

18.1. PALEODIETAS Y PATRONES DE MOVILIDAD DE CAZADORES RECOLECTORES: SU ESTIMACION EN BASE A LOS ISOTOPOS ESTABLES DEL CARBONO.

JORGE FERNANDEZ (1), HECTOR O. PANARELLO (2)

1. INTRODUCCION

Como consecuencia de sus funciones metabólicas (fotosíntesis, asimilación, etc.) los organismos modifican las relaciones existentes entre los isótopos estables³ de ciertos elementos, como el nitrógeno (N), oxígeno (O) y carbono (C). Este cambio, que a pesar de su pequeño valor es mensurable aplicando técnicas adecuadas, se denomina fraccionamiento isotópico. El primer fraccionamiento biológico que sufren los isótopos estables del C en la atmósfera, es el que efectúan las plantas durante la fotosíntesis, al fijar el dióxido de carbono (CO₂) a sus tejidos. Cuando un herbívoro ingiere las plantas que componen su dieta, también incorpora los isótopos estables del C conservando la relación anterior, pero al fijarlo a sus tejidos durante la asimilación se produce un segundo fraccionamiento, cuyo valor es constante. Esta última relación isotópica es transferida de los tejidos del herbívoro a los de su consumidor (carnívoro) tras producir un nuevo fraccionamiento isotópico. De esta manera, el desarrollo total de la cadena alimentaria está acompañado por fracciona-

(1) Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, CONICET, e Instituto Nacional de Antropología.

(2) Instituto de Geocronología y Geología Isotópica, INGEIS.

³ Un elemento se caracteriza por el número de electrones o protones que posee, o sea su número de masa. Los átomos con el mismo número

mientos isotópicos sucesivos, cada uno de los cuales es específico de un determinado nivel trófico. Las concentraciones que alcanzan los isótopos estables del C en el organismo de los invertebrados, de los reptiles, aves o mamíferos, son una consecuencia del ambiente y de la dieta ingerida durante el ciclo biológico de cada uno.

En el ecosistema continental, al que pertenece Haichol, la alimentación humana ha tenido una conexión o bien directa con la vegetación -es el caso de los piñones, entre otros-, o bien indirecta, a través del consumo de carne de herbívoros igualmente dependientes de ella. La trama ecológica del sistema trófico así estructurado es favorable y adecuado para el logro de nuestro objetivo inmediato: utilizar los isótopos estables del C como trazadores dietarios e, indirectamente, como indicadores del patrón de movilidad adoptado por los cazadores recolectores.

Por sus características especiales, la materia ósea puede conservar invariables, durante prolongados lapsos posteriores a la muerte, las relaciones isotópicas acumuladas por los organismos en el transcurso de su ciclo vital. Esto se verifica especialmente en el colágeno, la fracción orgánica del hueso. El colágeno contenido en los esqueletos humanos recuperados en la cueva, inmejorablemente conservado por la sequedad de los sedimentos, se presta singularmente para reconstruir, en base a mediciones isotópicas, la composición de la mezcla alimentaria ingerida durante el ciclo biológico de aquéllos individuos. La cronología radiocarbónica, complementariamente, permitirá apreciar los cambios que pudieran haberse producido en la dieta de los individuos seleccionados, cuyos lapsos de vida respectivos abarcan unos 4000 años. Antes será preciso explicitar algunas de las características que regulan la distribución de los isótopos estables del C en la naturaleza, y el mecanismo biológico que ajusta su transferencia a diferentes y sucesivos niveles del sistema trófico.

de masa, pero con distinta masa atómica, se denominan isótopos. Estos pueden ser estables o inestables. El carbono posee dos isótopos estables: ^{12}C , que constituye aproximadamente el 98.9%, y el ^{13}C , que constituye el 1.1% del reservorio natural. La relación $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ varía ligeramente (unos pocos %) debido a procesos físico-químicos como la fotosíntesis, la respiración, el metabolismo animal y vegetal, etc. El restante isótopo del C, el ^{14}C , es radiactivo y participa en cantidades mínimas ($10^{-10}\%$), se reduce con el tiempo a partir de la muerte del organismo, y puede usarse con fines cronológicos.

2. LOS ISOTOPOS ESTABLES DEL C EN LA NATURALEZA

Durante la fotosíntesis, los vegetales terrestres toman del reservorio de CO_2 atmosférico el C necesario a su economía, aunque no todos lo hacen siguiendo el mismo camino. Un grupo mayoritario de plantas, al que los botánicos denominan C_3 lo fija inicialmente en un compuesto orgánico con tres átomos de C, mientras que otro grupo, llamado C_4 , lo hace en un compuesto orgánico de cuatro átomos.

