

REMERCIEMENTS

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	1
A. LA DOMESTICATION	1
LES ORIGINES DE LA DOMESTICATION	1
LA DOMESTICATION ANIMALE	2
LES DOMESTICATIONS SUR LE CONTINENT AMERICAIN	2
B. LES CAMELIDES SUD-AMERICAINS.....	4
LA PLACE DES CAMELIDES DANS LES SOCIETES ANDINES.....	4
SYSTEMATIQUE : DISTRIBUTION ET CONSERVATION DES CAMELIDES SUD-AMERICAINS ACTUELS	5
CADRE ET ETAT DES CONNAISSANCES SUR LA DOMESTICATION DES CSA.....	7
C. LE CONTEXTE ENVIRONNEMENTAL ET CULTUREL DU SITE DE TELARMACHAY	12
CADRE ENVIRONNEMENTAL DE LA <i>PUNA</i> HUMIDE ET DE JUNIN	12
CADRE CULTUREL A JUNIN	17
HYPOTHESE DE LA DOMESTICATION <i>IN SITU</i> DES CAMELIDES	18
D. DOCUMENTER LE PROCESSUS DE DOMESTICATION EN ARCHEOZOOLOGIE : APPROCHE MULTICRITERE ...	21
LE PROCESSUS DE DOMESTICATION.....	21
BIOARCHEOLOGIE ET PROCESSUS DE DOMESTICATION	22
E. APPROCHE MULTICRITERE EN BIOARCHEOLOGIE A TELARMACHAY	23
TESTER UN OUTIL OSTEOMETRIQUE COMMUN : LES PREMIERES PHALANGES	23
ETABLIR UN NOUVEAU CADRE CHRONOLOGIQUE POUR LES CAMELIDES	24
PROFILS DE MORTALITE DES CAMELIDES	25
ETABLIR UN NOUVEAU MARQUEUR PHENOTYPIQUE : LE TALUS.....	25
ALIMENTATION ET ESPACE DE VIE DES CAMELIDES	26
CHAPITRE 1 – DEFIS METHODOLOGIQUES : IDENTIFIER LA DIVERSITE DES CAMELIDES SUD-AMERICAINS EN CONTEXTE ARCHEOLOGIQUE.....	29
A. ÉVALUATION D’UN MARQUEUR MORPHOMETRIQUE TRADITIONNEL : LES PREMIERES PHALANGES	29
LA MORPHOMETRIE CLASSIQUE DE LA PREMIERE PHALANGE PEUT-ELLE AIDER A DOCUMENTER LA DIVERSITE PASSEE DES CAMELIDES SUD-AMERICAINS ? REEVALUATION D’UN OUTIL ARCHEOZOOLOGIQUE COMMUN	29
B. TESTER LE SIGNAL TAXINOMIQUE DU TALUS EN MORPHOMETRIE GEOMETRIQUE.....	51

MORPHOMETRIE GEOMETRIQUE : DEFINITION ET PRINCIPES	51
LA MORPHOMETRIE GEOMETRIQUE EN ARCHEOZOOLOGIE	53
TALUS ET MORPHOMETRIE GEOMETRIQUE : POTENTIEL BIOSYSTEMATIQUE POUR LES CSA	55
DESCRIPTION DU MATERIEL ET DES METHODES D'ACQUISITION ET D'ANALYSES SUR LE CORPUS ACTUEL	57
RESULTATS.....	63
DISCUSSION	66
C. CONCLUSION.....	68
CHAPITRE 2 - DATATION RADIOCARBONE DU CONTEXTE D'ACCUMULATION DES CAMELIDES A TELARMACHAY.....	70
A. CADRE ET OBJECTIF DES NOUVELLES DATATIONS	70
B. MATERIEL ET METHODE	73
SELECTION DES ECHANTILLONS POUR LES EXTRACTIONS DE COLLAGENE.....	73
PREPARATION DES OSSEMENTS ET EXTRACTION DU COLLAGENE OSSEUX.....	75
TRAITEMENT STATISTIQUE DES DATES RADIOCARBONE	76
C. RESULTATS	77
ESTIMATION DE L'ETAT DE CONSERVATION DU COLLAGENE ET DES CONTAMINATIONS CARBONEES	77
NOUVELLES DATATIONS : AGES ¹⁴ C ET AGES CALENDAIRES	77
COMPARAISON DES AGES ¹⁴ C SUR CHARBONS DE BOIS ET DES OSSEMENTS DE CAMELIDES	79
D. NOUVELLE CHRONOSTRATIGRAPHIE A TELARMACHAY, 4000 ANS D'EXPLOITATION DES CAMELIDES SUD-AMERICAINS.....	84
CHAPITRE 3 - PROFILS DE MORTALITE DES CAMELIDES DE TELARMACHAY	86
A. INTRODUCTION.....	86
PROFIL DE MORTALITE ET SYSTEMES D'EXPLOITATION DES CAMELIDES SUD-AMERICAINS.....	86
PROFIL DE MORTALITE A TELARMACHAY	88
B. MATERIEL ET METHODE	88
MATERIEL	88
ACQUISITION DES DONNEES.....	89
ANALYSES STATISTIQUES	92
C. RESULTATS :	93
VARIABILITE AU SEIN DE CHAQUE COUCHE ARCHEOLOGIQUE.....	93
COMPARAISON ET RELATION ENTRE LES COUCHES ARCHEOLOGIQUES	94

D. DISCUSSION	95
CHANGEMENT D'EXPLOITATION DES CAMELIDES DURANT LA COUCHE V	95
COMPARAISON AVEC LES PRECEDENTS PROFILS REALISES A TELARMACHAY	96
INTERPRETATION DES PRATIQUES DE SUBSISTANCE ET LIMITES.....	97
E. CONCLUSION.....	98
CHAPITRE 4 - EVOLUTION ET DIVERSIFICATION MORPHOLOGIQUE DES CAMELIDES DE TELARMACHAY	99
A. OBJECTIFS ET APPROCHE.....	99
B. DESCRIPTION DU CORPUS ARCHEOLOGIQUE	101
CORPUS ARCHEOLOGIQUE DES CSA DE TELARMACHAY	101
C. PROTOCOLE ANALYTIQUE ET STATISTIQUE DES DONNEES MORPHOMETRIQUES 3D	102
IDENTIFICATION DE LA DIVERSITE PHENOTYPIQUE LE LONG DE LA SEQUENCE DE TELARMACHAY.....	102
ÉVOLUTION DE LA TAILLE ET DE LA FORME DU TALUS DES CAMELIDES LE LONG DE LA SEQUENCE CHRONOLOGIQUE DE TELARMACHAY	103
D. DIVERSITE ET EVOLUTION DES CAMELIDES DE TELARMACHAY	104
DIVERSITE PHENOTYPIQUE ET IDENTIFICATION TAXINOMIQUE DES CSA DE TELARMACHAY.....	104
ÉVOLUTION DE LA TAILLE ET DE LA FORME DES CSA DE TELARMACHAY	107
E. DISCUSSION.....	110
LA DIVERSITE PREHISPANIQUE DES CAMELIDES DE TELARMACHAY	110
PROCESSUS DE DOMESTICATION DES CAMELIDES DE TELARMACHAY	111
CONTROLE DE LA MOBILITE DES POPULATIONS DE VIGOGNES A TELARMACHAY ?	113
LE PROCESSUS DE DOMESTICATION DES CAMELIDES DE TELARMACHAY DANS LE CONTEXTE ANDIN	115
E. CONCLUSION.....	120
CHAPITRE 5 – ALIMENTATION ET MOBILITE DES CAMELIDES DE TELARMACHAY.....	123
A. CADRE ET OBJECTIFS	123
INTRODUCTION	123
PRINCIPES DE L'UTILISATION DES ANALYSES ISOTOPIQUES.....	124
CONTEXTE ISOTOPIQUE A TELARMACHAY	126
B. MATERIEL, METHODES ET ANALYSES	129
SELECTION DES ECHANTILLONS POUR LES EXTRACTIONS DE COLLAGENE.....	129
MESURE ET ANALYSE DES TENEURS ELEMENTAIRES ET EN ISOTOPES STABLES DU COLLAGENE	129
CONSTITUTION DES CORPUS DE COMPARAISON ET CADRE ENVIRONNEMENTAL.....	130

ANALYSES STATISTIQUES	134
C. RESULTATS	135
LES MESURES DE $\Delta^{13}\text{C}$ DE $\Delta^{15}\text{N}$ DU COLLAGENE OSSEUX.....	135
VARIABILITE ISOTOPIQUE DES CSA A TELARMACHAY.....	140
DIVERSITE ACTUELLE ET ARCHEOLOGIQUE SELON LES ECOREGIONS	142
D. DISCUSSION	146
ALIMENTATION ET LIEUX DE VIE DES CAMELIDES A TELARMACHAY.....	146
ANALYSE ISOTOPIQUE ET INDICES DE LA DOMESTICATION.....	149
E. CONCLUSIONS	151
CHAPITRE 6 - SYNTHESE	152
CONCLUSION ET PERSPECTIVES.....	164
TABLE DES ILLUSTRATIONS.....	169
LISTE DES TABLEAUX	174
BIBLIOGRAPHIE	177
ANNEXES.....	207
LISTES DES ANNEXES	208
RESUMES.....	271

Introduction

A. La domestication en archéologie

Les origines de la domestication

La domestication des plantes et des animaux est un domaine d'étude central et fondamental en biologie et en archéologie depuis plus de 100 ans (Zeder, 2006a). Dès 1859, Charles Darwin commence *L'origine des espèces* (Darwin, 1859) par un chapitre sur l'impact de l'humain dans la domestication et poursuit par un ouvrage en deux volumes consacré aux plantes et aux animaux domestiqués (Darwin, 1868). Simultanément, Gregor Mendel réalise des croisements de variétés de pois de jardin et ses expériences conduisent à l'établissement des connaissances sur l'hérédité des caractères (Mendel, 1865). Elles fournissent ainsi à l'évolution darwinienne ses mécanismes moteurs et fondent le domaine de la génétique (Zeder, 2006a). La domestication fait l'objet de premières recherches archéologiques grâce aux fouilles conduites par Raphael Pumpelly sur le site d'Anau au Turkménistan au début du siècle. Ces recherches pionnières lui permettent de tester ses théories sur le rôle du changement climatique dans l'émergence de l'agriculture (Pumpelly et al., 1905). Les travaux de Pumpelly sur les origines de l'agriculture influencent ceux de V. Gordon Childe (1951) qui, par la suite, soutient que les débuts de l'agriculture représentent l'une des deux grandes révolutions transformatrices de l'histoire humaine (Zeder, 2006a). Dans les années 1950 et 1960, les recherches interdisciplinaires de Robert Braidwood dans le Croissant fertile (Braidwood et al., 1983 ; Braidwood et Howe, 1960) et de Richard MacNeish dans le centre du Mexique (MacNeish, 1967) s'appuient sur cet héritage et créent un précédent en rassemblant des chercheurs de différentes disciplines : botanique, zoologie, géologie et archéologie afin d'explorer conjointement les questions fondamentales de savoir quand, où, comment et pourquoi une partie des sociétés humaines s'est engagée dans une trajectoire l'éloignant de la chasse et de la cueillette pour tendre vers un mode de vie basé sur l'élevage et l'agriculture (Zeder, 2006a).

