

Breve historia ecológica del ser humano en América del Sur

Brief ecological history of human beings in South America

Luis F. Pacheco¹

Instituto de Ecología, Facultad de Ciencias Puras y Naturales-UMSA

E-mail: luispacheco11@yahoo.com

Resumen

La salida del ser humano moderno de África ocurrió hace ≥ 72.000 años y el último continente al que llegó fue América del Sur, hace unos 16.400 años. La evidencia

1 El autor tiene una licenciatura en biología (UMSA), una maestría en ecología de vida silvestre (University of Florida) y un doctorado en Biología (Universidad de Chile).

Adscripción institucional:

Colección Boliviana de Fauna

Instituto de Ecología

Carrera de Biología

Facultad de Ciencias Puras y Naturales UMSA

Principales publicaciones (de > 80):

- Pacheco, L.F. y J.A. Simonetti. 2000. Genetic structure of a mimosoid tree deprived of its seed disperser, the spider monkey. *Conservation Biology* 14(6):1766-1775. Paper commented in *Nature* 409, February 2001: 775-777
- Pacheco, L.F. 2012. El ambiente como base del desarrollo y algunos criterios para evaluar nuestro camino hacia días mejores. *Umbrales (CIDES-UMSA)*, 23: 299-320
- Pacheco, L.F., M. Altrichter, H. Beck, D. Buchori & E.H. Owusu. 2016. Conservation as the new paradigm for development. Pp. 390-402. En A.A. Aguirre and R. Sukumar, eds. *Tropical conservation: perspectives on local and global priorities*. Oxford University Press, New York.

Ver producción intelectual completa en: https://www.researchgate.net/profile/Luis_Pacheco5

sugiere un fuerte impacto de nuestros ancestros sobre la fauna sudamericana, posiblemente facilitado por los cambios climáticos ocurridos coincidentemente. Estos impactos se vieron también en otras regiones, después del arribo de los humanos; excepto en África e India. La información disponible muestra que el impacto del ser humano sobre el ambiente sudamericano fue muy fuerte, desde antes de la llegada de los europeos, lo cual simplemente acrecentó nuestro rol como estructuradores del paisaje ecológico.

Palabras clave: Impacto humano, paleoecología, megafauna, conservación, cacería

Abstract

Our exit from Africa occurred $\geq 72,000$ years ago and the last continent we arrived at was South America, about 16,400 years ago. The evidence suggests a strong impact of our ancestors on the South American fauna, possibly facilitated by coincidental climatic changes. These impacts were also seen in other regions, after the arrival of humans; except in Africa and India. The available information shows that the impact of the human being on the South American environment has been very strong, since before the arrival of the Europeans, which simply increased our role as structuring of the ecological landscape.

Keywords: Human impact, paleoecology, megafauna, conservation, hunting

Fecha de recepción: 9 de noviembre 2019

Fecha de aceptación: 1 de mayo 2020

Introducción

El ser humano moderno (*Homo sapiens*) salió de África hace aproximadamente 72.000 años, con varios destinos (Oppenheimer, 2012); aunque Deshpande *et al.* (2009) estiman ese tiempo en solamente 50 a 60 mil años. Llegó al centro de Asia hace unos 40.000 años, a Oceanía hace 50 o 60.000 años y a Europa hace unos 46.000 años (Oppenheimer, 2012). La gente habría llegado al NE de Siberia hace unos 38.000 años (Sikora *et al.*, 2019). Los primeros grupos de gente cruzaron el estrecho de Bering para llegar a la actual América entre 15 y 30 mil años atrás (Reich *et al.*, 2012, Goldberg *et al.*, 2016); aunque otros autores usan un intervalo más estrecho, de 18 a 26 mil años (Chatters *et al.*, 2014, Scott *et al.*, 2018). Es destacable apuntar que no existen evidencias de

otras rutas de ingreso a América, además del estrecho de Bering (Da Gloria, 2019). Restos arqueológicos indican que los cazadores recolectores del grupo “Clovis” habrían habitado el desierto de Sonora, en México, hace al menos 13.390 años (Sanchez *et al.*, 2014), mientras que la evidencia genética sugiere que los humanos llegaron a Groenlandia hace al menos 4.000 años (Sikora *et al.*, 2019). Es notable que el tiempo de residencia de los humanos en Norte América habría sido suficiente para la evolución de unos 300 idiomas, antes de la llegada de los europeos (Pacheco Coelho *et al.*, 2019). Evidencia muy reciente (Sikora *et al.*, 2019) indica que grupos humanos retornaron hacia Siberia hace unos 5.000 años, mucho después de que se cerró el paso por el estrecho de Bering. Muy posiblemente estas migraciones se dieron por mar, lo cual coincide con la colonización de las islas Aleutianas hace sólo 7.000 años (Balter, 2012).

Los reportes disponibles, basados en evidencias arqueológicas, indican que la primera llegada del ser humano a América del Sur fue hace al menos 16.400 años (Correal-Urrego, 1993; en: Aceituno *et al.*, 2013). Nuestros ancestros habrían llegado hasta la Patagonia hace unos 12.000 años (Miotti & Salemme, 2003; Gordon *et al.* 2019) y al sur de Chile y Argentina hace unos 14.500 o 15.000 años (de la Fuente *et al.*, 2018; Moreno *et al.*, 2019). Es decir, suponiendo que llegáramos vía estrecho de Bering hace unos 20 mil años, una vez en América migramos hacia el sur a una velocidad aproximada de 5 km/año (considerando un recorrido por tierra, en ruta más o menos directa hasta Valdivia, en Chile); lo cual es más conservador que los 16 km/año estimados por Martín (1973). Sin embargo, la colonización de Sudamérica parece haber sido bastante heterogénea (Barnosky y Lindsey, 2010), pues algunos sitios del NO del continente (actual Colombia) habrían sido colonizados hace solamente unos 12.900 años (Delgado *et al.*, 2015), el Altiplano peruano-boliviano (a > 4.000 m snm) hace > 12.500 años (Rademaker *et al.*, 2014; Capriles *et al.*, 2016); y las poblaciones humanas habrían llegado al SO de la Amazonía (actual Bolivia) hace unos 10.600 años (Capriles *et al.*, 2019). A modo de comparación, recordemos que las islas Aleutianas fueron colonizadas solamente hace unos 7.000 años (Balter, 2012), mientras que la llegada a Cuba y Trinidad data solamente de hace unos 5.000 años (Giovas *et al.*, 2012); más o menos simultáneamente a nuestra llegada al ártico americano (Flegontov *et al.*, 2019). Estos datos permiten suponer que la migración hacia el sur, por la costa, fue más rápida que tierra adentro, hacia el este, lo cual coincide con lo propuesto por Da Gloria (2019).

