados, por lo que una vez fusionados, el índice podría acercarse a los valores obtenidos para *Lama gracilis* por Menégaz (2000: 45). El valor obtenido se comparó con el valor de un metatarso de guanaco no fusionado en un estado ontogénico similar, el que dio un valor mayor (0,16).



Evidencias fósiles de cf. *Lama gracilis* del sitio Kamac Mayu

Los incisivos inferiores se caracterizan en la mandíbula recuperada de Kamac Mayu por situarse algo imbricados entre sí, con una gruesa capa de esmalte en la cara labial que se adelgaza hacia la cara lingual en donde se convierte en una capa muy delgada sobre todo en los primeros incisivos. Junto a esto, las facetas de desgaste en bisel en los incisivos inferiores poseen una sección subcuadrangular. Esta faceta en

Vicugna vicugna es notoriamente más alargada, ofreciendo una sección subrectangular o subelíptica, el cual se encuentra condicionado por la carencia absoluta de esmalte en la cara interna o lingual de los incisivos (Menégaz *et al.* 1989).

A través del análisis se logró identificar algunos rasgos diagnósticos que nos permiten adscribir los hallazgos de Calama -principalmente de Kamac Mayu- a un morfotipo afín a *Lama gracilis*, siendo uno de ellos la morfología de los incisivos, particularmente la distribución del esmalte y la imbricación de los incisivos. Adicionalmente, a través del análisis osteométrico es posible observar que los restos de Kamac Mayu se ubican por sobre el rango establecido para vicuñas actuales y muy por debajo de la colección de guanacos actuales (Cartajena 2002). Los restos de camélidos del sitio Kamac Mayu guardan estrecha similitud morfológica con los fósiles localizados en estratos asignados al Pleistoceno medio y tardío de la Provincia de Buenos Aires (Menégaz *et al.* 1989). De ser una especie válida, cabe señalar que Menégaz y Ortiz-Jaureguizar (1995), describe a *Lama gracilis* como una forma herbívora con una tendencia a la especialización hacia hábitos pastadores, encontrándose vinculada a pastizales de peniplanicie. La presencia de esta especie en Calama, en depósitos del Pleistoceno tardío asociada a *Hippidion saldiasi* y *Macrauchenia patachonica*, sugiere ambientes abiertos con abundancia de pastizales.

Bibliografía

Ameghino, F. 1884. Excursiones geológicas y paleontológicas en la Provincia de Buenos Aires. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba)* 6: 161-257.

Ameghino F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 1-1027.

Bonacic, C. 2008. Ecología de la vicuña y su ordenación (online). Santiago, Ecología Info 27, actualización: 04 de agosto de 2008, <http://www.ecologia.info/vicugna.htm>, consulta: 01 de septiembre de 2009.

Boule, M. y A. Thevenin. 1929. *Mammiferes fossiles de Tarija. Mission scientifique G. de Créqui-Montfort et E. Sénéchal de la Grange*. Imprimerie Nationale Édit, Paris.

Cabrera, A. 1932. Sobre los camélidos fósiles y actuales de la América austral. *Revista del Museo de La Plata* 33: 89-117.

Cabrera, A. 1935. Sobre la osteología de *Palaeolama*. *Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 66: 283-312.

Cajal, J., E. Tonni y V. Tartarini. 2010. The extinction of some South American camelids: the case of *Lama (Vicugna) gracilis*. *Mastozoología Neotropical* 17(1): 129-134.

Canto, J., J. Yáñez y J. Rovira. 2010. Estado actual del conocimiento de los mamíferos fósiles de Chile. *Estudios Geológicos* 66(2): 255-284.

Cardozo, A. 1974. *Auquénidos*. Editorial Centenario, La Paz.

Cartajena, I. 2002. *Los conjuntos arqueofaunísticos del Arcaico Temprano en la Puna de Atacama, Norte de Chile*. Tesis Doctoral. Freie Universität Berlin. Berlín.

Cartajena, I. 2007. Una propuesta metodológica para la estandarización de medidas en huesos cortos de camélidos y para la determinación de sexo. *Werken* 12: 15-27.

Cartajena, I., L. Núñez y M. Grosjean. 2007. Camelid domestication in the western slope of the Puna de Atacama, Northern Chile. *Anthropozoologica* 42(2): 155-173.

Cartajena, I., P. López e I. Martínez. 2010. New camelid (Artiodactyla: Camelidae) record from the late Pleistocene of Calama (Second Region, Chile): a morphological and morphometric discussion. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27(2): 197-212.

Cartajena, I. P. López, D. Carabias, C. Morales, G. Vargas y C. Ortega. 2013. First evidence of an underwater final Pleistocene terrestrial extinct faunal bone assemblage from Central Chile (South America): taxonomic and taphonomic analyses. *Quaternary International* 305: 45-55.

Casamiquela, R. 1969. Enumeración crítica de los mamíferos continentales pleistocénicos de Chile. *Rehue* 2: 143-172.

Casamiquela, R. 1999. The Pleistocene vertebrate record of Chile. *Quaternary of South America & Antarctic Peninsula* 7: 91-107.

Churcher, C. 1965. Camelid material of the genus *Palaeolama* Gervais from the Talara Tar Seeps, Peru, with a description of a new subgenus *Astyrolama*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 145: 161-205.

Cione, A. y E. Tonni. 1995. Chronostratigraphy and "Land-mammal ages" in the Cenozoic of southern South America: principles, practices, and the "Uquian" problem. *Journal of Paleontology* 69: 135-159.

Deraco M., C. Scherer y J. Powell. 2006. Sobre *Hemiauchenia paradoxa* del Pleistoceno del Río Dulce, Provincia de Santiago del Estero, Argentina. *Paleontología em Destaque* 57: 47-48.

Ferrero, B. 2005. El registro fósil de los camélidos (Artiodactyla: Camelidae) en el Pleistoceno de la Provincia de Entre Ríos, su comparación con el de la Región Pampeana y Uruguay. *Ameghiniana* 42(4): 28.

Ferrero, B. 2006. Análisis discriminante de camélidos fósiles y vivientes (Artiodactyla: Camelidae) de la República Argentina ¿Una herramienta para su sistemática? En *IX Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, p. 108. Resúmenes, Córdoba.

Franklin, W. 1983. Contrasting socioecologies of South America's wild camelids: the vicuña and the guanaco. En *Advances in the study of animal behaviour*, J. Eisenberg y F. Kleiman (eds.), pp. 573-629. Special Publication of American Society of Mammalogists 7, Oklahoma.

Frassinetti, D. y M.T. Alberdi. 2001. Los macromamíferos continentales del Pleistoceno Superior de Chile: reseña histórica, localidades, restos fósiles, especies y dataciones conocidas. *Estudios Geológicos* 57: 53-69.

Fuenzalida, H. 1936. Noticia sobre los fósiles encontrados en la Hacienda Chacabuco, en abril de 1929. *Revista Chilena de Historia Natural* 40: 96-99.

Gasparini, G., M. de los Reyes, A. Francia, C. Saldanha, C. Scherer y D. Poiré. 2017. The oldest record of *Hemiauchenia* Gervais and Ameghino (Mammalia, Cetartiodactyla) in South America: comments about its paleobiogeographic and stratigraphic implications. *Geobios* 50: 141-153.

Gervais, P. 1867. Sur une nouvelle collection d'ossements fossiles de Mammifères recueilli par M. Fr. Seguin dans la Confédération Argentine. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences* 65: 279-282.

Gervais, H. y F. Ameghino. 1880. *Los mamíferos fósiles de la América meridional/Les mammifères fossiles de l'Amérique du Sud*. F. Savy, Paris.

Guérin, C. y M. Faure. 1999. *Palaeolama (Hemiauchenia) niedae* nov. sp., nouveau Camelidae du nordeste brésilien et sa place parmi les lamini d'Amérique du Sud. *Geobios* 32(4): 620-659.

Jackson, D. 2003. Evaluating evidence of cultural associations of *Myloodon* in the Semiarid region of Chile. En *Ancients evidences for Paleoindian South Americans; from where the south winds blow*, L. Miotti, M. Salemne y N. Flegenheimer (eds.), pp. 77-81. Center for study of the First Americans, Texas A & M University, College Station, Texas.

Jackson, D., C. Méndez, P. López, D. Jackson y R. Seguel. 2005. Evaluación de un asentamiento arqueológico en el Semiárido de Chile: procesos de formación, fauna extinta y componentes culturales. *Intersecciones en Antropología* 6: 139-152.

Kraglievich, L. 1946. Sobre camélidos Chapadmalenses. *Notas del Museo de La Plata (Paleontología)* 93: 317-331.

Labarca, R. y P. López. 2006. Los mamíferos finipleistocénicos de la Formación Quebrada Quereo (IV Región-Chile): biogeografía, bioestratigrafía e inferencias paleoambientales. *Mastozoología Neotropical* 13: 89-101.

Labarca, R. y A. Prieto. 2009. Osteometría de *Vicugna vicugna* Molina, 1782 en el Pleistoceno final de Patagonia Meridional chilena: implicancias paleoecológicas y biogeográficas. *Revista del Museo de Antropología* 2: 127-140.

Labarca, R., M. Pino y O. Recabarren. 2013. Los Lamini (Cetartiodactyla: Camelidae) extintos del yacimiento de Pilauco (Norpatagonia chilena): aspectos taxonómicos y tafonómicos preliminares. *Estudios Geológicos* 69(2): 255-269.

Lichteinstein, G. y B. Vilá. 2003. Vicuña use by Andean Communities: an overview. *Mountain Research and Development* 23(2): 198-201.

López-Aranguren, D. 1930. Camélidos fósiles argentinos. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 109: 15-39, 97-126.

López, P. 2007. Tafonomía de los mamíferos extintos del Pleistoceno tardío de la costa meridional del Semiárido de Chile (IV Región-32° Latitud S). Alcances culturales y paleoecológicos. *Chungara* 39(1): 69-86.

López, P. 2009. El mundo perdido de Patagonia Central: una aproximación taxonómica al estudio de los mamíferos extintos del sitio Baño Nuevo-1 (XI Región-Chile). En *Zoarqueología del confín de mundo*. P. López, I. Cartajena, Ch. García y F. Mena (eds.), pp. 115-132. Universidad Internacional SEK-Chile. Santiago.

López, P. y R. Labarca. 2005. *Macrauchenia* (Litopterna), *Hippidion* (Perissodactyla), Camelidae y Edentata en Calama (II Región): comentarios taxonómicos y tafonómicos. *Noticiero Mensual del MNHN* 355: 7-10.

López, P. e I. Cartajena. 2006. Hallazgos de mastodonte (Mammalia, Proboscidea) y un camélido extinto (Mammalia, Artiodactyla) en la Comuna de Marchihue (VI Región). *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 25: 72-78.

López, P., D. Jackson y D. Jackson. 2005a. El género *Palaeolama* P. Gervais, 1867 (Artiodactyla, Camelidae): una evaluación taxonómica regional en el extremo meridional del Semiárido de Chile (IV Región). *Boletín de Museo Nacional de Historia Natural* 54: 129-140.

López, P., I. Martínez, R. Labarca y D. Jackson. 2005b. Registro de *Hippidion*, Canidae, Camelidae y Edentata en el sector de Ojo de Opache, Calama, II Región. *Noticiario Mensual del MNHN* 356: 22-26.

López, P., I. Cartajena, Ch. García, J. Vega e I. Arévalo. 2008. Mastodons and paleocamelids from Mid-Latitude Chile: archaeological, paleontological and paleoenvironmental implications from Aguas de Ramón1 Site (Metropolitan Region). *Current Research in the Pleistocene* 25: 182-185.

López, P., O. Rojas, P. Mansilla, L. Olivares e I. Martínez. 2010. Mamíferos extintos del Pleistoceno de la Cuenca de Calama (Segunda Región, Chile). Viejas colecciones y nuevos hallazgos. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 17: 1-15.

López, P., F. Mena y E. Bostelmann. 2015. Presence of extinct bear in a pre-cultural level of Baño Nuevo-1 cave (Central Patagonia, Chile). *Estudios Geológicos*: DOI 10.3989/egeol.42011.357.

López, P., I. Cartajena, D. Carabias, C. Morales, D. Letelier y V. Flores. 2016. Terrestrial and maritime taphonomy: differential effects on spatial distribution of a Late Pleistocene continental drowned faunal bone assemblage from the Pacific coast of Chile. *Archaeological and Anthropological Sciences* 216: 277–290.

López, P., I. Cartajena, D. Carabias, F. Prevosti, A. Maldonado y V. Flores-Aqueveque. 2018a. Reconstructing drowned terrestrial landscapes. Paleoeecology of a late Pleistocene extinct faunal assemblage: site GNL Quintero 1 (GNLQ1) (33° S, Central Chile). *Quaternary International* 463: 153-160.

López, P., V. Flores-Aqueveque e I. Martínez. 2018b. *Hallazgos de fauna extinta en el sector de Pique Vivaceta (Comuna de Conchalí)*. Manuscrito en preparación.

Lockett, W. y N. Hong. 1998. Phylogenetic relationships between the orders Artiodactyla and Cetacea: a combined assessment of morphological and molecular evidence. *Journal of Mammal Evolution* 5: 127-182.

Lund P. 1837. Segunda Memória sobre a fauna das cavernas. En *Memórias sobre a Paleontologia Brasileira (Revistas e comentadas por Carlos de Paula Couto)*, C. Paula-Couto (ed.), pp- 131-203. Ministério da Educação e Saúde, Instituto Nacional do Livro, Rio de Janeiro.

Marín, J., B. Zapata, B. González, C. Bonacic, J. Wheeler, C. Casey, M. Bruford, E. Palma, E. Poulin, M. Allende y A. Spotorno. 2007. Sistemática, taxonomía y domesticación de alpacas y llamas: nueva evidencia cromosómica y molecular. *Revista Chilena de Historia Natural* 80(2): 121-140.

Massone, M. y A. Prieto. 2004. Evaluación de la modalidad cultural Fell 1 en Magallanes. *Chungara* 36: 303-315.

McKenna, M. y S. Bell. 1997. *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press, Nueva York.

Menégaz, A. 2000. *Los camélidos y cérvidos del Cuaternario del sector Bonaerense de la Región Pampeana*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata.

Menégaz, A. y E. Ortiz-Jaureguizar. 1995. Los artiodáctilos. En *Evolución biológica y climática pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*, M.T. Alberdi, M.T. Leone y E. Tonni (eds.), pp. 311-337. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Monografías 12, Madrid.

Menégaz, A., F. Goin y E. Ortiz Jaureguizar. 1989. Análisis morfológico y morfométrico multivariado de los representantes fósiles y vivientes del género *Lama* (Artiodactyla, Camelidae). Sus implicancias sistemáticas, biogeográficas, ecológicas y biocronológicas. *Ameghiniana* 26(3-4): 153-172.

Méndez, C., D. Jackson, P. López y D. Jackson. 2005-2006. Tan lejos y tan cerca: intervenciones arqueológicas en el nivel II del yacimiento Pleistocénico "Las Monedas". *Revista Chilena de Antropología* 18: 135-153.

Mengoni-Goñalons, G. y H. Yacobaccio. 2006. The domestication of South American camelids. A view from the South-Central Andes, En *Documenting domestication. New genetic and archaeological paradigms*, M. Zedar, G. Bradley, E. Emshwiller y B. Smith (eds.), pp. 228-244. University of California Press, Los Angeles.

Metcalf, J., C. Turney, R. Barnett, F. Martin, S. Bray, J. Vilstrup, L. Orlando, R. Salas-Gismondi, D. Loponte, M. Medina, M. De Nigris, T. Civalero, P. Fernández, A. Gasco, V. Durán, K. Seymour, C. Otaola, A. Gil, R. Paunero, F. Prevosti, C. Bradshaw, J. Wheeler, L. Borrero, J. Austin y A. Cooper. 2016. Synergistic roles of climate warming and human occupation in Patagonian megafaunal extinctions during the Last Deglaciation. *Science Advances* 2(6): e1501682.

Montgelard, C., F. Catzeflis y E. Douzery. 1997. Phylogenetic relationships of artiodactyls and cetaceans as deduced from the comparison of cytochrome b and 12S rRNA mitochondrial sequences. *Molecular Biology and Evolution* 14: 550-559.

Nami, H. G. y A. Menégaz. 1991. Cueva del Medio: aportes para el conocimiento de la diversidad faunística hacia el Pleistoceno/Holoceno en Patagonia Austral. *Anales del Instituto de la Patagonia* 23: 125-133.

Noriega, J. y B. Ferrero. 2007. La paleontología de vertebrados en el Cuaternario de la Provincia de Entre Ríos (Argentina): estado actual y perspectivas, En *Workshop de Quaternário Do RS "Integrando conhecimentos"*, pp. 51-51, Canoas, Brasil, Resúmenes.

Núñez, L., J. Varela y R. Casamiquela. 1983. *Ocupación Paleoindio en Quereo*. Universidad del Norte. Antofagasta.

Núñez, L., J. Varela, R. Casamiquela y C. Villagrán. 1994. Reconstrucción multidisciplinaria de la ocupación prehistórica de Quereo, Centro de Chile. *Latin American Antiquity* 5(2): 99-118.

Prieto, A. y J. Canto. 1997. Presencia de un lamoide atípico en la cueva Lago Sofía 4 (Última Esperanza) y Tres Arroyos (Tierra del Fuego) Región de Magallanes, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Ciencias Humanas)* 25: 147-150.

Raedeke, K. 1978. *El guanaco de Magallanes, Chile. Distribución y biología*. CONAF, Publicación Técnica 4, Santiago.

Ribeiro, A., C. Scherer y V. Pitana. 2007. Mamíferos do Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil: estado atual do conhecimento. En *Workshop de Quaternário Do RS "Integrando conhecimentos"*, pp. 25-28, Canoas, Brasil, Resúmenes.

Salas, R., M. Stucchi y T. Devries. 2003. The presence of Plio-Pleistocene *Palaeolama* sp. (Artiodactyla, Camelidae) on the southern coast of Peru. *Bulletin de L'Institut Francais d'Etudes Andines* 32: 347-359.

Seguel, R., D. Jackson, C. Méndez y P. López. 2010. Extinct fauna: palimpsest and scavenging in the Semiarid North coast of Chile. *Current Research in the Pleistocene* 27: 28-31.

Scherer, C. 2009. *Os Camelidae Lamini (Mammalia, Artiodactyla) do plesistoceno da América do Sul: aspectos taxonômicos e filogenéticos*. Tesis Doctoral, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Porto Alegre.

Scherer, C. 2013. The Camelidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Quaternary of South America: cladistic and biogeographic hypotheses. *Journal of Mammal Evolution* 20(1): 45-56.

Scherer, C., J. Ferigolo y A. Ribeiro. 2007. Contribution to the knowledge of *Hemiauchenia paradoxa* (Artiodactyla, Camelidae) from the Pleistocene of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontología* 10(1): 35-52.

Tamayo, M. y D. Frassinetti. 1980. Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. *Boletín del Museo Nacional del Historia Natural de Chile* 37: 323-399.

Tauber, A. 1999. Hallazgos de una vicuña en el Pleistoceno de la Provincia de Córdoba, República Argentina. *Ameghiniana* 36(1): 55-62.

Thewissen, J., E. Williams, L. Roe y S. Hussain. 2001. Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. *Nature* 413: 277-281.

Ubilla, M. 2004. Mammalian biostratigraphy of Pleistocene fluvial deposits in northern Uruguay, South America. *Proceedings of the Geologist's Association* 115: 347-357.

Ubilla, M., D. Perea, C. Goso Aguilar y N. Lorenzo. 2004. Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. *Quaternary International* 114: 129-142.

Webb, S. 1974. Pleistocene llamas of Florida, with a brief review of the Lamini. En *Pleistocene mammals of Florida*, S. Webb (ed.), pp. 170-213, The University Press of Florida, Gainesville, Florida.

Webb, S. 2006. The Great American Biotic Interchange: patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanic Garden* 93(2): 245-257.

Weinstock, J., B. Shapiro, A. Prieto, J.C. Marín, B. González, P. Thomas y E. Willerslev. 2009. The Late Pleistocene distribution of vicuñas (*Vicugna vicugna*) and the "extinction" of the gracile llama ("*Lama gracilis*"): new molecular data. *Quaternary Science Reviews* 28(15-16): 1369-1373.

Wheeler, J. 1984. On the origin and early development of camelid pastoralism in the Andes. En *Animals and archaeology*, J. Clutton-Brock y C. Grigsons (eds.), pp. 395-410. BAR International Series 202, Oxford.

Wheeler, J. 2012. South American camelids. Past, present and future. *Journal of Camelid Science* 5: 1-24.

Wheeler, J., M. Kadwell, M. Fernández, H. Stanley, R. Baldi, R. Rosadio y M. Bruford. 2001. Genetic analysis reveals the wild ancestors of the llama and the alpaca. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268(1485): 2575-2584.

Woodburne, M. 2010. The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17: 245-264

Woodburne, M., A. Cione y E. Tonni. 2006. Central American provincialism and Great Biotic Interchange. En *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico*

and the Great American Biotic Interchange, O. Carranza-Castañeda y E. Lindsay (eds.), pp. 73-101. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología y Centro de Geociencias, Special Publication 4, Ciudad de México.

CAPÍTULO XI



RHEIDAE

Clase Aves

Orden Rheiformes

Familia Rheidae

Rheidae indeterminado

Ismael Martínez Rivera

Introducción

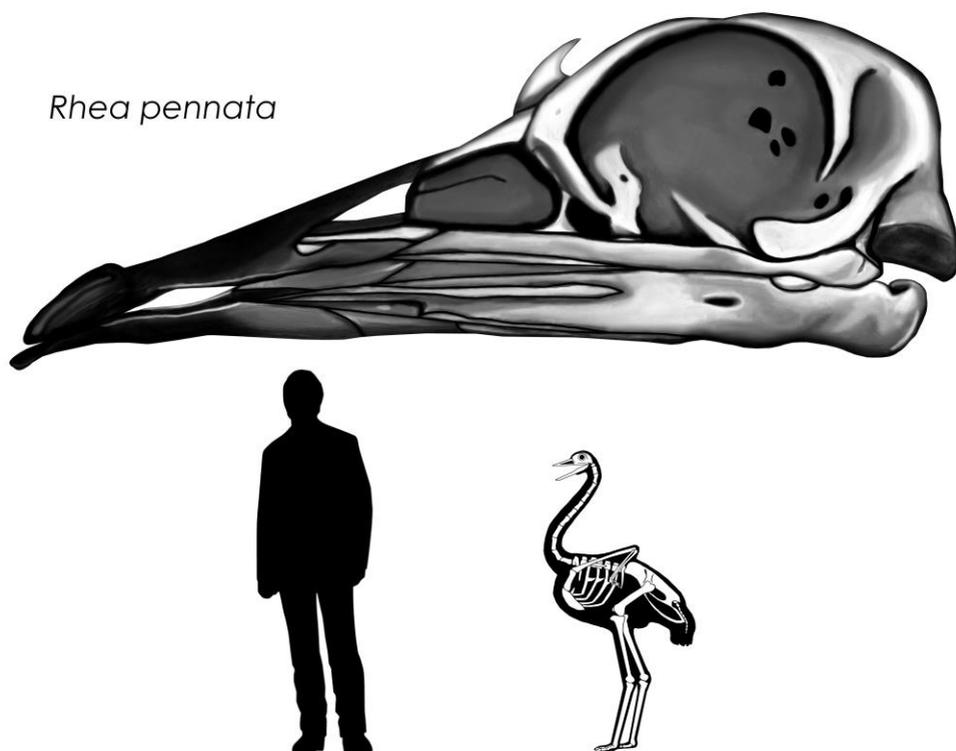
En nuestro país, el estudio de aves fósiles se ha diversificado temporal, geográfica y ambientalmente en los últimos años; sin embargo, la recurrencia de estos especímenes es mucho más frecuente en ambientes costeros que hacia el interior del país (Sallaberry *et al.* 2015). Los hallazgos de Kamac Mayu por tanto, representan a unos de los registros más septentrionales de fauna aviar ligada al Pleistoceno en Chile, un referente de la distribución y asociación de especies, así como de las condiciones ambientales imperantes.

Bajo la denominación de *Ratites* se agrupan las grandes aves no voladoras representadas por kiwis, emús, casuarios, avestruces y rheas (Delsuc *et al.* 2007). Los últimos, procedentes del orden Rheiformes y miembros de la Familia Rheidae, son endémicos de la Región Neotropical de América del Sur y su distribución se extiende desde el noreste de Brasil hasta el extremo sur de Patagonia. Una de las características más sobresalientes de las especies de esta Familia corresponde a su gran talla, sus hábitos exclusivamente terrestres debido a su incapacidad para volar, además de ser especies netamente corredoras (Tambussi 1995a, Tambussi y Acosta 2002).

Actualmente, los únicos representantes vivientes de la Familia Rheidae corresponden a dos especies: *Rhea americana* y *Rhea pennata*, habitando en ambos casos, ambientes áridos y abiertos de pastizal o, en menor grado, pequeñas áreas boscosas aisladas (Tambussi 1995a), aunque también buscan ríos, lagos y lagunas, lugares en donde la comida es abundante (Salemme y Frontini 2011). Con un esqueleto, músculos y plumas no aptos para el vuelo, pero con extremidades inferiores largas y fuertes que terminan en tres dedos, imbrican un sistema muscular que genera una energía funcional al trote y carrera, pudiendo llegar hasta los 60 km por hora (Salemme y Frontini 2011). Ni las alas ni sus plumas tienen cualidades sustentatorias; cumplen más bien, una función de distracción ante una eventual amenaza. De igual modo, las plumas de las alas son usadas para la sustentación de la marcha, el frenado e incluso como un timón en cambios de dirección (Sanz 1999). La

termorregulación y los rituales de pareja son otras de las actividades en las que también se involucran estas plumas caudales (Cruz y Elkin 2003).

Tanto *Rhea americana* como *Rhea pennata* son muy similares externamente, al igual que en su anatomía esquelética, la que brinda pocos rasgos de diferenciación (Tambussi y Tonni 1985). Sin embargo, hay autores que consideran que caracteres osteológicos de segmentos distales del miembro posterior (tibiotarso y metatarso) ameritan distinción de género entre formas vivientes (Agnolin y Noriega 2012). Es por esto, que en algunos textos podemos encontrar a *Pterocnemia pennata* como sinonimia *Rhea pennata*, utilizando en el presente texto esta última clasificación.



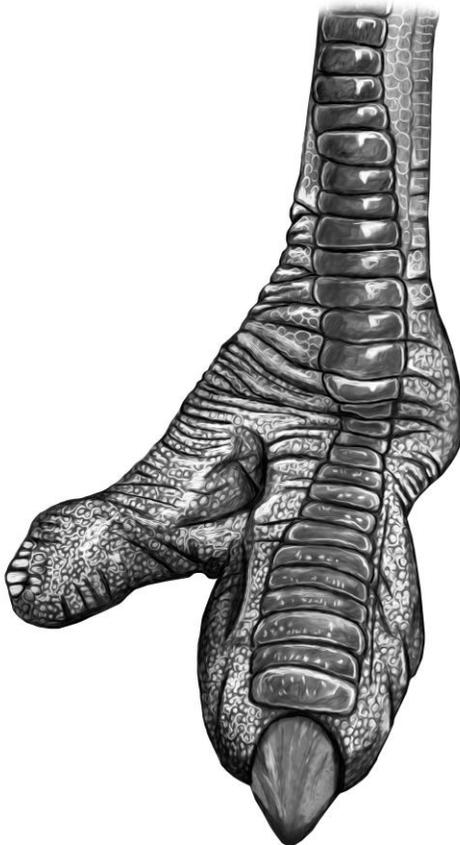
Vista lateral de cráneo de *Rhea pennata* (imagen superior) y tamaño de *Rhea pennata tarapacensis* (imagen inferior)

En relación con su dispersión, *Rhea americana* habita desde el norte y este de Bolivia, Paraguay, sur, centro y este de Brasil, Uruguay, norte y centro de Argentina hasta la Provincia de Río Negro. En cambio, *Rhea pennata* habita la región andina de Perú, suroeste de Bolivia, Chile, Patagonia y noroeste argentino (Tambussi y Acosta Hospitalache 2002). Para el norte de Chile, se ha definido a la subespecie *Rhea pennata tarapacensis*, también conocida como *suri* o *ñandú de la Puna*, ya que habita ese macroambiente en las regiones de Arica y Parinacota, Tarapacá,

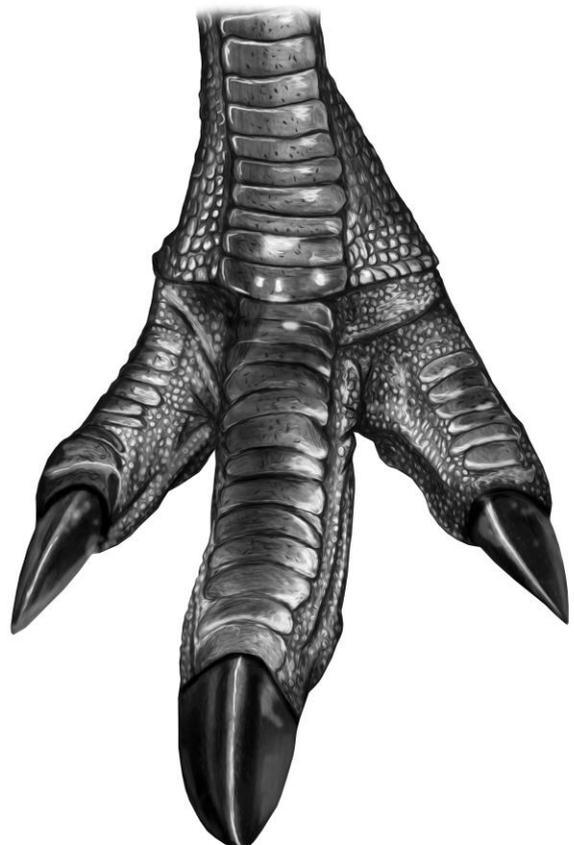
Antofagasta y Atacama. Asimismo, existe un símil de esta subespecie con la denominada *Rhea pennata garleppi* que se distribuye en las mesetas altiplánicas del Perú, Bolivia y Noroeste Argentino.

El registro fósil de Rheidae

En América del Sur el registro fósil de Rheidae está compuesto por -a lo menos- cuatro especies extintas. No obstante, este número ha ido variando en los últimos años en relación tanto a nuevas revisiones de especímenes, como a nuevos descubrimientos. Hace algunos años, se consideraban especímenes pertenecientes a Rheidae para el Eoceno temprano de Brasil como el denominado *Diogenornis fragilis* (Tambussi y Noriega 1996). Recientemente se ha señalado para estos especímenes una mayor correspondencia filogenética con el grupo australiano Casuariidae (Alveranga 2010, Agnolín y Noriega 2012).



Struthio camelus
(avestruz)



Rhea americana
(ñandú)

Diferencias entre los miembros posteriores de *Struthio camelus* (avestruz) y *Rhea americana* (ñandú)

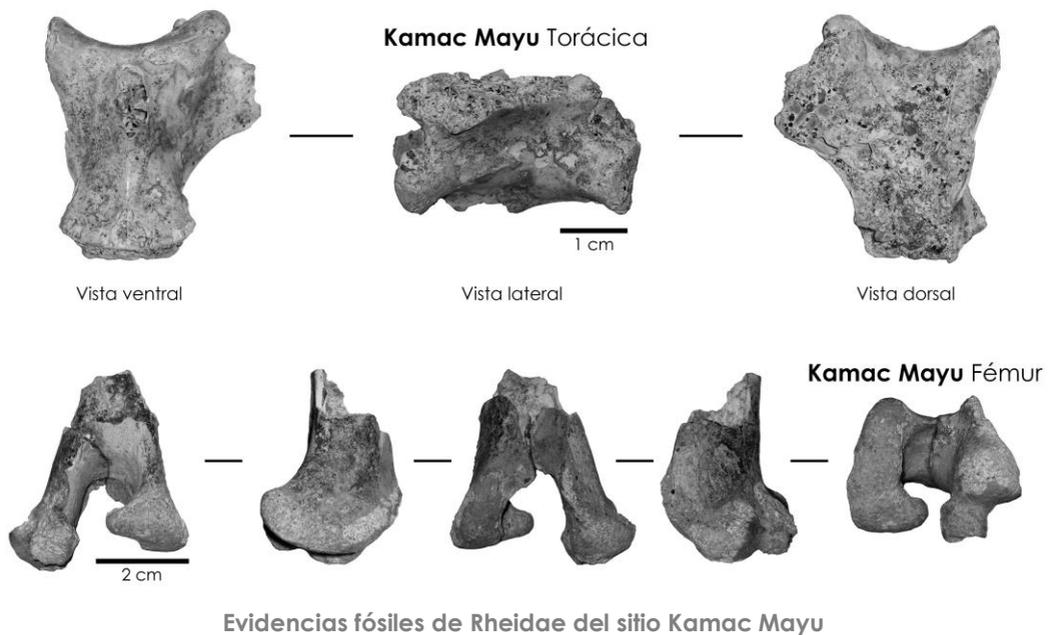
El actual territorio argentino es el que presenta mayor variabilidad temporal y de especies. El registro más antiguo a nivel sudamericano corresponde al Paleoceno medio de la Provincia de Chubut, a partir de la determinación de algunas falanges de un Rheidae robusto indeterminado (Tambussi 1995b). El registro reaparece posteriormente hacia el Mioceno con *Opisthodactylus patagonicus*, designado como Rheidae a partir de revisión de Patterson y Kraglievich (1960, citado en Agnolín y Noriega 2012). Recientemente, para el Mioceno tardío se describió una nueva especie denominada *Pterocnemia mesopotamica* proveniente de la localidad de Entre Ríos, y otro espécimen probablemente perteneciente a la misma especie, pero proveniente de Mendoza, Argentina (Agnolín y Noriega 2012).

