

# **Camélidos Sudamericanos: Su Origen y Evolución**

## *Investigaciones sobre su Taxonomía y Paleontología*

**Shirley López-Velásquez**

**Servicio Nacional de Geología y Técnico de Minas  
SERGEOTECMIN - Área: Paleontología**

<b>Sumario:</b>	<b>Introducción.</b>
	<b>La deriva continental y las migraciones faunísticas.</b>
	<b>Clasificación taxonómica.</b>
	<b>Evolución de los camélidos sudamericanos.</b>
	<b>Relación de los camélidos sudamericanos con los primeros habitantes y su domesticación.</b>
	<b>Conclusiones.</b>
	<b>Referencias citadas.</b>
	<b>Anexo.</b>

### **1. Introducción**

El presente trabajo es una revisión acerca de las investigaciones actuales tanto sobre el origen, como la evolución de los camélidos sudamericanos. La Familia Camelidae está compuesta por las cuatro especies conocidas: llama, vicuña, alpaca y guanaco. De ellas, la vicuña y el guanaco son consideradas silvestres, en tanto que la llama y alpaca son formas domésticas y de mayor importancia económica.

Los primeros trabajos en Bolivia sobre el origen y evolución de los camélidos sudamericanos fueron realizados por Cardozo (1954 y 1975). Ambos constituyen un aporte importante, en primer lugar porque se publicaron en un tiempo en el que los camélidos no inducían ninguna expectativa comercial, y segundo, porque fue un trabajo actualizado para su época. Desde entonces, la valorización de los camélidos se ha incrementado, principalmente a partir de investigaciones que revelaron todas las potencialidades industriales de estos animales. Las investigaciones científicas se ampliaron a la comprensión de su origen y evolución, principalmente en países vecinos. En Bolivia el conocimiento sobre su arribo y adaptación a la geografía andina es escaso, en contraste con lo que ocurre en Argentina, Chile, Perú, Paraguay y

Brasil. Los trabajos de investigación posteriores a Cardozo (1975) son más localizados y corresponden a autores extranjeros entre otros a Hoffstetter (1984 y 1986) y MacFadden (2000).

### **2. La deriva continental y las migraciones faunísticas**

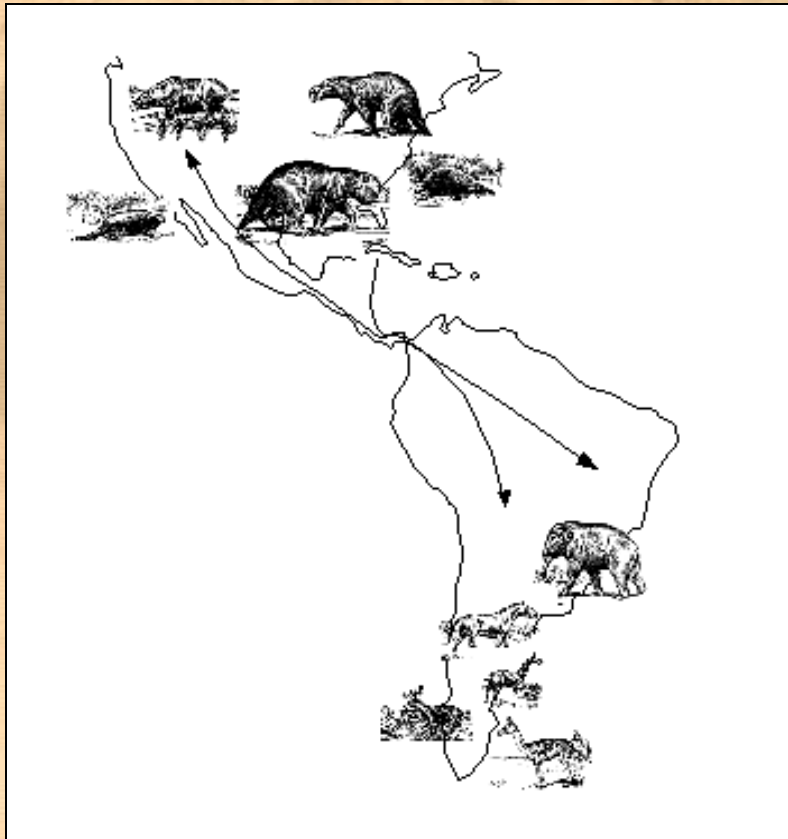
Hasta hace unos 250 millones de años, cuando comienza la era Mesozoica, Sud América formaba parte del supercontinente Gondwana junto con África y probablemente Laurasia. Hace 180 millones de años, en el Jurásico, comienza la fragmentación significativa del supercontinente Gondwana con el alejamiento de Laurentia (actual Norteamérica) en dirección probablemente norte, y de Eurasia (Europa Asia). La separación de las masas continentales de África y Sud América comenzó hace 130 millones de años con el nacimiento del mar Atlántico. En el intervalo comprendido entre 85 y 65 millones de años, en el límite Mesozoico-Cenozoico, se formaron cadenas de islas volcánicas transicionales similares al actual Hawaii. Estos relieves sirvieron de puentes entre los continentes y permitieron intercambios de fauna. Este intercambio se produjo principalmente entre Sud América y América del Norte. En este grupo de fauna ingresaron al continente

sudamericano los ancestros de los marsupiales actuales.

En el intervalo de hace 40 a 8 millones de años atrás, el proceso de alejamiento entre África y Sud América fue constante. Sin embargo, hace aproximadamente 35 millones de años, se produjo una aproximación entre ambos continentes, permitiendo el ingreso desde África de algunos roedores y primates. Muchos autores dicen que estos animales pudieron haber llegado al continente sudamericano en balsas naturales. Aproximadamente por aquella época (40 a 35 millones de años) aparecieron los primeros relieves de la que luego sería la Cordillera de Los Andes. El ascenso de esta cadena montañosa fue continua a partir del Oligoceno Tardío (hace 30 millones de años).

En el Mioceno Superior, hace aproximadamente 8 millones de años, se instaló una cadena de islas volcánicas en Centro América. Esta cadena de rocas volcánicas permitió un

nuevo intercambio faunístico entre Norte y Sur América, pero la conexión definitiva entre ambos continentes se estableció en el Plioceno Superior, hace 3 a 2,5 millones de años, a través del Istmo de Panamá. En esta etapa se produjo un nuevo intercambio masivo de fauna, aunque ocasional y parcialmente selectivo, tanto por mar como por tierra. (Figura 1). En este intercambio ingresaron a Sudamérica miembros de las familias de los mustélidos, tayasuidos, cánidos, félidos, úrsidos, camélidos, cérvidos, équidos, tapíridos, gomfotéridos, heterómidos, esquiúridos, sorleidos y lepóridos. De Sudamérica emigraron hacia América del Norte, dasipódidos, gliptodóntidos, mirmecofágidos, hidrocoéridos, eretizóntidos didélfidos (comadreja), megatéridos (perezosos terrestres), toxodóntidos (toxodontes), calitricidos (monos tití), cébidos (monos sudamericanos), bradipódidos (perezosos arborícolas), ciclópidos (ositos meleros), dasipróctidos (agutíes) y equímidos (ratas espinosas).