Dado el gran intervalo que ya tenemos como especie en Sudamérica, sería muy ambicioso hacer una relación de lo que ocurrió en ese tiempo con detalle. El objetivo principal del ensayo es discutir los posibles impactos que tuvo nuestra especie sobre la fauna sudamericana antes de la llegada de los

Europeos. Menor atención daré a lo que sucedió después de lo que se conoce como el periodo colonial y menos todavía a lo que ocurrió en el último siglo, pues estos eventos han recibido mayor atención de los investigadores. Este trabajo se basa metodológicamente en una revisión de la literatura mundial sobre el tema en cuestión, a la cual se adiciona un aporte original desde la ecología, en sentido de hacer una cuantificación muy gruesa de requerimientos de carne y, por tanto, cacería, para una pequeña población humana en los primeros tiempos de su llegada a América del sur. Dada la estructura de revisión del trabajo, la sección de discusión del mismo está repartida a lo largo del texto, lo cual facilitará su lectura. Es posible llegar a conclusiones algo distintas con base en el material revisado, por lo cual no adelantaré una conclusión al final, pero sí tomaré posición en cuanto a que el impacto del ser humano sobre la fauna parece haber sido mucho mayor de lo que se pretende desde una visión del “noble salvaje” (ver revisión en Redford, 1991 y Hames, 2007).

La primera llegada, vía estrecho de Bering

Al parecer, el puente que se formó a finales del Pleistoceno por el estrecho de Bering no permitió su uso por humanos migrantes por mucho tiempo y esto habría resultado en que las poblaciones humanas que habitaban lo que hoy es América, antes de la llegada de los europeos, provendrían de unos pocos eventos de inmigración (Reich *et al.*, 2012; Chatters *et al.*, 2014; Moreno-Mayar *et al.*, 2018; Scott *et al.*, 2018), desde el noreste de Siberia (Sikora *et al.*, 2019). Me refiero a la primera llegada, para diferenciarla claramente de la segunda llegada del ser humano a este continente, cuando arribaron los europeos en el siglo XV, sobre lo cual no profundizaré.

Con base en la revisión de evidencias realizada arriba, tomaré 20.000 años como mínimo tiempo posible del paso por el estrecho de Bering, pues de esa forma podríamos explicar mejor nuestro arribo al sur de Sudamérica hace al menos 16.500 años. En todo caso, la llegada del ser humano a América del Norte también significó impactos sobre su biota. Incluso llegó a sitios de gran altura (>3.000 m snm), como las “White Mountains” de California, donde el ser humano habría causado declinaciones de megafauna, que cayó de un 25% de la fauna existente hace 3.500 años, a sólo un 5% hace unos 700 años (Grayson, 2001).

Si bien parece que el escenario de una gran pérdida de fauna a principios del Holoceno fue motivo de debate desde el siglo XIX (Koch y Barnosky, 2006), fueron los escritos de Paul S. Martin (1967, 1973) los primeros en dar una explicación mecanística a la pérdida de fauna, particularmente los mega-

mamíferos, en América y otros continentes. El impacto del ser humano a su llegada a América del Norte habría resultado en la extinción de un 70% de los géneros de mamíferos grandes (>40 kg) antes de finalizar el Pleistoceno. Esto incluye 34 géneros de mamíferos y dos órdenes completos de ese grupo de vertebrados (*Perissodactyla*, *Proboscidea*). La extinción de mamíferos >1 tonelada fue total, mientras que solamente el 50% de los mamíferos de entre 32 y 1.000 kg logró sobrevivir (Koch y Barnosky, 2006).

El impacto en América del Sur

No parece posible zanjar el debate sobre el tiempo de arribo a Sudamérica, pues la evidencia está acumulándose aún (*i.e.* Gneccchi-Ruscione *et al.*, 2019); pero es suficiente considerar que la expansión humana por América fue bastante rápida y que habríamos llegado al cono sur hace por lo menos 15.000 años (aunque Perez *et al.*, 2016 indican que podría ser hace 17.000 años). La extinción de la megafauna en esta parte del continente afectó al menos a 52 géneros (83%) de mamíferos, incluyendo la extinción total de tres órdenes: *Notoungulata*, *Proboscidea* y *Liptopterna* (Koch y Barnosky, 2006; Barnosky y Lindsey, 2010; Villavicencio *et al.*, 2016). En estos últimos grupos están animales muy diversos morfológicamente (los *Notoungulata*), con algunas especies parecidas a hipopótamos y mastodontes; otros parecidos a los actuales elefantes (los *Proboscidea*) y los del orden *Liptopterna*, que incluían especies parecidas a camellos, jirafas, rinocerontes o caballos; sin que ese parecido morfológico responda a cercanía filogenética.

Es interesante notar que los camélidos llegaron a América del Sur hace al menos 1,2 millones de años y alcanzaron su máxima diversidad (unas 11 especies, particularmente del grupo *Lamini*) hacia el final del Pleistoceno (periodo Lujanense, hace unos 12.000 años; Scherer, 2013). Ya sabemos que la actual fauna de camélidos solamente cuenta con cuatro especies: vicuñas y guanacos, que son silvestres; llamas y alpacas, que son domésticas. Si bien no se tiene evidencia de que el ser humano hubiera sido causante de la desaparición de todos los camélidos actualmente extintos, al menos *Lama gracilis* (pariente cercano de la actual llama y del guanaco), fue víctima de cacería hasta la extinción por los primeros americanos (Cajal *et al.*, 2010, pero ver Weinstock *et al.*, 2009, en relación a la identidad de *L. gracilis*). Otras especies que aún existen, como el guanaco (*Lama guanicoe*), han sido objeto de cacería humana desde hace 10 o 12.000 años (De Nigris y Mengoni Goñalons, 2005); mientras que los esfuerzos de domesticación de los camélidos comenzaron entre 4.000 y 6.000 años atrás (Mengoni Goñalons & Yacobaccio, 2006; Yacobaccio & Vilá, 2016). Es decir, todas las especies de mamíferos >500 kg

resultaron extintos, lo que atestigua una severa pérdida de biodiversidad de forma muy coincidente con la llegada del ser humano a Sudamérica. Al presente solamente existe una especie con masa corporal cercana a los 300 kg (el anta, *Tapirus terrestris*), mientras que en África la megafauna de mamíferos incluye varias especies con masas >1 tonelada.

La fauna de mamíferos mayores a 1.000 kg de la actual África es la más diversa del planeta, y cuenta al presente con cinco géneros: hipopótamos (*Hippopotamus*), rinocerontes (*Ceratotherium* y *Diceros*), elefantes (*Loxodonta*) y jirafas (*Giraffa*); y se ha mantenido casi intacta desde la aparición del *Homo sapiens* en ese continente, en el Pleistoceno (Koch & Barnosky, 2006; Sandom *et al.*, 2014). Algo parecido ocurrió con la megafauna de la India, que se mantuvo desde hace al menos 100.000 años (Roberts *et al.*, 2014). Si comparamos la icónica megafauna de África con la megafauna de Sudamérica de finales del Pleistoceno, se puede ver en toda su magnitud el posible impacto del ser humano, ya que dicha fauna contaba, antes de la llegada de los humanos, con 27 especies de mamíferos >1.000 kg (Malhi *et al.*, 2016), cuatro de ellas con masas >2 toneladas y una con masa corporal de entre 4 y 7 toneladas (el gomfoterio *Stegomastodon superbus*; Fariña, 1996; Hansen & Galetti, 2009). Una prueba arqueológica reciente de cacería humana de gomfoterios del género *Cuvieronius* hace > 13.000 años se halló en América del Norte (Sánchez *et al.*, 2014).

