

# La reducción del tamaño de los guanacos (*Lama guanicoe*) entre el Pleistoceno Final y el Holoceno en el extremo austral de Patagonia continental

GABRIELA LORENA L'HEUREUX

Departamento de Investigaciones Prehistóricas y Arqueológicas (DIPA),  
IMHICIHU, CONICET. Saavedra 15, piso 5º, (1083 ACA) Capital Federal, Argentina.  
e-mail: lorenalheureux@yahoo.com.ar

(Received December 13, 2006; Revised June 25, 2007; Accepted June 29, 2007)



**RESUMEN:** El objetivo de este trabajo es evaluar la variación morfológica temporal de los tamaños de elementos apendiculares del guanaco (*Lama guanicoe*) a partir del análisis cuantitativo de variables morfológicas de variación continua. Los huesos analizados son los metacarpos distales y proximales y las segundas falanges. En el análisis se utilizaron muestras procedentes de cuatro sitios arqueológicos y uno paleontológico del extremo austral de Patagonia continental (Argentina y Chile). Las mismas representan dos momentos cronológicos: Pleistoceno final (ca. 12000-10000 años AP.) y momentos posteriores al Holoceno temprano y Holoceno medio (ca. 8000-6000 y 6000-4000 años AP.).

Los datos fueron evaluados a partir del análisis de varianza para inspeccionar las diferencias estadísticas entre los tamaños de los huesos. Los resultados mostraron huesos más grandes durante el Pleistoceno final y tamaños significativamente menores durante el Holoceno temprano/medio.

A su vez, se estudió la relación existente entre los tamaños de los huesos de guanaco y la variable climática asociada con la temperatura, la cual se considera una de las potenciales causas de variación morfológica entre los mamíferos. Para esto se utilizaron los valores de dióxido de carbono del núcleo de hielo antártico Domo C. En el análisis conjunto de los patrones morfológicos de tamaño y la variable de temperatura ( $CO_2$ ) se registró una covariación negativa entre el *proxy* de temperatura y las modificaciones halladas en los tamaños de los huesos postcraneales de guanaco. Estos resultados sugieren que los tamaños fueron estadísticamente más grandes durante períodos de bajas temperaturas y se redujeron concomitantemente con el incremento de este parámetro climático.

**PALABRAS CLAVE:** GUANACO, PATAGONIA AUSTRAL, OSTEOMETRÍA, PLEISTOCENO FINAL-HOLOCENO, TEMPERATURA

**ABSTRACT:** The aim of this paper is to evaluate, by means of a multivariate approach, the temporal variation in the size of the appendicular bones of guanaco (*Lama guanicoe*). The anatomical units are the proximal and distal metacarpals and the second phalanges. All samples derive from four archaeological and one paleontological site from Southern Patagonia (Argentina and Chile), and belong to two different time periods: Late Pleistocene (ca. 12,000-10,000 radiocarbon years BP) and Early/Mid Holocene (ca. 8000-6000 y 6000-4000 radiocarbon years BP). The data were statistically tested using an analysis of the variance in order to spot differences in size through time. The results show that all of the anatomical units were significantly larger during the Late Pleistocene. Further comparison with a paleoclimate proxy of hemispheric relevance (i.e.,  $CO_2$  data from Dome C, Antarctica) shows that there exists a significant negative covariation between temperature and bone size suggesting that the observed decreasing trend in size during the Holocene was a response to the increase in temperature during this period.

**KEYWORDS:** GUANACO, SOUTHERN PATAGONIA, OSTEOLOGY, LATE PLEISTOCENE-HOLOCENE, TEMPERATURE.

## INTRODUCCION

El cambio de la morfología distintiva de un animal (por ejemplo, tamaño), puede ser el resultado de dos tipos de presiones selectivas: una antrópica y otra natural. La primera se asocia con las respuestas morfológicas de diferentes especies a los procesos de domesticación (p. ej. Hesse, 1982; Davis, 1987; Meadow, 1990; Legge, 1996), y la segunda con una serie más amplia de fenómenos. Las variaciones del tamaño en estado natural dependen de factores que pueden ser divididos en dos categorías: ontogenéticos y ecológicos (Weinstock, 1997). En la primera categoría se incluyen las variables del sexo y la edad del individuo. Entre los factores ecológicos que afectan al tamaño del cuerpo se puede incluir el clima, la capacidad de carga del ambiente, la competencia interespecífica, la predación, la densidad poblacional, la insularidad, etc. (Rensch, 1960; Klein, 1964; Lindstedt & Boyce, 1985; Lomolino, 1985; Geist, 1987; Barnosky *et al.*, 2003).

Existen diversos estudios arqueológicos que proponen la identificación de patrones diferenciales en el tamaño y en la forma de los grandes mamíferos a través del tiempo (pe. Davis, 1981; Reitz & Ruff, 1994; O'Connor, 1995; Lyman, 2004). Estos se han dirigido a investigar temáticas tales como la diferenciación taxonómica (Olsen, 1960; Payne, 1969; Boessneck, 1970; Kent, 1982; Wapnish, 1984; Rowley-Conwy, 1998; Alberdi & Prado, 2004; etc.), la estimación del tamaño del animal (Wing & Brown, 1979; Reitz & Honerkamp, 1983), la estimación del sexo (Grigson, 1982; Mariezkurrena & Altuna, 1983; Weinstock, 2000, 2002; Zeder, 2001), la variación espacial, caso de la identificación de patrones latitudinales distintivos –climas– (Kurtén, 1968; Davis, 1981; Klein, 1986; Ducós & Kolsa Horwitz, 1997; Weinstock, 1997), las relaciones filogenéticas (Menegaz *et al.*, 1989; MacFadden, 1997) y, en ocasiones, la variación temporal como la identificación de patrones diferenciales en el tamaño y en la forma a través del tiempo (Davis, 1981; Reitz & Ruff, 1994; O'Connor, 1995; Lyman, 2004).

