



PALEOCONECTIVIDAD ENTRE POBLACIONES DE GUANACOS DEL NOROESTE DE LA PATAGONIA: UN ESTUDIO DE ADN ANTIGUO

PALEO-CONNECTIVITY WITHIN NORTHWESTERN PATAGONIA GUANACO POPULATIONS: A STUDY OF ANCIENT DNA

Cynthia Carolina Abbona¹, Gustavo Neme¹, Silvia Puig², Fernando Videla², Adolfo Gil¹,
Jeff Johnson³ y Steve Wolverton⁴

La presión de caza por parte de los humanos afectó la población de guanacos en el noroeste de la Patagonia durante el Holoceno Tardío. Un reciente estudio de ADN antiguo demuestra la disminución en el tamaño de la población de guanacos durante los últimos 2000 años AP, que es el resultado de la depresión de los recursos. En este artículo, examinamos la estructura genética de la población de guanacos durante los últimos 2000 años AP con más detalle. Se analizan 23 muestras de ADN antiguo de guanaco de toda la región. Los resultados muestran tres haplotipos comunes (1, 3 y 6) en Altoandino-Patagonia y en el Monte. En contraste, los haplotipos 2, 4 y 7 se verifican exclusivamente en las muestras de Altoandino-Patagonia que datan después de 1000 años AP. Este resultado puede representar la migración a través del flujo de genes de otra población después de 1000 años AP. Alternativamente, estos haplotipos distintivos pueden representar mutaciones que aparecieron debido a la fragmentación de la población luego del cuello de botella y a consecuencia de la interrupción del flujo de genes causado por el aumento de la presión de caza por parte de los humanos, lo que pudo desconectar las poblaciones regionales de guanaco.

Palabras claves: guanaco, ADN antiguo, flujo génico, noroeste de la Patagonia, Holoceno Tardío.

Hunting by humans impacted the guanaco population in northwestern Patagonia during the late Holocene. A recent ancient DNA study has demonstrated a decrease in guanaco population size during the last 2000 years BP, which appears to be the result of resource depression. In this paper, we examine the genetic structure of the guanaco population during the last 2000 years BP in more detail. We analyzed 23 samples of ancient guanaco DNA from across the region. The results show three common haplotypes (1, 3 and 6) in the Andean highlands and steppe lowlands. In contrast, haplotypes 2, 4 and 7 occur exclusively in the highland samples dating to 1000 years BP and after. Haplotypes 2, 4 and 7 may represent admixture through gene flow from another population after 1000 years BP. Alternatively, these distinctive haplotypes could represent mutations that appeared because of population fragmentation due to bottlenecks and gene flow interruption caused by increases in hunting pressure by humans, which may have disconnected the regional guanaco populations.

Key words: Guanaco, ancient DNA, gene flow, northwestern Patagonia, Late Holocene.

El guanaco (*Lama guanicoe*, Artiodactyla, Camelidae) es el mamífero nativo silvestre más grande en América del Sur; su plasticidad ecofenotípica le permite habitar un amplio rango de áreas geográficas que atraviesa la Cordillera de los Andes desde Ecuador hasta Tierra del Fuego, incluyendo las llanuras de Patagonia y Pampa (Franklin 1982; Gonzalez et al. 2006; Vilá 2015; Wheeler 1995). Como consecuencia

fue un recurso básico para las poblaciones humanas de gran parte de Sudamérica desde finales del Pleistoceno, y sus restos óseos son muy comunes en los sitios arqueológicos (Marín et al. 2013; Mengoni Goñalons y Nacuzzi 1999; Metcalf et al. 2016; Miotti 1998; Miotti y Salemme 1999; Moscardi et al. 2020; Rindel et al. 2021). En distintos trabajos la frecuencia de hallazgos de especímenes óseos de esta

¹ IDEVEA (CONICET-UTN, FRSR). San Rafael-Mendoza, Argentina. abbonacynthia@gmail.com, ORCID ID: 0000-0003-4498-6783; gname@mendoza-conicet.gob.ar, ORCID ID: 0000-0001-5874-3550; adolfogil@arqueologiamendoza.com, ORCID ID: 0000-0001-5718-8866

² IADIZA (CONICET). Mendoza, Argentina. spuig@lab.cricyt.edu.ar; fvidela@mendoza-conicet.gob.ar

³ Wolf Creek Operating Foundation, USA. jeff.johnson@wcof-wy.org, ORCID ID: 0000-0001-7446-5001

⁴ Department of Geography and the Environment, University of North Texas, USA. steven.wolverton@unt.edu, ORCID ID: 0000-0002-9143-7149

Recibido: septiembre 2021. Aceptado: junio 2022.

<http://dx.doi.org/10.4067/s0717-73562023005002202>. Publicado en línea: 23-noviembre-2023.

especie fueron utilizados como una medida indirecta del tamaño de su población (Bettinger 1991; Neme et al. 2015; Neme y Gil 2008; Rindel et al. 2021). Recientemente, distintos trabajos han mostrado a través del uso de ADN que las poblaciones de guanaco han tenido fuertes variaciones en su tamaño desde finales del Pleistoceno y durante todo el Holoceno, lo cual ha sido relacionado tanto a cambios ambientales como con el impacto antrópico generado por la caza (Abbona et al. 2021; Metcalf et al. 2016; Moscardi et al. 2020; Rindel et al. 2021).

La investigación zooarqueológica sobre poblaciones de guanacos se basa en el supuesto de que esta especie presenta una población panmíctica, lo que significa que todos los guanacos de una región (p.ej., el norte de la Patagonia) son parte del mismo acervo genético conectado a través del flujo de genes (Abbona et al. 2021; Moscardi et al. 2020). Sin embargo, el crecimiento de la población humana prehispánica y el aumento de la caza de guanaco durante el Holoceno pudieron ocasionar una fragmentación del hábitat, aislamiento de poblaciones o subpoblaciones y, por lo tanto, barreras para el flujo de genes (Johnson et al. 2007; Wright 1943).

Este impacto de la reducción del flujo de genes es conocido para múltiples taxones, incluido *Passer domesticus* (Kekkonen et al. 2011), *Lyrurus tetrix* (Caizergues et al. 2003), *Lagopus leucura* (Fedy et al. 2008), *Tympanuchus cupido* (Johnson et al. 2003, 2004), *Setophaga chrysoparia* (Lindsay et al. 2008), *Henicorhina leucosticta* y *Eucometis penicillata* (Brown et al. 2004), *Crotalus atrox* (Herrmann et al. 2017), *Mesoclemmys dahli* (Gallego-García et al. 2018), *Puma concolor* (Gustafson et al. 2019), *Panthera tigris* (Thapa et al. 2018), *Trachypithecus leucocephalus* (Wang et al. 2017), comunidad de peces de corriente (Edge et al. 2017), *Gadopsis marmoratus* (Coleman et al. 2018). El estudio de una posible reducción de flujo génico es significativo para la arqueología en tanto brinda información acerca de la conexión entre los distintos grupos de guanaco y los cambios en los patrones de movilidad y territorialidad.

Un estudio reciente de ADN antiguo sobre muestras arqueológicas de guanaco del noroeste de Patagonia reveló una reducción poblacional en el tamaño estimado de la población de este ungulado durante los últimos 2000 años AP (Abbona et al. 2021). Este decrecimiento en el tamaño de la población fue entendido como la consecuencia del aumento en la presión de caza y/o condiciones ambientales

desfavorables (Abbona et al. 2021). Los estudios actuales del flujo de genes entre subpoblaciones ponen el foco en toda la metapoblación de guanacos de América del Sur. Varios estudios han observado que la conexión histórica entre las subpoblaciones de guanaco ha sido interrumpida y han asumido que es debido al contacto hispánico (Fan et al. 2020; Marin et al. 2013, 2017; Varas et al. 2020). Pero no hay evidencia empírica que apoye esta suposición, la cual se basa solo en la observación directa de historiadores/viajeros y su proyección desde una región a toda América del Sur (Gade 2015; Raedeke 1979). Actualmente, los crecientes impactos antropogénicos de la minería, la ganadería, alambrado de campos y otras formas de desarrollo generan importantes barreras al flujo de genes (Puig et al. 2011). Como resultado, las poblaciones contemporáneas de guanacos en el noroeste de la Patagonia están muy fragmentadas, y la mayoría de los individuos habitan áreas protegidas gestionadas por el Estado (SIB 2016a, 2016b). Fuera de las reservas, el guanaco está presente en bajas densidades, como en el caso de Sierras de Chachahuén, Cara Cura, Palauco y Cerro Nevado. Se desconoce si la distribución de la población contemporánea se relaciona principalmente con los impactos humanos modernos (Puig et al. 2003) o si ha sido estructurada previamente debido a una fuerte disminución de su demografía estimada hacia mediados del Holoceno Tardío (Abbona et al. 2021; Neme 2007).

