



# REVISIÓN DE LA IDENTIDAD DE LOS CAMÉLIDOS PREHISPÁNICOS ANDINOS MEDIANTE ESTUDIOS DE OSTEOMETRÍA Y ADN ANTIGUO<sup>1</sup>

## REASSESSMENT OF THE IDENTITY OF PRE-HISPANIC ANDEAN CAMELIDS THROUGH OSTEOMETRIC AND ANCIENT DNA STUDIES

Víctor F. Vásquez Sánchez<sup>2</sup> y Teresa E. Rosales Tham<sup>3</sup>

Se analizaron mediante osteometría, 223 primeras falanges de camélidos que proceden de seis sitios moche de la costa norte del Perú, para evaluar la eficacia de la clasificación por osteometría, obteniéndose con esta técnica la identidad de una especie de camélido grande, asignado a *Lama glama* “llama”, y otro con la identidad de *Vicugna pacos* “alpaca”. Se han obtenido mediante el análisis de la gradiente de tamaño de las muestras de P1 analizadas, grupos de estas falanges que solapan los gradientes de los grandes camélidos (llamas) y pequeños camélidos (alpaca) lo que indica que la osteometría tiene limitantes por la clasificación de muestras que no pueden ser diferenciadas entre grandes o pequeñas, debido a las desventajas de la base moderna de datos, la clina zoológica evolutiva y posiblemente la hibridación preconquista entre los camélidos domésticos. Una muestra de primeras falanges de Huaca de la Luna sometida a análisis de ADN con marcadores de microsatélites, mostró una evolución particular de estos camélidos mochica, porque mostraron diferencias significativas en los perfiles de los alelos antiguos amplificados, que presentaron ausencia de bandas tartamudas (stutter DNA), en comparación con los alelos de ADN moderno de *Lama glama*, que si presentan el típico tartamudeo del ADN lo cual ha sido interpretado como una evolución a través del tiempo de los camélidos domésticos.

**Palabras claves:** primera falange, osteometría, ADN antiguo, microsatélites, ADN tartamudeo, camélido doméstico.

*A total of 223 first phalanges of camelids from six Moche sites on the northern coast of Peru were analyzed through osteometry to evaluate the effectiveness of osteometry classification. This technique yielded the identity of one large camelid species, assigned to Lama glama (llama), and another to Vicugna pacos (alpaca). By analyzing the size gradient of the P1 samples analyzed, groups of these phalanges were observed to overlap within the ranges of both large camelids (llamas) and small camelids (alpaca). This indicates that osteometry presents limitations when classifying samples that cannot be clearly distinguished as large or small, due to factors such as the disadvantages of the modern database, the evolutionary zoological cline, and possibly pre-conquest hybridization among domestic camelids. A sample of first phalanges from Huaca de la Luna, subjected to DNA analysis using microsatellite markers, revealed a particular evolution pattern among these Moche camelids. Significant differences were found in the profiles of the amplified ancient alleles, which showed an absence of stuttering bands, in contrast to the modern DNA alleles of L. glama, which display the typical stuttering DNA pattern. This has been interpreted as evidence of evolutionary changes over time in domestic camelids.*

**Key words:** First phalanx, osteometry, ancient DNA, microsatellites, stuttering DNA, domestic camelid.

Una de las dificultades que existe actualmente para diferenciar a nivel osteológico los restos de las cuatro especies de camélidos sudamericanos en función de algunos huesos completos o fragmentos de huesos en el área andina, es uno de los retos que la zooarqueología ha tenido que abordar utilizando principalmente dos métodos: osteometría y análisis de ADN antiguo.

Hay escasas características osteológicas que sirven para identificar huesos de camélidos de origen arqueológico, a nivel de especie, y una buena cantidad de investigaciones se han desarrollado utilizando los análisis osteométricos, basándose generalmente en Kent (1982), esto en razón que los restos de camélidos en el área andina son numerosos y es la única base

<sup>1</sup> Una primera versión de este trabajo fue presentada en el Taller “Humanos y Camélidos: Interacciones Sociales e Historia Evolutiva”, organizado y patrocinado por el IAR (Institute of Andean Research), realizado en asociación con el Instituto de Estudios Andinos, en Arica, Chile (julio 2023). Este manuscrito fue revisado por pares externos y editado por el Comité Editor de *Chungara*, y por Susan D. deFrance, editora invitada.

<sup>2</sup> Centro de Investigaciones Arqueobiológicas y Paleoecológicas Andinas “ARQUEOBIOS”, Trujillo, Perú. vivasa2401@yahoo.com, ORCID ID: 0000-0003-4777-9237

<sup>3</sup> Laboratorio de Arqueobiología de la Facultad de Ciencias Sociales, Escuela de Arqueología, Universidad Nacional de Trujillo, Trujillo, Perú. trosales@unitru.edu.pe, ORCID ID: 0000-0003-2555-6032

Recibido: mayo 2024. Aceptado: septiembre 2025.

DOI: 10.4067/s0717-7356202500010414. Publicado en línea: 13-noviembre-2025.



de datos con sustento estadístico de multivariantes con sustento discriminante. En menor cantidad se han utilizado análisis de ADN antiguo, porque estos estudios se enfocan en identificar a nivel molecular los restos óseos y tratar de seguir aclarando la filogenia de las cuatro especies de camélidos sudamericanos y el problema de la hibridación pre-conquista o post-conquista (Díaz-Lameiro et al. 2022; Fan et al. 2020; Wheeler et al. 1995).

Este problema viene siendo reconocido desde la década de 1970 y ha sido estudiado mediante la morfología, presencia/ausencia de esmalte de los dientes (especialmente los incisivos, Wheeler 1982), osteometría, los tamaños pequeño y grande de los dos grupos (Kent 1982; Miller 1979; Wing 1972). Durante los estudios osteométricos se ha demostrado que hay confiabilidad en distinguir las formas silvestres, guanaco y vicuña; pero las diferencias entre las formas domésticas y los relacionados silvestres, los resultados no son concluyentes a pesar de las estadísticas.

Hay una desventaja principal en todo este problema, y es que las variaciones morfométricas que están registradas para el material zooarqueológico prehispánico son mayores a las medidas de los datos modernos para las cuatro especies de camélidos sudamericanos, lo cual impide una identificación confiable de los restos arqueológicos.

Por otro lado, está la genética de las cuatro especies de camélidos sudamericanos, donde los estudios con ADN mitocondrial, incluyen dos subespecies de guanaco: *Lama guanicoe cacsilensis* en la parte norte, y *Lama guanicoe guanicoe*, la cual incluye a *L. g. guanicoe*, *L. g. huanacus* y *L. g. voglii*, que se ubican en el sur (González et al. 2006; Wheeler 2012, 2016), y dos de vicuña, *Vicugna vicugna mensalis* en el norte y *Vicugna vicugna vicugna* en el sur (Marín et al. 2006).

Hay un consenso actual, según los datos zooarqueológicos, que existen varios sitios de domesticación independientes para la llama y alpaca, uno de ellos en el altiplano central peruano, entre 6000 y 5500 años AP (Wheeler 1985), otro en los andes centrales del sur y puna de Argentina, y en los alrededores del lago Titicaca, entre 4400 y 2000 años AP (Mengoni Goñalons y Yacobaccio 2006). Luego de su domesticación en la puna, hay restos de llamas y alpacas en sitios arqueológicos de valles interandinos del Perú y evidencias importantes de crianza de llamas y alpacas en la costa norte, con fuerte énfasis en sitios mochica y chimú (Shimada

y Shimada 1985; Vázquez et al. 2003; Vázquez et al. 2020).

Ante los problemas de una identificación confiable, primero, Wing (1972) concluye que guanacos y llamas se agrupan juntos como grandes camélidos, a diferencia de un grupo pequeño, donde están las alpacas y vicuñas. El denominador común de estas dos agrupaciones, es que ambos grupos incluyen, el ancestro silvestre y la forma doméstica, siendo esta situación lo que impedía diferenciar la especie que estaba representada, por lo tanto, se siguió la norma de clasificación grupo grande y grupo pequeño (Miller 1979).

Posteriormente, el trabajo de Kent (1982) demostró que la primera falange delantera proporcionaba la mayor confiabilidad (100%), para identificar las cuatro especies de camélidos, mediante un análisis de multivariantes (Kent 1982), utilizándose para diversos estudios osteométricos de varios yacimientos arqueológicos costeros y de la cordillera de los andes (Miller y Gill 1990; Vázquez et al. 2003; Vázquez et al. 2020; entre otros).

Recientemente y utilizando las cinco variables que se evalúan para la clasificación anatómica y taxonómica a partir de las primeras falanges y mediante un enfoque de aprendizaje automático basado en el algoritmo k-NN, se han clasificado a un determinado individuo, dentro de un grupo en función de la similitud y la variación de tamaño entre las muestras modernas y arqueológicas, y las diferencias se evaluaron mediante un análisis de varianza. Este método fue utilizado para evaluar muestras modernas y arqueológicas, de estas últimas se han utilizado muestras de Huacas de Moche, El Brujo, Cerro Chepén, Pachamachay, Huaca Amarilla, Chiripa, Khonkho y Alero Deodoro Roca. Sin embargo, las conclusiones del estudio indican que la identificación es precisa para los taxones silvestres, siendo ineficaz para separar con precisión las formas domésticas (Le Neun et al. 2023).

Con las técnicas de ADN antiguo, se han realizado algunos trabajos que han permitido evaluar primero las diversas hipótesis sobre el origen de las especies domésticas e identificar mediante esta técnica algunos huesos de camélidos de algunos sitios arqueológicos. Díaz-Maroto et al. (2021) hace mención de estas hipótesis, primero indicando que las llamas fueron domesticadas a partir de guanacos y las alpacas a partir de vicuñas, segundo, que las llamas fueron domesticadas de los guanacos, y que las alpacas derivan de una hibridación entre llamas y vicuñas, tercero, que llamas y alpacas, fueron domesticadas

de guanacos, mientras que la vicuña nunca fue domesticada, y cuarto, que la llama y la alpaca evolucionaron a partir de ancestros silvestres extintos, y que guanaco y vicuña nunca fueron domesticados, indicando que estas hipótesis fueron revisadas por Wheeler et al. (1995).

Recientes estudios de Díaz-Lameiro et al. (2022) y a partir del análisis de ADN antiguo de muestras de camélidos sudamericanos provenientes de dos sitios arqueológicos, uno en Bolivia y otro en Ecuador, señalaron que la herencia materna de los huesos de alpaca estudiados, provenía del guanaco para estos individuos. Por otro lado, y con muestras del sitio arqueológico de Iwawi en Bolivia, cerca del lago Titicaca, se encontró contribución materna de ambos camélidos silvestres, es decir del guanaco y vicuña. Estos resultados resultan controversiales y contrastan con una de las hipótesis propuestas, pero otros estudios siguen proponiendo que la llama fue domesticada del guanaco y la alpaca de la vicuña (Fan et al. 2020).

Por lo tanto, el futuro de los análisis de ADN antiguo está enfatizado en dilucidar los orígenes evolutivos, distribución de introgresión de las especies en estudio, la historia demográfica desde la domesticación hasta la actualidad, incluida la conquista española, y en el caso de las especies domésticas, los genes seleccionados durante el proceso de domesticación y el resultado de una posible hibridación, con sus implicancias. Además, y tal como lo han demostrado los estudios combinados de osteometría y ADN antiguo, en validar los resultados morfológicos a partir de los resultados del ADN antiguo (Díaz-Maroto et al. 2021).