En concordancia con el último punto, este trabajo se propone evaluar las variaciones morfológicas temporales de los tamaños de los huesos post-craneales de guanaco (*Lama guanicoe*) e investigar una de sus posibles causas de variación morfológica: la variable climática asociada con la temperatura. Dicha tarea se realiza a partir de

muestras procedentes de sitios arqueológicos y paleontológicos del extremo austral de Patagonia continental (Argentina y Chile) representativas de dos momentos cronológicos (Pleistoceno final y momentos posteriores al Holoceno temprano y Holoceno medio). La investigación se centra en el mamífero terrestre de mayor talla que actualmente habita Patagonia y el interés que genera se relaciona con la abundante evidencia zooarqueológica que demuestra que esta especie se constituyó durante el Pleistoceno final y la totalidad del Holoceno como la principal presa de las poblaciones cazadoras recolectoras patagónicas (p. ej. Massone, 1987; Borrero, 1990; Aschero, 1996; Miotti, 1998; Mengoni Goñalons, 1999).

A su vez, para contrastar si una de las respuestas posibles al comportamiento morfológico del tamaño de los mamíferos se relaciona con las variables paleoclimáticas de temperatura, se analiza conjuntamente la información obtenida de los tamaños con los datos paleoclimáticos de CO<sub>2</sub>. Asumiendo que el incremento en el tamaño del cuerpo de las poblaciones homeotermas se correlaciona positivamente con el incremento de la latitud (regla de Bergmann; Bergmann, 1847), se deberían esperar guanacos más grandes a bajas temperaturas y guanacos con tamaños más chicos cuando la temperatura aumenta, ya que los climas fríos concederían una ventaja selectiva a la relativa reducción de la superficie corporal y, por ende, al incremento del tamaño (Rensch, 1960; Mayr, 1963). Simplificando esto aún más, el patrón de variación de los tamaños de los huesos debería ser relativamente opuesto al patrón de temperatura si es que el primero puede ser explicado por encontrarse relacionado con el segundo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se evalúan las variaciones morfológicas de los tamaños de los huesos de guanaco (*Lama guanicoe*) recuperados en cuatro sitios arqueológicos y uno paleontológico del área de estudio. De la Patagonia austral continental argentina se analizan las muestras óseas de Chorrillo Malo 2 (Sierra Baguales; Franco & Borrero, 2003), el Sosiego 4 (costa norte del lago Argentino; Carballo Marina *et al.*, 1999) y Cueva Las Buitreras (campo volcánico de Pali Aike; Sanguinetti de Bórmida, 1976, 1980). Del sector chileno de Patagonia austral se incorporaron muestras del sitio arqueológico Cueva Lago

Sofía 1 (Prieto, 1991) y del sitio paleontológico Cueva Lago Sofía 4 (Prieto, 1991; Borrero *et al.*,

1997), ambos localizados en el área de Última Esperanza (Figura 1).



FIGURA 1

Localización de los sitios analizados en Patagonia austral continental.

Las muestras representan dos momentos cronológicos: Pleistoceno final (*ca.* 12000-10000 años AP.) y momentos posteriores al Holoceno temprano y Holoceno medio (*ca.* 8000-6000 y 6000-4000 años AP.). El Pleistoceno final se encuentra representado por los conjuntos de los sitios Cueva Lago Sofía 1 y Cueva Lago Sofía 4. El Holoceno está representado en los sitios Chorrillo Malo 2, Cueva Las Buitreras y El Sosiego 4. En la Tabla 1 se detallan las dataciones que definen los bloques cronológicos utilizados.

En total se midieron 33 elementos postcraneales de guanaco. Los huesos medidos para este trabajo son el metacarpo distal y proximal y la segunda falange. En el análisis osteométrico se utiliza

una guía de mediciones especialmente adaptada a la anatomía del guanaco generada sobre la base de diferentes estándares previos (Driesch, 1976; Kent, 1982; Menegaz *et al.*, 1988). Las medidas tomadas en cada elemento se representan en las Figuras 2 a 4. Las variables continuas se obtuvieron con un calibre Vernier (precisión 0,01) y los datos se registraron en mm. Con motivo de inspeccionar las variaciones asociadas con el tamaño se procesaron los datos estadísticamente utilizando un análisis univariado de varianza (ANOVA *one-way*). Los ANOVA se realizaron sobre la Media Geométrica (MG) de cada elemento, considerando este valor como medida general de tamaño del hueso.