Para el Plioceno de la Provincia de Buenos Aires se reconocen dos especies robustas: *Heterorhea dabbenei*, proveniente de sedimentos Pampeanos de la Formación Monte Hermoso e *Hinasuri nehuensis* (Tambussi 1995a, Picasso y Mosto 2016a). Ambos taxones pertenecen al mismo período, pero basados en especímenes aislados, no comparables entre sí (Agnolín y Noriega 2012). Hacia el Pleistoceno medio, han sido designados como *Rhea anchorenensis* especímenes definidos de la Formación Ensenada. Sin embargo, un nuevo estudio de este material fósil constató que las características morfológicas del espécimen son muy similares a *Rhea americana*, por lo que las autoras consideran que el estatus de especie diferente de *R. anchorenensis* no es válido y debe considerarse como sinónimo de *Rhea americana* (Picasso y Mosto 2016b). Asimismo, se han registrado restos de *Rhea pennata* y *Rhea americana* en diversos sitios arqueológicos paleoindios (Pleistoceno tardío) del cono sur de América, principalmente en el área pampeana y patagónica tanto de la vertiente del Pacífico como del Atlántico (Tambussi 1995b).

El registro fósil de *Pterocnemia pennata* es documentado ampliamente en Argentina en la región Pampeana (Provincia de Buenos Aires), para el Pleistoceno tardío en el sitio Paso Otero (Tonni y Laza 1980), y para el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano en el área de Monte Hermoso (Acosta-Hospitaleche y Tambussi 2000). Presumiblemente también correspondería a esta especie aquella definida como *Rhea fossilis*, del mismo período para el área de Olivera (Tambussi y Acosta-Hospitaleche 2002). Dentro del mismo marco geográfico y temporal fueron descritos especímenes de *P. pennata* para la localidad de Salto (Partido de Salto), en el norte de la Provincia de Buenos Aires (Picasso *et al.* 2011). La presencia de *Pterocnemia pennata* del Bonaerense pampeano, fuera de la distribución actual de la especie sugiere un clima árido a semiárido durante el Pleistoceno tardío-Holoceno para esas localidades (Tambussi y Acosta-Hospitaleche 2002) y, además, refuerza la hipótesis de una extensión de las condiciones áridas durante Pleistoceno tardío (Picasso *et al.* 2011).

Para nuestro país, los primeros registros de Rheidae con fechados radiométricos directos corresponden a la transición Pleistoceno-Holoceno del sitio Cueva Los Chingues, en Pali-Aike, Magallanes (Martín 2008), en donde se fechó un tibiotarso en

10.165 ± 70 años antes del presente. Más al sur, para un contexto del mismo período, pero procedente del sitio arqueológico Tres Arroyos-1, en Tierra del Fuego, fue recuperada una primera falange datada en 9.960 ± 50 años antes del presente (Martín *et al.* 2009). Para tiempos holocénicos, en el área de estudio aledaña a Kamac Mayu, se registraron especímenes de Rheidae en las tierras altas del sitio arqueológico Aguas Calientes I (4.205 msnm) con una fecha de 8.720 ± 100 años antes del presente (Cartajena 2002). Para el mismo período, el uso económico tanto de *Rhea* como de sus huevos (Medina *et al.* 2011) se encuentra documentado en Chile (Mena y Jackson 1991), pero más ampliamente en Argentina (Salemme y Frontini 2011).



La presencia de Rheidae en Calama

El registro del Rheidae en Calama se restringe al sitio de Kamac Mayu. Esta evidencia corresponde a escasos pero nuevos fósiles de aves continentales en nuestro país (Martínez *et al.* 2009, Sallaberry *et al.* 2015). Por medio del análisis del material paleontológico del sitio ha sido posible registrar dos fragmentos óseos, atribuibles a la Familia Rheidae (Martínez *et al.* 2009). Estos restos corresponden a un fragmento distal de fémur y el cuerpo de una vértebra torácica. La presencia de estos huesos tan disímiles se debería a que tanto las vértebras torácicas como las epífisis de los miembros inferiores de Rheidae son especímenes con altos valores de densidad mineral ósea (Cruz y Elkin 2003), 0,44 y 0,58 respectivamente (*sensu* Fernández *et al.* 2001). Los depósitos donde se colectaron las muestras se caracterizan por sedimentos

arenosos y gravillas, dispuestos sobre formaciones cársticas dentro de un evento aluvial (Chong Díaz y Jensen 2004), que se ha descrito en párrafos anteriores. Este particular registro, como se mencionó en capítulos previos, se encuentra asociado a restos de mamíferos extintos como *Macrauchenia patachonica* (Litopterna), *Hippidion saldiasi* (Equidae), *Xenarthra* y cf. *Lama gracilis* (Alberdi et al. 2007, López et al. 2007, Cartajena et al. 2010).

Aunque la determinación de la edad o etapa ontogénica a la cual puede pertenecer un resto óseo aviano tiene interés ecológico y taxonómico para la paleontología, en zooarqueología (la disciplina que estudia los restos faunísticos presentes en sitios arqueológicos) también puede ser utilidad para comprender los asentamientos y la utilización económica de las especies (Picasso et al. 2011). En algunos casos, incluso puede ayudar a determinar la estacionalidad del evento de muerte del ave. Para nuestro caso, ambos especímenes son asignables a un individuo adulto; sin embargo, se debe tener en cuenta que la comparación de fragmentos puede inducir a error en la estimación de edad, debido a diferencias observadas en el desarrollo epifisiaria de un mismo individuo (Picasso et al. 2011).

Este es uno de los registros de Rheidae más septentrional situado en depósitos asignables tentativamente al Último Máximo Glacial (40.000-20.000 años antes del presente) en el extremo norte de Chile, los que en conjunto a las otras especies asociadas sugieren un ambiente abierto, con dominio de pastizales. En el caso específico del sitio Kamac Mayu, la presencia de un depósito fluvial y lacustre asociado, con moluscos dulceacuícolas de las familias Planorbidae, Hydrobiidae y Sphaeriidae, fósiles de Typhaceae y evidencias de transporte fluvial de grupos faunísticos diversos, sugieren un ambiente de humedal en la cuenca actual del curso medio del río Loa, relacionada directamente con la antigua cuenca Chiu Chiu-Calama (May et al. 2005). Aparentemente la distribución de los Rheidae estaría condicionada por factores climáticos. Es así como se ha referido al índice de precipitaciones como un factor de distribución de ambas especies, por ejemplo - siempre teniendo en cuenta zonas de relieves suaves-, *R. americana* se encuentra en zonas cuyas precipitaciones anuales son superiores a los 200 mm; en cambio, *R. Pennata* habita áreas con precipitaciones de hasta 300 mm anuales, por lo que esta última especie se consideraría más estenoica que *R. americana* (Tambussi y Acosta Hospitaleche 2002). Recientemente, en Argentina se definió el registro más septentrional de *Pterocnemia pennata*, procedente del Bonaerense (Pleistoceno tardío-temprano), definido en relación con la biozona de *Megatherium americanum* cuyo estratotipo no ha sido especificado (Picasso et al. 2011). La comparación osteológica y métrica con material actual de *R. americana*, apunta a una similitud de los fósiles de Kamac Mayu con esta especie, sin embargo, es necesario contar con una mayor cantidad de evidencias fósiles y estudio sobre los ratites extintos del actual territorio chileno para establecer la filiación taxonómica de los especímenes de Calama.

Bibliografía

Acosta-Hospitaleche, C. y C. Tambussi. 2000. *Pterocnemia pennata* en el Pleistoceno Tardío-Holoceno de Monte Hermoso, Provincia de Buenos Aires (Argentina): su importancia paleoambiental. *Ameghiniana* 37(4-Resúmenes): 68R.

Alberdi, M.T., J.L. Prado, P. López, R. Labarca e I. Martínez. 2007. *Hippidion saldiasi* Roth, 1899 (Mammalia, Perissodactyla) en el Pleistoceno Tardío de Calama, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 157-71.

Alvarenga, H. 2010. *Diogenornis fragilis* Alvarenga, 1985, restudied: a South American ratite closely related to Casuariidae. *25th International Ornithological Congress, Abstracts*, 143.

Agnolin, F. y J. Noriega. 2012. Una nueva especie de ñandú (Aves: Rheidae) del Mioceno Tardío de la Mesopotamia Argentina. *Ameghiniana* 49(2): 236-246.

Cartajena, I. 2002. *Los conjuntos arqueofaunísticos del Arcaico Temprano en la Puna de Atacama, Norte de Chile*. Tesis Doctoral. Freie Universität Berlin. Berlín.

Cartajena, I., P. López e I. Martínez. 2010. New camelid (Artiodactyla: Camelidae) record from the late Pleistocene of Calama (Second Region, Chile): a morphological and morphometric discussion. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27(2): 197-212.

Chong Díaz, D. y A. Jensen. 2004. *Informe geológico del sitio de hallazgo de restos de vertebrados en el sector urbano de la ciudad de Calama, sector de Kamac Mayu*. Manuscrito en el poder de los autores.

Cruz, I. y D. Elkin. 2003. Structural bone density of the Lesser Rhea (*Pterocnemia pennata*) (Aves: Rheidae). Taphonomic and archaeological implications. *Journal of Archaeological Science* 30: 37-44.

Delsuc, F., M. Superina, G. Ferraris, M-K. Tilak y E. Douzery. 2007. Molecular evidence for hybridization between the two living species of South American rarites: potential conservation implications. *Conservation Genetics* 8: 503-507.

Fernández, P., I. Cruz y D. Elkin. 2001. Densidad mineral ósea de *Pterocnemia pennata* (Aves: Rheidae). Una herramienta para evaluar frecuencias anatómicas en sitios arqueológicos. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* XXVI: 243-260.

López M. P., I. Cartajena, R. Labarca, M.T. Alberdi y J.L. Prado. 2007. Extinct Faunal remains in exokarstic deposits from the late Pleistocene in Calama (II Region, Chile). *Current Research in the Pleistocene* 24: 175-77.

Martin, F. 2008. Bone Crunching felids at the end of the Pleistocene in Fuego-Patagonia, Chile. *Journal of Taphonomy* 6(3-4): 337-372.

Martin, F., M. Massone, A. Prieto y P. Cárdenas. 2009. Presencia de Rheidae en Tierra del Fuego durante la Transición Pleistoceno-Holoceno. Implicancias biogeográficas y paleoecológicas. *Magallania* 37(1): 173-177.

Martínez, I., I. Cartajena y P. López. 2009. Presence of Late-Pleistocene Rheidae in the oasis of Calama (Second Region, Chile). Paleoenvironments vertebrates and invertebrates. *Current Research in the Pleistocene* 26: 164-166.

May, G., A. Hartley, G. Chong Díaz, F. Stuart, P. Turner y S. Kape. 2005. Eocene to Pleistocene lithostratigraphy, chronostratigraphy and tectono-sedimentary evolution of the Calama Basin, Northern Chile. *Revista Geológica de Chile* 32(1): 33-58.

Medina, M., C. Acosta Hospitaleche, L. Turnes, E. Apolinaire y S. Pastor. 2011. Huevos de *Rhea pennata* en el Holoceno Tardío de la Provincia de Córdoba (Argentina): implicaciones ambientales, zoogeográficas y arqueológicas. *Archaeofauna* 20: 157-169.

Mena, F. y D. Jackson. 1991. Tecnología y subsistencia en Alero Entrada Baker. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Sociales* 20: 169-203.

Picasso, M., F. Degrange, M. Mosto y C. Tambussi. 2011. Un individuo juvenil de *Pterocnemia pennata* (Aves, Rheidae) en el Pleistoceno de la región Pampeana: implicancias ontogenéticas y ambientales. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 28(1): 192-200.

Picasso, M. y C. Mosto. 2016b. New insights about *Hinasuri nehuensis* (Aves, Rheidae, Palaeognathae) from the early Pliocene of Argentina. *Alcheringa: An Australasian Journal of Paleontology* 40(2): 244-250.

Picasso, M y C. Mosto. 2016a. The new taxonomic status of *Rhea anchorenensis* (Ameghino and Rusconi, 1932) (Aves, Palaeognathae) from the Pleistocene of Argentina. *Annales de Paléontologie* 102(4): 237-241.

Salemme, M. y R. Frontini. 2011. The exploitation of Rheidae in Pampa and Patagonia (Argentina) as recorded by chroniclers, naturalists and voyagers. *Journal of Anthropological Archaeology* 30: 473-483.

Sallaberry, M., S. Soto-Acuña, R. Yury-Yañez, J. Alarcón y D. Rubilar-Rogers. 2015. Aves fósiles de Chile. *Vertebrados fósiles de Chile. Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 63: 265-291.

Salemme, M. y R. Frontini. 2011. The exploitation of Rheidae in Pampa and Patagonia (Argentina) as recorded by chroniclers, naturalists and voyagers. *Journal of Anthropological Archaeology* 30: 473-483.

Sanz, J. 1999. *Los dinosaurios voladores. Historia evolutiva de las aves primitivas*. Ediciones Libertarias. Madrid.

Tambussi, C. 1995a. Las Aves. En *Evolución biológica y climática pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*, M.T. Alberdi, G. Leone y E. Tonni (eds.), pp. 293-307. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Monografías, Madrid.

Tambussi, C. 1995b. The fossil rheiformes from Argentina. 3^o Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution, 5 Internationale Senckenberg-konferenz (Frankfurt am Main, Alemania, 1992). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 181: 121-129.

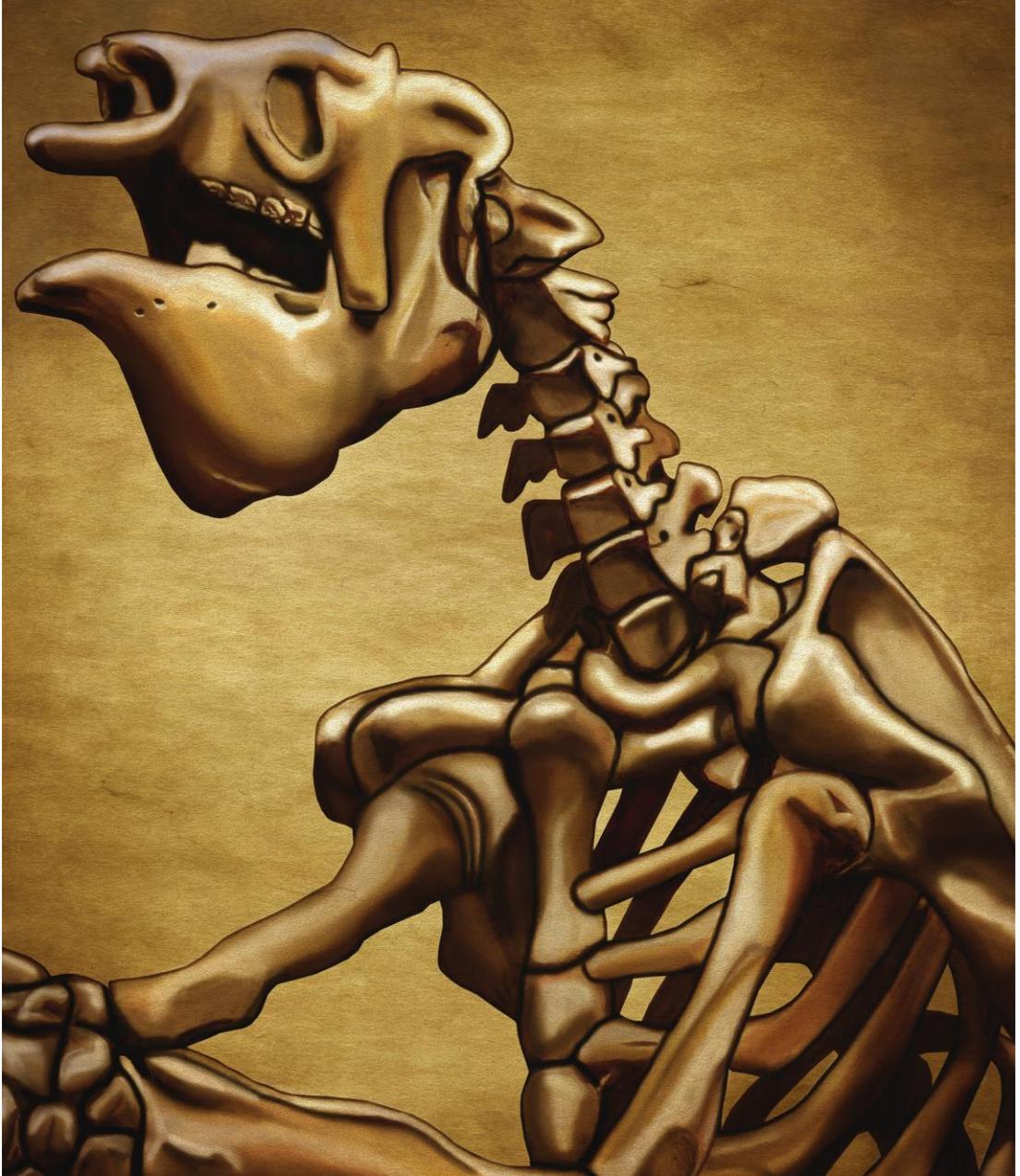
Tambussi, C. y J. Noriega. 1996. Summary of the Avian fossil record from southern south America. En *Contributions of southern South America to vertebrate paleontology*, G. Arratia (ed.). *Müncher Geowissenschaften Abhandlungen* 30: 245-264.

Tambussi, C. y E. Tonni. 1985. Aves del sitio arqueológico Los Toldos, Cañadón de las Cuevas, Provincia de Santa Cruz (República Argentina). *Ameghiniana* 22(1-2): 69-74.

Tambussi, C. y C. Acosta Hospitaleche. 2002. Reidos (Aves) cuaternarios de Argentina: inferencias paleoambientales. *Ameghiniana* 39(1): 92-102.

Tonni, E. y J. Laza, J. 1980. Las aves de la fauna local Paso de Otero (Pleistoceno tardío) de la Provincia de Buenos Aires. Su significación ecológica, climática y zoogeográfica. *Ameghiniana* 17: 313-322.

CAPÍTULO XII



¿QUÉ COMÍAN?

Patricio López Mendoza

Algunas consideraciones generales sobre la dieta de las especies registradas en Calama

La forma y tamaño de los dientes son claves para entender el modo en que los animales procesan sus alimentos. En general, se asocia a los herbívoros con dientes de corona baja con formas ramoneadoras y a las que poseen coronas altas con formas pastadoras. Dentición generalizada que carecen de una especialización clara, se caracterizan por poseer cúspides utilizadas para perforar, crestas para cortar y superficies oclusales para triturar el alimento. Junto a la forma de los dientes que cada especie posee, otra adaptación asociada al consumo de alimentos corresponde al tipo de articulación y movimiento de la mandíbula durante la masticación; por ejemplo, movimientos de masticación ascendentes y descendentes son útiles para desgarrar carne.

De las especies registradas en Calama, existe una amplia diversidad de formas y tipos de dentición. En el caso de los caballos, la totalidad de los incisivos superiores como inferiores están presentes, conformando un aparato bastante eficiente para cortar, con premolares como molares que se caracterizan por poseer coronas altas. Como señalamos parcialmente en páginas previas, el proceso de especiación y diversificación de los équidos tuvo lugar en el Mioceno de América del Norte, proceso tradicionalmente relacionado al desarrollo de la hipsodoncia (Alberdi y Prado 2004, Prado y Alberdi 2017). Formas previas poseían molares y premolares de coronas bajas (braquiodontes), mientras que las especies posteriores, más diversas en número, desarrollaron dientes de corona alta (hipsodontes), lo cual se ha interpretado como una respuesta adaptativa a la expansión de ambientes de sabana con pastos más duros y que producen un mayor desgaste en los dientes (Alberdi y Prado 2004, Prado y Alberdi 2017), escenario que se discutirá más adelante a partir de los datos isotópicos. En particular, para *Hippidion*, la dentición tiende a ser más primitiva en comparación a *Equus (Amerhippus)*. Los dientes poseen un cierto grado de braquiodoncia, que refleja en parte, una adaptación a una dieta con poco material silicio (Alberdi y Prado 2004, Prado y Alberdi 2017).

Por su parte, los camélidos, con premolares y molares de tipo selenodontes, presentan una casi ausencia de incisivos en el maxilar superior, restringidos a un incisivo con forma de canino para cada lado, además de la presencia de un canino izquierdo y otro derecho, separados estos últimos, por un amplio diastema entre los premolares en la mandíbula como maxilar. Los actuales representantes silvestres de

la familia Camelidae, es decir, guanacos y vicuñas, presentan datos disímiles sobre su dieta.

Sobre lo mismo, los análisis de poblaciones de guanacos actuales en las tierras altas de Chile norte-centro (29°50'03" S-69°55'44" O, 4.200 msnm) realizadas por Cortés *et al.* (2003) señalan pequeños cambios en la preferencia de plantas dependiendo si el año fue seco o húmedo. Durante los años secos, los guanacos adultos consumen 4 de 15 especies de plantas disponibles, destacando dentro del grupo consumido las siguientes taxa: *Stipa chrysophylla* (Gramineae), *Adesmia subterranea* (Papilionaceae), *Deschampsia cespitosa* (Gramineae), y *Hordeum comosum* (Gramineae).

En años con mayor humedad, se observó el consumo de *S. chrysophylla* y *D. cespitosa*, disminuyendo notablemente *A. subterranea* y *H. comosum* (Cortés *et al.* 2003). Estos datos indican que la dieta del guanaco está basada en pocas especies independiente de la disponibilidad y diversidad de animales (Cortés *et al.* 2003). Cajal (1989) por su parte, en la misma latitud, pero dentro de cotas más bajas, observó una dieta más generalizada, aunque con un consumo preferentemente de gramíneas del género *Stipa*. En otras áreas del sur de los Andes, con menores restricciones ambientales, la composición de la dieta del guanaco integra una mayor cantidad de especies vegetales con respecto al total disponible, dominando las especies arbustivas, seguidas por el pastizal, hierbas y cactáceas, destacando entre las taxa de baja cobertura más consumidos *Poa lanuginosa*, *Brachyclados lycioides*, *Lycium chilense* y entre las de alta cobertura *Panicum urvilleanum* y *Stipa* spp. (Candia y Dalmaso 1995).

La preferencia trófica de vicuña se define a partir de áreas limitadas, de renovación lenta pero abundante y distribuida en pequeños parches dispersos que fomentan una marcada territorialidad. Para establecer un territorio es necesario que los recursos sean predecibles en el espacio y tiempo sobre todo en ambientes dominados por gramíneas perennes como *Calamagrostis* y *Festuca*, además de herbáceas, almohadillas y arrosietadas en las regiones altiplánicas que sobrepasan los 3.500 msnm (Cartajena 2002).

Los molariformes de *Megatherium* tienen forma tanto hipsodonte como bilofodonte. En relación con su aparato masticatorio, Bargo (2001) señala para *Megatherium americanum* una adaptación para una mordedura fuerte y vertical, con una sección sagital de cada lofo de forma triangular y con un borde afilado. Estos antecedentes sugieren que los molariformes se usaban principalmente para cortar y no para triturar y que los alimentos duros y fibrosos no eran el principal componente de la dieta. El estudio de Bargo y Vizcaíno (2008), a partir de análisis biomecánicos, morfogeométricos y ecomorfológicos (p.ej. Índice de Hipsodoncia, área de la superficie oclusal dentaria y ancho relativo y forma del hocico), indican para el caso de *Megatherium americanum* dientes diseñados principalmente para cortar

alimentos blandos pero resistentes en los que potencialmente se incluye carne, dejando abierta una posible dieta omnívora.

En cuanto a *Macrauchenia*, sus dientes presentan morfologías de tipo lofoselenodontes. Al igual que los caballos, a lo largo de su historia evolutiva, los Macraucheniidae presentan un aumento de las coronas de los dientes (Forasiepi *et al.* 2016, Souza Lobo 2017). Según Chávez *et al.* (2010), el crecimiento moderado de los molares de *Macrauchenia* junto a un cuello y miembros locomotores alargados, sugieren adaptaciones para ramonear y paquer en un ambiente de tipo sabana arbolada. Czerwonogora *et al.* (2003) proponen en base a variables craneales y dentales una dieta de tipo frugívora, mientras que Varela y Fariña (2015), a partir de análisis como el Índice de Hipsodoncia y otros asociados al uso de músculos como el masetero en la mandíbula, indican una posible adaptación ramoneadora.

Por último, para el caso de Rheidae, los representantes de esta familia corresponden a formas omnívoras, aunque con dietas principalmente herbívoras. En el caso de los suris y ñandúes, poseen estrategias tanto pastadoras como ramoneadoras con un generalismo dietético y con una prevalencia de dicotiledóneas para el caso de especies como *Rhea americana* (Puig *et al.* 2013). En particular, *Rhea pennata* presenta una dieta conformada por pastos y arbustos, además de semillas e insectos (Cajal 1988, Paoletti y Puig 2007). Un punto interesante en cuanto a la dieta de *Rhea pennata* proviene del trabajo de Echaccaya *et al.* (2017), en donde se señala para el área de Moquegua (Perú) una dieta muy diversa que le permite adaptarse a las carencias nutricionales del ambiente. En zonas áridas existe una tendencia a una mayor selectividad producto de la presencia de plantas con compuestos secundarios para evitar la herbivoría (Echaccaya *et al.* 2017).

¿Qué nos dicen los isótopos estables?

Una forma de acceder al tipo de dieta en restos fósiles es mediante el estudio de los denominados *isótopos estables*. Para el caso de los especímenes fósiles de Calama, dos isótopos son relevantes de detallar, los de carbono por un lado y los de oxígeno por otro.

Para entender de mejor manera el potencial de la información de los isótopos estables en restos fósiles, es necesario describir brevemente los principios en los que se basan. Uno de los isótopos que aportan más información sobre la dieta animal y humana corresponde al de carbono. Los valores isotópicos de carbono del hueso y del esmalte pueden ser utilizados con claridad para entender la relación entre las especies, su dieta y su ambiente, puesto que se relacionan directamente con distintos tipos de plantas de las que se alimentan los herbívoros (Cerling y Harris 1999). Las plantas se agrupan en tres clases según el tipo de vía fotosintética que realizan sus células, a saber: (1) plantas C₃, que corresponden a árboles, arbustos, matorrales y pastos de altas latitudes y de zonas elevadas por encima de los 3.000 msnm, las que

representan el 85% de la biomasa terrestre y que utilizan el ciclo de Calvin en su fotosíntesis (Tieszen 1991, Dawson *et al.* 2002); (2) plantas C₄, es decir, pastos tropicales y subtropicales, y que corresponden al 10% de la biomasa terrestre, utilizando el ciclo de Hatch-Slack (Tieszen 1991); (3) por último, un tercer grupo denominado CAM (Metabolismo Ácido de las Crasuláceas) y que corresponde a un ciclo que sólo lo realizan plantas suculentas (O'Leary 1981, Tieszen 1994). Las vías fotosintéticas C₃ y C₄ fraccionan los isótopos del carbono en diferentes grados; las plantas C₃ y C₄ tienen valores de $\delta^{13}\text{C}$ que varían desde -22 ‰ hasta -30 ‰, y desde -10 ‰ hasta -14 ‰ respectivamente (Tieszen 1991, Cerling y Harris 1999). La diferencia de la relación de abundancia en un compuesto natural se mide respecto a la misma relación en un estándar asignado (PDB), indicado con la letra δ y definido como: $\delta^{13}\text{C}$ (en ‰) = $[(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{muestra}} / (^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{estándar}} - 1] \times 1000$. En consecuencia, la composición del isótopo del carbono del esmalte de los dientes refleja la composición de la dieta de los mamíferos herbívoros con respecto a las plantas C₃/C₄. Cuando los mamíferos se alimentan de estas plantas se produce un aumento de $\delta^{13}\text{C}$ en sus tejidos esqueléticos del orden de 14‰ (Cerling y Harris 1999).

En el caso de los isótopos de oxígeno, sus principios se basan en la relación que existe entre el oxígeno contenido en el agua ingerida por un animal o humano y el contenido en el cuerpo, además de la existencia de diferencias naturales de los valores de $\delta^{18}\text{O}$ del agua disponible en el medio ambiente (Luz *et al.* 1984, Knudson 2009, Goepfert *et al.* 2013). La relación existente entre los isótopos pesados (¹⁸O) y los isótopos ligeros (¹⁶O) varían según el ambiente, ya que las moléculas de agua que contienen el isótopo ligero se evaporan mientras que las que portan el isótopo pesado se transmiten por medio de las lluvias, predominando en cualquier ambiente (Goepfert *et al.* 2013).

En cuanto a las aguas meteóricas, el valor de $\delta^{18}\text{O}$ es controlado por la altitud, latitud, cantidad de lluvias, temperatura y distancia de la costa (Bowen y Wilkinson 2002, Goepfert *et al.* 2013). Por lo mismo, en el área andina, la alta variación natural de los valores de $\delta^{18}\text{O}_{\text{precipitación}}$ es explicada por la gran amplitud de temperaturas, altitud, cantidad de lluvias y sistemas hidrológicos (Knudson 2009, Goepfert *et al.* 2013). Pues bien, el agua ingerida por los animales durante el consumo de plantas, la que a su vez es incorporada a los vegetales desde ríos, lagunas o canales, no sólo está relacionada a los valores de las lluvias, por lo que el $\delta^{18}\text{O}$ es complejo de aplicar como indicador del origen geográfico de una especie animal (Knudson 2009, Goepfert *et al.* 2013). Esto se debe a que los valores del agua superficial están influenciados por factores como la evaporación o la mezcla con las aguas subterráneas, entre otras variables (Goepfert *et al.* 2013).

Valores isotópicos de carbono y oxígeno en el Desierto de Atacama

Como se mencionó anteriormente, el estudio de isótopos de carbono y oxígeno permite acercarnos a una reconstrucción de la dieta de los herbívoros en el caso del

carbono, y una aproximación muy parcial de las condiciones climáticas y ambientales del pasado mediante el oxígeno. Se señaló, además, que la proporción de los isótopos de carbono varía de acuerdo con el tipo de plantas consumidas (C_3 , C_4 o CAM), mientras que para la composición isotópica del oxígeno en los carbonatos de dientes y huesos depende en gran medida del equilibrio de factores fisiológicos de cada organismo y de factores externos como el clima.

Ahora bien, para entender mejor los valores isotópicos obtenidos en las muestras fósiles, es necesario tener un marco de referencia de los valores isotópicos del área de estudio. Sobre lo mismo, para el Desierto de Atacama, algunos modelos a partir de muestras actuales señalan para el carbono que los valores de $\delta^{13}C$ de la cobertura vegetal está estrechamente relacionada a la composición de carbonatos de los suelos (Cerling 1984, Fox y Koch 2004, Quade *et al.* 1989, 2007, López *et al.* 2013, 2017). En cuanto a la composición isotópica de oxígeno, tal como señala Quade *et al.* (2007), los estudios han sido menos profusos en comparación al carbono. Estos trabajos indican una alta influencia de la evaporación, la temperatura, el valor de $\delta^{18}O$ de las lluvias y la influencia del valor de $\delta^{18}O$ de los carbonatos de suelos en áreas desérticas (Quade *et al.* 1989, 2007).

Carbono

La composición isotópica de la vegetación actual cercana al área de estudio y del sector costero, provienen de las transectas muestreadas por Ehleringer *et al.* (1998), Quade *et al.* (2007) y Díaz (2016). Estos valores fueron ajustados mediante +1.5 por mil (‰) considerando el *Efecto Suess* causado por la producción industrial de CO_2 (Friedli *et al.* 1986, Marino y McElroy 1991, Yakir 2011). La transecta realizada por Ehleringer *et al.* (1998), en el sector de Paposos ($25^{\circ} 00' S - 70^{\circ} 27' O$), abarca de los 90 a los 1.010 msnm y se compone principalmente de plantas de ciclo C_3 que promedian un valor de -23,1 ‰ y una especie indeterminada de *Cistanthe* sp. que presenta un valor de -16,5 (CAM). En este mismo sector, Quade *et al.* (2007) en una transecta que abarca de los 130 a los 1.460 msnm, identifican un conjunto dominado por plantas de ciclo C_3 que promedian -19,4, además de suculentas de ciclo CAM que promedian -12,6 y *Atriplex mucronata* de ciclo C_4 con un valor de -13,6.

Hacia zonas altas, de acuerdo con Quade *et al.* (2007), la vegetación asociada al Salar de Atacama corresponde a la *Prepuna* (2.500-3.200 msnm), *Tolar* o *Puna* (3.200-4.000 msnm), *Estepa Andina* (4.000-4.500 msnm) y el área *Subnival* (> 4.500 msnm). En la mayoría de estas zonas, las plantas presentan un ciclo fotosintético de tipo C_3 , con algunas especies que poseen ciclo CAM y C_4 (Quade *et al.* 2007, Díaz *et al.* 2016). La frecuencia y densidad de la cobertura vegetal está influenciada directamente por la elevación, en donde los mayores porcentajes de cobertura se encuentran en la *Estepa Andina* a partir del predominio de pastos C_3 como *Stipa* y *Festuca* y en el *Tolar* por *Atriplex imbricata* de tipo C_4 y *Cistanthe salsoloides* de ciclo C_3 (Quade *et al.* 2007). La especie *Atriplex imbricata* es la planta de ciclo C_4 más frecuente en

zonas altas, siendo además una *Amaranthaceae* usada como forraje para camélidos domésticos y consumida por camélidos silvestres como el guanaco (Cadwallader *et al.* 2012).

Ahora bien, de acuerdo con los datos de Quade *et al.* (2007), en la transecta de Paso de Jama (22°54' S - 67°57' O) los sectores muestreados -que van de los 3.475 a los 4.070 msnm- muestran un dominio de plantas C₃ con un valor promedio de -20,4, y escasas plantas con ciclo CAM y C₄ (*Opuntia* y *Atriplex imbricata*), con un valor de -13,3 y -12,64 respectivamente. Por su parte, en la transecta Socompa (24°12' S - 68°32' O), que va de los 3.123 a los 4.000 msnm el valor promedio de las plantas C₃ es de -21,4 y una especie (*Atriplex imbricata*) de ciclo C₄ con un valor de -13,7 (Quade *et al.* 2007).