L'adoption de l'agriculture qui débute il y a 12 000 ans (BP) pour le foyer le plus ancien qui se trouve en Asie du Sud-Ouest (Colledge et al., 2013), conduit parfois à un nouveau mode de vie des populations et constitue une étape majeure de leur histoire évolutive (Vigne, 2015). Cette étape n'est

pas linéaire, se manifeste différemment de façon locale et parfois même avec des échecs et pour laquelle on emploie plus volontiers le terme de processus de domestication (Vigne, 2015). Les processus de domestication et les origines de l'agriculture et de l'élevage ont évolué en parallèle dans plusieurs régions du monde (Bogaard et al., 2021 ; Fuller et al., 2014 ; Vigne, 2015). Cette période est aujourd'hui mieux comprise, ainsi le lien qui était communément fait entre le changement climatique et l'émergence de l'agriculture n'est pas une relation de causalité simple et directe (Vigne, 2015, 2011). Cette période est caractérisée, tout au long de l'Holocène, par des fluctuations entre le climat et l'évolution socio-économique humaine provoquées par de multiples facteurs naturels et culturels (Vigne, 2015, 2011).

La domestication animale

Les plantes et animaux domestiques ont joué un rôle majeur dans l'évolution et l'histoire de l'humanité. Après des millénaires de construction de niches basées sur la chasse, la cueillette, la pêche et la recherche de nourriture, les communautés de diverses régions du monde se sont lancées dans des trajectoires de production alimentaire qui, dans certains cas, ont permis l'émergence de sociétés complexes, d'agglomérations urbaines et d'empires semant ainsi les graines de la mondialisation actuelle (Cucchi et Arbuckle, 2021). Grâce aux récentes et intensives recherches en archéozoologie et en paléogénomique, il est maintenant admis que, mis à part la domestication du chien au sein des sociétés de chasseurs-cueilleurs aux alentours de 23 000 BP (Perri et al., 2021), la domestication des animaux d'élevage d'importance mondiale s'est produite au sein de communautés sédentaires engagées dans l'agriculture dans trois berceaux indépendants (Cucchi et Arbuckle, 2021). Le plus ancien centre de domestication animale est localisé en Asie du Sud-Ouest où les moutons (*Ovis aries*), chèvres (*Capra hircus*), porcs (*Sus scrofa*) et bovins sont les formes domestiquées apparues entre 10 500 et 10 000 BP (Colledge et al., 2013). Le sanglier a été également domestiqué dans la vallée du fleuve Jaune pour donner les premières formes domestiques (cochon) vers 10 000 BP (Cucchi et al., 2016, 2011 ; Jing et Flad, 2002). Enfin, le troisième centre de domestication majeur pour les ongulés se trouve en Amérique où le lama (*Lama glama*) et l'alpaga (*Vicugna pacos*) représentent les formes domestiquées (Cartajena et al., 2007 ; Cucchi et Arbuckle, 2021 ; Mengoni Goñalons et Yacobaccio, 2006 ; Moore, 2016 ; Yacobaccio, 2021).

Les domestications sur le continent Américain

Au cours des 20 dernières années, le développement des recherches archéologiques et moléculaires a enrichi les connaissances sur l'origine de l'agriculture qui a commencé de façon indépendante dans au moins onze macro-régions de l'Ancien et du Nouveau Monde selon le consensus

actuel (Larson et al., 2014). Sur le double continent américain, trois macro-régions clés de domestications végétales et animales que sont l'Amérique du nord, la Mésoamérique et l'Amérique du sud et six régions, ont été identifiés, durant l'Holocène moyen (entre 8200 et 4200 BP) (Larson et al., 2014). En Amérique du nord et plus précisément dans l'est du continent (1), les végétaux domestiqués durant le milieu de l'Holocène sont : la courge (*Cucurbita pepo* ssp. *ovifera* var. *ovifera*), le tournesol (*Helianthus annuus*), le chénopode blanc (*Chenopodium berlandieri*) et le *marshelder* en anglais (*Iva annua*), (Smith, 2006 ; Smith et al., 2007). La dinde sauvage (*Meleagris gallopavo*) est la seule espèce animale domestiquée dans le sud-ouest des États-Unis. Un centre de domestication distinct se trouve en Mésoamérique (Manin et al., 2018 ; Speller et al., 2010). Quant aux végétaux qui ont été domestiqués dans les basses et hautes terres de Mésoamérique (2) au début de l'Holocène, ils sont : le maïs (*Zea mays*), le haricot commun (*Phaseolus vulgaris*), le haricot de Lima (*Phaseolus lunatus*), des courges (*Cucurbita pepo* ssp. *pepo*, *C. argyrosperma*), l'avocat (*Persea americana*), le piment (*Capsicum annuum*), le haricot de Guaje (*Leucaena esculenta*), la prune mombin (*Spondias mombin*), le jicama (*Pachyrhizus erosus*) et la chayote (*Sechium edule*) (Hughes et al., 2007 ; Kwak et al., 2009 ; Piperno, 2011 ; Piperno et al., 2009 ; Smith, 1997 ; Van Heerwaarden et al., 2011 ; Zizumbo-Villarreal et Colunga-GarcíaMarín, 2010). Enfin, en Amérique du sud les domestications clef ont vu le jour dans 4 régions. Dans les basses terres amazoniennes du nord (3), les végétaux qui ont été domestiqués durant le début de l'Holocène sont : une courge (*Cucurbita moschata*), le topinambour de Cayenne (*Calathea allouia*), le canna (*Canna edulis*), le macabo (*Xanthosoma sagittifolium*) et la patate douce (*Ipomoea batatas*) (Clement et al., 2010 ; Piperno, 2011 ; Roullier et al., 2013). Ensuite, on retrouve la région des basses terres amazoniennes du nord-ouest (4), où, au début de l'Holocène, une courge (*Cucurbita ecuadorensis*), le cotonnier créole (*Gossypium barbadense*), le pois-sabre (*Canavalia ensiformis*) et le cacao (*Theobroma cacao*) ont été domestiqués (Clement et al., 2010 ; Dillehay et al., 2010 ; Piperno, 2011 ; Roullier et al., 2013 ; Thomas et al., 2012 ; Westengen et al., 2005). Pour cette région et la précédente (basses terres du nord), l'étendue des connexions et les différences culturelles doivent encore être approfondies, mais l'origine indépendante des cultures dans ces deux régions au début de l'Holocène sont maintenant acceptées (Clement et al., 2010 ; Dillehay et al., 2010 ; Piperno, 2011 ; Roullier et al., 2013 ; Thomas et al., 2012 ; Westengen et al., 2005). Les processus de domestication de la région de l'Amazonie du sud-ouest (5) n'ont pas encore été documentés par l'archéobotanique. Les connaissances actuelles sont basées sur des données modernes. On y retrouve le manioc (*Manihot esculenta*), l'arachide (*Arachis hypogaea*), le palmier pêche (*Bactris gasipaes*), des piments (*Capsicum baccatum*, *Capsicum chinense*), ainsi qu'une courge (*Cucurbita maxima*). Il est aujourd'hui accepté que certaines de ces cultures se sont diffusées dans d'autres régions au début de l'Holocène suggérant des processus de domestication locaux qui restent

à documenter (Clement et al., 2010 ; da Cunha et al., 2008 ; Olsen et Schaal, 1999 ; Perry et al., 2007 ; Piperno, 2011). Enfin, dans la partie centrale et du sud de la région de Andes, des végétaux et des animaux ont été domestiqués durant le milieu de l'Holocène. Pour les végétaux, il s'agit de la pomme de terre (*Solanum tuberosum*), le quinoa (*Chenopodium quinoa*), l'amarante des Andes (*Amaranthus caudatus*), l'oca (*Oxalis tuberosa*), l'ulluque (*Ullucus tuberosus*), le haricot commun (*Phaseolus vulgaris*), le haricot de Lima (*Phaseolus lunatus*) (probablement dans les Andes du nord) et une courge (*Cucurbita ficifolia*). Pour les animaux il s'agit du cochon d'Inde (*Cavia porcellus*) et du canard de Barbarie (*Cairina moschata*) qui provient peut-être de cette région mais son origine est encore très peu connue (Dunnum et Salazar-Bravo, 2010 ; Stahl, 2008, 2005 ; Stahl et al., 2006). Enfin, deux camélidés sud-américains ont été domestiqués, le guanaco et la vigogne (Cartajena et al., 2007 ; Mengoni Goñalons, 2008 ; Mengoni Goñalons et Yacobaccio, 2006 ; Moore, 2016 ; Yacobaccio, 2021). Le guanaco et la vigogne ont respectivement donné les espèces domestiques bien connues que sont le lama et l'alpaga. Ces derniers sont les seuls grands mammifères domestiqués à l'échelle de tout le continent américain, ce qui leur confère une place centrale dans l'histoire des domestications américaines.

B. Les camélidés sud-américains

La place des camélidés dans les sociétés andines

Les formes sauvage et domestique de camélidés sud-américains (ci-après CSA) ont eu une grande importance économique et culturelle pour les sociétés andines, à la fois pour les chasseurs-cueilleurs connus dans les Andes depuis la fin du Pléistocène et pour les éleveurs et agriculteurs (Mengoni Goñalons, 2008). Ils fournirent des produits de consommation de vie courante (viande, fibres, cuir, matières premières pour la fabrication d'outils, fumier pour le combustible et l'amendement des sols) et servirent d'intermédiaires entre les humains et les divinités (Bonavia, 2008 ; Flores Ochoa et al., 1994). Leur domestication a permis l'émergence de sociétés américaines préhispaniques complexes grâce à la constitution de caravanes, favorisant le développement d'échanges et de routes commerciales sur de longues distances entre et au sein des différentes zones écologiques andines (Bonavia, 2008 ; Capriles et Tripcevich, 2016). Depuis l'époque coloniale, les CSA ont subi une grave diminution de leurs effectifs. Cette diminution est majoritairement liée à leur abattage massif, à la concurrence induite par les nouveaux animaux accompagnant les colons ainsi qu'à l'arrivée de maladies (Wheeler, 1995). Aujourd'hui encore, les CSA domestiques et sauvages sont essentiels pour les communautés rurales des Andes (Vilá et Arzamendia, 2020). Les camélidés ont été exportés dans le monde entier et leur utilisation s'étend toujours plus en raison de la mondialisation.

Des programmes durables et alternatifs sont en cours de développement en Amérique du Sud pour améliorer leurs conditions de vie, mais aussi celles des communautés d'éleveurs traditionnels qui en dépendent (Vilá et Arzamendia, 2020).