Estas diferencias tanto en los patrones de movilidad como en los cambios en tamaño de la población pueden afectar profundamente los patrones de flujo genético dentro de la misma. En este trabajo presentamos los resultados de los análisis de ADN antiguo para examinar si hubo cambios en el flujo de genes entre las poblaciones de guanaco para el noroeste de la Patagonia durante los últimos 2000 años. De esta manera se espera conocer si la fragmentación de las poblaciones observadas en la actualidad tuvo su origen durante el Holoceno Tardío o si la interrupción en el flujo de genes en la población regional de guanacos, y la pérdida de su carácter panmíctico, ocurrió durante momentos históricos recientes, vinculados al establecimiento de pueblos y caminos.

Comportamiento, Biología y Genética de Poblaciones en Guanacos

En la actualidad, algunas poblaciones de guanacos mantienen migraciones estacionales entre zonas bien definidas, con un patrón de movimiento que se

repite cada año. Estos movimientos pueden alcanzar hoy, en áreas protegidas, una distancia máxima de hasta 85 km en “La Payunia” (Bolgeri 2016) y 50 km en “Laguna del Diamante” (Puig et al. 2011). Sin embargo, no todas las poblaciones de guanacos son migratorias, y al igual que en otros grupos de ungulados, existe una relación entre los patrones de distribución con la altitud (D’Eon y Serrouya 2005; Edwards 1956). En el noroeste de la Patagonia, en la Reserva La Payunia, con una población de 25.000 guanacos (Bolgeri 2016; Puig et al. 2003; Schroeder et al. 2014), el 60% son migratorios y el 40% mostró comportamiento residente (Bolgeri 2016). En contraste, en la Reserva Laguna del Diamante, la población completa migra anualmente, obligada por las condiciones climáticas extremas durante el invierno en los Altos Andes, donde la importante acumulación de nieve imposibilita el acceso al alimento (Puig et al. 2011). La presencia de ganado doméstico también tendría una fuerte influencia sobre las migraciones de guanaco (Bonacic et al. 1996; Puig et al. 2011).

En el movimiento anual en cada subpoblación migratoria, las agrupaciones familiares se reúnen en grupos mixtos después de la temporada reproductiva para migrar juntos a la zona de invierno (Bolgeri 2016; Bonino 1991; Coronato 2014; Flores et al. 2018). Como ya se mencionó, estas migraciones estacionales están relacionadas con la disponibilidad de alimentos y las condiciones climáticas (Puig et al. 1997, 2001). En contraste, dentro de cada subpoblación no migratoria, cada grupo familiar permanece en el mismo territorio defendido por el macho del harén durante todo el año (Bolgeri 2016; Franklin 1983; Raedeke 1979).

Los guanacos también realizan movimientos diarios (Raedeke 1979), buscan refugio y duermen en los arbustos durante la noche, mientras que en el día se trasladan a áreas abiertas donde pueden alimentarse y estar atentos a los depredadores (Flores et al. 2018; Jathanna et al. 2003). Con base en lo expuesto se puede afirmar que la movilidad actual entre las subpoblaciones de la región está bien documentada, mostrando patrones de desplazamiento locales, sin contacto, o con contacto muy ocasional, entre las subpoblaciones. Sin embargo, se conoce poco acerca de los cambios en el flujo de genes entre las subpoblaciones antiguas, y cuándo dichos cambios pudieron haber tenido lugar.

En el presente existen dos subespecies vivientes de guanaco, *L. guanicoe cacsilensis* y *L. guanicoe guanicoe* (Marin et al. 2013), y una subespecie

patagónica extinta (Metcalf et al. 2016), la que fue reemplazada por el actual clado de guanaco que colonizó la Patagonia de norte a sur en los últimos 10000 años (Metcalf et al. 2016; Moscardi et al. 2020). Hoy en día, la distribución del guanaco no es homogénea alcanzando las densidades más altas en los ambientes patagónico y andino donde predominan estepas arbustivas y pastizales abiertos (Politis et al. 2011; Puig et al. 1997, 2008).

En la actualidad la estructura de la población genética de América del Sur está bien diferenciada entre *L. guanicoe guanicoe* y la subespecie de guanaco del norte *L. guanicoe cacsilensis* (Fan et al. 2020; Marin et al. 2013; Varas et al. 2020). Sin embargo, se piensa que en el pasado, las dos subespecies tenían flujo genético asimétrico de noroeste a sureste (Marin et al. 2013). Se ha propuesto que las poblaciones de guanaco pueden haber sido desplazadas por acción de los grupos humanos (prehispánicos y/o post hispánicos) desde la costa hacia los Andes (Politis et al. 2011). Estas poblaciones se consideran hoy demográficamente independientes (Marin et al. 2013) y distintos análisis de estructura, como DAPC (Discriminant Analysis of Principal Component), distinguieron en gran medida ambas subespecies (Varas et al. 2020), sugiriendo una alta estructura entre ellas. Sin embargo, el índice F_{st} (Wright’s F-statistics, índice de fijación) sugiere un alto nivel de flujo de genes entre las subespecies de guanaco ($F_{st} = 0,05$) (Varas et al. 2020).

En el presente trabajo buscamos conocer si el flujo de genes ha cambiado entre las antiguas subpoblaciones del noroeste de Patagonia a lo largo del tiempo. Estimamos patrones históricos y continuos de flujo de genes entre las subpoblaciones de guanaco del noroeste de la Patagonia. Los niveles y direcciones del flujo de genes en relación con el asentamiento humano brindarán conocimiento acerca de la conexión histórica y prehispanica en la subespecie *L. guanicoe guanicoe*.

Contexto Ambiental y Distribución del Guanaco en el Noroeste de la Patagonia

El noroeste de la Patagonia es un amplio espacio que cubre alrededor de 90.000 km² desde 34° a 37° de latitud sur y 66° a 70° de longitud oeste. Limita al oeste con la Cordillera de los Andes, al este con el Río Desaguadero-Salado, al norte con el Río Diamante y al sur con el Río Grande-Colorado (Figura 1).

Dentro del área de estudio, desde un enfoque biogeográfico, es posible segregar diferentes

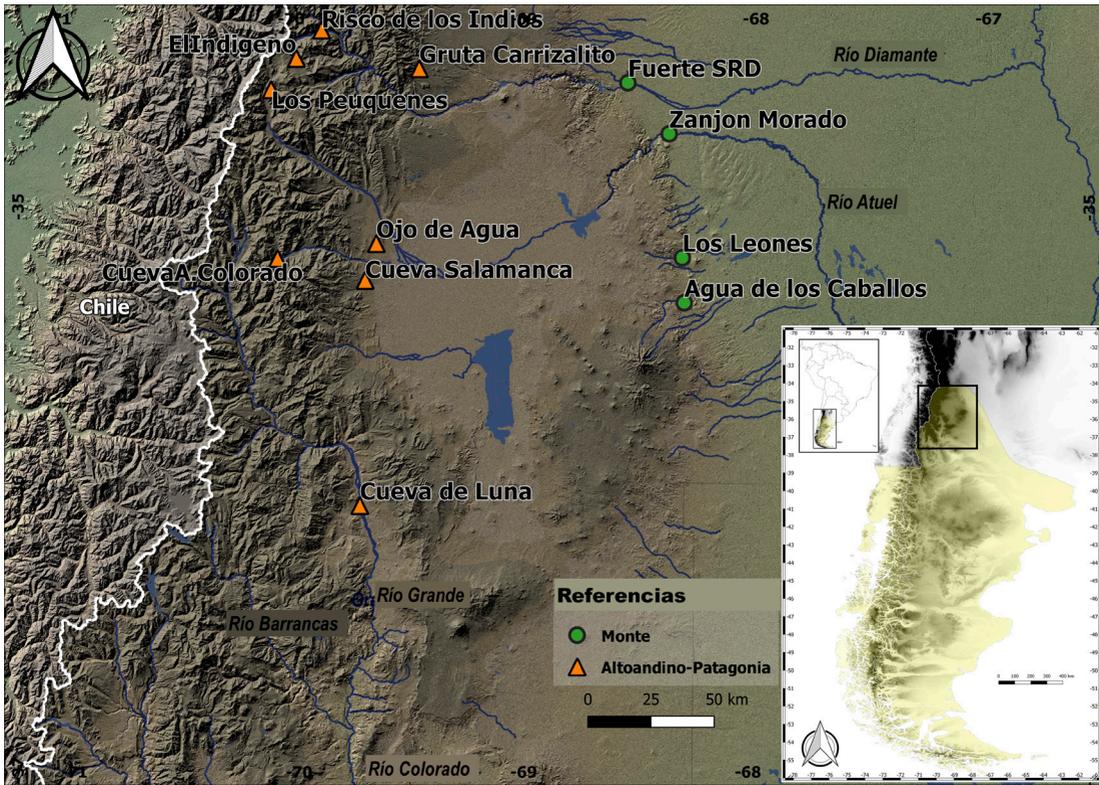


Figura 1. Área de estudio y sitios arqueológicos. El mapa de la derecha muestra la Patagonia resaltada en amarillo y señala el área de estudio con un rectángulo negro. El mapa utiliza datos abiertos de la NASA (<https://earthdata.nasa.gov>).