El caso de los estudios del sitio Tulán en el norte de Chile, indicaron que los análisis morfológicos óseos indicaron que el astrágalo tiene un mayor poder discriminatorio para diferenciar entre animales más grandes (*Lama*) y pequeños (*Vicugna*), como lo refleja la discontinuidad en las medidas de tamaño entre los grupos. Mientras que la falange delantera también tiene un buen poder discriminatorio entre los dos grupos, pero hay muestras entre ellos que no podríamos clasificar como animales pequeños o grandes, siendo un grupo indeterminado. Sin embargo, los resultados de 130 mitogenomas de camélidos antiguos y modernos ubican a la gran mayoría de las muestras antiguas en los clados esperados según la morfología ósea, donde las muestras de huesos de animales de gran tamaño y las de tamaño intermedio se agruparon con muestras modernas de *Lama* (95%),

a excepción de dos muestras que se agruparon con el clado de *Vicugna vicugna*. Lo contrario también ocurrió con la mayoría de las muestras de huesos de animales de tamaño pequeño que se agruparon en el Clado 4 (80%) de la vicuña, con la excepción de tres muestras agrupadas con *Lama* (Díaz-Maroto et al. 2021).

Con este panorama sobre la identificación de los restos óseos de camélidos de los sitios arqueológicos andinos, el método cuantitativo, en este caso el osteométrico, aún no es concluyente, y solo podemos separar los grupos de grandes camélidos y grupo de pequeños camélidos.

Este trabajo es importante porque valida en forma mayoritaria los resultados de la osteometría, y los discutiremos más adelante conjuntamente con otros trabajos de ADN antiguo en restos óseos de camélidos.

## Metodología

### Osteometría y muestras arqueológicas

Las muestras de primeras falanges delanteras provienen de seis sitios de la época moche tardío (650 a 700 años DC.), de la costa norte del Perú, tenemos: Sipán, con un total de 90 primeras falanges, Cerro Chepén con 22 primeras falanges, Huaca Colorada con 42 primeras falanges, Huaca del Sol con 19 primeras falanges, Huaca de la Luna con 34 y Guadalupito con 16 primeras falanges (Figura 1). Todas las muestras fueron recuperadas de las excavaciones de los seis sitios y fueron analizados entre 2007 y 2016. Los análisis se hicieron en el laboratorio del Centro de Investigaciones Arqueobiológicas y Paleoecológicas Andinas-ARQUEOBIOS, con sede en la ciudad de Trujillo-Perú.

### Osteometría y análisis discriminante

Las cinco medidas para las primeras falanges de camélidos, propuestas por Kent (1982) medidas para las muestras de los seis sitios, son:

- P1V1: Longitud máxima
- P1V2: Ancho medio-lateral de la superficie articular proximal
- P1V3: Ancho dorso-plantar de la superficie articular proximal
- P1V4: Ancho plantar de la superficie articular distal
- P1V5: Ancho dorso-plantar de la superficie articular distal



Figura 1. Ubicación de los sitios mochica estudiados en la costa norte del Perú (cortesía de Nicolas Tripevich, Universidad de California, Berkeley).

Location of the Moche sites studied on the north coast of Peru (Courtesy of Nicolas Tripevich, University of California, Berkeley).

Estas medidas toman en cuenta a Driesch (1976) y Kent (1982). Antes de realizar la osteometría, se tuvo en cuenta que las primeras falanges (P1) estuvieran bien fusionadas, sin termo-alteración y meteorización, además de separadas en delanteras y traseras.

La especificidad y reproducibilidad de cada medida depende de la precisión en la toma de las cinco variables, en las diversas direcciones y ángulos de los planos de estas. Las cinco variables medidas fueron tomadas tres veces para asegurar la precisión de estas y se utilizó el promedio de las tres. Las medidas se realizaron con un calibrador digital de marca Mitutoyo (Mitutoyo American Corporation, Japón), con precisión de  $\pm 0,05$  mm. Los datos de las medidas promediados fueron ingresados en una hoja de cálculo Excel de Microsoft Office 2019, donde se había incluido las fórmulas para cada especie y para las cinco variables de ambas falanges (delanteras y traseras) y sometidas a un análisis discriminante.

El valor más alto obtenido del coeficiente de clasificación para las medidas de cada falange en las fórmulas es la que señala a que especie corresponde la falange. Adicionalmente los valores obtenidos de las variables P1V2 (ancho proximal latero medial) y P1V3 (ancho proximal anteroposterior) para cada caso, fueron impuestas en un diagrama bivariado para observar cuales falanges clasifican en el grupo de los grandes camélidos (guanaco y llama) y cuales en el grupo de los pequeños camélidos (vicuña y alpaca).

Una vez obtenidos los coeficientes de clasificación para cada falange y observadas aquellas falanges que clasifican en su respectivo grupo (grande y pequeño), se identificaron aquellas que ocupan espacios intermedios entre ambos grupos, entendiéndose que estas falanges no tienen bien definida su clasificación, por desventajas de la base de datos de Kent (1982).

### **Estadísticas descriptivas (x, máximos, mínimos y rangos) de P1V2 y P1V3**

Se realizaron estadísticas descriptivas de P1V2 y P1V3, con la finalidad de conocer los promedios de las medidas, tamaños máximos y mínimos, para cada grupo identificado, donde la osteometría a clasificado, *Lama glama* (grupo grande) y *Vicugna pacos* (grupo pequeño) para las muestras de cada sitio, y conocer a partir de las muestras medidas, si hay la posibilidad de la presencia de llamas y alpacas, y así hacer las comparaciones entre sitios.

Con los valores obtenidos de los coeficientes de clasificación y los diagramas bivariados, se

identificó aquellas primeras falanges que clasifican para el “grupo grande” (guanaco y llama) y el “grupo pequeño” (alpaca y vicuña).

Aquellos valores de los coeficientes de clasificación bien definidos fueron contrastados con la ubicación de estas primeras falanges en su respectivo grupo en los diagramas bivariados, y ubicando la medida propuesta para ambas variables por Kent (1982) tanto para la llama y alpaca, y poder observar aquellas falanges que más se acercan a las medidas propuestas por Kent (1982) para ambas especies, siendo que las fórmulas discriminantes provienen de la base de datos del mismo autor.

Una vez obtenidos estos diagramas, se observaron aquellas falanges que más se aproximan a la medida promedio de la llama y alpaca, y permitiendo observar aquellas falanges que no están ubicadas en la gradiente de tamaño de Kent (1982), y que sobrepasan este gradiente y hacen un solapamiento en su ubicación, lo que implica una identificación dudosa y problemática.

### **Análisis de ADN antiguo de primeras falanges de Huaca de la Luna**

Entre los años 2004 y 2006 se hicieron análisis de ADN antiguo de 30 primeras falanges de camélidos que procedían de las excavaciones de la Zona Urbana Moche, en Huaca de la Luna. Este material tiene una filiación cronológica señalada para las últimas fases ocupacionales de la época Moche, es decir de aproximadamente los 700 a 750 años DC. Esta muestra fue medida osteométricamente para conocer su identidad antes del análisis de ADN antiguo.

#### *Extracción, Amplificación, Clonación y Secuenciación*

La extracción del ADN se realizó con el método modificado de Yang et al. (1998), siendo las muestras de hueso en polvo (0,2 mg) mezcladas con 1.800  $\mu$ l de tampón de extracción (EDTA 0,5 M, pH 8,0, SDS al 0,5% y Proteinasa K 100  $\mu$ g/ml) y luego incubadas en tubos de 2 ml como mínimo 48 horas a 56°C en agitación continua. El tiempo de incubación continuó hasta que el polvo de hueso pareciera transparente (de 1 a 5 días) (Yang et al. 1998). Todos ellos fueron extraídos tres veces (Cooper y Poinar 2000).

Los tubos se centrifugaron durante 10 min a 5.000 rpm. El sobrenadante se transfirió a tubos de 1,5 ml y se purificó dos veces con fenol/cloroformo/alcohol isoamílico tamponado (25/24/1) y una vez con

cloroformo. El sobrenadante se transfirió a una columna Microcon 100 (Millipore). Se perseveró en concentrar y purificar el ADN a 4 °C. Las extracciones se realizaron en una sala dedicada exclusivamente al procesamiento de ADN antiguo e incluyeron un control negativo para comprobar si había contaminación exógena.

El resultado de la extracción se comprobó mediante amplificación por PCR de una secuencia de microsatélites específica de la especie, como: LCA5, LCA8, LCA19 (Penedo et al. 1998) de aproximadamente 200 pb. La amplificación se llevó a cabo en un volumen de reacción de 10 µl (1x tampón, MgCL<sup>2</sup> 2 mM, 0,1 µm de cada cebador, dNTP 0,2 mM, 0,1 µg/µl de BSA, 0,01 U de polimerasa TaqGold Taq (Applied Biosystems) y 2 µl del producto de extracción. Los ciclos de la PCR se iniciaron con 10 min a 95 °C, luego los ciclos se iniciaron con 30 s de desnaturalización a 95 °C, seguidos de 45 s de hibridación y finalmente 45 s de elongación a 72 °C. Después de 40 ciclos, se realizaron cinco minutos adicionales. Se dejó para elongación a 72 °C. El producto de la PCR se cargó en geles de agarosa al 1,5% y se verificó la amplificación después de la electroforesis. Todas las reacciones de la PCR incluyeron un control negativo y uno positivo.

Todos ellos fueron amplificados tres veces (Taberlet et al. 1996; Waits et al. 1998). El procedimiento de tubos múltiples representa el mejor enfoque para obtener genotipos confiables cuando se utilizan muestras con cantidades de ADN muy pequeñas y desconocidas. Por lo tanto, el procedimiento de tubos múltiples debe utilizarse sistemáticamente al genotipar loci de ADN nuclear de fósiles, especímenes de museo o muestras arqueológicas.

Las marcas fluorescentes que se utilizaron para el genotipado fueron: Fam, Tet y Hex. Los fragmentos

de PCR se ejecutaron en un analizador genético ABI PRISM 3700 siguiendo las instrucciones del fabricante. El genotipado se realizó con el software GeneScan Analysis 2.0.1 (Perkin Elmer).

El método más ampliamente utilizado es la construcción de genotecas enriquecidas (Brown et al. 2001; Carleton et al. 2002). los fragmentos utilizados para construir la genoteca son ricos en microsatélites. En este caso el ADN digerido se une a ligadores, que sirven como lugares de unión para los primers en la amplificación por PCR y permiten su posterior ligación al vector. El siguiente paso consiste en la hibridación de sondas marcadas, generalmente con biotina, a regiones del ADN con microsatélites, y al mismo tiempo la unión de estas sondas a bolas magnéticas. Esta mezcla es sometida a un campo magnético, se pueden capturar y separar fragmentos ricos en microsatélites, para su posterior clonación. Se clonaron y secuenciaron los fragmentos amplificados de LCA8 para tres muestras diferentes, y posteriormente se sometieron a BLAST para obtener los resultados.

Resultados

Osteometría: Estadísticas descriptivas de P1V2 y P1V3 de falanges clasificadas por osteometría como *Lama glama* (Tabla 1, Figura 2) y *Vicugna pacos* (Tabla 2, Figura 3).

Diagramas bivariados P1V2 vs P1V3: Estos diagramas permiten observar los espacios que ocuparon los tres grupos de camélidos identificados mediante su gradiente de tamaño en función de la base de datos moderna de La Raya, estudiadas por Kent (1982).

Tabla 1. Promedios, máximos, mínimos de las medidas de P1V2 y P1V3 de las falanges clasificadas como *Lama glama* de los seis sitios mochica de la costa norte del Perú.