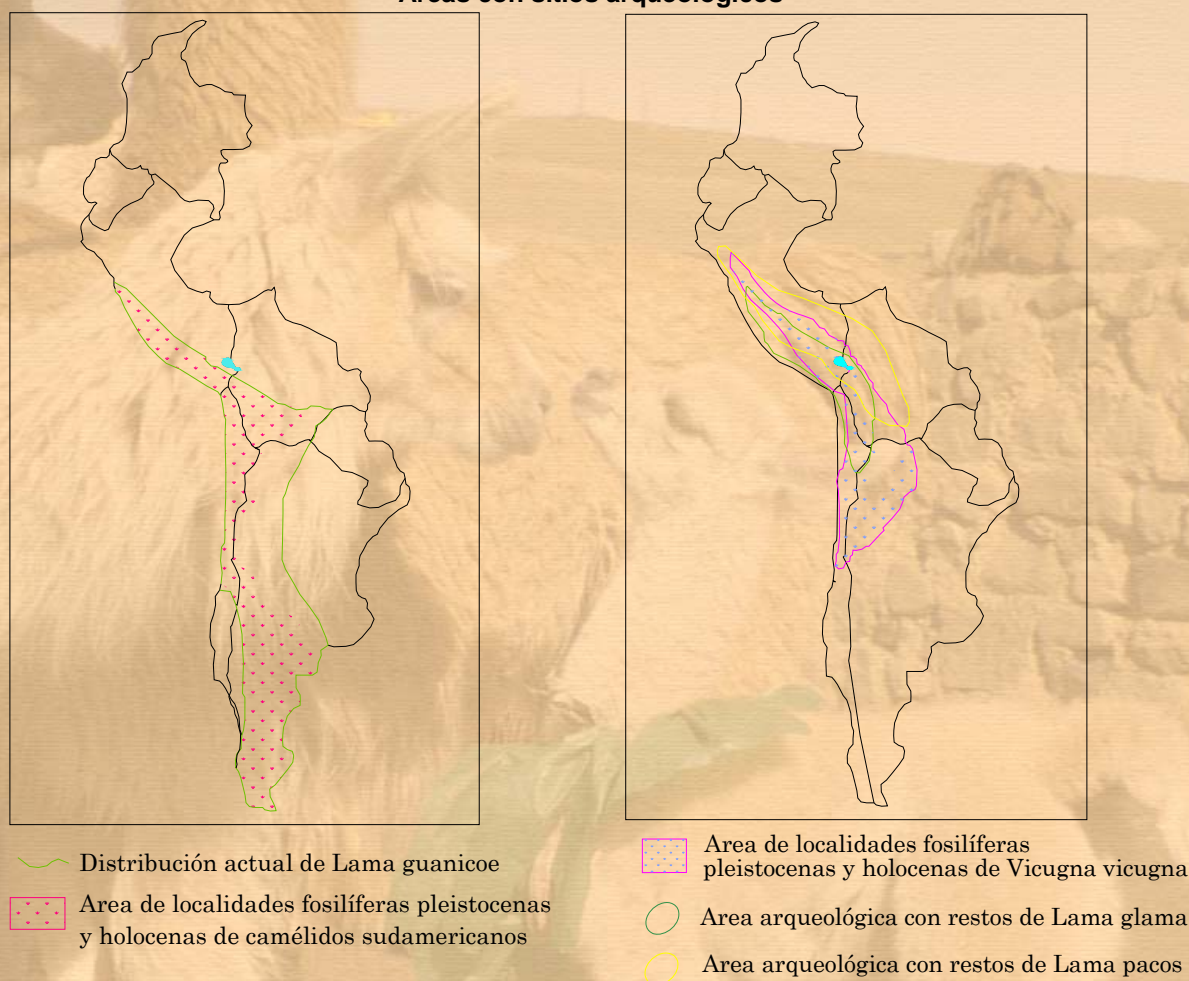


**Figura 1.** Esquema que representa el gran intercambio faunístico entre Sud América y Norte América en el Pleistoceno

En la misma época, hace 3 millones de años, los "Hemiauchenios" que tenían gran tamaño migraron, pasando por el Istmo de Panamá, hacia las altas planicies y pampas de Los Andes de Sudamérica. En el próximo millón de años se habrían diversificado dando lugar también a los géneros "Paleolama", "Lama" y "Vicugna" con mejores posibilidades de adaptación a esta región. Posteriormente, estos nuevos

géneros habrían migrado hacia el área de México y el centro sur de Estados Unidos. Hace aproximadamente 10 a 12 mil años atrás, en el Pleistoceno, se extinguieron todos los camélidos de América del Norte. En América del Sur desaparecen los "Hemiauchenia" y los "Paleolama", y quedan únicamente los dos géneros Lama y Vicugna.

Áreas con sitios arqueológicos



**Figura 2.** Distribución de los camélidos sudamericanos desde el Pleistoceno al reciente. Modificado de Wheeler (2003).

### 3. Clasificación taxonómica

En Sudamérica, el Orden Ungulata abarca a diversos herbívoros que suman un total de solo 19 especies agrupando a tapires, pecaríes, ciervos y camélidos. Esta cifra es exigua comparada, por ejemplo, con África donde existen

93 especies de ungulados. Los Camélidos son mamíferos herbívoros de gran tamaño, constituyendo uno de los grupos más importantes en la región andina de Sudamérica. Son artiodáctilos rumiantes de pelaje largo, lanoso, con cuello y patas muy largas. A diferencia de otros artiodáctilos, los camélidos apoyan gran parte de los

dedos al caminar y no solamente las puntas. Actualmente están representados por los géneros *Camelus* en Asia y el norte de África, y *Lama* y *Vicugna* en Sudamérica.