Sitios	Unidad Estratigráfica	FECHADOS RADIOCARBÓNICOS			Período
		Sigla	<sup>14</sup> C Años AP.	Material	
Cueva Lago Sofia 1	2	OxA-9505	10140 ± 120	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	Pleistoceno
		OxA-9504	10310 ± 160	<i>Onohippidium saldiasi</i>	
		OxA-8635	10710 ± 70	Guanaco	
		OxA-9319	10780 ± 60	<i>Onohippidium saldiasi</i>	
		AA-7283	10910 ± 260	Carbón	
	2b	PITT-0684	11570 ± 60	Fogón	Final
	3	OxA-9506	12225 ± 110	<i>Mylodon</i> sp.	
		PITT-0939	12990 ± 490	<i>Mylodon</i> sp.	
Cueva Lago Sofia 4*		PITT-0940	11590 ± 100	<i>Mylodon</i> sp.	
		AA-11498	13400 ± 90	<i>Mylodon</i> sp.	
Chorrillo Malo 2	115-135 cm	CAMS 71113	6170 ± 50	Guanaco	Holoceno Temprano y medio
	150-155 cm	CAMS 71152	9690 ± 80	Guanaco	
		GX-25279	9740 ± 50	Guanaco	
Cueva Las Buitreras	Capa 4 base	GAK-6051	4310 ± 110	Carbón	
	Capa V base	CSIC-372	7670 ± 70	Carbón	
El Sosiego 4	C10; 59 cm	LP-555	4870 ± 90	Guanaco	

\* sitio paleontológico analizado

TABLA 1

Fechados de las capas inferiores de los sitios de Patagonia austral continental de las que provienen las muestras analizadas.

Se considera que el análisis de isótopos estables del agua y de los «gases invernaderos» procedentes de los núcleos de hielo representan actualmente uno de los medios más eficaces para determinar el clima durante los últimos ciclos climáticos. Por este motivo, en el análisis de covariación entre la información morfológica y la información paleoclimática se examinaron los datos de gases e isótopos de burbujas de aire: dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) y deuterio (δD) muestreadas en las capas del núcleo de hielo antártico Domo Concordia o Domo C (75° 06'S; 123° 21'E; 3233 m snm), ya que en el mismo pudo ser comprobada una rela-

ción linear entre la media de contenidos isotópicos y de gases y la temperatura media anual (EPICA, 2004). En este trabajo se presenta solamente la información proporcionada por el CO<sub>2</sub>, ya que ambos *proxies* generaron patrones muy similares. El comportamiento de este gas puede describirse de la siguiente manera: bajos valores de dióxido de carbono se relacionan con la presencia de bajas temperaturas y el incremento de los valores CO<sub>2</sub> indicaría el aumento de éste parámetro climático.

Para comparar el patrón del *proxy* de temperatura con las medias geométricas (MG) de los ele-

mentos óseos medidos se generaron gráficos de líneas con dos ejes de abscisas. En el eje principal (Y) se encuentran los valores del gas y, en el eje secundario, los valores de las medias geométricas de los huesos. Cabe aclarar que el programa utilizado calcula primero el patrón del eje principal, y automáticamente genera una escala proporcional-

mente comparable en el eje secundario (MG). Por este motivo pueden verse algo sobrestimadas las variaciones de los tamaños de los huesos entre los momentos temporales analizados, pero como la discusión acerca de si estas variaciones son o no significativas se realiza previamente, no se consideró necesario modificar las escalas.

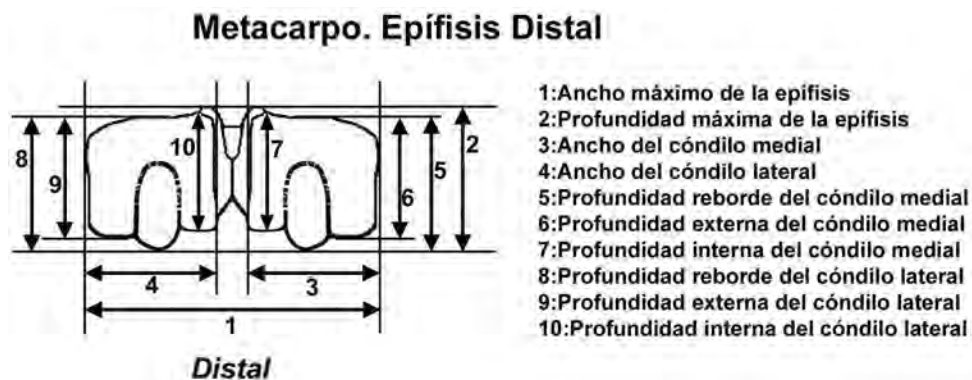
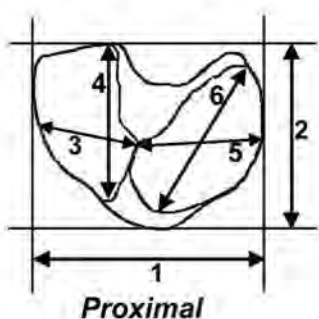


FIGURA 2

VARIABLES MÉTRICAS MEDIDAS EN EL METACARPO DISTAL DEL GUANACO. VISTA DISTAL.

**METACARPO DERECHO**



- 1: Ancho máximo
- 2: Profundidad máxima
- 3: Ancho máx. de la faceta art. lateral
- 4: Longitud máx. de la faceta art. lateral
- 5: Ancho máx. de la faceta art. medial
- 6: Longitud máx. de la faceta art. medial

FIGURA 3

VARIABLES MÉTRICAS MEDIDAS EN EL METACARPO PROXIMAL DEL GUANACO. VISTA PROXIMAL.