Study area and archaeological sites. The main map shows the archaeological sites. The right map show Patagonia highlighted in yellow and northwest Patagonia with a black rectangle. The map uses NASA open data (<https://earthdata.nasa.gov>).

ecorregiones de análisis (Gustavo et al. 2021). Las mismas descansan principalmente en la distribución de las provincias fitogeográficas: Altoandina-Patagonia y Monte. El Monte es una formación arbustiva ubicada en el llano oriental, con alturas inferiores a los 1.400 msm y precipitaciones estivales de 250 mm. Altoandina-Patagonia se caracteriza por una vegetación de pastizales con la Cordillera de los Andes al oeste y la región volcánica de La Payunia al este. Las alturas varían entre 1.400 y 5.100 msm y las precipitaciones aumentan con la altitud, que van desde 300 mm en las zonas más bajas, hasta los 900 mm en los picos más altos. Por encima de los 2.000 msm las precipitaciones ocurren principalmente durante el invierno y en forma de nieve, cubriendo gran parte del terreno con una densa capa de nieve.

El guanaco es el camélido de mayor distribución en América del Sur y se encuentra en todos los espectros de aridez. Su área de distribución en tiempos históricos cubría gran parte de las áreas biogeográficas

“Altoandina y Patagónica” (Politis et al. 2011). Politis et al. (2011) estudiaron la distribución del guanaco en América del Sur en relación al clima moderno (Phillips et al. 2006). Los resultados muestran poblaciones más numerosas en los ambientes de pastizales abiertos (Politis et al. 2011).

Materiales y Métodos

El ADN mitocondrial ha demostrado ser útil como marcador genético para estudiar la estructura genética de la población, ya que es haploide, no recombinante, multicopia, de rápida evolución y de herencia materna. La tasa de evolución del genoma mitocondrial es mayor que el del genoma nuclear. Debido a esta alta tasa de evolución, el ADN mitocondrial es útil para análisis de alta resolución del proceso evolutivo (Brown et al. 1979), y para muestras antiguas la tasa de recuperación o éxito es mucho mayor en comparación con el genoma nuclear (Lebrasseur et al. 2018).

Veintitrés muestras de hueso identificadas como *Lama* spp. según caracteres osteológicos fueron seleccionadas para su análisis luego de su secuenciación por NGS en un trabajo previo (Abbona et al. 2020). Las muestras provienen de diferentes sitios arqueológicos ubicados en distintos contextos ambientales del noroeste de la Patagonia. Cada muestra fue asignada a un conjunto temporal usando los fechados radiocarbónicos y tipos de artefactos asociados (Neme et al. 2015; Otaola et al. 2012, 2015; Wolverton et al. 2015). Para el caso del Fuerte SRD la fecha fue establecida sobre la base de documentos históricos. Distintos tipos de sitios están representados e incluyen campamento base, sitios de caza y procesamiento, y lugares de actividades específicas ocupados por cortos períodos de tiempo. Los contextos incluyen sitios al aire libre, refugios rocosos y cuevas (Figura 1 y Tabla 1).

Las secuencias mitocondriales se alinearon usando Geneious. Utilizamos DnaSP 6.12 (Rozas et al. 2017) para identificar y calcular el número de haplotipos (nH), el número de haplotipos privados (nHp), la diversidad haplotípica (Hd) y la diversidad de nucleótidos (π). Los haplotipos privados (Hp) son los únicos haplotipos que aparecen en solo un grupo entre aquellos que se comparan. La diversidad de haplotipos (Hd) representa la probabilidad de que dos muestras tomadas al azar tengan diferentes

haplotipos, mientras que la diversidad de nucleótidos (π) se define como el número promedio de diferencias de nucleótidos por sitio en comparación entre pares de secuencias de ADN. Las relaciones de haplotipos mitocondriales se analizaron mediante la construcción de Median Joining Network implementado en PopArt (Leigh y Bryant 2015). Los tests de la diferenciación genética entre las poblaciones se calcularon con DnaSP.

La estructura de haplotipos pre y post 1000 años AP se obtuvo usando una red de haplotipos de dos capas construida con el programa R y el *script* de TempNet (Prost y Anderson 2011). Las redes se generan utilizando parsimonia estadística (Templeton et al. 1992), y luego las capas se estructuran según los haplotipos. Las señales de cuellos de botella antiguas se investigaron mediante análisis de ADNmt con tres pruebas de neutralidad: D de Tajima (Tajima's D) - D de Fu y Li (Fu and Li's D) - F de Fu y Li (Fu and Li's F), implementado en DnaSP. Una breve descripción de la interpretación de la D de Tajima: D=0 la población mantiene su tamaño constante (actúa la deriva génica); D<0 la población está en expansión saliendo/recuperando de un reciente cuello de botella, D>0 la población esta disminuyendo su tamaño o bajo selección balanceadora (bajo presión de selección). En cuanto al estadístico Fs de Fu: negativo la población está en expansión; positivo la población disminuye.

Tabla 1. Descripción de los sitios arqueológicos.

Archaeological site descriptions.

Sitio	Funcionalidad	Tipo de sitio	Área	Años AP	Número de muestras
Agua de Los caballos	indet	Alero	M	300	1
Cueva Arroyo Colorado	SAE	Cueva	A	770	1
Cueva de Luna	indet	Cueva	P	500, 1400	2
Cueva Palulo	SAE	Cueva	A	2030, 2050	2
Cueva Salamanca	indet	Cueva	P	2200	2
El Indígena	CB	Estructuras		900	2
Fuerte SRD	indet	Estructuras	M	200	4
Gruta Carrizalito	indet	Cueva	P	530	1
Los Leones 6	indet	Aire libre	M	300	2
Los Peuquenes	CB	Estructuras	A	360	1
Ojo de Agua	CB	Aire libre	P	200	1
Risco de los Indios	CB	Estructuras	A	500	1
Zanjón Morado	SAE	Alero	M	1200	3

CB: campamento base; SAE: sitios de actividades específicas; indet: indeterminado M: monte; P: patagonia; A: altoandino.

Las muestras de guanaco fueron divididas en dos grupos temporales: A- 2200 a 1000 años AP, y B- 1000 a 200 años AP, así como en dos grupos espaciales: Altoandina-Patagonia y Monte. Esta segregación temporal se basa en la observación de nuestros resultados previos con un pico demográfico en la población de guanacos alrededor de los 2500 años AP seguido de un cuello de botella a los 1000 AP aproximadamente (Abbona et al. 2021).

Resultados

Sitios polimórficos

Se analizaron un total de 23 secuencias antiguas de *Lama guanicoe*, el tamaño de las secuencias es de 513 nucleótidos correspondientes a la Región Control del genoma mitocondrial (Tabla 1). En el alineamiento, 298 sitios son invariables (monomórficos), ocho variables (polimórficos) y 207 con datos faltantes. El alineamiento tiene cinco sitios con variables Singleton (dos variantes, y una aparece múltiples veces), tres sitios informativos parsimoniosos (dos variantes) (Tabla 2). En las muestras analizadas, se generaron siete haplotipos y se construyó una red de haplotipos (Tabla 3) basada en su relación genética (Figura 2A) y su distribución geográfica y temporal se muestra en la Figura 3A-B.

Frecuencia de haplotipos y su distribución

El haplotipo 1 (Hap_1) mostró la mayor frecuencia (14 muestras) con un 60,86%. El haplotipo 6 (Hap_6) fue el segundo más frecuente (tres muestras), con un porcentaje de 13% seguido del haplotipo 3 (Hap_3) con 8,7%, mientras que cada uno de los demás haplotipos mostró una frecuencia de 4,34%. Los haplotipos 1, 3 y 6 se encontraron en ambos tipos de ambiente: Altoandina-Patagonia y Monte (Figura 2), así como en los dos grupos temporales definidos: anteriores a 1000 años AP y posteriores a 1000 años AP (Figura 3). Los haplotipos 2, 4 y 7 fueron exclusivos de Altoandina-Patagonia y posteriores a 1000 años AP (Figura 3).