Systématique : distribution et conservation des camélidés sud-américains actuels

Les CSA actuels sont représentés par quatre espèces, deux sauvages et deux domestiques (Figure 1). Deux genres constituent les espèces sauvages : le genre *Lama* avec le guanaco (*Lama guanicoe* Müller, 1776) et le genre *Vicugna* avec la vigogne (*Vicugna vicugna* Molina, 1782). Chacune de ces deux espèces sauvages est composée de deux sous-espèces (une « forme nord » et une « forme sud ») réparties selon leur latitude à l'échelle du continent. La séparation des formes nord, *Vicugna vicugna mensalis* (9°30'-18°S) et sud, *Vicugna vicugna vicugna* (18-29°S) de la vigogne a d'abord été réalisée sur la base de critères externes tels que la taille du corps et la couleur des fibres (Wheeler, 1995) puis confirmée par les études génétiques (Kadwell et al., 2001 ; Marín et al., 2006). Des quatre CSA, la vigogne est l'espèce dont les préférences écologiques sont les plus strictes, puisqu'elle vit seulement dans les régions les plus froides des Andes entre 3000 et 4300 m d'altitude (Franklin, 1983 ; Wheeler, 2012, 1995). Pour le guanaco, quatre formes ont d'abord été reconnues sur la base de critères externes (Wheeler, 1995) dont seulement deux ont été confirmées par les études génétiques : la forme nord *Lama guanicoe cacsilensis*, (8°-20°S) et la forme sud, *Lama guanicoe guanicoe*, (au sud de 21°S) (González et al., 2006 ; Marín et al., 2006). Le guanaco vit dans des zones plus diversifiées. Avant la conquête européenne, on le retrouvait le long de côte Pacifique et en haute altitude approximativement depuis 8° de latitude sud jusqu'en Terre de Feu mais aussi plus à l'est, dans le Chaco au Paraguay et dans la pampa de la province de Buenos Aires (Tonni et Politis, 1980 ; Torres, 1985). Depuis la conquête et la chasse pratiquée au XIXème siècle, leur distribution a été réduite à 26% de leur distribution originelle et les populations sont désormais très fragmentées (Baldi et al., 2016 ; Ceballos et Ehrlich, 2002). C'est en particulier le cas pour les populations péruviennes de la forme nord (*Lama guanicoe cacsilensis*) au bord de l'extinction, déclarée « espèce en danger » en 1971 par le gouvernement (Wheeler, 2012). En 2008 la liste rouge de l'IUCN faisait état de seulement 3000 guanacos de la forme nord (Wheeler et al., 2006). Grâce aux études en génétique, il est communément accepté aujourd'hui que les formes nord du guanaco et de la vigogne sont respectivement les ancêtres sauvages des deux espèces domestiques, le lama et l'alpaga. Le lama (*Lama glama* Linnaeus, 1758), fait partie du genre *Lama* (Kadwell et al., 2001 ; Marín et al., 2017, 2007, 2006). Tout comme le guanaco, il est adapté à des environnements diversifiés allant des régions de haute altitude aux vallées intermédiaires ainsi que des régions de plus basse altitude et plus arides comme la côte péruvienne

par exemple (Wheeler, 2012 ; Wheeler et al., 1995). L'alpaga (*Vicugna pacos* Linnaeus, 1758), appartient au genre *Vicugna* (Kadwell et al., 2001 ; Marín et al., 2017, 2007). Comme le lama, il a été adapté aux environnements de la *puna* en haute altitude, ainsi qu'aux vallées intermédiaires (Wheeler et al., 1995, 2012). Si la présence du lama et de l'alpaga sur la côte aride péruvienne a longtemps posé question parce que nous ne les retrouvons plus dans cette zone géographique aujourd'hui, de récentes études en géochimie isotopiques prouvent que des camélidés domestiques étaient élevés dans les basses terres à l'époque préhispanique (DeNiro, 1988 ; Dufour et al., 2014 ; Santana-Sagredo et al., 2020 ; Szpak et al., 2014 ; Vásquez et al., 2020 ; Verano et DeNiro, 1993).

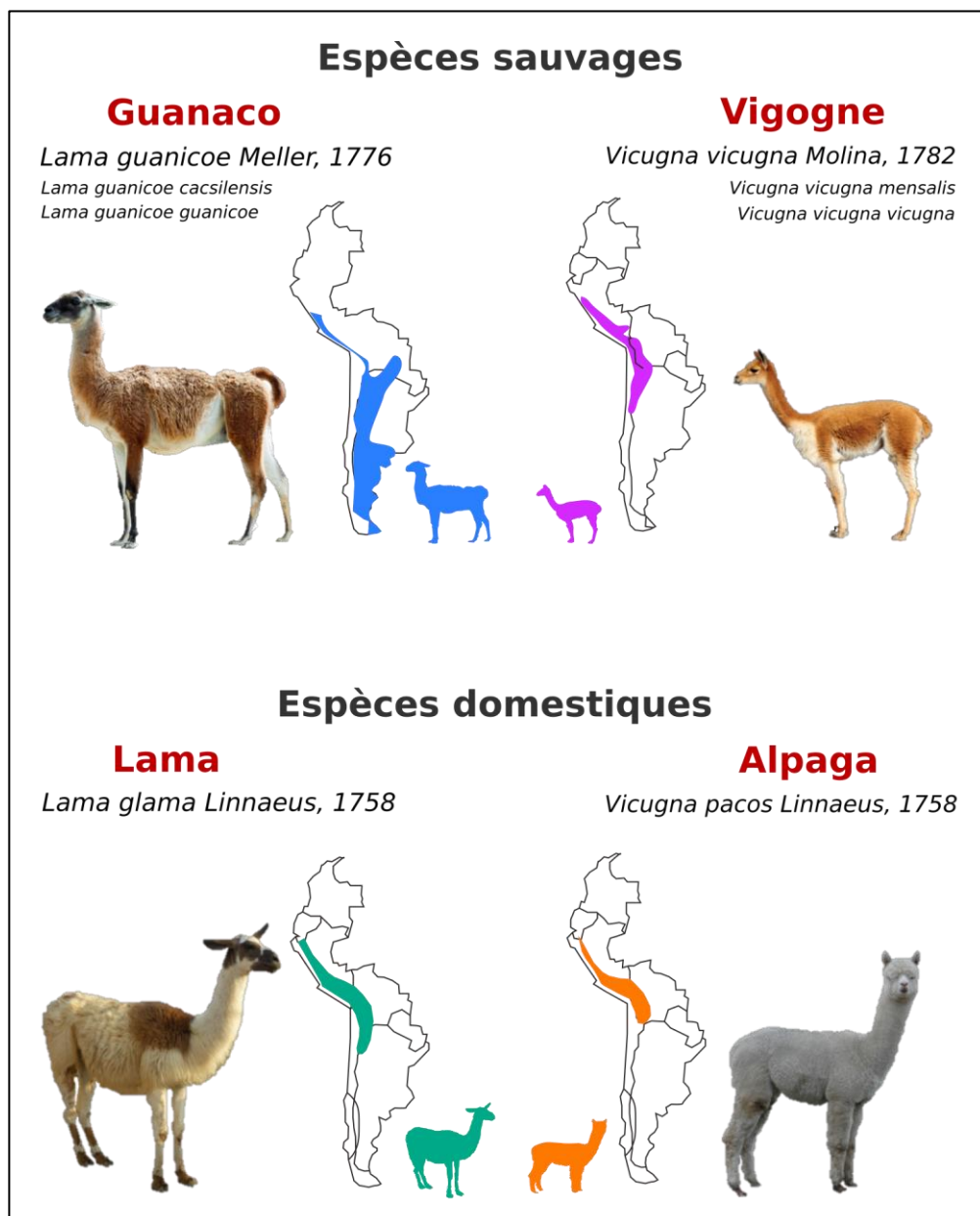


Figure 1 : distribution actuelle des quatre espèces de camélidés sud-américains d'après Vilá (2012) et Vilá and Arzamendia (2020).

Cadre et état des connaissances sur la domestication des CSA

Si un consensus permet aujourd'hui de déterminer le guanaco comme ancêtre du lama et la vigogne comme ancêtre de l'alpaga, l'origine géographique des deux camélidés domestiques reste encore à préciser car complexe. A l'échelle de l'ensemble des Andes, les sites archéologiques clef de l'histoire de la domestication des camélidés n'ont pas encore bénéficié des dernières avancées bioarchéologiques. Trois centres de domestication indépendants ont été proposés sur la base des données archéozoologiques (Cartajena, 2013 ; Cartajena et al., 2007 ; Mengoni Goñalons, 2008 ; Mengoni Goñalons et Yacobaccio, 2006 ; Moore, 2016 ; Wheeler, 1985). Ces centres sont localisés dans deux des zones principales des Andes, les régions des Andes centrales (Pérou) et les régions des Andes centre-sud (sud du Pérou, Nord du Chili, Bolivie et Nord-ouest de l'Argentine) (Mengoni Goñalons, 2008 ; Mengoni Goñalons et Yacobaccio, 2006) au sein de l'écosystème de la *puna*.

Les Andes constituent la plus longue chaîne de montagnes continentales du monde, au relief extrême, qui s'étend sur environ 7 000 km dans les régions tropicales et subtropicales, à travers la Colombie, l'Équateur, le Pérou, la Bolivie, le Chili et l'Argentine. Cette région montagneuse englobe des environnements diversifiés en raison des variations de température, de précipitations, d'altitude et de latitude (Brush, 1976). Au sein de cette grande région, trois subdivisions sont généralement aussi reconnues : les Andes septentrionales ou les Andes du nord (du Venezuela au sud jusqu'à l'extrême nord du Pérou), les Andes centrales (du nord du Pérou au nord du Chili) et les Andes méridionales ou les Andes du sud (du nord du Chili à l'extrême sud de la chaîne) (Molina et Little, 1981) (Figure 2). Le terme *puna*, est issu de la langue quechua qui veut dire « terres élevées » et il est utilisé au même titre que le terme *altiplano* qui correspond aux vallées et plateaux de hautes altitudes des Andes (Winterhalder et Thomas, 1978). Il s'agit de la zone la plus élevée qui est habitable en permanence par les humains. C'est une région froide, avec de fortes fluctuations quotidiennes de la température, et une hypoxie (Rademaker et Moore, 2019). Les précipitations annuelles moyennes varient entre 500 et 1000 mm (Baied et Wheeler, 1993). On y trouve de l'eau douce de surface et des zones riches en ressources concentrées dans les lacs, le long des cours d'eau et dans les zones plus humides les *bodedales*, *humedales* ou *vegas*. On retrouve des lacs permanents dans le centre-nord du Pérou jusqu'à la Bolivie (Rademaker et Moore, 2019). Dans le sud et l'ouest des Andes, on découvre une région plus aride, des marais salants et des bassins endoréiques peu profonds ou saisonniers (Stoertz et Ericksen, 1974).