Como complemento a esta información, Díaz *et al.* (2016) proporcionó el resultado de 6 especies de plantas muestreadas entre los 2.870 y los 4.480 msnm. Estas especies corresponden a *Jarava frigida* de ciclo C₃ con un promedio de -23,2‰ (3.870-4.480 msnm), *Baccharis tola* también de tipo C₃ con un promedio de -20,4‰ (3.470-4.072 msnm), *Atriplex imbricata* de ciclo C₄ con un valor de -13,8‰ (2.870-3.470 msnm), *Maihueniopsis camachoii* de tipo CAM y con un valor de -11,8‰ (2.670-3.870 msnm), y finalmente *Tiquilia atacamensis* de ciclo C₃ con un valor promedio de -24,7‰ (2.870-3.270 msnm). Este mismo estudio aporta valores de $\delta^{13}\text{C}$ extraídos de fecas de camélidos (n=9), los cuales indican un valor promedio de -23,0, con valores bajos entre los 3.765 y los 3.972 msnm (Díaz *et al.* 2016). La relación entre los valores $\delta^{13}\text{C}$ y la altitud se expresa en forma de campana, alcanzando su mayor *peak* cerca de los 2.500 msnm y concentrando las plantas de ciclo C₄ en cotas que van de los 2.800 a 4.000 msnm.

Oxígeno

En cuanto a los valores isotópicos de Oxígeno, estos provienen del trabajo de Quade *et al.* (2007), en el cual se muestrearon tanto suelos, lluvias y neblinas. En relación con los valores de lluvias, se observa desde los 130 hasta los 4.070 msnm una representación gráfica en la que los valores de $\delta^{18}\text{O}_{\text{VSMOW}}$ se mantienen homogéneos, pero disminuyen considerablemente hasta los 2.900 msnm. En el caso de los valores de $\delta^{18}\text{O}_{\text{VPDB}}$ de los carbonatos de suelos van de los -5,9 a los 7,3‰, en donde los valores bajos de $\delta^{18}\text{O}$ provienen de las elevaciones más altas, mientras que los valores más altos provienen desde los suelos poco profundos y en los suelos registrados a lo largo de los márgenes del desierto absoluto (Quade *et al.* 2007). Los valores de $\delta^{18}\text{O}$ de los carbonatos de sedimentos limosos del margen del desierto absoluto son ligeramente más altos (Promedio= 0,0 ± 3,3‰, n= 26) que los valores en carbonatos de suelos (Promedio = -1,0 ± 2,7‰) (Quade *et al.* 2007).

El patrón general en $\delta^{18}\text{O}$ en los suelos del Desierto de Atacama puede ser entendido por medio de tres variables: (1) el valor de $\delta^{18}\text{O}$ del agua meteórica, (2) la

temperatura del suelo, y (3) la evaporación del agua del suelo previo a la formación de carbonatos en el suelo (Quade *et al.* 2007). En el caso del agua meteórica, la información fue obtenida a través de la ponderación por la cantidad de lluvia, y está fuertemente sesgada por las lluvias de verano que en las zonas altas constituyen cerca del 80% de las lluvias anuales (Quade *et al.* 2007). La relación entre los valores de $\delta^{18}\text{O}$ y la elevación sobre los 2.500 msnm es positiva y significativa ($R^2= 0,6$), mientras que los valores de $\delta^{18}\text{O}$ para la neblina en la zona costera por debajo de los 1.000 msnm muestran una pequeña variación, como se mencionó anteriormente (Aravena *et al.* 1989, Quade *et al.* 2007). En cuanto a la evaporación, de acuerdo con datos de Quade *et al.* (2007), la mayor deshidratación por esta causa ocurre en los suelos de la transecta Socompa (3.123-4.000 msnm), mientras que la menor ocurre en la transecta Paposo (130-1.460 msnm), y en el sector de Calama (2.400 msnm) los valores son intermedios.

Uno de los trabajos en los cuales se detallan las expectativas y datos referentes a valores de $\delta^{18}\text{O}$ para algunos sectores de los Andes, corresponde a Knudson (2009), En la zona costera, y debido a la cantidad de precipitaciones, la expectativa para los valores de isótopos de oxígeno debería ser alta. Por ejemplo, de acuerdo con los datos recolectados por Knudson (2009), entre los años 1988 y 2002, se observaron valores de $\delta^{18}\text{O}_{\text{mx(VSMOW)}} = -5,6\text{‰} - 2,3\text{‰}$ en la Serena. Junto a esto, el agua en suelos áridos de zonas costeras, deberían estar enriquecida en ^{18}O debido a la evaporación de las precipitaciones. Sin embargo, gran parte del agua de esta zona no proviene exclusivamente de las precipitaciones, sino del derretimiento de glaciares, cuyas aguas bajan por medio de ríos y por lo mismo, ríos del sector costero deberían contener aguas con bajo $\delta^{18}\text{O}$ debido a las precipitaciones desde mayores altitudes (Knudson 2009). Ahora bien, la evaporación que ocurre mientras el agua transita hacia el Pacífico implica que éstas estarán enriquecidas en ^{18}O , lo cual deriva en una señal más alta de $\delta^{18}\text{O}$ (Knudson 2009).

En las zonas que van de los 500 a los 2.300 msnm por su parte, se caracterizan por mayores precipitaciones en comparación a la zona costera. Debido a que esta zona posee una altura mayor a la costa, es esperable que las señales isotópicas ($\delta^{18}\text{O}_{\text{mw}}$) sean más bajas (Knudson 2009). En la zona denominada yungas, los valores de $\delta^{18}\text{O}_{\text{VSMOW}}$ observados en primavera son de $-8,6\text{‰}$ en alturas de 2.020 msnm, $-7,1\text{‰}$ a los 1.450 msnm, $-6,1\text{‰}$ a en los 990 msnm, y de $-5,1\text{‰}$ en los 105 msnm (Knudson 2009). Las fuentes de agua en esta zona consisten en precipitaciones, ríos que contienen precipitaciones y aguas que provienen de grandes altitudes (Knudson 2009).

Siguiendo con el trabajo de Knudson (2009), en las zonas altas ubicadas entre los 2.300-3.500 y los 3.500-4.000 msnm, los valores de $\delta^{18}\text{O}_{\text{mw}}$ deberían ser más bajos en comparación a las zonas antes mencionados, debido a la mayor cantidad de lluvias. No obstante, nuevamente tanto aguas de ríos, nieves y el derretimiento de glaciares podrían estar contribuyendo como fuentes de oxígeno (Knudson 2009). En el caso de la Puna, localizada entre los 4.000 a 4.800 msnm, en La Paz (Bolivia) los datos

registrados de $\delta^{18}\text{O}_{\text{mw(VSMOW)}}$ van de -13,3 a -10,0‰ entre los años 1996 a 2001, mientras que la precipitación cerca de Puno (Perú), exhiben valores de -13,3‰ a -5,3‰ entre el 2001 a 2002 (Knudson 2009). Para el Lago Titicaca en el lado peruano, los valores de $\delta^{18}\text{O}_{\text{mw(VSMOW)}}$ van de -17,6 a -4,5‰, datos tomados entre los años 2001-2002 (Knudson 2009). Al igual que en los casos anteriores, las lluvias, nieves y derretimiento de glaciares son fuentes de oxígeno importante. En síntesis, los resultados obtenidos por Quade *et al.* (2007) indican para el Desierto de Atacama valores de $\delta^{18}\text{O}$ de aguas lluvias que varían enormemente entre los 2.500 a los 2.380 msnm, decreciendo 6‰ por cada kilómetro de altitud.

El caso de Kamac Mayu y Betecsa-1

Las muestras analizadas de la cuenca de Calama provienen de los sitios de Kamac Mayu y Betecsa-1 y se detallan en la Tabla dispuesta más abajo. Debido a la muy mala a nula preservación del colágeno de los huesos estudiados, se analizaron únicamente los valores isotópicos de carbono y oxígeno de la fracción de bioapatita contenida en los fósiles. Estos análisis se llevaron a cabo en el *Environmental Isotope Laboratory* del *Department of Geosciences* de la *University of Arizona* en Estados Unidos bajo la supervisión del Dr. David Dettman.

Para evaluar la representación de plantas C_3 y C_4 a partir de los valores obtenidos en bioapatita (ap), se ha considerado que la dieta basada exclusivamente en plantas C_3 tendrá valores del orden de -15‰, mientras que en la dieta basada exclusivamente en C_4 los valores serán de aproximadamente de 1‰ (Pradeiro *et al.* 2012, López *et al.* 2018). Los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{col}}$ reflejan principalmente la fracción proteica, mientras que los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{ap}}$ representan a la dieta total (Ambrose y Norr 1993). Junto con esto, los valores en colágeno reflejan un fraccionamiento adicional en los tejidos de los herbívoros, que al incrementarse el nivel trófico se aumenta este enriquecimiento de $\delta^{13}\text{C}$ entre 3 a 5‰, mientras que para la fracción de hidroxiapatita se acepta un valor cercano a 12‰ (Pradeiro *et al.* 2012).

Código Muestra	Sitio	Taxa	Edad	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$
BET-1/LOPEZ/K1044	Betecsa-1	<i>Hippidion saldiasi</i>	Adulto	-7,79	-3,66
KM-1/LOPEZ/K1044	Kamac Mayu	cf. <i>Lama gracilis</i>	Adulto	-4,39	2,54
KM-2/LOPEZ/K1044	Kamac Mayu	Rheidae	Adulto	-4,08	9,26
KM-3/LOPEZ/K1044	Kamac Mayu	<i>Macrauchenia patachonica</i>	Adulto	-4,95	0,47
KM-4/LOPEZ/K1044	Kamac Mayu	<i>Megatherium</i> sp.	Juvenil	-5,32	1,93

Valores isotópicos de carbono y oxígeno en restos de *Hippidion saldiasi* de Betecsa-1 y cf. *Lama gracilis*, cf. *Rhea pennata*, *Macrauchenia patachonica* y *Megatherium* sp. del sitio Kamac Mayu

Por su parte, y como se detalló anteriormente, los valores de $\delta^{18}\text{O}$ varían de acuerdo con la fuente de agua que un animal utiliza y las condiciones ambientales particulares (Sponheimer y Lee-Thorp 1999, Dupras y Schwarcz 2001, Knudson 2009,

Turner *et al.* 2010). El isótopo estable de oxígeno en la fracción de carbonato de hidroxapatita refleja la composición isotópica del agua corporal a 37° C (Pradeiro *et al.* 2012). Esta agua corporal a su vez está influenciada por la composición isotópica del agua bebida y en menor medida por las fuentes de alimento y por el oxígeno del aire (Sponheimer y Lee-Thorp 1999, Turner *et al.* 2010).

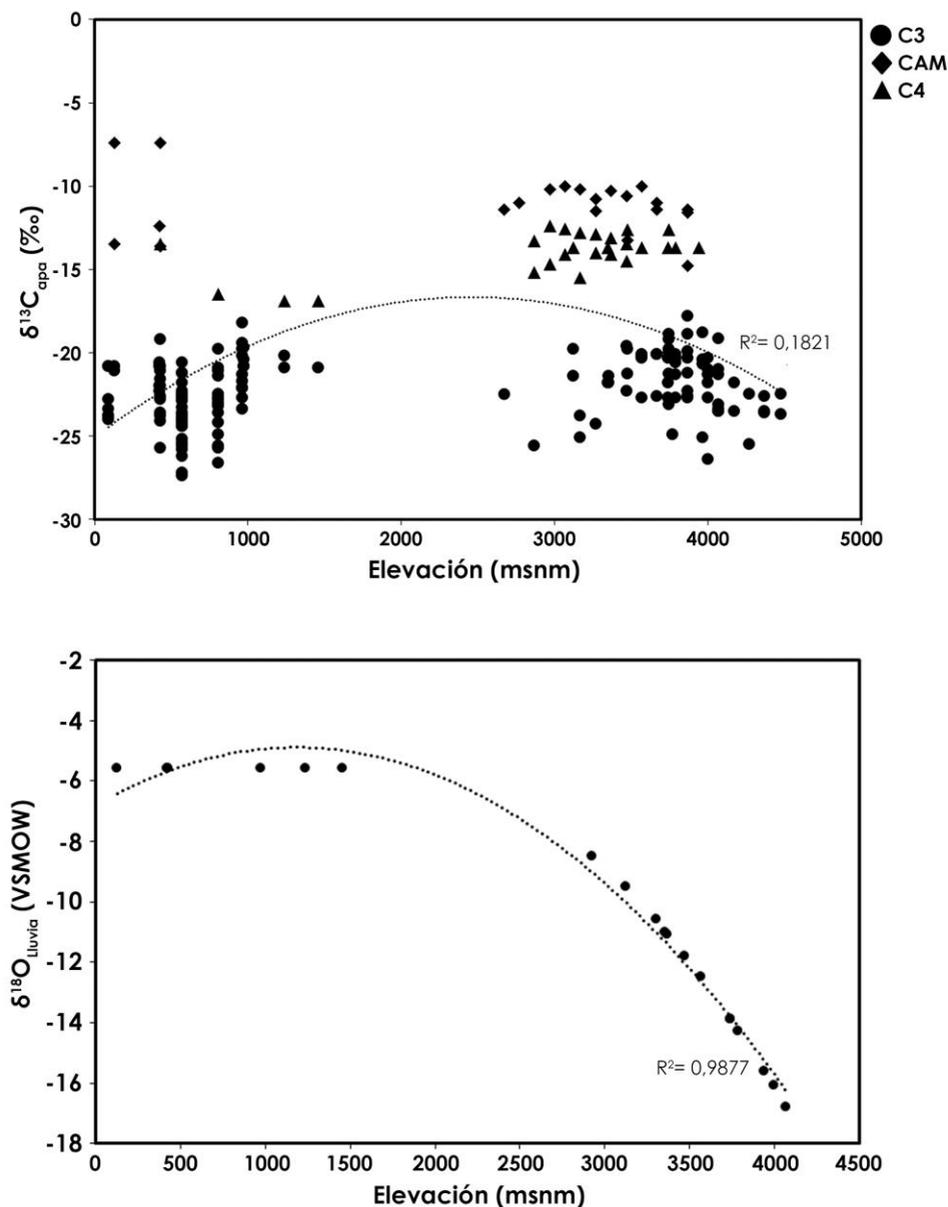
Resultados

En relación con la morfología de los dientes y su importancia en la dieta de los caballos, MacFadden *et al.* (1994) realizó un estudio isotópico con el fin de evaluar si el cambio en la altura de las coronas dentarias acontecida durante el Mioceno fue una respuesta adaptativa de formas ramoneadoras de plantas de ciclo C₃ hacia formas pastadoras de plantas C₄ (ver discusión también en Alberdi y Prado 2004). Los resultados de este análisis indican que el crecimiento de las coronas durante el Mioceno no se correlaciona necesariamente con la dieta puesto que los análisis isotópicos indican un consumo mayoritario de plantas de tipo C₃, por lo que una hipótesis alternativa señala que los pastos y los herbívoros coevolucionaron previamente a la expansión de los pastos C₄ (MacFadden *et al.* 1994, Alberdi y Prado 2004).

Los estudios isotópicos en caballos extintos de América del Sur indican que *Equus* (*Amerhippus*) es la forma más pastadora, variando de gramíneas C₄ a otras mixtas C₃ y C₄ (Alberdi y Prado 2004). Asimismo, MacFadden y Shockey (1997), para el caso de las muestras de Tarija en Bolivia señalan que las distintas especies de *Hippidion* presentan una dieta mixta, mientras que *Equus* (*Amerhippus*) presenta una tendencia al consumo de pastos C₄. Este estudio es complementado por MacFadden (2000) señalando dietas mixtas y otras principalmente enfocadas a plantas de tipo C₄ lo cual se explicaría por muestras que provienen de dos momentos distintos, es decir, un evento glacial que favoreció una dieta mixta y otro interglacial más cálido con un predominio de pastos. Este mismo autor, a partir de un análisis que engloba muestras de *Equus* que van desde Alaska a Buenos Aires señala valores C₄ para especímenes de Ecuador y Brasil, y dietas mixtas para el caso de Buenos Aires (MacFadden 2000, Alberdi y Prado 2004). Por su parte, estudios de Prado *et al.* (2011) y Prado y Alberdi (2017) a partir de distintas muestras de América del Sur indican que *Equus* (*Amerhippus*) tenía tres diferentes patrones de partición dietética. Los datos en *E. (A.) neogeus* de la actual Provincia de Buenos Aires apuntan a una preferencia por plantas de tipo C₃, *E. (A.) andium* de Ecuador y *E. (A.) insulatus* de Bolivia muestran una preferencia por una dieta mixta de C₃-C₄, mientras que *E. (A.) santaeelenae* del sector de La Carolina en Ecuador y de Brasil consumieron principalmente plantas de tipo C₄.

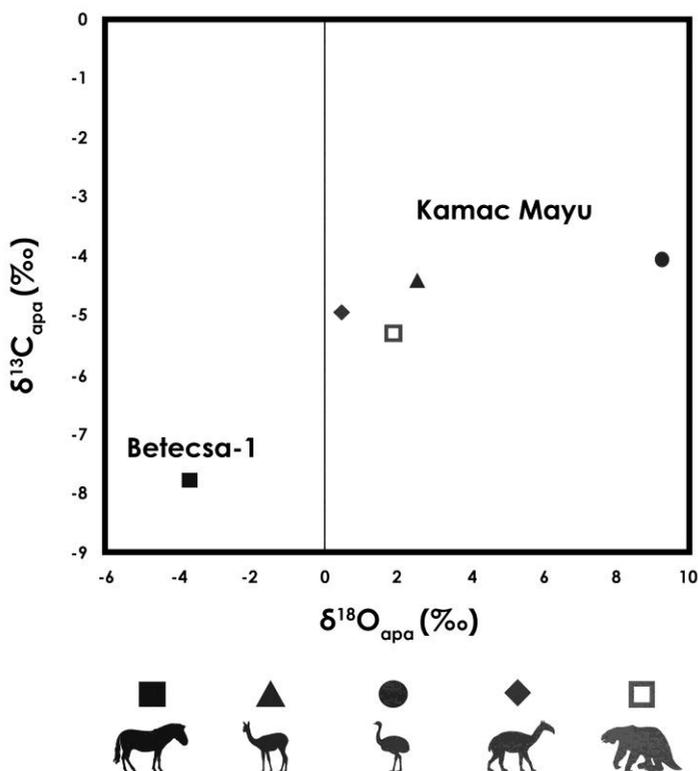
En el caso de *Hippidion*, los análisis isotópicos indican una preferencia por plantas C₃ y un consumo mixto de plantas C₃-C₄, aunque cabe destacar que gran parte de los datos provienen de zonas de gran altura y latitud (Prado *et al.* 2011, Prado y Alberdi

2017). Un aspecto importante para destacar en estos resultados señala que las especies de caballo que viven a gran altura y en latitudes bajas a medias poseen un componente C_4 en sus dietas a excepción de los especímenes que viven a 4.000 msnm que poseen una dieta C_3 exclusiva (Prado *et al.* 2011, Prado y Alberdi 2017).



Relación entre los valores de $\delta^{13}C$ de las plantas del Desierto de Atacama y la altitud del sector. Datos tomados de Ehleringer *et al.* (1998), Quade *et al.* (2007) y Díaz *et al.* (2017) (imagen superior). Relación entre los valores de $\delta^{18}O$ de las lluvias del Desierto de Atacama y la altitud del sector (imagen inferior)

Alberdi *et al.* (2007), a través del análisis de dos muestras de *Hippidion saldiasi* del sitio de Betecsa-1 obtuvo en la fracción de colágeno un valor del $\delta^{13}\text{C}$ para el caso del hueso de -15,45 y de -16,68 para el caso del diente. Estos valores, fueron interpretados como típicos de formas que se alimentan de pastos estrictamente C_3 con valores negativos explicables por la altitud a la que se encuentra la zona de Calama (2.400 msnm). Otra explicación, es que los valores tan negativos para esta latitud posiblemente se asocien al consumo de plantas acuáticas (Alberdi *et al.* 2007). Los nuevos resultados obtenidos a partir de la fracción de apatita en hueso del mismo ejemplar de *Hippidion saldiasi* de Betecsa-1 indican valores similares a los reportados por Alberdi *et al.* (2007). Como se mencionó anteriormente, si consideramos que, para el caso de la apatita, dietas basadas exclusivamente en plantas de tipo C_3 los valores rondarán los -15‰, mientras que dietas basadas exclusivamente en C_4 los valores serán cercanos a -1‰, el valor obtenido de carbono en apatita Betecsa-1 de -7,79 indicaría un consumo casi equivalente de plantas de tipo C_3 y C_4 .



Representación gráfica de los valores isotópicos de las especies registradas en los yacimientos de Kamac Mayu y Betecsa-1

El valor de oxígeno por otra parte es negativo y corresponde a -3,66. El sitio de Betecsa-1 fue datado en 21.070 ± 100 y 21.380 ± 100 años antes del presente a partir de dos muestras del mismo animal (hueso y diente respectivamente). Un valor

isotópico como el señalado apunta más bien a un evento de mayor aridez, aspecto que debe evaluarse a partir de un conjunto mayor de muestras. Cabe mencionar que el valor de $\delta^{13}\text{C}$ en la apatita del individuo de Betecsa-1 corresponde al más bajo en comparación a los datos entregados por Prado *et al.* (2011) sobre restos de *Hippidion saldiasi* de Tarija (Bolivia), Mina Aguilar, Uquía, Olivos, Paraná, Buenos Aires, Luján, Río Salado, Arroyo Tapalqué, Río Quequén (Argentina), y Última Esperanza (Chile). Los valores más próximos corresponden a los de Tarija, localidad emplazada a los 1.866 msnm, a los 22° latitud Sur y en sedimentos datados entre los 44.000 a 21.000 años antes del presente. Prado y colaboradores (2011) explican los valores de Tarija como afines a dietas mixtas de plantas C_3/C_4 . Interesante resulta, que la especie *Equus (Amerhippus) insulatus* de la misma zona y periodo, coexistiendo en simpatria con *Hippidion devillei*, presenta valores de -8,3 a -2,3 ‰ que indican diferencias con el nicho isotópico que ocupan ambas especies, con *H. devillei* consumiendo menos hierba que *E. (A) insulatus*. Sin embargo, se debe tener en cuenta tanto para Calama como Bolivia el factor altitudinal y latitudinal que intervienen en los valores isotópicos de plantas y la aridez del Desierto de Atacama.

Por su parte, los valores isotópicos de *Macrauchenia patachonica* son de -4,95 en el caso del carbono y de 0,47 para el caso del oxígeno a partir de un fragmento óseo de escápula. Escasos son los datos isotópicos para esta taxa, destacando los publicados por de Melo França *et al.* (2015) con valores de -9,5‰ a -5,7‰, que indican una dieta mixta. Por su parte MacFadden *et al.* (1994) señalan para restos de *Macrauchenia* del Plioceno de Bolivia un valor de $\delta^{13}\text{C}$ en carbonatos de -9,3 sugiriendo una dieta principalmente de plantas de ciclo C_3 . Un estudio posterior de MacFadden y Shockey (1997) a partir de muestras del Pleistoceno medio de Tarija (Bolivia) indican una dieta mixta de plantas $\text{C}_3\text{-C}_4$ y posiblemente cactáceas de ciclo CAM. Incluso MacFadden y Shockey (1997) no descartan una especialización debido a la forma y longitud del cuello de *Macrauchenia* para el consumo de cactáceas de gran altura. Por su parte, Bocherens *et al.* (2017) a partir de muestras de la Provincia de Buenos Aires reporta también resultados asociados a dietas mixtas. En el caso del valor de carbono del espécimen de Kamac Mayu, éste indica un consumo mixto de plantas $\text{C}_3\text{-C}_4$ asociada posiblemente a dietas basadas en recursos vegetales disponibles en zonas de oasis y quebradas, tales como hierbas, arbóreos, o plantas acuáticas en zonas de ríos y bordes de cuencas en general.

En cuanto a cf. *Lama gracilis*, los datos isotópicos conocidos para esta especie provienen de sitios finipleistocénicos de la Meseta Central de Santa Cruz, Argentina (Paunero *et al.* 2017), de Puerto Natales y Tierra del Fuego, Chile (Prevosti y Martín 2013), del sitio AEP-1 de Piedra Museo, Argentina (Tessone *et al.* 2016). Los valores isotópicos de cf. *Lama gracilis* del sitio de Kamac Mayu son de -4,39 en el caso del carbono y de 2,54 para el caso del oxígeno, muestra obtenida de un fragmento óseo. Si consideramos que *Lama gracilis* corresponde a una forma similar a la actual vicuña, deberíamos esperar un alto porcentaje de pastos duros en su dieta. Sin embargo, en este punto hay que considerar que las oscilaciones en la distribución de plantas

durante el Pleistoceno junto a la gradiente altitudinal son aspectos que influyen e influyeron en la distribución de vegetaciones de tipo C₃-C₄. Sobre lo mismo, Prado *et al.* (2011) señalan que el cambio vegetacional en distintas gradientes altitudinales durante el Pleistoceno es una de las varias posibilidades para explicar el componente dietético C₄ en caballos que habitan en grandes alturas. A su vez, el efecto de la reducción de pCO₂ atmosférico durante el Último Máximo Glacial trajo consigo una mayor predominancia de vegetación de ciclo C₄ (Prado *et al.* 2011), o bien, cambios en el δ¹³C de las plantas asociados a variaciones químicas de la atmósfera y no a transformaciones ambientales específicas e interpretadas a partir de cambios en los valores isotópicos (Hare *et al.* 2018). Lo mismo se aplica para el caso del oxígeno ya que la influencia de éste en las plantas fue probablemente mínima en el Pleistoceno debido a que los valores de pO₂ se mantuvieron estables

De acuerdo con estos antecedentes, el valor de la muestra de Kamac Mayu, se condice a escenarios como una movilidad de *Lama gracilis* que involucra el actual oasis de Calama y zonas más bajas a más altas, por sobre los 3.000 msnm, no restringiéndose a grandes altitudes como la actual *Vicugna vicugna*. Otra posibilidad es que las muestras de Kamac Mayu, incluyendo Rheidae, *Megatherium* y *Macrauchenia patachonica* se ajusten a un escenario ambiental asociado a una mayor predominancia de plantas C₄, aspecto complejo de evaluar dada la ausencia de fechados absolutos.

Por su parte, el Rheidae del sitio de Kamac Mayu posee valores de -4,08 en el caso del carbono y de 9,26 para el caso del oxígeno, muestra que fue tomada de un fragmento de hueso largo. Este taxa presenta el valor más elevado de oxígeno de todos los especímenes. Actualmente el suri (*Rhea pennata tarapaquensis*) habita zonas por sobre los 4.000 msnm. Este límite altitudinal no se condice con la evidencia de Calama para el Pleistoceno, mientras que el valor de oxígeno sugiere el uso combinado de hábitats de mayores alturas por parte del ratite de Kamac Mayu. El valor de carbono es relativamente similar al de cf. *Lama gracilis* y *Macrauchenia patachonica* con un valor asociado a dieta mixta. Como se describió al inicio de este capítulo, *Rhea pennata* posee una dieta conformada por pastos y arbustos e incluso insectos, además de una gran capacidad adaptativa a carencias nutricionales impuestas por el ambiente.

Por último, en el caso de *Megatherium*, los estudios isotópicos indican una variabilidad dietética con un consumo de plantas C₃ y C₄ (Neme y Gil 2008, Politis y Messineo 2008, Steele y Politis 2009, Pradeiro *et al.* 2012, Bocherens *et al.* 2017). Los resultados obtenidos por Bocherens *et al.* (2017) en restos provenientes de la Provincia de Buenos Aires indican valores de δ¹³C que caen en el mismo rango que los grandes herbívoros como *Hippidion*, *Toxodon* y *Macrauchenia*, descartando una dieta carnívora sugerida en estudios previos (Fariña 1996). Para el caso de Calama en específico, la muestra de Kamac Mayu fue obtenida en un fragmento de molariforme de un individuo que no alcanzó su total desarrollo o edad adulta. El isótopo de

carbono aportó un valor de -5,32 y un valor para el caso del oxígeno de 1,93, los cuales son relativamente similares a los de cf. *Lama gracilis* y *Macrauchenia patachonica*. Sin embargo, el valor de carbono es levemente más alto al de estas especies, representando también una dieta mixta C₃-C₄. Al carecer de esmalte, los molariformes de *Megatherium* están expuestos a una mayor contaminación con carbonatos exógenos por lo que estos resultados deben ser tomados con cautela.

Una correlación de estos resultados isotópicos debe considerar los antecedentes paleoambientales recopilados para la zona. Al respecto, Latorre *et al.* (2002), a partir del análisis de *packrat* (depósitos fósiles de fecas de roedores) en los sectores de Calama y Salar de Atacama, junto al análisis cronológico e isotópico de sus contenidos vegetales, presenta valores isotópicos con una alta variabilidad que va desde -24,0‰ a -14,4‰. El ambiente inferido a partir de esta información se describe intermitentemente seco y posiblemente frío entre los 40.000 a 22.000 con escasa variabilidad de especies vegetales al menos en las fecas de roedores analizadas. Entre los 16.200 y 10.500 años antes del presente, se observa un aumento de las lluvias de verano, una reducción de las estepas de hierbas, alta diversidad de especies y una mayor abundancia de pastos C₄, entre otras características, mientras que después de los 10.500 años se identifica una disminución en la abundancia vegetal (Latorre *et al.* 2002). Estos ciclos estacionales de mayor abundancia de plantas C₄ pueden explicar en parte los valores registrados en Kamac Mayu como en Betecsa-1 e indican escenarios vegetacionales distintos a las actuales para el caso específico de Calama.

Bibliografía

Alberdi, M.T. y J.L. Prado. 2004. *Caballos fósiles de América del Sur. Una historia de tres millones de años*. Investigaciones arqueológicas y paleontológicas del Cuaternario Pampeano (INCUAPA), Olavarría.

Alberdi, M.T., J.L. Prado, P. López, R. Labarca e I. Martínez. 2007. *Hippidion saldiasi* Roth, 1899 (Mammalia, Perissodactyla) en el Pleistoceno tardío de Calama, norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 157-171.

Ambrose, S. y L. Norr. 1993. Experimental evidence for the relationship of the carbon isotope ratios of whole diet and dietary protein to those of bone collagen and carbonate. En *Prehistoric human bone: Archaeology at the molecular level*, J. Lambert y G. Grupe (eds.), pp. 1-37. Springer-Verlag, Berlin.

Aravena, R., O. Suzuki y A. Pollastri. 1989. Coastal fog and its relation to groundwater in IV Region of northern Chile. *Chemical Geology: Isotope Geoscience Section* 79: 83-91.

Bargo, M. 2001 The ground sloth *Megatherium americanum*: skull shape, bite forces, and diet. *Acta Paleontologica Polonica, Special Issue 46*: 41-60.

Bargo, M. y S. Vizcaíno. 2008. Paleobiology of Pleistocene ground sloths (*Xenarthra*, *Tardigrada*): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana 45*: 175-196.

Bocherens, H., M. Corre, R. Bonini, P. Straccia, S. Scian, L. Soibelzon y F. Prevosti. 2017. Isotopic insight on paleodiet of extinct Pleistocene megafaunal *Xenarthras* from Argentina. *Gondwana Research 48*: 7-14.

Bowen, G. y B. Wilkinson. 2002. Spatial distribution of $\delta^{18}\text{O}$ in meteoric precipitation. *Geology 30*(4): 315-318.

Cadwallader, L., D. Beresford-Jones, O. Whaley y T. O'Connell. 2012. The signs of maize? A reconsideration of what $\delta^{13}\text{C}$ values say about paleodiet in the andean region. *Human Ecology 40*(4): 487-509.

Cajal, J. 1988. The lesser *Rhea* in the Argentine Puna Region: present situation. *Biological Conservation 45*: 81-91.

Cajal, J. 1989. Uso de hábitat por vicuñas y guanacos en la Reserva San Guillermo, Argentina. *Vida Silvestre Neotropical 2*: 21-31.

Candia, R. y A. Dalmaso. 1995. Dieta del guanaco (*Lama guanicoe*) y productividad del pastizal en la reserva La Payunia, Mendoza (Argentina). *Muldequina 4*: 5-15.

Cartajena, I. 2002. *Los conjuntos arqueofaunísticos del Arcaico Temprano en la Puna de Atacama, Norte de Chile*. Tesis Doctoral. Freie Universität Berlin, Berlín.

Cerling, T. 1984. The stable isotopic composition of modern soil carbonate and its relation to climate. *Earth and Planetary Science Letters 71*: 229-240.

Cerling, T. y J. Harris. 1999. Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia 120*(3): 347-363.

Chávez, E., I. Alfonso y A. Agüero. 2010. Contribución preliminar a la caracterización paleoecológica de megamamíferos del Pleistoceno tardío de Venezuela. Trabajo presentado en el X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología, La Plata.

Cortés, A., E. Miranda, J. Rau y J. Jiménez. 2003. Feeding habits of guanacos *Lama guanicoe* in the high Andes of north-central Chile. *Acta Theriologica 48* (2): 229-237.

Czerwonogora, A., S. de Esteban-Trivigno y R. Fariña. 2003. Hábitos alimenticios de ungulados pleistocenos sudamericanos: un enfoque ecomorfológico. *Ameghiniana* (Suplemento) 40: 83.

Dawson, T., S. Mambelli, A. Plamboeck, P. Templer y K. Tu. 2002. Stable isotopes in plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 507-559.

De Melo França, L. de Azevedo, M. Trindade, A. Bocchiglieri, L. dos Santos Ávila, R. Pereira y J. Lopesda. 2015. Review of feeding ecology data of Late Pleistocene mammalian herbivores from South America and discussions on niche differentiation. *Earth-Science Reviews* 140: 158-165.

Díaz, F., M. Frugone, R. Gutiérrez y C. Latorre. 2016. Nitrogen cycling in an extreme hyperarid environment inferred from $\delta^{15}\text{N}$ analyses of plants, soils and herbivore diet. *Scientific Reports* 6(22226): 1-14.