En cuanto a los carnívoros, durante el Lujanense existían al menos 12 especies con masa corporal >15 kg en América del Sur (Prevosti *et al.*, 2013), mientras que al presente tenemos menos de la mitad de esa diversidad. A la llegada del ser humano, Sudamérica contaba con al menos dos especies de carnívoros con masas corporales >300 kg (el tigre dientes de sable (*Smilodon populator*) y un oso (*Arctodus bonariensis*), el cual llegaba a los 500 kg; ambos extintos a finales del Pleistoceno o inicios del Holoceno) (Fariña, 1996). Como ejemplo más cercano, Mamani Quispe (2017) indica que la fauna del valle que alberga la ciudad de La Paz habría albergado animales tan impresionantes como los macraquénidos (similares a los actuales camélidos), gliptodontes (parientes lejanos de los quirquinchos), gomfoteridos e incluso tigres dientes de sable.

Es decir, en un intervalo de aproximadamente 5.000 años, Sudamérica perdió toda su megafauna (herbívoros >1.000 kg y carnívoros mayores a 300 kg). Este hecho coincidió con la primera llegada del ser humano a este continente, a finales del Pleistoceno. Una de las razones que fortalecen la idea de que el ser humano habría sido clave en la extinción de la megafauna en continentes fuera de nuestro lugar de origen (África) es que, al evolucionar junto con nosotros, ya cazadores, los animales de África estaban adaptados a ese depredador y podían evitarlo. En el caso de los animales fuera de

África, estos eran “ingenuos” a esa nueva especie de depredador y carecían de adaptaciones que les predispusieran a la huida; lo cual habría hecho más sencillo acercarse a ellos durante muchos cientos o miles de años, hasta que las adaptaciones de huida resultaron tardías o nunca llegaron a aparecer. El escenario de ingenuidad de las presas al ser humano fue apoyado por modelación matemática, que mostró claramente que el grado de ingenuidad de las presas tiene un efecto notable sobre su probabilidad de extinción (Brook & Bowman, 2002).

En atención al dato antropológico, habría que considerar también –creo– el hecho de que el ser humano simboliza su entorno. En África animales y seres humanos habían evolucionado simultáneamente. Eran cohabitantes de un espacio que les pertenecía a ambos. Incluso pudieron haber deificado a algunos de los animales. En su expansión hacia otros continentes, tal vez ellos sólo veían en los animales que se encontraban a su paso, fuente de proteínas, y no les rindieron pleitesía. Sólo mucho más tarde (*circa* 1.500 a.n.e.) durante el Período Formativo, los indígenas sudamericanos confirieron algunos atributos a los animales, incluso de carácter religioso.

Otras posibles explicaciones a la extinción de la megafauna

Claramente, proponer que el ser humano fue causante de la extinción de tantas especies de animales a nivel regional y global es un gran riesgo. Una de las explicaciones alternas más atendidas es la del cambio climático, también ocurrido durante la transición Pleistoceno-Holoceno (Grayson, 2001, 2007; Koch & Barnosky, 2006; Pushkina & Raia, 2008; Malhi *et al.*, 2016) y, por tanto, coincidente también con la llegada del ser humano. Otra explicación es la propuesta por de Vivo & Carmignotto (2004), quienes argumentan que los cambios climáticos afectaron la cobertura de vegetación, lo cual habría causado las grandes extinciones en América del Sur. También se ha propuesto que los cambios en vegetación y clima podrían haber sido causados por un gran asteroide caído en fragmentos en varias regiones del planeta hace unos 12.800-12.900 años, de lo cual se halló evidencias recientemente en la Patagonia chilena (Firestone, 2007; Pino *et al.*, 2019). Si bien el debate lleva muchos años, varios estudios hallan más apoyo a la hipótesis que apunta al ser humano como la causa principal de la extinción de la megafauna a nivel global (Fariña, 1996; Diniz-Filho, 2004; Turney *et al.*, 2008; Sandom *et al.*, 2014; Smith *et al.*, 2019). Otros autores afirman que pudo darse una complementación o sinergia entre la cacería humana y el cambio climático (Ficcarelli *et al.*, 2003, Koch & Barnosky, 2006; Cione *et al.*, 2009, 2011; Lorenzen *et al.*, 2011; Metcalf *et al.*, 2016; Villavicencio *et al.*, 2016).

Cione *et al.* (2009, 2011) indican que los cambios climáticos y consiguientes cambios en la vegetación habrían ejercido ya un efecto negativo sobre las poblaciones de animales, lo que habría resultado en mayor vulnerabilidad a la cacería, haciendo más fácil la extinción cuando el ser humano se puso a cazar esas poblaciones ya diezmadas (Cione *et al.*, 2011). Esto coincide con lo planteado por Firestone *et al.* (2007) para el caso de Norteamérica, cuya fauna habría sido inicialmente diezmada por la caída de un asteroide. En el caso de Europa, los cambios climáticos habrían fragmentado el paisaje, conduciendo a reducciones poblacionales y el consiguiente incremento en la vulnerabilidad de las especies a la cacería (Pushkina & Raia, 2008). Así, la explicación de una complementación entre cacería y cambios ambientales no antropogénicos, incluyendo la acción de enfermedades (Rothschild *et al.*, 2006) parece muy apropiada.

Si bien es difícil separar los factores antrópicos de los naturales que causaron los cambios en la vegetación a principios del Holoceno, está claro que el ser humano sí fue un factor importante (Armesto *et al.*, 2010). Estos autores indican que esos cambios pudieron resultar tanto en mayores espacios sin vegetación como en mayores extensiones de cobertura vegetal en lo que ahora es Chile. Los restos arqueológicos que muestran la diversidad de efectos del ser humano durante el Holoceno en la región amazónica son variados (Erickson, 2000; Hoopes, 2012). Al mismo tiempo, es necesario considerar que la vegetación y la disponibilidad de agua también influyeron en los movimientos y formas de establecerse de los humanos desde el Pleistoceno (Aceituno & Loaiza, 2015; Santoro *et al.*, 2017; Capriles *et al.*, 2019). Los cambios climáticos, particularmente mayor humedad al final del Pleistoceno y temprano en el Holoceno, que hacia mediados del Holoceno (al menos en los Andes bolivianos; Baker *et al.*, 2001; Wolfe *et al.*, 2001; Ledru *et al.*, 2013) y probablemente mayor temperatura más adelante en el tiempo (al menos en Patagonia; Borrero, 1999), deben haber influido sustancialmente en la vegetación y, por tanto, en la composición de las comunidades, incluyendo al ser humano.