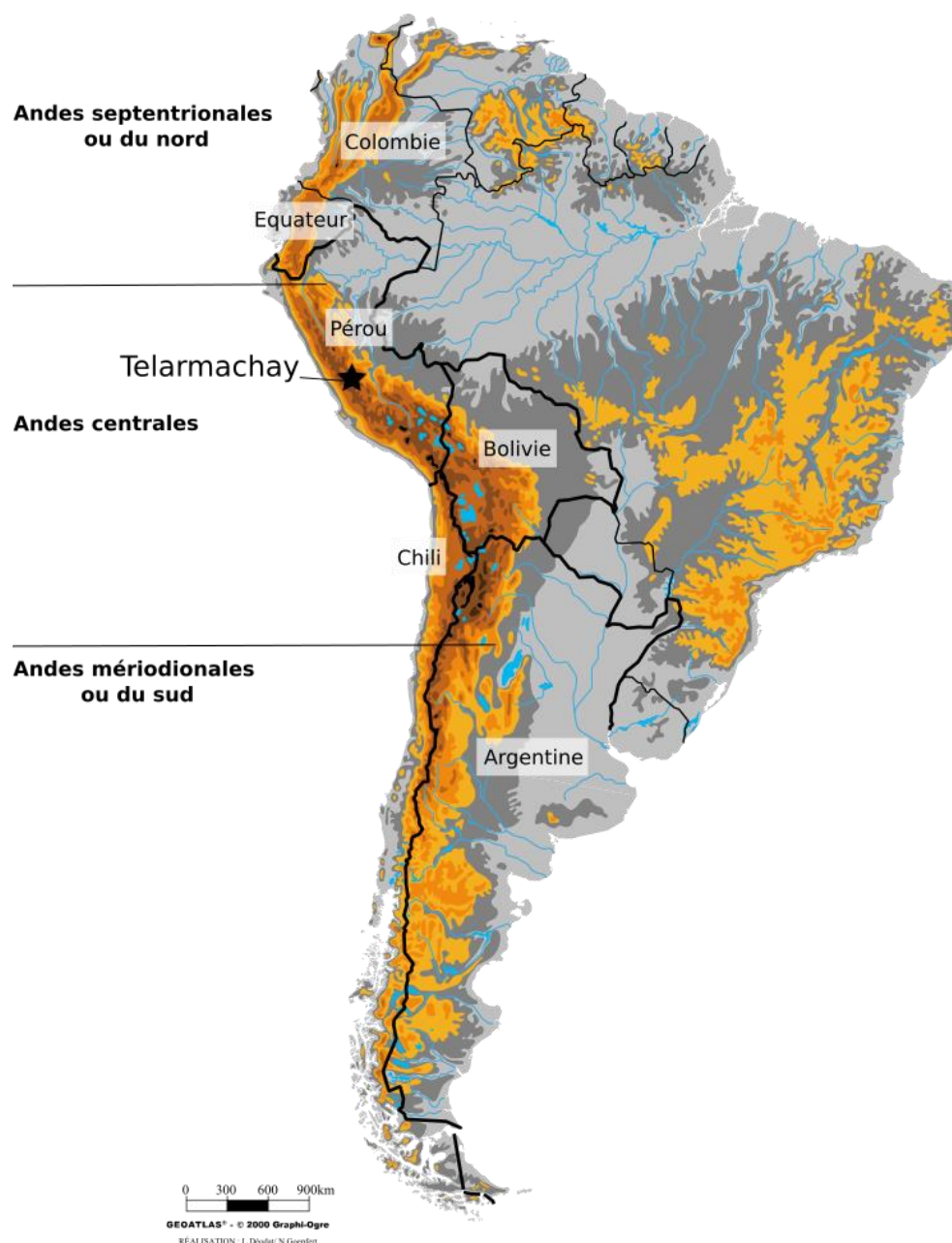


Figure 2 : carte du relief de l'Amérique du sud montrant la localisation des trois parties des Andes, des pays actuels faisant partie des Andes et du site de Telarmachay.

Dans le cadre cette thèse, nous utiliserons le terme *puna* pour désigner cette région de haute altitude. Néanmoins, il est difficile de donner les limites de cette région de la *puna* puisque selon sa localisation le long des Andes, son altitude varie. Par exemple, selon Pearson (1951) cette région correspond dans les Andes centrales à une zone dépourvue d'arbres qui entoure les lacs Titicaca et Poopó au-dessus de 3660 m. Selon Vidal (1981), cette zone se trouve entre 4000 et 4800 m, tandis que pour Tosi (1960) elle est composée de pâturages montagnards entre 2800 et 3700 m puis composée des pâturages montagnards plus humides entre 3700 et 4200 m. Selon Baied et Wheeler (1993), il

s'agit d'un écosystème localisé entre 3500 m et 5500 m alors que Oyague Passuni et Cooper (2020) ne proposent que la limite basse de 4250 m. Dans la partie des Andes centrales du sud, les délimitations de la *puna* sont souvent un peu plus basses. Par exemple selon Yacobaccio et al. (2017) la *puna* présente en Argentine et au Chili comprend les hautes terres localisées entre 3000 et 4500 m. Différentes analyses réalisées sur la partie nord du Chili, comme les travaux de Cartajena et al. (2007) et López et al. (2017), intègrent dans la *puna* d'Atacama plusieurs zones localisées à différentes altitudes comme Tulán (environ 3000 m) ou le Salar d'Atacama (2317 m) par exemple. La diversité des environnements composant cette région est, comme nous pouvons le voir, extrêmement complexe, avec de nombreux microenvironnements répartis de manière inégale (Molina et Little, 1981). Afin de simplifier l'utilisation et la comparaison des différentes parties de la *puna* à travers les Andes, nous avons choisi d'utiliser la définition et les délimitations de la *puna* qui sont utilisées en biogéographie et réalisées initialement sur la base des travaux de Troll (1968) qui avait exploité les gradients de précipitations et les communautés végétales pour diviser la *puna* le long des Andes. Ainsi selon Dinerstein et al. (2017) et Olson et al. (2001) la *puna* s'intègre dans la « biorégion des prairies des montagnes andines », située dans le domaine de l'Amérique du Sud (néotropical) et centrée sur l'Altiplano, le deuxième plus haut plateau du monde. Elle s'étend du centre de l'Argentine au centre du Pérou et se compose entièrement de prairies de haute altitude. Cette biorégion contient cinq écorégions - la *puna* sèche des Andes centrales, la *puna* des Andes centrales, la *puna* humide des Andes centrales, le haut plateau (High Monte), la steppe des Andes du Sud - et comprend le lac Titicaca, le plus grand lac d'Amérique du Sud et l'un des plus hauts plans d'eau de la planète » (Dinerstein et al., 2017 ; Olson et al., 2001). D'après ce découpage, la *puna* andine se trouve ainsi entre les latitudes 10° et 30° et environ au-dessus 4000 m d'altitude au Pérou et à environ 3500 m en Bolivie ainsi que dans le nord du Chili et de l'Argentine (Dinerstein et al., 2017; Olson et al., 2001).

Deux des centres de domestication des CSA sont localisés dans les Andes centrales du sud : un dans la *puna* humide en Bolivie au sud du lac Titicaca et l'autre dans la *puna* sèche de la région du Salar d'Atacama au Chili et dans le nord-ouest de l'Argentine (Mengoni Goñalons et Yacobaccio, 2006) (Figure 3). Ces deux centres de la région des Andes centrales du sud ont fait l'objet de recherches récentes suggérant la domestication du lama vers 4400 BP (Mengoni Goñalons et Yacobaccio, 2006) avec un processus de domestication des guanacos dès 7100 cal. BP dans le nord-ouest de l'Argentine (Yacobaccio, 2021). D'autre part, les sites archéologiques de la région du Salar d'Atacama au Chili ont aussi bénéficié d'analyses récentes en génétique et paléogénétique. Une étude portant sur les populations sauvages et domestiques de camélidés modernes réparties sur l'ensemble de leur aire de distribution géographique au Chili confirme que le lama et l'alpaga ont été respectivement

domestiqués à partir des formes nord du guanaco (*L.g. cacsilensis*) et de la vigogne (*V.v. mensalis*) et qu'ils ont subi une hybridation importante depuis la conquête européenne (Fan et al., 2020). Une autre étude réalisée en paléogénétique et morphométrie classique multivariée sur des CSA actuels et archéologiques du nord du Chili datés entre 3500 et 2400 BP suggère deux hypothèses de domestication (Diaz-Maroto et al., 2021). Une première domestication du guanaco issue d'une ancienne population de guanaco aujourd'hui disparue ainsi qu'une domestication de la vigogne ensuite croisée avec des lamas, expliquant la mise en évidence d'une possible lignée d'alpaga (Diaz-Maroto et al., 2021). Ces données moléculaires et morphologiques confirment ainsi l'existence de plusieurs centres de domestication et l'hybridation extensive entre les formes domestiques.

Le troisième centre de domestication, le plus ancien, est localisé dans la *puna* humide de la région de Junín dans les Andes centrales au Pérou (Figure 3)(Mengoni Goñalons et Yacobaccio, 2006). Notre compréhension actuelle de la domestication dans cette région provient des études archéozoologiques pionnières des années 1970 et 1980 (Kent, 1982 ; Moore, 1989 ; Wheeler Pires-Ferreira et al., 1976 ; Wing, 1975, 1972). Une étude en particulier a révélé que le site de Telarmachay (Wheeler, 1985) est un établissement majeur et suggère la domestication précoce de l'alpaga vers 6000-5000 B.P. et du lama vers 5000-3800 B.P. Mais depuis, malgré le statut majeur de ce site clef dans l'histoire de la domestication des CSA, ces analyses n'ont jamais été étayées et le matériel archéozoologique n'a jamais fait l'objet d'études plus récentes. De façon plus générale, la *puna* des Andes centrales, n'a pas bénéficié d'analyses bioarchéologiques récentes. Les derniers travaux de terrains et d'analyses en laboratoire menant à des publications ont été produits entre les années 1970 et 1990, puis la violence terroriste qui a touché le Pérou entre les années 1980 et 2000 ont rendu pratiquement impossible le développement des recherches de terrains archéologiques dans les zones de hautes altitudes. L'avancée des recherches archéologiques de cette région en est encore impactée aujourd'hui (Salcedo Camacho et Marcos, 2019). D'autre part, les travaux récents effectués dans cette zone n'ont pas forcément fait l'objet de publications (Salcedo Camacho et Marcos, 2019). Les récentes recherches qui concernent la *puna* péruvienne documentent le sud du Pérou. Il s'agit d'analyses réalisées sur le bassin de Pucuncho grâce à des approches en géoarchéologie sur le site archéologique de Cuncaicha (Meinekat et al., 2021) et en paléoanthropologie (Karakostis et al., 2021).