Dupras, T. y H. Schwarcz. 2001. Stranger in a strange land: stable isotope evidence for human migration in the Dakhleh Oasis, Egypt. *Journal of Archaeological Science* 28: 1199-1208.

Echaccaya, M., C. Arana y L. Salinas. 2017. Dieta del Suri, *Rhea pennata* (Orbigny, 1834) (Aves: Rheidae), en ecosistemas altoandinos de Moquegua, Perú. *Revista Peruana de Biología* 24(2): 139-144.

Ehleringer, J., P. Rundel, B. Palma y H. Mooney. 1998. Carbon isotope ratios of Atacama Desert plants reflect hyperaridity of region in northern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 79-86.

Fariña, R. 1996. Trophic relationships among Lujanian mammals. *Evolutionary Theory* 11: 125-134.

Forasiepi, A., R. MacPhee, S. Hernández del Pino, G. Schmidt, E. Amson y C. Grohé. 2016. Exceptional skull of *Huayqueriana* (Mammalia, Litopterna, Macraucheniiidae) from the Late Miocene of Argentina: anatomy, systematics, and paleobiological implications. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 404: 1-76.

Fox D. y P. Koch. 2004. Carbon and oxygen isotopic variability in Neogene paleosol carbonates: constraints on the evolution of C_4 grasslands. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207 305-329.

Friedli, H., H. Lotscher, H. Oeschger, U. Siegenin thaler y B. Stauffer. 1986. Ice core record of the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio of atmospheric CO_2 in the past two centuries. *Nature* 324: 237-238.

Goepfert, N., E. Dufour, B. Gutiérrez y C. Chauchat. 2013. Origen geográfico de camélidos en el Periodo Mochica (100-800 AD) y análisis isotópico secuencial del esmalte dentario: enfoque metodológico y aportes preliminares. *Bulletin de l'Institut Français D'Études Andines* 42(1): 25-48.

Hare, V., E. Loftus, A. Jeffrey y C. Bronk-Ramsey. 2018. Atmospheric CO₂ effect on stable carbon isotope composition of terrestrial fossil archives. *Nature Communications* 9: 252; DOI 10.1038/s41467-017-02691-x.

Knudson, K. 2009. Oxygen isotope analysis in a land of environmental extremes: the complexities of isotopic work in the Andes. *International Journal of Osteoarchaeology* 19: 171-191.

Latorre, C., J. Betancourt, K. Rylander y J. Quade. 2002. Vegetation invasions into absolute desert: a 45 k.y. rodent midden record from the Calama-Salar de Atacama basins, northern Chile (lat. 22-24°S). *Geological Society of America Bulletin* 114(2): 349-366.

López, P., I. Cartajena y L. Núñez. 2013. Primeras aproximaciones al estudio de isótopos estables en camélidos del Formativo Temprano de la puna de Atacama (ca. 3.100-2.400 a.p.) de Quebrada Tulán (II Región-Chile). *Chungara* 45(2): 237-247.

López, P., I. Cartajena, R. Loyola, L. Núñez y C. Carrasco. 2017. Use of hunting and livestock space inferred by stable isotopes analyses on camelids during the early Formative (Tilocalar Phase) in Tulan Transect (Puna de Atacama, Chile). *International Journal of Osteoarchaeology* 27(6): 1059-1069.

López, P., I. Cartajena, D. Carabias, F. Prevosti, A. Maldonado y V. Flores-Aqueveque. 2018. Reconstructing drowned terrestrial landscapes. Paleoeology of a late Pleistocene extinct faunal assemblage: Site GNL Quintero 1 (GNLQ1) (33° S, Central Chile). *Quaternary International* 463, Part A: 153-160.

Luz, B., Y. Kolodny y M. Horowitz. 1984. Fractionation of oxygen isotopes between mammalian bone-phosphate and environmental drinking water. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48: 1689-1693.

MacFadden, B. 2000. Middle Pleistocene climate change recorded in fossil mammal teeth from Tarija Bolivia, and upper limit of the Ensenadan Land-Mammal age. *Quaternary Research* 54: 121-131.

MacFadden, B. y B. Shockey. 1997. Ancient feeding ecology and niche differentiation of Pleistocene mammalian herbivores from Tarija, Bolivia: morphological and isotopic evidence. *Paleobiology* 23(1): 77-100.

MacFadden, B., Y. Wang, T. Cerling y F. Anaya. 1994. South American fossil mammals and carbon isotopes: a 25 million year sequence from the Bolivian Andes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 107(3-4): 257-268.

Marino, B. y M. McElroy. 1991. Glacial-to-interglacial variations in the carbon isotopic composition of atmospheric CO₂. *Nature* 349: 127-131.

Neme, G. y A. Gil. 2008. Biogeografía humana en los Andes Meridionales: tendencias arqueológicas en el sur de Mendoza. *Chungara* 40: 5-18.

O'Leary, M. 1981. Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry* 20: 553-567.

Paoletti, G. y S. Puig. 2007. Diet of the lesser Rhea (*Pterocnemia pennata*) and availability of food in the Andean Precordillera (Mendoza, Argentina). *Emu* 107(1): 52-58.

Paunero, R., C. Valida, D. Rindel y A. Tessone. 2017. La fauna pleistocénica: evidencias zooarqueológicas en la Meseta Central de Santa Cruz, los sitios de La María. *Magallania* 45(2): 181-198.

Politis, G. y P. Messineo. 2008. The Campo Laborde site: new evidence for the Holocene survival of Pleistocene megafauna in the Argentine Pampas. *Quaternary International* 191: 98-114.

Pradeiro, A., A. Gil y A. Forasiepi. 2012. El registro de *Megatherium* (Xenarthra, Tardigrada) en Mendoza (Argentina): aspectos taxonómicos, cronológicos y paleocológicos. *Mastozoología Neotropical* 19(2): 279-291.

Prado, J.L., B. Sánchez y M.T. Alberdi. 2011. Ancient feeding ecology inferred from stable isotopic evidence from fossil horses in South America over the past 3 Ma. *BMC Ecology* 11: 1-15.

Prado, J.L. y M.T. Alberdi. 2017. Ancient feeding ecology and niche differentiation of Pleistocene Horses. En *Fossil horses of South America. Phylogeny, systematics and ecology*, J.L. Prado y M.T. Alberdi (eds.), pp. 101-150. The Latin American Studies Book Series, Springer, Cham.

Prevosti, F. y F. Martin. 2013. Paleoeecology of the mammalian predator guild of Southern Patagonia during the latest Pleistocene: ecomorphology, stable isotopes, and taphonomy. *Quaternary International* 305: 74-84.

Puig, S., M. Cona, F. Videla y E. Méndez. 2013. Diet selection by the lesser Rhea (*Rhea pennata pennata*) in Payunia, Northern Patagonia (Mendoza, Argentina). *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias UNCuyo* 45(1): 211-224.

Quade J., T. Cerling y J. Bowman. 1989. Systematic variation in the carbon and oxygen isotopic composition of Holocene soil carbonate along elevation transects in the southern Great Basin, USA. *Geological Society of America Bulletin* 101: 464-475.

Quade, J., J.A. Rech, C. Latorre, J.L. Betancourt, E. Gleeson y M. Kalin. 2007. Soils at the hyperarid margin: the isotopic composition of soil carbonate from the Atacama Desert, northern Chile. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 71: 3772-3795.

Souza Lobo, L., G. Lessa, C. Cartelle y P. Romano. 2017. Dental eruption sequence and Hypsodonty Index of a Pleistocene macraucheniid from the Brazilian Intertropical Region. *Journal of Paleontology* 91(5): 1083-1090.

Sponheimer, M. y J. Lee-Thorp. 1999. Oxygen isotopes in enamel carbonate and their ecological significance. *Journal of Archaeological Science* 26: 723-728.

Steele, J. y G. Politis. 2009. AMS ^{14}C dating of early human occupations of Southern South America. *Journal of Archaeological Science* 36: 419-429.

Tessone, A., L. Miotti, L. Marchionni, D. Hermo y B. Mosquera. 2016. Variabilidad $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de la fauna de la transición Pleistoceno/Holoceno en Patagonia austral. Implicancias para el poblamiento humano. Trabajo presentado en el *III Encuentro Latinoamericano de Zooarqueología*, Aracaju.

Tieszen, L. 1991. Natural variations in the carbon isotopes of plants: implications for archaeology, ecology and paleoecology. *Journal of Archaeological Science* 18: 227-248.

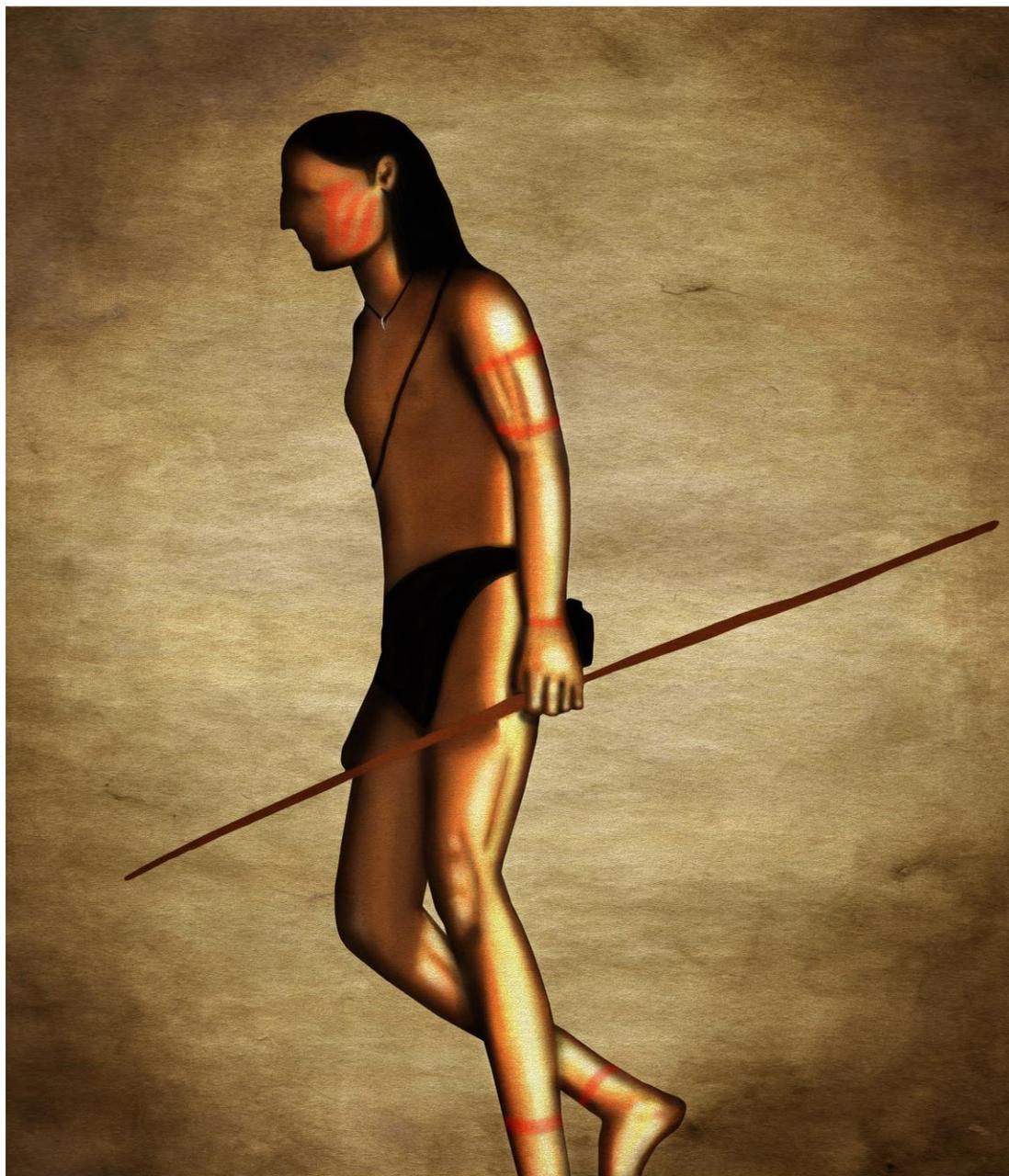
Tieszen, L. 1994. Stable isotopes on the plains: vegetation analyses and diet determinations. En *Skeletal biology in the Great Plains: a multidisciplinary view*, D. Owsley y R. Jantz (eds.), pp. 261-282. Smithsonian Institution Press, Washington DC.

Turner, T., M. Collyer y T. Krabbenhoff. 2010. A general hypothesis-testing framework for stable isotope ratios in ecological studies. *Ecology* 91: 2227-2233.

Varela, L. y R. Fariña. 2015. Masseter moment arm as a dietary proxy in herbivorous ungulates. *Journal of Zoology*: DOI 10.1111/jzo.12246.

Yakir, D. 2011. The paper trail of the ^{13}C of atmospheric CO_2 since the industrial revolution period. *Environmental Research Letters* 6: 034007.

CAPÍTULO XIII



EL POBLAMIENTO HUMANO DEL DESIERTO DE ATACAMA CENTRO-SUR (21-25°S) DURANTE EL PLEISTOCENO TARDÍO E INICIOS DEL HOLOCENO

Rodrigo Loyola Muñoz

Introducción

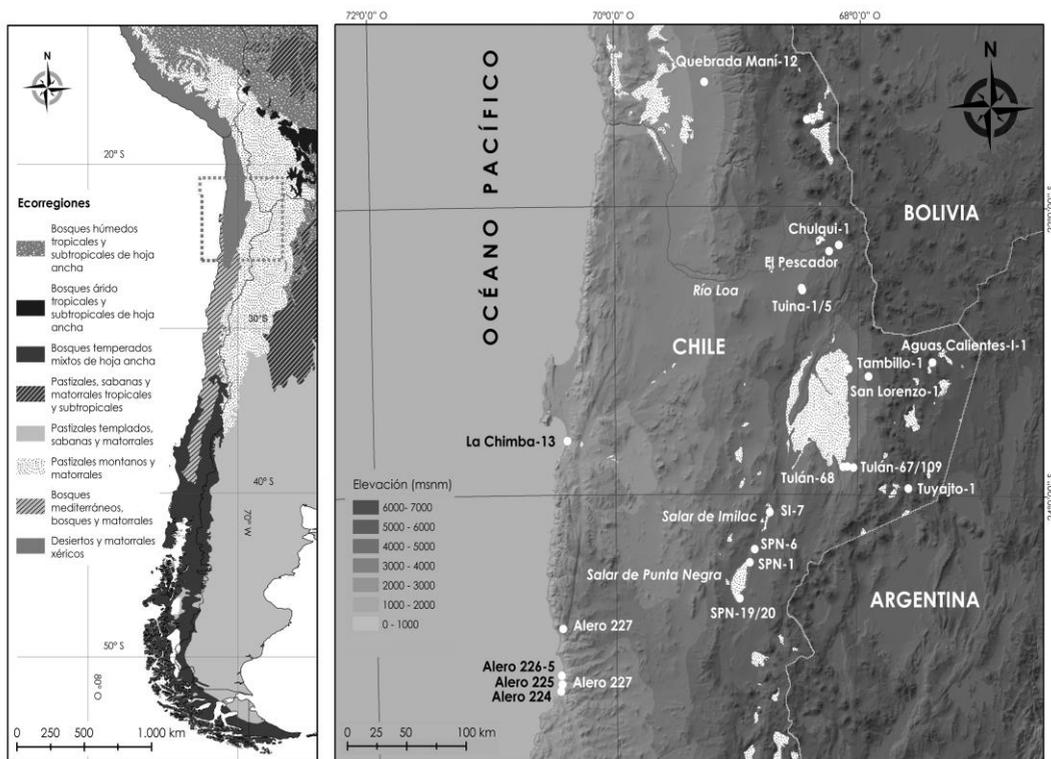
El poblamiento humano del Norte Árido es probablemente uno de los procesos culturales menos conocidos de la Prehistoria regional. Sin embargo, en los últimos veinte años se han producido importantes avances, que arrojan luces sobre quiénes fueron los primeros pobladores del Atacama y cómo lograron colonizar uno de los ambientes más extremos del planeta. Esto no es solamente el resultado del incremento de las investigaciones arqueológicas, o la identificación de yacimientos inéditos, sino también, consecuencia directa de la aplicación de nuevas perspectivas teóricas y metodológicas, que han logrado ampliar exponencialmente el conocimiento de este periodo de la Prehistoria temprana.

Desde finales de los años 90', la implementación de enfoques derivados de la arqueología ambiental en el marco de proyectos interdisciplinarios de colaboración científica, lograron establecer un vínculo entre las fluctuaciones climáticas de la transición Pleistoceno-Holoceno y las primeras ocupaciones humanas, hace algo más de 10.500 años antes del presente⁴. Es así, que actualmente sabemos que durante este periodo de mayor humedad -que se extenderá hasta los 8.000 años antes del presente- existieron ambientes productivos con una gran diversidad de recursos bióticos que constituyeron hábitats excepcionales para su subsistencia. En lo que se conoce como Atacama Centro-Sur (21-27°S), cerca de 24 contextos arqueológicos y aproximadamente 70 fechados radiocarbónicos, dan cuenta de un complejo proceso de poblamiento que culminó con la colonización de prácticamente todos los ambientes disponibles; desde las planicies litorales, la Cordillera de la Costa, la árida Depresión Intermedia y las tierras altas de los Andes, a más de 4.000 msnm.

Aunque algunas viejas preguntas comienzan a ser contestadas, otras se mantienen inconclusas. Es poco lo que conocemos, por ejemplo, acerca de la organización social de estas poblaciones. Aspectos tales como la demografía, estructura de los lazos sociales, relaciones de parentesco, división del trabajo, territorialidad o redes

⁴Las fechas se presentan en años radiocarbónicos (C¹⁴) no calibrados antes del presente (AP).

de interacción, que habían sido protagonistas de las discusiones y artículos científicos hasta principios de los años 80', hoy parecen abandonados. Sin embargo, el vuelco que han experimentado los estudios del poblamiento de América del Sur, desde una preocupación inicial por la cronología y las rutas de acceso, a otra centrada en los modos de vida y los procesos de colonización, hace más imperativo que nunca retomar estas viejas cuestiones.



Ecorregiones del cono sur (Tomado y modificado de Olson y Dinerstein 2002) y contextos arqueológicos mencionados en el texto

Con estas y otras inquietudes, es que, en el siguiente capítulo, se intenta ofrecer una mirada general sobre el estado actual de las investigaciones del poblamiento del Atacama Centro-Sur hacia fines del Pleistoceno e inicios del Holoceno. A partir de la evidencia disponible para esta área, nos centraremos en seis temas principales: (1) conservación y ambientes tafonómicos, (2) condiciones climáticas y ambientales de la transición Pleistoceno-Holoceno, (3) cronología y antigüedad de las ocupaciones humanas, (4) modelos y escalas de poblamiento, y (5) modos de vida: las sociedades costeras Huentelauquén y los cazadores-recolectores Tuina. Finalmente, (6) se discuten aspectos relativos a la organización social de los -hasta ahora- primeros cazadores, recolectores y pescadores de esta parte del desierto.

Conservación y tafonomía

Aquí como en muchos otros lugares de América del Sur, los vestigios de los primeros habitantes son siempre escasos. Su visibilidad puede verse limitada por diversos factores (Sandweiss 2015) y las asociaciones contextuales a veces resultan problemáticas (Borrero 2016). En ocasiones, se reducen a unas pocas piezas líticas, óseas y malacológicas que han logrado preservarse en este ambiente extremo. Es que el Desierto de Atacama a lo largo de su evolución geomorfológica ha sufrido importantes transformaciones, que de alguna manera afectan su conservación. Por ejemplo, se ha hipotetizado que la escasez de ocupaciones humanas tempranas en la costa podría deberse al ascenso de los niveles eustáticos (Richardson 1978, Fairbanks 1989, Llagostera *et al.* 1999), hace aproximadamente 5.000-6.000 años antes del presente. Algo similar se ha planteado en la alta Puna (sobre los 3.800 msnm), donde las fluctuaciones en los niveles lacustres durante la transición Pleistoceno-Holoceno, pudo haber sepultado contextos arqueológicos emplazados en los márgenes de antiguos paleolagos que se encontraban en proceso de expansión (Núñez y Grosjean 1994, Núñez *et al.* 2002).

La mayor parte de las evidencias con las que se cuenta actualmente se han preservado gracias a los ambientes depositacionales excepcionales en los que fueron descartadas. Es el caso, de las ocupaciones en aleros y cuevas, como el sitio clásico Tuina-5 en la Puna de Atacama (Núñez *et al.* 2005, Santoro *et al.* 2015), y varios otros en la localidad de Paposo-Taltal (Castelleti 2007, Castelleti *et al.* 2010, Salazar *et al.* 2013a, 2015, 2017). También están aquellos de factura antrópica, como ocurre de las estructuras de Tambillo-1 (Núñez 1992), o la mina San Ramón-15 en la costa de Taltal (Salazar *et al.* 2011). Sin embargo, estos contextos tampoco están exentos de problemas. Las cuevas comúnmente son limpiadas o incluso excavadas por sus ocupantes, alterando la distribución horizontal y vertical del registro (Dillehay 2008), o bien, pueden ser reocupadas por carnívoros y otros animales, que introducen importantes perturbaciones (Borrero *et al.* 1997). Sitios que se presumían tempranos, como ocurrió con la cueva Tojo-Tojone en Atacama Norte (Dauelsberg 1983), han sido reevaluados debido a las incongruencias depositacionales y nuevos fechados radiocarbónicos (Osorio *et al.* 2011, Osorio 2013). Más evidente es en el caso de los sitios de extracción de recursos minerales, debido a la recurrencia de actividades de *quarrying* (cantera) que ahí se desarrollan (Bloxam 2011).

Además, este tipo de asentamientos nos entregan una imagen parcial y fragmentada de las conductas humanas en el espacio. La mayor parte de las actividades cotidianas se desarrollaron al aire libre, ahí donde los procesos de depositación y los ambientes tafonómicos son sumamente dinámicos. Un buen ejemplo de esto es el sitio la Chimba-13 (Llagostera 1979, Llagostera *et al.* 1999), emplazado en un complejo de dunas litorales de depositación eólica a 4 km de la costa de la ciudad de Antofagasta (Llagostera *et al.* 1999, 2000). Los restos óseos recuperados durante las excavaciones presentan pulimento, fosilización,

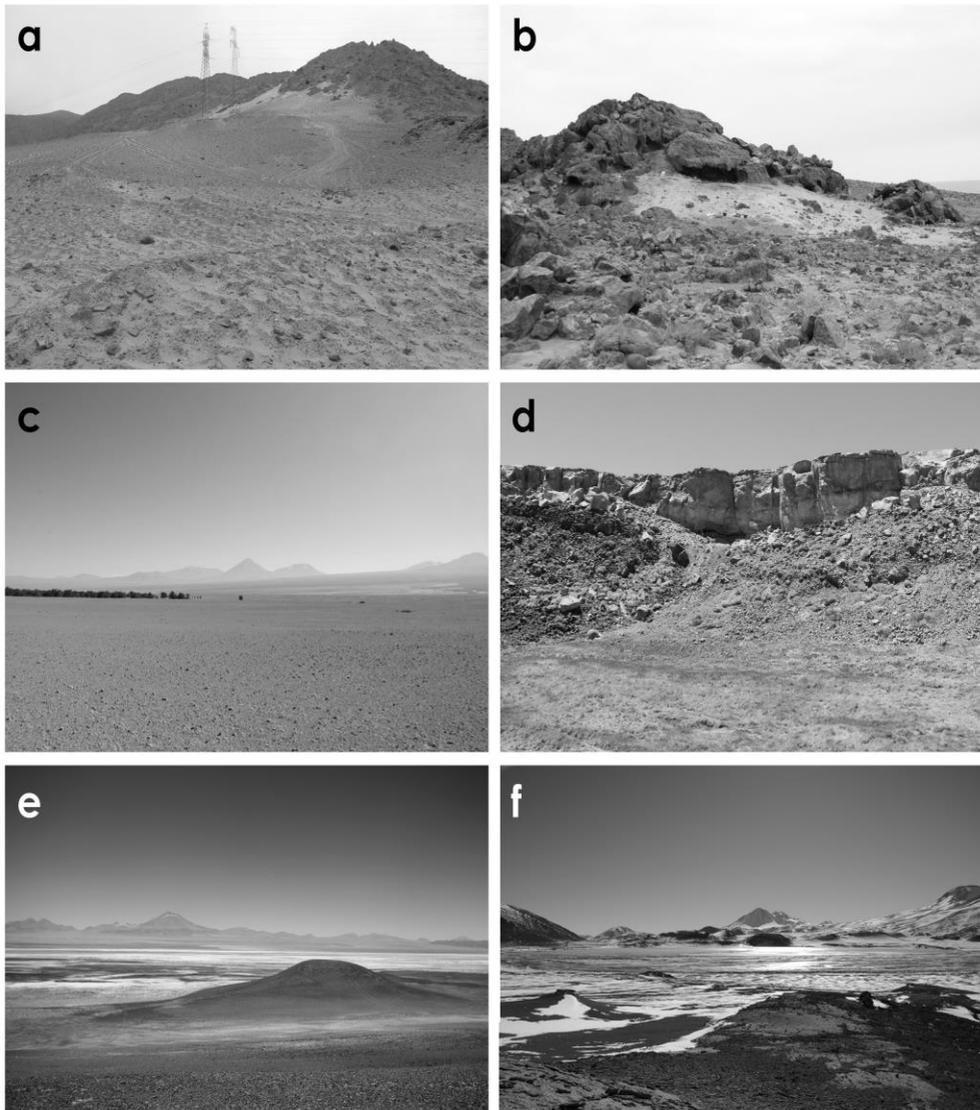
meteorización (además de la acción de raíces), debido a su exposición en superficie (Becker 1998 Ms). A lo largo de su evolución geomorfológica, las formaciones dunarias sufren procesos sucesivos de deflación (Dincauze 2000, Rick 2002), debido a la acción del viento, que puede resultar en alteraciones severas de los restos arqueológicos (Lyman 1994). Así también, estos procesos pueden contribuir a un déficit de la sección fina de los conjuntos arqueológicos, consecuencia de la voladura de micro-artefactos e inducir una sobre representación de los más pesados y de mayor volumen (Borrazzo 2006). Esto es especialmente cierto el caso de los restos vegetales como el polen, los cuales se degradan más rápidamente en ambientes desprotegidos (Smith *et al.* 2005).

El viento es sin duda uno de los principales agentes tafonómicos no solo en ambientes costeros, sino también áridos/semiáridos (Schiffer 1987). Así se ha constatado en los contextos arqueológicos semi-superficiales de la pampa (Latorre *et al.* 2013, Ugalde 2015), las cuencas de salares precordilleranos (Grosjean *et al.* 2005, Ugalde *et al.* 2012, Cartajena *et al.* 2014, Sierralta 2015, Kelly 2015, Loyola *et al.* 2017a, 2017b) y las cuencas lacustres de la alta Puna (Núñez y Grosjean 1994, Núñez *et al.* 2002). En estos lugares, la sedimentación es escasa, generando depósitos de bajo potencial estratigráfico.

En el sitio Quebrada Maní-12, un campamento emplazado sobre el remanente erosivo de una terraza del Mioceno en plena Pampa del Tamarugal (Santoro *et al.* 2011a, Latorre *et al.* 2013), se han recuperado vestigios arqueológicos en un depósito de aproximadamente 20-30 cm de profundidad. Como han señalado los autores, la ocupación humana inicial disturbó el horizonte de *chusca* promoviendo la deflación y la formación de una depresión que luego fue rellenada por arenas eólicas. Efectivamente, los estudios realizados por Ugalde *et al.* (2015) han demostrado que a diferencia de áreas más protegidas como las quebradas, la erosión eólica es mayor en ambientes de interfluvio, donde se encuentran expuestos a las condiciones subaéreas, y que pueden llegar incluso a modificar drásticamente la microtopografía de artefactos líticos.

Lejos de lo que se pueda pensar para un ambiente como este, la humedad también juega un papel relevante. La exposición controlada a suelos y atmósferas más húmedas puede llevar a la formación de pátinas causadas por la alteración química y mineralógica de los artefactos, ya sea se encuentren sepultados o en superficie (Borrazzo 2006, Ugalde 2009, Ugalde *et al.* 2015), o bien estimular el desarrollo de procesos de selección vertical. En los salares de Imilac y Punta Negra, se han registrado dispersiones líticas semi-superficiales (Cartajena *et al.* 2014) en terrazas y playas freáticas, cuyos depósitos estratigráficos no superan los 40-50 cm de profundidad. Estas evidencias están contenidas en sedimentos aluviales-eólicos y, en algunos casos, intercalados por estratos salinos y diatomitas como fue consignado en el sitio SPN-1, que acusan eventos de expansión/contracción de los paleohumedales durante los periodos de mayor/menor humedad (Grosjean *et al.* 2005). Estos eventos

parecen haber incentivado procesos de selección diferencial que distribuyeron las partículas artefactuales en el eje vertical en función del peso, forma y tamaño (Loyola *et al.* 2017a). Además, gran parte de los conjuntos líticos recuperados en superficie indican erosión eólica intensa (Sierralta 2015), y signos de pisoteo o *trampling*, el cual provocó la migración, la fragmentación y micro-astillamiento de los artefactos (Loyola *et al.* 2017a).



Ambientes depositacionales: (a) dunas eólicas litorales (La Chimba), (b) aleros y cuevas de la planicie litoral (Taltal), (c) oasis de borde de salar (Oasis de Tambillo), (d) aleros y cuevas de quebradas intermedias (Quebrada Tulán), (e) playas freáticas en bordes de humedal (Punta Negra), (f) cuencas lacustres del altiplano (Aguas Calientes). Fotografías tomadas por Wilfredo Faúndez, Benjamín Ballester y Rodrigo Lorca

Climas y escenarios ambientales de la transición Pleistoceno-Holoceno

A lo largo de la historia de la investigación, la relación ser humano y medioambiente ha jugado un rol clave en el estudio de las primeras ocupaciones del Desierto de Atacama (Núñez *et al.* 2015). En la Puna, la zonificación en pisos ecológicos de los recursos en función de la gradiente de los Andes (Aldunate *et al.* 1981, Villagrán 1981), ha servido como base para los modelos de movilidad vertical y complementariedad económica (Santoro y Núñez 1987, Núñez y Santoro 1989, 1990). En la costa en cambio, se ha defendido la productividad y estabilidad de los ecosistemas marinos del Pacífico, que habrían funcionado como un corredor para la dispersión de grupos humanos a través del desierto (Llagostera *et al.* 1999, 2000, Salazar *et al.* 2017).

Las diversas investigaciones realizadas los últimos veinte años, coinciden en que posterior al *Ultimo Máximo Glaciar (UMG)*, es decir, aproximadamente entre los 14.000-8.000 años antes del presente, ocurrió un evento de cambio climático conocido como *CAPE (Central Andean Pluvial Event)* (Betancourt *et al.* 2000, Latorre *et al.* 2002, Garreaud *et al.* 2003, Placzek *et al.* 2006, 2009, Quade *et al.* 2008), que desencadenó un incremento sostenido de los regímenes de lluvia en los Andes Centrales y la vertiente occidental Andina (Placzek *et al.* 2009). Dos fases han sido propuestas para este evento, separadas por un intervalo árido (Quade *et al.* 2008, Placzek *et al.* 2009). La primera (CAPE I) se desarrolló entre los 14.500-12.300 años antes del presente y la segunda (CAPE II) entre los 12.000-8.800 años antes del presente (Sáez *et al.* 2016). Esta última fase, se desarrolló con mayor intensidad y de manera más prolongada en los Andes Centro-Sur, afectando elevaciones sobre los 2.000 msnm, donde las precipitaciones superaron de dos a tres veces el promedio anual actual del orden de los 30-50 mm (Kull y Grosjean 1998, Latorre *et al.* 2002, Maldonado *et al.* 2005).

Una de las evidencias más contundentes, podría encontrarse en las cuencas de la alta Puna (>3.800 msnm). Ahí, los análisis geoquímicos, mineralógicos, sedimentarios y polen realizados en Laguna Miscanti y Laguna Lejía, señalaron un drástico incremento de los niveles lacustres, resultado del aumento de las precipitaciones y las menores tasas de evaporación durante la transición Pleistoceno-Holoceno (Messerli *et al.* 1993, Grosjean 1994, Grosjean y Núñez 1994, Núñez y Grosjean 1994, Grosjean *et al.* 1995, Valero-Garcés *et al.* 1996, Geyh *et al.* 1999, Moreno *et al.* 2008). Estos registros, coinciden parcialmente con los del lago Titicaca (Argollo y Mourguiart, 2000, Baker *et al.* 2001), Chungará (Moreno *et al.* 2007, Sáez *et al.* 2007, Bao *et al.* 2015), Poopo, Coipasa y Uyuni (Placzek *et al.* 2006) de los Andes Centrales, que dan forma a la fase Tauca (15.000-12.200 años antes del presente) y Coipasa (11.200-8.900 años antes del presente) (Sylvestre *et al.* 1999, Placzek *et al.* 2006).

Sin embargo, las discrepancias cronológicas han llevado a plantear que las transgresiones lacustres de los Andes Centrales y Centro-Sur, estuvieron moduladas

por diferentes sistemas climáticos de precipitación (Quade *et al.* 2008). Por un lado, la modalidad climática norte (relacionada al Fenómeno del Niño o ENSO) afectó con mayor intensidad el área norte y noroeste de los Andes Centrales, en cotas sobre los 3.000 msnm, siendo responsable de la primera fase del CAPE. En cambio, la modalidad climática sureste, alimentada por masas húmedas provenientes de las tierras bajas del Chaco, tuvo un mayor impacto sobre la vertiente occidental de la Cordillera de los Andes centro-sur, durante la segunda fase del CAPE (Quade *et al.* 2008). En este contexto, los lagos de la alta Puna de Atacama Centro-Sur ubicados entre los 21° a 24° S, alcanzaron sus niveles más altos alrededor de los 10.800 y 9.200 años antes del presente, sobrepasando casi seis veces su tamaño actual (Geyh *et al.* 1999, Grosjean *et al.* 2001, Placzek *et al.* 2009). Al aumentar la recarga hídrica en los Andes, los niveles de agua subterránea del piso de prepuna (3.000-3.200 msnm) ascendieron hasta 70 metros originando manantiales y vertientes, tanto en quebradas como fondos de cuencas. En base a análisis de capas orgánicas (Grosjean *et al.* 2005, Quade *et al.* 2008) y carbonatos (Sáez *et al.* 2016) realizados en depósitos de descarga subterránea, actualmente sabemos que en sus márgenes se formaron humedales y vegas con una importante diversidad de especies vegetales, que dan forma a la mayor parte de los actuales salares de la precordillera (Rech *et al.* 2002, 2003).