**RESULTADOS**

*Análisis Morfológico*

Anteriormente se ha discutido la confiabilidad del análisis osteométrico de los diferentes elementos y regiones esqueléticas del guanaco (L'Heureux, 2006). Siguiendo los resultados obtenidos por otros investigadores sobre diversos ungulados y las propias experiencias, se considera que los huesos largos delanteros brindan mejor información que los huesos traseros. De allí la selección para este trabajo del metacarpo a pesar de encontrarse representado por una muestra escasa, aunque debe aclararse que, en general, las muestras en condiciones de ser medidas procedentes de sitios arqueológicos de cazadores recolectores de Patagonia (con la cronología que se desea investigar) son muy escasas. Se incorpora, a su vez, la segunda falange que es uno de elementos más representados en estos sitios.

En el estudio morfológico, los resultados del análisis de varianza del metacarpo distal (N = 7)

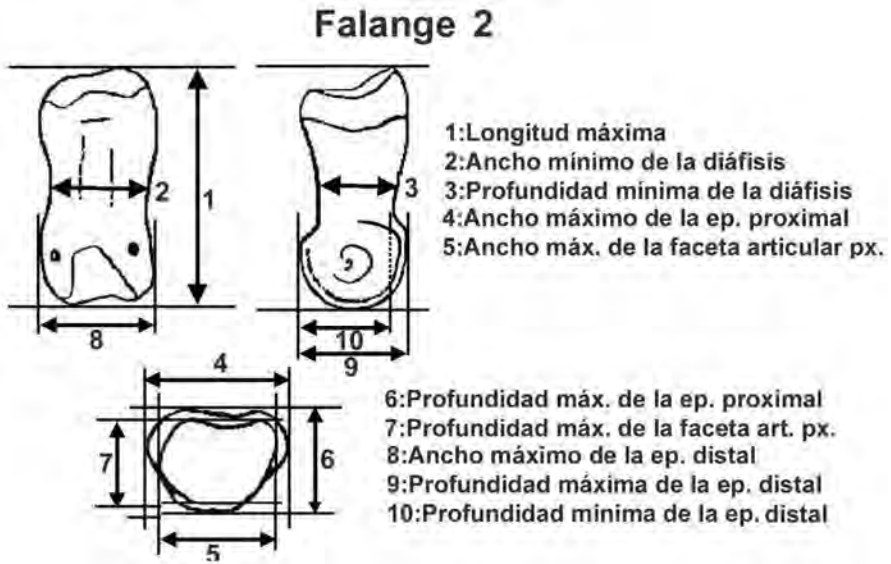


FIGURA 4  
Variables métricas medidas en la falange segunda. Vista proximal, anterior y lateral.

mostraron una diferencia estadísticamente significativa entre los dos momentos temporales analizados ( $P < 0,014$ ). En la Figura 5 se observa una reducción de las medias geométricas del metacarpo distal entre el Pleistoceno final y las muestras ubicadas temporalmente entre el 8000 y 6000 años AP.

Este mismo patrón se registra en el análisis de varianza del metacarpo proximal ( $N = 8$ ), el cual también muestra una diferencia estadísticamente significativa entre el Pleistoceno final y 6000-4000 años AP. ( $P < 0,005$ ; Figura 6). El análisis de varianza de las segundas falanges ( $N = 18$ ) confir-

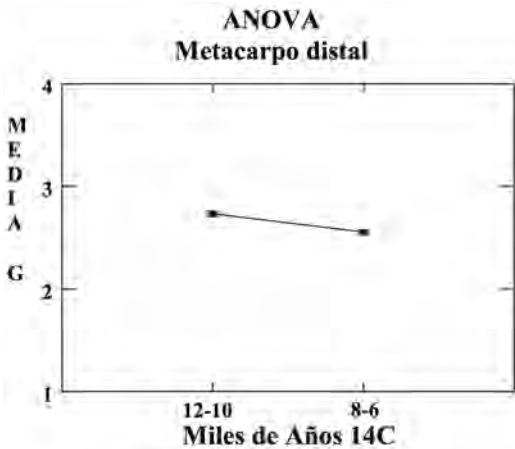


FIGURA 5

Comparación de Medias (Media Geométrica) del análisis de varianza del metacarpo distal en Patagonia austral continental.

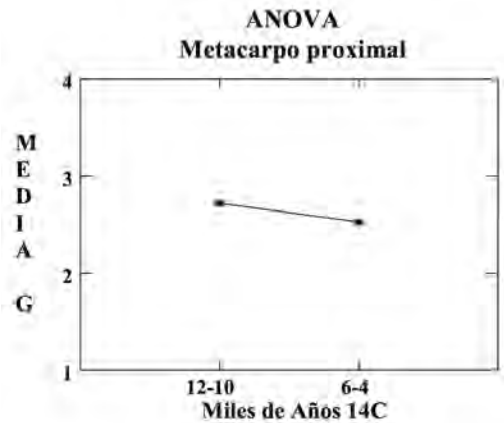


FIGURA 6

Comparación de Medias (Media Geométrica) del análisis de varianza del metacarpo proximal en Patagonia austral continental.

ma la reducción del tamaño entre las muestras representativas del Pleistoceno final y las segundas falanges ubicadas temporalmente entre 6000 y 4000 años AP. ( $P < 0,031$ ; Figura 7).