*Averages, maxima, and minima of the P1V2 and P1V3 measurements of the phalanges classified as Lama glama from the six Moche sites on the north coast of Peru.*

| Descriptor | Sipán |       | Cerro Chepén |       | Huaca Colorada |       | Huaca del Sol |       | Huaca de la Luna |       | Guadalupito |       |
|------------|-------|-------|--------------|-------|----------------|-------|---------------|-------|------------------|-------|-------------|-------|
|            | P1V2  | P1V3  | P1V2         | P1V3  | P1V2           | P1V3  | P1V2          | P1V3  | P1V2             | P1V3  | P1V2        | P1V3  |
| Promedio   | 20,52 | 18,59 | 19,31        | 17,39 | 20,11          | 18,85 | 21,69         | 19,97 | 19,91            | 18,08 | 20,03       | 18,05 |
| Máximo     | 22,53 | 20,5  | 19,64        | 18,75 | 21,19          | 19,64 | 22,73         | 21,51 | 21,74            | 19,82 | 20,26       | 18,68 |
| Mínimo     | 19,6  | 16,08 | 19,31        | 16,16 | 19,31          | 18,18 | 20,35         | 17,56 | 18,02            | 15,74 | 19,91       | 16,49 |

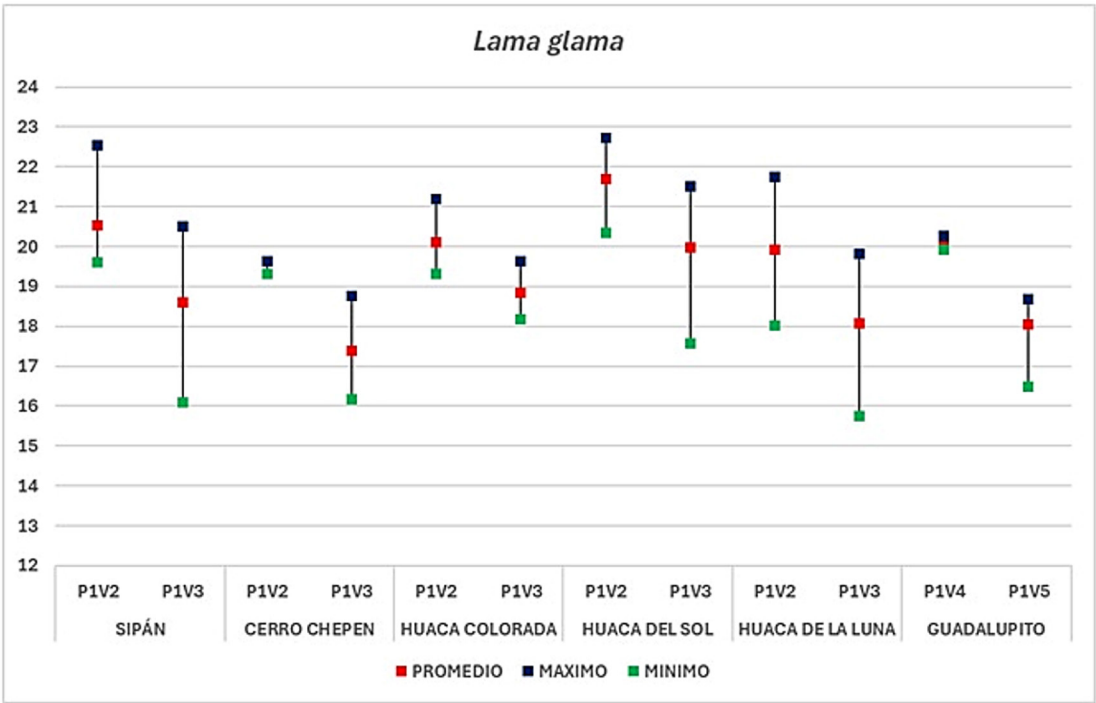


Figura 2. Promedios, máximos y mínimos de P1V2 y P1V3 de falanges identificadas como *Lama glama* según sitios.

*Averages, maxima, and minima of P1V2 and P1V3 of phalanges identified as Lama glama by sites.*

Tabla 2. Promedios, máximos, mínimos de las medidas de P1V2 y P1V3 de las falanges clasificadas como *Vicugna pacos* de los seis sitios mochica de la costa norte del Perú.

*Averages, maxima, and minima of the P1V2 and P1V3 measurements of the phalanges classified as Vicugna pacos from the six Moche sites on the north coast of Peru.*

| Descriptor | Sipán |       | Cerro Chepén |       | Huaca Colorada |       | Huaca del Sol |       | Huaca de la Luna |       | Guadalupito |       |
|------------|-------|-------|--------------|-------|----------------|-------|---------------|-------|------------------|-------|-------------|-------|
|            | P1v2  | P1v3  | P1v2         | P1v3  | P1v2           | P1v3  | P1v2          | P1v3  | P1v2             | P1v3  | P1v4        | P1v5  |
| Promedio   | 18,65 | 16,69 | 17,25        | 15,53 | 17,99          | 16,26 | 18,01         | 16,34 | 17,94            | 16,05 | 18,01       | 16,34 |
| Máximo     | 20,38 | 18,68 | 18,8         | 16,84 | 20,2           | 18,75 | 19,01         | 17,41 | 19,54            | 17,74 | 19,01       | 17,41 |
| Mínimo     | 16,1  | 14,24 | 15,7         | 13,53 | 15,68          | 13,35 | 17,35         | 15,02 | 16,07            | 14,09 | 17,35       | 15,02 |

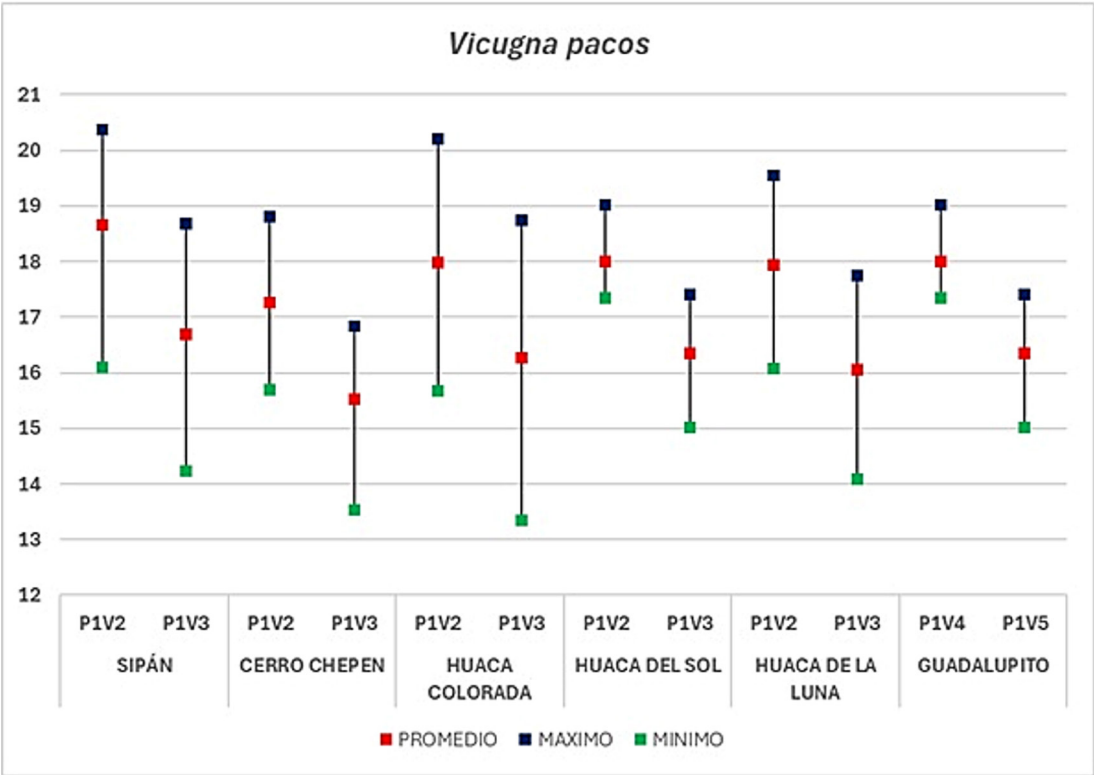


Figura 3. Promedios, máximos y mínimos de P1V2 y P1V3 de falanges identificadas como *Vicugna pacos* según sitios. Averages, maxima, and minima of P1V2 and P1V3 of phalanges identified as *Vicugna pacos* by site.

Sipán

El diagrama fue obtenido a partir del análisis de 90 P1 de la temporada de excavaciones del año 2008. Según las fórmulas discriminantes se clasificaron 30 P1 como *Lama glama*, 2 P1 como *Lama guanicoe*, 56 P1 como *Vicugna pacos*, y 2 P1 como *Vicugna vicugna* (Figura 4).

Cerro Chepén

En este sitio se analizaron 22 P1, de las cuales 5 clasificaron como *Lama glama* y 17 como *Vicugna pacos* (Figura 5)

Huaca Colorada

Con los materiales de la temporada 2010, de un total de 42 P1 se identificaron 6 P1 correspondientes a *Lama gama*, y 36 P1 a *Vicugna pacos* (Figura 6).

Huaca del Sol

En la Huaca del Sol a partir de 19 P1, se identificaron dos P1 para *Lama glama*, seis P1 para *Lama glama*, 10 P1 para *Vicugna pacos* y una P1 para *Vicugna pacos* que discutimos más adelante (Figura 7).

Huaca de la Luna

Para la temporada 2004 de este sitio se analizaron 34 P1, identificándose una P1 para *Lama guanicoe*, 11 P1 para *Lama glama*, 19 P1 para *Vicugna pacos* y tres para *Vicugna vicugna* (Figura 8).

Guadalupito

De una muestra de 16 P1 de la temporada 2008, se identificaron dos P1 para *Lama guanicoe*, tres para *Lama glama*, y 11 P1 para *Vicugna pacos* (Figura 9).

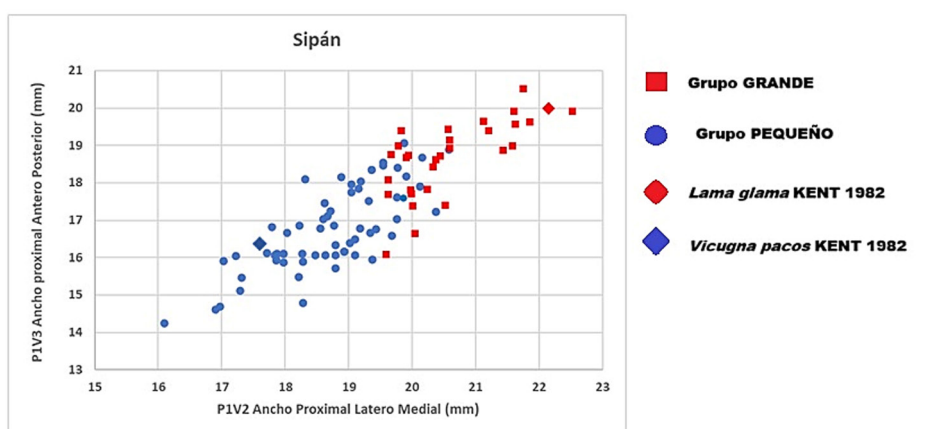


Figura 4. Diagrama bivariado de las medidas de P1V2 vs P1V3 de las falanges de Sipán.

*Bivariate plot of P1V2 vs. P1V3 measurements of the phalanges from Sipán.*

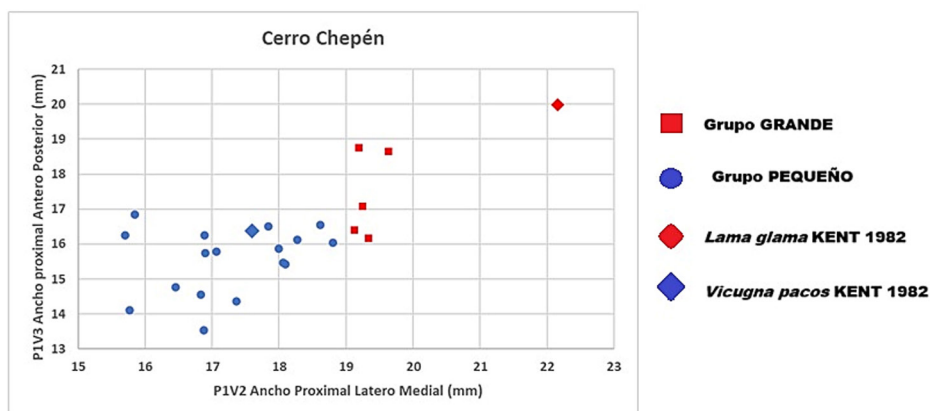


Figura 5. Diagrama bivariado de las medidas de P1V2 vs P1V3 de las falanges de Cerro Chépén.