Índices de diversidad

Los parámetros de diversidad genética mitocondrial por población se muestran en la Tabla 4. La diversidad de haplotipos (Hd) para las 23 secuencias fue de 0,625 +/- 0,11 SD. Se encontró que el número promedio de diferencias de nucleótidos, k fue 1,5 y la diversidad de

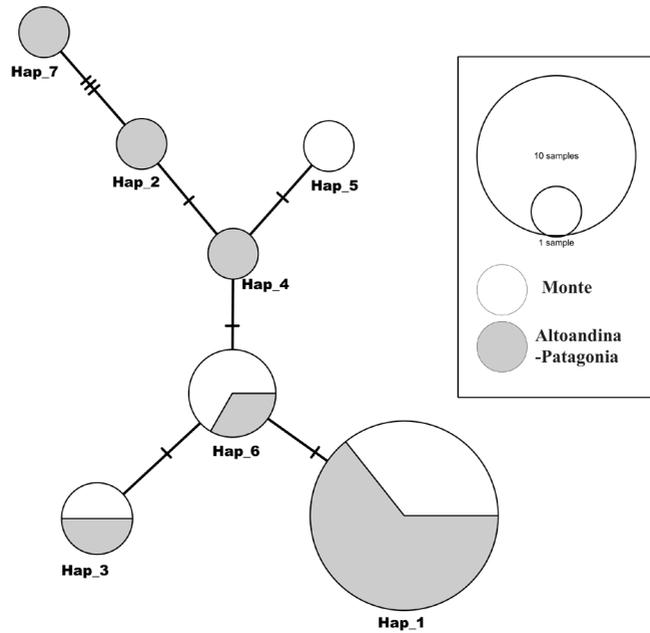
nucleótidos (π) era 0,0048 +/- 0,001. Se observaron cuatro y seis haplotipos en las muestras pre1000 y post1000, respectivamente. El valor de diversidad de haplotipos de la región control (Hd) varió de 0,75 en pre1000 a 0,57 en post1000. La diversidad de haplotipos fue más alta en las muestras anteriores a los 1000 años AP. En relación a esto, cabe resaltar que el tamaño de muestra en este grupo es menor al de las muestras posteriores a los 1000 años AP, aunque la diversidad de nucleótidos fue más alta entre las muestras posteriores a los 1000 años AP. Así mismo, el grupo posterior a los 1000 años AP mostró tres haplotipos privados (Hap_1, Hap_3 y Hap_7), mientras que antes de los 1000 años AP aparece solo uno (Hap_5).

Los índices de neutralidad calculados por la prueba D de Tajima y F_s de Fu fueron negativos en todas las poblaciones, pero no significativos, aunque estos valores resultaron más negativos para las muestras posteriores a los 1000 años AP, lo que indica que este grupo mostró una mayor expansión que las muestras anteriores a los 1000 años AP. Esta expansión deducida a partir de estos test implicaría que la misma se realizó en poco tiempo, por lo que los haplotipos son comunes en muchas áreas, y que el tiempo para acumular mutaciones fue escaso, de manera que la variabilidad es menor a la esperada. Si bien hay nuevos haplotipos la variación entre ellos es baja, lo que indica que son recientes.

Las diferencias de nucleótidos entre poblaciones (K_{xy}) fueron 1,4 y el número promedio de sustituciones de nucleótidos por sitio entre poblaciones (D_{xy}) fue de 0,005 (Tabla 5). La distancia genética por pares (F_{st}) entre poblaciones fue de -0,04 con un valor Nm de -13,94. Se encontró que los valores de F_{st} y G_{st} eran negativos, lo que indica que no hay diferenciación en estos loci (Weir y Cockerham 1984).

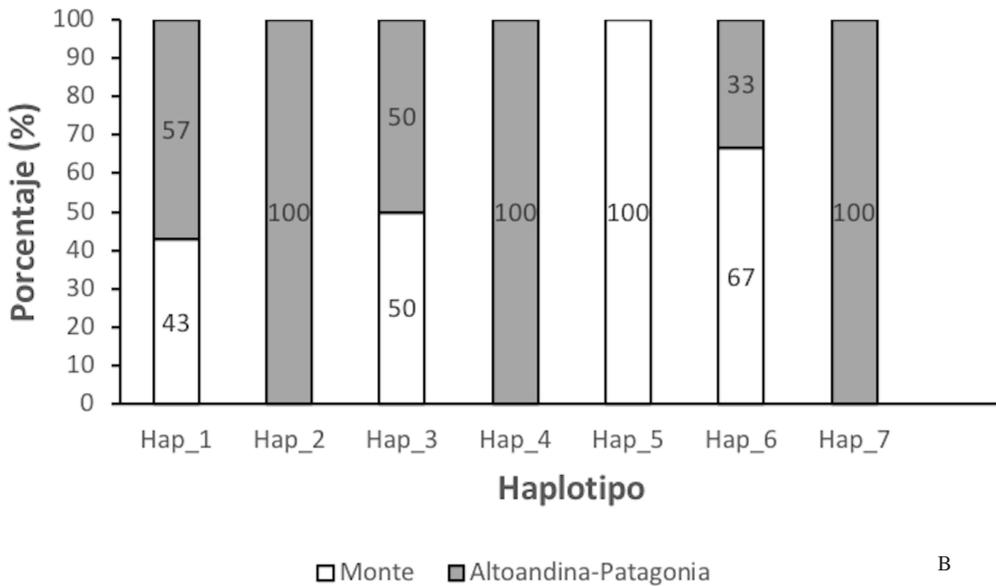
Discusión

Se identificaron siete haplotipos de guanacos antiguos en la región noroeste de Patagonia correspondientes a los últimos 2200 años AP. Estos haplotipos muestran diferencias temporales y espaciales en su distribución. Estas diferencias podrían indicar la presencia de haplotipos ancestrales (Hap_1, Hap_3 y Hap_6), que comparten una amplia distribución geográfica, alcanzando tanto sitios arqueológicos localizados en Altoandino-Patagonia como en el Monte. Los fechados de radiocarbono de estas muestras indican que los haplotipos Hap_1, Hap_3



A

Distribución espacial de haplotipos



B

Figura 2. Comparación espacial entre los siete haplotipos. (A) Red de Haplotipos, Monte (cluster blanco) y Altoandina-Patagonia (cluster gris). (B) Frecuencia de cada haplotipo según la distribución espacial.

Spatial comparison among the seven haplotypes. (A) Haplotypes network, Lowland (white cluster) and Highland (gray cluster). (B) Haplotype frequency according to spatial distribution.