REINO:	ANIMALIA
PHYLLUM:	CHORDATA
CLASE:	MAMALIA
ORDEN:	ARTIODACTYLA
SUBORDEN:	TYLOPODA
FAMILIA:	CAMELIDAE
ESPECIES:	<i>Lama glama</i> <i>Lama pacos</i> <i>Lama guanicoe</i> <i>Vicugna vicugna</i>

### Características anatómicas de los camélidos

La siguiente descripción general de los camélidos, corresponde a Cardozo (1954): "*caracterizada por el pescuezo y las patas largas, labio superior hendido, el labio inferior colgante y siempre vellosa; dos dedos en cada extremidad que no están envueltos en casco, lo que los distingue de los Artiodactyla no rumiantes, entre tanto, poseen una especie de almohadilla o suela callosa ancha en que se apoya en plano al suelo, presentando aún la particularidad de caminar apoyando en el suelo no solo la última falange de los dedos, como lo hacen los otros Artiodactyla, sino también la segunda falange de los dedos, resultando así ditígrados en vez de unguigrados. Visto por debajo, se muestra profundamente hendido hacia delante de manera que hay dos suelas planas. Sus uñas comprimidas y encorvadas más en los auquénidos que en los camellos, lateralmente terminan en una arista anterior donde se conjuncionan sus dos caras; cola corta, 27 cm como promedio*".

Otras descripciones dicen: las células de la sangre roja son de forma oval. Las pezuñas son reducidas, con crecimiento sólo en la superficie de las falanges distales. Los huesos de los pies (metapodiales) forman un "hueso en cañon" ó hueso hueco. Los camélidos rumiantes regurgitan y remastican sus alimentos, y tienen un es-

tómago de tres cámaras. La fórmula dental es  $1/3, C 1/1, P 2-3/1-2, M 3/3 \times 2 = 30-34$ . Una característica de los camélidos sudamericanos es la ausencia de "dimorfismo sexual". Esto significa que hay dificultad para diferenciar entre hembras y machos.

La clasificación taxonómica no ha sido fácil para las cuatro especies. El principal punto de desacuerdo fue la ubicación taxonómica de la alpaca y su relación con el género *Lama* a la que pertenece la forma domesticada llama. Miller (1924 en Wheeler, 2003), agrupó las cuatro especies en el género *Lama* e ignoró al género *Vicugna*. Esta omisión del género *Vicugna* se debió a que poseía una sola especie *Vicugna vicugna* Molina. Otra clasificación, aún válida actualmente, agrupó a los camélidos en dos tribus Lamini y Camelini, de las cuales la primera dio origen a los camélidos sudamericanos y la segunda al camello y dromedario del viejo mundo. Lamini agrupa a la familia Camelidae que contiene dos géneros, *Lama* y *Vicugna*, y las cuatro especies *Lama glama*, *L pacos*, *L guanicoe* y *Vicugna vicugna*. La herramienta de clasificación para Miller fue un número limitado de incisivos de guanaco y vicuña, sin incluir muestras de llama, alpaca ó híbridos. A partir de este parámetro, en una evaluación más amplia, Wheeler (2003) justifica la creación del género *Vicugna*.

Hasta entonces se apeló a las diferencias en la morfología de la dentición para la clasificación. A base de estas características Stanley *et al.*, (1994) dice: "La vicuña tiene incisivos permanentes paralelos, sin raíz, con esmalte cubriendo toda la superficie labial, al contrario de incisivos con raíces incipientes con esmalte cubriendo coronas espatuladas en los Guanacos juveniles y adultos". hasta este nivel de investigaciones, se había llegado a la siguiente disposición taxonómica de los camélidos sudamericanos:

**Género:** *Lama* Cuvier, 1800  
*Lama glama* (Llama)  
*Lama pacos* (Alpaca)  
*Lama guanicoe* (Guanaco)

**Género:** *Vicugna*  
*Vicugna vicugna* (Molina) (Vicuña)

Otros autores, el caso de Cardozo y Wheeler, emplean la siguiente clasificación:

**Género:** *Lama* Cuvier, 1800  
*Lama guanicoe* Müller, 1776 (guanaco silvestre)  
*Lama glama* Linnaeus, 1758 (llama doméstica)

**Género:** *Vicugna* (Molina) Miller, 1924  
*Vicugna vicugna* Molina, 1782 (vicuña silvestre)  
*Vicugna pacos* Linnaeus, 1758 (alpaca doméstica)

Un descubrimiento de llamas y alpacas naturalmente momificadas de 900 - 1000 años de antigüedad en el Yaral, Perú (Rice, 1993), presentaban uniformidad de la finura de la fibra y el color, ausente en animales contemporáneos. Estas momias se podían interpretar como variedades desconocidas o simplemente formas de linaje puras no hibridizadas. De hecho, se sabía que luego del contacto de las culturas andinas con los conquistadores europeos en 1532, las llamas y alpacas se habían reducido en más del 90%, y la población remanente estaba marcadamente alterada (Wheeller, 2003).

Un primer estudio a partir del DNA, (Stanley *et al.*, 1994), realizó un análisis de la variación de la secuencia en el citocromo b del genoma mitocondrial que permite determinar sólo la herencia materna (Figura 3). Este trabajo, no consiguió aportar nuevos elementos de juicio para solucionar la divergencia sobre el origen de la alpaca, sin embargo, proporcionó la primera evidencia de hibridización entre la llama y vicuña.

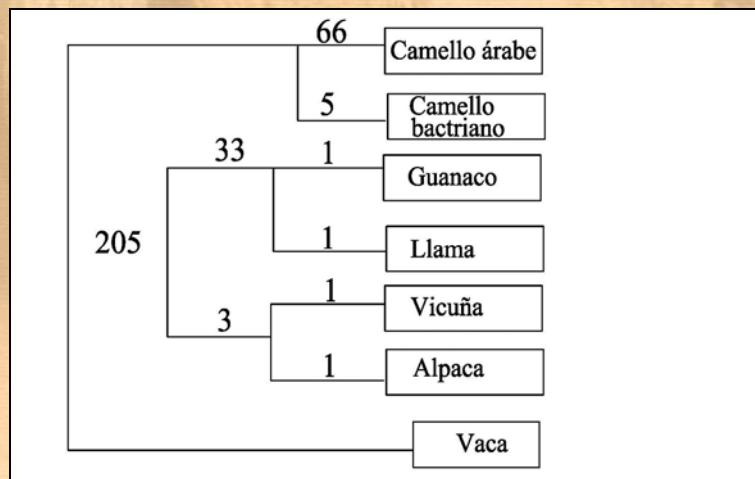


Figura 3. Relaciones filogenéticas de la familia Camelidae (Stanley *et al.*, 1994)

Un estudio realizado por varios investigadores (Wheeller, 2003) a base del microsatélite nuclear DNA (herencia biparental) en más de 700 muestras de ejemplares de camélidos de los Andes, fue más concluyente, pues valida la división a nivel de género del guanaco (*Lama*) y la vicuña (*Vicugna*), separación que habría ocurrido hace 3 millones de años. Así también, confirma la relación ancestral entre guanaco y llama y entre vicuña y alpaca. A partir de este estudio, el cambio de la nomenclatura taxonómica de los camélidos sudamericanos fue aceptado, de tal manera que el guanaco es *Lama guanicoe* y la llama *Lama glama*; la vicuña *Vicugna vicugna* y la alpaca *Vicugna pacos*, reflejando los diferentes orígenes de las formas domésticas. La mayor dificultad para el esclarecimiento del origen de la alpaca fue la hibridación masiva de vicuñas y llamas, encontrándose una proporción de cruces de más del 90%. Cardozo (1954) y otros autores ya postularon la posibilidad de que éstos pudieron cruzarse y producir híbridos fértiles como la alpaca, ya que el cariotipo ( $2n=74$ ) de la vicuña es el mismo que el de los otros camélidos sudamericanos.