Ambos tipos de plantas, C_3 y C_4 , se diferencian por su anatomía foliar, pero también por las diferentes relaciones isotópicas que tienen los isótopos estables del C ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) incorporados fotosintéticamente a sus tejidos. Dichas relaciones isotópicas se expresan con referencia a un estándar internacional, llamado PDB⁴. Las diferencias entre las relaciones de una muestra y las del estándar se expresan como valores $\delta^{13}\text{C}$ en partes por mil (‰):

$$\delta^{13}\text{C} = \left[\frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C} \text{ muestra}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C} \text{ estándar}} - 1 \right] \times 1000 \text{ ‰}$$

El valor $\delta^{13}\text{C}$ del CO_2 atmosférico es de -7 ‰ , pero si en instalaciones adecuadas se combustionan muestras foliares de ambos tipos de plantas, se purifica el CO_2 resultante y, en un espectrómetro de masas se miden las relaciones $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ fotosintéticamente fijadas por cada uno, se comprueba que en las plantas de tipo C_3 los valores $\delta^{13}\text{C}$ promedian -27 ‰ , mientras que en las de tipo C_4 promedian $-12,5 \text{ ‰}$. Esto se debe a que, como consecuencia de su metabolismo y de las influencias del ambiente en que viven, ambos tipos de plantas discriminan de manera diferente en contra del isótopo más pesado, estableciendo una relación bimodal cuyos valores no se superponen. Existe otro camino fotosintético, el Metabolismo Acido de las Crasuláceas (MAC) cuyas concentraciones en ^{13}C pueden caer tanto en el grupo C_3 como C_4 .

La mayoría de los árboles, arbustos y gramíneas de las regiones templadas siguen el ciclo fotosintético C_3 . Las gramíneas tropicales, unas pocas dicotiledoneas, la caña de azúcar y el maíz, entre las plantas cultivadas, siguen el camino C_4 (PARK y EPSTEIN 1961; BENDER 1968, 1971; SMITH y EPSTEIN 1971;

⁴ Es estándar internacional PDB es el carbonato de un belemnite de la Formación Peedee de Carolina del Sur, USA, al que arbitrariamente se le asigna un valor $\delta^{13}\text{C}$ de 0‰. La mayoría de los materiales orgánicos contienen menor cantidad de ^{13}C que el estándar adaptado y, como consecuencia, su valores son negativos.

TROUGHTON 1972; VAN DER MERWE 1982; TING y GIBBS 1982).

En los ecosistemas continentales la distribución de ambos tipos de plantas no es uniforme. Las del tipo C₃ prosperan en ambientes húmedos, fríos y nubosos. Las plantas C₄ prefieren ambientes soleados, cálidos y terrenos desprovistos de exceso de agua; algunas colonizan ambientes salinos (DOWNTON 1971). También altitudinalmente se producen cambios característicos en la proporción de plantas C₃ y C₄ (LIVINGSTONE y CLAYTON 1980; VOGEL et al. 1978; TIESZEN e IMBAMBA 1980; TIESZEN et al. 1979).

Los valores $\delta^{13}\text{C}$ de las plantas pasan a fijarse, a través de la ingesta, en el organismo de los herbívoros, produciéndose un fraccionamiento isotópico que enriquece los tejidos de éstos en ^{13}C . El monto de este enriquecimiento es variable para cada tipo de tejido (grasa, pelo, músculo, hueso; VOGEL 1978). Desde el punto de vista arqueológico, el hueso interesa de manera particular. El factor de enriquecimiento, o diferencia entre el valor $\delta^{13}\text{C}$ de la dieta y del colágeno de los herbívoros, ha sido estimado en 5,1 - 5,3‰ (VOGEL 1978; y VAN DER MERWE 1977; SULLIVAN y KRUEGER 1981; AMBROSE y DENIRO 1989.).