Otra fuente de información paleoambiental que se ha vuelto sumamente relevante, corresponde al análisis de macro-restos vegetales contenidos en *packrats* (acumulaciones de heces, restos vegetales, insectos y huesos en madrigueras de roedores, que fueron sellados por una matriz de orina cristalizada). Los resultados obtenidos indican que en los paleohumedales y vegas formados durante el CAPE, se concentró una gran abundancia y diversidad de plantas vasculares, tanto por el descenso de especies provenientes de la alta Puna como de otras que actualmente se distribuyen más al norte (Betancourt *et al.* 2000, Latorre *et al.* 2002, 2003, 2005, 2006, Maldonado *et al.* 2005). Incluso en lugares donde predomina en la actualidad la ecorregión del Desierto, como ocurre en los bordes del Salar de Atacama (2.000 msnm), durante este periodo proliferaron oasis con lagunas someras y vegas salinas. En las vegas de Tambillo, se han recuperado restos de gastrópodos en depósitos de turba a más de 1 km de la línea de playa actual (Núñez *et al.* 2005). Efectivamente, varios eventos de mayor humedad en una secuencia de larga data en el Salar de Atacama han sido constatados a través de análisis de estructuras sedimentarias, texturas petrográficas, y sedimentos siliciclásticos de núcleos salinos, que indican la formación de lagos y humedales (Bobst *et al.* 2001, Lowenstein *et al.* 2003). Aunque aparentemente las precipitaciones se limitaron a elevaciones sobre los 2.000 msnm, algunos cursos de aguas superficiales pudieron alcanzar la Depresión Intermedia. Al menos esto es lo que ocurrió en la Pampa del Tamarugal (1.000 msnm), debido al aumento de las precipitaciones en la Sierra Moreno. De acuerdo con el análisis de restos orgánicos (madera fósil, raíces y hojarascas) realizados en terrazas fluviales fósiles (Nester *et al.* 2007, Gayó *et al.* 2012), no sólo durante la transición Pleistoceno-Holoceno, sino que en varios momentos de la historia paleoclimática local existieron

condiciones más húmedas que fomentaron el desarrollo de ambientes riparianos y humedales. Ahí, proliferaron especies como *Escallonia angustifolia*, *Schinus molle*, *Prosopis* y *Distichlis spicata*, entre otras.

En el caso de la costa Pacífico, también se han registrado fluctuaciones climáticas importantes (Rodbell *et al.* 1999, Kim *et al.* 2002, Moy *et al.* 2002, Vargas *et al.* 2006, Ortlieb *et al.* 2011). Precisamente, en el área de Atacama, análisis de edades de ^{10}Be a partir de *piel* de clastos de cuarzo expuestos en la Península de Mejillones indicaron la existencia de condiciones húmedas hasta los 14.000 años antes del presente (Cortés *et al.* 2012) mientras que entre los 10.280 y 5.453 años antes del presente se habría desarrollado un período prolongado de sequía, conjuntamente a un descenso de la temperatura (de hasta 4° C) de la superficie marina (SST) y la predominancia de vientos intensos del suroeste, como ha sido propuesto a partir de análisis de isótopos ($\delta^{18}\text{O}$) en conchas (Ortlieb *et al.* 2011) y registros cronoestratigráficos de abanicos fluviales (Vargas *et al.* 2006).

Estudios hidroquímicos e isotópicos (^{18}O y ^2H), parecen confirmar esta idea, defendiendo un origen más reciente para la formación de los manantiales modernos de la costa de Atacama (Herrera y Custodio 2014). En efecto, estos estarían relacionados al emplazamiento de corrientes marinas cálidas (ENSO) recién a partir de los 5.000 a 3.000 años antes del presente. Sin embargo, la evidencia de la Mina Minchilla, ha servido para plantear, aunque hipotéticamente, una mayor recarga de acuíferos como resultado de una extensión del alcance de los sistemas hídricos de los Andes durante la transición Pleistoceno-Holoceno. Bajo este argumento, la ausencia de la precordillera a la altura de Calama, habría permitido la recarga superficial de aguas hasta el valle Central y en la forma de humedad atmosférica hacia la Cordillera de la Costa (Herrera *et al.* 2018). Nuevos estudios isotópicos en conchas fósiles y modernas, realizadas en la localidad de Taltal-Paposo (Flores MS en Salazar 2017), si bien proporcionan resultados similares, sugieren además un vínculo entre las bajas temperaturas de la superficie marina y la mayor surgencia con una alta productividad de los ecosistemas litorales, lo cual pudo incentivar la formación de humedales y vegetación de lomas (Salazar *et al.* 2017).

En cualquier caso y pese a que el Desierto de Atacama es uno de los más antiguos y extremos del planeta (Hartley *et al.* 2005), durante la transición Pleistoceno-Holoceno existieron microambientes productivos que, si bien fueron acotados espacialmente, ofrecieron una importante diversidad de recursos vegetales, faunísticos, hídricos y minerales. Aunque dispersos y fragmentados en el espacio, estos lugares constituyeron hábitats excepcionales para la vida humana. Estuvieron interconectados por rutas naturales y distancias relativamente cortas, formando así una red de recursos en *parche* a través del desierto, que permitió el intercambio de especies vegetales y animales, entre la costa, la Depresión Intermedia y las tierras altas. Esto, hasta el establecimiento de las condiciones áridas del Holoceno Medio,

que van a tener un impacto dramático sobre estos frágiles ecosistemas, especialmente en Atacama Centro-Sur (Grosjean *et al.* 2001, Sáez *et al.* 2016).

Cronología y antigüedad del poblamiento del Norte Grande

A comienzos de la historia de la investigación arqueológica en el Norte Grande, cuando aún no existían las técnicas de datación absoluta, algunos investigadores, discutieron la existencia de un periodo Paleolítico Americano en Taltal y posteriormente en San Pedro de Atacama, basados en la similitud de algunas evidencias líticas con las de la prehistoria europea (Uhle 1916, Latcham 1915, Capdeville 1921, 1928, Le Paige 1958, 1960). Aunque han surgido reivindicaciones recientes, basadas en tipologías líticas presentes en conjuntos superficiales, con las del periodo *Achelense* (Paleolítico inferior) (Barón 2016, 2017), éstas carecen de todo respaldo científico. Actualmente, son cerca de 45 sitios arqueológicos y más de 144 fechas radiocarbónicas, las que posicionan las primeras ocupaciones del Norte Grande entre los 11.000 a 8.000 años antes del presente. Ahora bien, es necesario tener en cuenta que la cronología del poblamiento de América del Sur es aún objeto de un intenso debate, que está lejos de resolverse (Dillehay 2000, 2008, Salemme y Miotti 2003, Boëda *et al.* 2013, Dillehay *et al.* 2015, Borrero *et al.* 2016, Todd *et al.* 2017).

Por el momento y en base a las evidencias disponibles, la dispersión humana inicial al Desierto de Atacama podría inscribirse en una segunda oleada migratoria que se dispersó por la mayor parte de los ecosistemas habitables del continente, durante la transición Pleistoceno-Holoceno, de manera coincidente con el establecimiento de condiciones más húmedas y cálidas (Dillehay 1999, 2008, Rothhammer y Dillehay 2009). Sin embargo, los fechados no siempre están exentos de problemas. En varios sitios del interior se han obtenido fechas muy antiguas por la influencia del efecto *madera envejecida* (ver Latorre *et al.* 2013), mientras que en la costa ocurre algo similar debido al efecto *reservorio*, sobre todo en el caso de los fechados sobre concha (Ortlieb *et al.* 2011, Latorre *et al.* 2015, Salazar *et al.* 2017). Incluso en la alta Puna esto ha dificultado la datación de eventos paleoclimáticos (Geyh *et al.* 1999, Grosjean *et al.* 2001, Núñez *et al.* 2005). A estos problemas relativos a la cronología, también hay que sumarle el empleo de periodificaciones histórico-culturales que comúnmente operan en escalas micro-regionales, dificultando la comparación entre las diferentes áreas. Cada vez es más evidente lo poco operativo que resulta por ejemplo, el empleo de conceptos como *Paleoindio* y *Arcaico Temprano* y sus respectivas subdivisiones. Estas periodificaciones, que constituyen a su vez, distintas fases y estadios de desarrollo, no son más que unidades temporales discretas, definidas por la asociación de ciertas clases de *artefactos tipo* (Muscio 2001). De hecho, además de ser relativamente contemporáneos (Núñez *et al.* 2001, Jackson *et al.* 2004), los desarrollos culturales del Arcaico Temprano y Paleoindio, muestran estrategias de subsistencia de amplio espectro, que en algunos casos son difíciles de diferenciar (Dillehay 2008, Borrero 2006, 2015a).

La vieja dicotomía de Paleoindios especializados en la caza de megafauna extinta, por un lado, y Arcaicos adaptados a la fauna moderna por el otro, lentamente ha ido cediendo terreno a un panorama mucho más heterogéneo y diverso, en el cual las sociedades que poblaron el continente desarrollaron estrategias de subsistencia generalizada dando lugar a una amplia gama de modos de vida que incluyeron la pesca, caza (de pequeñas y grandes presas) y el procesamiento de recursos vegetales (Bryan 1991, Roosevelt *et al.* 1996, Dillehay 2000, Borrero 2006, Martínez *et al.* 2016). En este contexto, Atacama Centro-Sur no fue una excepción. Basta con mencionar que la única evidencia de aprovechamiento de fauna extinta, fue consignada en el sitio Tuina-5, sitio clásico del periodo Arcaico Temprano (Núñez *et al.* 2002, Cartajena 2003, 2005), mientras que en el denominado sitio Paleoindio SPN-1, sólo se han identificado restos de camélidos silvestres (Grosjean *et al.* 2005).



Forma de tomar el lanzador y el astil



Modo de uso de la estólíca o *atlatl*

Representación del uso de la estólíca o *atlatl*, arma de caza compuesta por un lanzador y astil utilizado por los cazadores de fines del Pleistoceno y Holoceno del Desierto de Atacama

Sitio	Años C ¹⁴ AP	Material datado	Código de laboratorio	Referencia
Aguas Calientes-1	8720±100	Carbón	Beta-105696	Núñez <i>et al.</i> (2002)
Alero 224 ^a	10530±30	Concha	UGAMS 13089	Salazar <i>et al.</i> (2013)
	10441±44	Carbón	D-AMS 018343	Salazar <i>et al.</i> (2017)
Alero 225	9955±33	Carbón	D-AMS 018344	Salazar <i>et al.</i> (2017)
	10770±30	Concha	UGAMS 13090	Salazar <i>et al.</i> (2013)
Alero 226-5	10040±60	Concha	Beta 190671	Castelleti <i>et al.</i> (2007)
	10290±60	Concha	Beta 190672	Castelleti <i>et al.</i> (2007)
Alero 227	9720±40	Carbón	D-AMS 008358	Salazar <i>et al.</i> (2015)
Chulqui 1	9330±140	Carbón	BETA 117558	Sinclair (1985)
	7180±80	Carbón	BETA 7324	Sinclair (1985)
	9590±60	Carbón	Beta-6845	Sinclair (1985)
El Pescador	10310±130	Carbón	Beta 129876	De Souza (2004)
	9080±60	Carbón	Beta-117560	De Souza (2004)
	9460±70	Carbón	Beta-129877	De Souza (2004)
	9970±60	Carbón	Beta-143999	De Souza (2004)
La Chimba-13	10030±90	Concha	TO 6319	Llagostera <i>et al.</i> (2000)
	10120±70	Carbón	BETA 94994	Llagostera <i>et al.</i> (2000)
	10280±70	Concha	TO 6325	Llagostera <i>et al.</i> (2000)
	7100±80	Carbón	TO 6530	Llagostera <i>et al.</i> (2000)
	9088±120	Concha	UQ 2156	Llagostera <i>et al.</i> (2000)
	9163±140	Concha	UQ 2157	Llagostera <i>et al.</i> (2000)
	9170±80	Otolito	TO 5631	Llagostera <i>et al.</i> (2000)
	9260±90	Carbón	TO 6527	Llagostera <i>et al.</i> (2000)
	9400±160	Carbón	P-2702	Llagostera (1977)
	9460±90	Carbón	TO 6526	Llagostera <i>et al.</i> (2000)
	9680±160	Carbón	P-2702	Llagostera (1977)
	9800±80	Concha	TO 6320	Llagostera <i>et al.</i> (2000)
	9910±90	Carbón	TO 6528	Llagostera <i>et al.</i> (2000)
Paposo Norte 9	9813±37	Carbón	D-AMS 008355	Salazar <i>et al.</i> (2015)
	9489±37	Carbón	D-AMS 011300	Salazar <i>et al.</i> (2017)
San Lorenzo-1	10280±120	Carbón	HV-299	Spahni (1967)
	10400±13	Carbón	N-3423	Núñez (1983b)
	9960±125	Carbón	N-3423	Núñez (1983b)
San Martín 4 ^a	8130±50	Carbón	Beta-116573	Núñez <i>et al.</i> (2002)
	SI-7	9940±50	Turba	Beta-309833
9950±50		Turba	Beta-309831	Cartajena <i>et al.</i> (2014)
SPN-1	9450±50	Sedimento	Poz-3274	Grosjean <i>et al.</i> (2005)
	10460±50	Sedimento	B-8150	Grosjean <i>et al.</i> (2005)
	9180±50	Sedimento	B-8151	Grosjean <i>et al.</i> (2005)
	10350±60	Sedimento	B-8152	Grosjean <i>et al.</i> (2005)
	10440±50	Vegetal	B-8153	Grosjean <i>et al.</i> (2005)
	9230±50	Sedimento	B-8154	Grosjean <i>et al.</i> (2005)
	10470±50	Sedimento	B-8155	Grosjean <i>et al.</i> (2005)
SPN-19	9460±50	Hueso quemado	Beta-309833	Cartajena <i>et al.</i> (2014)
SPN-20	9480±50	Turba	Beta-309828	Cartajena <i>et al.</i> (2014)
SPN-6	10260±60	Carbón	Beta-191578	Grosjean <i>et al.</i> (2005)
	10000±50	Hueso quemado	Beta-309834	Cartajena <i>et al.</i> (2014)
Tambillo-1	8590±130	Carbón	Beta-25536	Núñez <i>et al.</i> (2002)
	8870±70	Carbón	Beta-63365	Núñez (1983b)
Tambillo-2/4-a	9590±110	Turba	Beta-105687	Núñez <i>et al.</i> (2002)
Tuina-1	10830±630	Carbón	SI-3112	Núñez (1983b)
	9080±130	Carbón	NR	Lanning (1967)
Tuina-5	10060±70	Carbón	Beta-107120	Núñez <i>et al.</i> (2002)
	9840±110	Carbón	Beta 107121	Núñez <i>et al.</i> (2002)
Tulán-109	10590±150	Carbón	Beta-142172	Núñez <i>et al.</i> (2002)
Tulán-67	8190±120	Carbón	Beta-25535	Núñez <i>et al.</i> (2002)
Tulán-68	9290±100	Carbón	Beta-25532	Núñez <i>et al.</i> (2002)
Tuyajito-1B	8130±110	Carbón	Beta-105691	Núñez <i>et al.</i> (2002)
	8210±110	Carbón	Beta-105692	Núñez <i>et al.</i> (2002)

Sitios y fechados radiocarbónicos (fechas sobre concha sin corrección de efecto reservorio)

Modelos y escalas del poblamiento del Desierto de Atacama

Los desiertos han desempeñado un rol trascendental en los procesos de poblamiento y dispersión humana a lo largo de la historia evolutiva del ser humano, representando barreras biogeográficas en algunos casos o corredores naturales en otros (Gamble 1993a). Los primeros estudios del poblamiento del Desierto de Atacama apuntaron en el segundo sentido, y asumieron que el asentamiento sólo pudo haberse producido en áreas marginales sometidas a una menor aridez. Autores como Junius Bird, ante las evidencias de pesca intensiva que recuperó en sitios precerámicos de la costa peruana y el norte de Chile, consideró la costa como el primer foco de poblamiento debido a la mayor estabilidad de los recursos marinos (Bird 1943). Frédéric Engel, esta vez apoyado en dataciones radiocarbónicas siguió una línea similar, pero atribuyéndole una mayor relevancia a los ambientes de lomas y manantiales (Engel 1957). Las tierras altas se consideraron entonces espacios marginales, que en el mejor de los casos podrían haber ofrecido un rol complementario (Ravines 1967, 1972). Otros autores en cambio sostuvieron que las ocupaciones costeras habrían sido adaptaciones tardías de grupos de cazadores altoandinos a los ecosistemas marítimos (Dauelsberg 1983), a medida que incorporaron los ambientes de lomas de la costa dentro de sus circuitos de movilidad y cotos de caza (Dauelsberg 1972).

A partir de los años 70, ante la mayor evidencia y fechados radiocarbónicos, la discusión dio un vuelco importante. Atrás quedó la idea de un único foco inicial y comenzaron a evaluarse las relaciones espaciales sincrónicas entre la costa y las tierras altas, centrando esta vez, la atención en las estrategias de movilidad. Basado en observaciones etnográficas de los Andes Centrales, surgió el modelo de *transhumancia* (Lynch 1967a, 1967b, 1971, 1973, 1975, 1989), el cual planteaba que las poblaciones andinas articulaban estacionalmente la costa y las tierras altas con el objetivo de complementar los recursos disponibles en ambientes diferenciados, contrarrestando la variabilidad del ciclo anual. Un caso interesante de transhumancia regional entre la costa-interior, fue propuesto por Niemeyer y Schiappacasse a partir de la evidencia del sitio Camarones-14 (Schiappacasse y Niemeyer 1975, Niemeyer y Schiappacasse 1977). Ahí, los autores sugirieron la hipótesis de un sistema de movilidad basado en el control social de la territorialidad, que permitió el acceso de grupos diferenciados a ambientes complementarios, sin descartar tampoco la existencia de intercambio (Schiappacasse y Niemeyer 1984).

Sin embargo, la aplicación del modelo transhumancia durante el poblamiento temprano del Norte Árido, fue ampliamente discutido por los denominados *estudios locales* que propusieron la existencia de sistemas de asentamiento y movilidad estacional restringidos a zonas ecológicas mayores (semi-transhumancia) (Núñez 1975, 1980a, 1980b, Santoro y Núñez 1987, Núñez y Santoro 1989). Mientras la geografía de la costa habría fomentado asentamientos con una movilidad longitudinal horizontal (Llagostera 1979, Llagostera *et al.* 1999, Standen *et al.* 2004)

con incursiones a los valles interiores (Núñez y Moragas 1977-78, Muñoz y Chacama 1993, Schiappacasse y Niemeyer 1984), en las tierras altas habría predominado una movilidad *vertical* a lo largo de transectos, entre pisos ecológicos (Santoro y Chacama 1984, Núñez 1980b, Santoro y Núñez 1987, Núñez *et al.* 2002, De Souza 2004). En este punto, comenzó a tomar forma la idea de que la costa y las tierras altas constituyeron desarrollos culturales contemporáneos pero independientes. Por un lado, se denominó como *andinización* al proceso de adaptación creciente a las tierras altas (Núñez 1980a) y por otro, la *conquista del mar* se concibió como un proceso de adaptación cultural y especialización en los ecosistemas marinos (Llagostera 1982, 1983, 1989, 1990, 1992, 2005).

El fuerte impulso de los estudios paleoambientales a finales de los años 90', proporcionó un marco de referencia a las dinámicas humanas en el tiempo y el espacio, y su estrecha relación a los eventos de cambio climático. Esto significó un giro hacia la arqueología ambiental en el marco de proyectos interdisciplinarios de cooperación científica. Entre ellos, y posterior al trabajo pionero de la misión de Cornell (Lynch 1986a, 1986b, 1990), se realizaron colaboraciones con investigadores de la Universidad de Berna (Núñez y Grosjean 1994, Núñez *et al.* 2002, Grosjean *et al.* 2005) y la Universidad de Arizona (Santoro *et al.* 2011a, Latorre *et al.* 2013) que profundizaron en la relación entre los eventos de cambio climático y las sociedades humanas. En la costa en tanto, se desarrollaron propuestas importantes en el campo de los bioindicadores y la reconstrucción de los ecosistemas marinos del pasado (Llagostera 1979, Llagostera *et al.* 1999). Así, en Atacama Centro-Sur, las secuencias y periodificaciones locales se enmarcaron en las dos grandes tradiciones culturales definidas para el periodo Arcaico Temprano: el Complejo Huentelauquén y los cazadores altoandinos Tuina-Inca Cueva.

Las sociedades costeras Huentelauquén de Atacama centro-sur

En la costa, existe un número importante de ocupaciones humanas atribuidas al complejo arqueológico *Huentelauquén* (Llagostera *et al.* 1999, 2000, Castelleti 2007, 2010, Galarce y Santander 2013, Salazar *et al.* 2013a, 2015, 2017), considerados como los primeros grupos de cazadores, recolectores y pescadores que poblaron sistemáticamente la costa del norte y centro-norte de Chile (Jackson *et al.* 1999, 2011, Weisner *et al.* 2000). Uno de estos sitios es la Chimba-13, ubicado en un complejo de dunas a 4 km de la costa de Antofagasta (Llagostera 1979, Llagostera *et al.* 1999, 2000). En este lugar, se identificaron dos eventos ocupacionales fechados entre los 10.300 a 9.100 años antes del presente. Durante las excavaciones y recolecciones superficiales, se recuperaron más de 200 litos geométricos (artefactos de piedra con formas geométricos diversos), desechos e instrumentos líticos, restos malacológicos, óseos y vegetales. Así también, se excavó un enterratorio humano, de un individuo adulto, depositado bajo una camada de conchas y asociado a pigmento rojo (Costa-Junqueira 2001). Tales evidencias, han llevado a interpretar la

Chimba-13 como un lugar donde las sociedades humanas se congregaron regularmente para celebrar sus ceremonias totémicas (Llagostera *et al.* 1999, 2000).

Un poco más al sur, en la localidad de Paposo-Taltal se reportó un conjunto de sitios en aleros y cuevas, a los pies de la Cordillera de la Costa, entre los que se encuentra: Alero 224A (Salazar *et al.* 2013a, Salazar *et al.* 2017), Alero 225-6 (Castelleti 2007), Alero 227 (Salazar *et al.* 2015) y un poco más alejado, Paposo Norte-9 (Salazar *et al.* 2017). Consisten en pequeños aleros interpretados como campamentos logísticos, donde se descartaron restos malacológicos, como también vegetales, óseos y líticos. Desde estos lugares, se habrían organizado expediciones de caza, como también el aprovisionamiento de materias primas silíceas en el interior (Castelleti 2007, Galarce 2008, Castelleti *et al.* 2010, Galarce y Santander 2013, Borie *et al.* 2017). Otro sitio de gran relevancia es San Ramón-15, una antigua mina de óxido de hierro -y probablemente manganeso- que demuestra la diversidad de asentamientos y actividades en el paisaje (Salazar *et al.* 2013a, 2013b, 2015).

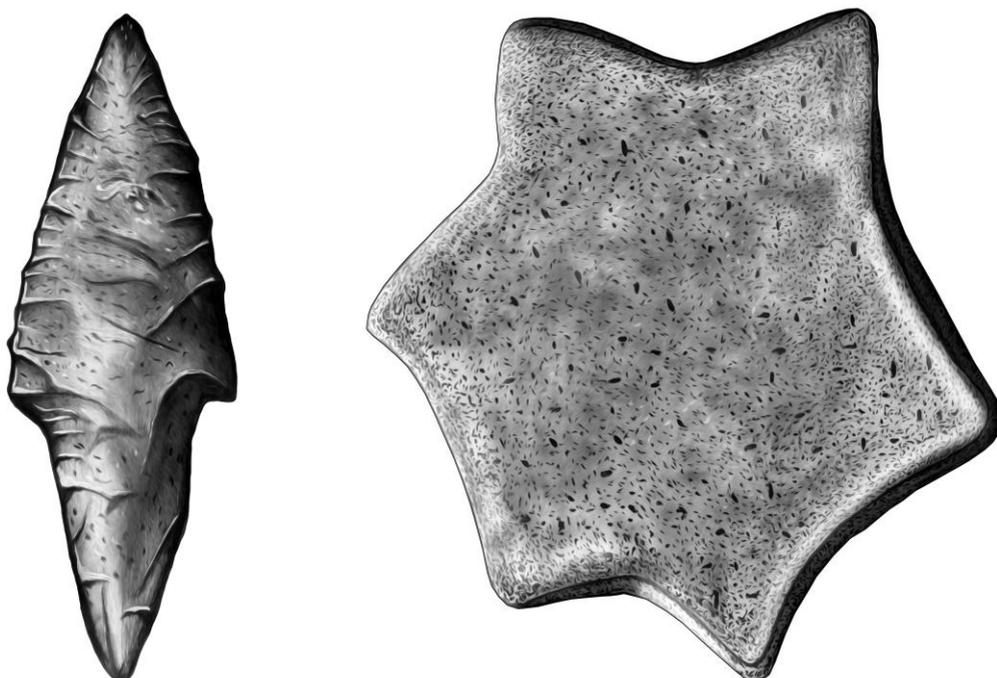
Al igual que los grupos Huentelauquén del Norte Semiárido, estas poblaciones desarrollaron una fuerte orientación a la explotación de recursos marinos (Llagostera *et al.* 2000) que incluyen la pesca de sargo (*Anisotremus scapularis*), cabinza (*Isacia conceptionis*), cabrilla común (*Paralabrax humeralis*), corvina (*Cilus gilberti*), roncacho (*Sciaena deliciosa*), ayanque (*Cynoscion analis*), vieja (*Graus nigra*), jurel (*Trachurus murphyi*), pejeperro (*Semicossyphus maculatus*), tomollo (*Auchenionchus variolosus*). Complementariamente, cazaron un variado elenco de especies animales (Llagostera *et al.* 2005, 2011), desde fauna marina como el cormorán (*Phalacrocorax*), el pelícano (*Pelecanus thagus*) y pinnípedos (*Otaria* sp.), hasta mamíferos terrestres como el guanaco (*Lama guanicoe*), cánidos (*Lycalopex griseus*) y roedores (Llagostera *et al.* 1999, 2000, Llagostera 2005, Castelleti *et al.* 2010, Salazar *et al.* 2011, 2015, 2017). El procesamiento y recolección de plantas también fue de suma importancia, tanto de especies procedentes del borde costero, la Cordillera de la Costa y el interior en el caso del *Prosopis* sp. (Salazar *et al.* 2017).

Dentro de sus equipos tecnológicos destacan las clásicas puntas de proyectil Huentelauquén triangulares de limbo ojival y aletas laterales (Iribarren 1961, Weisner 1969). Además de otros instrumentos utilizados en sus actividades cotidianas: cuchillos, raspadores, manos de moler, tajadores, bifaces y artefactos multifuncionales sobre lascas y martillos (Castelleti 2007, Salazar *et al.* 2007, Salinas *et al.* 2012). Emplearon, además, conchas de choro zapato, loco y ostión como instrumentos cortantes y contenedores de pigmentos (Salazar *et al.* 2015).

Los cazadores-recolectores *Tuina* de la Puna Salada

En las tierras altas de Atacama existe una gran cantidad de asentamientos fechados entre los 11.500 a 8000 años antes del presente que dan cuenta del uso de aleros y cuevas, como también campamentos emplazados al aire libre. Los sitios

más antiguos se distribuyen exclusivamente en el piso prepuneño (2.600 a 3.200 msnm). Dentro de este grupo, en la cuenca del Loa, se encuentran los sitios Chulqui-1 (Sinclair 1985) y El Pescador (De Souza 2004). En la cuenca de Atacama, destaca Tuina-1 y Tuina-5, ambos ubicados en quebradas estacionales que disectan las serranías que se desprenden de la precordillera de Domeyko y en las quebradas que drenan desde la Cordillera de los Andes, se incluye Tulán-67, Tulán-68, Tulán-109 y San Lorenzo-1 (Núñez 1983, Núñez *et al.* 2002, 2005). A diferencia de los sitios anteriores que se emplazaron en cuevas y aleros, en las cuencas meridionales de Atacama Sur (23-27°S) los campamentos se instalaron al aire libre. Probablemente, gracias al transporte de toldeñas que se ubicaron próximos al borde de los salares, que durante este periodo albergaban extensos humedales y manantiales. Ejemplo de esto es el sitio SI-7 en el Salar de Imilac (Cartajena *et al.* 2014), y en la cuenca del Salar de Punta Negra, los sitios SPN-1, SPN-6 (Grosjean *et al.* 2005), SPN-19 y SPN-20 (Cartajena *et al.* 2014).



Conjuntos ergológicos de la tradición Huentelauquén de la Chimba-13 (punta de proyectil a la izquierda y lito geométrico a la derecha). Dibujos basados en el registro fotográfico facilitado por Benjamín Ballester

Alrededor de los 9.500 años antes el presente, comenzaron a habitarse de forma más estable los oasis y vegas del Desierto de Atacama (2.000 msnm), periodo que se conoce como la *Fase Tambillo* (Núñez 1992) o *Arcaico II* (De Souza 2004).

Efectivamente, en el sitio Tambillo-1 se han documentado estructuras circulares de piedra que en algunos casos contienen inhumaciones humanas, asociadas a densos depósitos de material cultural sometido a deflación (Le Paige 1964, Núñez 1983, Núñez *et al.* 2002, 2005). Durante el verano estos grupos se trasladaban a la Alta Puna como, se ha evidenciado en los sitios de San Martín-4, Tuyajto-1 y Aguas Calientes-1. Ahí, instalaron campamentos de caza en los márgenes de los lagos altoandinos como ya había ocurrido en Imilac y Punta Negra, cerca de las vertientes de agua dulce y las desembocaduras de pequeñas quebradas estacionales (Núñez y Santoro 1989, Núñez y Grosjean 1994, Núñez *et al.* 2002).

Su subsistencia se basó principalmente en la caza de camélidos silvestres, pero también incluyeron cérvidos, aves terrestres y acuáticas (parinas), roedores y cánidos (Cartajena 2003, Cartajena 2005, Núñez *et al.* 2005). En la cueva Tuina-5, entre los conjuntos arqueofaunísticos donde predominan camélidos, se consignó un fragmento de sacro de caballo americano, especie que se encontraba en proceso de extinción a la llegada de los primeros humanos a América del Sur. Sin embargo, éste parece ser más bien un caso que escapa aislado (Cartajena 2003, Núñez *et al.* 2002, 2005).

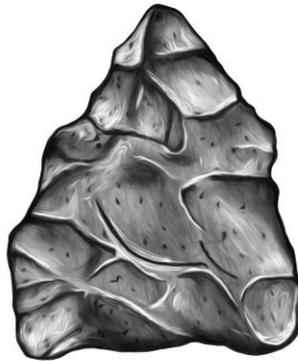
La importancia de la caza se materializó en una amplia diversidad de puntas de proyectil, siendo las más representativas, las puntas triangulares apedunculadas *Tuina*. A comienzos del Holoceno Temprano se suman otros diseños, como las triangulares *Tambillo* (variante de la anterior), acompañadas de pentagonales, tetragonales *San Martín* y lanceoladas, similares a las que se encuentran en áreas vecinas (De Souza 2004, Núñez *et al.* 2005, Loyola *et al.* 2017b). Esta mayor diversidad de puntas de proyectil parece ser parte de un proceso de diversificación de las estrategias de caza que ocurrió a finales del Holoceno temprano (Aschero y Martínez 2001). También se han documentado puntas *cola de pescado* en los salares de Imilac y Punta Negra que podrían relacionarse a los antiguos cazadores del Paleoindio sudamericano (Politis 1991, Suárez 2006, Nami 2003). Otros diseños, son las puntas pedunculadas con aletas *Punta Negra* (Lynch 1986a, 1986b, 1990) que demuestran una gran habilidad técnica en su confección y han sido reportadas tanto en cuencas precordilleranas (Cartajena *et al.* 2014, Kelly 2015, Loyola *et al.* 2017a, 2017b), como la Alta Puna (Rivera 2015 comunicación personal).

Los cazadores Tuina también utilizaron un variado repertorio de instrumentos entre los que se encuentran raspadores, raederas, cuchillos, cepillos, tajadores, yunques y perforadores, que les permitió obtener y procesar una amplia diversidad de recursos. En el sitio de Tambillo-1 son comunes los morteros hueco-cónicos y manos de moler, que señalan la importancia de las actividades de molienda para el procesamiento de vegetales y seguramente minerales. Aunque en menor cantidad, también confeccionaron instrumentos sobre hueso (Núñez *et al.* 2005, Núñez y Santoro 2011). Por lo que sabemos, estos grupos mantuvieron fuertes vínculos con las poblaciones de cazadores-recolectores del otro lado de la cordillera, en lo que actualmente

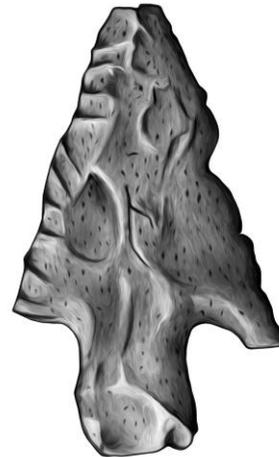
corresponde al noroeste de Argentina, lo que se plasma tanto por el transporte de materias primas como la obsidiana desde fuentes ubicadas en la vertiente oriental de los Andes (Escola *et al.* 2016, Yacobaccio *et al.* 2002, 2004), como también por las similitudes en las estrategias de subsistencia, movilidad y tecnología. Esto ha dado pie para plantear la existencia del complejo cultural *Tuina-Inca Cueva* (Aschero y Podestá 1986) cuyas puntas triangulares habrían tenido una amplia distribución geográfica (Marsh *et al.* 2016).