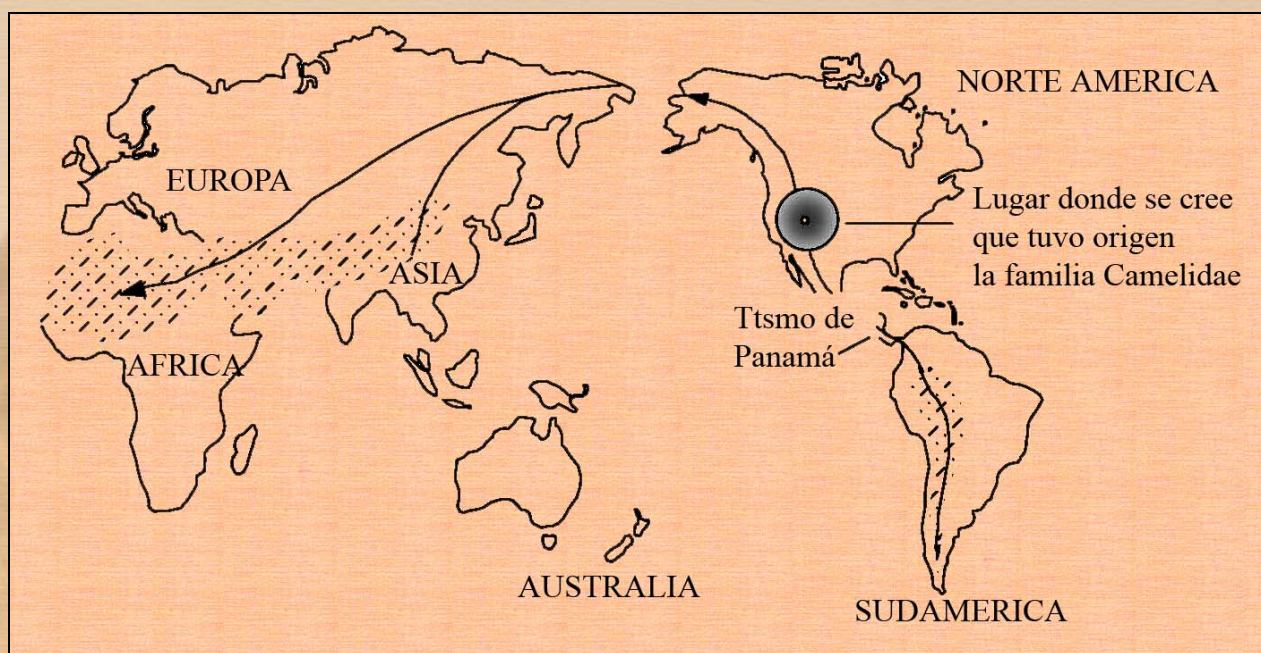
#### 4. Evolución de los camélidos sudamericanos

Los camellos actuales son el resultado de un largo y complejo proceso evolutivo que tuvo su origen en América del Norte en el Eoceno Tardío, hace unos 40 - 45 millones de años. Los primeros representantes son pequeños mamíferos, "*Protylopus petersoni*" parecidos a pequeños guanacos de sólo 30 centímetros de altura. A partir de este grupo se originaron distintas especies que, en su evolución a lo largo de millones de años fueron adaptándose a diferentes condiciones ambientales y aumentando gradualmente de tamaño.

En el Oligoceno, *Poebrotherium*, que está relacionado con los camellos, fue una forma más exitosa pues subsistió en el lapso 45 a 26 millones de años. Un fósil que pertenece al Mioceno Inferior es *Stenomylus* (Arikareean),

del cual un ejemplar muy bien conservado se colectó en el noroeste de Nebraska en 1907. A partir de los primeros fósiles de Camelidae se aprecia un incremento de la capacidad craneana, la evolución en las características dentarias, así como los cambios en la morfología ósea, necesaria para soportar una gran musculatura en el labio, logrando una eficiente y adaptable masticación (de La Vega, 2004). Estas cualidades permitieron alternar entre una alimentación ramoneadora (de árboles y arbustos) y el forrajeo. También adquirieron habilidad en la sincronización de sus extremidades al desplazarse. Camelidae en Norte América dio lugar a las tribus Camelini y Lamini; la primera se dirigió a Eurasia (Europa y Asia) y África del Norte; la segunda migró hacia Sud América (Figura 4).

La división entre Lamini y Camelini data de hace aproximadamente 11 millones de años (Webb 1974; Harrison 1979). La tribu Lamini o Lamoides son los camélidos sudamericanos y los Camelini constituyen los camellos del viejo mundo. Tanto Camelini como Lamini subsecuentemente llegan a extinguirse en Norte de América. Registros fósiles muestran que hace aproximadamente 20 millones de años, los camélidos habitaban las zonas planas de América del Norte. A partir de la información obtenida de estos restos paleontológicos, se definió la clasificación en cuatro grupos cada uno con características propias; éstos son Titanotylopus, Paracamelus, Megatylopus y Hemiauchenia. Los grupos considerados más importantes son Paracamelus y Hemiauchenia puesto que dieron origen a todas las especies de camélidos actuales. Los Paracamelus agrupaban algunas formas gigantes como los géneros Gigantocamelus y Alticamelus que podían superar los cuatro metros de altura. Actualmente existen dos especies de camellos, ambas domesticadas (Wapnish, 1984); *Camelus dromedarius*, que habita desde el norte de África hasta el sudeste de Asia, mientras que *Camelus bactrianus* se ubica más al este, en las regiones frías desérticas de Mongolia y China. Los únicos camellos silvestres remanentes, ancestros del camello bactriano domesticado, se encuentran al Oeste del Desierto de Gobi.



**Figura 4.** Trayectoria de los camélidos en el mundo. A la izquierda hacia Asia y África; a la derecha a Sudamérica (según Mann, 2005 antes del presente -A.P.-)

La migración hacia Sud América tuvo lugar hace aproximadamente 3 millones de años (Webb, 1974), en el Plioceno Superior, producto del "Gran Intercambio Faunístico" a través del Istmo de Panamá. En este grupo migraron hacia el sur los Hemiauchenios, atravesando el Istmo y penetrando en las planicies y pampas de Sudamérica. Estos evolucionaron y se adaptaron a las nuevas condiciones geográficas a lo largo de Los Andes, superando importantes variaciones climáticas globales como regionales, y por lo tanto alimenticias. Allí se diversificaron dando lugar a los géneros *Paleolama*, *Lama* y *Vicugna*. *Lama* y *Vicugna* aparecen hace 2 millones de años (López-Aranguren,

1930; Cabrera, 1932; Webb, 1972; Hoffstetter, 1986).