*Bivariate plot of P1V2 vs. P1V3 measurements of the phalanges from Cerro Chépén.*

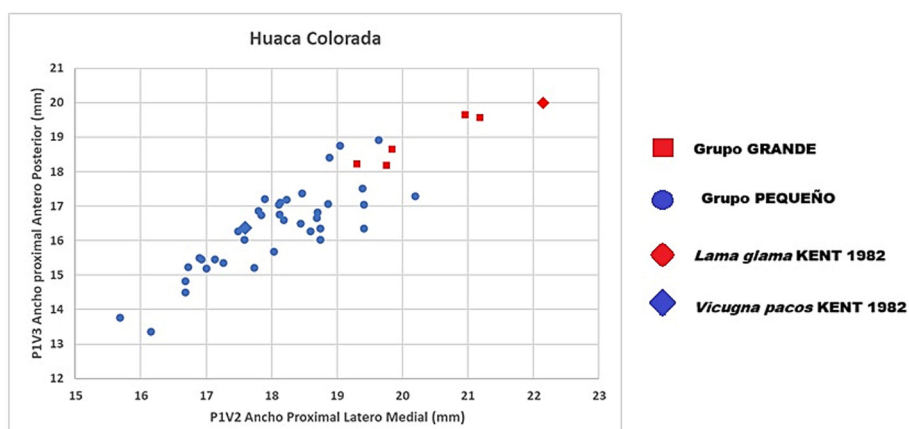


Figura 6. Diagrama bivariado de las medidas de P1V2 vs P1V3 de las falanges de Huaca Colorada.

*Bivariate plot of P1V2 vs. P1V3 measurements of phalanges from Huaca Colorada.*

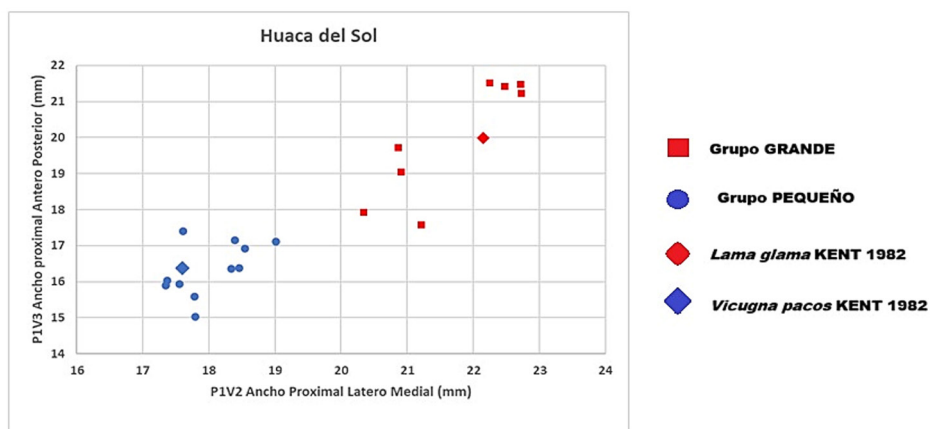


Figura 7. Diagrama bivariado de las medidas de PIV2 vs PIV3 de las falanges de Huaca del Sol.

*Bivariate plot of PIV2 vs. PIV3 measurements of the phalanges from Huaca Colorada.*

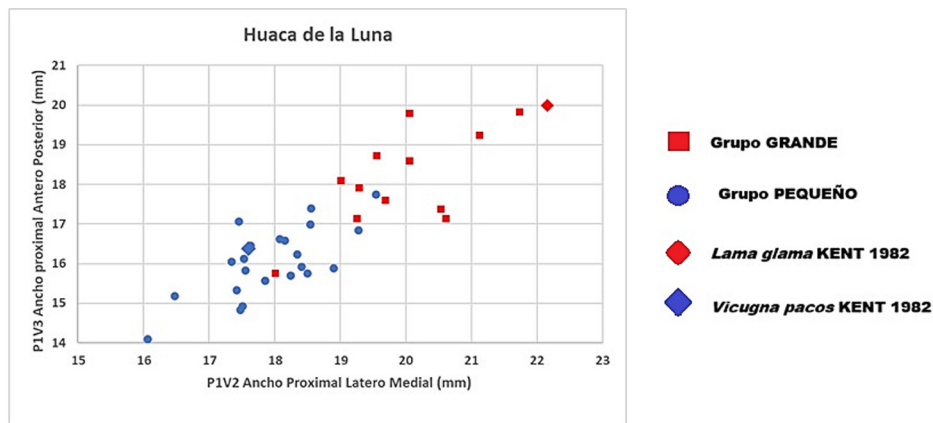


Figura 8. Diagrama bivariado de las medidas de PIV2 vs PIV3 de las falanges de Huaca de la Luna.

*Bivariate plot of PIV2 vs. PIV3 measurements of the phalanges from Huaca de la Luna.*

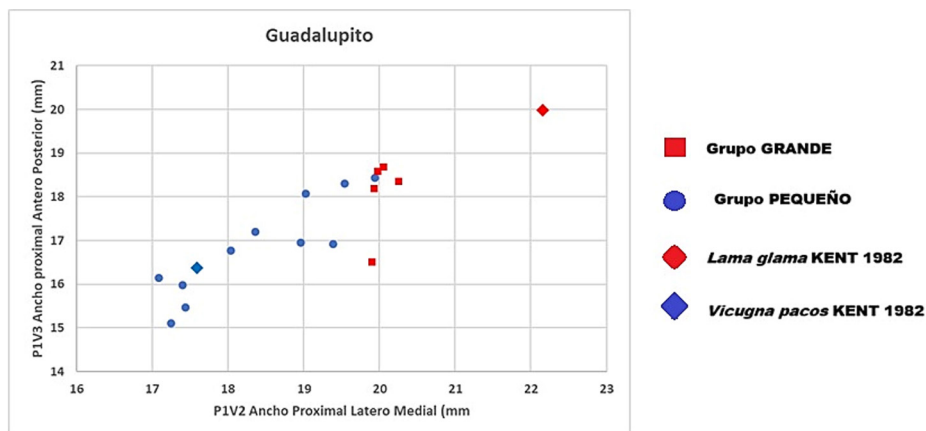


Figura 9. Diagrama bivariado de las medidas de PIV2 vs PIV3 de las falanges de Guadalupito.

*Bivariate plot of PIV2 vs. PIV3 measurements of the phalanges from Guadalupito.*

ADN antiguo de P1 de Huaca de la Luna: Las muestras empleadas fueron: 63, 223, 321, 583, 609 y 613, las cuales se pueden observar en la Tabla 3, con su identificación por osteometría.

*Extracción y Amplificación de ADN antiguo*

Los extractos de ADN obtenidos rindieron buenas concentraciones, así en la muestra 223 se midieron

Tabla 3. Datos osteométricos de las muestras de P1 delanteras y traseras, y su identificación, utilizadas en el estudio de ADN antiguo.  
*Osteometric data of the fore- and hindlimb P1 samples, and their identification, used in the ancient DNA study.*

| Contexto                        | Primeras falanges delanteras |       |       |       |       |          |         |         |          | Taxa identificado |
|---------------------------------|------------------------------|-------|-------|-------|-------|----------|---------|---------|----------|-------------------|
|                                 | PIV1                         | PIV2  | PIV3  | PIV4  | PIV5  | CCG      | CCL     | CCA     | CCV      |                   |
| (63) CA27/35A<br>Rell de Intrus | 63,26                        | 19,22 | 16,83 | 15,21 | 15,04 | 229,15   | 242,78  | 246,62  | 243,51   | Alpaca            |
| (321) CA35/4<br>Rell Batan      | 73,73                        | 21,74 | 19,82 | 18,49 | 16,68 | 317,4416 | 324,375 | 312,092 | 306,3781 | Llama             |
| (609) CA30/29<br>Rell P1        | 55,11                        | 16,97 | 15,34 | 13,8  | 13,56 | 135,2471 | 166,43  | 183,009 | 177,2034 | Alpaca            |
| (613a) CA17/4A<br>Rell Piso 1   | 64,04                        | 18,25 | 17,7  | 16,49 | 16,28 | 165,6157 | 202,015 | 211,708 | 200,0862 | Alpaca            |
| (223) CA35/13B<br>Rell Piso 6B  | 63,36                        | 19,94 | 17,54 | 16,97 | 16,2  | 201,7635 | 232,762 | 235,45  | 221,877  | Alpaca            |
| Contexto                        | Primeras falanges traseras   |       |       |       |       |          |         |         |          | Taxa identificado |
|                                 | PIV1                         | PIV2  | PIV3  | PIV4  | PIV5  | CCG      | CCL     | CCA     | CCV      |                   |
| (583) CA17/3<br>Rell Piso 1     | 60,46                        | 19,66 | 16,35 | 14,46 | 14,6  | 293,7244 | 301,72  | 304,341 | 296,6579 | Alpaca            |

concentraciones de 79,8 ng/uL. Los resultados de las extracciones fueron analizados mediante amplificación por PCR, con tres marcadores de microsatélites específicos para camélidos: LCA5, LCA8 y LCA19 (Penedo et al. 1998) los cuales tienen 200 bp. Los productos de la PCR después de 40 ciclos con diferentes tiempos y temperaturas, fueron cargados en geles de agarosa al 1,5% en donde se incluyeron inicialmente seis muestras de falanges (613, 583, 63, 321, 223 y 609), un control negativo y un control positivo que era ADN extraído de sangre de *Lama glama* “llama”. Los controles de extracciones por amplificación de microsatélites resultaron positivos. En la Figura 10 se muestra los fragmentos amplificados del microsatélite

LCA19, tanto de diferentes muestras del yacimiento, como de fragmentos distintos de una misma muestra. Por otro lado, se hizo pruebas con el microsatélite LCA19, y estas consistieron en realizar tres PCR independientes (tres veces) para las muestras 613 (carriles 2, 3 y 4) y 609 (carriles 5, 6 y 7) con el objetivo de validar nuestras amplificaciones y cumplir con los criterios de autenticación del ADN antiguo (Cooper y Poinar 2000). Los resultados indican que se obtuvieron amplificaciones positivas en las muestras antiguas, lo mismo con el material moderno y ninguna amplificación con el control negativo, lo cual descarta que los experimentos tuvieran algún tipo de contaminación exógena (Figura 11).

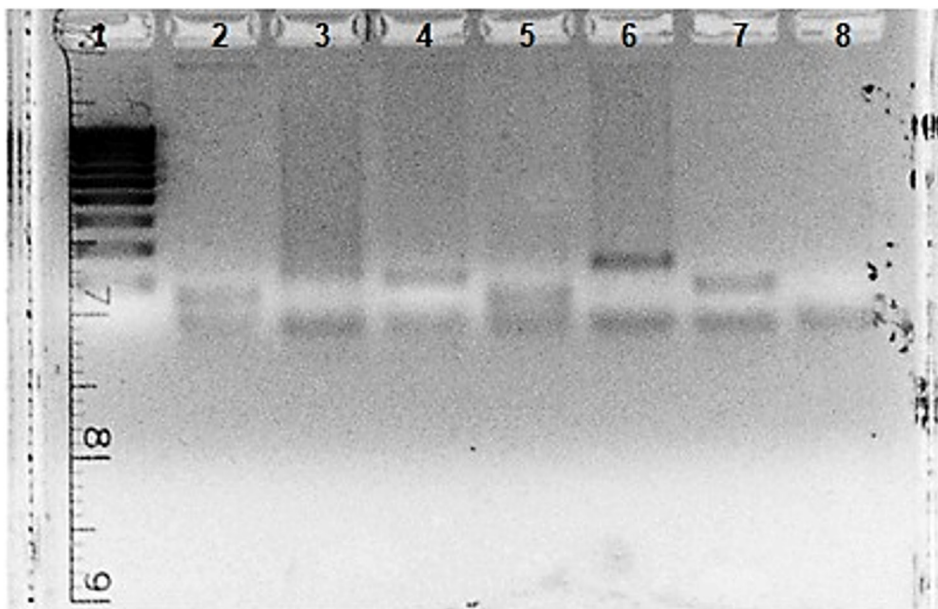


Figura 10. En la imagen se observa un gel de agarosa al 2% donde se colocaron 5 ul de los amplificadores del microsatélite de LCA 19. Carriles: 1 – ladder 100pb, 2 – 613, 3 – 583, 4 – 63, 5 – 321, 6 – 223, 7 – muestra de sangre (positivo), 8 – es un negativo de PCR.