Se ha comprobado experimentalmente, bajo condiciones de dieta controlada, que el valor $\delta^{13}\text{C}$ del colágeno óseo refleja la composición isotópica de la dieta. Los valores isotópicos adquiridos por los herbívoros pasan a fijarse, con escasa modificación, en los tejidos de los carnívoros que se sustentan de ellos. El valor $\delta^{13}\text{C}$ del colágeno humano de individuos provenientes de ambientes donde sólo existen plantas C₃ corresponde, una vez descontado el enriquecimiento metabólico, al de esas plantas o al de los herbívoros que las consumen. Así el valor $\delta^{13}\text{C}$ del colágeno óseo del hombre de Europa occidental, donde no hay plantas C₄, promedia -21,4‰, lo que representa la participación de 100% de especies C₃ en su dieta (DENIRO y EPSTEIN 1978; FRY et al. 1978; SULLIVAN y KRUEGER 1981; TEERI y SCHOELLER 1979; TIESZEN et al. 1983; DENIRO y SCHOENINGER 1983). Estas comprobaciones han permitido extender la investigación a diferentes niveles tróficos: modernos (DENIRO y EPSTEIN 1978, 1981; LAND et al. 1980; TIESZEN et al. 1979; VOGEL 1978; VON SCHIRNDING et al. 1982), paleontológicos (VOGEL 1983; BOMBIN y MUEHLENBACHS 1985; AMBROSE y DENIRO 1989; FERNANDEZ et al. 1989), y arqueológicos (BERNDER et al. 1981; CHISHOLM et al. 1983; VAN DER MERWE y VOGEL 1978; VAN DER MERWE et al. 1981; LYNOT et al. 1986; FARNSWORTH et al. 1985; SCHWARCZ et al. 1985; SEALY y VAN DER MERWE 1986; FERNANDEZ et al. 1990; para una autorizada revisión crítica, SILLEN et al. 1989).

3. MATERIALES Y METODOS

Tomando en cuenta los antecedentes reseñados, nuestro objetivo será aplicarlos a la identificación de los principales componentes de la dieta humana predominante en Haichol, verificando su coincidencia o desacuerdo con los que fueran derivados en base a los macrorrestos.

El requisito básico que debe cumplir el colágeno que pretenda utilizarse en el análisis paleodietario basado en la composición de sus isótopos estables, es que su señal isotópica se haya mantenido invariable después del proceso diagenético sufrido y de extracción para el análisis, de manera que los valores que se midan reflejen valores *in vivo* (DENIRO 1985; NELSON *et al.* 1986; TUROSS *et al.* 1988; STAFFORD *et al.* 1988. El contenido de la "fracción colagénica" remanente en huesos prehistóricos y fósiles ha sido caracterizada química, enzimática espectroscópicamente por DENIRO y WEINER (1988). Su alteración *post mortem* no está en función de la antigüedad (DENIRO 1985), sino de la incorporación de contaminantes, principalmente materia orgánica exógena y humatos (STAFFORD *et al.* 1988; DENIRO 1985). El contenido de colágeno en los huesos decae y se degrada por adición o sustracción de componentes, proceso que agiliza su exposición a la intemperie o la circulación de agua en el suelo, por lo que la alteración diagenética en ciertos ambientes especiales, como el terreno congelado y en cuevas secas es mínima (STAFFORD *et al.* 1988).

Por sus características físicas y químicas, las muestras de hueso humano prehistórico y de animales modernos seleccionadas para la extracción del colágeno, caen dentro de las categorías I (moderno) y II (arqueológico muy bien conservado) establecidas por STAFFORD *et al.* (1988). Solamente se utilizó hueso compacto, desgastando previamente la superficie externa hasta una profundidad de 0,5 mm, para eliminar las partes en contacto con los agentes naturales. Todas las muestras de hueso se limpiaron ultrasónicamente, secadas luego a temperatura levemente mayor que la ambiental y con corriente de aire, quebradas y molidas a un tamaño comprendido entre 30 y 60 mallas. Los huesos modernos fueron desgrasados mediante doble lavado con acetona, y secados nuevamente. La extracción y purificación del colágeno se hizo de acuerdo a la técnica usada por LONGIN (1971), modificada por DENIRO y EPSTEIN (1978, 1981) y SCHOENINGER y DENIRO (1984) para la remoción de contaminantes húmicos y fúlvicos. El control de la calidad y del estado de conservación del colágeno extraído, se evaluó en base a su rendimiento, en ningún caso inferior al 20% del hueso tratado (STAFFORD *et al.* 1988) y con la medición de la relación C/N elemental, que en el hueso moderno ha sido estimada entre

2,9 y 3,6 (DENIRO 1985). El producto utilizado para las mediciones isotópicas ha sido gelatina colagénica. Con fines comparativos, también se midieron las relaciones $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ en semillas de araucarias argentinas, y en tubérculos silvestres.