En el Pleistoceno, hace unos 10 a 12 mil años atrás, durante la glaciación, se extinguieron todos los camélidos que había en América del Norte. En América del Sur desaparecen los Hemiauchenia y los Paleolama, y quedan solamente los guanacos y las llamas del género *Lama* y la vicuña del género *Vicugna*.

El Cuadro 1 es un resumen de los ancestros más importantes de los camélidos sudamericanos, sus principales rasgos evolutivos y su rango de existencia.

**Cuadro 1.** Ancestros más importantes de la familia Camelidae.

Género	Época	Características
<i>Protylopus</i>	Eoceno Superior	Dentición de 44 piezas, tipo selenodonte, con incisivos tipo herbívoro.
<i>Poebrotherium</i>	Eoceno-Oligoceno	Dedos pares expandidos, dentición con pequeños espacios entre los caninos y premolares. Carecen de almohadillas desarrolladas.
<i>Oxydactylus</i>	Mioceno Inferior	Metapodiales separados. Falanges de las patas delgadas y puntiagudas.
<i>Procamelus</i>	Mioceno	Ancistro de la forma extinta Titanolypus y de Camellos modernos.
<i>Aepycamelus</i>	Mioceno	Alto, cuello en forma de "S". Pata de camello verdaderamente almohadillada.
<i>Stenomylus</i>	Mioceno-Pleistoceno	De pequeño tamaño, posiblemente camélido similar a la llama. Carece de "patas de camellos" ó almohadilladas, en su lugar tenía pezuñas.
<i>Camelops</i>	Plioceno-Pleistoceno	De gran tamaño, con patas netamente de camello. Situación de la joroba incierta.
<i>Protolabis</i>	Mioceno Medio	De mayor tamaño que Poebrotherium, presenta reducción en el número de incisivos, metapodiales no soldados, carecen de almohadillas.
<i>Titanotylopus</i>	Mioceno-Pleistoceno	De gran altura, con joroba, patas verdaderamente de camellos.

## 5. Relación de los camélidos sudamericanos con los primeros habitantes y su domesticación

En Sudamérica se han reportado alrededor de 50 sitios arqueológicos y paleontológicos holocénicos tempranos. De éstos, 12 se localizan en Chile y Argentina, con clara sustentación estratigráfica. (Núñez y Santoro, 1989). Las referencias de los primeros habitantes humanos en Sudamérica provienen de investigaciones realizadas en Chile, Argentina, Brasil y Perú, principalmente.

El hombre arribó al continente americano desde Eurasia por el estrecho de Bering hace 40 mil a 20 mil años atrás. La migración de grupos humanos se produce del norte hacia el sur. Los sitios arqueológicos referenciales en Norteamérica son Lewisville (38 mil años), Old Crow (35 mil años) y Tulcspring (28 mil años). El arribo a Centroamérica se estima en 35 mil años en Cédral y Tlapacoya. Estos registros son paraderos y talleres líticos, donde se han encontrado utensilios de caza para la macro-fauna de fines

del Pleistoceno. Hacia Sudamérica, la Amazonía pudo albergar a los primeros grupos hace 30 a 20 mil años. Los indicios más remotos de poblamientos en Sudamérica corresponden al norte de Chile, hace 12 mil años, incluso 18 mil años, según datos de Monte Verde, en las proximidades de Puerto Montt. Estos datos indican que los habitantes se dedicaban a la caza de grandes presas que incluían a paleolama, gliptodontes y milodontes (¿12 mil? a 9 mil años) según datos obtenidos del Horizonte Paleolítico. Por entonces las condiciones del Altiplano actual eran diferentes, puesto que predominaban las praderas y parques, junto a diversas cuencas lacustres rodeadas por bosques. De acuerdo a los estudios polínicos en El Aguilar (puna argentina), las herbáceas y otras formas compuestas eran más diversas, con mayor potencial forrajero que la cubierta tipo puna. Durante el Holoceno temprano (10,000 a 7,500 A.P.) se advierte una alta proporción de gramíneas, pero menos frecuencia de compuestos y herbáceos, simulando a la vegetación altoandina actual. Este cambio en la vegetación



vino acompañada por un incremento del número de camélidos (Markgraft, 1989).

Entre 12,000 y 10,000 años atrás, se produce un fenómeno climático planetario que se refleja en el incremento de las temperaturas, terminando así las últimas glaciaciones a la que le sucedió una extinción masiva de mamíferos de gran tamaño. En Sudamérica se extinguieron las llamas de gran tamaño, al mismo tiempo que en América del Norte no queda ninguna especie sobreviviente de camélido. Este fenómeno dura 6 mil años y le sucede el periodo climático “óptimo termal”.

Se sabe que los cazadores arcaicos explotaron intensamente los camélidos holocénicos, quienes dominaron rápidamente sobre el paisaje andino y la megafauna relictual. (Núñez y Santoro, 1989). En las cuencas del Desaguadero y Tarija (Bolivia) existen densos depósitos de megafauna (Phillips, 1893) que pudo estar distribuido por las estepas con recursos forrajeros permanentes en torno a las vertientes de la Puna de Atacama (Lynch, 1986).

En Argentina, la presencia del hombre se ha registrado en La Cueva de Las Manos, cuya edad ha sido datada en  $9,320 \pm 90$  y  $9,300 \pm 90$  A.P., asociado a vellones de lana de guanaco, huesos con marcas de desgaste, huesos fracturados de *Lama guanicoe*, puma (*Felis cf. concolor*), zorro gris (*Dusicyon cf. griseus*), y otros entre los que falta la fauna extinta (Mengoni y Silveira, 1986).

### Primeros registros de la domesticación de camélidos

Existen datos que indican que la domesticación de la llama y alpaca comenzó hace 6000 años. Cardozo (1975) indica que la domesticación debió producirse entre la aparición de la agricultura incipiente e informal, y el establecimiento de la agricultura formal (hace 4500 a 4000 años aC), lo cuál implicaría una etapa de perfeccionamiento organizacional. Se atribuye a la región del Lago Titicaca como el centro de la domesticación de la llama, no obstante la

falta de datos de sitios arqueológicos en Bolivia (Browman, 1989).