*The image shows a 2% agarose gel in which 5 ul of the LCA 19 microsatellite amplifications were placed. Lanes: 1 – 100bp ladder; 2 – 613, 3 – 583, 4 – 63, 5 – 321, 6 – 223, 7 – blood sample (positive), 8 – PCR negative.*

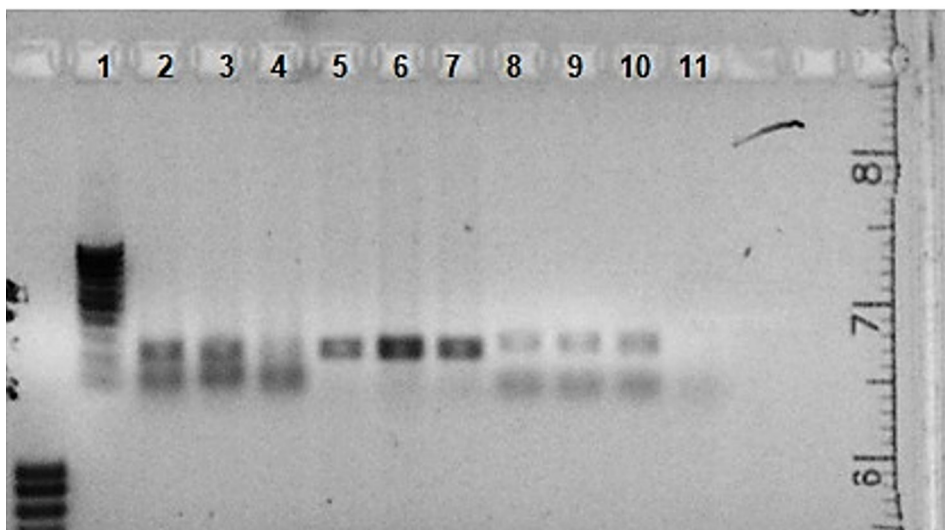


Figura 11. En la imagen se observa un gel de agarosa al 2% donde se colocaron 5 ul de los amplificadores del microsatélite de LCA 8. Cada muestra se amplificó en tubos independientes 3 veces. Carriles: 1 – ladder 100pb, 2 – 613, 3 – 613, 4 – 613, 5 – 609, 6 – 609, 7 – 609, 8 – positivo, 9 – positivo, 10 – positivo, 11 – es un negativo de PCR.

*The image shows a 2% agarose gel in which 5 ul of the LCA 8 microsatellite amplifications were placed. Each sample was amplified in separate tubes three times. Lanes: 1 – 100bp ladder, 2 – 613, 3 – 613, 4 – 613, 5 – 609, 6 – 609, 7 – 609, 8 – positive, 9 – positive, 10 – positive, 11 – PCR negative.*

Los productos amplificados fueron analizados mediante GeneScan Analysis 2.0.1 (Perkin Elmer) y los fragmentos resultantes de las amplificaciones repetidas de cada microsatélite presentan idénticos pares de bases (pb) a los que señala el marcador utilizado. Los pb de los fragmentos amplificados de las muestras arqueológicas, aunque diferentes al de las poblaciones actuales se encuentran en las zonas limítrofes del rango de pb esperado para cada microsatélite. Otra característica muy interesante en la visualización de estos microsatélites con GeneScan es la ausencia de *stutter* (Figura 12). Estos *stutter* corresponden a pequeños números de repeticiones en el dinucleótido del microsatélite y resultan durante de *resbalamiento* del proceso de amplificación.

Supuestamente los perfiles de los microsatélites actuales y arqueológicos deberían ser iguales, pero en los primeros ensayos obtenidos no lo son, así en la Figura 12 el perfil de la flecha roja es de un camélido antiguo y el perfil de la flecha verde, es la sangre de llama utilizada como control positivo.

Los mismos resultados se obtuvo cuando se analizaron los perfiles de las tres PCR independientes que se realizaron con LCA19 en las muestras 613, 609 y el control positivo moderno, es decir seguimos observando ausencia de los *stutter* en los productos de las tres PCR independientes y presencia del *stutter* en el control positivo (Figura 13).

Se ignora porque pasa esto, y para comprobarlo se hizo secuenciar el fragmento amplificado, para lo cual se clonaron y secuenciaron los fragmentos amplificados de LCA8 para 3 muestras diferentes, que posteriormente se sometieron a BLAST y se obtuvieron como resultados lo siguiente: (1) Los fragmentos secuenciados son diferentes del fragmento LCA8 de *Lama*. (2) No hay similitud con ninguna secuencia en GENBANK. (3) No hay similitud con ADN mitocondrial o nuclear humano. (4) No hay similitud con ADN mitocondrial de *Lama*.

Sin embargo y ante los resultados de la secuenciación obtenida, pensamos que estamos ante ADN antiguo nuclear de camélido de aproximadamente

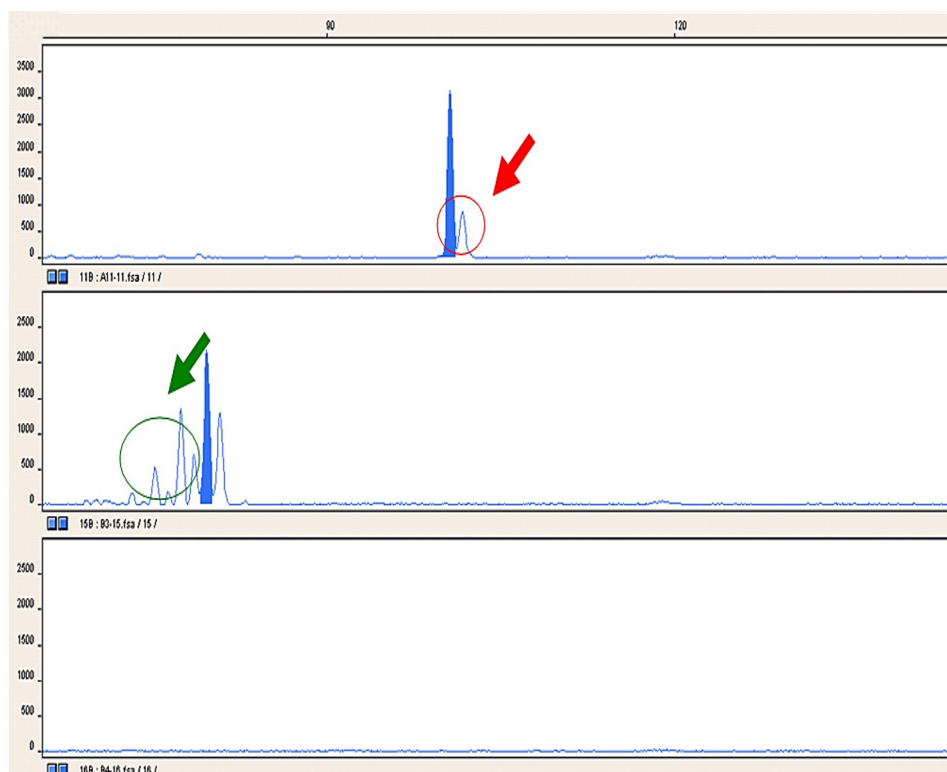


Figura 12. Perfiles de microsatélites antiguos de camélido (flecha roja) mostrando ausencia de *stutter* y de microsatélite moderno de camélido (flecha verde) que muestra el típico *stutter*.

*Ancient camelid microsatellite profiles (red arrow) showing the absence of stutter, and modern camelid microsatellite profiles (green arrow) showing typical stutter.*



Figura 13. Perfiles de microsatélites antiguos de camélido obtenidos con LCA19 para tres repeticiones de PCR en una misma muestra (Nº 609), también se muestran las tres repeticiones con el control negativo y los típicos perfiles de microsatélites en el control positivo (ADN de sangre de llama moderna) presentando el típico stutter. *Ancient camelid microsatellite profiles obtained with LCA19 for 3 PCR replicates in the same sample (No. 609). The 3 negative control replicates are also shown, along with the typical microsatellite profiles of the positive control (modern llama blood DNA), which display a typical stutter.*

1200 años de antigüedad, y es posible que las ausencias de los *stutter* y el no reconocimiento de las secuencias en Genbank impliquen una interesante evolución dentro de la secuencia del microsatélite, para lo cual necesitamos en los próximos estudios, probar con muchos más microsatélites específicos de camélidos sudamericanos, preferentemente de tetranucleótidos, en lugar de dinucleótidos.

## Discusión

### Osteometría

Uno de los problemas cruciales que ha tenido la zooarqueología de camélidos en la costa norte del Perú, ha sido establecer la identificación taxonómica mediante la osteometría de los elementos óseos medibles. Los primeros estudios osteométricos de

primeras falanges y otros huesos, fue realizado a una colección de camélidos que estaban como ofrendas de entierros humanos asociados a la cultura Lambayeque (700 - 1375 años DC), los cuales se encontraban por encima del templo mochica que posteriormente fuera puesto al descubierto en el complejo arqueológico El Brujo. Para esta muestra de camélidos, se aplicaron métodos combinados: osteometría, estudios de dentición y microscopía de la fibra (varias ofrendas tenían aún fibra adherida). Los resultados arrojaron la presencia de las dos especies domésticas mediante la osteometría, morfología y esmalte de incisivos, y la microscopía de la fibra; esta fibra indicaba que era más fina que sus similares modernas (Kent et al. 2000).

Posteriormente la osteometría fue utilizada en los restos óseos de camélidos de seis sitios mochica de la costa norte, Sipán (Vásquez y Rosales 2012), Cerro Chepén (Vásquez y Rosales 2006), Huaca

Colorada (Vásquez y Rosales 2014a), Huaca del Sol (Vásquez y Rosales 2011, 2013), Huaca de la Luna (Vásquez y Rosales 2003, 2014b, 2015, 2017), y Guadalupito (Vásquez y Rosales 2008), incluso estudios isotópicos no publicados de materiales de Sipán y Huaca Colorada. Los resultados tienen como denominador común, la identificación de las dos especies domésticas, dentro de cada grupo (grande y pequeño) tal como se presentan en los resultados y con el adicional que los isótopos estables realizados en P1 (medidas y clasificadas) confirman que las dos especies domésticas vivían y pastaban en ecosistemas costeros con una notable adaptación al paisaje y sus pastos locales (Vásquez et al. 2020).

### La identidad de los camélidos Mochica

Las dificultades para distinguir positivamente entre las cuatro especies de camélidos, es complicada, y con los estudios moleculares se ha llegado a proponer que el proceso de domesticación ha sido complejo y multiespecífico (Díaz-Lameiro et al. 2022), lo cual deben tener un efecto sobre la identidad de los camélidos, además de factores ambientales y culturales. Desde el siglo pasado se conocen tres técnicas de identificación de camélidos que han sido utilizados por los zooarqueólogos andinos, la primera técnica implicaba la obtención de una sección delgada de hueso para ser analizada con luz polarizada, y así diferenciar los camélidos silvestres de los domésticos (Pollard y Drew 1975); la segunda técnica es el análisis de morfología y esmalte de los incisivos, que permite reconocer la vicuña por sus incisivos largos y cilíndricos, con presencia de esmalte solo en el lado lingual, y permite separar de las tres especies restantes, que tienen similar morfología, y la última es la osteometría, basada en la observación de gradientes de tamaño entre los camélidos vivos y ordenados desde el tamaño mayor a menor, es decir: guanaco>llama>alpaca>vicuña.