Para el análisis isotópico, 8 mg de colágeno se mezclaron con 100 mg de pentóxido de vanadio en un vial de pyrex sellado al vacío (aproximadamente 10^{-4} mbar). La muestra fue combustiónada en un horno eléctrico durante 8 horas a 550°C (PANARELLO 1987). El CO_2 se purificó criogénicamente, removiendo el agua y gases no condensables, atrapado después con nitrógeno líquido y transferido a un espectrómetro de masas Micromass 602-D McKinney. El mismo tratamiento se usó para los vegetales analizados. Los resultados son expresados como valores δ , ya definidos. El error estándar de medición es de $\pm 0,1\%$. Los resultados obtenidos sobre colágeno humano arqueológico se han volcado en la Tabla 1, junto con la edad estimada de cada muestra. En las tablas 2 y 3, respectivamente, se proporcionan los valores $\delta^{13}\text{C}$ de colágeno de guanaco moderno y de alimentos vegetales (a raucarias y tubérculo silvestre).

TABLA 1. Edad estimada, valor $\delta^{13}\text{C}$ del colágeno humano y valor $\delta^{13}\text{C}$ hipotética de la dieta ingerida

Muestra	Edad, años	$\delta^{13}\text{C}$ ‰ del colágeno	$\delta^{13}\text{C}$ ‰ de la ingesta ¹
H-14	4500 \pm 120	-17,0	-22,1
H-59	~ 2000	-17,1	-22,2
H-43	~ 1200	-17,4	-22,5
		\bar{x} -17,1	\bar{x} -22,2

¹ Valor estimativo, suponiendo un enriquecimiento por fraccionamiento metabólico de 5,1-5,3‰.

4. RESULTADOS Y DISCUSION

El valor $\delta^{13}\text{C}$ promedio en las tres muestras de colágeno humano es $-17,1\%$. Su homogeneidad podría interpretarse como un indicio de que la mezcla alimentaria haya sido en los tres casos muy parecida, a pesar de su diferente cronología, que abarca entre 4500 y 1200 años A. P. Para identificar el ambiente desde el cual pudo provenir la ingesta que, al final de la cadena alimentaria, ha pasado a fijarse en el colágeno con el valor promedio de $-17,1\%$ es preciso considerar cada uno de los ambientes de fluencia (*catchment*) diferenciados en el capítulo 17 y al comienzo de éste.

Comenzaremos por el caso más sencillo, el de *pire mapu* (Cordillera) donde el hombre pudo haber tenido acceso permanente a una dieta básicamente vegetal (piñones y otros). VOGEL (1978)

ha establecido que, en este primer eslabón, el valor $\delta^{13}\text{C}$ del colágeno de herbívoros cuya dieta ha consistido en plantas de tipo C_3 , como las que existen en el ambiente de la Cordillera, tras haber experimentado un enriquecimiento de 5,1-5,3% promedio el valor de -21,4 ‰ (VAN DER MERWE 1982).

En la Tabla 2 se reproducen los valores $\delta^{13}\text{C}$ de la parte comestible de tres plantas de tipo C_3 : harina de semillas de *A. araucana* (pehuén), *A. angustifolia* (araucaria misionera) y de un tubérculo silvestre del Neuquén, los dos últimos sólo con finalidad comparativa. Si la dependencia dietaria sobre alguna de estas especies hubiera sido del 100%, el valor de colágeno humano sería, respectivamente, de -18,5; -16,3; y -21,5‰, que en el caso de las semillas de pehuén solamente difiere en -1,4‰ con respecto al valor esperado. De esta manera las evidencias arqueológicas que sindicaron a los piñones de araucaria como un componente importante de la dieta, son confirmadas por la relación estrecha existente entre la composición isotópica de la harina de piñones y del colágeno humano.

TABLA 2. Valores $\delta^{13}\text{C}$ de alimentos vegetales

Muestra	Procedencia	$\delta^{13}\text{C}$ ‰
<i>A. araucana</i>	Neuquén	-23,6
<i>A. angustifolia</i>	Misiones	-21,4
Tubérculo emilácea	Neuquén	-24,6

La segunda zona ecológica a considerar es la franja a 1000 m de altitud en que se encuentra la cueva. Los mamíferos que habitan ese ambiente, al que la población aborígen de tiempos históricos denominó *inapire mapu* (costa de cordillera) son herbívoros (*Ctenomys*, *Cavia*, *Galea*, *Microcavia*, *Chaetophractus*) de escaso desplazamiento, cuya alimentación ha dependido exclusivamente de arbustos y coironales de *Festuca* pertenecientes al tipo C_3 , cuyo valor $\delta^{13}\text{C}$ promedio es de -27‰.