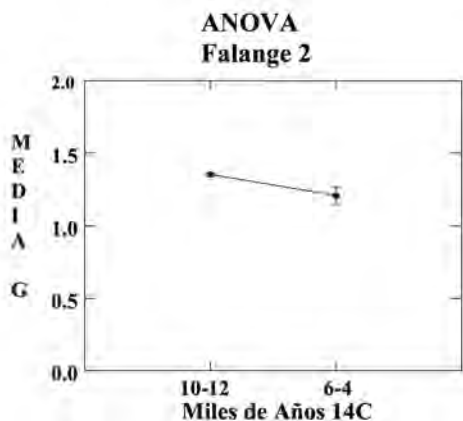


FIGURA 7

Comparación de Medias (Media Geométrica) del análisis de varianza de la falange 2 en Patagonia austral continental.

*Fluctuaciones en la Temperatura (CO<sub>2</sub>) como Fuente de Variación de los Patrones Morfológicos (Tamaño)*

De la comparación de las medias geométricas de huesos de guanaco y el CO<sub>2</sub> se obtiene para el Pleistoceno final una covariación negativa entre los tamaños de los elementos y la información procedente del dióxido de carbono. Esto se debe a que en este período se registran los más bajos niveles de CO<sub>2</sub> que indican las más bajas temperaturas de los milenios analizados, y los huesos exhiben los mayores tamaños de la muestra. Contrariamente, durante el Holoceno temprano/medio, cuando los niveles de dióxido de carbono se incrementan, se hallan los huesos de guanaco con tamaños estadísticamente más pequeños (Figuras 8 a 10).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La variación morfológica temporal mostró una marcada disminución del tamaño entre finales del Archaeofauna 16 (2007): 149-159

Pleistoceno y comienzos del Holoceno / Holoceno medio. En la evaluación de las potenciales causas de las variaciones morfológicas se han considerado las fluctuaciones ambientales y la interacción con las poblaciones humanas.

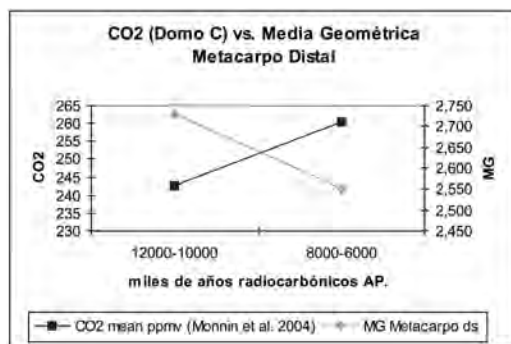


FIGURA 8

Comparación entre CO<sub>2</sub> y MG del metacarpo distal en Patagonia austral continental.

Si bien las poblaciones humanas ya se encontraban en Patagonia desde por lo menos 11000 años atrás, no se puede considerar su acción predatora como una de las variables influyentes en las modificaciones de los aspectos morfológicos –tamaño– del fenotipo de los guanacos en momentos tan tempranos como el Holoceno inicial. De allí que la opción «variable climática» relacionada con un cambio brusco desde bajas temperaturas hacia condiciones más cálidas registrado por diferentes *proxys* para este período (p. ej. polen, gases invernadero, isótopos estables, cotas lacustres, glaciares), tanto en la Antártida como en la Pata-

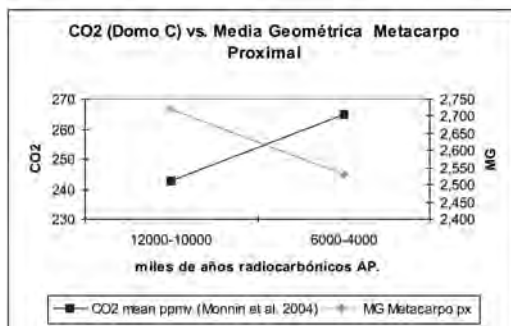


FIGURA 9

Comparación entre CO<sub>2</sub> y MG del metacarpo proximal en Patagonia austral continental.

gonia continental e insular, sea la explicación más parsimoniosa para este cambio morfológico detectado en momentos tempranos en los tamaños de diferentes huesos postcraneales de los guanacos.

Según el principio que sostiene que los tamaños grandes a bajas temperaturas brindan una ventaja adaptativa (fisiológica), se esperaba encontrar huesos más grandes en los períodos temporales con bajas temperaturas y tamaños más chicos con temperaturas mayores (Bergmann, 1847). A partir de los resultados obtenidos se pudo observar que, en general, los tamaños de los elementos analizados presentaron un tamaño mayor hacia fines del Pleistoceno cuando el *proxy* paleoclimático de CO<sub>2</sub> marcaba los más bajos valores de la secuencia, exponiendo que los tamaños fueron estadísticamente más grandes a bajas temperaturas y se redujeron concomitantemente con el incremento del parámetro climático evaluado. Esto se verificó en todos los huesos de guanaco de la Patagonia austral continental en los que se encontraba presente información morfológica para estos momentos temporales.