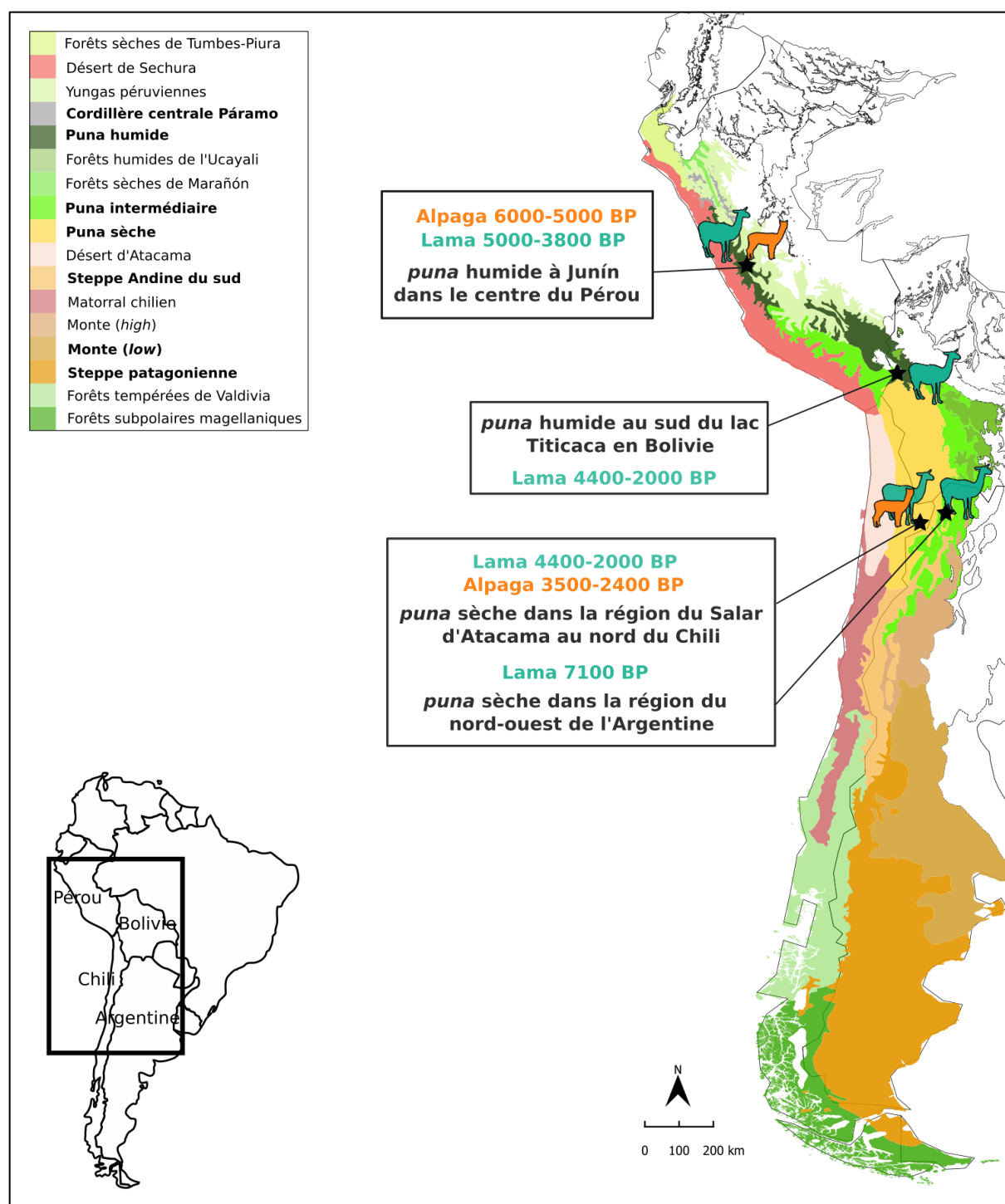


Figure 3 : localisation des trois centres de domestication des camélidés sud-américains au sein des écorégions définies selon Dinerstein et al. (2017) et Olson et al. (2001) : a. région de Junín (Wheeler, 1985) dans la *puna* humide du centre du Pérou dans les Andes centrales, b. sud du lac Titicaca dans la *puna* humide de la Bolivie dans les Andes centrales du sud (Mengoni Goñalons et Yacobaccio, 2006) et c. région du Salar d'Atacama au Chili et du nord-ouest de l'Argentine dans la *puna* sèche des Andes centrales du sud (Yacobaccio, 2021).

C. Le contexte environnemental et culturel du site de Telarmachay

Cadre environnemental de la *puna* humide et de Junín

Le site de Telarmachay est localisé à 11° 11' de latitude S. et 75° 52' de longitude O. Il est constitué par une échancrure triangulaire peu profonde entre 2.5 et 3 m et longue de 8 m creusée au pied d'une falaise calcaire. Il domine une grande dépression glaciaire. Au fond cette dépression, on retrouve le petit lac glaciaire de Parpacocha situé à 1,5 km au NO de l'abri (Figure 5)(Lavallée 1990 ; Lavallée et al., 1985). L'abri de Telarmachay fut fouillé entre 1975 et 1980 dans le cadre du projet archéologique *Junín-Palcamayo* (1974-1980) de la Mission Archéologique Française dirigée par Danièle Lavallée (Lavallée 1990 ; Lavallée et al., 1985). Telarmachay est localisé dans la *puna* de Junín à 4420 m d'altitude (Figure 4).

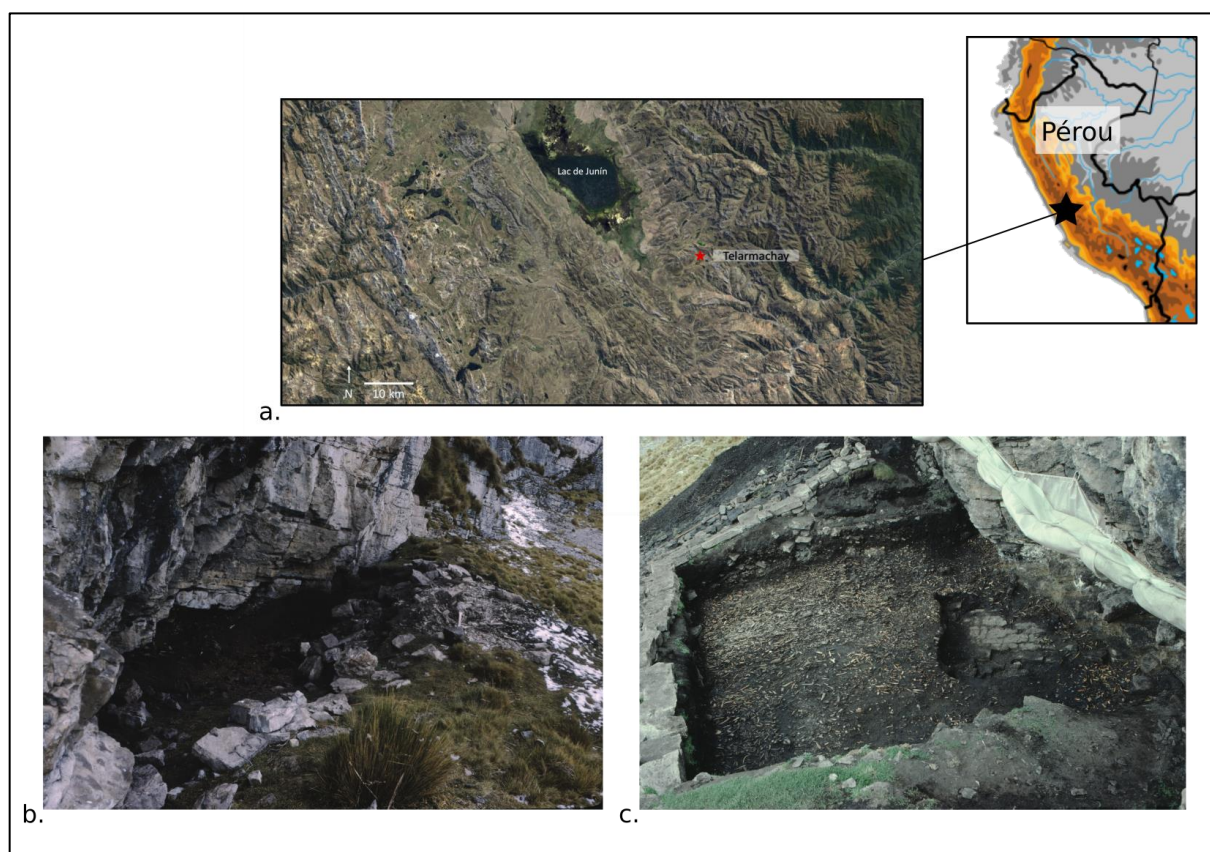


Figure 4 : Telarmachay, a. localisation du site dans le bassin de Junín, b. entrée de l'abri (TE_1975_15) et c. surface en cours de fouille de la couche VII (TE_1980_78) © photos Danièle Lavallée, Projet Telarmachay / NumArchAm, (ArchAm - CNRS & Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne).

La *puna* de Junín est localisée dans l'écorégion de la *puna* humide des Andes centrales (Figure 3) qui s'étend dans les montagnes andines du Pérou et dans celles de l'est de la Bolivie, où l'on retrouve des paysages de pics enneigés, de prairies de montagne, de hauts lacs, de plateaux et de vallées. Elle comprend trois sous-régions : la haute *puna* andine (4200-5000 m), la moyenne *puna* humide (3700-4200 m) et la prairie humide (section orientale 3800-4200 m). Elle abrite le lac le plus haut du monde, à 3800 m d'altitude, avec des précipitations de 500-700 mm et des températures entre 5 et 7°C. On compte environ 1000 à 1500 espèces de plantes vasculaires dans la partie péruvienne de la *puna* humide. Des plantes comme *Culcitium spp.*, *Perezia spp.* et *Polylepis spp.* sont endémiques à cette écorégion. Au-dessus de 4 000 m, des plantes en coussinet (*bofedales*) constituent la communauté végétale humide. Les arbres de la région sont *Buddleja coriacea* et *Polylepis spp.* *Puya raimondii*, une plante à rosette géante est également commune (Dinerstein et al., 2017 ; Olson et al., 2001). Lavallée et al. en (1985) ont décrit différemment « l'écosystème de la *puna* » au sein de leurs travaux sur Telarmachay. Ils ont réalisé une description géographique du milieu dans lequel est Telarmachay et dont le but était de « définir les relations entre les éléments du paysage et les installations humaines, les êtres vivants qui occupent ce paysage ainsi que leurs rapports avec l'Homme ». Cette description s'est limitée à « décrire les éléments visibles de l'environnement et à retracer les modifications dont ils ont pu être l'objet, dans un passé récent ne remontant pas au-delà de la fin du Pléistocène ». Nous avons aussi utilisé cette description géographique du milieu de Telarmachay afin de retracer plus précisément l'environnement dans lequel les populations humaines et animales de Telarmachay ont pu vivre durant l'époque préhispanique (Figure 5).