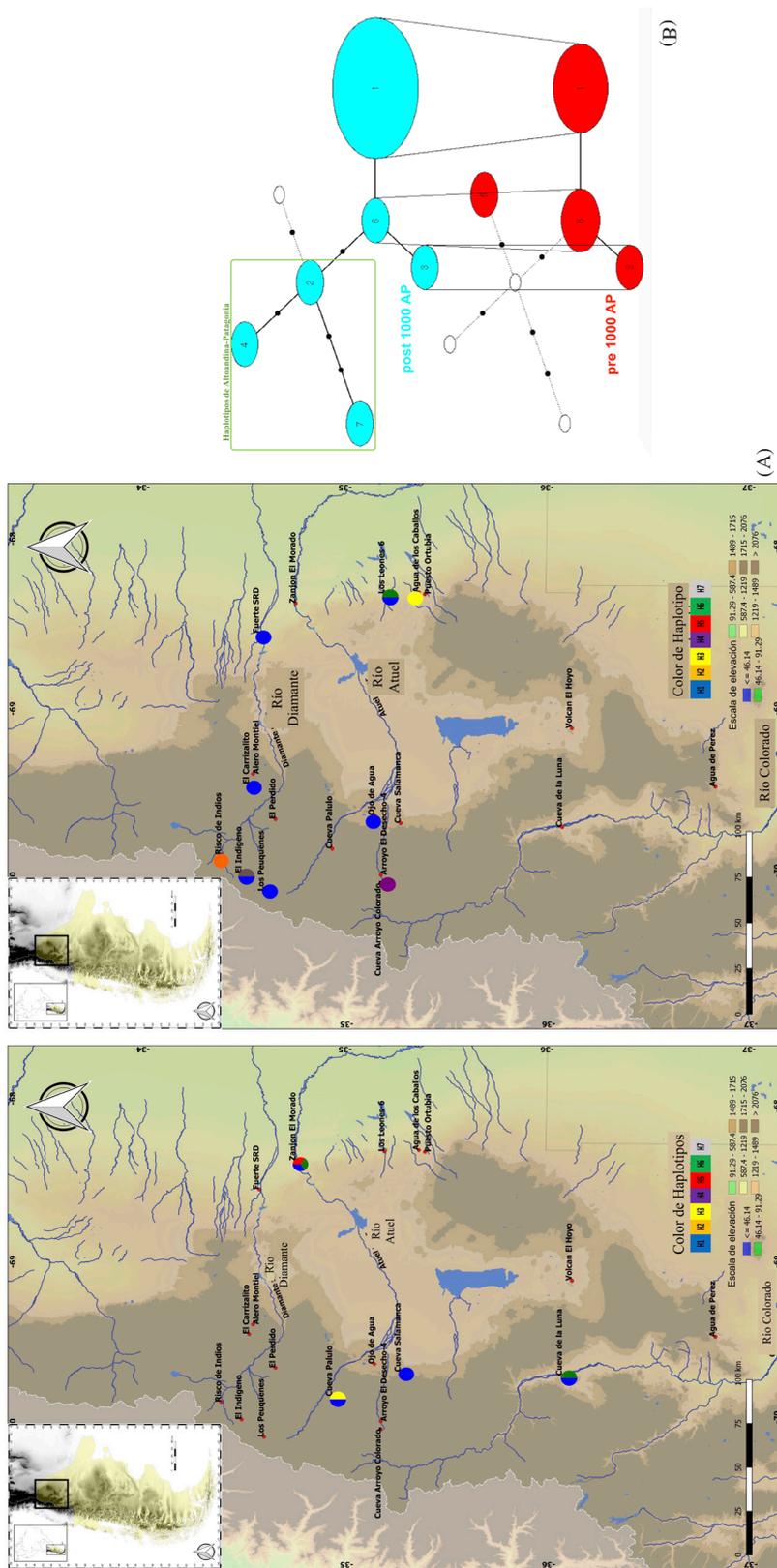


Figura 3. Comparación temporal entre haplotipos. (A) Mapa Izquierdo: antes de los 1000 años AP, y Mapa derecho: después de los 1000 años AP. (B) Red de haplotipos temporales. La capa superior es posterior a los 1000 años AP, la inferior es anterior a los 1000 años AP. (B) Frecuencia de cada haplotipo según la distribución temporal. *Temporal comparison among haplotypes. (A) Map pre-1000 years BP and post-1000 years BP. (B) Temporal haplotype network. Top layer is post-1000 years BP, bottom is pre-1000 years BP. (C) Haplotype frequency according to temporal distribution.*

Tabla 2. Sitios polimórficos. Cinco sitios de variable singleton (dos variantes, y una aparece múltiples veces): 190, 199, 214, 217, 443. Tres sitios informativos parsimoniosos (dos variantes): 42, 44, 190, 191.

Polymorphic sites. Five singleton variable sites (two variants and one occurring multiple times): 199, 214, 217, 443. Three Parsimony informative sites (two variants): 42, 44, 190, 191.

	42	44	190	191	199	214	217	443	Frecuencia de haplotipo
Hap_1	A	A	C	G	T	T	A	C	14
Hap_2	G	T	.	A	1
Hap_3	.	T	T	2
Hap_4	.	T	.	A	1
Hap_5	.	T	.	A	.	.	G	.	1
Hap_6	.	T	3
Hap_7	G	T	.	A	C	C	.	T	1

Tabla 3. Haplotipos identificados según los sitios arqueológicos, años AP entre paréntesis.

Haplotypes identified from archaeological sites, with years BP in brackets.

Haplotipo	Muestra arqueológica
Hap_1	Cueva Palulo (2030), Gruta Carrizalito (530), Cueva Salamanca (2200), Los Leones (300), Zanjón Morado (1200), Cueva Salamanca (2200), Ojo de Agua (200), Los Peuquenes (360), El Indígena (900), Cueva Luna (500), Fuerte SRD (200)x4
Hap_2	Risco de los Indios (500)
Hap_3	ACA (300), Cueva Palulo (2050)
Hap_4	Cueva Arroyo Colorado (770)
Hap_5	Zanjón Morado (1200)
Hap_6	Zanjón Morado (1200), Los Leones (300), Cueva Luna (1400)
Hap_7	El Indígena (900)

La antigüedad de cada muestra ósea corresponde a fechados radiocarbónicos no calibrados y se asignó por asociación directa con fechas radiocarbónicas en cada sitio arqueológico. Las excepciones son las muestras del Fuerte SRD (basada en documentos históricos) y Ojo de Agua (por asociación con material histórico). Las muestras están disponibles en el Laboratorio de Arqueología del Museo de Historia Natural de San Rafael. x4 (4 muestras).

y Hap_6 son más antiguos que los de Hap_2, Hap_4 y Hap_7, los cuales provienen de conjuntos fechados en los últimos 1000 años AP.

El número de haplotipos es mayor en las tierras altas Alotandino-Patagonia ($n = 6$) que en las tierras bajas del Monte ($n = 4$), pero esta diferencia se produce principalmente durante los últimos 1000 años AP cuando la diversidad de haplotipos aumenta, lo que indicaría una rápida expansión de la población. Este aumento en la diversidad de haplotipos es corroborado por los parámetros de diversidad poblacional a partir

de los datos mitocondriales obtenidos por el análisis de Tajima, que muestra un incremento en el índice de $-0,62$ en el grupo más antiguo (más de 1000 años AP), a $-0,92$ en el grupo más reciente post 1000 años AP (Tabla 2). Sin embargo, estos resultados no son estadísticamente significativos, lo que podría deberse al pequeño número de muestras analizadas.

Es interesante que todos los nuevos haplotipos provengan exclusivamente de sitios arqueológicos de altura (Altoandina), lo que sugiere que hubo una disminución en el flujo de genes entre estos individuos

Tabla 4. Parámetros de diversidad genética por población.
Genetic diversity parameters per population.

Población	n	S	nH	nHp	Hd +/- sd	π +/- sd	K	D de Tajima	D de Fu y Li	F de Fu y Li	Fs de Fu	
Pre 1000	8	4	4	1	0,75 +/- 0,1	0,0037 +/- 0,001	1,3	-0,62 (No significativo, P > 0,10)	-0,92 (No significativo P > 0,10)	-0,93 (No significativo P > 0,10)	-0,67	En expansión
Post 1000	15	7	6	3	0,57 +/- 0,1	0,0045 +/- 0,001	1,6	-0,92 (No significativo P > 0,10)	-0,97 (No significativo P > 0,10)	-1,10 (No significativo P > 0,10)	-1,42	Más en expansión (más negativo)
Total	23	8	7	3	0,625 +/- 0,11	0,0048 +/- 0,001	1,5					

n: número de muestras; S: sitios polimórficos; nH: número de haplotipos para cada población; nHp: número de haplotipos privados; Hd: diversidad de haplotipos; π : diversidad de nucleótidos; k: número promedio de la diferencia de nucleótidos.

Tabla 5. Flujo de genes y diferenciación genética entre poblaciones.
Gene Flow and Genetic Differentiation among populations.

Población 1	Población 2	Hs	Ks	Kxy	Dxy	Da	Gst	GammaSt	Fst	Nm
Pre 1000	Post 1000	0,63	1,5	1,4	0,005	-0,0002	-0,009	0,03	-0,04	-13,94

Kxy: número promedio de diferencias de nucleótidos entre poblaciones; Dxy: número promedio de sustituciones de nucleótidos por sitio entre poblaciones; Da: número de sustituciones netas de nucleótidos por sitio entre poblaciones; Gst: índice de diferenciación genética basado en la frecuencia de haplotipos; Fst: distancia genética por pares; Nm: flujo de genes.

y los ubicados en las tierras bajas del Monte. Esta situación podría estar señalando el inicio de un proceso de fragmentación. Sin embargo, es necesario tener en cuenta que el tamaño de muestra es pequeño, lo cual dificulta identificar cambios a lo largo del tiempo. Los resultados pueden estar sesgados dado que al ser un análisis de frecuencia y que las muestras abarcan periodos de tiempo muy largos, el error de muestreo puede ser alto.