En *inapire mapu* los eslabones de la cadena alimentaria son tres: pastizal -herbívoros (roedores y otros)- carnívoros (seres humanos). La signatura isotópica del pastizal (teóricamente, -27‰) debió fijarse en el segundo eslabón con el valor de -21,5‰ al producirse un fraccionamiento durante la formación del colágeno del consumidor. En el tercero, un nuevo fraccionamiento enriquecerá el valor $\delta^{13}\text{C}$ del colágeno del carnívoro en 2% (VAN DER MERWE 1986) con respecto al del herbívoro que lo sustenta. El valor $\delta^{13}\text{C}$ del colágeno de carnívoro será, en consecuencia, -19,5, que difiere en 2,4‰ con respecto al que fuera medido en el colágeno humano prehistórico.

Esta mayor comprobación es de la mayor importancia, porque transluce que pese al elevado número en que los desechos

óseos de roedores y otros mamíferos medianos se han encontrado en el depósito arqueológico, el colágeno humano no refleja la señal isotópica que lo caracteriza. Su abundancia numérica pudiera ser sólo consecuencia de su escaso rendimiento en materia nutricia. Si bien formaron parte de la dieta humana, lo hicieron en pequeña cantidad o durante períodos cortos.

TABLA 3. Valores $\delta^{13}\text{C}$ en el colágeno de *Lama guanicoe* moderna

Procedencia	latitud Sud	$\delta^{13}\text{C} \text{ ‰}$	
Neuquén	38°	-19,8	
Neuquén	39°	-19,7	$\bar{X} -19,3$
Río Negro	41°	-18,4	

Si se consideran otros macrorrestos de alimentación, que como los huesos de guanaco alcanzan en la cueva una proporción de 2,8%, el valor isotópico del colágeno humano adquiere otra faceta relevante. En la Tabla 3 figuran los valores $\delta^{13}\text{C}$ medidos en el colágeno de guanaco moderno proveniente de localidades ubicadas inmediatamente al E del pie cordillerano, caracterizadas por su vegetación esteparia, dentro de la región a la que la población aborígen denominó *huincul mapu* (país de las lomadas). Esas mediciones han arrojado un valor $\delta^{13}\text{C}$ de -19,3‰. Subsistiendo exclusivamente de estos animales, una población de cazadores hubiese incorporado a su propio colágeno -una vez adicionado el factor de enriquecimiento metabólico de 2 ‰. (VAN DER MERWE 1986), un valor $\delta^{13}\text{C}$ de -17,3‰, que coincide casi exactamente con el valor medido en el colágeno humano de Haichol.

Un aspecto oscuro que debe señalarse, es que el colágeno de guanaco moderno analizado muestra valores relativamente enriquecidos en ^{13}C (-19,3) para provenir de un habitat al que se supone desprovisto de plantas cuyo camino fotosintético sea del tipo C_4 . Esto conduce a considerar tres alternativas: 1) que la población humana dietariamente investigada haya tenido acceso limitado a alguna planta cultivada de tipo C_4 ; 2) que durante cierta parte del año haya permanecido en alguna comarca en cuya flora las especies C_4 alcanzaran alguna representación; 3) que hayan sido las manadas de camélidos, y no los grupos humanos que en parte subsistían con su caza, los que se desplazaran estacionalmente desde la estepa, donde pudieran existir agrupaciones de plantas C_4 a la zona de pie de cordillera (*inapire mapu*) en que se localiza Haichol.

La comarca provista de especies C_4 no podría hallarse sobre la vertiente cordillerana del Pacífico, en cuyas espesas formaciones boscosas predominan plantas del tipo C_3 . Más razonable parece ubicar tentativamente ese territorio en la zona de conformación mesetaria del centro del Neuquén, donde los

bajos salitrosos, las formaciones medanosas, el cielo siempre luminoso, las temperaturas elevadas y una situación semipermanente de sequía, crean la ambientación propicia a las asociaciones extensas de gramíneas o pastos denominados "salados" que siguen el camino fotosintético C_4 y son, a la vez, palatables a los camélidos. Entre tales especies citaremos: *Distichlis spicata* ("pasto salado"); *Echinochloa crusgalli* e *Imperata cylindrica* ("maicillo"). la primera coloniza suelos salinos, la última los arenosos. Estos vegetales constituirían la posible fuente a través de la cual los herbívoros, particularmente el guanaco, podrían haber adquirido cierto enriquecimiento en ^{13}C , transmitiéndolo al organismo de los grupos que practicaban su caza. No debiera descartarse que, opcionalmente, cazaran en *huincul mapu* al choique petiso (*Pterocnemia pennata*), una de las pocas especies que, de acuerdo con nuestras observaciones, comen catáceas. En toda aplicación futura de los isótopos estables del C como trazadores dietarios sería preciso evaluar también el posible aporte isotópico de plantas que siguen el camino fotosintético MAC (metabolismo ácido de las Crasuláceas).