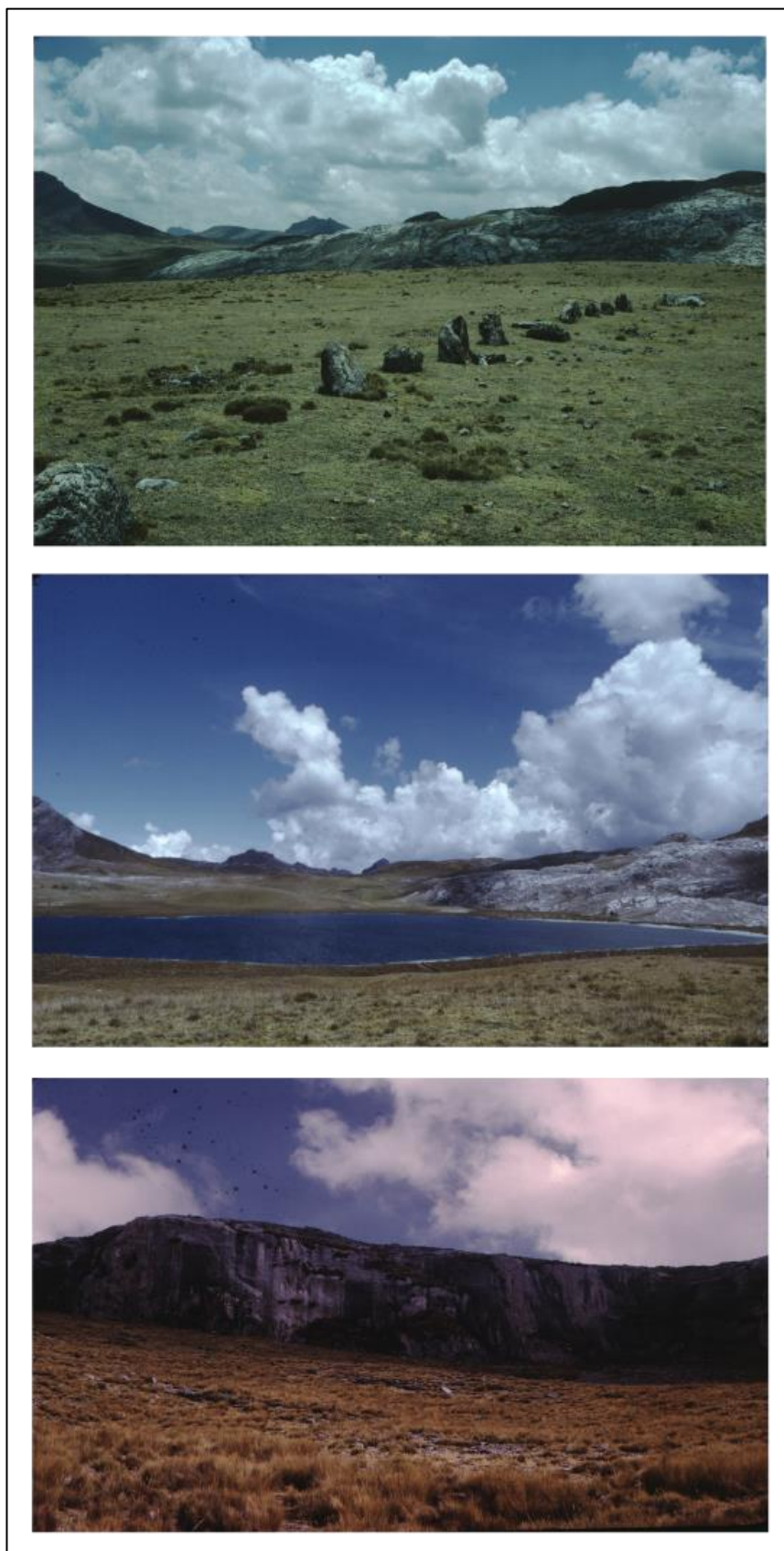


Figure 5 : environnement de Junín autour de l'abri ; de haut en bas, restes probables d'un enclos (TE_1978_9), lac de Parpacocha (TE_1975_11) et falaise attenante à l'abri (TE_1974_6) © Danièle Lavallée, Projet Telarmachay / NumArchAm, (ArchAm - CNRS & Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne).

Le climat actuel de la *puna* est rude et marqué par l'alternance de deux saisons avec une température moyenne annuelle de 4 à 8° (Lavallée et al., 1985). Les écarts de température entre le jour et la nuit sont très élevés, particulièrement durant la saison sèche (Lavallée et al., 1985). La saison sèche correspond à l'hiver austral qui commence en mai/juin jusqu'à octobre, l'air est très sec la journée (20, 29% d'humidité) et il y a une forte insolation et des vents violents. Au-dessus de 4200 m les gelées nocturnes sont quotidiennes et les températures peuvent descendre à -15°C. Les écarts de températures peuvent parfois dépasser 50°C en 24h et la température en journée peut exceptionnellement monter jusqu'à 30-45°C (Lavallée et al., 1985). Enfin, des précipitations sont quand même présentes et des averses de neige et de grêle sont possibles (Lavallée et al., 1985). Ensuite, à partir du mois de septembre les orages se multiplient et la température s'adoucit à partir d'octobre, les précipitations et la neige deviennent quotidiennes (Lavallée et al., 1985). Cependant, la couverture neigeuse persiste rarement plus de deux à trois jours en dessous de 4400 m. Durant cette période les contrastes de températures sont plus faibles, et la nuit les températures ne dépassent pas -2°C (Lavallée et al., 1985). Dans la région de Junín les précipitations annuelles sont environs de 859 mm. Selon le climat actuel, la pluviométrie est stable et la région est très rarement soumise à des périodes de véritable sécheresse (Lavallée et al., 1985). Les auteurs mentionnent que cette stabilité n'était cependant pas forcément présente dans le passé, et que des perturbations climatiques qui auraient touché cet environnement sensible pourrait avoir eu des conséquences très importantes sur l'écologie du milieu et donc pour une population vivant de la chasse et/ou de l'élevage (Lavallée et al., 1985). Concernant la flore, le sol ne permet que la croissance d'une couverture végétale de steppe. Selon la classification de Tosi (1960) les formations végétales qui prédominent sont composées de graminées dans la formation du « *paramo muy humedo* » où dominent les Stipes (*Stipa sp.*) nommées *ichu* en quechua, les Fétuques nommées *Sailla* (*Festuca dolicophylla*) et les Chusques nommées *zuñi* (*Chusquea sp.*). Ces plantes peu nutritives constituent la pâture des troupeaux d'ongulés sauvages et domestiques. Des cactus en coussinet peuvent être retrouvés dans cette formation les *Opuntia* nommés *Warago* (*Opuntia flocosa* et *dactylofera sp.*), la croissance de ces plantes est favorisée par le surpâturage (Lavallée et al., 1985). Ensuite, dans la formation du « *bosque montano muy humedo* » on retrouve des plantes à tubercules, bulbes ou racines qui peuvent être comestibles, comme le *Ilacon* (*Neocracea sp.*) par exemple ou encore l'oca (*Oxalis tuberosa*) et l'ulluque (*Ullucus tuberosus*). De plus, on retrouve des zones très humides que sont les *bofedales*. On y retrouve des juncacée (*Distichia muscoides*) et des *Plantago rigida*, qui forment des coussins circulaires rigides qui se décomposent sous forme de tourbe. Cette tourbe est utilisée comme matériau de combustion et construction depuis l'époque préhispanique (Lavallée et al., 1985). Concernant la faune, Lavallée et al. (1985) ont principalement mentionné les espèces qui ont pu jouer un rôle économique dans la vie des populations

préhistoriques de la région. Il s'agit des ongulés qui ont pu constituer le potentiel alimentaire le plus important (Lavallée et al., 1985). Nous avons déjà mentionné les espèces de CSA, dont les deux espèces sauvages que sont la vigogne et le guanaco. Les guanacos ont aujourd'hui totalement disparu de la région de Junín. Les deux espèces domestiques, alpagas et lamas, sont aujourd'hui présentes dans la région de Junín mais sont de plus en plus rares (Lavallée et al., 1985). Deux espèces de *Cervidés* sont présentes dans la *puna* : *Odocoileus virginianus peruvianus* ou le cerf de Virginie à queue blanche et l'*Hippocamelus antisensis* ou le huémul ou *taruca* en quechua, rares aujourd'hui dans la région de Junín. Les rongeurs les plus importants pour les humains sont les *Caviidés* ou les cobayes. Si le représentant domestique actuel des cobayes (*Cavia porcellus*) est aujourd'hui courant chez les populations d'agriculteurs de Junín, il est cependant absent des sites archéologiques préhistoriques de la *puna* (Lavallée et al., 1985). Certains auteurs mentionnent qu'un cobaye sauvage a pu y être présent au bord des lacs et qu'il pourrait s'agir de l'espèce (*Cavia tschudii*) (Fjeldså, 1983), mais selon d'autres sources, cette espèce est très rarement retrouvée au-dessus de 3800 m au Pérou (Grimwood, 1969). Néanmoins, aujourd'hui, l'espèce (*Cavia tschudii*) est reconnue comme étant un cobaye sauvage vivant dans le nord du Chili, le sud du Pérou et de la Bolivie ainsi que le nord-ouest de l'Argentine (Walker et al., 2014). La viscacha (*Lagidium viscacia*), un Chinchillidé sauvage, est encore aujourd'hui abondant dans la région et autour de l'abri de Telarmachay (Lavallée et al., 1985). On y retrouve aussi plusieurs espèces de carnivores dans la région de Junín même s'ils se font de plus en plus rares : le renard des Andes (*Lycalopex culpaeus*), le puma (*Felis concolor*), la mouffette à groin (*Conepatus chinga*) qui est aujourd'hui chassée pour sa peau et sa viande (Lavallée et al., 1985), ainsi que le chat sauvage (*Leopardus colocolo*) encore abondant dans la région de Junín (Lavallée et al., 1985). L'avifaune est particulièrement abondante autour des lacs, la grèbe huppé (*Podiceps rolland*), l'oie des Andes (*Chloephaga melanoptera*), ou encore divers canard (*Anas sp.* et *Oxyura*) sont aujourd'hui chassés et consommés. On retrouve dans le reste de la *puna* des oiseaux plus rares comme les perdrix des Andes (*Nothoprocta ornata* et *Tinamotis pentlandi*) ou encore le condor (*Vultur gryphus*), un charognard qui est aujourd'hui aussi très rare (Lavallée et al., 1985). Enfin, les rivières et les lacs sont peuplés de poissons comme par exemple ceux du genre *Orestias*, toujours consommés par les habitants de la *puna*. Dans les lacs de la région de Junín, on retrouve aussi une faune de batraciens spécifiques, dont la grenouille géante de Junín (*Batrachophrynus macrostomus*) aujourd'hui pratiquement disparue en raison d'une pêche intensive pour sa consommation (Lavallée et al., 1985). Cette grenouille peut en effet atteindre un poids de près de trois kilos (Fjeldså, 1983).