Uno de los haplotipos provenientes de la región Altoandina (Hap_7) tiene diferencias importantes con el resto de los haplotipos de la región, incluso con aquellos provenientes de sitios Altoandinos. Estas diferencias están dadas por la presencia de tres mutaciones con el haplotipo más próximo. En un trabajo reciente, esta muestra del sitio El Indígena (Abbona et al. 2020), ubicado en la frontera Chile-Argentina, indica una estrecha relación con muestras provenientes del sitio Isla Mocha en el centro sur de Chile (Westbury et al. 2016). Es probable que el individuo analizado en el presente trabajo provenga de poblaciones localizadas en la vertiente occidental de la cordillera.

Este caso abre la posibilidad de que el mayor número de nuevos haplotipos en cordillera (Hap_2, Hap_4 y Hap_7) esté vinculado a la llegada de individuos desde la vertiente occidental. Sin embargo, el hecho es que el individuo relacionado a poblaciones de Chile central (Isla Mocha) (Hap_7) se diferencia del resto de los individuos de Altoandino en que tiene mayor distancia genética (Figura 3) que entre el resto de los individuos de Altoandino con el Monte y Patagonia (Hap_3, Hap_6 y Hap_1).

La estimación de la comparación entre poblaciones (Kxy, Dxy, Gst y Fst) respalda un bajo nivel de diferenciación genética entre las poblaciones pre y post 1000 años AP. Por lo tanto, estas sugieren una baja divergencia, compartiendo haplotipos comunes y con un flujo de genes (Nm) alto entre las mismas. En el presente estudio, los valores bajos de diversidad de nucleótidos sugirieron pequeñas diferencias entre los haplotipos. Esto también se demostró mediante la red de haplotipos, que representa en su mayoría diferencias de un solo nucleótido entre los haplotipos, con la excepción del Hap_7. La baja diversidad de nucleótidos puede ser una señal de una rápida

expansión de la población efectiva a partir de un pequeño tamaño, como se observó en un estudio previo (Abbona et al. 2021). La interpretación de la expansión demográfica se correlaciona bien con los patrones observados de efecto de rebote biológico alrededor de 500 años AP estudiados en un trabajo previo (Neme et al. 2022).

El resultado obtenido a partir de los datos presentados apoya la idea de una fragmentación tardía de la población de guanacos en el noroeste de la Patagonia, pero previa a la llegada de los europeos. Esta fragmentación comienza durante los últimos 1000 años AP, y más probablemente los últimos 900 años AP. Esto se refleja en el número de nuevos haplotipos que aparecen entre la población de guanacos de sitios arqueológicos de la Cordillera de los Andes. Por otra parte, la aparición de nuevos haplotipos ocurre luego de una fuerte disminución en la demografía del guanaco como ya ha sido discutido previamente (Abbona et al. 2021). Esta disminución en el tamaño efectivo de la población habría estado asociada a la sobreexplotación de este camélido por parte de los grupos cazadores-recolectores. La caza excesiva podría haber provocado finalmente la fragmentación y la diferenciación genética a lo largo del último milenio en la región andina del norte de Patagonia.

Es muy posible que en la actualidad la expansión de ciudades, caminos, ganado doméstico, caza furtiva, así como las actividades mineras y petroleras, haya potenciado aún más este proceso de fragmentación, con escaso o ningún flujo genético entre los distintos parques donde se encuentran hoy las poblaciones de guanaco (Baldi et al. 2016; Gonzalez et al. 2006; González et al. 2014; Puig et al. 2011). Esta fragmentación puede tener un impacto profundo en la política de conservación a lo largo del sistema de parques provinciales. La desertificación de la tierra debido al pastoreo excesivo junto con más sequías causadas por el cambio climático son amenazas potenciales de gran preocupación para la abundancia de guanacos en toda su distribución. Como se ha documentado durante eventos históricos, las sequías severas podrían haber tenido efectos extremos en las poblaciones locales de guanacos, según se ha verificado en el este de la Patagonia (Baldi et al. 2016).

En este trabajo sugerimos que las poblaciones previas a los últimos 1000 años AP tuvieron mayor nivel de flujo genético que las poblaciones post 1000. Esta conexión permitió un alto nivel de diversidad en el pool genético de la población, lo cual pudo haberle mejorado su capacidad de responder a la adaptación

frente a cambios ambientales (Arnold y Kunte 2017; Janes y Hamilton 2017). En contraste, las poblaciones de guanacos más recientes (últimos 1000 años AP), con menor capacidad de dispersión, sufrieron la limitación del flujo génico entre poblaciones aisladas y fragmentadas. Así, es importante tener en cuenta, que tanto la población histórica como moderna de guanacos pueden tener su potencial adaptativo reducido para enfrentar cambios ambientales espontáneos en comparación con aquellas poblaciones ancestrales, con poblaciones que sufrieron erosión genética y la endogamia (Arrendal et al. 2004; Musmann et al. 2017).

Conclusiones

Este trabajo ha sido un primer acercamiento a las variaciones en la estructura genética de las poblaciones de guanaco del sur de Mendoza a lo largo del tiempo. Entre los aportes más significativos obtenidos podemos mencionar que por un lado D de Tajima y F_s de F_u muestran una mayor expansión de las poblaciones de guanaco, y el mayor número de haplotipos en las tierras Altoandinas apoyaría esto. Asimismo, K_{xy} , D_{xy} , G_{st} y F_{st} respaldan un bajo nivel de diferenciación genética entre las poblaciones pre y post 1000 años AP, lo que también podría ser una señal de una rápida expansión con un flujo de genes o dispersión alto entre las poblaciones. Esta expansión habría ocurrido luego de una fuerte disminución en la demografía del guanaco (aprox. 2000 AP) (Abbona et al. 2021), de la subsiguiente fragmentación de la población (aparición de nuevos haplotipos). Estas inferencias son poco robustas debido al bajo número de muestras, lo que limita el alcance de las mismas. Futuros análisis de muestras nos permitirán ampliar las observaciones realizadas y discriminar con mayor precisión el tamaño de las áreas consideradas para cada grupo de comparación.

La comprensión de la sensibilidad genética de las poblaciones de guanaco a problemas con su hábitat y a la interacción con sus predadores (en este caso humanos) son de suma utilidad para el manejo futuro de esta especie dentro y fuera de las áreas protegidas. Sin dudas que estos conocimientos permitirán discutir aspectos de las poblaciones de guanaco más allá de los límites del sur de la Provincia de Mendoza.

Agradecimientos: Este trabajo fue apoyado por la subvención de “United States National Science Foundation Grant number 1630051” (S. Wolverson investigador principal, J. Johnson y L. Nagaoka

Investigadores adjuntos) y la Agencia Nacional de Promoción Científica PICT 2019- 04447 (G. Neme

investigador principal) y PICT-2020-SERIEA-02370 (C. Abbona investigadora responsable).