Según, Miller y Gill (1990) el uso de la osteometría mediante las gradientes de tamaños de las especies modernas de camélidos sudamericanos para distinguir la identidad entre las especies dentro de los restos óseos, ha tenido limitados éxitos, por la superposición del tamaño de las especies vecinas en el gradiente, por lo tanto no puede considerarse una herramienta de diagnóstico precisa para la identificación de un elemento óseo individual, lo que implica que para lograr un resultado confiable, debe utilizarse una buena cantidad de datos complementarios, como los

de contexto arqueológico y la cultura donde derivan estos restos (Miller y Gill 1990).

Para el caso de las muestras mochica, hay una superposición de las primeras falanges mochica entre el espacio que ocupan las posibles llamas y alpacas identificadas para los seis sitios mochica estudiados, como se observan en las Figuras 4 a 9. En el diagrama bivariado de Sipán (Figura 4) con una muestra de 90 primeras falanges medidas, y según las medidas comparativas modernas propuestas por Kent (1982), hay por lo menos nueve falanges que están cerca al gradiente de las medidas promedio para *Lama glama*, y por lo menos 10 que están alrededor de las medidas promedio para *Vicugna pacos*, lo cual deja una importante cantidad de P1 que están superpuestos entre ambos grupos (Figura 4). Estos podrían ser híbridos, pero tiene que comprobarse. Esta misma situación se presenta para los demás sitios (Figuras 4 a 9).

Los resultados de la osteometría de las P1 de los seis sitios mochica, a partir de sus medidas, y la base moderna de Kent (1982) que provienen de la colección de referencia de La Raya, deben ser interpretadas teniendo en cuenta las variaciones fenotípicas entre las poblaciones, las elevadas tasas de hibridación (considerando importantes rebaños para la época), deriva genética, posibilidad de una raza geográfica de llama pequeña para tiempos mochica (Bonavía 1996), el efecto de consumo de pastos costeros en la nutrición y en la osteología de los camélidos mochica, y los efectos de la latitud y altitud en el tamaño (Vásquez y Rosales 2009). Sin embargo, será difícil demostrar con material moderno, porque actualmente en estas áreas geográficas no existe crianza de camélidos de ninguna de las especies domésticas, y los camélidos mochicas son extintos.

Esta situación en común que se observa en los diagramas de los seis sitios, que es la zona de solapamiento de gradientes de tamaños donde aparecen falanges que clasifican para llamas y alpacas, en otro caso falanges del grupo grande que ocupan el espacio del grupo pequeño (Figura 8, Huaca de la Luna), que constituyen resultados problemáticos, porque las falanges que clasifican como llama y están en el espacio del grupo pequeño, probablemente representan un tamaño cercano para la especie alpaca, y sería sorprendente reportar una población de llamas prehispánicas en los sitios mochica que sea de menor tamaño promedio que los estándares modernos y aquellos criados en el altiplano de La Raya de donde procede la colección moderna estudiada

por Kent (1982). También hay una situación contraria de P1 clasificadas como alpacas y que ocupan el espacio del grupo grande, que se observa para Huaca Colorada (Figura 6) y Guadalupito (Figura 9), y que posiblemente son debido a procesos evolutivos clinales de los camélidos mochica.

Hay evidencias en las manifestaciones de la cerámica escultórica mochica, de la representación de la llama, pero no hay representaciones del guanaco, alpaca y vicuña (Lavallée 1970). La mayoría de las representaciones que hicieron los mochicas, muestran a llamas con un cuello corto, diferentes a las grandes llamas altoandinas. Vásquez y Rosales (2009) han propuesto un modelo de especiación geográfica, a partir de una colonia fundadora de camélidos domésticos andinos (la especie fundadora) que comienzan a ocupar las ecologías costeras prehispánicas y por aislamiento geográfico tienen cambios morfológicos adaptativos y genéticos, hasta alcanzar un punto en que la diferencia es una nueva forma que podría ser la llama de cuello y extremidades cortas que representaron los mochicas en su cerámica. Teniendo en cuenta este modelo de especiación, hay que tomar en cuenta que el crecimiento, tamaño y forma de los huesos, se halla controlado genéticamente, y que las diferencias fenotípicas se incrementan generacionalmente, como parte del modelo clinal de especiación.

Si estos eventos de índole genético funcionaron como describe el modelo clinal de especiación, habría un camélido doméstico con fenotipo similar a la llama, pero con un tamaño diferente a las llamas andinas, en este caso más pequeña, con disminución del largo del cuello, extremidades cortas, parecidas a las que representaron escultóricamente y que la osteometría las clasifica como alpacas teniendo en cuenta el gradiente de tamaños de la base moderna de La Raya.

Observamos en la mayoría de los sitios moche, tres grupos: el pequeño, uno de solapamiento y el grande, estos resultados también han sido obtenidos utilizando el método k-NN para P1 de la plataforma de Huaca de la Luna e indican que este grupo de solapamiento podría sugerir la aparición de híbridos (Le Neun et al. 2023). La evidencia de hibridación en tiempos prehispánicos ha sido descartada por Wheeler et al. (1995), pero está sustentada con estudios de ADN antiguo de muestras de camélidos de Ecuador y Bolivia por Díaz-Lameiro et al. (2022) y también por Díaz-Maroto et al. (2021). Esta evidencia genética-molecular abre la posibilidad que hubiera híbridos llama/alpaca, en tiempos prehispánicos.

Hay un consenso en los estudios osteométricos sobre P1 de camélidos de sitios Mochica y Lambayeque (época Chimú) que hay presencia de ambos camélidos domésticos en los ecosistemas costeros prehispánicos, los perfiles etarios demuestran crianza local, y los estudios isotópicos indican pastoreo local, si hay este sustento, es compatible deducir que hubieran rebaños mixtos (Le Neun et al. 2023; Kent et al. 2000; Vásquez et al. 2003, 2020), lo cual indicaría cruce entre ambas especies, para obtener el vigor del híbrido, un proceso empleado en la genética de la crianza y el mejoramiento selectivo de ganado. Esto tiene muchas posibilidades de haberse producido en tiempos prehispánicos, si tenemos en cuenta el alto nivel tecnológico alcanzado por la cultura Moche (Donnan 1978).

Los valores de las estadísticas descriptivas de la P1V2 y P1V3 para las falanges clasificadas como *Lama glama* (Tabla 1, Figura 2) han permitido conocer aspectos sobre los gradientes de tamaños observados en los seis sitios. Se observa que en los sitios, Sipán, Huaca del Sol y Huaca de la Luna, las medidas de ambas variables están cerca al promedio propuesto por Kent (1982), por lo tanto la presencia de *Lama glama* en estos sitios es probable. En Huaca del Sol se han clasificado cuatro falanges mediante las fórmulas discriminantes como *Lama guanicoe* “guanaco” (Figura 7).

La presencia de restos de “guanaco” en Huaca del Sol puede ser posible, si tenemos en cuenta que los guanacos eran muy comunes a lo largo de la costa y las partes altas de las vertientes occidentales del Perú (Grimwood 1969) y que en el Perú solo se reporta la presencia de la subespecie *Lama guanicoe cacsilensis*, la cual se distribuye en las vertientes occidentales de los Andes (Franklin 1975) desde La Libertad en el norte (donde se encuentra Huaca del Sol), hasta Puno y Tacna en el sur (CONACS 1997).

En la muestra de Sipán, también se han identificado tres P1 como *Lama guanicoe*, de las cuales dos están muy cerca a la medida promedio de *Lama glama* de Kent (1982) y una de ellas dentro de las P1 que clasifican como *Vicugna pacos* (Figura 4). Estas medidas indican que la osteometría tiene sesgos en los gradientes para distinguir en un determinado grupo (para el caso grupo grande), la especie doméstica de la silvestre.

Tanto Sipán y Huaca del Sol, son centros ceremoniales importantes de la época mochica, donde esta probada la interacción con sitios andinos y la presencia de “lamas” grandes andinas, en la tumba del

Señor de Sipán. Por la probabilidad de grandes llamas andinas en estos sitios, es muy posible que la base de datos osteométrica de La Raya, está identificando las P1 como guanacos, cuando tiene mayor posibilidad que pertenezcan a “llamas” grandes andinas, por la dificultad que genera la captura de guanacos silvestres, de los cuales no se han identificado otros restos, como fibra o huesos craneales o postcraneales que comprueben la presencia de esta especie.

En la Tabla 2 se presentan datos de las mismas variables analizadas, para aquellas P1 que clasificaron como *Vicugna pacos* en la mayoría de los casos, y en una mínima cantidad para *Vicugna vicugna*. En todos los sitios se aprecia la presencia de P1 que clasifican como *Vicugna pacos*, especialmente las que se encuentran cerca al valor promedio para la especie medida por Kent (1982).

En Sipán hay por lo menos 15 P1 que están cerca a la medida comparativa para “alpacas” de Kent (1982), en Cerro Chepén, con una muestra menor, también están presentes P1 cercanas a la alpaca comparativa, lo mismo sucede en Huaca Colorada, Huaca del Sol, Huaca de la Luna, donde se observa una P1 que clasifica como “llama” muy cerca a la P1 de la alpaca comparativa (Figura 8), y finalmente hay P1 de alpaca en Guadalupito (Figura 9).

Sin embargo para el caso de estas dos variables analizadas para el grupo pequeño, la osteometría ha clasificado varias P1 como *Vicugna vicugna*, así dos P1 para Sipán, tres P1 para Huaca de la Luna, y una P1 para Huaca del Sol (ver material suplementario). Estos resultados se explican con las siguientes razones: es posible que estas P1 clasificadas como *Vicugna vicugna* pertenezcan a individuos desnutridos que la osteometría los ubica en este gradiente de tamaño; las vicuñas no viven en la costa por ser animales silvestres de ecosistemas por encima de 4.000 msn, y porque en la muestra osteológica de camélidos analizada, no se han encontrado restos de sus incisivos cilíndricos que podrían justificar los datos osteométricos. Por lo tanto, la presencia de la “alpaca” o de un animal parecido a este y diferente a la “llama” en tamaño, habitó en los seis sitios mochica.

Estas estadísticas no pueden considerarse infalibles, pero han demostrado ser útiles para ampliar las posibilidades de identificación de los camélidos de sitios arqueológicos costeros, y han permitido identificar individuos dentro del tamaño del grupo grande (llama), otros del grupo pequeño (alpaca) y un grupo intermedio cuyos gradientes de tamaño se solapan entre ambos grupos.

Los resultados obtenidos con la muestra de los seis sitios mochica, nos indicarían *a priori* y en forma relativa que habría más camélidos pequeños, en este caso alpacas. Si los mochica tuvieron en consideración que la economía en base a los camélidos era la de proveer más carne y lana, y una mayor proporción de crianza de alpacas por encima de las llamas resulta lógica, sin embargo, tenemos el posible evento evolutivo que pudo haberse sucedido con el modelo de especiación por aislamiento geográfico, es decir la presencia de una nueva llama con características del gradiente de una alpaca según los datos de La Raya.

Wing (1977) indica que diferencias ocasionadas por el consumo de nuevos pastos y otros factores ambientales entre la puna y la costa puede haber contribuido a la disminución del tamaño del cuerpo, además de la clina zoológica clásica en la que individuos de una sola especie que se han difundido a otras áreas geográficas desde su punto de origen histórico, y haber tenido que adaptarse progresivamente a nichos ecológicos diferentes, se convierten en ecotipos durante el proceso de especiación. Si tenemos en cuenta estos modelos evolutivos, es posible que uno de los camélidos domésticos mochica sean un ecotipo con características favorables de mayor carne y lana de buena calidad que habrían prosperado en estos tiempos y que la osteometría por ser un proceso estadístico no puede resolver directamente.