Cadre culturel à Junín

L'adaptation *in situ* des populations de Telarmachay à la *puna* de Junín notamment par la domestication des CSA s'inscrit dans le contexte plus large de l'adaptation des humains à la l'écosystème particulier de la *puna*. En plus des conditions climatiques qui comme nous l'avons vu peuvent être très rudes, l'altitude de la *puna* induit des défis physiologiques tel que l'hypoxie et des coûts énergétiques élevés en dépense pour la subsistance (Baker et Little, 1976). Malgré les contraintes de l'altitude, nous avons pu voir que les ressources pouvaient cependant être très riches et attrayantes afin que les chasseurs-cueilleurs puissent l'explorer et finalement s'y installer (Rademaker et Moore, 2019). L'augmentation de la fréquence des sites archéologiques dans la *puna* andine au fil du temps peut être interprétée comme résultant d'une augmentation numérique du peuplement depuis le Pléistocène terminal (Rick, 1988) jusqu'au premier millénaire de l'Holocène ancien (Rademaker et Moore, 2019). Selon Rademaker et Moore, (2019) on peut donc se demander, comment les chasseurs-cueilleurs se sont installés si rapidement dans l'une des plus hautes régions montagneuses de la planète. Nous pouvons remarquer que les sites archéologiques de la *puna* des différentes écorégions partagent de nombreuses caractéristiques (Rademaker et Moore, 2019). Ces caractéristiques sont la sélection de grottes et d'abris sous roche proches de points d'eau et des zones humides (*bofedales*) pour les sites de campement, où les humains chassent alors les différentes espèces telles que les camélidés, les cervidés, les grands rongeurs et les oiseaux, et pêchent les poissons et les batraciens (Rademaker et Moore, 2019). Ces populations utilisent des roches siliceuses pour la fabrication d'outils en pierre telles que l'obsidienne et l'andésite (Rademaker et Moore, 2019). Elles collectent également des plantes comestibles, telles que les *Chenopodium* ou des racines et tubercules féculents (Rademaker et Moore, 2019). Une fois que les populations eurent appris comment l'eau et les autres ressources essentielles étaient distribuées dans la *puna*, elles auraient ensuite utilisé cette expérience pour trouver les mêmes ressources dans toute la *puna* et ainsi expliquer en partie l'homogénéité culturelle qui est notamment retrouvée au niveau des pointes de projectiles par exemple (Rademaker et Moore, 2019). Les chasseurs interagissent avec leur environnement et peuvent ensuite améliorer et maintenir leur accès à de précieuses ressources animales pour des utilisations à la fois économiques et symboliques (Cucchi et Arbuckle, 2021), en chassant en particulier, dans notre cas, les vigognes et les guanacos. Lors de ces pratiques, des relations étroites, y compris la gestion et la cohabitation entre les humains et les animaux, ont commencé bien avant l'apparition de formes animales « domestiques » (Scott, 2017). L'appréhension cognitive efficace de l'environnement par les sociétés de chasseurs (Lévi-Strauss, 1962) suggère que la domestication animale n'était pas une révolution cognitive mais plutôt une réponse de certains assemblages au sein de la relation humain-animal liée à des conditions socioécologiques qui

conduisent ensuite à son intensification (Cucchi et Arbuckle, 2021). C'est dans ce cadre que les changements de la composition de l'assemblage osseux du site de Telarmachay mis en évidence par Jane Wheeler peuvent être analysés. Entre 9000 et 7000 BP environ, la chasse de tous les ongulés présents dans la *puna*, cervidés (*Hippocamelus antisensis*) et camélidés (*Vicugna vicugna* et *Lama guanicoe*) est pratiquée. Entre 7200 et 6000 BP, elle évolue vers une chasse spécialisée des guanacos et des vigognes. Puis la période entre 6000 et 5500 BP est marquée par l'apparition des premiers animaux domestiques qui seront ensuite pleinement domestiqués après 5500 BP (Wheeler, 1985)

Hypothèse de la domestication *in situ* des camélidés

Les fouilles réalisées à Telarmachay ont permis de mettre au jour neuf couches chronostratigraphiques numérotées de 0 à VII dans l'ordre de leur découverte (Tableau 1). Les six couches les plus anciennes (II à VII) ont fait l'objet de 22 datations ¹⁴C à partir de charbons de bois (Lavallée 1990 ; Lavallée et al., 1985) :

Couche 0	Remanié, subactuel (pas de datation)
Couche 1	Époque Inca (13 ^e -15 ^e siècles)
	Abandon de l'abri
Couche II	Environ 2800 B à 2000 BP
Couche III	Environ 3800 à 2800 BP
Couche IV	Environ 5000/4500 à 3800 BP
Couche V sup.	Environ 5700 à 5000 BP
Couche V. inf.	Environ 6800 à 5700 BP
Couche VI	Environ 7200 à 6800 BP
Couche VII	Environ 9000-7200 BP

Tableau 1 : séquence chronostratigraphique de Telarmachay selon Lavallée (1990) et Lavallée et al. (1985).

La fouille de ce site a permis de mettre au jour un assemblage osseux exceptionnel de plus de 400 000 restes en très bon état de conservation (Wheeler, 1985). La première analyse archéozoologique réalisée par Jane Wheeler sur ce matériel a mis en évidence les modes d'utilisation des animaux tout au long de la séquence chronologique ininterrompue entre 9000 BP et 2000 BP. Elle décrit également

une nouvelle adaptation *in situ* des humains à l'écosystème de la *puna* à partir de l'étude de 137 085 os couvrant l'occupation précéramique datée entre 9000 BP et 5500 BP (Lavallée et al., 1985).

Jane Wheeler a considéré trois indices qui indiquent que la domestication de la vigogne se serait produite entre 7000 et 6000 ans (Wheeler, 1999, 1985). Le premier est la pratique de la chasse qui s'est spécialisée sur les camélidés à partir de la couche VI. Durant la couche VII, les quantités de restes des camélidés s'élèvent à 64,73 % tandis que ceux des cervidés représentent 34,18%. Jane Wheeler interprète cette répartition comme la pratique d'une chasse généralisée sur les deux ongulés. Après, dans la couche VI, les proportions des restes de camélidés augmentent à 77,8 % et les cervidés baissent à 20,90%, pour ensuite atteindre, au sein de la couche V, 81,69 % de camélidés et 17,46 % de cervidés. Elle interprète cette variation comme le transfert de la chasse des cervidés vers la chasse des camélidés (Wheeler, 1985). Le second indice est un changement dans la morphologie des incisives de certains camélidés qui correspondent à l'apparition d'un nouveau type d'incisive propre aux alpagas durant la couche V. Elle précise que les incisives des alpagas sont différentes de celles des trois autres espèces. Elles sont de forme « non-spatulées » comme celles de la vigogne, mais les premières et secondes incisives présentent une section horizontale rectangulaire, avec une large facette tranchante plus proche de celle des guanacos et lamas que de la section horizontale carrée caractéristique de la vigogne. De plus ces incisives d'alpagas ne portent de l'émail que sur la face labiale et ne couvrent qu'une partie de la face antérieure et se termine en forme de « U » (Figure 6) (Wheeler, 1985).

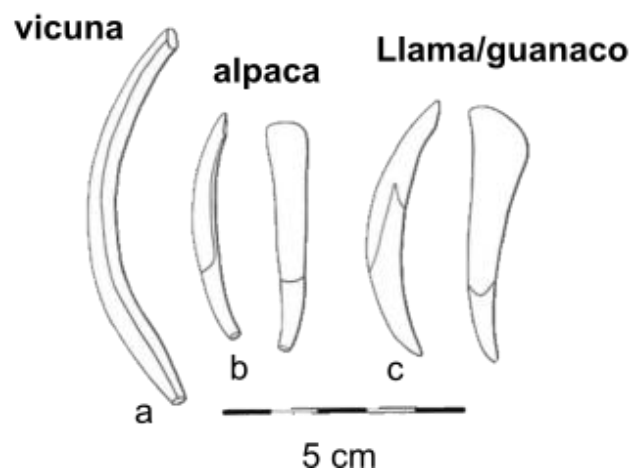


Figure 6 : illustration des quatre types d'incisives de camélidés sud-américains, modifiée d'après Wheeler (1985) ; a. vigogne, b. alpaga et c. guanaco/lama.

Le troisième indice correspond à l'augmentation abrupte du pourcentage des ossements de fœtus/néonataux de camélidés (72,99%) qu'elle propose de lier à la mise en captivité des camélidés qui aurait commencé à partir de la couche IV. Elle interprétait ce fort taux de mortalité de très jeunes individus comme une conséquence de l'entérototoxicité, une diarrhée provoquée par les bactéries *Clostridium perfringens*. Les mauvaises conditions de captivité des animaux comme la trop grande promiscuité peuvent générer le développement de bactéries qui provoquent ensuite des avortements chez les femelles du troupeau (Wheeler, 1985). Un schéma similaire de mortalité néonatale existe toujours chez les lamas et les alpagas actuels (Baied et Wheeler, 1993). Les éleveurs peuvent perdre jusqu'à 70 % de leurs jeunes chaque année, principalement à cause de l'entérototoxicité (Ramirez, 1987). L'apparition probable de maladies épidémiques à cette époque pouvait être une conséquence du processus de domestication lui-même (Baied et Wheeler, 1993). D'autre part, Jane Wheeler met aussi en évidence la potentielle domestication du guanaco il y a 5000 ans grâce à un critère qui correspond à l'apparition d'individus fœtus/néonataux d'une plus grande taille que les très jeunes individus normalement retrouvés sur le site (Wheeler, 1985). Ainsi, Jane Wheeler conclut que l'on pouvait donc envisager, si les critères qu'elle avait établis sur les incisives d'alpagas se vérifiaient et que l'on considérait l'augmentation des camélidés et des très jeunes individus au sein de l'assemblage du site, l'origine et l'apparition des premiers alpagas vers 6000 BP dans la *puna* de Junín. D'autre part, il fallait aussi considérer que la vigogne avait joué un rôle dans leur ascendance puisque l'évolution se faisait à Telarmachay sur la prédominance de petits camélidés. Enfin, Jane Wheeler mentionne que si elle n'a pas pu différencier les incisives au sein des grands camélidés, elle a cependant pu déduire par le contexte archéologique de la couche IV que les lamas pouvaient être aussi présents, mais que le faible nombre des grands camélidés ne pouvait pas permettre en l'état d'autres conclusions (Wheeler, 1985).

Néanmoins, l'hypothèse d'une domestication *in situ* de l'alpaga et du lama à Telarmachay a besoin d'être étayée. Les indices archéozoologiques présentent des limites méthodologiques. Les critères qualitatifs d'identification taxonomiques décrits sur les incisives sont subjectifs et n'ont pas fait l'objet d'études quantitatives vérifiées. D'autre part, les étapes du processus de domestication sont très peu documentées. La quantification des proportions de camélidés par rapport aux cervidés et des âges des individus qui ne sont pas détaillés dans son travail n'est pas suffisante pour mettre en évidence le passage de stratégie de chasse des espèces sauvages à la maîtrise des espèces domestiques. Malgré l'importance de ce site archéologique et plus globalement de la place singulière des Andes centrales dans l'histoire de la domestication des camélidés, cette zone n'a pas encore bénéficié d'études récentes capables de répondre totalement à ces questions.