Cola de
pescado



Triangular
tipo Tuina



Pedunculada



Tetragonal
San Martín



Triangular
tipo Tambillo



Pentagonal

Puntas de proyectil de los sitios de las tierras altas

De las tierras altas a la costa: discutiendo la organización social de los grupos humanos durante el poblamiento temprano

Los hasta ahora primeros grupos humanos que arribaron a este árido paisaje a finales del Pleistoceno, jerarquizaron y ocuparon discontinuamente el espacio. Seleccionaron aquellos lugares donde existían las condiciones no sólo para la subsistencia, sino también para la reproducción de su vida social e ideológica. Aprovechando aleros y cuevas, como también gracias al transporte de tolderías fabricadas con cueros, maderas y otros materiales, que les permitió la instalación de campamentos al aire libre. Organizaron el territorio a través de una compleja red de asentamientos interconectados por pistas y senderos, donde cada uno cumplió funciones específicas, pero complementarias. Los campamentos eran trasladados continuamente a lo largo del año, como parte de circuitos de movilidad residencial, que articularon nichos ecológicos distantes. Desde aquellos lugares, también accedían a recursos focalizados, a través de estrategias de movilidad logística. Ahí, participaban grupos de tarea más reducidos, que desarrollaban actividades como la caza, la pesca, la recolección o la extracción de recursos minerales, en ocupaciones especializadas de menor envergadura.

En un comienzo, poblaron las quebradas intermedias de la Cordillera de los Andes y las cuencas evaporíticas de la precordillera, extendiéndose rápidamente entre los 21° a 25°S en el piso de prepuna (2.600 a 3.200 msnm) (De Souza 2004, Núñez *et al.* 2002, Cartajena *et al.* 2014). Emplazaron sus asentamientos al aire libre en las cercanías de antiguos paleohumedales o en aleros rocosos próximos a vegas que fueron alimentados por escurrimientos superficiales, vertientes y napas freáticas durante el evento húmedo del CAPE II (Grosjean *et al.* 2005, Quade *et al.* 2008, Sáez *et al.* 2016).

La costa arreica fue colonizada contemporáneamente, alrededor de los 10.500 años antes del presente. Hasta ahora, la evidencia parece indicar que los asentamientos estuvieron limitados al sector meridional, es decir, al sur de la ciudad de Antofagasta (21 a 25 ° S), donde se proyecta la ecorregión de bosques y matorrales mediterráneos (Olson y Dinerstein 2002). El asentamiento incluyó ocupaciones de gran tamaño en sistemas de paleodunas eólicas (Llagostera *et al.* 1999) a varios kilómetros de la costa, como también campamentos cercanos al borde costero y a los pies de la Cordillera de la Costa (Castelleti *et al.* 2010, Salazar *et al.* 2015, 2017).

Hasta el momento, no existen evidencias de asentamientos en la Depresión Intermedia, salvo el caso de Quebrada Maní-12, en el límite con Atacama Norte (21° S) (Santoro *et al.* 2011a, Latorre *et al.* 2013), lugar en el que se desarrollaron ambientes riparianos y humedales debido a la mayor recarga hídrica en la Sierra Moreno. Sin embargo, en la mayor parte de los pediplanos y las pampas de la Depresión Intermedia de Atacama Centro-Sur, prevalecen condiciones hiperáridas,

que probablemente resultaron menos atractivas. Aparentemente, la pluviosidad se limitó a las tierras altas (Betancourt *et al.* 2000, Grosjean *et al.* 2001, Latorre *et al.* 2002, 2003, Sáez *et al.* 2016), mientras que, en la costa la mayor surgencia marina (Vargas *et al.* 2006, Ortlieb *et al.* 2011) acompañada de una eventual descarga hídrica proveniente de los Andes, pudo incentivar la formación de manantiales y ecosistemas de lomas (Salazar *et al.* 2017, Herrera *et al.* 2018). En este punto, hay que reconocer que la costa y las tierras altas son los dos principales escenarios que los grupos humanos seleccionaron y habitaron. En ambos casos, se trataría de bandas de baja densidad demográfica procedentes de otros biomas y relativamente autónomos, que mantuvieron circuitos de movilidad residencial en escalas geográficas amplias (Aschero 1994, Núñez *et al.* 2002, Castelleti 2007, Jackson *et al.* 2011, Salazar *et al.* 2015, Loyola *et al.* 2017b), lo que les permitiría acceder a recursos hídricos, vegetales y faunísticos distribuidos en parches distantes entre sí, separados por intervalos áridos.

Tal como se ha planteado a través de información arqueológica y etnográfica, la dispersión humana a ecorregiones desérticas con recursos en parche (o en mosaico) conlleva la implementación de elaboradas estrategias de regulación demográfica, en concomitancia de una organización social flexible y una escasa cultura material, lo cual facilita el desplazamiento a través de largas distancias (Forman 1995, Shigesada y Kawasaki 1997, Clobert *et al.* 2001, Rockman y Steele 2003, Smith *et al.* 2005, Smith 2013, Veth *et al.* 2005, 2014). Efectivamente, una estrategia frecuente de los grupos cazadores-recolectores, es la fusión/fisión estacional de las unidades sociales (banda/macrobanda), lo cual permite regular el tamaño del grupo y a la vez mantener las redes activas en ambientes con una baja capacidad de carga (Johnson 1982, Boehm 1993). Algo similar ha sido discutido por De Souza (2004) y Núñez *et al.* (2005), para explicar los circuitos de movilidad hacia la alta Puna, y por Llagostera y colaboradores(as) (1999) en el caso de la Chimba-13. Probablemente, esta fórmula, sumada al fuerte contraste entre los microambientes respecto a los espacios áridos (y su distribución dispersa), contribuyó a una rápida velocidad de la diáspora humana a través de estas ecorregiones.

Ahora bien, ¿desde dónde provenían estas poblaciones? Un tema recurrente de los estudios del poblamiento de América del Sur ha sido la determinación de las vías y rutas de dispersión. Se ha sugerido que habrían ingresado como parte de un flujo norte-sur a través de la costa y probablemente de forma paralela por las tierras altas (Rothhammer y Dillehay 2009). En cualquier caso, el poblamiento de Atacama centro-sur, no fue un proceso lineal o unidireccional resultado de único evento migratorio. Probablemente, existieron múltiples oleadas sucesivas, a partir de distintos focos y siguiendo rutas diferentes. Si se considera la variabilidad espacial y temporal del registro, cobra mayor fuerza la idea de un lento llenado de espacio vacíos en múltiples direcciones, como en el caso de Patagonia (Borrero 1989). En este sentido, la colonización progresiva del paisaje fue el resultado de decisiones

que los grupos tomaron sobre cómo y a dónde moverse a medida que jerarquizaron los hábitats disponibles (Borrero 1999, 2015b), pudiendo existir varias razones, como la división de grupos en unidades menores, la ampliación de los cotos de caza y pesca, la densidad demográfica, etc.

Mayor consenso existe en que estas sociedades estuvieron vinculadas a desarrollos culturales de otras regiones. Mientras los grupos costeros estarían relacionados a la tradición Huentelauquén del Norte Semiárido, las tierras altas formaron parte de la tradición de cazadores-recolectores altoandinos Tuina-Inca Cueva que se extendería por el Noroeste Argentino. Bajo este argumento, podría sostenerse la idea de que establecieron circuitos de movilidad, asentamiento y territorios independientes. Sin embargo, esto no quiere decir necesariamente que se mantuvieran aislados entre sí. En contextos de colonización de ambientes áridos, la territorialidad tiende a ser mínima (Smith 2005), lo que se traduce en la inexistencia de una estrategia de *defensa* de los recursos (*sensu* Dyson-Hudson y Smith 1978), cediendo lugar a lo que se reconoce una *movilidad territorial* (Kelly y Todd 1988) en la cual los lugares son continuamente abandonados por lapsos prolongados, prescindiendo de límites concretos o fronteras en sentido estricto (Smith 2005). En este contexto, son las relaciones sociales la que regulan y organizan las formas de acceso al paisaje (Casimir 1992, Cashdan 1993).

Efectivamente, los grupos de cazadores-recolectores, rara vez tienden a formar unidades aisladas, sino que, por el contrario, generan agregaciones de mayor inclusión organizadas en niveles jerárquicos (individual, pareja, grupo de tarea, banda, macro-banda) (Gamble 1993b, 1999). Cada uno de estos niveles implicará diferentes patrones de uso del territorio, definiendo mecanismos específicos de interacción posibles entre los individuos (Burch 1988, Barnard 1992) al interior de la red social que comparten (Gamble 1996, 1999). La presencia de conchas (*Oliva peruviana*) recuperadas en el campamento Tambillo-1 (Núñez y Santoro 2011), gastrópodos marinos y *Concholepas concholepas* en Quebrada Maní-12 (Latorre *et al.* 2013), rocas síliceas y *Prosopis* en sitios de la costa, dan cuenta de la circulación de recursos a través de grandes distancias, conectando la costa, la Depresión Intermedia y las tierras altas. Tales circuitos, podrían ser el resultado, por ejemplo, de diferentes mecanismos de interacción, que operaron simultáneamente en distintos niveles y escalas de la red. Ahora bien, en este punto cabe preguntarse también ¿por qué no existen ocupaciones en la Depresión Intermedia? Es cierto que ahí las condiciones son particularmente áridas definiendo una baja disponibilidad de recursos bióticos, lo que pudo haber resultado menos atractivo para la subsistencia, no obstante, este escenario podría cambiar rápidamente. En los últimos años, se han reportado una gran cantidad de fuentes de materias primas y dispersiones líticas superficiales no fechadas o atribuidas a periodos más tardíos (Blanco *et al.* 2013, Borie *et al.* 2017), pero que contienen en algunos casos, puntas de proyectil de tipología Huentelauquén (Power *et al.* 2017, citado en Salazar *et al.* 2017). Así también, se han identificado talleres líticos donde se consignaron percutores cuyas

proporciones anatómicas revelan que fueron transportados desde la costa (Ballester y Crisóstomo 2017). En ambientes desérticos, los espacios con una baja disponibilidad de recursos no necesariamente son áreas evitadas o vacías, sino que pueden cumplir diversas funciones: son áreas de recursos de acceso común, territorios superpuestos controlados de manera conjunta o zonas de *buffer* entre grupos vecinos (Eerkens 1999).

Lo que parece indiscutible, es que estas sociedades seleccionaron sus respectivos hábitats ya que les ofrecieron una estructura ecológica compatible con sus estrategias tecnológicas y conocimientos adquiridos en los hábitats precedentes. Tanto los grupos Huentelauquén como Tuina, habrían arribado con economías de subsistencia generalizadas de amplio espectro, pero con un relativo grado de especialización. En este sentido, se dispersaron a través de paisajes que resultaron legibles y *predecibles* (Steel y Rockman 2003). Hay que considerar que la colonización de las tierras altas debió hacer frente a la heterogeneidad e inestabilidad ambiental, las condiciones climáticas extremas, la baja predictibilidad y productividad primaria (Aldenderfer 1998, 2008), mientras que la adaptación a ecosistemas marinos, en cambio, enfrentó problemas como la casi nula adaptación fisiológica del cuerpo humano a los ambientes acuáticos, la ineficacia de las tecnologías terrestres, la impredecibilidad estacional, una baja visibilidad de los recursos, como también problemas del control social del territorio (Acheson 1988, citado en Sandweiss 2008).

La información que recolectaron del entorno y el desarrollo de nuevos conocimientos (Rockman 2003), les permitió ampliar y diversificar sus sistemas de asentamiento en los nuevos escenarios a los que se enfrentaron. Por ejemplo, el *scouting* (de exploración) en el marco de expediciones de caza, pudo haber sido un mecanismo viable para obtener información sobre la distribución y ciclos ecológicos de los recursos en zonas inhabitadas (Meltzer 2009, Borrero 2015c), o bien, como una forma de prevenir el riesgo frente a escenarios imprevistos (Meltzer 2004). Aquí, pueden mencionarse dos casos. El primero ocurrió entre los 9.000-9.500 años antes del presente, cuando los campamentos de la prepuna, que habían constituido el eje central de la movilidad, son abandonados sistemáticamente y otros se trasladan a fuentes hídricas más estables, como ocurrió con SPN-19/20 (Cartajena et al. 2014). Es precisamente durante este periodo cuando comienzan a registrarse ocupaciones de menor intensidad en el piso de desierto (<2.600 msnm) en aleros como TU-68 y Tam-2/4a. Gracias a estos campamentos de avanzada, posteriormente se instalarán otros especializados en la caza de fauna menor como TU-67 y campamentos de gran tamaño como Tambillo-1 con una fuerte orientación a los recursos vegetales, reorganizando el asentamiento y las estrategias de subsistencia tras el abandono definitivo de la prepuna (9.000 años antes del presente), debido al desecamiento de los paleohumedales y vegas.

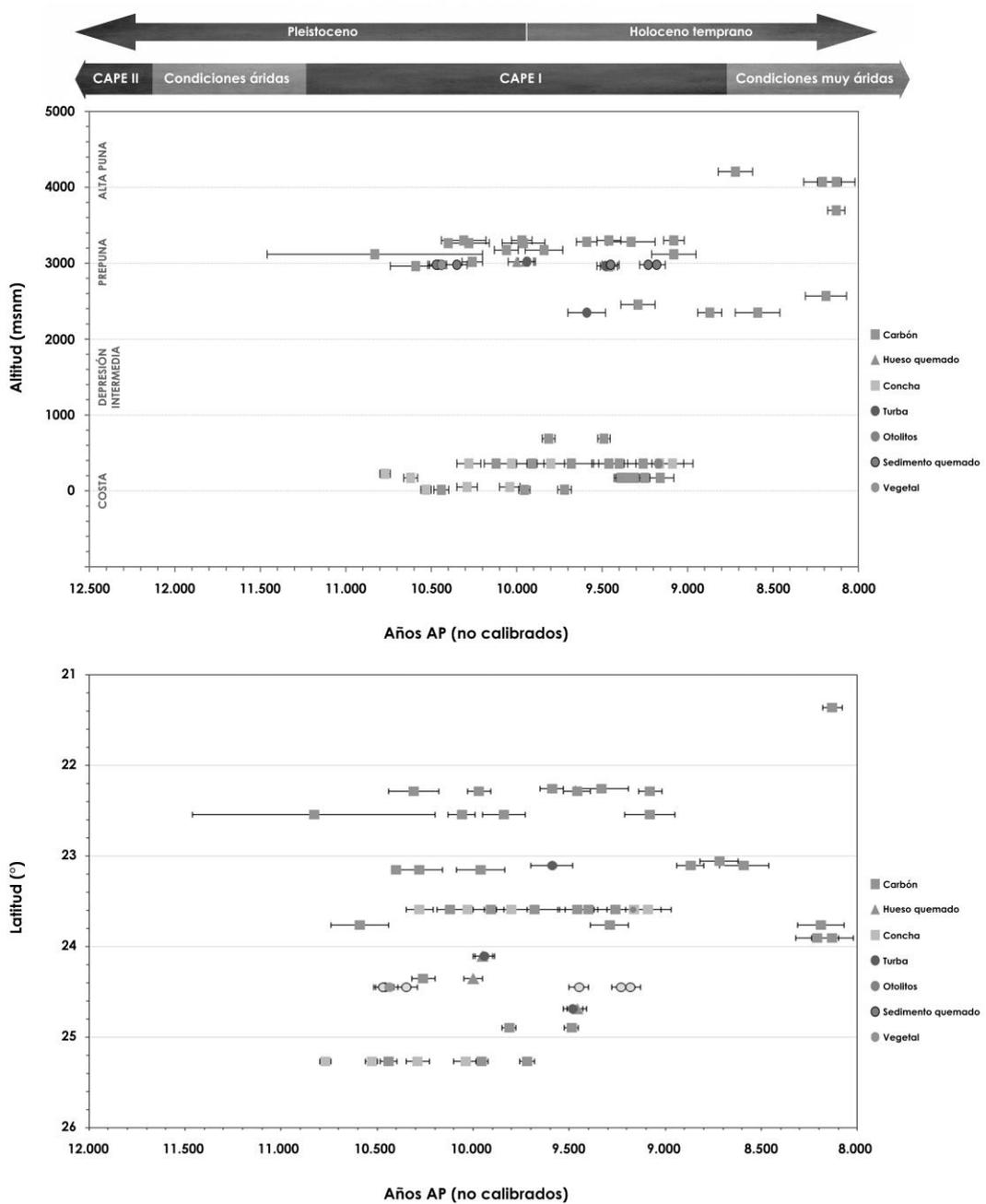
Las fechas disponibles en la costa también muestran una discontinuidad a partir de los 9.000 años antes del presente, lo que contrasta con los registros del Norte Semiárido donde existen evidencias de la persistencia de grupos Huentelauquén hasta los 7.800 a 8.200 años antes del presente en la localidad de Pichidanguí (28–32° S) (Ballester *et al.* 2012). Estas evidencias sumadas a las de las tierras altas, podrían hablar en favor de un proceso de abandono y reorganización a escala regional relacionado a las condiciones ambientales áridas que imperaron en Atacama Central una vez finalizado el CAPE II (Sáez *et al.* 2016). Este escenario pudo acentuarse a través de sequías intermitentes, como ha sido sugerido por Grosjean (*et al.* 2005), de acuerdo con los horizontes estratigráficos de oxidación registrados en Punta Negra, o de manera más prolongada como se ha indicado para el área costera (Vargas *et al.* 2006, Herrera *et al.* 2018).

Ahora bien, de existir estos eventos de abandono, no debieron ser episodios drásticos de migración como respuesta a cambios climáticos, sino más bien procesos graduales de *descolonización* en que las poblaciones evaluaron las opciones disponibles en función de la información que recolectaban del entorno. Gould (1991), en base a información etnográfica de grupos cazadores-recolectores *Ngatjara* del desierto oeste de Australia, identifica dos estrategias para hacer frente a las sequías, que podrían resultar pertinentes de discutir para el caso de Atacama: la evasión y el escape. La evasión consiste en permanecer en el área residencial, apoyándose en recursos hídricos más estables, lo que puede aumentar la inversión de energía en su obtención a través del transporte, la construcción de pozos o el traslado de los campamentos. La segunda, significa abandonar el área residencial durante largos periodos –o incluso de manera permanente–, a través de desplazamientos de larga distancia hacia áreas lejanas menos afectadas por la sequía. En algunos casos, esto puede implicar ser acogido en el territorio de otros grupos, requiriendo inevitablemente de la existencia de relaciones sociales estables a larga distancia.

Efectivamente, la mantención y afianzamiento de relaciones sociales entre grupos, es una buena estrategia para mitigar el riesgo en ambientes de tales características, ya que habilitan la obtención de recursos complementarios disponibles en áreas inaccesibles (Rautman 1993). Particularmente en el caso de economías de retorno inmediato, la *reciprocidad* generalizada (Sahlins 1965, Service 1975) además de evitar la desigualdad también funciona como un mecanismo de redistribución en periodos de escasez (Dillehay 2008). Sin embargo, esta práctica parece ser más frecuente al interior del grupo local (Burch 1988).

A medida que la escala y nivel de la red aumenta, es más recurrente el desarrollo de sistemas de intercambio pautados. Durante el periodo Arcaico, el intercambio entre las tierras altas y bajas de los Andes de Perú parece haberse limitado a bienes como puntas de proyectil, ornamentación y otros de carácter no utilitario (Aldenderfer 1998). Sin embargo, no hay que desconocer que esta práctica muchas

veces obedece a una necesidad de mantener lazos, compartir y transmitir información, más allá del valor económico del artefacto intercambiado (Paton 1994).



Fechas C¹⁴ según elevación (msnm) y latitud (°) (las fechas sobre concha no han sido corregidas para efecto reservorio)

Cuesta pensar que, en un paisaje como éste, las sociedades humanas se mantuvieran aisladas. Más aún en un contexto de poblamiento, donde la información y el afianzamiento de las relaciones sociales resultan fundamentales. Para periodos posteriores (particularmente a partir de los 6.000 años antes del presente), se han propuesto complejos modelos de movilidad e interacción social a escala regional (Núñez y Dillehay 1995 [1979], Ballester y Gallardo 2011). No sabemos si estas redes existieron con anterioridad, pero sin duda las sociedades del Pleistoceno final y Holoceno temprano compartieron conocimientos e información. Al menos, esto se hace más evidente alrededor de los 9.500 años antes del presente, cuando los grupos humanos comenzaron a enterrar a sus fallecidos bajo montículos de desechos, donde también utilizaron el pigmento rojo, similar a lo que ocurría en contextos tan distantes como Acha-2 y Acha-3, en la costa de Arica (Standen 1997, Chacama y Muñoz 2001, Standen y Santoro 2004, Santoro *et al.* 2005), a la vez que desarrollaban tecnologías más variadas y diversas, que muchas veces no se limitan a un periodo o una localidad en particular. Complementariamente, ciertos elementos como conchas, recursos bióticos y líticos, circulaban por largas distancias, distribuyéndose a través asentamientos diversos, desde aleros y cuevas hasta estructuras de piedra y tolderías en espacios al aire libre.

Estos lugares fueron los escenarios donde los individuos interactuaron, compartieron información e intercambiaron bienes en la medida que se producían cambios en su organización social y sus formas de relacionarse con el medioambiente. Desde ahí, exploraron nuevas áreas y diversificaron sus sistemas de asentamiento, accediendo a territorios hasta entonces deshabitados. De cierta forma, el Desierto de Atacama fue poblado por pequeños grupos móviles, pero también por complejas y extensas redes sociales. Sólo así, pudieron hacer frente uno de los eventos de cambio climático más dramático de los que se tiene registro en el Atacama: el evento árido del Holoceno Medio.

Bibliografía

Aldenderfer, M. 1998. *Montane foragers: Asana and the South-Central andean Archaic*. University of Iowa Press, Iowa City.

Aldenderfer, M. 2008. High elevation foraging societies. En *Handbook of South American Archaeology*, H. Silverman y W. Isbell (eds.), pp. 131-144. Springer, Nueva York.

Aldunate, C., J. Armesto, V. Castro y C. Villagrán. 1981. Estudio etnobotánico en una comunidad precordillerana de Antofagasta: Toconce. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 38: 183-223.

Argollo, J. y P. Mourguiart. 2000. Late Quaternary climate history of the Bolivian Altiplano. *Quaternary International* 72: 37-51.

Aschero, C. 1994. Reflexiones desde el Arcaico Tardío (6.000-3.000 AP). *Rumicatana* 1: 13-17.

Aschero, C. y M. Podestá. 1986. El arte rupestre en asentamientos precerámicos de la Puna Argentina. *Runa* 16: 29-57.

Aschero, C. y J. Martínez. 2001. Técnicas de caza en Antofagasta de la Sierra. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 26: 215-241.

Baker, P., C. Rigsby, G. Seltzer, S. Fritz, T. Lowenstein, N. Bacher y C. Veliz. 2001. Tropical climate changes at millennial and orbital timescales on the Bolivian Altiplano. *Nature* 409: 698-701.

Bao, R., A. Hernández., A. Sáez, S. Giralto, R. Prego, J. Pueyo, A. Moreno y B. ValeroGarcés. 2015. Climatic and lacustrine morphometric controls of diatom paleoproductivity in a tropical andean lake. *Quaternary Science Reviews* 129: 96-110.

Ballester, B. y M. Crisóstomo. 2017. Percutores líticos de la pampa del Desierto de Atacama (Norte de Chile): tecnología, huellas de uso, decoración y talladores. *Chungara* 49(2): 75-192.

Ballester, B. y F. Gallardo. 2011. Prehistoric and historic networks on the Atacama Desert coast (northern Chile). *American Antiquity* 85: 1-15.

Ballester, B., D. Jackson, M. Carré, A. Maldonado, C. Méndez y R. Seguel. 2012. An Early Holocene task camp (~ 8.5 ka cal BP) on the coast of the semi-arid north of Chile. *Antiquity* 86(331): 88-98.

Barnard, A. 1992. Social and spatial boundary maintenance among southern African hunter-gatherers. En *Mobility and territoriality: social and spatial boundaries among foragers, fishers, pastoralists and peripatetics*, M. Casimir y A. Roa (eds.), pp. 137-151. St. Martin's Press, Nueva York

Barón, A.M. 2016. *Industrias líticas en el Desierto de Atacama*. Ponencia presentada en el VIII Simposio Internacional El Hombre Temprano en América, Ciudad de México, 14 al 18 de Noviembre, 2016.

Barón, A.M. 2017. *The Acheulien in the Atacama Desert, Chile*. Ponencia presentada en el East African Association for Paleoanthropology and Paleontology (EAAPP) Sixth Biennial Conference Authority for Research and Conservation of Cultural Heritage (ARCCH), Addis Ababa, Etiopía, 30 de julio al 02 de agosto, 2017.

Becker, C. 1998. *La Chimba 13, Un análisis de su material faunístico*. Informe de análisis zooarqueológico para el Proyecto Fondecyt 1950036. Manuscrito en posesión del autor.

Betancourt, J., C. Latorre, J. Rech, J. Quade y K. Rylander. 2000. A 22.000 year record of monsoonal precipitation from northern Chile's Atacama Desert. *Science* 289(5484): 1542-1546.

Bird, J. 1943. Excavations in northern Chile. *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History* 38: 173-316

Blanco, J.F., M. de la Maza y Ch. Rees. 2013. Cazadores-recolectores costeros y el aprovisionamiento de recursos líticos. Perspectivas interpretativas de los eventos de talla en el desierto absoluto. *Werken* 13: 45-68.

Bloxam, E. 2011. Ancient quarries in mind: pathways to a more accessible significance. *World Archaeology* 43(2): 149-166

Boëda, E., A. Lourdeau, C. Lahaye, G. Daltrini Felice, S. Viana, I. Clemente-Conte, M. Pino, M. Fontugne, S. Hoeltz, N. Guidon, A. M. Pessis, A. Da Costa y M. Pagli. 2013. The late-Pleistocene industries of Piauí, Brazil: new data. En *Paleoamerican Odyssey*, K. Graf, C. Ketron y M. Waters (eds.), pp. 445-465. College Station, Center for the Study of the First Americans, Texas A&M University, Texas.

Boehm, C. 1993. Egalitarian society and reverse dominance hierarchy. *Current Anthropology* 34: 227-254.

Bobst, A., T. Lowenstein, T. Jordan, L. Godfrey, M. Hein, T-L. Ku y S. Luo. 2001. A 106 ka paleoclimate record from drill core of the Salar de Atacama, northern Chile. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 173:21-42.

Borie, C., X. Power, S. Parra, H. Salinas, P. Rostan, P. Galarce, I. Peña y F. Traverso. 2017. Tras la huella del sílice pampino. Nuevas metodologías para el rastreo de las áreas fuente de aprovisionamiento lítico en Taltal. *Estudios Atacameños* 56: 103-131.

Borrazzo, K. 2006. Tafonomía lítica en dunas: una propuesta para el análisis de los artefactos líticos. *Intersecciones en Antropología* 7: 247-261.

Borrero, L.A. 1989. Spatial heterogeneity in Fuego-Patagonia. En *Archaeological Approaches to Cultural Identity*, S. Shennan (ed.), pp. 258-266. Unwin Hyman, Londres.

Borrero, L.A. 1999. The prehistoric exploration and colonization of Fuego-Patagonia. *Journal of World Prehistory* 13(3): 321-55.

Borrero, L.A. 2006. Paleoindians without mammoths and archaeologists without projectile points? the archaeology of the first inhabitants of the Americas. En *Paleoindian archaeology: a hemispheric perspective*, J. Morrow y C. Gnecco (eds.), pp. 9-20. University Press of Florida, Gainesville.

Borrero, L.A. 2015a. Con lo mínimo: los debates sobre el poblamiento de America del Sur. *Intersecciones en Antropología* 16: 5-14.

Borrero, L.A. 2015b. The process of human colonization of southern South America: migration, peopling and "the archaeology of place." *Journal of Anthropological Archaeology* 38: 46-51.

Borrero, L.A. 2015c. Moving: hunter-gatherers and the cultural geography of South America. *Quaternary International* 363: 126-133.

Borrero, L.A. 2016. Ambiguity and debates on the early peopling of South America. *PaleoAmerica* 2: 2-12.

Borrero, L.A., F. Martín y A. Prieto. 1997. La cueva Lago Sofía 4, Última Esperanza, Chile: una madriguera de felino del Pleistoceno tardío. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas* 25: 103-122.

Bryan, A. 1991. The fluted-point tradition in the Americas: one of several adaptations to Late Pleistocene American environments. En *Clovis: origins and adaptations, peopling of the Americas publications*, R. Bonnicksen y K. Turnmire (eds.), pp. 15-34. Center for the Study of the First Americans. Department of Anthropology, Oregon State University, Corvallis.

Burch, E. 1988. Modes of exchange in North-West Alaska. En *Hunters and gatherers 2: property, power and ideology*, T. Ingold, D. Riches y J. Woodburn (eds.), pp. 95-109. Berg Publishers Ltd, Oxford.

Capdeville, A. 1921. Notas acerca de la arqueología de Taltal I. *Boletín de la Academia Nacional de la Historia* 2(3-4): 1-23.

Capdeville, A. 1928. Como descubrí la industria paleolítica americana de los sílices negros tallados, en la zona de Taltal. *Revista Chilena de Historia Natural* 32: 364-384.

Cartajena, I. 2003. *Los conjuntos arqueofaunísticos del Arcaico Temprano en la Puna de Atacama, Norte de Chile*. Tesis Doctoral. Freie Universität Berlin. Berlín.

Cartajena, I., L. Núñez y M. Grosjean. 2005. Las Arqueofaunas del Arcaico Temprano en la vertiente occidental de la Puna de Atacama. En *Actas del XVI Congreso Nacional de Arqueología Chilena*, Sociedad Chilena de Arqueología (eds.), pp.

507517. Museo de Historia Natural de Concepción, Ediciones Escaparate, Concepción.

Cartajena, I., R., Loyola, L. Núñez y W. Faúndez, 2014. Problemas y perspectivas en la interpretación del registro espacial de Punta Negra Imilac. En *Distribución espacial en sociedades no aldeanas: del registro arqueológico a la interpretación social*, F. Falabella, L. Sanhueza, L. Cornejo e I. Correa (eds.), pp. 143-162. Series Monográficas de la Sociedad Chilena de Arqueología 4, Santiago.

Casimir, M. 1992. The dimensions of territoriality: an introduction. En *Mobility and territoriality: social and spacial boundaries among foragers, fishers, pastoralists and peripatetics*, M. Casimir y A. Rao (eds.), pp. 1-26. Oxford: Berg

Cashdan, E. 1983. Territoriality among human foragers: ecological models and an application to four Bushman groups. *Current Anthropology* 24(1): 47-66.

Castelleti, J. 2007. *Patrón de asentamiento y uso de los recursos a través de la secuencia ocupacional prehispánica en la costa de Taltal*. Tesis de Magíster. Universidad Católica del Norte-Universidad de Tarapacá, Antofagasta.

Castelleti J., O. Reyes, G. Maltrain, I. Martínez, P. Galarce, H. Velasquez y J. Ogalde. 2010. Ocupaciones en abrigos rocosos en la costa de Taltal: patrón de uso del espacio desde momentos holocénicos tempranos. *Actas del XVII Congreso Nacional de Arqueología Chilena*. Valdivia: 685-695.

Chacama, J. e I. Muñoz. 2001. Patrón funerario Pre Chinchorro en un contexto de semi nomadismo y complementariedad ecológica. El sitio Acha-2, extremo norte de Chile, ca. 9.500-10.000 años AP. *Chungara* 33(1): 51-54

Clobert, J., E. Danchin, A. Dhondt y J. Nichols. 2001. *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford.

Cortés, J., G. González, S. Binnie, R. Robinson, S. Freeman y G. Vargas. 2012. Paleoseismology of the Mejillones Fault, northern Chile: insights from cosmogenic ¹⁰Be and optically stimulated luminescence determinations. *Tectonics* 31(2): 1-21.

Costa-Junqueira, M. 2001. Modalidades de enterramientos humanos arcaicos en el Norte De Chile. *Chungara* 33(1): 55-62.

Dauelsberg, P. 1972. Arqueología del Departamento. En *Enciclopedia de Arica*, pp. 161-178. Editorial de Enciclopedias Regionales, Santiago

Dauelsberg, P. 1983. Tojo-Tojone: un paradero de cazadores arcaicos (características y secuencias). *Chungara* 11: 11-30.

De Souza, P. 2004. Cazadores-recolectores del Arcaico Temprano y Medio en la cuenca superior del río Loa: sitios, conjuntos líticos y sistemas de asentamiento. *Estudios Atacameños* 27: 7-43.

Dillehay, T. 1999. The late Pleistocene cultures of South America. *Evolutionary Anthropology* 7: 206-216.

Dillehay, T. 2000. *The settlement of the Americas: a new Prehistory*. Basic Books, Nueva York.

Dillehay, T. 2008. Probing deeper into first American studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106(4): 971-978.

Dillehay, T, C. Ocampo, J. Saavedra, A. Sawakuchi, R. Vega, M. Pino, M. Collins, L. Scott Cummings, I. Arregui, X. Villagrán, G. Hartmann, M. Mella, A. González y G. Dix. 2015. New archaeological evidence for an early human presence at Monte Verde, Chile. *PLoS ONE* 10: 1-27.

Dincauze, D. 2000. *Environmental archaeology: principles and practice*. Cambridge University Press, Cambridge.

Dyson-Hudson, R. y E. Smith. 1978. Human territoriality: an ecological reassessment. *American Anthropologist* 80: 21-41.

Engel, F. 1957, Sites et établissements sans céramique de la côte peruvienne. *Journal de la Société des Américanistes* 46: 67-155.