En cuanto a la posibilidad de que el maíz, otra planta C_4 , haya integrado la paleodieta humana, parece muy remota en vista de que los restos humanos analizados son más antiguos que la cronología comprobada del maíz o, por lo menos, de su consumo en Haichol, cuyo registro más temprano es de 350 ± 120 años A. P. (AA-3094).

5. CONCLUSIONES

Los análisis isotópicos practicados en el colágeno humano confirman presunciones anteriores, formuladas tomando como base los indicadores arqueológicos presentes en la cueva, a la vez que ajustan, clarifican y redimensionan el significado y la importancia efectiva de otros.

Podría esbozarse el siguiente cuadro prospectivo.

1. La harina de semillas de pehuén constituyó uno de los principales componentes de la paleodieta humana.
2. Los mamíferos pequeños del ambiente *inapire mapu* que circunda a la cueva, cuyos restos se encuentran en número elevado en los sedimentos excavados, parecen haber tenido una participación menor que la inicialmente estimada, o haberla tenido durante períodos cortos. Este es otro argumento que vuelve a sugerirnos el carácter "amortiguador" de ese recurso.
3. Las mediciones isotópicas no contradicen, sino que por

el contrario respaldan, la hipótesis de que haya existido una economía autosuficiente, sin grandes desplazamientos, basada en el aprovechamiento secuencial de los recursos locales. Existe o se insinúa, sin embargo, un sutil tercer componente paleodietario de naturaleza herbívora, que debió generarse en el segundo nivel trófico como consecuencia de la ingesta de plantas C_4 (o MAC, en el caso del choique), inexistentes en la propia localidad. Salvo que este pequeño desajuste en las relaciones isotópicas mensurables en el colágeno humano pueda ser explicado en el futuro por medio de otros argumentos, se considera posible que la población cazadora se haya estacionado durante cierta parte del año en la región esteparia neuquina, donde las manadas de camélidos habrían podido tener acceso a fuentes enriquecidas en ^{13}C , como son las plantas del tipo C_4 , y por su intermedio haber transmitido al colágeno humano la signatura isotópica que les corresponde; o, inversamente, que hayan sido los camélidos los que estacionalmente se desplazaban entre *huincul mapu* e *inapire mapu*.

Practicando un mayor número de análisis isotópicos en colágeno humano y de herbívoros y carnívoros, confrontando los resultados en los ámbitos de Cordillera y estepa, y efectuando una categorización rigurosa de los caminos fotosintéticos seguidos por la vegetación neuquina, este cuadro provisorio puede perfeccionarse, adquiriendo mayor confiabilidad. Sin embargo, y aunque no caben dudas en cuanto al origen continental de los componentes dietarios investigados en este trabajo, la posibilidad de algún reflejo marítimo o litoral no debe perderse de vista. Para detectarlo y, a la vez, ampliar y refinar la reconstrucción paleodietaria, en futuros ensayos será imprescindible practicar conjuntamente la medición de isótopos estables del carbono y del nitrógeno ($^{13}C/^{12}C$ y $^{15}N/^{14}N$), que asociadamente permiten deslindar con precisión y claridad las dietas marinas de las terrestres.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido parcialmente financiado por el Proyecto de Investigación y Desarrollo PID 30225 Isótopos en Arqueología. II (Aplicación) del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, CONICET. Los análisis isotópicos se practicaron en el Instituto de Geocronología y Geología Isotópica, INGEIS, a cuyo director, Dr. Enrique Lineros, se agradece haber facilitado equipos y laboratorios. La misma expresión se extiende al personal del laboratorio de isótopos estables del mismo Instituto, licenciadas S. Valencia y Cristina De Peña, y a E. Llambías. A la Dra. Mirte Arriaga, de la División Anatomía Vegetal del Museo Argentino B. Rivadavia, se agradece el asesoramiento proporcionado en relación con el camino fotosintético seguido por las plantas citadas en este trabajo.