El aporte ecológico al debate

Es interesante notar que hubo un sesgo en las especies que resultaron extintas hacia el final del Pleistoceno y comienzos del Holoceno, el cual es fácil advertir en la primera parte de este documento: el tamaño corporal. En general, las especies que se extinguieron eran las más grandes; y muchas de las especies de menor tamaño pasaron ese periodo hasta nuestros días (Lessa & Fariña, 1996; Diniz-Filho, 2004; Lorenzen *et al.*, 2011; Mahli *et al.*, 2016,

Smith *et al.*, 2019). Varios autores ya revisaron los mecanismos por los cuales esto sería plausible, por lo que en este documento haré solamente una breve y sencilla descripción de la lógica de esos mecanismos, para reforzar las ideas ya vertidas.

De acuerdo a la estimación de Lutz & Qjang (2002), la población humana global hace unos 8.000 años habría sido de solamente unas 250.000 personas y la de principios del siglo XX habría alcanzado 1,6 mil millones. Perez *et al.*, (2016) estiman una densidad de entre 0,16 y 0,67 personas/100 km² que ocupaban la Patagonia hacia finales del Pleistoceno, e indican que la población habría incrementado unas 30 veces hasta finales del Holoceno. Es decir, un hecho es que la población humana que podría haber estado en interacción con la megafauna debe haber sido muy reducida. Imaginemos un territorio de 1.000 km², para hacer comparaciones relevantes con la fauna; ese espacio, a una densidad intermedia (según Perez *et al.*, 2016) de 0,5 humanos/km², habría albergado solamente un grupo de aproximadamente de 5 personas. Como otro punto de comparación, comparemos la densidad estimada por Perez *et al.*, (2016) para humanos, con la densidad actual de pumas en Patagonia, que alcanza 3,44 individuos/100 km² (Elbroch & Wittmer, 2012). Dado que el puma es un depredador normalmente solitario, parece algo baja la estimación de 5 humanos en el espacio del ejemplo de 1.000 km²; además que no será siquiera una familia extendida. En todo caso, es altamente posible que la densidad de humanos haya sido heterogénea en el paisaje (algo más alta donde los humanos pasaban más tiempo y mucho menor en otros parajes); pero para hacer fáciles los cálculos y no especular mucho, vamos a trabajar con un grupo de 20 humanos en ese territorio de 1.000 km². De hecho, Capriles *et al.* (2019) proponen que las poblaciones humanas en el SO de la Amazonía habrían actuado con una estrategia de forrajeo de lugar central (*central place foragers*). Si pensamos que esto debe haber ocurrido en la mayor parte de las sociedades humanas (Abrahams *et al.*, 2017), podemos admitir como altamente posible que la densidad haya sido muy heterogénea, con poblaciones humanas densas en algunas regiones y casi nulas en otras.

Vamos a considerar que un ser humano promedio en una sociedad de cazadores recolectores requiere unas 2.500 kcal/día (Burger *et al.*, 2017), y que aproximadamente un 50% (45-65%) de esa energía proviene de animales (Cordain *et al.*, 2000). Si se considera que un animal (ungulado) promedio rinde un 60% de su masa corporal en carne comestible (Cordain *et al.*, 2000) y que 100 g de carne de res contienen unas 230 cal, podemos estimar que un cazador recolector requeriría comer al menos 540 g de carne al día. Este cálculo parece un poco exagerado, pues los consumos más altos en sociedades de cazadores recolectores de la actualidad están por debajo de 100 g de carne por día (Townsend, 1996); sin embargo, es posible que los cazadores

recolectores tuvieran mucho menor acceso a otras fuentes de energía y se alimentaran principalmente de carne, con consumos de hasta 733 g/persona/día (Diniz-Filho, 2004). En atención a estas consideraciones, vamos a utilizar 500 g/persona/día (entre consumo y desperdicio) para futuros cálculos. Bajo esa lógica, una persona hubiera requerido aproximadamente 182 kg de carne al año. Si el grupo era de 20 personas, podemos pensar en un consumo de aproximadamente 3.640 kg de carne al año para el grupo.

El siguiente paso es calcular cuántos animales podrían sumar 3.640 kg de carne al año. Obviamente esto dependerá del tamaño del animal. Pensemos entonces en una presa de 1.000 kg, por ejemplo *Macrauchenia patachonica* (cuyo masa corporal promedio rondaba los 988 kg, Fariña *et al.*, 1998). Podría calcularse que con cinco animales sería casi suficiente (suponiendo que rinden un 60% de carne comestible) para cubrir las necesidades anuales del grupo. Sin embargo, la carne de un animal muerto no duraría dos meses en estado de consumo. Podría especularse que la carne puede durar unas 3-4 semanas, lo cual significaría que el grupo tendría que cazar un animal de 1 tonelada una vez por mes. Otra forma de lograr los 3.640 kg anuales sería cazar animales más pequeños, en mayor número (lo que hacen ahora). Entonces, vamos a seguir la lógica de un máximo de 12 animales de 1 tonelada al año, suponiendo que la cacería de animales más pequeños, pero con mayor frecuencia, sería suficiente para rendir el resto de las necesidades energéticas del grupo.

Bajo la lógica seguida arriba, 12 individuos de la especie de 1.000 kg no parece mucho en un año. Sin embargo, hay que recordar que estamos hablando de un espacio de cacería de 1.000 km². Las ecuaciones alométricas (Damuth, 1987) nos permiten calcular que la densidad de un mamífero herbívoro de 1.000 kg rondaría los 0,6 individuos/km². Es decir, es posible estimar que existirían aproximadamente 600 individuos de esa especie presa en el espacio de caza. Si el grupo humano hubiera cazado solamente 12 individuos por año, esto habría representado un 2% del grupo de presas al año. Según Brook & Bowman (2005), una mortalidad por cacería sostenida (aditiva a la natural) que ronde 10% anual sería suficiente para llevar un mamífero de 1 tonelada a la extinción. En ese escenario simplista, no sería fácil explicar la extinción de esa especie de herbívoro solamente por cacería. Sin embargo, estamos suponiendo que la especie presa está en capacidad de carga (la máxima densidad que puede alcanzar en un ambiente), lo cual implica que una reducción en la misma que afecte sus poblaciones y estas caigan a, por ejemplo, un 10% de su densidad “normal”, la pondría en una situación mucho más vulnerable a la presión adicional de la caza. En ese nuevo escenario la población presa rondaría los 60 individuos en el área de caza y una cosecha humana de 12 individuos en el año significaría el 20%

de la población, lo cual sería suficiente para llevar a la población de presas a la extinción en pocos años. Otros autores utilizan modelos matemáticos sofisticados, que conducen frecuentemente a la conclusión de que la cacería humana habría llevado a la extinción a los megamamíferos luego de nuestra llegada a Sudamérica (y otros continentes; Diniz Filho, 2004; Brook & Bowman, 2005; Zuo *et al.*, 2013).