Eerkens, I. 1999. Common-pool resources, buffer zones, and jointly owned territories: hunter-gatherer land and resource tenure in Fort Irwin, Southeastern California. *Human Ecology* 27: 188-213.

Escola, P., S. Hocsman y M.P. Babot. 2016. Moving obsidian: the case of Antofagasta de la Sierra basin (Southern Argentinean Puna) during the late Middle and Late Holocene. *Quaternary International* 422: 109-122.

Fairbanks, R. 1989. 17,000-year glacio-eustatic sea level record: influence of glacial melting rates on the Younger Dryas event and deep-ocean circulation. *Nature* 342: 637-642.

Forman, T. 1995. *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge.

Galarce, P. 2008. Aprendizaje y talla lítica en sociedades prehistóricas: contextos sociales y correlatos materiales. En *Puentes hacia el pasado: reflexiones teóricas en*

arqueología, D. Jackson, D. Salazar y A. Troncoso (eds.), pp. 93-110. Monografías de la Sociedad Chilena de Arqueología 1, Santiago.

Galarce, P. y G. Santander. 2013. Contextos líficos de asentamientos arcaicos en la costa de Taltal (II Región, Chile). *Estudios Atacameños* 46: 5-26.

Gamble, C. 1993a. *Timewalkers. The prehistory of global colonization*. Alan Sutton, Stroud.

Gamble, C. 1993b. Exchange, foraging and local hominid networks. En *Trade and exchange in prehistoric Europe*, C. Scarre y F. Healy (eds.), pp. 35-44. Oxbow Monograph 33, Oxbow Books, Oxford.

Gamble, C. 1996. Making tracks. Hominid networks and the evolution of the social landscape. En *The archaeology of human ancestry. Power, sex and tradition*, J. Steele y S. Shennan (eds.), pp. 253-77. Routledge, Londres.

Gamble, C. 1999. *The Palaeolithic societies of Europe*. Cambridge University Press, Cambridge.

Garreaud, R., M. Vuille y A. Clement. 2003. The climate of the Altiplano: observed current conditions and mechanism of past changes. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 194(3054): 1-18.

Gayó, E., C. Latorre, T. Jordan, P. Nester, S. Estay, K. Ojeda y C. Santoro. 2012. Late Quaternary hydrological and ecological changes in the hyperarid core of the northern Atacama Desert (~21°S). *Earth-Science Reviews* 113: 120-140.

Geyh, M., M. Grosjean, L. Núñez y U. Schotterer. 1999. Radiocarbon reservoir effect and the timing of Late Glacial/Early Holocene humid phase in the Atacama desert (Northern Chile). *Quaternary Research* 52: 143-153.

Gould, R. 1991. Arid-land foraging as seen from Australia. Adaptive models and behavioural realitics. *Oceania* 62:12-33.

Grosjean, M. 1994. Paleohydrology of the Laguna Lejía (north Chilean Altiplano) and climatic implications for late-glacial times. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109: 89-100.

Grosjean, M. y L. Núñez. 1994. Late glacial, early and middle Holocene environment, human occupation and resource use in the Atacama (Northern Chile). *Georchaology* 9(4): 271-286.

Grosjean, M., M. Geyh, B. Messerli y U. Schotterer. 1995. Late-Glacial and Early Holocene lake sediments, groundwater formation and climate in the Atacama Altiplano 22-24°S. *Journal of Paleolimnology* 14(3): 241-252.

Grosjean, M., L. Núñez e I. Cartajena. 2005. Palaeoindian occupation of the Atacama Desert, northern Chile. *Journal of Quaternary Science* 20: 643-653.

Grosjean M., J. Van Leeuwen, W. Van der Knaap, B. Ammann, W. Tanner, B. Messerli, L. Núñez, B. Valero-Garcés y H. Veit. 2001. A 22,000 ¹⁴C year BP sediment and pollen record of climate change of Laguna Miscanti (23°S), Northern Chile. *Global and Planetary Change* 28: 35-51.

Hartley, A., G. Chong, J. Houston y E. Mather. 2005. 150 Million years of climatic stability: evidence from the Atacama Desert, Northern Chile. *Journal of the Geological Society of London* 162: 421-424.

Herrera, C. y E. Custodio. 2014. Origin of waters from small springs located at the northern coast of Chile, in the vicinity of Antofagasta. *Andean Geology* 41(2): 314-341.

Herrera, C., C. Gamboa, E. Custodio, T. Jordand, L. Godfrey, J. Jódar, J. Luque, J. Vargas y A. Sáez. 2018. Groundwater origin and recharge in the hyperarid Cordillera de la Costa, Atacama Desert, northern Chile. *Science of the Total Environment* 624: 114-132.

Iribarren, J. 1961. La cultura Huentelauquén y sus correlaciones. *Contribuciones Arqueológicas* 1: 4-8.

Jackson, D., C. Méndez y P. De Souza. 2004. Poblamiento Paleoindio en el NorteCentro de Chile: evidencias, problemas y perspectivas de Estudio. *Complutum* 15: 165-176.

Jackson, D., R. Seguel, P. Báez y X. Prieto. 1999. Asentamientos y evidencias culturales del Complejo Cultural Huentelauquén en la Comuna de Los Vilos, Provincia del Choapa. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 24: 5-28.

Jackson, D., A. Maldonado, M. Carré y R. Seguel. 2011. Huentelauquén cultural complex: the earliest peopling of the Pacific coast in the South-American southern cone. En *Peuplement et Préhistoire en Amériques*, D. Vialou (ed.), pp. 221-231. Editions du Comité des Travaux Historiques et Scientifiques, Paris.

Johnson, J. 1982. *An ethnohistoric study of the island Chumash*. Tesis de Maestría, Department of Anthropology, University of California, Santa Bárbara.

Kelly, R. y L. Todd. 1988. Coming into the country: early Paleoindian hunting and mobility. *American Antiquity* 53: 231-244.

Kelly, P. 2015. *Variabilidad tecnológica de los conjuntos líticos tempranos, Salar de Punta Negra y Salar de Imilac, Región de Antofagasta*. Memoria para optar al título de Arqueóloga, Universidad de Chile, Santiago.

Kim, J-H., R. Schneider, D. Hebbeln, P. Müller y G. Wefer. 2002. Last deglacial seasurface temperature evolution in the Southeast Pacific compared to climate changes on the South American continent. *Quaternary Science Reviews* 21: 2085-2097

Kull, C. y M. Grosjean. 1998. Albedo changes, Milankovitch forcing, and late Quaternary climate changes in the central Andes. *Climate Dynamics* 14: 871-881.

Latcham, R. 1915. Una estación Paleolítica en Taltal. *Revista Chilena de Historia y Geografía* 18: 83-128.

Latorre, C., J. Betancourt, K. Rylander y J. Quade. 2002. Vegetation Invasions into the Absolute Desert: a 45000 yr rodent midden record from the Calama-Salar de Atacama basins, Northern Chile (lat 22°-24° S). *Geological Society of America Bulletin* 114(3): 349-366.

Latorre, C., J. Betancourt, K. Rylander, J. Quade y O. Matthei. 2003. A vegetation history from the arid Prepuna of northern Chile (22– 23°S) over the Last 13,500 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 194: 223-246.

Latorre, C., J. Betancourt, J. Rech, J. Quade, C. Holmgren, C. Placzek, A. Maldonado, M. Vuille y K. Rylander. 2005. Late Quaternary history of the Atacama Desert. En 23°S: *The archaeology and environmental history of the southern deserts*. M. Smith y P. Hesse (eds.), pp. 73-90. National Museum of Australia Press, Canberra.

Latorre, C., J. Betancourt y M. Arroyo. 2006. Late Quaternary vegetation and climate history of a perennial river canyon in the Río Salado basin (22°S) of Northern Chile. *Quaternary Research* 65: 450-466.

Latorre, C., C. Santoro, P. Ugalde, E. Gayo, D. Osorio, C. Salas-Egaña, R. De Pol-Holz, D. Joly y J. Rech., 2013. Late Pleistocene human occupation of the hyperarid core in the Atacama Desert, northern Chile. *Quaternary Science Reviews* 77: 19-30.

Latorre C, R. De Pol-Hoz, C. Carter y C. Santoro. 2015. Using archaeological shell middens as a proxy for past local coastal upwelling in northern Chile. *Quaternary International* 30: 1-9.

Le Paige, G. 1958. Antiguas culturas atacameñas en la cordillera chilena (II Parte). *Anales de la Universidad Católica de Valparaíso* 4-5: 15-144.

Le Paige, G. 1960. Antiguas Culturas Atacameñas en la cordillera chilena. Época Paleolítica. *Revista Universitaria* 44-45: 191-206.

Le Paige, G. 1964. El precerámico en la cordillera atacameña y los cementerios del Periodo Agroalfarero de San Pedro de Atacama. *Anales de la Universidad del Norte* 3: 1-275.

Llagostera, A. 1979. Ocupación humana en la costa norte de Chile asociada a peces local extintos y a litos geométricos: 9.680±160 a.p. En *Actas del VII Congreso de Arqueología Chilena* (1977), pp. 93-113. Ediciones Kultrún, Valdivia.

Llagostera, A. 1982. Tres dimensiones en la conquista prehistórica del mar. Un aporte para el estudio de las formaciones de pescadores de la costa sur andina. En *Actas del VIII Congreso de Arqueología Chilena*, pp. 217-245. Ediciones Kultrún, Santiago

Llagostera, A. 1983. *Formaciones pescadoras prehispánicas en la costa del Desierto de Atacama*. Tesis para optar al Título de Doctor en Ciencias Antropológicas. México, Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social.

Llagostera, A. 1989. Caza y pesca marítima (9.000 a 1.000 a.C.). En *Culturas de Chile. Prehistoria: desde sus orígenes hasta los albores de la Conquista*, J. Hidalgo, V. Schiappacasse, H. Niemeyer, C. Aldunate e I. Solimano (eds.), pp. 57-79. Editorial Andrés Bello, Santiago.

Llagostera, A. 1990. La navegación prehispánica en el Norte de Chile: bioindicadores e inferencias teóricas. *Chungara* 24(25): 37-51.

Llagostera, A. 1992. Early occupations and the emergence of fishermen on the Pacific coast of South America. *Andean Past* 3: 87-109.

Llagostera, A. 2005. *Culturas costeras precolombinas en el Norte Chileno: secuencia y subsistencia de las poblaciones arcaicas. Biodiversidad marina: valoración, usos y perspectivas*. Editorial Universitaria, Santiago.

Llagostera, A., I. Kong y P. Iratchet. 1999. Análisis ictioarqueológico del sitio Chimba 13 (II Región, Chile). *Chungara* 29(2): 163-179.

Llagostera, A., R. Weisner, G. Castillo, M. Cervellino y M. Costa-Junquera. 2000. El complejo Huentelauquén bajo una perspectiva macroespacial y multidisciplinaria, En *Actas del XIV Congreso Nacional de Arqueología Chilena*, Tomo I, pp. 461-482. Contribución Arqueológica 5, Museo Regional de Atacama, Copiapó.

Lowenstein, T., M. Hein, A. Bobst, T. Jordan, T. Ku y S. Luo. 2003. An assessment of stratigraphic completeness in climate-sensitive closed-basin lake sediments: Salar de Atacama, Chile. *Journal of Sediment Research* 73: 91-104.

Loyola, R., L. Núñez, C. Aschero e I. Cartajena. 2017a. Tecnología lítica del Pleistoceno final y la colonización del Salar de Punta Negra (24,5° S), Desierto de Atacama. *Estudios Atacameños* 55: 5-34.

Loyola, R., I. Cartajena, L. Núñez y P. López. 2017b. Moving into an arid landscape: lithic technologies of the Pleistocene-Holocene transition in the high-altitude basins of Imilac and Punta Negra, Atacama Desert. *Quaternary International*: DOI //doi.org/10.1016/j.quaint.2017.10.010

Lynch, T. 1967a. The nature of the andean preceramic. *Occasional Papers of the Idaho State Museum* 21: 1-98.

Lynch, T. 1967b. Quishqui Puncu: a preceramic site in highland Peru. *Science* 158: 780783.

Lynch, T. 1971. Preceramic transhumance in the Callejón de Huaylas, Peru. *American Antiquity* 36: 139.

Lynch, T. 1973. Harvest timing, transhumance and the process of domestication. *American Anthropologist* 75: 1254-1259.

Lynch, T. 1975. Algunos problemas básicos del estadio de caza-recolección andina: transhumancia. *Estudios Atacameños* 3:9-11.

Lynch, T. 1986a. Un reconocimiento arqueológico en el Salar de Punta Negra, Segunda Región. *Chungara* 16-17: 75-88

Lynch, T. 1986b. Climate change and human settlement around the late Glacial Laguna de Punta Negra, northern Chile: the preliminary results. *Geoarchaeology* 1(2): 145-162.

Lynch, T. 1989. Regional interaction, transhumance, and verticality: archaeological use of zonal complementarity in Peru and Northern Chile. En *Multidisciplinary studies in andean anthropology*, V. Vitzthum (ed.), pp. 1-11. Michigan Discussions in Anthropology, Vol. 8, University of Michigan, Ann Arbor.

Lynch, T. 1990. Quaternary climate, environment, and human occupation of South Central Andes. *Geoarchaeology* 5(3): 199-228.

Lyman, R. 1994. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, Cambridge.

Maldonado, A., J. Betancourt, C. Latorre y C. Villagrán. 2005. Pollen analyses from a 50 000-yr rodent midden series in the southern Atacama Desert (25 30' S). *Journal of Quaternary Science* 20(5): 493-507.

Marsh, E., V. Cortegoso y S. Castro. 2016. Hunter-gatherer mobility decisions and synchronous climate change in the Southern Andes: the early and middle Holocene occupations of ARQ-18, San Juan, Argentina (29.5 S). *Quaternary International* 422: 66-80.

Martínez, G., M. Gutiérrez, P. Messineo, C. Kaufmann y D. Rafuse. 2016. Subsistence strategies in Argentina during the late Pleistocene and early Holocene. *Quaternary Science Reviews* 144: 51-65.

Meltzer, D. 2004. On possibilities, prospecting, and patterns. Thinking about a Pre-LGM human presence in the Americas. En *Entering America. northeast Asia and Beringia before the Last Glacial Maximum*, D. Madsen (ed.), pp-359-377. The University of Utah Press, Salt Lake City.

Meltzer, D. 2009. *First Peoples in a New World. Colonizing ice age America*. University of California, Berkeley.

Messerli, B., M. Grosjean, G. Bonani, A. Bürgi, M. Geyh, K. Graf, K. Ramseyer, H. Romero, U. Schotterer, H. Schreier y M. Vuille. 1993. Climate change and dynamics of natural resources in the Altiplano of Northern Chile during Late Glacial and Holocene times. First synthesis. *Mountain Research and Development* 13(2): 117-127

Moreno, A., S. Giralt, B. Valero-Garcés, A. Sáez, R. Bao, R. Prego, J. Pueyo, P. González-Sampériz y C. Taberner. 2007. A 14 kyr record of the tropical Andes: the Lago Chungará sequence (18°S, northern Chilean Altiplano). *Quaternary International* 161:4-21.

Moreno, A., C. Santoro y C. Latorre. 2008. Climate change and human occupation in the northernmost Chilean Altiplano over the last ca. 11500 cal. a BP. *Journal of Quaternary Science* 24(4): 373-382.

Moy, C., G. Seltzer, D. Rodbell y D. Anderson. 2002. Variability of El Niño/Southern Oscillation activity at millennial timescales during the Holocene epoch. *Nature* 420: 162-165.

Muscio, H. 2001. *Una revisión crítica del Arcaico surandino*. Facultad de Filosofía y Letras. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

Muñoz, I. y J. Chacama. 1993. Patrón de asentamiento y cronología de Acha 2. En *Acha-2 y los orígenes del poblamiento humano en Arica*, I. Muñoz, B. Arriaza y A. Aufderheide (eds.), pp. 21-46. Ediciones Universidad de Tarapacá, Arica.

Nami, H. 2003. Experimentos para explorar la secuencia de reducción Fell de la Patagonia Austral. *Magallania* 31: 107-138.

Nester, P., E. Gayó, C. Latorre, T. Jordan y N. Blanco. 2007. Perennial stream discharge in the hyperarid Atacama Desert of northern Chile during the latest Pleistocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 19724-19729.

Niemeyer, H. y V. Schiappacasse. 1977. Investigaciones de un sitio temprano de cazadores recolectores arcaicos en la desembocadura del valle de Camarones. *Actas del VII Congreso de Arqueología de Chile* Vol. 1: 115-118.

Núñez, L. 1975. Dinámica de grupos precerámicos en el perfil costa altiplano, Norte de Chile. *Estudios Atacameños* 3: 59-74.

Núñez, L. 1980a. Cazadores tempranos en los Andes meridionales. Evaluación cronológica de las industrias líticas del norte de Chile. *Boletín de Antropología Americana* 2: 87-120.

Núñez, L. 1980b. Hipótesis de movilidad trashumántica en la Puna de Atacama: quebrada de Tulan (nota preliminar). *Actas del V Congreso Nacional de Arqueología Argentina* Vol. 2: 19-46.

Núñez, L. 1983. *Paleoindio y Arcaico en Chile: diversidad, secuencia y proceso*. Series Monografías 3. Ediciones Cuicuilco, Ciudad de México.

Núñez, L. 1992. Ocupación Arcaica en la Puna de Atacama: secuencia, movilidad y cambio. En *Prehistoria sudamericana: nuevas perspectivas*, B. Meggers (ed.), pp. 283-307. Taraxacum, Washington D.C.

Núñez, L. y T. Dillehay 1995 [1979]. *Movilidad giratoria, armonía social y desarrollo en los Andes Meridionales. Patrones de tráfico e interacción económica*. Universidad del Norte, Antofagasta.

Núñez, L. y C. Moragas. 1977-78. Ocupación Arcaica Temprana en Tiliviche, norte de Chile, I Región. *Boletín Museo Regional de La Serena* 16: 53-76.

Núñez, L. y C. Santoro. 1989. Cazadores de la Puna Seca y Salada del Área Centro Sur Andina (Norte de Chile). *Estudios Atacameños* 9: 13-65

Núñez, L. y C. Santoro. 1990. Primeros poblamientos en el cono sur de América (XII-IX milenio AP). *Revista de Arqueología Americana* 1: 91-139.

Núñez, L. y C. Santoro. 2011. El tránsito Arcaico-Formativo en la Circumpuna y valles occidentales del centro sur andino: hacia los cambios Neolíticos. *Chungara* 43: 487-530.

Núñez, L. y M. Grosjean. 1994. Cambios ambientales Pleistoceno-Holocénicos: ocupación humana y uso de recursos en la Puna de Atacama (Norte de Chile). *Estudios Atacameños* 11: 7-20.

Núñez, L., M. Grosjean e I. Cartajena. 2002. Human occupations and climate change in the Puna de Atacama, Chile. *Science* 298: 821-824.

Núñez, L., M. Grosjean e I. Cartajena. 2001. Human dimensions of late Pleistocene/Holocene arid events in Southern South America. En *Interhemispheric Climate Linkages*, V. Markgraf (ed.), pp. 105-117. Academic Press, San Diego.

Núñez, L., M. Grosjean e I. Cartajena. 2005. *Ocupaciones humanas y paleoambientes en la Puna de Atacama*. Universidad Católica del Norte-Taraxacum, San Pedro de Atacama.

Núñez, L., D. Jackson, T. Dillehay, C. Santoro y C. Méndez. 2015. Cazadores recolectores tempranos y los primeros poblamientos en Chile hacia finales del Pleistoceno (ca. 13.000-10.000 años antes del presente). En *Prehistoria: Culturas de Chile*, C. Aldunate, F. Falabella, L. Sanhueza y M. Uribe (eds.), pp. 71-116. Editorial Universitaria, Santiago.

Olson, D. y E. Dinerstein, 2002. The Global 200: priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89(2): 199-224.

Ortlieb, L., G. Vargas y J. Saliége. 2011. Marine radiocarbon reservoir effect along the northern Chile-southern Peru coast (14-24°S) throughout the Holocene. *Quaternary Research* 75: 91-103.

Osorio, D. 2013. *Reevaluación del Arcaico Temprano en la Puna Seca: (~12.000 años cal. AP- 9.000 años cal. AP). Implicancias para el poblamiento inicial del Altiplano del Norte Grande de Chile*. Memoria optar al Título de Arqueóloga. Universidad de Chile, Santiago.

Paton, R. 1994. Speaking through stones: a study from northern Australia. *World Archaeology* 26(2): 172-184.

Placzek, C., J. Quade y P. Patchett. 2006. Geochronology and stratigraphy of late Pleistocene lake cycles on the southern Bolivian Altiplano: implications for causes of tropical climate change. *Geological Society of America Bulletin* 118: 515-532.

Placzek, C., J. Quade, J. Betancourt, P. Patchett, J. Rech, C. Latorre, A. Matmon, C. Holmgren y N. English. 2009. Climate in the Dry central Andes over geologic, millennial, and interannual timescales. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96: 386-397.

Politis, G. 1991. Fishtail projectile points in southern cone of South America: an overview. En *Clovis: origins and Adaptations*, R. Bonnicksen y K. Turnmire (eds.), pp. 287-301. Center for the Study of the First Americans Oregon.

Quade, J., J. Rech, J. Betancourt, C. Latorre, B. Quade, K. Rylander y T. Fisher. 2008. Paleowetlands and regional climate change in the Central Atacama Desert, Northern Chile. *Quaternary Research* 69(3): 343-360.

Rautman, A. 1993. Resource variability, risk, and the structure of social networks: an example from the prehistoric southwest. *American Antiquity* 58(3): 403-424.

Ravines, R. 1967. El abrigo de Caru y sus relaciones con otros sitios tempranos del sur de Perú. *Ñawpa Pacha* 5: 39-57.

Ravines, R. 1972. Secuencia y cambios en los artefactos líticos del sur de Perú. *Revista del Museo Nacional XXXVIII*: 133-184.

Rech, J., J. Quade y J. Betancourt. 2002. Late Quaternary paleohydrology of the Central Atacama Desert (lat 22-24°S), Chile. *Geological Society of America Bulletin* 114(3): 334-348.

Rech, J., J. Pigati, J. Quade y J. Betancourt. 2003. Re-evaluation of mid-Holocene deposits at Quebrada Puripica, northern Chile. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 194: 207-222.

Richardson, J. 1978. Early man on the Peruvian north coast, early maritime exploitation and Pleistocene and Holocene environment. En *Early Man in America from a Circumpacific Perspective*, L. Bryan (ed.), pp. 274-289. Occasional Papers No. 1 of the Department of Anthropology, University of Alberta, Edmonton.

Rick, T. 2002. Eolian processes, ground cover, and the archaeology of coastal dunes: a taphonomic case study from San Miguel Island, California, U.S.A. *Geoarchaeology: An International Journal* 17(8): 811-833.

Rockman, M. 2003. Knowledge and learning in the archaeology of colonization. En *Colonization of unfamiliar landscapes. The archaeology of adaptation*, M. Rockman y J. Steele (eds.), pp. 3-24, Routledge, Londres.

Rockman, M. y J. Steele. 2003. *Colonization of unfamiliar landscapes: the archaeology of adaptation*. Routledge, Londres.

Rodbell, D., G. Seltzer, D. Anderson, M. Abbott, D. Enfield y J. Newman. 1999. An 15,000 year record of El Niño-driven alluviation in southwestern Ecuador. *Science* 283: 516520.

Roosevelt, A., M. Lima Costa, C. Lopes Machado, M. Michab, N. Mercier, H. Valladas, J. Feathers, W. Barnett, M. Imazio Da Silveira, A. Henderson, J. Silva, B. Chernoff, D. Reese, J. Holman, N. Toth y K. Schick. 1996. Paleoindian cave dwellers in the Amazon: the peopling of the Americas. *Science* 272: 373-384.

Rothhammer, F. y T. Dillehy. 2009. The late Pleistocene colonization of South America: an interdisciplinary perspective. *Annals of Human Genetics* 73: 540-549.

Sáez, A., B. Valero-Garcés, A. Moreno, R. Bao, J. Pueyo, P. González-Sampériz, S. Giralt, C. Taberner, C. Herrera y R. Gibert. 2007. Lacustrine sedimentation in active volcanic settings: the Late Quaternary depositional evolution of Lake Chungará (Northern Chile). *Sedimentology* 54: 1191-1222.

Sáez, A., L. Godfrey, C. Herrera, G. Chong y J. Pueyo. 2016. Timing of wet episodes in Atacama Desert over the last 15 ka. The groundwater discharge deposits (GWD) from Domeyko range at 25°S. *Quaternary Science Reviews* 145: 82-93.

Sahlins, M. 1965. On the sociology of primitive exchange. En *The relevance of models for social anthropology*, M. Banton (ed.), pp. 139-236. Tavistock Publications, Londres.

Salazar, D., D. Jackson, J. Guendon, H. Salinas, D. Morata, V. Figueroa, G. Manríquez y V. Castro. 2011. Early evidence (ca. 12,000 BP) for iron oxide mining on the Pacific coast of South America. *Current Anthropology* 52: 463-475.

Salazar, D., P. Andrade, C. Borie, M. Escobar, V. Figueroa, C. Flores, L. Olguín y H. Salinas. 2013a. Nuevos sitios correspondientes al Complejo Cultural Huentelauquén en la costa de Taltal. *Taltalia* 6: 9-19.

Salazar, D., H. Salinas, J. Guendón, D. Jackson y V. Figueroa. 2013b. Hunter-gathererfisher mining during the archaic period in coastal northern Chile. En *Mining and quarrying in the ancient Andes: sociopolitical, economic and symbolic dimensions*, K. Vaughn y N. Tripevich (eds.), pp. 137-156. Springer, Nueva York.

Salazar, D., V. Figueroa, P. Andrade, H. Salinas, X. Power, S. Rebolledo, S. Parra, H. Orellana y J. Urrea. 2015. Cronología y organización económica de las poblaciones arcaicas de la costa de Taltal. *Estudios Atacameños* 50: 7-46.

Salazar, D., C. Arenas, P. Andrade, L. Olgún, J. Torres, C. Flores, G. Vargas, S. Rebolledo, C. Borie, C. Sandoval, C. Silva, A. Delgado, A. Delgado, N. Lira y C. Robles. 2017. From the use of space to territorialisation during the Early Holocene in Taltal, coastal Atacama Desert, Chile. *Quaternary International* (En Prensa): 1-17.

Salemme, M. y L. Miotti. 2003. South America: long and winding roads for the first americans at the Pleistocene/Holocene transition. *Quaternary International* 109-110: 1-179.

Salinas, H., D. Salazar, J. Guendon, V. Figueroa y G. Manríquez. 2012. Tecnología lítica minera del Período Arcaico en Quebrada San Ramón, Taltal (II Región de Antofagasta). En *Actas del XVIII Congreso Nacional de Arqueología Chilena*, Sociedad Chilena de Arqueología (ed.), pp. 183-196. Gráfica LOM, Santiago.

Sandweiss, D. 2008. Early fishing societies in western south America. En *Handbook of South American Archaeology*, H. Silverman y W. Isbell (eds.), pp. 145-157. Springer, Nueva York.

Sandweiss, D. 2015. Comentario 2: Con lo mínimo: los debates sobre el poblamiento de América del Sur. Foro de discusión. *Intersecciones en Antropología* 16: 19-21.

Santoro, C. y J. Chacama. 1984. Secuencia de asentamientos precerámicos del extremo norte de Chile. *Estudios Atacameños* 7: 75-84.

Santoro, C. y L. Núñez. 1987. Hunters of the Dry Puna and and the Salt Puna in northern Chile. *Andean Past* 1: 57-109.

Santoro, C. y C. Latorre. 2009. Propuesta metodológica interdisciplinaria para poblamientos humanos Pleistoceno Tardío/Holoceno Temprano, Precordillera de Arica, Desierto de Atacama Norte. *Andes* 7: 11-35.

Santoro, C., V. Standen, B. Arriaza y T. Dillehay. 2005. Archaic funerary pattern or postdepositional alteration? The Patapatane burial in the higlands of South Central Andes. *Latin American Antiquity* 16: 329-346.

Santoro, C., C. Latorre, C. Salas, D. Osorio, P. Ugalde, D. Jackson y E. Gayó. 2011a. Ocupación Humana pleistocénica en el Desierto de Atacama. Primeros resultados de la aplicación de un modelo predictivo interdisciplinario. *Chungara* 43: 353-366.

Santoro, C., D. Osorio, V. Standen, K. Herrera, E. Gayó, F. Rothhammer y C. Latorre. 2011b. Ocupaciones humanas tempranas y condiciones paleoambientales en el Desierto de Atacama durante la transición Pleistoceno-Holoceno. *Boletín de Arqueología PUCP* 15: 295-314.

Schiappacasse, V. y H. Niemeyer. 1975. Apuntes para el estudio de la trashumancia en el valle de Camarones (Prov. de Tarapacá), Chile. *Estudios Atacameños* 3: 53-57.

Schiappacasse, V. y H. Niemeyer. 1984. *Descripción y análisis interpretativo de un sitio Arcaico Temprano en la Quebrada de Camarones*. Museo Nacional de Historia Natural, Santiago.

Schiffer, M. 1987. *Formation processes of the archaeological record*. University of New Mexico Press, Albuquerque.

Shigesada, N. y K. Kawasaki. 1997. *Biological invasions: theory and practice*. Oxford University Press, Oxford.

Service, E. 1975. *Origins of the state and civilization: the process of cultural evolution*. W.W. Norton & Company, Nueva York.

Sierralta, 2015. *Función, uso y selección de materias primas en el Desierto de Atacama: el caso de los salares de Punta Negra e Imilac*. Memoria para optar al título de Arqueólogo, Universidad de Chile, Santiago.

Sinclair, C. 1985. Dos fechas radiocarbónicas del Alero Chulqui, río Toconce: noticia y comentario. *Chungara* 14: 71-79.

Smith, M. 2013. *The Archaeology of Australia's deserts*. Cambridge University Press, Nueva York.

Smith, M., P. Veth, P. Hiscock y L. Wallis. 2005. Global deserts in perspective. En *Desert peoples: archaeological perspectives*, P. Veth, M. Smith y P. Hiscock (eds.), pp. 1-13. Blackwell, Oxford.

Standen, V. 1997. Temprana complejidad funeraria en la cultura Chinchorro: Norte de Chile. *Latin American Antiquity* 8: 134-156.

Standen, V. y C. Santoro. 2004. Patrón funerario Arcaico Temprano del sitio Acha-3 y su relación con Chinchorro: cazadores, pescadores y recolectores de la costa norte de Chile. *Latin American Antiquity* 15(1): 89-109.

Standen, V., C. Santoro y B. Arriaza. 2004. Síntesis y propuesta para el Período Arcaico en la costa del extremo norte de Chile, *Chungara* 36, Suplemento Especial: 201-212.

Steele, J. y M. Rockman. 2003. Where do we go from here? Modelling the decision making process during exploratory dispersal. En *Colonization of unfamiliar landscapes: the Archaeology of adaptation*, M Rockman y J Steele (eds.), pp. 130-143. Routledge, Londres.

Suárez, R. 2003. Paleoindian components of northern Uruguay: New data on early human occupations of the late Pleistocene and early Holocene. En *Where the south winds blow: ancient evidence of paleo South Americans*, L. Miotti, M. Salemne y N. Flegenheimer (eds.), pp. 29-36. Center for the Study of the First Americans, Texas.

Sylvestre, F., M. Servant, S. Servant-Vildary, C. Causse, M. Fournier y J. Ybert. 1999. Lakelevel chronology on the Southern Bolivian Altiplano (18°-23°S) during late-Glacial time and the early Holocene. *Quaternary Research* 51: 54-66.

Todd, J., T. Dillehay, J. Erlandson, R. Klein y T. Rick. 2017. Finding the first americans. *Science* 358(6363): 592-594.

Ugalde, P. 2009. *Evaluación de meteorizaciones diferenciales en instrumentos líticos de sitios superficiales del área quebrada Chacarilla, Región de Tarapacá, Chile*. Memoria para optar al título profesional de Arqueóloga, Universidad de Chile. Santiago.

Ugalde, P., C. Salas, C. Latorre, D. Osorio, D. Jackson y C. Santoro. 2012. Poblamiento temprano del Norte de Chile (18-25° S): estudio interdisciplinario arqueológico y paleoambiental. En *Actas del XVIII Congreso Nacional de Arqueología Chilena*, Sociedad Chilena de Arqueología (ed.), pp. 197-206 Gráfica LOM, Santiago.

Ugalde, P., C. Santoro, E. Gayó, C. Latorre, S. Maldonado, R. De Pol-Holz, y D. Jackson. 2015. How do surficial lithic assemblages weather in arid environments? a case study from the Atacama Desert, Northern Chile. *Geoarchaeology* 30(4): 352-368.

Uhle, M. 1916. *Sobre la estación Paleolítica de Taltal, una carta y un informe*. Publicación del Museo de Etnología y Antropología de Chile, Vol. 1. Imprenta Universo, Santiago.

Valero-Garcés, B., M. Grosjean, A. Schwalb, M. Geyh, B. Messerli y K. Kelts. 1996. Late Holocene environmental change in the Atacama Altiplano: limnogeology of Laguna Miscanti, Chile. *Journal of Paleolimnology* 16: 1-21.

Vargas, G., J. Rutllant y L. Ortlieb. 2006. ENSO tropical-extratropical climate teleconnections and mechanisms for Holocene debris flows along the hyperarid coast of western South America (17°-24°S). *Earth and Planetary Science Letters* 249: 467-483.

Veth, P., M. Smith y P. Hiscock. 2005. *Desert peoples. Archaeological perspectives*. Blackwell, Oxford.

Veth, P., A. Williams y A. Paterson. 2014. Australian deserts: extreme environments in archaeology state of knowledge and current debates. *Encyclopedia of Global Archaeology* 1: 654-665.

Villagrán, C., J. Armesto y M. Arroyo. 1981. Vegetation in a high Andean transect between Turi and Cerro León in Northern Chile. *Vegetatio* 48: 3-16.