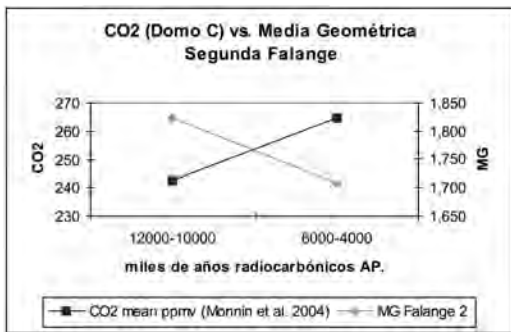


FIGURA 10

Comparación entre CO<sub>2</sub> y MG de la falange 2 en Patagonia austral continental.

Los datos paleoclimáticos indican una brusca modificación en el clima desde bajas temperaturas hacia condiciones comparativamente más cálidas a partir de comienzos del Holoceno. El mencionado aumento de la temperatura pudo ser verificado tanto en los núcleos de hielo antárticos como en el resto de la Patagonia austral (Georgias del Sur e Islas Malvinas), lo que muestra que tales variaciones climáticas se dieron de forma casi sincrónica a lo largo del eje Sudamérica-Antártida (Wilson *et al.*, 2002). Por otro lado, las modificaciones cli-

máticas antárticas se confirman con la evidencia palinológica y glaciológica de Patagonia continental e insular, la cual indica que el clima del Pleistoceno final fue más frío que el actual en toda Patagonia (Heusser, 1987, 1989; Markgraf, 1989, 1993a, 1993b; Paez *et al.*, 1999; Mancini, 2003) y que a comienzos del Holoceno, con la retracción definitiva de los glaciares y la expansión episódica de los bosques de *Nothofagus* (Markgraf, 1993a, 1993b), se registraron temperaturas mayores que en el Pleistoceno final con precipitaciones similares a las actuales.

Es importante comentar que estos resultados concuerdan, a su vez, con los registrados en otras partes del mundo (p. ej. Kurtén, 1968; Davis, 1977, 1981; Ducós & Kolsa Horwitz, 1997; Weinstock, 1997), donde también se ha considerado el cambio climático registrado durante la transición del Pleistoceno final-Holoceno como el factor causal de la reducción abrupta del tamaño corporal en diferentes mamíferos. Este proceso de reducción pudo producirse probablemente a nivel mundial y la tendencia predominante es la de adjudicar dicha disminución de los tamaños en este período al cambio ambiental generado con posterioridad al Pleistoceno final (Davis, 1977, 1981; Weinstock, 1997).

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a Mauricio Massone y Alfredo Prieto por permitirme gentilmente acceder y analizar las muestras de Tres Arroyos 1 y Cueva Lago Sofía 1 y 4. A la Dra. M. Amalia Sanguinetti de Bórmida por autorizarme a estudiar las muestras de Cueva Las Buitreras y a Luis A. Borrero por dirigirme en la investigación que originó este trabajo. El estudio se realizó dentro del marco de los proyectos PIP-CONICET 4536-96 «Magallania II» y PICT-ANPCyT 04-00807 «Arqueología distribucional en escala supra-regional».

## REFERENCIAS

- ALBERDI, M.T. & PRADO, J.L. 2004: *Caballos fósiles de América del Sur. Una historia de tres millones de años*. INCUAPA, Facultad de Ciencias Sociales, Olavarría.
- ASCHERO, C.A. 1996: El área Río Belgrano-Lago Posadas (Santa Cruz): problemas y estado de problemas.