Con base en la revisión de literatura y las consideraciones expuestas en este documento, tenemos base para considerar seriamente el papel del ser humano sobre la biota americana, a su llegada a este continente a finales del Pleistoceno. Sin embargo, también es necesario considerar que es posible que el ser humano, por sí solo, no haya sido causante de la extinción de todas las especies que no sobrevivieron al Holoceno; es más parsimonioso considerar que las poblaciones reducidas por alguna otra causa, por ejemplo los cambios en el clima, que ocasionaron cambios en la cobertura vegetal y por tanto en la productividad de los ecosistemas, hayan sido más vulnerables a la cosecha humana, que habría dado el golpe final a varias especies; lo cual coincide con lo sugerido por otros autores (Barnosky & Lindsey, 2010; Metcalf *et al.* 2016; Villavicencio *et al.* 2019). Es notable que, nuestra participación en los cambios a nivel ecosistémico, principalmente extinción de especies, hubieran acabado con la totalidad de mamíferos >500 kg en América del Sur, antes de nuestro segundo arribo a este continente, en el siglo XV.

El papel del ser humano en tiempos históricos

Poco antes de la llegada de los europeos a Sudamérica, ya el ser humano había logrado la domesticación de algunas especies de animales y plantas, además de influir fuertemente en la biota y el paisaje (Erickson, 2000; Neme & Gil, 2002; Stahl & Oyuela-Caycedo, 2007; Stahl, 2008; McMichael *et al.*, 2012; Clemente *et al.*, 2015; Rostworowski, 2015). Sin embargo, al parecer la mayoría de las extinciones de fauna se dieron mucho antes de la aparición de las culturas americanas. Finalmente, con la llegada de los europeos y particularmente a partir del siglo XX, el impacto humano sobre la fauna y flora de Sudamérica y del planeta en su conjunto se ha visto nuevamente acelerado y magnificado. Es tan fuerte el impacto actual del ser humano sobre los ecosistemas que se ha propuesto, y ya está frecuentemente en uso, el término Antropoceno, para designar a este nuevo periodo geológico-ambiental, caracterizado por el impacto humano (Dirzo *et al.*, 2014; Corlett, 2015; Mahli *et al.*, 2016).

Si bien el impacto actual del ser humano a nivel global es algo nunca antes visto, esto se refiere principalmente al corto espacio de tiempo en que está ocurriendo (>200 años), también es notable el efecto que hemos causado

a la fauna en el pasado, en un espacio de tiempo de pocos miles de años, con una población 3 o 4 órdenes de magnitud menor. Somos indudablemente la especie que más impacto ha causado en el planeta y esto no ha comenzado en el Antropoceno, ni en América a la llegada de los europeos, sino que data de hace miles de años, cuando dejamos nuestra natal África para colonizar el planeta entero. Si bien actualmente tenemos el poder de destruir el resto de nuestro ambiente, no podemos destruir el planeta. La biodiversidad ha sufrido pérdidas catastróficas varias veces desde que la vida comenzó en este planeta y se ha recompuesto; obviamente no con las mismas especies. Lo interesante de tener el poder de destruir nuestro propio ambiente es que este hecho (saberlo) nos abre la posibilidad de detener esa destrucción. El conocimiento para detenernos existe, solamente falta la voluntad, la cual comienza por una aceptación global de nuestro poder de destrucción y de nuestras capacidades de reflexión.

Agradecimientos: Agradezco los comentarios de José Capriles y un revisor anónimo, que contribuyeron a aclarar y mejorar este documento.

Bibliografía

- Abrahams, M. I., Peres, C. A. & Costa, H. C. (2017). Measuring local depletion of terrestrial game vertebrates by central-place hunters in rural Amazonia. *PloS one*, 12(10), e0186653.
- Aceituno, F. J., & Loaiza, N. (2015). The role of plants in the early human settlement of Northwest South America. *Quaternary International*, 363, 20-27.
- Aceituno, F. J., Loaiza, N., Delgado-Burbano, M. E., & Barrientos, G. (2013). The initial human settlement of Northwest South America during the Pleistocene/Holocene transition: synthesis and perspectives. *Quaternary International*, 301, 23-33.
- Armesto, J. J., Manuschevich, D., Mora, A., Smith-Ramirez, C., Rozzi, R., Abarzúa, A. M., & Marquet, P. A. (2010). From the Holocene to the Anthropocene: A historical framework for land cover change in southwestern South America in the past 15,000 years. *Land Use Policy*, 27(2), 148-160.
- Baker, P. A., Seltzer, G. O., Fritz, S. C., Dunbar, R. B., Grove, M. J., Tapia, P. M.,... & Broda, J. P. (2001). The history of South American tropical precipitation for the past 25,000 years. *Science*, 291(5504), 640-643.
- Balter, M. (2012). The Peopling of the Aleutians. *Science*, 335: 158-161.
- Barnosky, A. D., & Lindsey, E. L. (2010). Timing of Quaternary megafaunal extinction in South America in relation to human arrival and climate change. *Quaternary International*, 217(1-2), 10-29.

- Borrero, L. A. (1999). The prehistoric exploration and colonization of Fuego-Patagonia. *Journal of World Prehistory*, 13(3), 321-355.
- Brook, B. W., & Bowman, D. M. (2002). Explaining the Pleistocene megafaunal extinctions: models, chronologies, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(23), 14624-14627.
- Brook, B. W., & Bowman, D. M. (2005). One equation fits overkill: why allometry underpins both prehistoric and modern body size biased extinctions. *Population Ecology*, 47(2), 137-141.
- Burger, J. R., Weinberger, V. P., & Marquet, P. A. (2017). Extra-metabolic energy use and the rise in human hyper-density. *Scientific reports*, 7, 43869.
- Cajal, J., Tonni, E. P., & Tartarini, V. (2010). The extinction of some South American camelids: the case of *Lama (Vicugna) gracilis*. *Mastozoología Neotropical*, 17(1):129-134.
- Capriles, J. M., Albarracín-Jordan, J., Lombardo, U., Osorio, D., Maley, B., Goldstein, S. T., Katherine A. Herrera, Michael D. Glascock, Alejandra I. Domic, Heinz Veit & Santoro, C. M. (2016). High-altitude adaptation and late Pleistocene foraging in the Bolivian Andes. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 6, 463-474.
- Capriles, J. M., Lombardo, U., Maley, B., Zuna, C., Veit, H., & Kennett, D. J. (2019). Persistent Early to Middle Holocene tropical foraging in southwestern Amazonia. *Science advances*, 5(4), eaav5449.
- Chatters, J. C., Kennett, D. J., Asmerom, Y., Kemp, B. M., Polyak, V., Blank, A. N.,... & Malhi, R. S. (2014). Late Pleistocene human skeleton and mtDNA link Paleoamericans and modern Native Americans. *Science*, 344(6185), 750-754.
- Cione, A., Tonni, E. P., & Soibelzon, L. (2009). Did Humans Cause Large Mammal Late Pleistocene-Holocene Extinction in South America in a Context of Shrinking Open Areas? In *American Megafaunal Extinctions at the End of the Pleistocene*, edited by G. Haynes. *Springer Publishers*, Vertebrate Paleobiology and Paleontology Series, 125-144.
- Cione, A., Tonni, E. P., & Soibelzon, L. (2011). Mammal Extinction at the Pleistocene Holocene Boundary in South America. *Current Research in the Pleistocene*, 28, 152-153.
- Clement, C. R., Denevan, W. M., Heckenberger, M. J., Junqueira, A. B., Neves, E. G., Teixeira, W. G., & Woods, W. I. (2015). The domestication of Amazonia before European conquest. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1812), 20150813.
- Cordain, L., Miller, J. B., Eaton, S. B., Mann, N., Holt, S. H., & Speth, J. D. (2000). Plant-animal subsistence ratios and macronutrient energy estimations in worldwide hunter-gatherer diets. *The American journal of clinical nutrition*, 71(3), 682-692.
- Correal Urrego, G. C. (1993). Nuevas evidencias culturales pleistocénicas y megafauna en Colombia. *Boletín de Arqueología de la FLAN*, 8(1), 3-12.