Referencias Citadas

- Abbona, C.C., G. Neme, J. Johnson, A. Gil, R. Villalba, L. Nagaoka, T. Kim y S. Wolverton 2021. Sustainable harvest or resource depression? Using ancient DNA to study the population dynamics of guanaco in western Argentina during the Holocene *Journal of Archaeological Science* 129:105355. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2021.105355>.
- Abbona, C.C., G.A. Neme, J. Johnson, T. Kim, A.F. Gil y S. Wolverton 2020. Were domestic camelids present on the prehispanic South American agricultural frontier? An ancient DNA study. *PLoS ONE* 15 (11):e0240474. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0240474>
- Arnold, M.L. y K. Kunte 2017. Adaptive Genetic Exchange: A Tangled History of Admixture and Evolutionary Innovation *Trends in Ecology & Evolution* 32 (8):601-611.
- Arrendal, J., C.W. Walker, A.-K. Sundqvist, L. Hellborg y C. Vilà 2004. Genetic evaluation of an otter translocation program *Conservation Genetics* 5 79-88.
- Baldi, R., P. Acebes, E. Cuéllar, M. Funes, D. Hoces, S. Puig y W. Franklin 2016. Lama guanicoe. En *The IUCN Red List of Threatened Species*. DOI: 10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T11186A18540211.
- Bettinger, R.L. 1991. *Hunter-Gatherers. Archaeological and Evolutionary Theory*. Plenum Press, New York.
- Bolgeri, M.J. 2016. *Caracterización de Movimientos Migratorios en Guanacos (Lama guanicoe) y Patrones de Depredación por Pumas (Puma concolor) en la Payunia, Mendoza*. Tesis doctoral en Biología, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche.
- Bonacic, C., J. Iriarte y F. Bas 1996. Endangered guanaco (*Lama guanicoe*) population habitat use in the Andean Mountains of Chile *Journal of Wildlife Research* 1:85-88.
- Bonino, N. 1991. Comparación de las dietas del guanaco, ovino y bovino en Tierra del Fuego, Argentina. *Turrialba* 41:452.
- Brown, L.M., R.R. Ramey, B. Tamburini y T.A. Gavin 2004. Population structure and mitochondrial DNA variation in sedentary Neotropical birds isolated by forest fragmentation *Conservation Genetics* 5:743-757.
- Brown, W.M., M. George y A.C. Wilson 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 76 (4):1967-1971.
- Caizergues, A., O. Rätti, P. Helle, L. Rotelli, L. Ellison y J. Rasplus 2003. Population genetic structure of male black grouse (*Tetrao tetrix* L.) in fragmented vs. continuous landscapes *Molecular Ecology* 12 (9):2297-2305.
- Coleman, R., B. Gauffre, A. Pavlova, L. Beheregaray, J. Kearns, J. Lyon, M. Sasaki, R. Leblois, C. Sgro y P. Sunnucks 2018. Artificial barriers prevent genetic recovery of small isolated populations of a low-mobility freshwater fish. *Heredity* 120:515-532.
- Coronato, A. 2014. Territorios fueguinos: fisonomía, origen y evolución. En *Cazadores de Mar y Tierra. Estudios Recientes en Arqueología Fueguina*, editado por J. Oría y A. Tivoli, pp. 43-63. Editorial Cultural Tierra del Fuego, Ushuaia.
- D'Eon, R.G. y R. Serrouya 2005. Mule deer seasonal movements and multiscale resource selection using global positioning system radiotelemetry *Journal of Mammalogy* 86:736-744.
- Edge, C.B., M.-J. Fortin, D.A. Jackson, D. Lawrie, L. Stanfield y N. Shrestha 2017. Habitat alteration and habitat fragmentation differentially affect beta diversity of stream fish communities. *Landscape Ecology* 32:647-662.
- Edwards, R.Y. 1956. Snow Depths and Ungulate Abundance in the Mountains of Western Canada. *The Journal of Wildlife Management* 20 (2):159-168.
- Fan, R., Z. Gu, X. Guang, J.C. Marín, V. Varas, B.A. González, J.C. Wheeler, Y. Hu, E. Li, X. Sun, X. Yang, C. Zhang, W. Gao, J. He, K. Munch, R. Corbett-Detig, M. Barbato, S. Pan, X. Zhan, M.W. Bruford y C. Dong 2020. Genomic analysis of the domestication and post-Spanish conquest evolution of the llama and alpaca. *Genome Biology* 21:159. <https://doi.org/10.1186/s13059-020-02080-6>.
- Fedy, B.C., K. Martin, C. Ritland y J. Young 2008. Genetic and ecological data provide incongruent interpretations of population structure and dispersal in naturally subdivided populations of white-tailed ptarmigan (*Lagopus leucura*). *Molecular Ecology* 17 (8):1905-1917.
- Flores, C.E., G. Deferrari, L. Collado, J. Escobar y A. Schiavini 2018. Spatial abundance models and seasonal distribution for guanaco (*Lama guanicoe*) in central Tierra del Fuego, Argentina. *PLoS ONE* 13:e0197814. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0197814>.
- Franklin, W. 1982. Biology, ecology, and relationship to man of the South American camelids. En *Mammalian Biology in South America*, editado por M. Mares y H. Genoways, pp. 457-489. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Linesville.
- Franklin, W. 1983. Contrasting socioecologies of South America's wild camelids: the vicuna and the guanaco. En *Advances in the Study of Mammalian Behavior*, editado por J. Eisenberg y D. Kleiman, pp. 573-629. American Society of Mammalogists, Shippensburg.
- Gade, D.W. 2015. Particularizing the Columbian exchange: Old World biota to Peru. *Journal of Historical Geography* 48:26-35.
- Gallego-García, N., M. Vargas-Ramírez, G. Forero-Medina y S. Caballero 2018. Genetic evidence of fragmented populations and inbreeding in the Colombian endemic Dahl's toad-headed turtle (*Mesoclemmys dahli*). *Conservation Genetics* 19:221-233.
- Gonzalez, B., E. Palma, B. Zapata y J. Marin 2006. Taxonomic and biogeographical status of guanaco *Lama guanicoe* (Artiodactyla, Camelidae). *Mammal Review* 36 (2):157-178.
- González, B.A., P. Orozco-terWengel, R. von Borries, W.E. Johnson, W.L. Franklin y J.C. Marín 2014. Maintenance of genetic diversity in an introduced island population of guanacos after seven decades and two severe demographic bottlenecks:

- Implications for camelid conservation. *PLoS ONE* 9 (3):e91714. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091714>.
- Gustafson, K.D., R.B. Gagne, T.W. Vickers, S.P. Riley, C.C. Wilmers, V.C. Bleich, B.M. Pierce, M. Kenyon, T.L. Drazenovich, J.A. Sikich, W.M. Boyce y H.B. Ernest 2019. Genetic source-sink dynamics among naturally structured and anthropogenically fragmented puma populations. *Conservation Genetics* 20:215-227.
- Herrmann, H.W., K.M. Pozarowski, A. Ochoa y G.W. Schuett 2017. An interstate highway affects gene flow in a top reptilian predator (*Crotalus atrox*) of the Sonoran Desert. *Conservation Genetics* 18:911-924.
- Janes, J. y J. Hamilton 2017. Mixing it up: The role of hybridization in forest management and Conservation under Climate Change *Forests* 8 (7):237. <https://doi.org/10.3390/f8070237>.
- Jathanna, D., K.U. Karanth y A.J.T. Johnsingh 2003. Estimation of large herbivore densities in the tropical forests of southern India using distance sampling. *Journal of Zoology* 261 (3):285-290.
- Johnson, J.A., R.M. Bellinger, J.E. Toepfer y P. Dunn 2004. Temporal changes in allele frequencies and low effective population size in greater prairie-chickens. *Molecular Ecology* 13 (9):2617-2630.
- Johnson, J.A., K.K. Burnham, W.A. Burnham y D.P. Mindell 2007. Genetic structure among continental and island populations of gyrfalcons. *Molecular Ecology* 16 (15):3145-3160.
- Johnson, J.A., J.E. Toepfer y P.O. Dunn 2003. Contrasting patterns of mitochondrial and microsatellite population structure in fragmented populations of greater prairie-chickens. *Molecular Ecology* 12 (2):3335-3347.
- Kekkonen, J., I.K. Hanski, H. Jensen, R.A. Väisänen y J.E. Brommer 2011. Increased genetic differentiation in house sparrows after a strong population decline: From panmixia towards structure in a common bird. *Biological Conservation* 144 (2):2931-2940.
- Lebrasseur, O., H. Ryan y C. Abbona 2018. Bridging archaeology and genetics. En *Environmental Archaeology*, editado por E. Pişkin, A. Marciniak y M. Bartkowiak, pp. 111-132. Springer, Cham.
- Leigh, J.W. y D. Bryant 2015. POPART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution* 6 (9):1110-1116.
- Lindsay, D.L., K.R. Barr, R.F. Lance, S.A. Tweddale, T.J. Hayden y P.L. Leberg 2008. Habitat fragmentation and genetic diversity of an endangered, migratory songbird, the golden-cheeked warbler (*Dendroica chrysoparia*). *Molecular Ecology* 17 (9):2122-2133.
- Marin, J., B. Gonzalez, E. Poulin, C. Casey y W. Johnson 2013. The influence of the arid Andean high plateau on the phylogeography and population genetics of guanaco (*Lama guanicoe*) in South America. *Molecular Ecology* 22 (2):463-482.
- Marin, J.C., K. Romero, R. Rivera, W.E. Johnson y B.A. Gonzalez 2017. Y-chromosome and mtDNA variation confirms independent domestications and directional hybridization in South American camelids. *Animal Genetics* 48 (5):591-595.
- Mengoni Goñalons, G.L. y L. Nacuzzi 1999. *Cazadores de Guanacos de la Estepa Patagónica*. Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires.
- Metcalfe, J.L., C. Turney, R. Barnett, F. Martin, S.C. Bray, J.T. Vilstrup, L. Orlando, R. Salas-Gismondi, D. Loponte, M. Medina, M. De Nigris, T. Civalero, P.M. Fernández, A. Gasco, V. Duran, K.L. Seymour, C. Otaola, A. Gil, R. Paunero, F.J. Prevosti, C.J.A. Bradshaw, J.C. Wheeler, L. Borrero, J.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):e15016. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501682>.
- Miotti, L.L. 1998. *Zoarqueología de la Meseta Central y Costa de Santa Cruz*. Un enfoque de las estrategias adaptativas aborígenes y los paleoambientes. Museo de Ciencias Naturales de, San Rafael, Mendoza.
- Miotti, L. y M. Salemme 1999. Biodiversity, taxonomic richness and specialists-generalists during late Pleistocene/early Holocene times in Pampa and Patagonia (Argentina, southern South America). *Quaternary International* 53-54:53-68.
- Moscardi, B., D.D. Rindel y S.I. Perez 2020. Human diet evolution in Patagonia was driven by the expansion of *Lama guanicoe* after megafaunal extinctions. *Journal of Archaeological Science* 115:105098. <https://10.1016/j.jas.2020.105098>.
- Mussmann, S., M. Douglas, W. Anthonysamy, M. Davis, S. Simpson, W. Louis y M. Douglas 2017. Genetic rescue, the greater prairie chicken and the problem of conservation reliance in the Anthropocene. *Royal Society Open Science* 4 (2):160736. <https://10.1098/rsos.160736>.
- Neme, G. A. 2007. *Cazadores-recolectores de Altura En Los Andes Meridionales: En Alto Valle del Río Atuel, Argentina*. Archaeopress, Oxford.
- Neme, G.A., C.C. Abbona, A.F. Gil, C. Otaola, L. Nagaoka, M. Giardina, S. Wolverton y J. Johnson 2022. Exploring the environmental rebound in Northwest Patagonia: zooarchaeological, stable isotope, radiocarbon frequency and DNA trends. En *Questioning Rebound: People and Environmental Change in the Protohistoric and Early Historic Americas*, editado por E. Jones y J. Fisher. University of Utah Press, Salt Lake City. En prensa.
- Neme, G.A. y A.F. Gil 2008. Faunal exploitation and agricultural transitions in the South American agricultural limit. *International Journal of Osteoarchaeology* 18(3):293-306.
- Neme, G., A. Gil, L. Salgán, M. Giardina, C. Otaola, M. De la P. Pompei, E. Peralta, N. Sugrañes, F.R. Franchetti y C. Abbona 2021. Una aproximación biogeográfica a los límites de la agricultura en el norte de Patagonia, Argentina. *Chungara Revista de Antropología Chilena* 54 (3):397-418.
- Neme, G.A., A.F. Gil, C. Otaola y M.A. Giardina 2015. Resource exploitation and human mobility: Trends in the archaeofaunal and isotopic record from Central Western Argentina *International Journal of Osteoarchaeology* 25 (6):866-876.
- Otaola, C., M.A. Giardina, M. Corbat y F.J. Fernández 2012. Zooarqueología en el sur de Mendoza: integrando perspectivas zooarqueológicas en un marco biogeográfico. En *Paleobiogeografía en el Sur de Mendoza*, editado por G.A. Neme y A.F. Gil, pp. 85-115. Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires.