#### ADN antiguo: marcadores de microsátélites

Los estudios con ADN antiguo de P1 de Huaca de la Luna se realizaron entre los años 2004 y 2006, con marcadores de microsátélites específicos (cebadores) para camélidos, que hasta esa fecha estaban publicados y eran un total de 12, generados a partir de un panel de 35 alpacas Huacaya (*Vicugna pacos*), 35 llamas (*Lama glama*) y 32 guanacos (*L. guanicoe*) por Penedo et al. (1998).

Los tres marcadores, LCA5, LCA8 y LCA19 (que tienen 200 pb), permitieron obtener amplificaciones positivas del ADN extraído de las muestras arqueológicas y modernas. Con LCA19 se incluyeron las muestras 613 (tres submuestras) y 609 (dos submuestras), tres controles positivos y uno negativo dentro de la PCR (Figura 10). Según el protocolo esperado para ADN antiguo no se obtuvieron amplificaciones de los controles negativos tanto en gel de agarosa como con Genescan, requisito importante según Cooper y Poinar (2000).

Los fragmentos resultantes de las amplificaciones repetidas de cada microsatélite presentaron idénticos pares de bases (pb). Así fragmentos amplificados de las muestras arqueológicas, aunque diferentes al de las poblaciones actuales se encuentran en las zonas limítrofes del rango de pb esperado para cada microsatélite. Otra característica interesante es la ausencia de *stutter* (bandas tartamudas, Figura 12).

Evaluando un trabajo de ADN antiguo en camélidos, como el caso de Renneberg (2008, 2009), que utilizó ADN autosómico, pudo amplificar ADN de camélido de 43 muestras. Los electroferogramas y alelos tipificados de las muestras Alp2 y La3, con los microsatélites VOLP10, LgU52, VOLP03 y LgU68 mostraron picos tartamudos (*stutter*) y en el microsatélite LCA66 hay un aumento de esas mismas bandas. También el microsatélite VOLP67 resultó ser pequeño en la longitud del fragmento, y es fuertemente asociada a bandas *stutter*.

Esta diferencia con la ausencia de bandas *stutter* con el material de Huaca de la Luna y los materiales de Palpa en Nazca, se debe a los diferentes microsatélites probados en ambos estudios, por ejemplo no se emplearon microsatélites VOLP y Lg con materiales de Huaca de la Luna, porque aún no habían sido publicados, pero los utilizados mostraron una interesante característica que no estaba presente en el material arqueológico, pero si en el material moderno, lo cual asociamos a una posible evolución en los genomas de los camélidos mochica a diferencia de los modernos y del trabajo de Renneberg (2008).

La cronología de las muestras que empleó Renneberg (2008) es variada, así tenemos que nueve muestras corresponden al período Paracas medio (520-400 años AC), para Paracas tardío (350-200 años AC), 20 muestras, y para Paracas temprano (80-200 años AC) con 23 muestras. Otro grupo de muestras provienen de Montegrande que tiene una ocupación de Nasca tardío (430-650 años DC) con 17 muestras y para el periodo Intermedio Tardío (1000-1400 años DC), 24 muestras. Las otras muestras de un total de 119 analizadas, indica que la cronología es vaga (Renneberg 2008:199). Si tenemos en cuenta que las muestras de Huaca de la Luna son de la ocupación mochica tardío (600-850 años DC), habría un lapso de aproximadamente 1000 años entre las muestras de Palpa y las de Huaca de la Luna. Esta distancia en el tiempo, podría significar la diferencia entre la presencia y ausencia de tartamudeo del ADN entre ambas muestras, los diferentes tipos de microsatélites

utilizados, la diferencia geográfica y de pastoreo de los camélidos de ambas muestras.

Los resultados de la clonación de LCA8 fue muy diferente de las secuencias de Genbank y de los controles positivos. Dichas secuencias contrastadas por BLAST no se asemejan significativamente a ninguna secuencia incluida en Genbank, en aquel momento, y no presentan similitud con secuencias humanas, ni con ADNmit de *Lama glama*, pero si representan ADN endógeno de camélido antiguo.

De los materiales utilizados por Renneberg (2008) y Renneberg et al. (2009) que provienen de Palpa, se utilizaron 36 restos óseos con 22% de éxito y 14 textiles fabricados con fibra de camélidos, con 19% de resultados evaluables. Los sitios de excavación de los períodos más tardíos de Palpa, como Montegrande y Chillo, mostraron mejores resultados que los más tempranos, atribuido a posibles cambios en las condiciones ambientales en el Valle de Palpa, con diferentes condiciones de almacenamiento y que repercutió en la conservación del ADN.

La conservación óptima del ADN en un ambiente seco, frío y estable, y la inestabilidad de estas condiciones en el valle de Palpa puede haber provocado una peor conservación del ADN. Sin embargo, las muestras de Montegrande, todas encontradas en la superficie, especialmente huesos blanquecinos, evidencian que estuvieron sometidos a altas dosis de luz ultravioleta y altas temperaturas y se desconoce cómo pudo afectar al contenido de ADN de las muestras. Esta situación resulta ilógica, porque los requisitos para obtener buenos resultados de ADN antiguo, es no escoger muestras óseas con el último estadio de meteorización y lixiviación, que se aplicaría a los huesos blanquecinos que generalmente se recogen de superficie o perfiles expuestos (Behrensmeyer 1978).

La identificación de las especies en el material arqueológico de Montegrande mostró diferencias en la proporción de animales entre los restos óseos y los textiles. En los óseos la llama es la especie dominante (52%) seguida del guanaco (31%). Las vicuñas y las alpacas son raras y solo alrededor del 11% de las muestras se determinaron como cruces entre alpaca y guanaco o vicuña. En los textiles, la vicuña es la especie dominante seguida de individuos cruzados entre alpaca/vicuña y llama/alpaca. La identificación de llamas no estuvo presente en las muestras textiles.

Sin embargo, surgen muchas preguntas al trabajo de Renneberg (2008) y Renneberg et al. (2009), primero, no se indican la posición de los cebadores utilizados para Nd5, COI y Cytb y es necesario

comparar siempre los resultados. En segundo lugar, el gen 12srRNA es un gen que se presenta en numerosos organismos y normalmente los cebadores que se usan para amplificarlo son universales, esto significa que cualquier genoma exógeno a las muestras podría ser amplificado (por ejemplo: hongos). En el trabajo de Renneberg (2008) y Renneberg et al. (2009) no se indica ningún control para evaluar esta posibilidad.

Por lo tanto, es importante señalar en los protocolos, todos los detalles que permitan entender los resultados obtenidos, para una buena interpretación. La conclusión de los estudios de Renneberg (2008) y Renneberg et al. (2009) indican que en la muestra de huesos la proporción es entre llamas y guanacos y, en textiles, entre vicuñas y las alpacas, como dominantes. Lo cual indica que el uso de los camélidos posiblemente haya sido en el caso de la llama para obtener carne, y uso de alpacas y vicuñas, para uso de fibra.

Sin embargo, los resultados de la osteometría en varios sitios mochica, están indicando que en los restos óseos están identificados la llama y alpaca, siendo esta última especie la que han sindicado como la aportante de carne (Vásquez et al. 2003).

Con estos resultados parciales como el caso de Huaca de la Luna, y las preguntas que surgen con los estudios de Renneberg (2008) y Renneberg et al. (2009), aparecen nuevos estudios que han ido aclarando la filogenia de los cuatro camélidos sudamericanos, como el de Díaz-Maroto et al. (2021) y el de Díaz-Lameiro et al. (2022) que a partir del análisis de ADN antiguo de muestras de camélidos sudamericanos provenientes de dos sitios arqueológicos, uno en Bolivia y otro en Ecuador, señalaron que la herencia materna de los huesos de alpaca estudiados, provenía del guanaco y con muestras del sitio Iwawi en Bolivia, la contribución materna hallada en el análisis de los huesos, es de ambos camélidos silvestres (guanaco y vicuña).

Todos estos resultados son controversiales y contrastan con alguna de las hipótesis propuestas, pero otros estudios siguen proponiendo que la llama fue domesticada del guanaco y la alpaca de la vicuña (Fan et al. 2020). Esto significa que se necesitan más estudios moleculares con restos óseos de los camélidos sudamericanos.

### Conclusiones

Los estudios combinados de osteometría y ADN antiguo de camélidos sudamericanos, están demostrando resultados, donde se pueden validar la

identidad por osteometría a partir de resultados del ADN antiguo, tal como indica Díaz-Maroto et al. (2021) con el estudio de osteométrico de astrágalos del sitio Tulán (norte de Chile). Este hueso de los camélidos sudamericanos tendría el mayor poder discriminatorio para diferenciar entre el grupo grande (*Lama*) y el grupo pequeño (*Vicugna*), como está reflejado por la discontinuidad en las medidas de tamaño entre los grupos.

En esa misma dirección, la primera falange delantera también tiene buenas perspectivas de poder discriminatorio entre los dos grupos, pero como hemos visto en la muestra de los seis sitios mochica, hay muestras entre ellos que no se pueden clasificar como animales pequeños o grandes, quedando en un grupo indeterminado por solapamiento de gradientes de tamaño (véase deFrance y Rubinatto Serrano 2025 para hallazgos similares en los sitios de Tiwanaku en este volumen).

Resultados recientes de estudios de centenares de mitogenomas de camélidos antiguos y modernos, han ubicado a la gran mayoría de las muestras antiguas en los clados esperados según la morfología ósea, así las muestras de huesos de animales de gran tamaño y las de tamaño intermedio se han agrupado con muestras modernas de *Lama*, en un total de 95%. Lo contrario sucedió con la mayoría de las muestras de huesos de animales de tamaño pequeño (80%) que se agruparon con muestras modernas de *Vicugna* (Díaz-Maroto et al. 2021).

Esta perspectiva metodológica sería la ideal para poder comprobar si la morfología ósea de aquellos huesos medidos osteométricamente, en especial astrágalos y primeras falanges delanteras, que los resultados moleculares permitan validar la osteometría. Por lo tanto, los resultados de Renneberg (2008) y Renneberg et al. (2009), deben abordarse con cautela, por algunos vacíos que presenta en algunos marcadores moleculares utilizados, y porque al tener una importante muestra de primeras falanges, no tiene datos osteométricos para validar los resultados moleculares, y que la información del ADN antiguo de las fibras, debieron validarse con identificaciones microscópicas de las fibras de los textiles utilizados en el análisis de ADN antiguo, además que una importante cantidad de muestras tienen una cronología vaga.

Se recomienda realizar estudios combinados de osteometría, ADN antiguo, isótopos estables y análisis microscópicos de fibras cuando las muestras sean diversas, porque así podemos analizar todos los resultados y al combinarlos poder extraer la

mejor información, no solo a nivel de identidad taxonómica, sino también conocer mejor la crianza y explotación de los camélidos sudamericanos en tiempos prehispánicos.

*Declaración de contribución:* V.F.V.S.: Desarrollo de la conceptualización, análisis osteométrico y genético de los materiales y redacción del manuscrito final. T.E.R.T.: Su contribución la ha realizado con el análisis osteométrico y genético de los materiales,

tabulación de la información y apoyo en la redacción del manuscrito final.

*Agradecimientos:* Se agradece a los proyectos arqueológicos Sipán, Cerro Chepén, Huaca Colorada, Huacas del Sol y de la Luna y Guadalupito, por las facilidades para realizar los análisis zooarqueológicos. Para Susan de France y Richard Burger por extender la invitación para participar en la reunión realizada en Arica en julio de 2023.