- Da-Gloria, P. (2019). Ocupação inicial das Américas sob uma perspectiva bioarqueológica. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Humanas*, 14(2), 429-458.
- De la Fuente, Constanza, María C. Ávila-Arcos, Jacqueline Galimanya, Meredith L. Carpenter, Julian R. Homburger, Alejandro Blanco, Paloma Contreras, Diana Cruz Dávalos, Omar Reyes, Manuel San Roman, Andrés Moreno-Estrada, Paula F. Campos, Celeste Eng, Scott Huntsman, Esteban G. Burchard, Anna-Sapfo Malaspinas, Carlos D. Bustamante, Eske Willerslev, Elena Llop, Ricardo A. Verdugo, & Mauricio Moraga (2018). Genomic insights into the origin and diversification of late maritime hunter-gatherers from the Chilean Patagonia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(17), E4006-E4012.
- De Nigris, M. E., & Mengoni Goñalons, G. (2005). The guanaco as a source of meat and fat in the Southern Andes. *The zooarchaeology of milk and fats*, 160-166.
- De Vivo, M., & Carmignotto, A. P. (2004). Holocene vegetation change and the mammal faunas of South America and Africa. *Journal of Biogeography*, 31(6), 943-957.
- Deshpande, O., Batzoglou, S., Feldman, M. W., & Luca Cavalli-Sforza, L. (2008). A serial founder effect model for human settlement out of Africa. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1655), 291-300.
- Diniz-Filho, J. A. F. (2004). Macroecological analyses support an overkill scenario for Late Pleistocene extinctions. *Brazilian Journal of Biology*, 64(3A), 407-414.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401-406.
- Elbroch, L. M., & Wittmer, H. U. (2012). Puma spatial ecology in open habitats with aggregate prey. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 77(5), 377-384.
- Elissamburu, A. (2012). Estimación de la masa corporal en géneros del Orden Notoungulata. *Estudios Geológicos*, 1, vol. 68. La Plata, Argentina: Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- Erickson, C. L. (2000). An artificial landscape-scale fishery in the Bolivian Amazon. *Nature*, 408(6809), 190-193.
- Fariña, R. A. (1996). Trophic relationships among Lujanian mammals. *Evolutionary Theory*, 11(2), 125-134.
- Fariña, R. A., Vizcaíno, S. F., & Bargo, M. S. (1998). Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene-early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical*, 5(2), 87-108.
- Ficcarelli, G., Coltorti, M., Moreno-Espinosa, M., Pieruccini, P. L., Rook, L., & Torre, D. (2003). A model for the Holocene extinction of the mammal megafauna in Ecuador. *Journal of South American Earth Sciences*, 15(8), 835-845.
- Firestone, R. B., West, A., Kennett, J. P., Becker, L., Bunch, T. E., Revay, Z. S., P. H. Schultz, T. Belgayag, D. J. Kennetti, J. M. Erlandson, O. J. Dickenson, A.

C. Goodyear, R. S. Harrish, G. A. Howardl, J. B. Kloosterman, P. Lechlern, P. A. Mayewskio, J. Montgomeryj, R. Poredap, T. Darrahp, S. S. Que Heeq, A. R. Smitha, A. Stichr, W. Toppings, J. H. Wittkef, & W. S. Wolbach (2007). Evidence for an extraterrestrial impact 12,900 years ago that contributed to the megafaunal extinctions and the Younger Dryas cooling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(41), 16016-16021.

Flegontov, P., Altın ık, N. E., Changmai, P., Rohland, N., Mallick, S., Adamski, N., Deborah A. Bolnick, Nasreen Broomandkhoshbacht, Francesca Candilio, Brendan J. Culleton, Flegontova, O. T., Max Friesen, Choongwon Jeong, Thomas K. Harper, Denise Keating, Douglas J. Kennett, Alexander M. Kim, Thiseas C. Lamnidis, Ann Marie Lawson, Iñigo Olalde, Jonas Oppenheimer, Ben A. Potter, Jennifer Raff, Robert A. Sattler, Pontus Skoglund, Kristin Stewardson, Edward J. Vajda, Sergey Vasilyev, Elizaveta Veselovskaya, M. Geoffrey Hayes, Dennis H. O'Rourke, Johannes Krause, Ron Pinhasi, David Reich & Stephan Schiffels (2019). Palaeo-Eskimo genetic ancestry and the peopling of Chukotka and North America. *Nature*, 570: 236-243 más apéndices.

Giovas, C. M., LeFebvre, M. J., & Fitzpatrick, S. M. (2012). New records for prehistoric introduction of Neotropical mammals to the West Indies: evidence from Carriacou, Lesser Antilles. *Journal of Biogeography*, 39(3), 476-487.

Goldberg, A., Mychajliw, A. M., & Hadly, E. A. (2016). Post-invasion demography of prehistoric humans in South America. *Nature*, 532(7598), 232.

Gordón, F., Béguelin, M., Rindel, D., Della Negra, C., Hajduk, A., Vázquez, R.C., Cobos, V.A., Perez, S. I. & Bernal, V. (2019). Estructura espacial y dinámica temporal de la ocupación humana de Neuquén (Patagonia argentina) durante el Pleistoceno final-Holoceno. *InterSecciones en Antropología*, 20(1), 93-105.

Grayson, D. K. (2001). The archaeological record of human impacts on animal populations. *Journal of World Prehistory*, 15(1), 1-68.

Hames, R. (2007). The ecologically noble savage debate. *Annu. Rev. Anthropol.*, 36, 177-190.

Hansen, D. M., & Galetti, M. (2009). The forgotten megafauna. *Science*, 324(5923), 42-43.

Hoopes, J. W. (2012). Imagining Human Alteration of Ancient Landscapes in Central and South America. In *The Ethics of Anthropology and Amerindian Research*. Springer, New York, 235-267.