En Perú, los datos de la domesticación de camélidos provienen de sitios arqueológicos ubicados a 4000 y 4900 msnm en el altiplano. Tanto *Lama glama cacsilensis* (llama) como la *Vicugna vicugna mensalis* (vicuña) habitaron la tundra por aproximadamente 12,000 años, compartiendo con *Hippocamelus anticiensis* (d'Orbigny, 1834). Estos animales fueron las primeras presas de cazadores humanos. Wing (1986) al igual que otros investigadores, indican que la ocupación más temprana en la zona es de 12,000 a 7500 años A.P., en este periodo registraron una frecuencia similar de restos de camélidos y venados. Para periodos posteriores, los restos de camélidos se incrementan significativamente lo que se puede interpretar como su manejo en la domesticación.

## 6. Conclusiones

- Los orígenes de los camélidos sudamericanos se remontan a más de 40 millones de años atrás, cuando en Norte América apareció *Protylopus petersoni* y *Poebrotherium* considerados como los ancestros de camellos llamas y vicuñas.
- La migración hacia Sudamérica como *Hemiauchenia*, ocurrió hace 3 millones de años, y es en este continente donde evolucionan a las formas actuales.
- Los últimos aportes para resolver el problema del origen de la alpaca demuestran que existe un alto grado de hibridización de los camélidos sudamericanos.
- Estudios de DNA, afirman la clasificación de la familia Camelidae, reconociendo dos géneros:

<b>Género:</b>	<i>Lama</i> Cuvier, 1800 <i>Lama guanicoe</i> (guanaco) <i>Lama glama</i> (llama)
<b>Género:</b>	<i>Vicugna</i> (Molina) Millar, 1924 <i>Vicugna vicugna</i> (vicuña silvestre) <i>Vicugna pacos</i> (alpaca)

- Evidencias de la domesticación de los camélidos se remontan a hace 6000 años A.P., sin embargo, el indicio más lejano se remonta a 7500 años A.P.

## Referencias citadas

- Browman, D. 1989. Origins and development of Andean pastoralism: an overview of the past 6000 years. In: Clifton-Brock, J. ed. The walking larder patterns of domestication, pastoralism and predation. London: Unwin Hyman Ltd. pp. 256-268.
- Cabrera, A. 1932. Sobre los camélidos fósiles y actuales de la América austral. Rev. Museo de La Plata. 33, 89 –117.
- Cardozo, A. 1954. Los Auquénidos. Edit. Centenario. La Paz, Bolivia. 284 p.
- Cardozo, A., 1975. Origen y filogenia de los camélidos sudamericanos. Academia Nacional de Ciencias.
- de la Vega, G. 2005. Patagonia las leyes del Bosque. Contacto Silvestre Ed. 130 p.
- Harrison, J. 1979. Revision of the camelidae (Artiodactyla, Tylopoda) and description of the new genus Alforjas. Palaeont. Contr., University of Kansas, 95, 1-20.
- Hoffstetter R. 1986. High Andean mammalian faunas during the Pleistocene. In high altitude tropical biogeography (Ed. Vuilleumer & M. Monasterio), Oxford University Press. pp. 218-246.
- López-Aranguren, D. 1930. Camélidos fósiles argentinos. An. Soc. Cient. Argentina. 109 p.
- Lynch, T. 1986. Climate change and human settlement around the late glacial. Laguna Negra, northern Chile: The preliminary Report, Geoarchaeology 1: 145-162. USA.
- MacFadden, J. 2000. Cenozoic mammalian herbivores from the Americas: Reconstructing Ancient Diets and Terrestrial communities, Annual Review of Ecology and Systematics. Vol. 31:33-59.
- Mann, J. 2005. Image: Evolution evi mig.png, Wikipedia, the free encyclopedia. p 1.
- Markgraff V. 1989. Paleoclimates in central and south America since 18000 BP. Based in pollen and lake level records, Quaternary Science Reviews vol. 8. pp. 1-24.
- Mengoni, G., Silveira, M. 1986. Early exploitation of faunal resources (13500 – 8500 BP), In New evidence for the Pleistocene Peopling of the Americas. (Alan Bryan ed.), pp. 271-279. Orono Maine: Centre for the Study of Earlyman.
- Núñez, A., Santoro C. 1989. Primeros poblamientos en el cono sur de América (XII-IX Milenio A.P). Revista de Arqueología Americana, Nro. 1, pp. 91-139.
- Pillipi, R. 1893b. Noticias preliminares sobre los huesos fósiles de Ulloma, Anales Universidad de Chile, 82:499-506.
- Rice, D. 1993. Late Intermediate period domestic architecture and residential organization at La Yaral, Perú. In (M. S. Aldenderfer, Ed.) Andean domestic architecture. Iowa City: University of Iowa Press. pp. 66-82.
- Stanley, H., Kadwell, M., Wheeler, J. 1994. Molecular evolution of the family Camelidae: a mitochondrial DNA study. Proc. R. Soc. Lond B., vol. 256: 1 - 6.
- Wapnish, P. 1984. The dromedary and bactrian camel in Levantine historical settings: Evidence from Tell Jemineh. In animal and archaeology. Early herders and their flock (ed. Clutton-Brock & C. Grigson), Brit. Archaeol. Reports (7.84) Geog. pp. 171-200.
- Webb, S. 1972. Locomotor evolution in camels. Forma Funct. 5:99-112.
- Webb S. 1974. Pleistocene llamas of Florida, with a brief review of the Camina, In (S. D. Webb). Pleistocene mammals of Florida, Gainesville: The University Presses of Florida, pp. 170-213.

Wheeller, J. 2003. Evolution and origin of the domestic camelids. RMLA Home. ILR Report, vol. 8. Issue # 2.

Wing, E. 1986. Domestication of Andean mammals. In high altitude tropical biogeography. (Ed. F., Vuilleumier & M. Monasterio). Oxford University Press, pp. 246-264.

## Anexo

### Descripciones taxonómicas de algunos ancestros de camélidos sudamericanos

#### Género: *Protylopus*

##### *Protylopus petersoni*:

Similares a pequeños guanacos de sólo 30 centímetros de altura. Extremidades delgadas, cuatro dígitos funcionales, los pares medianos no son mucho mayores que los laterales. La dentición consta de 44 piezas dispuestas en maxilares delgados en una serie continua, carece de diastema. Existe retroceso de los dientes y premolares, mayor perfeccionamiento en los molares inferiores. Los **premolares superiores** no tienen cúspides accesorios y el tercero presenta un cíngulo. Los **molares superiores** son tetrasolenodontes pero sin cúspides intermedias y de corona muy baja. Los crecientes son primitivos. Los **incisivos inferiores** se tornan espatulados (característico de los cameloideos). Se caracterizan por ser típicamente caniniformes y el primero de mayor tamaño que el resto. Posición procumbente, sin diferencia en el número de incisivos inferiores. Los caninos inferiores son pequeños anchos algo más grandes que los incisivos porque denota ya una característica de herbívoro en la que adquieren formas incisiformes. En cuanto a los premolares inferiores, estos cumplen la función de trituradores y molienda. En esta especie aparecen los primeros dos pares de premolares, caniniformes y desaparecerán en las especies posteriores. Los premolares tercero y cuarto lograrán más representación de premolares durante su evolución. Estos poseen dos raíces muy fuertes con coronas elongadas, el talón bien marcado y muchas cúspides. Los molares inferiores son fuertes y con talón prominente. Las cúspides accesorias son notorias en muelas tetraselenodontes sin cúspides numerosas. Descripción extraída de Cardozo (1975)

**Edad.-** Eoceno Superior (hace 40 millones de años)

#### Género: *Poebrotherium*

Consta de cinco especies según Janis *et al.* (2002) [J+02]; Portero & Schoch (2002) [PS021; Wall & Hauptman (2001; Whistler & Webb (2005) [WW05]. ATW051123.