BIBLIOGRAFIA

- AMBROSE, S. H., M. J. DENIRO. 1989. Climate and habitat reconstruction using stable carbon and nitrogen isotope ratios of collagen in prehistoric herbivore teeth from Kenya. Quaternary Research 31: 407-422.
- BENDER, M. M. 1988. Mass spectrometric studies of carbon 13 varieties in corn and other grasses. Radiocarbon 10 (2): 468-472.
- BENDER, M. M. 1971. Variations in the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation. Phytochemistry 10: 1239-1244.
- BENDER, M., D. A. BEARREIS, R. L. STEVENTON. 1981. Further light on carbon isotopes and Hopewell agriculture. American Antiquity 46 (2): 348-353.
- BOMBIN, M., K. MUEHLENBACHS. 1985. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of Pleistocene mummified remains from Beringia. Quaternary Research 23: 123-129.
- CHISHOLM, B. S., D. E. NELSON, K. HOBSON, H.P. SCHWARCZ, M. KNIF. 1983. Carbon isotope measurements techniques for bone collagen: notes for the archaeologists. Journal of Archaeological Science 10: 355-380.
- DENIRO, M. J. 1985. Post-mortem preservation and alteration of in vivo bone collagen isotope ratios in relation to paleodietary reconstruction. Nature 317: 806-809.
- DENIRO, M. J., S. EPSTEIN. 1978. Influence of diet the distribution of carbon isotopes in animals. Geochimica et Cosmochimica Acta 42: 495-506.
- DENIRO, M. J., S. EPSTEIN. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. Geochimica et Cosmochimica Acta 45: 345-351.
- DENIRO, M. J., M. J. SCHOENINGER. 1983. Stable carbon and nitrogen isotope ratios of bone collagen: variation within individuals, between sexes and within populations raised on monotonous diets. Journal of Archaeological Science 10: 199-203.
- DENIRO, M. J., S. WEINER. 1988. Chemical, enzymatic and spectrographic characterization of "collagen" and other organic fractions from prehistoric bones. Geochimica et Cosmochimica Acta 52: 2197-2206
- DOWNTON, W. J. S. 1975. The occurrence of C_4 photosynthesis among plants Photosynthetica 9: 98-105.
- FARNSWORTH, P., J. E. BRADY, M. J. DENIRO, R. S. MACNEISH. 1985. A reevaluation of the isotopic and archaeological reconstructions of the diet in the Tehuacan valley. American Antiquity 50: 102- 116.
- FERNANDEZ, J., V. MARKGRAF, H. O. PANARELLO, M. ALBERO, F. E. ANGIOLINI, S. VALENCID, M. ARRIAGA. 1989. Paleoenvironments and paleoclimates, extinct and extant fauna, and human occupation in the Altiplano of northwestern Argentina during late Pleistocene/Holocene transition. Geoarchaeology.