Koch, P. L. & Barnosky, A. D. (2006). Late Quaternary extinctions: state of the debate. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37.

Ledru, M. P., Jomelli, V., Bremond, L., Ortuño, T., Cruz, P., Bentaleb, I.,... & Paillès, C. (2013). Evidence of moist niches in the Bolivian Andes during the mid-Holocene arid period. *The Holocene*, 23(11), 1547-1559.

Lessa, E. P., & Farina, R. A. (1996). Reassessment of extinction patterns among the late Pleistocene mammals of South America. *Palaeontology*, 39(3), 651-662.

Lorenzen, E. D., David Nogue´s-Bravo, Ludovic Orlando, Jaco Weinstock, Jonas Binladen, Katharine A. Marske, Andrew Ugan, Michael K. Borregaard, M. Thomas P. Gilbert, Rasmus Nielsen, Simon Y. W. Ho, Ted Goebe, Kelly E. Graf, David Byers, Jesper T. Stenderup, Morten Rasmussen, Paula F. Campos, Jennifer A. Leonard, Klaus-Peter Koepfli, Duane Froese, Grant Zazula, Thomas W. Stafford Jr, Kim Aaris-Sørensen, Persaram Batra, Alan M. Haywood, Joy S. Singarayer, Paul J. Valdes, Gennady Boeskorov, James A. Burns, Sergey P. Davydov, James Hailel, Dennis L. Jenkins, Pavel Kosintsev, Tatyana Kuznetsova, Xulong Lai, Larry D. Martin, H. Gregory McDonald, Dick Mol, Morten Meldgaard, Kasper Munch, Elisabeth Stephan, Mikhail Sablin, Robert S. Sommer, Taras Sipko, Eric Scott, Marc A. Suchard, Alexei Tikhonov, Rane Willerslev, Robert K. Wayne, Alan Cooper, Michael Hofreiter, Andrei Sher, Beth Shapiro, Carsten Rahbek & Eske Willerslev (2011). Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans. *Nature*, 479(7373), 359.

Lutz, W., & Qiang, R. (2002). Determinants of human population growth. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1425), 1197-1210.

Malhi, Y., Doughty, C. E., Galetti, M., Smith, F. A., Svenning, J. C., & Terborgh, J. W. (2016). Megafauna and ecosystem function from the Pleistocene to the Anthropocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 838-846.

Mamani Quispe, B. 2017. Paleofauna de mamíferos del valle de La Paz. Autor capítulo 2017. 374-377. En: Moya, M. I., R. I. Meneses & J. Sarmiento (eds.). *Historia natural del valle de La Paz*. 3ra ed. La Paz: Museo Nacional de Historia Natural. 400 pp.

Martin, P. S. (1973). The Discovery of America: The first Americans may have swept the Western Hemisphere and decimated its fauna within 1000 years. *Science*, 179(4077), 969-974.

McMichael, C. H., Piperno, D. R., Bush, M. B., Silman, M. R., Zimmerman, A. R., Raczka, M. F., & Lobato, L. C. (2012). Sparse pre-Columbian human habitation in western Amazonia. *Science*, 336(6087), 1429-1431.

Mengoni Goñalons, G. L., & Yacobaccio, H. D. (2006). The domestication of South American camelids. En M. A. Zeder, D. G. Bradley, E. Emshwiller & B. D. Smith (eds.). *Documenting domestication: new genetic and archaeological paradigms*. University of California Press, 228-244.

Metcalf, J. L., Turney, C., Barnett, R., Martin, F., Bray, S. C., Vilstrup, J. T., Orlando, L., Salas-Gismondi, R., Loponte, D., Medina, M., De Nigris, M., Civalero, T., Fernández, P.M., Gasco, A., Duran, V., Seymour, K. L., Otaola, C., Gil, A., Paunero, R., Prevosti, F.J., Bradshaw, C. J. A., Wheeler, J. C., Borrero, L., Austin, J. J., & Cooper, A. (2016). Synergistic roles of climate warming and human occupation in

Patagonian megafaunal extinctions during the Last Deglaciation. *Science Advances*, 2(6), e1501682.

Miotti, L., & Salemme, M. C. (2003). When Patagonia was colonized: people mobility at high latitudes during Pleistocene/Holocene transition. *Quaternary International*, 109, 95-111.

Moreno K., Bostelmann, J. E., Macías, C., Navarro-Harris X., De Pol-Holz, R., Pino, M. (2019). A late Pleistocene human footprint from the Pilauco archaeological site, northern Patagonia, Chile. *PLoS One* 14(4): e0213572. Disponible en: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213572>

Moreno-Mayar, J. V., Potter, B. A., Vinner, L., Steinrücken, M., Rasmussen, S., Kamm, J. A., Albrechtsen, A., Malaspinas, A. S., Sikora, M., Reuther, J. D., Irish, J. D., Malhi, R. S., Orlando, L., Song, Y. S., Nielsen, R., Meltzer, D. J. & Willerslev, E. (2018). Terminal Pleistocene Alaskan genome reveals first founding population of Native Americans. *Nature*, 553(7687), 203.

Neme, G., & Gil, A. (2002). La explotación faunística y la frecuencia de partes esqueléticas en el registro arqueológico del sur mendocino. *Entre montañas y desiertos: arqueología del sur de Mendoza*. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Antropología, 141-155.

Oppenheimer, S. (2012). Out-of-Africa, the peopling of continents and islands: tracing uniparental gene trees across the map. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1590), 770-784.

Pacheco Coelho, M. T., Pereira, E. B., Haynie, H. J., Rangel, T. F., Kavanagh, P., Kirby, K., Greenhill, S. J., Bowern, C., Gray, R.D., Colwell, R. K., Evans, N. & Gavin, M.C. (2019). Drivers of geographical patterns of North American language diversity. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1899), 20190242.

Perez, S. I., Postillone, M. B., Rindel, D., Gobbo, D., Gonzalez, P. N., & Bernal, V. (2016). Peopling time, spatial occupation and demography of Late Pleistocene-Holocene human population from Patagonia. *Quaternary international*, 425, 214-223.

Pino, M., Abarzúa, A. M., Astorga, G., Martel-Cea, A., Cossio-Montecinos, N., Navarro, R. X., Maria Paz Lira, Rafael Labarca, Malcolm A. LeCompte, Victor Adedeji, Christopher R. Moore, Ted E. Bunch, Charles Mooney, Wendy S. Wolbach, Allen West & James P. Kennett (2019). Sedimentary record from Patagonia, southern Chile supports cosmic-impact triggering of biomass burning, climate change, and megafaunal extinctions at 12.8 ka. *Scientific reports*, 9(1), 4413.

Prevosti, F. J., Forasiepi, A., & Zimicz, N. (2013). The evolution of the Cenozoic terrestrial mammalian predator guild in South America: competition or replacement? *Journal of Mammalian Evolution*, 20(1), 3-21.