*Poebrotherium wilsoni* Leidy, 1847  
*Poebrotherium chadronense* Wilson, 1974  
*Poebrotherium eximitum*  
*Poebrotherium franki*  
*Poebrotherium labiatum*

**Características:** El género *Poebrotherium* es el ancestro más primitivo de camello conocido. Tenía una altura de un metro, cuello largo dientes no especializados. En cuanto al cráneo de *Poebrotherium* comparado con el de una llama moderna, se puede observar en éstas últimas su especialización.

**Dentición:** La disposición dentaria es la misma que en *Protylopus*, compuesto de 44 piezas dentarias, alineados en delicados y delgados maxilares. Este se caracteriza por la presencia de pequeños espacios entre los caninos y los premolares. Los primeros pares de premolares superiores adquieren formas de molares; el tercero y cuarto par muestran las cúspides crescentes que son propias de los rumiantes. Los molares superiores destacan aún más las formas selenoides y son también tetraselenoide. Los Incisivos inferiores son pequeños y simples, casi erectos y cortados en bisel, muy diferentes de los procumbentes de *Protylopus* y de las formas modernas. En *P. labiatum*, se observa una pequeña diastema. Los molares inferiores son tetraselenodontes con cuatro cúspides crescentes. El estómago sufre modificaciones, ya que la formación de las diastemas (Halstead,

1968, In: Cardozo, 1975), los cambios en el número, conformación de piezas dentarias y constitución por clases de dientes, han sido inducidos por el tipo de alimentación. Tanto la dentición como el estómago ejercieron influencia interrelacionada favoreciendo la mejor utilización de la alimentación; *Poebrotherium* poseía dedos pares expandidos, pero aún no tenían almohadillas desarrolladas.

**Rango:** Eoceno Superior a Oligoceno Superior de Norte América

Descripción extraída de Cardozo (1975) y Janis *et al.* (2002) [1+02]; Portero & Schoch (2002) [PS02]; Wall & Hauptman (2001); Whistler & Webb (2005) [WWOS]. ATW051123.

## **Género: *Alticamelus***

*Aepicamellus* ó *Alticamelus*

### **Anatomía**

Esta forma tenía las patas extremadamente largas, un cuello en forma de "S". Su cabeza estaba a 3 m del suelo. Poseía pequeñas pezuñas sobre sus dedos y amplias almohadillas en sus patas. Su cola muy corta, y tenía además una joroba en la espalda, y su hocico alargado. Con capacidad de gran corredor. Su alimentación era del tipo herbívoro.

**Edad:** Mioceno Medio a Superior

Procedencia: Colorado USA.

### **Protolabis**

De mayor tamaño que *Poebrotherium*, destaca las falanges de las extremidades posteriores que son más puntiagudas que en los venados y antílopes, comienzan a exhibir pezuñas cubiertas por un tejido elástico ó pezuñas almohadilladas. Los metapodiales aún no están soldados pero muy estrechamente estructurados, mostrando su fisura muy notoria; los dedos reducidos dos en cada pie como en *Poebrotherium*. Scout, (1937) In Cardozo (1975).

**Edad:** Mioceno Medio.

*Procamellus* presenta pezuñas carentes de almohadillas y particularizan al Suborden Tylopoda.