Weisner, R. 1969. Un conchal precerámico en la bahía El Teniente y sus correlaciones con la cultura Huentelauquén. En *Actas del V. Congreso Nacional de Arqueología Chilena*, 221-225, Dirección de Bibliotecas, Archivos y Museos, Santiago.

Weisner, R., A. Llagostera, G. Castillo y M. Cervellino. 2000. El sitio arqueológico Huentelauquén en el contexto del Arcaico Temprano de la porción sur del Semiárido de Chile. *Contribución Arqueológica* 5: 579-620.

Yacobaccio, H., M. Catá, M. Morales, D. Joly, M. Cáceres, B. Oxman y C. Samec. 2005. Ocupaciones Humanas Tempranas en la Puna de Atacama: el Alero Hornillos 2, Susques (Jujuy). En *Artefactos líticos, movilidad y funcionalidad de sitios en Sudamérica. Problemas y perspectivas*, P. Escola y S. Hocsman (eds.), pp. 1-9. British Archaeological Reports, Oxford.

CAPÍTULO XIV



REFLEXIONES FINALES

Patricio López Mendoza

Para abordar las palabras finales, consideramos necesario discutir algunos puntos que no fueron abordados en su totalidad en los capítulos previos y que consideramos esenciales para generar un panorama más completo de los animales extintos y de la arqueología de fines del Pleistoceno en el área de estudio. Un primer punto es el origen de los taxa registrados para Calama y en general para el Desierto de Atacama, mientras que en un segundo punto se discutirán las posibles asociaciones de los últimos vestigios de fauna extinta con las primeras poblaciones humanas que arribaron al área de estudio.

El origen de las faunas del Pleistoceno de Calama

Ya en 1893, Philippi planteaba las similitudes entre los mamíferos pleistocénidos del norte chileno con las evidencias de Perú y Bolivia (Philippi 1893), mientras que en 1927, Oliver planteaba a Tarija como el posible origen de las faunas pleistocénicas chilenas, arribando hasta Ulloma siguiendo el curso del río Desaguadero (Oliver 1927). Asimismo, Casamiquela (1969) señaló que Chile, Perú y Bolivia conformaban una sola zona zoogeográfica durante el Pleistoceno. Este mismo investigador, ratificó esta posición al señalar que el actual territorio de Bolivia, con sus depósitos de fósiles de Tarija y Ulloma corresponde al origen de las faunas del norte de Chile (Casamiquela 1999). Los estudios posteriores basan las relaciones entre las faunas chilenas y el resto del cono sur de Sudamérica a través de las rutas de dispersión y a partir de las afinidades taxonómicas del registro. Por ejemplo, Alberdi y Frassinetti (2000) por medio de la revisión de los équidos fósiles de Chile señalan que estos tendrían una dispersión similar a los Gomphoteriidae. En el caso de *Hippidion saldiasi*, "podría explicarse su origen a partir de *Hippidion devillei* cuya dispersión a través de la Cordillera de los Andes explicaría su llegada a la Patagonia, tanto chilena como argentina" (Alberdi y Frassinetti 2000: 289). Especies como *Equus (Amerhippus) andium* tendría como vía migratoria de la cordillera hacia el sur procedente de Ecuador (Alberdi y Frassinetti 2000). En su revisión sistemática de los Gomphoteriidae registrados en territorio chileno, Frassinetti y Alberdi (2000) señalan para el género *Cuvieronius* desplazamientos por la cordillera llegando hasta Monte Verde en la Región de Los Lagos. Estos animales tienen un posible origen en las poblaciones de *Cuvieronius* del Pleistoceno medio de Tarija, siguiendo el río Desaguadero hasta llegar a Ulloma y posteriormente transitando hacia el norte como vía migratoria (Frassinetti y Alberdi 2000). Una segunda vía migratoria sugerida por los(as) autores(as) es por medio de la Cordillera de los Andes desde Ecuador, similar a la ruta de *Equus (Amerhippus) andium* antes referida (Frassinetti y Alberdi 2000).

Un estudio de perfil más paleográfico fue el realizado por Moreno *et al.* (1994). En este estudio se ratifican las relaciones taxonómicas directas (al menos a nivel de género) entre las faunas de los núcleos norte y central de Chile con los registros de Perú y Bolivia. La presencia de especies como *Megatherium medinae* en el norte chileno se puede explicar por la migración desde el suroeste de faunas tropicales andinas hacia el norte (Moreno *et al.* 1994). El uso de corredores en esta migración fue clave para superar grandes barreras como el Desierto de Atacama. Uno de estos corredores sería el que se encuentra en el flanco occidental de los Andes, particularmente el borde los salares entre los 18° y 29° latitud Sur, en base a la presencia de paleolagos que permitieron sustentar poblaciones de megaherbívoros (Moreno *et al.* 1994). Esta migración pudo continuar bajando por los valles transversales a la altura de los 27° latitud Sur, valles que conectan los Andes con las tierras bajas (Moreno *et al.* 1994).

Los salares durante el Pleistoceno fueron lagos alimentados por aguas provenientes de la zona cordillerana asociada al aumento de los deshielos y/o precipitaciones durante las glaciaciones, y a un incremento del agua subterránea, lo que pudo favorecer además el crecimiento de plantas como *Prosopis*, *Schinus*, *Geoffroea* en tierras más bajas y el crecimiento de bofedales en las tierras altas (Moreno *et al.* 1994). Estos antecedentes, coherentes en parte con los datos paleoambientales actuales, apuntan a dirigir los esfuerzos en estas áreas para entender de mejor manera la dispersión de las faunas pleistocénicas, considerando además sistemas de cuencas más bajas como la de Chiu Chiu-Calama conectadas a las tierras altas a partir de sistemas fluviales como el Loa. Curiosamente, en las tierras altas asociadas a los salares poseen sólidas evidencias, aunque sin registros de megaherbívoros extintos asociados, aspecto que discutiremos a continuación.

Relaciones fauna extinta y humanos en el Desierto de Atacama: la falta de evidencias

Como señalan Jackson y colaboradores (2004), las evidencias tempranas de ocupaciones humanas en el territorio del Norte de Chile son relativamente sincrónicas con las ocupaciones de cazadores de megaherbívoros de la cuenca de Taguatagua o del Norte Semiárido chileno. Esta sincronía plantea entonces, la interrogante de la carencia de sitios con restos de evidencias de mamíferos extintos en sincronía o siendo explotados y consumidos por las poblaciones humanas durante el Pleistoceno final. De la totalidad de los sitios registrados en el Desierto de Atacama, tanto en salares, costa, paleocuencas en general o refugios rocosos, en tan sólo uno se ha reconocido un fragmento asignado tentativamente a un taxa actualmente desaparecido. El sitio Tuina-5 (2.800 msnm), un pequeño abrigo rocoso ubicado en la serranía homónima al este de la actual ciudad de Calama presenta tres estratos culturales, siendo el más antiguo el denominado IV con fechas cercanas a los 10.100 y 9.800 años antes de presente (Núñez *et al.* 2002). Dentro del registro faunístico asociado a huesos de especies modernas (p.ej. camélidos) se recobró un fragmento de sacro asignado a Equidae indeterminado.

Sobre las causas que se pueden hipotetizar a partir de esta escasez de evidencias de animales extintos en sitios arqueológicos podemos mencionar: (1) una baja ostensible de megaherbívoros y carnívoros hacia la llegada de las primeras poblaciones humanas a la zona iniciada siglos antes, (2) decisiones y estrategias culturales orientadas a la caza de animales como el guanaco y/o la vicuña, mayores en número, más predecibles y que aportan un mayor retorno alimenticio, (3) eventos de extinción propiciadas por un poblamiento humano iniciado antes de las fechas conocidas, (4) decisiones culturales no asociadas con la alimentación sino de corte más simbólico como *tabúes* relacionadas a la caza y al consumo de animales *no permitidos*, (5) problemas asociados a las dataciones radiométricas que se traslapan falsamente a los últimos registros de fauna extinta en territorio chileno, (6) depósitos finipleistocénicos que presentan historias tafonómicas complejas, las que no permiten una buena conservación de las evidencias fósiles, (7) incapacidad por la fragmentación o mala conservación de los fósiles para identificar un taxón extinto recuperado de un sitio arqueológico, y (8) un fenómeno netamente aleatorio, en donde lo excavado hasta la fecha no representa el panorama real de las ocupaciones finipleistocénicas.

En relación con estos escenarios, la información paleoambiental en la zona proviene de sedimentos de lagos y salares de la Puna de Atacama o bien de fecas de roedores que acumulan rastros de vegetales consumidos durante miles tal como se detalló en el capítulo anterior (Grosjean 1994, Grosjean y Núñez 1994, Grosjean *et al.* 1995, Valero-Garcés *et al.* 1996, Geyh *et al.* 1999, Latorre *et al.* 2002). Recapitulando los datos discutidos previamente, los archivos ambientales del Pleistoceno tardío y del Holoceno temprano indican condiciones más húmedas que las actuales, con precipitaciones anuales que habrían alcanzado cantidades tres veces más grandes (Grosjean 1994). Otras investigaciones señalan un periodo de mayor humedad entre los 12.800 a 8.100 años antes de presente (Rech *et al.* 2002), mientras que la información limnológica de los niveles lacustres apuntan a un proceso de transgresión iniciado después de los 13.000 años y retrocediendo hacia los 8.000 años antes del presente. Cabe destacar, además, que entre los 22° a 24° latitud S, y a altitudes que van entre los 2.400 a 3.100 msnm acontecieron eventos de mayor humedad entre los 13.500 a 9.200 años antes del presente, con una mayor presencia de pastos, lo que contrasta con el actual paisaje desértico (Latorre *et al.* 2002). Tales antecedentes describen un escenario favorable para los megaherbívoros con extensiones de forraje y fuentes de agua adecuadas al menos entre los 13.500 a 9.200 años antes del presente.

En cuanto a las causas culturales, se ha planteado que la caza de grandes animales a lo largo de la evolución de nuestra especie se sustenta en la premisa de que presas de mayor tamaño son más beneficiosas y eficientes en relación con el retorno alimenticio que estos animales entregan (ver Surovell y Waguespack 2009 y bibliografía allí citada). No obstante, estudios recientes, basados en datos etnográficos y etnoarqueológicos de tipo cuantitativos sobre el costo y beneficio en

la caza de animales de grandes dimensiones (p.ej. elefantes africanos), reflejan que esta premisa no es del todo acertada, puesto que esta caza resulta menos eficiente en comparación a la adquisición de animales pequeños (Lupo y Schmitt 2016). La caza de animales de gran talla, por tanto, no necesariamente se apega a su rentabilidad económica, sino que más bien está ligada a otros beneficios, como, por ejemplo, al estatus social dentro de una banda de cazadores.

En base a esta premisa y ante la pregunta de que, si la ausencia de restos de megafaunas en sitios finipleistocénicos del Desierto de Atacama obedece a factores más bien culturales, debemos considerar si el espectro de faunas para los paisajes explorados y colonizados inicialmente por las poblaciones humanas contemplaban también faunas superiores en tamaño y peso al actual guanaco. A decir por las evidencias de Tuina-5, al menos grupos de caballos pululaban en el área, aunque transitamos a un nuevo problema. La ausencia de un fechado directo en el sacro de équido de Tuina-5 trae a colación la dificultad en la evaluación de la real coexistencia entre megaherbívoros y seres humanos durante el Pleistoceno y la complejidad de los procesos de formación de los yacimientos paleontológicos y sitios arqueológicos.

La carencia de dataciones directas para la fauna pleistocénica del Desierto de Atacama trae consigo la escasa factibilidad de establecer comparaciones con fechados obtenidos para eventos de ocupación humana como carbón antropogénico, desechos de comidas, o evidencias claramente asociadas a estas ocupaciones. El concepto de *fecha taxón* se condice con la idea de obtener una datación radiométrica a partir de los huesos, piel, excremento, uñas u otras evidencias de una especie determinada (Borrero 1997). Unas pocas muestras de megafauna han sido datadas directamente en el Desierto de Atacama, entre las que se encuentra las de *Hippidion* de Betecsa-1 ya discutidas anteriormente y una segunda muestra obtenida sobre un hueso del mismo género registrado en el Salar de Surire (Putre, Región de Arica y Parinacota) que aportó una fecha cercana a los 11.000 años antes del presente (Villavicencio 2016). Lo interesante para la fecha taxón de Surire (4.245 msnm) es que es relativamente contemporánea a las ocupaciones paleoindias del Salar de Punta Negra en donde el registro osteofaunístico se encuentra en muy mal estado de preservación y fue asignado a restos de camélidos como guanacos y vicuñas.

La baja tasa de depositación en áreas como el Salar de Punta Negra fomenta el deterioro de los huesos o su nula conservación, sobre todo en las antiguas playas de salares utilizadas por los primeros grupos humanos asentados en la zona. Por lo mismo, las expectativas de registro en estos bordes de playas son mínimas en cuanto a la preservación de fósiles debido a que las tasas de depositación y los efectos de la erosión en estos sectores no permiten una buena preservación. De esta manera, los esfuerzos deben centrarse en sectores asociados a las antiguas cuencas que permitan una preservación como refugios rocosos o bordes de cuenca con tasas de

depositación más altas. En este sentido, el estudio tafonómico de las evidencias fósiles, a futuro será clave para entender integralmente los paisajes finipleistocénicos que sirvieron de escenarios para las primeras incursiones humanas en el Desierto de Atacama.

Palabras finales

La presente obra deja muchos temas sin abordar. Al inicio de este libro, señalamos que una obra que tiene por objetivo el recopilar o aspirar a un estado del arte de evidencias tan frágiles como las paleontológicas y arqueológicas, nace incompleta. La conformación de los paisajes tafonómicos de los sitios estudiados es una de las problemáticas que no abordamos en estas páginas. Calama a nivel tafonómico y paleoecológico es realmente interesante, porque carecemos, salvo el registro de cánido de Ojo de Opache, de restos fósiles de grandes carnívoros. Felinos como cánidos son agentes tafonómicos claves al acumular, romper, *marcar* y movilizar huesos. Sin embargo, la tendencia en los sitios estudiados es más bien de muertes masivas como en el caso de Kamac Mayu y Ojo de Opache depositadas en canales cársticos estrechos y que sirvieron como verdaderas trampas naturales, o bien a muertes naturales no explicadas por la acción de agentes externos como en Betecsa-1 y en el yacimiento de Yalquincha.

En base a este último punto, nuestros esfuerzos en los últimos años se han enfocado en estos ambientes de depositación obteniendo resultados positivos, identificando diversos puntos de interés paleontológico no detallados en este libro a la espera de un mejor diagnóstico. Este proceso requiere de orden y de todos los miembros de la comunidad comprometidos con su pasado reciente y remoto. El continuar explorando y resguardando las inagotables páginas de la historia del Desierto de Atacama, es y será tarea de todos(as).

Bibliografía

Alberdi, M.T. y D. Frassinetti. 2000. Presencia de *Hippidon* y *Equus* (*Amerhippus*) (Mammalia, Perissodactyla) y su distribución en el Pleistoceno Superior de Chile. *Estudios Geológicos* 56: 279-290.

Borrero, L. 1997. La extinción de la megafauna en la Patagonia. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas* 25: 89-102.

Casamiquela, R. 1969. Enumeración crítica de los mamíferos continentales pleistocenos de Chile. *Rehue* 2: 143-172.

Casamiquela, R. 1999. The Pleistocene vertebrate record of Chile. *Quaternary of South America & Antarctic Peninsula* 7: 91-107.

Geyh, M., M. Grosjean, L. Núñez y U. Schotterer. 1999. Radiocarbon reservoir effect and the timing of the Late-Glacial/Early Holocene humid phase in the Atacama Desert. *Quaternary Research* 52: 143-153.

Grosjean, M. 1994. Paleohydrology of Laguna Lejía (north Chilean Altiplano) and climatic implications for lateglacial times. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 109: 89-100.

Grosjean, M. y L. Núñez. 1994. Lateglacial, early and middle Holocene environments, human occupation and resource use in the Atacama (Northern Chile). *Geoarchaeology* 9: 271-286.

Grosjean, M., B. Messerli, B. Ammann, M. Geyh, K. Graf, B. Jenny, K. Kammer, L. Núñez, H. Schreier, U. Schotterer, A. Schwalb, B. Valero-Garcés y M. Vuille. 1995. Holocene environmental changes in the Atacama Altiplano and paleoclimatic implications. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines*, 24(3): 585-94.

Jackson, D., C. Méndez y P. de Souza. 2004. Poblamiento Paleoindio en el norte-centro de Chile: evidencias, problemas y perspectivas de estudio. *Complutum* 15: 165-176.

Latorre, C., J. Betancourt, K. Rylander y J. Quade. 2002. Vegetation invasions into absolute desert: a 45 k.y. rodent midden record from the Calama-Salar de Atacama basins, northern Chile (lat. 22-24°S). *Geological Society of America Bulletin* 114(2): 349-366.

Lupo, K. y D. Scmitt. 2016. When bigger is not better: the economics of hunting megafauna and its implications for Plio-Pleistocene hunter-gatherers. *Journal of Anthropological Archaeology* 44: 185-197.

Moreno, P., C. Villagrán, P. Marquet y L.G. Marshall. 1994. Quaternary paleobiogeography of northern and central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 487-502.

Núñez, L. M. Grosjean e I. Cartajena. 2002. Human occupations and climate change in the Puna de Atacama, Chile. *Science* 298: 821-824.

Oliver, C. 1927. Las condiciones biológicas de la fauna vertebrada de Chile en la era cenozoica. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 1: 68-79.

Philippi, R. 1893. Vorläufige nachricht iibet fossile Säugethierknochen von Ulloma, Bolivia. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 45: 87-96.

Rech, J., J. Quade y J. Betancourt. 2002. Late Quaternary paleohydrology of the central Atacama Desert (lat. 22-24°S), Chile. *Geological Society of America Bulletin* 114(2): 334-348.

Surovell, T. y N. Waguenspack. 2009. Human prey choice in the Late Pleistocene a its relation to megafaunal extinctions. En *American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene*, G. Haynes (ed.), pp. 77-105. Springer, Dordecht.

Valero-Garcés, B., M. Grosjean, A. Schwalb, M. Geyh, B. Messerli y K. Kelst. 1996. Limnology of Laguna Miscanti: evidence for mid to late Holocene moisture changes in the Atacama Altiplano (northern Chile). *Journal of Paleolimnology* 16: 1-21.

Villavicencio, N. 2016. *Late Quaternary megafaunal extinctions in South America: chronology, environmental changes and human impacts at regional scales*. Tesis Doctoral, University of California, Berkeley.

GLOSARIO

ADN Mitocondrial (ADNmt): El genoma mitocondrial es el material genético de las mitocondrias, las cuales producen energía para las células. Corresponde además a un material genético circular cerrado de doble cadena.

Andesita: Roca ígnea (volcánica) compuesta principalmente por minerales como plagioclasas, anfíboles y piroxeno. Secundariamente puede presentar cuarzo y biotita.

Areniscas: Roca sedimentaria detrítica formada principalmente por granos de tamaño arena (0,063 y 2 mm).

Bilofodonte: La palabra lofodonte se refiere a la cualidad de aquellas piezas dentarias que tienen una cresta conocida como lofo o lófidio que unen dos o más cúspides de un molar. Cuando los molares tienen dos lofos transversales se denominan bilofodontes.

Biocronología: Área de la Paleontología que estudia la edad de las entidades paleobiológicas, su ordenación temporal y la datación de eventos bióticos del pasado. Está relacionada directamente con la Bioestratigrafía.

Biozona: Depósito sedimentario que se caracteriza por la presencia de fósiles de un determinado taxón o varios taxones.

Blitzkrieg: El concepto *Blitzkrieg* del alemán *guerra relámpago* es el nombre asociado a la táctica militar que enfatiza un bombardeo y luego el uso de tropas que invaden y atacan con velocidad sobre el territorio enemigo.

Bonaerense: Edad mamífero de América del Sur cuyo límite inferior se sitúa en los 0.4 millones de años, mientras que su límite superior se ubica en los 0.126 millones de años. El taxón guía de esta edad corresponde *Megatherium americanum*.

Braquignato: De rostro corto.

Calibraciones: Se realizan calibraciones a las determinaciones de edad de radiocarbono a años de calendario. La diferencia a corto plazo entre las dos fechas es causada por fluctuaciones en la modulación heliomagnética de la radiación cósmica galáctica y, más recientemente, por la combustión de combustibles fósiles y los ensayos de dispositivos nucleares a gran escala. Los parámetros usados para las correcciones se han obtenido a partir de dataciones por radiocarbono precisas de cientos de muestras tomadas de anillos de árboles de edad conocida.

Caliza: Roca sedimentaria química compuesta principalmente por carbonatos de calcio (CaCO_3).

Cenozoico: La era Cenozoica (del griego *jainos* o nuevo y *zoion* o animal, era de los animales nuevos) o Terciaria es la última de las tres en que se divide el eón Fanerozoico. Va desde comienzos del Paleoceno (hace aproximadamente 66,5 millones de años) hasta la actualidad. Se distinguen dos periodos: el Paleógeno y el Neógeno, el primero dividido en Paleoceno, Eoceno y Oligoceno, y el segundo en Mioceno, Plioceno, Pleistoceno y Holoceno.

Cf., cfr., confer (comparar con): Significa parecida a, ya que no se puede afirmar con seguridad si pertenece a una determinada especie o género.

Clado: Agrupación que contiene un antepasado común y todos los descendientes (vivos y extintos) de ese antepasado.

Coevolución: Concepto que describe los casos en que dos o más especies influyen mutuamente en su evolución. Por ejemplo, un cambio de forma en una planta podría afectar directamente a la forma de un herbívoro.

Conglomerado: Roca sedimentaria detrítica formada principalmente por fragmentos de roca (clastos) redondeados de tamaño grava (>2 mm).

Cordillera de la Costa: Corresponde a un cordón montañoso dispuesto en sentido norte-sur, que se extiende por más de 3.000 km entre la región de Arica y Parinacota y la Península de Taitao, en la región de Aysén. Está ubicada entre las Planicies Litorales, por el oeste y la Depresión Intermedia por el este. Su cota máxima alcanza 3.100 msnm aproximadamente, siendo de mucho menor altura que la Cordillera de los Andes.

Coronoide o proceso coronoide: Saliente localizada en la mandíbula de forma triangular delgada, cuyo tamaño y forma es variable dependiendo de la especie.

Datación radiométrica: Procedimiento técnico utilizado para determinar la edad absoluta de rocas, minerales y restos fósiles. Esto se logra a partir de isótopos radioactivos, los que se basan en las series de desintegración de isótopos con tasas constantes de desintegración radioactiva. Algunos métodos de datación radiométrica corresponden a Rubidio-Estroncio, Potasio-Argón, Berilio 10, Uranio-Plomo, Samario-Neodimio, Carbono 14, entre otros.

Depocentro: Zona más profunda dentro de una cuenca sedimentaria. En el depocentro la unidad estratigráfica alcanza su máximo espesor.

Detritos: Fragmentos de roca no consolidados producidos por procesos de meteorización, erosión y transporte sedimentario.

Diáfisis: Parte central o cuerpo de los huesos largos.

Diatomitas: Roca sedimentaria de tipo silíceo formada por fósiles microscópicos de diatomeas. Estas diatomeas corresponden a algas unicelulares que secretan un esqueleto silíceo llamado frústula.

Dicotiledónea: Clase de plantas fanerógamas angiospermas. Los embriones de las semillas poseen dos cotiledones u hojas iniciales que se encuentran en el germen de la semilla.

Dimorfismo sexual: Conjunto de diferencias fisiológicas y morfológicas entre los dos sexos de una misma especie y que están representadas en distintos grados.

Discordancia: Discontinuidad estratigráfica entre estratos sub y suprayacentes que evidencia un cambio en las condiciones de depositación entre ambas capas.

Dolicognato: De rostro largo.

Efecto Suess: Fenómeno producido por la combustión de petróleo, que incrementa la proporción de ^{12}C en la atmósfera.

Endorreica: Cuenca de carácter cerrada cuyas corrientes de agua no desembocan en el mar. Se conocen también con el nombre de sistemas de drenaje interno.

Ensenadense: Edad mamífero de América del Sur cuyo límite inferior se sitúa en los 1.2 millones de años, mientras que su límite superior se ubica en los 0.4 millones de años. El taxón guía de esta edad corresponde *Mesotherium cristatum*.

Eólico: Producido por acción del viento.

Eoceno: Es una división de la escala temporal geológica que pertenece al periodo Paleógeno. Dentro de este periodo, el Eoceno sigue al Paleoceno y precede al Oligoceno y comienza hace unos 56 millones de años y termina hace unos 34 millones de años.

Espiráculo: Orificio respiratorio de algunos animales, como la ballena y el delfín.

Esqueleto apendicular: Sección del esqueleto formado por las clavículas, escápulas, húmeros, radios, ulnas, carpos, metacarpos, falanges delanteras, pelvis, fémur, tibia, fíbula, tarsos, metatarsos y falanges traseras.

Esqueleto axial: Sección del esqueleto conformado por el cráneo, el esternón, la columna vertebral y las costillas.

Estenoica: Las especies estenoicas son aquellas que presentan límites de tolerancia estrechos, aunque en condiciones óptimas, el número de individuos puede llegar a ser alto. Estas especies tienden a ser individuos con una tasa de natalidad baja, entregando a sus crías un cuidado hasta alcanzar la edad adulta (*k estrategias*).

Estratos: Capas de sedimentos de espesor más o menos uniforme depositadas mayoritariamente en sentido horizontal, separados por otras capas por superficies de estratificación.

Etnoarqueología: Disciplina que estudia a sociedades preindustriales actuales con el fin de generar expectativas e interpretaciones en el registro arqueológico.

Exorreico: Curso de agua que vierte su contenido en una desembocadura.

Fangolitas: Roca sedimentaria detrítica formada principalmente por granos de tamaño limo (0,0039 y 0,063 mm) y/o arcilla (<0,0039 mm).

Filogenia: Ciencia que estudia las relaciones evolutivas entre las distintas especies, reconstruyendo la historia de su diversificación (filogénesis) desde el origen de la vida en el planeta hasta la actualidad. Aporta, además, las bases para la clasificación de los organismos.

Flujo piroclástico: Mezcla de gases volcánicos, aire y fragmentos volcánicos que desciende desde el cráter por las laderas del volcán.

Fluvial: Depósitos y relieves creados por ríos y arroyos.

Foraminíferos: Los foraminíferos son protistas ameboides marinos y de agua dulce. Se caracterizan por un esqueleto o concha conformada por una o varias cámaras conectadas entre sí.

Hipsodonte: Dientes molares de corona alta, con crestas muy complejas y replegadas.

Holoceno: Último periodo de la era Cenozoica. Va desde el final del Pleistoceno (hace aproximadamente 11.500 años) hasta la actualidad. Su nombre proviene del griego *holos* (entero, completo) y *kainos* (nuevo, moderno). El Holoceno comienza con la retirada de los últimos glaciares.

Ignimbrita: Depósitos volcánicos asociados a flujos piroclásticos (ver flujo piroclástico).

Limolitas: Roca sedimentaria detrítica formada principalmente por granos de tamaño limo (0,0039 y 0,063 mm).

Lujanense: Edad mamífero de América del Sur cuyo límite inferior se sitúa en los 0.126 millones de años, mientras que su límite superior se ubica en los 0.0085 millones de años. Los taxones guías de esta edad corresponden a *Equus neogeus* y a *Macrauchenia patachonica*.

Malacológico: Pertinente a la Malacología, rama de la zoología encargada del estudio de los moluscos.

Margas: Roca sedimentaria compuesta de calcita (caliza) con contenido de arcillas.

Mioceno: Una de las partes en que se divide la era Cenozoica y que va desde el final del Oligoceno (hace aproximadamente 23 millones de años) hasta inicios de Plioceno (hace aproximadamente 5.3 millones de años).

Monodáctilo: Que tiene un solo dedo.

Monofilético: Un grupo es monofilético si todos los organismos incluidos en éste han evolucionado a partir de un ancestro común, y todos los descendientes de ese ancestro están incluidos en el grupo. Por el contrario, un grupo es *parafilético* cuando contiene algunos, pero no todos los descendientes del ancestro común. Por último, un grupo taxonómico que contiene organismos, pero carece de un ancestro común se denomina *polifilético*.

Oligoceno: Periodo de la era Cenozoica que abarca desde el final del Eoceno (hace 34 millones de años) hasta el principio del Mioceno (hace 23 millones de años). Su nombre proviene de las palabras griegas *oligos* (escasos) y *kainos* (nuevo, moderno), haciendo referencia a los pocos nuevos tipos de mamíferos que aparecen en este periodo, comparado con el que le precede.

Palimpsesto: Concepto que hace referencia a escenarios de superposición y solapamiento de actividades sucesivas realizadas a lo largo de periodos de tiempo variables. Esto implica que las evidencias de ocupaciones humanas más antiguas fueron prácticamente invisibilizadas por las actividades más recientes.

Pampa: Llanura de extensión sin vegetación arbórea.

Placentario: Infraclasse de mamíferos cuyas hembras poseen placenta, por lo que el desarrollo intrauterino del embrión puede prolongarse hasta una fase relativamente avanzada.

Planicie litoral: Rasgo del relieve del territorio chileno que está conformado por una serie de planicies y terrazas costeras que se desarrollan entre el mar y la Cordillera de la Costa.

Pleistoceno: Es la primera de la era Cuaternaria o Neozoica, o bien según escuelas, la primera de período Cuaternario de la era Cenozoica y precede al Holoceno. Se extiende desde hace unos 2 millones de años hasta hace unos 10.000 años.

Plesiomórfico: Estado ancestral o primitivo de un carácter. Este concepto es el opuesto a *apomorfía*, que es el estado derivado de dicho carácter.

Plioceno: Corresponde a la época geológica que comienza hace 5.3 millones de años y termina hace 2.5 millones de años, posterior al Mioceno y previo al Pleistoceno.

Precordillera: Ramales de menor altura de una cadena montañosa, presente principalmente en la Cordillera de los Andes de Chile y Argentina.

Prepuna: Área que se localiza en el borde de la altiplanicie de la Puna.

Propilitización: Alteración hidrotermal por aguas termales de una andesita que produce nuevos minerales de alteración como cloritas, epidota, carbonatos y sericita.

Postcraneal: Referente a toda parte del esqueleto que no corresponde al cráneo.

Simpatría: Concepto que se refiere a dos especies o poblaciones que viven en una misma área geográfica solapadas y por tanto, pueden interactuar entre ellas.

Sp. (abrev. de especies): Significa que no se ha determinado la especie.

Suculentas: Plantas en las que un órgano o una parte de éste se ha especializado para el almacenamiento de agua. Dentro de las suculentas se encuentran las cactáceas (cactus).

Superficie oclusal: Corresponde a la superficie de un molar o premolar que contacta con las superficies correspondientes de los antagonistas durante la masticación.

Tafonomía: Disciplina que estudia los procesos de fosilización y la formación de los yacimientos que contienen fósiles.

Taxonomía: Ciencia en la que se clasifican los organismos y se establecen parámetros de diferencia, creando familias, ramas y conjuntos de razas. La taxonomía es estudiada bajo el sistema de Linneo, en honor al biólogo Carlos Linneo (1707-1778). La forma más común de listas taxonómicas de un organismo es la sencilla de género

y especie, mejor conocida como la nomenclatura binomial, es decir, 2 nombres. Por ejemplo: *Homo sapiens*, término que clasifica a nuestra especie.

Taxonomía molecular: Ciencia que clasifica a los organismos en función de su composición química.

Taxón: Grupo de organismos emparentados que han sido agrupados, asignándole al grupo un nombre en latín, una descripción y un tipo.

Tipología: Estudio de los tipos o modelos que se usan para clasificar en diversas ciencias o disciplinas científicas.

Transgresión marina: Evento geológico, en donde el mar ocupa terreno continental, lo que conlleva el desplazamiento de la línea de costa tierra adentro.

Ungulado: Antiguo clado de mamíferos de tipo placentarios que caminan y se apoyan en el extremo de los dedos, o bien desciende de un animal que lo hacía.

SOBRE LOS(AS) AUTORES(AS)

Patricio López Mendoza: Arqueólogo, Universidad de Chile. Magíster en Antropología, Universidad Católica del Norte y Universidad de Tarapacá. Fue académico de la Universidad Internacional SEK (Área de Arqueología) y Universidad de Chile (Departamento de Antropología). Se ha especializado en restos de animales de sitios arqueológicos de distintos periodos a lo largo del país.

Oswaldo Rojas Mondaca: Gestor Cultural. Fundador del Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama y del Museo Indígena Atacameño de Arqueología y Etnografía, Alto Loa, Valle de Lasana.

Valentina Flores-Aqueveque: Geóloga y Magíster en Ciencias mención Geología, Universidad de Chile. Doctora en Ciencias, mención Geología, Universidad de Chile/Université Paris-Est (Francia). Académica de la Universidad de Chile. Se ha especializado en paleoclimatología, geología del Cuaternario y sedimentología.

Rodrigo Loyola Muñoz: Arqueólogo, Universidad de Chile. Programa de Doctorado de Prehistoire et Technologie, Maison Archéologie et Ethnologie, Université Paris-Nanterre. Se ha especializado en tecnología lítica de cazadores-recolectores iniciales del norte de Chile.

Ismael Martínez Rivera: Licenciado en Arte con mención en Restauración, Pontificia Universidad Católica de Chile y Licenciado en Arqueología, Universidad de Chile. Ha desarrollado su carrera tanto en el área patrimonial como en investigación arqueológica a lo largo de todo Chile. Se ha especializado en Zooarqueología y Tafonomía.

Isabel Cartajena Fasting: Arqueóloga, Universidad de Chile. Doctora en Geschichts- und Kulturwissenschaften, Freie Universität Berlin, Alemania. Académica de la Universidad de Chile. Se ha especializado en estudios zooarqueológicos e identificación taxonómica de camélidos principalmente del área cercana a la cuenca de San de Pedro de Atacama.





CORPORACIÓN DE
**CULTURA
Y TURISMO**
CALAMA



ISBN: 978-956-393-630-8



9 789563 936308