Pushkina, D., & Raia, P. (2008). Human influence on distribution and extinctions of the late Pleistocene Eurasian megafauna. *Journal of Human Evolution*, 54(6), 769-782.

Rademaker, K., Hodgins, G., Moore, K., Zarrillo, S., Miller, C., Bromley, G. R., Peter Leach, David A. Reid, Willy Yépez Álvarez & Sandweiss, D. H. (2014). Paleoindian settlement of the high-altitude Peruvian Andes. *Science*, 346(6208), 466-469.

- Redford, K. H. (1991). The ecologically noble savage. *Cultural survival quarterly*, 15(1), 46-48.
- Reich, D., Patterson, N., Campbell, D., Tandon, A., Mazieres, S., Ray, N.... & García, L. F. (2012). Reconstructing native American population history. *Nature*, 488(7411), 370.
- Roberts, P., Delson, E., Miracle, P., Ditchfield, P., Roberts, R. G., Jacobs, Z.... & Gilbert, C. C. (2014). Continuity of mammalian fauna over the last 200,000 y in the Indian subcontinent. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(16), 5848-5853.
- Rostworowski, M. (2015). *Historia del Tabuantsuyu*. Lima: Instituto de Estudios Peruanos.
- Rothschild, B. M., & Laub, R. (2006). Hyperdisease in the late Pleistocene: validation of an early 20th century hypothesis. *Naturwissenschaften*, 93(11), 557-564.
- Sanchez, G., Holliday, V. T., Gaines, E. P., Arroyo-Cabrales, J., Martínez-Tagüeña, N., Kowler, A., Lange, T., Hodgins, G. W. L., Mentzer, S. M. & Sanchez-Morales, I. (2014). Human (Clovis)-gomphothere (*Cuvieronius* sp.) association 13,390 calibrated yBP in Sonora, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(30), 10972-10977.
- Sandom, C., Faurby, S., Sandel, B., & Svenning, J. C. (2014). Global late Quaternary megafauna extinctions linked to humans, not climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1787), 20133254.
- Santoro, C. M., Capriles, J. M., Gayo, E. M., de Porras, M. E., Maldonado, A., Standen, V. G., Claudio Latorre, Victoria Castro, Dante Angelo, Virginia McRostie, Mauricio Uribe, Daniela Valenzuela, Paula Ugalde, Pablo A. Marquet. (2017). Continuities and discontinuities in the socio-environmental systems of the Atacama Desert during the last 13,000 years. *Journal of Anthropological Archaeology*, 46, 28-39.
- Scherer, C. S. (2013). The Camelidae (Mammalia, Artiodactyla) from the quaternary of South America: cladistic and biogeographic hypotheses. *Journal of Mammalian Evolution*, 20(1), 45-56.
- Scott, G. R., Schmitz, K., Heim, K. N., Paul, K. S., Schomberg, R., & Pilloud, M. A. (2018). Sinodonty, Sundadonty, and the Beringian Standstill model: Issues of timing and migrations into the New World. *Quaternary international*, 466, 233-246.
- Sikora, M., Pitulko, V. V., Sousa, V. C., Allentoft, M. E., Vinner, L., Rasmussen, S., Ashot Margaryan, Peter de Barros Damgaard, Constanza de la Fuente, Gabriel Renaud, Melinda A. Yang, Qiaomei Fu, Isabelle Dupanloup, Konstantinos Giampoudakis, David Nogués-Bravo, Carsten Rahbek, Guus Kroonen, Michaël Peyrot, Hugh McColl, Sergey V. Vasilyev, Elizaveta Veselovskaya, Margarita Gerasimova, Elena Y. Pavlova, Vyacheslav G. Chasnyk, Pavel A. Nikolskiy, Andrei V. Gromov, Valeriy I. Khartanovich, Vyacheslav Moiseyev, Pavel S. Grebenyuk, Alexander Yu. Fedorchenko, Alexander I. Lebedintsev, Sergey B. Slobodin, Boris A. Malyarchuk, Rui Martiniano, Morten Meldgaard, Laura Arppe, Jukka U. Palo, Tarja Sundell, Kristiina Mannermaa, Mikko Putkonen, Verner Alexandersen, Charlotte Primeau, Nurbol Baimukhanov, Ripan S. Malhi, Karl-Göran Sjögren, Kristian

Kristiansen, Anna Wessman, Antti Sajantila, Marta Mirazon Lahr, Richard Durbin, Rasmus Nielsen, David J. Meltzer, Laurent Excoffier, Eske Willerslev & Yang, M. A. (2019). The population history of northeastern Siberia since the Pleistocene. *Nature*, 570: 182-190 y apéndices.

Stahl, P. W. (2008). Animal domestication in South America. *The handbook of South American archaeology*. Springer, New York, 121-130.

Stahl, P. W., & Oyuela-Caycedo, A. (2007). Early prehistoric sedentism and seasonal animal exploitation in the Caribbean lowlands of Colombia. *Journal of Anthropological Archaeology*, 26(3), 329-349.

Turney, C. S., Flannery, T. F., Roberts, R. G., Reid, C., Fifield, L. K., Higham, T. F., Zenobia Jacobsa, Noel Kempf, Eric A. Colhouni, Robert M. Kalinj & Ogle, N. (2008). Late-surviving megafauna in Tasmania, Australia, implicate human involvement in their extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(34), 12150-12153.

Villavicencio, N. A., Corcoran, D., & Marquet, P. A. (2019). Assessing the causes behind the Late Quaternary extinction of horses in South America using species distribution models. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, (226), 1-14.

Villavicencio, N. A., Lindsey, E. L., Martin, F. M., Borrero, L. A., Moreno, P. I., Marshall, C. R., & Barnosky, A. D. (2016). Combination of humans, climate, and vegetation change triggered Late Quaternary megafauna extinction in the Última Esperanza region, southern Patagonia, Chile. *Ecography*, 39(2), 125-140.

Weinstock, J., Shapiro, B., Prieto, A., Marín, J. C., Gonzalez, B. A., Gilbert, M. T. P., & Willerslev, E. (2009). The Late Pleistocene distribution of vicuñas (*Vicugna vicugna*) and the “extinction” of the gracile llama (“*Lama gracilis*”): New molecular data. *Quaternary Science Reviews*, 28(15-16), 1369-1373.

Wolfe, B. B., Aravena, R., Abbott, M. B., Seltzer, G. O., & Gibson, J. J. (2001). Reconstruction of paleohydrology and paleohumidity from oxygen isotope records in the Bolivian Andes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 176(1-4), 177-192.

Yacobaccio, H. D., & Vilá, B. L. (2016). A model for llama (*Lama glama* Linnaeus, 1758) domestication in the southern Andes. *Anthropozoologica*, 51(1), 5-14.

Zuo, W., Smith, F. A., & Charnov, E. L. (2013). A life-history approach to the late Pleistocene megafaunal extinction. *The American Naturalist*, 182(4), 524-531.