- Otaola, C., S. Wolverton, M.A. Giardina y G.A. Neme 2015. Geographic scale and zooarchaeological analysis of Late Holocene foraging adaptations in western Argentina. *Journal of Archaeological Science* 55:16-25.
- Phillips, S.J., R.P. Anderson y R.E. Schapire 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190 (3-4):231-259.
- Politis, G., L. Prates, M. Merino y M. Tognelli 2011. Distribution parameters of guanaco (*Lama guanicoe*), pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) and marsh deer (*Blastocerus dichotomus*) in Central Argentina: Archaeological and paleoenvironmental implications. *Journal of Archaeological Science* 38 (7):1405-1416.
- Prost, S. y C.N.K. Anderson 2011. TempNet: A method to display statistical parsimony networks for heterochronous DNA sequence data. *Methods in Ecology and Evolution* 2:663-667.
- Puig, S., G. Ferraris, M. Superina y F. Videla 2003. Distribución de densidades de guanacos (*Lama guanicoe*) en el norte de la Reserva La Payunia y su área de influencia (Mendoza, Argentina). *Multequina* 12 (6):37-48.
- Puig, S., M. Rosi, F. Videla y E. Mendez 2011. Summer and winter diet of the guanaco and food availability for a High Andean migratory population (Mendoza, Argentina). *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 76 (6):727-734.
- Puig, S., F. Videla y M. I. Cona 1997. Diet and abundance of the guanaco (*Lama guanicoe* Müller 1776) in four habitats of northern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 36 (2):343-357.
- Puig, S., F. Videla, M.I. Cona y S.A. Monge 2001. Use of food availability by guanacos (*Lama guanicoe*) and livestock in Northern Patagonia (Mendoza, Argentina). *Journal of Arid Environments* 47 (3):291-308.
- Puig, S., F. Videla, M.I. Cona y V.G. Roig 2008. Habitat use by guanacos (*Lama guanicoe*, Camelidae) in northern Patagonia (Mendoza, Argentina). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 43:1-9. <https://doi.org/10.1080/01650520701461319>.
- Raedeke, K. 1979. *Population Dynamics and Socioecology of the Guanaco (Lama guanicoe) of Magallanes, Chile*. Thesis Ph.D., University of Washington, Seattle.
- Rindel, D.D., B.F. Moscardi y S.I. Perez 2021. The distribution of the guanaco (*Lama guanicoe*) in Patagonia during Late Pleistocene-Holocene and its importance for prehistoric human diet. *The Holocene* 31 (4):644-657.
- Rozas, J., A. Ferrer-Mata, J.C. Sánchez-DelBarrio, S. Guirao-Rico, P. Librado, S.E. Ramos-Onsins y A. Sánchez-Gracia 2017. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. *Molecular Biology and Evolution* 34 (12):3299-3302.
- Schroeder, N.M., S.D. Matteucci, P.G. Moreno, P. Gregorio, R. Ovejero, P. Taraborelli y P.D. Carmanchahi 2014. Spatial and seasonal dynamic of abundance and distribution of guanaco and livestock: Insights from using density surface and Null Models. *PLOS ONE* 9:e85960. DOI: doi.org/10.1371/journal.pone.0085960.
- Sistema de Información de Biodiversidad (SIB)2016a. La Payunia. [https://web.archive.org/web/20160305213039/http://www.sib.gov.ar/area/MENDOZA*PA*La Payunia \(El Payén\)](https://web.archive.org/web/20160305213039/http://www.sib.gov.ar/area/MENDOZA*PA*La Payunia (El Payén)).
- SIB 2016b. Laguna del Diamante. https://web.archive.org/web/20160303195800/http://www.sib.gov.ar/area/MENDOZA*LD*Laguna del Diamante#val.
- Templeton, A.R., K.A. Crandall y C.F. Sing 1992. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics* 132 (2):619-633.
- Thapa, K., S. Manandhar, M. Bista, J. Shakya, G. Sah, M. Dhakal, N. Sharma, B. Llewellyn, C. Wultsch, L.P. Waits, M.J. Kelly, J.-M. Hero, J. Hughes y D. Karmacharya 2018. Assessment of genetic diversity, population structure, and gene flow of tigers (*Panthera tigris tigris*) across Nepal's Terai Arc Landscape. *PLoS ONE* 13:e0193495. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193495>.
- Varas, V., J.P. Vásquez, R. Rivera, A. Longo, P.A. Valdecantos, J.C. Wheeler, W.E. Johnson y J.C. Marín 2020. Interbreeding among South American camelids threatens species integrity *Journal of Arid Environments* 181:104249. DOI: [10.1016/j.jaridenv.2020.104249](https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2020.104249).
- Vilá, B. 2015. *Camélidos Sudamericanos*. Eudeba, Buenos Aires.
- Wang, W., Y. Qiao, S. Li, W. Pan y M. Yao 2017. Low genetic diversity and strong population structure shaped by anthropogenic habitat fragmentation in a critically endangered primate, *Trachypithecus leucocephalus*. *Heredity* 118:542-553.
- Weir, B.S. y C.C. Cockerham 1984. Estimating F -statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38 (6):1358-1370.
- Westbury, M., S. Prost, A. Seelenfreund, J.-M. Ramírez, E.A. Matisoo-Smith y M. Knapp 2016. First complete mitochondrial genome data from ancient South American camelids - The mystery of the chilihueques from Isla Mocha (Chile). *Scientific Reports* 6:38708. <http://doi.org/10.1038/srep38708>.
- Wheeler, J. 1995. Evolution and present situation of the South American Camelidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 54 (3):271-295.
- Wolverton, S., C. Otaola, G. Neme, M. Giardina y A. Gil 2015. Patch Choice, Landscape Ecology, and Foraging Efficiency: The Zooarchaeology of Late Holocene Foragers in Western Argentina *Journal of Ethnobiology* 35 (3):499-518.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28 (2):114-138.