- En: Gómez Otero, J. (ed.): *Arqueología: sólo Patagonia*: 17-26. CENPAT-CONICET, Puerto Madryn.
- BARNSKY, A.D.; HADLY, E.A. & BELL, C.J. 2003: Mammalian response to global warming on varied temporal scales. *Journal of Mammalogy* 84 (2): 334-368.
- BERGMANN, C. 1847: Über die Verhältnisse der Warmökonomie der Thiere zu ihrer Grosse. *Göttingen Studien*, Teil 1: 595-708.
- BOESSNECK, J. 1970: Osteological differences between sheep (*Ovis aries* Linne) and goats (*Capra hircus* Linne). In: Brothwell, D.R. & Higgs, E.S. (eds.): *Science in Archaeology*: 331-358. Thames & Hudson, London.
- BORRERO, L.A. 1990: Fuego-Patagonian bone assemblages and the problem of communal guanaco hunting. In: Davis, L. & Reeves, B.O.K. (eds.): *Hunters of the Recent Past*: 373-399. Unwin Hyman, London.
- BORRERO, L.A.; MARTIN, F.M. & PRIETO, A. 1997: La Cueva Lago Sofia 4. Una madriguera Pleistocénica. *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Ciencias Sociales)* 25: 103-122.
- CARBALLO MARINA, F.; BORRERO, L.A.; FRANCO, N.V.; BELARDI, J.B.; HORWITZ, V. D.; MUÑOZ, A.S.; CAMPAN, P.; MARTIN, F.M.; BORELLA, F.; GARCÍA, M.F.; MUÑOZ, S.; SAVANTI, F. & LANATA, J.L. 1999: Arqueología de la costa de Lago Argentino, Río La Leona y pampas altas intermedias (provincia de Santa Cruz, Argentina). *Praehistoria* 3: 13-33.
- DAVIS, S.J.M. 1977: Size variation of the fox, *Vulpes vulpes* in the paleoartic region today, and in Israel during the late quaternary. *Journal of Zoological Society of London* 182: 343-351.
- DAVIS, S.J.M. 1981: The effects of temperature change and domestication on the body size of Late Pleistocene to Holocene mammals of Israel. *Paleobiology* 7 (1): 101-114.
- DAVIS, S.J.M. 1987: *The Archaeology of Animals*. B.T. Bastsford, London.
- DRIESCH, A. von den 1976: A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. *Peabody Museum Bulletin* 1. Peabody Museum of Archaeology and Ethnology. Harvard University Press, Cambridge.
- DUCÓS, P. & KOLSA HORWITZ, L.R. 1997: The influence of climate on artiodactyl size during the Late Pleistocene-Early Holocene of the Southern Levant. *Paléorient* 23: 229-247.
- EPICA COMMUNITY MEMBERS 2004: Eight glacial cycles from an Antarctic ice core. *Nature* 429 (6992): 623-628.
- FRANCO, N.V. & BORRERO, L.A. 2003: Chorrillo Malo 2: initial peopling of the upper Santa Cruz basin, Argentina. In: Bonnichsen, R.; Miotti, L.; Salemme, M. & Archaeofauna 16 (2007): 149-159
- Flegenheimer, N. (eds.): *Where the South Winds Blow. Ancient Evidence of Paleo South Americans*: 141-147. Center for the Studies of the First Americans (CSFA) y Texas A&M University Press, College Station.
- GEIST, V. 1987: Bergman's rule is invalid. *Canadian Journal of Zoology* 65: 1035-1038.
- GRIGSON, C. 1982: Sexing Neolithic domestic cattle skulls and horncores. In: Wilson, B.; Grigson, C. & Payne, S. (eds.): *Ageing and sexing animals bones from archaeological sites*: 25-35. B.A.R. (British Series) 109. Oxford.
- HESSE, B. 1982: Slaughter patterns and domestication: the beginning of pastoralism in western Iran. *Man* 17: 403-417.
- HEUSSER, C.J. 1987: Fire history of Fuego-Patagonia. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 5: 93-109.
- HEUSSER, C.J. 1989: Late Quaternary vegetation and climate of southern Tierra del Fuego. *Quaternary Research* 31: 396-406.
- KENT, J.D. 1982: The Domestication and Exploitation of the South American Camelids: Methods of Analysis and their Application to Circum-lacustrine Archaeological Sites in Bolivia and Peru. Tesis Doctoral inédita, Washington University, St. Louis.
- KLEIN, D.R. 1964: Range-related differences in growth of deer reflected in skeletal ratios. *Journal of Mammalogy* 45: 226-235.
- KLEIN, R.G. 1986: Carnivore size and Quaternary climatic change in Southern Africa. *Quaternary Research* 26: 153-170.
- KURTÉN, B. 1968: *Pleistocene mammals of Europe*. Aldine, Chicago.
- LEGG, A. 1996: The beginning of caprine domestication in south west Asia. In: Harris, D.R. (ed.): *The origins and spread of agriculture and pastoralism in Eurasia*: 239-266. Smithsonian Institution Press, Washington.
- L'HEUREUX, G.L. 2006: El estudio arqueológico del proceso coevolutivo entre las poblaciones humanas y las poblaciones de guanacos en Patagonia Meridional y Norte de Tierra del Fuego. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.
- LINDSTEDT, S.L. & BOYCE, M.S. 1985: Seasonality, fasting endurance and body size in mammals. *American Naturalist* 125: 873-878.
- LYMAN, R.L. 2004: Late-Quaternary diminution and abundance of prehistoric bison (*Bison* sp.) in eastern Washington state, USA. *Quaternary Research* 62: 76-85.
- MACFADDEN, B.J. 1997: Pleistocene horses from Tarija, Bolivia, and validity of the genus *Onhippidium*