### Referencias Citadas

- Behrensmeyer, A.K. 1978. Taphonomic and ecological information from bone weathering. *Paleobiology* 4:150-162.
- Bonavia, D. 1996. *Los Camélidos Sudamericanos. Una Introducción a su Estudio*. Instituto Francés de Estudios Andinos-Universidad Particular Cayetano Heredia-Conservation International, Lima.
- Brown, M.C.L., S. Guttman S. y T. Glenn 2001. Development and use of microsatellite DNA loci for genetic ecotoxicological studies of the fathead minnow (*Pimephales promelas*). *Ecotoxicology* 10:233-238.
- Carleton, K.L., J.T. Streebman, B.Y. Lee, N. Grarnhart, M. Kidd y T.D. Kocker 2002. Rapid isolation of CA microsatellites from the Tilapia genome. *Animal Genetics* 33:140-144.
- Cooper A. y H.N. Poinar 2000. Ancient DNA: Do It Right or Not at All. *Science* 289:1139-1139.
- CONACS 1997. Informe Final - Censo Nacional de Guanacos 1996. Consejo Nacional de Camélidos Sudamericanos. Jefatura de camélidos silvestres. Ministerio de Agricultura, Perú.
- deFrance, S. y J. Rubinatto 2025. Camélidos Tiahuanaco en la colonia de moquegua al sur del Perú: variaciones de tamaño y morfotipos. *Chungara. Revista de Antropología Chilena* 57:e0425.
- Díaz-Lameiro, A., J. Kennedy, S. Craig, W. Isbell, P. Stahl y A. Meriwether 2022. Ancient DNA confirms crossbreeding of domestic South American camelids in two pre-conquest archaeological sites. *Journal of Archaeological Science* 141:105593.
- Díaz-Maroto, P., A. Rey-Iglesia, I. Cartajena, L. Núñez, M.V. Westbury, V. Varas, M. Moraga, P.F. Campos, P. Orozco-Wengel, J.C. Marín y A.J. Hansen 2021. Ancient DNA reveals the lost domestication history of South American camelids in Northern Chile and across the Andes. *Elife* 10:e63390.
- Donnan, C.B. 1978. *Moche Art of Peru. Pre-Columbian Symbolic Communication*. Los Angeles, Museum of Cultural History, University of California, California.
- Driesch, A. 1976. A guide to the measurement of animal bone from archaeological sites. *Peabody Museum Bulletin 1*. Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard.
- Fan, R., Z. Gu, X. Guang, J.C. Marin, V. Varas, B.A. Gonzalez, J.C. Wheeler, Y. Hu, E. Li, X. Sun, X. Yang, C. Zhang, W. Gao, J. He, K. Munch, R. Corbett-Deitig, 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 (1):159.
- Grimwood, I.R. 1969. Notes on the distribution and status of some Peruvian mammals 1968. American Committee for International Wildlife Protection. *New York Zoological Society Special Publication* 21:70-72.
- González, B.A., R.E. Palma, B. Zapata y J.C. Marín 2006. Taxonomic and biogeographical status of guanaco lama guanicoe (*Artiodactyla, Camelidae*). *Mammal Review* 36 (2):157-178.
- Kent, J. 1982. *The Domestication and Exploitation of the South American Camelids: Methods of Analysis and Their Application to Circum-Lacustrine Archaeological Sites in Bolivia and Peru*. Washington University, Washington DC.
- Kent, J., V. Vásquez y T. Rosales 2000. Pastoreo y manejo de camélidos en la época Lambayeque: datos zooarqueológicos. En *El Uso de los Camélidos a Través del Tiempo*, editado por G. Mengoni, D. Olivera y H. Yacobaccio, pp. 131-143. Grupo de Zooarqueología de camélidos e International Council for Archaeozoology, Buenos Aires.
- Lavallée, D. 1970. Les Représentations animales dans la céramique Mochica. Université de Paris. *Mémoires de l'Institut d'Ethnologie-IV. Institut d'Ethnologie*. Musée d'Homme, Paris.
- Le Neün, M., E. Dufour, N. Goepfert, D. Neaux, J.C. Wheeler, H. Yacobaccio, G.L. Mengoni Goñalons, D. Elkin, A. Gasco y T. Cucchi 2023. Can first phalanx multivariate morphometrics help document past taxonomic diversity in South American camelids? *Journal of Archaeological Science: Reports* 47. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2022.103708>
- Marín, J.C., A.E. Spotorno y J.C. Wheeler 2006. Sistemática molecular y filogeografía de camélidos sudamericanos: Implicancias para su conservación y manejo. *Investigación, conservación y manejo de vicuñas* 85-100.
- Mengoni Goñalons, G.L. y H.D. Yacobaccio 2006. The domestication of South American camelids. En *Documenting Domestication-New Genetic and Archaeological Paradigms*, editado por M.A. Zeder, A. Melinda, D.G. Bradley, E. Emshwiller y B.G. Smith, pp. 228-244. University of California Press Berkeley-Los Angeles-London.
- Miller, G. 1979. *An Introduction to the Ethnoarchaeology of the Andean Camelids* (PhD. dissertation). Department of Anthropology, University of California, Berkeley.

- Miller, G.R. y A.L. Gil 1990. Zooarchaeology at Pirincay, a formative period site in highland Ecuador. *Journal of Field Archaeology* 17 (1):49-68.
- Penedo, C., R. Caetano e I. Cordova 1998. Microsatellite markers for South American camelids. *Animal Genetics* 29:398-413.
- Pollard, G.C. e I.M. Drew 1975. Llama herding and settlement in prehispanic northern Chile: application of an analysis for determining domestication. *American Antiquity* 40:296-305.
- Renneberg, R. 2008. *Molekulargenetische Untersuchungen an Überresten prakolumbischer Neuwelt-Camelidae aus dem Palpa-Tal (Peru)*. Ph.D. Dissertation. Institute for Historic Anthropology and Human Ecology, University of Gottingen, Göttingen.
- Renneberg, R., S. Hummel y B. Herrmann 2009. The Nasca and their dear creatures: Molecular genetic analysis of Pre-Columbian camelid bones and textiles. En *New Technologies for Archaeology: Multidisciplinary Investigations in Palpa and Nasca, Peru*, editado por M. Reindel y G.A. Wagner, pp. 193-206. Springer, New York.
- Shimada, M. e I. Shimada 1985. Prehistoric llama breeding and herding on the north coast of Peru. *American Antiquity* 50 (1):3-26.
- Taberlet P., S. Griffin, B. Goossens, S. Questiau, V. Manceau, N. Escaravage, L.P. Waits y J. Bouvet 1996. Reliable genotyping of samples with very low DNA quantities using PCR. *Nucleic Acids Research* 24 (16):3189-3194.
- Vásquez, V. y T. Rosales 2003. Análisis Zooarqueológico de CA-27, CA 35 y Plaza 3, Zona Urbana Moche-Huaca de la Luna. Temporada 2003. Informe presentado a la dirección del Proyecto Arqueológico Huacas del Sol y de la Luna. Trujillo, Departamento de La Libertad.
- Vásquez, V. y T. Rosales 2006. Arqueozoología y Arqueobotánica de los restos de la Estructura IX: Unidad Arquitectónica 29, Cerro Chepén. Temporada 2006. Informe presentado a la dirección del Proyecto de Investigación Arqueológica Cerro Chepén. Chepén, Departamento de La Libertad.
- Vásquez, V. y T. Rosales 2008. Análisis de restos de fauna Sector Guadalupito. Temporada 2008. Informe presentado a la dirección del Proyecto Santa de la Universidad de Montreal (PSUM): El Estado de Moche del Sur en el valle de Santa: Expansión, Invasión y Migración. Santa, Departamento de Ancash.
- Vásquez, V. y T. Rosales 2009. Osteometría y genética de los camélidos mochica, costa norte del Perú. *Revista del Museo de Antropología* 2 (1):141-150. Facultad de Filosofía y Humanidades, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- Vásquez, V. y T. Rosales 2011. Análisis de restos de fauna y botánicos de Huaca del Sol-Sección 2. Temporada 2011. Informe presentado a la dirección del Proyecto Arqueológico Huacas del Sol y de la Luna. Trujillo, Departamento de La Libertad.
- Vásquez, V. y T. Rosales 2012. Análisis de restos de fauna y botánicos de Sipán, Sector I, Sub-Sector Huaca I. Temporada 2012. Informe presentado a la dirección del Proyecto de Investigación Arqueológica Sipán. Saña, Lambayeque, Departamento de Lambayeque.
- Vásquez, V. y T. Rosales 2013. Análisis de restos de fauna y botánicos de Huaca del Sol-Sección 4. Temporada 2013. Informe presentado a la dirección del Proyecto Arqueológico Huacas del Sol y de la Luna. Trujillo, Departamento de La Libertad.
- Vásquez, V. y T. Rosales 2014a. Análisis de restos de fauna y vegetales de Huaca Colorada. Temporada 2014. Informe presentado a la dirección del Proyecto de Investigación Arqueológica Jatanca-Huaca Colorada, Valle de Jequetepeque. Pacasmayo, Departamento de La Libertad.
- Vásquez, V. y T. Rosales 2014b. Análisis de restos de fauna y botánicos de CA-45, CA-50, CA-51 y Plaza 1. Huaca de la Luna. Temporada 2014. Informe presentado a la dirección del Proyecto Arqueológico Huacas del Sol y de la Luna. Trujillo, Departamento de La Libertad.
- Vásquez, V. y T. Rosales 2015. Análisis de restos de fauna y botánicos de CA-45, CA-50, CA-51 y Plaza 1. Huaca de la Luna. Temporada 2015. Informe presentado a la dirección del Proyecto Arqueológico Huacas del Sol y de la Luna. Trujillo, Departamento de La Libertad.
- Vásquez, V. y T. Rosales 2017. Análisis de restos de fauna y botánicos de CA-55, CA-56, CA-57, Callejón 15, Callejón 16, Callejón 17, Callejón 18, Callejón 19, Ladera Sur y Plaza 10. Huaca de la Luna. Temporada 2017. Informe presentado a la dirección del Proyecto Arqueológico Huacas del Sol y de la Luna. Trujillo, Departamento de La Libertad.
- Vásquez, V., T. Rosales, A. Morales-Muñiz y E. Roselló 2003. Zooarqueología de la Zona Urbana Moche, Complejo Huacas del Sol y la Luna, valle de Moche. En *Moche. Hacia el Final del Milenio*, editado por S. Uceda y E. Mujica, Vol. 2, pp. 33-64. Pontificia Universidad Católica del Perú-Universidad Nacional de Trujillo, Trujillo.
- Vásquez, V., R. Redondo, T. Rosales, G. Dorado y V. Peiró 2020. Osteometric and Isotopic ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) evidence of pre-Hispanic camelid-herd breeding in Moche site of "Huaca de La Luna" (North coast of Peru). *Journal of Archaeological Science: Reports* 29. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2019.102083>
- Waits, L.P., D. Paetkau y C. Strobeck 1998. The genetics of the bears of the world. En *Bear Conservation Act.*, editado por C. Servheen, pp. 25-32. IUCN, Gland.
- Wheeler, J.C. 1982. Aging llamas and alpacas by their teeth. *Llama World* 1 (2):12-17.
- Wheeler, J.C. 1985. De la chasse à l'élevage. En *Telarmachay. Chasseurs et pasteurs préhistoriques des Andes I.*, editado por Lavalle, D, M. Julien, J. Wheeler y C. Karlin, pp. 61-79. CNRS, Paris.
- Wheeler, J.C. 2012. South American camelids-past, present and future. *Journal of Camelid Science* 5:1-24.
- Wheeler, J.C., A.J.F. Russel y H. Redden 1995. Llamas and alpacas: pre-conquest breeds and post-conquest hybrids. *Journal Archaeological Science* 22:833-840.
- Wing, E.S. 1972. Utilization of Animal Resources in the Peruvian Andes. En *Excavations at Kotosh, Peru, 1963 and 1966*. University of Tokyo Press, Tokyo, editado por I. Seiichi y K. Terada *Andes* 4:327-352.
- Wing, E.S. 1977. Animal domestication in the Andes. En *Origins of Agriculture*, editado por C.A. Reed, pp. 837-859. Mountain Press, The Hague.
- Yang, D.Y., B. Eng, J.S. Wayne, J.C. Dудар y S.R. Saunders 1998. Improved DNA extraction from ancient bones using silica-based spin columns. *American Journal Physical Anthropology*. 105:539-543. John Wiley & Sons, Ltd., New Jersey, USA.