## **Nombre común: Llama gigante, clasificación taxonómica:**

**Familia:** Camelidae

**Subfamilia:** Camelinae

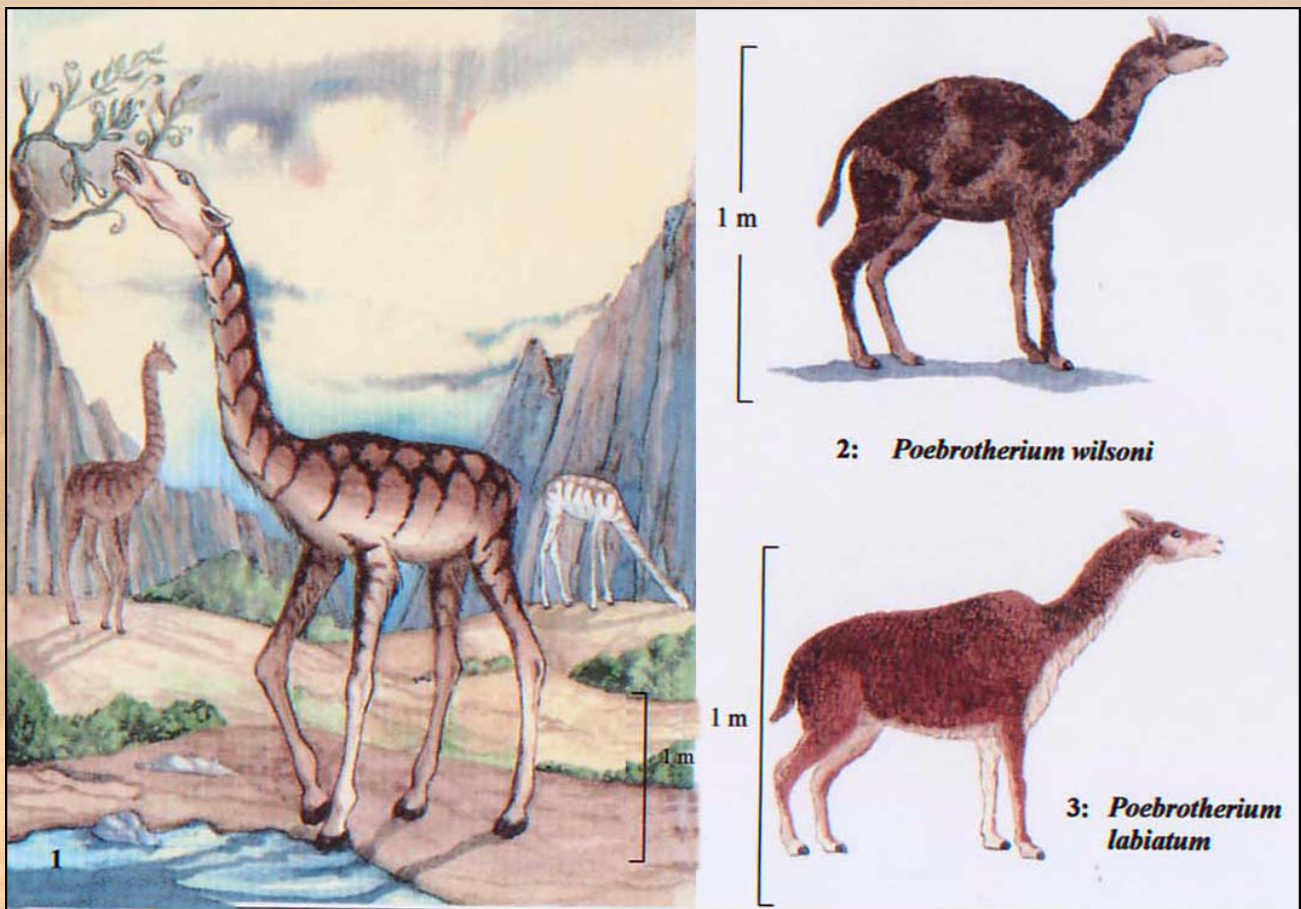
**Género:** *Palaolama*

**Masa estimada:** Alrededor de una tonelada.

**Características generales.** Era muy semejante a la llama o guanaco actual. Este género constituye el de mayor tamaño del grupo, llegando a medir hasta 2.5 m de altura. Herbívoro, fósiles de este género son abundantes en Tarija, Bolivia y en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Palaolama* se extinguió hace aproximadamente 8 mil años. Fósiles de *Palaolama* se encuentran en sedimentos de edad pleistocena.

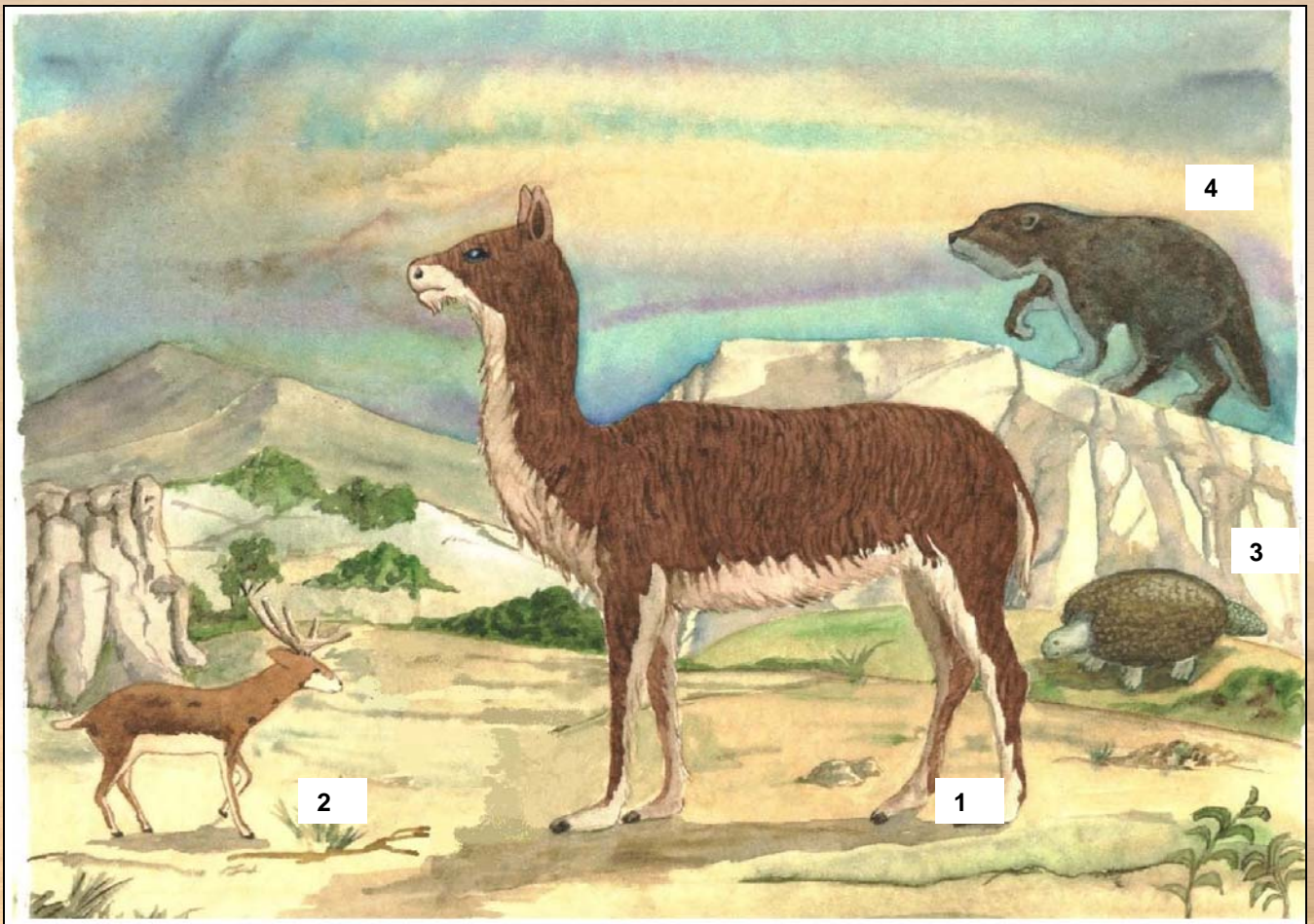
Cardozo, (1975) se refiere a 6 especies de *Palaolama* de las cuales actualmente *P wedelli* es la más conocida en Sudamérica, las características anatómicas generales son:

- Tamaño mucho mayor que los camélidos actuales.
- Presencia de premolares inferiores, estos presentan engrosamiento general de los lóbulos.
- Presencia de endostilos.
- Dolicognatismo, generalizado.
- Ausencia de la fontanela pre-lacrimal y presencia de cinco vértebras en la región sacra.



### Representación de algunos ancestros de camélidos sudamericanos

- 1) *Alticamelus altus* del Plioceno Inferior de Norteamérica.
- 2 y 3) dos especies de *Poebrotherium* del Eoceno - Oligoceno.



**Representación esquemática del hábitat de *Paleolama*,  
y la fauna con la que cohabitó en Sudamérica**

- 1.- *Paleolama*, 2.- *Ozotocero*, 3.- *Glyptodon*, que medía 1.20 m de longitud por 0.70 m de alto.  
4.- *Milodonte*, este medía 3.5 m de longitud por 1.60 m de altura.