- (Mammalia: Equidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 17 (1):199-218.
- MANCINI, M.V. 2003: Paleoeología del Cuaternario tardío en el Sur de la Patagonia (46°-52°S), Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 5: 273-283.
- MARIEZKURRENA, K. & ALTUNA, J. 1983: Biometría y dimorfismo sexual en el esqueleto de *Cervus elaphus* würmense, postwürmense y actual del Cantábrico. *Munibe* 35: 203-246.
- MARKGRAF, V. 1989: Paleoclimates in Central and South America since 18,000 BP based on pollen and lake-level records. *Quaternary Science Reviews* 8: 1-24.
- MARKGRAF, V. 1993a: Paleoenvironments and paleoclimates in Tierra del Fuego and southernmost Patagonia, South America *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 102: 53-68.
- MARKGRAF, V. 1993b: Younger Dryas in Southernmost South America - an update. *Quaternary Science Reviews* 12: 351-355.
- MASSONE, M. 1987: Los cazadores paleoindios de Tres Arroyos (Tierra del Fuego). *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Ciencias Sociales)* 17: 47-60.
- MEADOW, R.H. 1990: Osteological evidence for the process of animal domestication. In: Clutton-Brock, J. (ed.): *The Walking larder. Patterns of domestication, pastoralism and predation*. One World Archaeology 2: 80-89. Unwin Hyman, London.
- MENEGAZ, A.; SALEMME, M.C. & ORTIZ JAUREGUIZAR, E. 1988: Una propuesta de sistematización de los caracteres morfométricos de los metapodios y las falanges de *Camelidae*. In: Ratto, N. & Haber, A. (eds.): *De procesos, Contextos y otros Huesos*: 53-64. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires.
- MENEGAZ, A.; GOIN, A. & ORTIZ JAUREGUIZAR, E. 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.
- MENGONI GOÑALONS, G.L. 1999: *Cazadores de guanacos de la estepa patagónica*. Colección Tesis Doctorales dirigida por L. Nacuzzi. Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires.
- MIOTTI, L. 1998: *Zooarqueología de la Meseta Central y Costa de la Provincia de Santa Cruz. Un enfoque de las Estrategias Adaptativas Aborígenes y los Paleoambientes*, editado por H. A. Lagiglia. Revista del Museo de Historia Natural de San Rafael T.10 (1/4). Museo Municipal de Historia Natural, San Rafael.
- MONNIN, E.; STEIG, E.J.; SIEGENTHALER, U.; KAWAMURA, K.; SCHWANDER, J.; STAUFFER, B.; STOCKER, T.F.; MORSE, D.L.; BARNOLA, J.-M.; BELLIER, B.; RAYNAUD, D. & FISCHER, H. 2004: Evidence for substantial accumulation rate variability in Antarctica during the Holocene, through synchronization of CO<sub>2</sub> in the Taylor Dome, Dome C and DML ice cores. *Earth and Planetary Science Letters* 224: 45-54.
- O'CONNOR, T.P. 1995: Size increase in post-medieval English sheep: the osteological evidence. *Archaeofauna* 4: 81-91.
- OLSEN, S.J. 1960: Post Cranial skeletal characters of *Bison* and *Bos*. *Papers of the Peabody Museum of American Archaeology and Ethnology* 35(4): 2-60. Harvard University Press, Cambridge MA.
- PAEZ, M.M.; PRIETO, A.R. & MANZINI, M.V. 1999: Fossil pollen from Los Toldos locality: a record of the Late-glacial transition in the Extra-Andean Patagonia. *Quaternary International* 53/54: 69-75.
- PRIETO, A. 1991: Cazadores tempranos y tardíos en la cueva Lago Sofia 1. *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Ciencias Sociales)* 20: 75-100.
- REITZ, E. & HONERKAMP, N. 1983: British colonial subsistence strategy on the southeastern coastal plain. *Historical Archaeology* 17: 4-26.
- REITZ, E.J. & RUFF, B. 1994: Morphometric data for cattle from north America and the Caribbean prior to the 1850s. *Journal of Archaeological Science* 21: 699-713.
- RENSCH, B. 1960: *Evolution above the species level*. Columbia University Press, New York.
- ROWLEY-CONWY, P. 1998: Improved Separation of Neolithic Metapodials of sheep (*Ovis*) and capra (*Capra*) from Arene Candide cave, Liguria, Italy. *Journal of Archaeological Science* 25: 251-258.
- SANGUINETTI DE BÓRMIDA, A. 1976: Excavaciones prehistóricas en la cueva de "Las Buitreras" (Provincia de Santa Cruz). *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología (N. S.)* 10: 271-292.
- SANGUINETTI DE BÓRMIDA, A. 1980: El sitio las Buitreras como aporte al manejo de fuentes prehistóricas del temprano poblamiento sudamericano. *RUNA* 13 (1-2): 11-20.
- WAPNISH, P. 1984: The Dromedary and Bactrian camel in Levantine historical setting: the evidence from Tell Jemmeh. In: Clutton-Brock, J. & Grigson, C. (eds.): *Animal and Archaeology 3. Early Herders and their Flocks*: 171-200. B.A.R. (International Series) 202. Oxford.
- WEINSTOCK, J. 1997: The relationship between body size and environment: the case of late Pleistocene reindeer (*Rangifer tarandus*). *Archaeofauna* 6: 123-135.
- WEINSTOCK, J. 2000: Osteometry as a source of refined demographic information: sex-ratios of reindeer, hunting strategies, and herd control in the Late Glacial site of Stellmoor, Northern Germany. *Journal of Archaeological Science* 27: 1187-1195.

- WEINSTOCK, J. 2002: Reindeer hunting in the Upper Paleolithic: sex ratios as a reflection of different procurement strategies. *Journal of Archaeological Science* 29: 365-377.
- WILSON, P.; CLARK, R.; BIRNIE, J. & MOORE, D. 2002: Late Pleistocene and Holocene landscape evolution and environmental change in the Lake Sullivan, Falkland Island, South Atlantic. *Quaternary Science Review* 21: 1821-1840.
- WING, E. 1972: Utilization of animal resources in the Peruvian Andes. In: Seiichi, I. & Terada, K. (eds.): *Andes 4, Excavations at Kotosh, Peru, 1963 and 1964*: 327-351. University of Tokyo Press, Tokyo.
- WING, E. & BROWN, A. 1979: *Paleonutrition: method and theory in prehistoric foodways*. Academic Press, New York.
- ZEDER, M. 2001: A metrical analysis of a collection of modern goats (*Capra hircus aegagrus* and *C. h. hircus*) from Iran and Iraq: implication for the study of caprine domestication. *Journal of Archaeological Science* 28: 61-79.