- FERNANDEZ, J., H. O. PANARELLO, J. SCHOBINGER. 1980. The Incaic mummy from Mt. Aconcagua: decoding the ethnic filiation and geographic origin of the "messenger to the deity" by means of stable carbon isotope analyses. MS.
- FRY, B., W. JENG, R. S. SCALAN, P. L. PARKER. 1978. ^{13}C Food web analysis of a Texas dune community. Geochimica et Cosmochimica Acta 42: 1299-1302.
- LAND, L. S., E. L. LUNDELIUS Jr., S. Valastro Jr. 1980. Isotopic ecology of deer bones. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 32: 143-151.
- LIVINGSTONE, D., W. CLAYTON. 1980. An altitudinal cline in tropical African flora and its palaeoecological significance. Quaternary Research 13: 392-402.
- LONGIN, R. 1971. New method of collagen extraction for radiocarbon dating. Nature 230: 241-242.
- LYNOT, M. J., T. W. BOUTON, J. E. PRICE, D. E. NELSON. 1986. Stable carbon isotopic evidence for maize agriculture in southeast Missouri and northeast Arkansas. American Antiquity 51 (1): 51-65.
- NELSON, B. K., M. J. DENIRO, M. J. SCHOENINGER, D. DEPAULD. 1986. Effects of diagenesis on strontium, carbon, nitrogen and oxygen concentrations and isotopic composition of bone. Geochimica et Cosmochimica Acta 50: 1941-1949.
- PANARELLO, H. O. 1987. Relaciones entre concentraciones isotópicas livianas utilizadas como indicadores ambientales y de palaeotemperaturas. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- PARK, R., S. EPSTEIN. 1981. Metabolic fractionation of ^{13}C and ^{12}C in plants. Plant Physiology 38: 133-138.
- SCHOENINGER, M. J., M. J. DENIRO. 1984. Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. Geochimica et Cosmochimica Acta 48: 825-839.
- SCHWARCZ, H. P., J. MELBYE, M. E. KATZENBERG, M. KNYF. 1985. Stable isotopes in human skeletons of southern Ontario: reconstructing palaeodiet. Journal Archaeological Sciences 12: 187-206.
- SEALY, J. C., M. J. VAN DER MERWE. 1986. Isotope assessment and the seasonal mobility hypothesis in the Southwestern Cape, South Africa. Current Anthropology 27: 135-150.
- SILLEN, A., J. C. SEALY, M. J. VAN DER MERWE. 1989. Chemistry and palaeodietary research: no more easy shavers. American Antiquity 54 (3): 504-512.
- SMITH, B. N., S. EPSTEIN. 1971. Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants. Plant Physiology 47: 380-384.
- STAFFORD, T. W., K. BRENDEN, R. C. DUHAMEL. 1988. Radiocarbon, ^{13}C and ^{15}N analysis of fossil bone: removal of humates with XAD-2 resin. Geochimica et cosmochimica Acta 52: 2257-2267.
- SULLIVAN, CH., H. W. KRUEGER. 1981. Carbon isotope analysis of separated chemical phases in modern and fossil bone. Nature 292: 332-333.

- TEERI, J. A., D. A. SCHOELLER. 1979. $\delta^{13}\text{C}$ values of an herbivore and the ratio of C_3 and C_4 plant carbon in its diet. Decologia 39: 197-200.
- TIESZEN, L. L., S. K. IMBAMBA. 1980. Photosynthetic systems, carbon isotope discrimination and herbivore selectivity in Kenya. African J. of Ecology 18: 237-242.
- TIESZEN, L. L., D. HEIN, S. A. QVORTUP, J. H. TROUGHTON, S. K. IMBAMBA. 1979. Use of $\delta^{13}\text{C}$ values to determine vegetation selectivity in East African herbivores. Decologia 37: 351-359.
- TIESZEN, L. L., T. W. BOUTON, K. G. TESDAHL, N. A. SLADE. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues, implications for ^{13}C analysis of diet. Decologia 57: 32-37.
- TING, I. P., M. GIBBS (Eds.) 1982. Crassulacean Acid metabolism. Rockville: Amer. Soc. Plant Physiologists.
- TROUGHTON, J. H. 1972. Carbon isotope fractionation in plants. Proc. 8th Conf. Radiocarbon Dating, 2: 39-57.
- TUROSS, N., M. L. FOGEL, P. E. HARE. 1988. Variability in the preservation of the isotopic composition of collagen from fossil bone. Geochimica et Cosmochimica Acta 52: 929-935.
- VAN DER MERWE, N. J. 1982. Carbon isotopes, photosynthesis and archaeology. American Scientist 70: 596-606.
- VAN DER MERWE, N. J. 1988. Carbon isotope ecology of herbivores and carnivores. Paleoecology of Africa, 17: 123-131.
- VAN DER MERWE, N. J., J. C. VOGEL. 1978. ^{13}C content of human collagen as a measure of prehistoric diet in woodland North America. Nature 276: 815-816.
- VAN DER MERWE, N. J., A. C. ROOSEVELT, C. VOGEL. 1981. Isotopic evidence for prehistoric subsistence change at Parmana, Venezuela. Nature 292: 536-537.
- VOGEL, J. C. 1978. Isotopic assessment of the dietary habits of ungulates. South African J. Science 74: 298-301.
- VOGEL, J. C. 1983. Isotopic evidence for the past climates and vegetation of southern Africa. Bothalia 14 (3-4): 391-394.
- VOGEL, J. C., N. J. VAN DER MERWE. 1977. Isotopic evidence for early maize cultivation in New York state. American Antiquity 42 (2): 238-242.
- VOGEL, J. C., A. FULS, R. P. ELLIS. 1978. The geographical distribution of kranze grasses in South Africa. South African Journal of Science 74: 209-215.
- VON SCHIRNOING, Y., N. J. VAN DER MERWE, J. C. VOGEL. 1982. Influence of diet and age on carbon isotope ratios in ostrich eggshell. Archaeometry 24: 3-20.