D. documenter le processus de domestication en archéozoologie : approche multicritère

Le processus de domestication

Documenter le processus de domestication en archéologie est une tâche difficile qui implique de démêler ses composantes culturelles, écologiques, évolutives qui dépendent elles-mêmes des espèces concernées et de leur trajectoire de domestication (Clutton-Brock, 1992; Reitz et Wing, 2008 ; Vigne, 2011 ; Vigne et al., 2011 ; Zeder, 2006a). Comme le propose Jean-Denis Vigne, il convient de séparer le « processus de domestication » et le concept « d'animal domestique » pour mieux distinguer les étapes du continuum que peut contenir une trajectoire de domestication. Les premières étapes impliquent le contrôle d'animaux sauvages et peuvent ne provoquer aucune modification biologique visible pour les bioarchéologues. Tandis que la notion d'animal domestique est limitée à des populations qui présentent des modifications biologiques évidentes qui sont liées à la pression de la sélection anthropogène (Vigne, 2015) autrement appelé « syndrome de domestication », déjà mentionné par Darwin (Darwin, 1868). Ces syndromes ont été considérés comme un ensemble de traits universels pour identifier les animaux domestiques quel que soit leur lien phylogénétique depuis une expérimentation menée sur les renards argentés par le généticien russe Dmitri Belyaev dans les années 1950. Les travaux repris par sa collègue Ludmilla Trut après sa mort démontrent le lien entre la sélection de comportements dociles et les différents traits morphologiques du syndrome de domestication (Belyaev et al., 1985 ; Trut et al., 2009). Au niveau du squelette les principaux syndromes sont la réduction de la taille des os ou des dents, le raccourcissement du museau et la malocclusion dentaire que ce dernier induit et qui entraîne un chevauchement des dents. Traditionnellement, ces critères ont été employés pour distinguer les individus domestiques des sauvages en archéozoologie (Crabtree, 1993). Néanmoins, ces syndromes de domestications sont remis en cause pour distinguer le processus de domestication en archéologie depuis une quinzaine d'année (Arbuckle, 2005 ; Vigne, 2015 ; Zeder, 2006a). Plus récemment, ils ont été considérés comme la conséquence de processus de sélections reproductives des derniers siècles bien plus que la conséquence des premières étapes de domestication (Hansen Wheat et al., 2020 ; Lord et al., 2020). Pour toutes ces raisons, une équipe du MNHN menée par Thomas Cucchi a exploré les changements fonctionnels non génétiques (plastiques) de la morphologie osseuse d'un ongulé sauvage afin de développer de nouveaux marqueurs morphologiques permettant de rendre « visibles » dans le registre archéologique les actes domesticatoires (Digard, 1988) qui précèdent les pressions de sélections reproductives.

Bioarchéologie et processus de domestication

Par conséquent, il convient de mettre en évidence les potentiels indices qui sont induits par l'augmentation des interactions entre les humains et l'animal avant que ne se mette en place le processus de sélection. Différentes méthodes d'analyses bioarchéologiques peuvent aider à identifier ces indices. Les méthodes d'estimation de l'âge à la mort des animaux sont les plus communément utilisées. Elles permettent de reconstruire des courbes d'abattage et d'en déduire les stratégies d'utilisation d'une population animale (Zeder, 2006b). D'autres critères comme la recherche de maladies ou de symptômes peuvent aussi être utilisés pour déduire la proximité entre les animaux et les humains (Hoberg et al., 2001). Des méthodes en biogéochimie comme l'analyse des teneurs en isotopes stables permettent d'accéder aux régimes alimentaires et à la mobilité des animaux qui peuvent varier en fonction de leur degré d'interaction avec les sociétés humaines (Balasse et al., 2018, 2016 ; Cucchi et al., 2016 ; Manin et al., 2018 ; Sharpe et al., 2018). Des analyses génétiques permettent aussi aujourd'hui de tracer l'histoire des lignées des espèces domestiques à travers le temps et l'espace (Irving-Pease et al., 2019 ; Larson et al., 2007). Enfin, des analyses utilisant la méthode de la morphométrie géométrique ont démontré la possibilité de quantifier les processus de divergences morphologiques intraspécifiques liés aux pressions de sélections humaines (Cucchi et al., 2011, 2016, 2017, Evin et al., 2015) et plus récemment les changements liés aux modifications anthropogènes de comportement locomoteurs au cours de la vie de l'animal (Harbers et al., 2020, 2021 ; Neaux et al., 2020, 2021).

La bioarchéologie permet donc de mieux documenter le processus de domestication animal. Si les recherches portant sur les espèces majeures d'ongulés domestiques telles que les moutons, chèvres, bœufs, porcs etc., des centres de domestication du Proche et Moyen-Orient ou de la Chine ont bénéficié des derniers apports méthodologiques de la discipline, le processus de domestication des CSA est toujours mal connu. Les rares travaux produits sur la domestication des CSA reposent principalement sur l'élaboration d'un modèle établi seulement pour le lama et se concentrent sur les Andes centre-sud (Yacobaccio et Vila 2016 ; Yacobaccio 2021). Ce modèle définit le processus de domestication du lama en deux étapes, d'abord la protection des troupeaux par les humains, puis leur élevage sélectif via la captivité (Yacobaccio et Vila, 2016). Néanmoins, ce modèle est établi à partir d'indices des proportions de l'utilisation des CSA dans la composition des assemblages archéozoologiques. Or, comme nous l'avons déjà dit précédemment, ce type d'éléments, bien que très informatifs, ne sont pas suffisants pour illustrer le processus de domestication. Une approche multicritère s'impose dans ce cas. Les travaux pluridisciplinaires menés sur la domestication du cheval

dans la steppe eurasiennne, dans la culture Botai du nord du Kazakhstan ont démontré qu’une approche multicritère permettait de mieux appréhender la domestication d’un ongulé (Olsen, 2006). La combinaison des preuves directes sur le matériel osseux comme la morphologie du crâne, la taille du corps, les pathologies et les profils de mortalité, et indirectes à partir des vestiges archéologiques, comme les artefacts associés, le transport de matières premières, la présence d’enclos, la présence de fumier de cheval dans les remplissages de maison, les associations rituelles cheval/chien, etc. ont permis de mettre en évidence une domestication précoce et une économie fondée sur le cheval dans la région vers 3700-3100 av. J.-C. alors que les preuves ostéoarchéologiques seules étaient peu convaincantes (Olsen, 2006). Il est donc crucial de porter un nouveau regard pluridisciplinaire sur la domestication des CSA et particulièrement pour la région des Andes centrales grâce au site clef de Telarmachay.

E. approche multicritère en bioarchéologie à Telarmachay

Tester un outil ostéométrique commun : les premières phalanges

L’objectif de cette thèse est d’identifier les étapes du processus de domestication des CSA à partir des travaux réalisés par Wheeler (1985) qui définit la domestication *in situ* des deux espèces de camélidés sauvages à Telarmachay. Pour répondre à cet objectif, nous avons utilisé une approche multicritère afin de mieux appréhender la complexité des premières étapes du processus de domestication. Celle-ci nous a permis d’explorer un potentiel nouveau marqueur de la domestication basé sur l’astragale en combinant différentes méthodes d’analyses bioarchéologiques sur les mêmes individus. Par ailleurs, un autre défi méthodologique majeur limite très fortement encore aujourd’hui l’étude des CSA en archéologie ; si les quatre espèces se différencient par leur aspect extérieur, elles restent impossibles à distinguer à partir de leurs éléments squelettiques et sont donc difficile à discriminer en contexte archéologique. Plusieurs approches descriptives et quantitatives ont été développées depuis les années 1970 sur les différents éléments squelettiques (Adaro et Benavente, 1990 ; Altamirano, 1987 ; Balcarcel et al., 2021 ; Miller, 1979 ; Miller et Burger, 1995 ; Moore, 1989 ; Otte et Venero, 1979 ; Puig, 1988 ; Wheeler, 1982) et les fibres (Frank et al., 2006 ; Reigadas, 2001 ; Wheeler, 1996 ; Wheeler et al., 1995). De plus, la majorité des dernières approches a porté sur des applications à des contextes archéologiques situées dans des régions du nord-ouest et du centre de l’Argentine, du nord du Chili et en Patagonie où les quatre espèces ne furent pas forcément toutes présentes (Costa et Izeta, 2016 ; Elkin, 1996 ; Gasco et al., 2014 ; Grant, 2010 ; Hernández et al., 2021

; Hesse, 1982 ; Izeta, 2004 ; Izeta et al., 2009b ; Kaufmann et L'Heureux, 2009 ; L'Heureux, 2007, 2008, 2010 ; L'Heureux et Hernández, 2017, 2019 ; López, 2003 ; Menegaz et al., 1988 ; Mondini et Muñoz, 2017 ; Yacobaccio et al., 1998 ; Yacobaccio, 2010). Aucune étude ne permet donc encore d'identifier distinctement les restes archéologiques issus de contextes archéologiques où les quatre espèces de CSA ont pu être présentes. Ceci implique des différences morphologiques et une histoire évolutive différente. En 1982, Jonathan Kent utilise une approche en morphométrie classique basée sur des mesures linéaires et statistiques multivariées des éléments squelettiques. Il montre que la première phalange est l'élément le plus discriminant pour identifier les quatre espèces de camélidés (Kent, 1982). Cette méthode est depuis la plus couramment utilisée par les archéozoologues de la zone andine. Si cette approche possède l'avantage d'être un outil abordable et commun pour la communauté des archéozoologues travaillant dans cette aire culturelle depuis les années 1980, elle présente néanmoins des limites méthodologiques qui doivent aujourd'hui être revues avant de pouvoir explorer le processus de domestication et *que nous proposons de réviser* dans le cadre de l'article intitulé « *Can first phalanx morphometrics help document past diversity in archaeological South American camelids?* » soumis à JAS reports. C'est pourquoi nous nous sommes dans un premier temps focalisés sur l'exploration plus poussée de sa capacité à discriminer les quatre CSA en contexte archéologique. Pour cela, nous avons testé une nouvelle approche en *machine learning* sur les premières phalanges des quatre espèces actuelles ainsi que celles de CSA archéologiques provenant de différents sites andins. Les travaux de cet article nous ont permis de conclure à la nécessité d'utiliser de nouveaux outils ostéométriques pour quantifier plus précisément les formes des taxons morphologiquement proches comme les CSA. C'est pourquoi nous avons ensuite proposé une approche méthodologique pour l'identification des CSA basée sur un marqueur phénotypique plus polyvalent et une méthode quantitative de taxonomie numérique plus performante : la morphométrie géométrique (MG).

Etablir un nouveau cadre chronologique pour les camélidés

Afin d'établir la chronologie des changements observés sur les CSA à Telarmachay nous avons réalisé de nouvelles datations ^{14}C sur un échantillonnage de 24 talus ainsi que 9 autres pièces squelettiques supplémentaires réparties sur les six couches (II à VII). Ces nouvelles datations nous permettent d'affiner la chronostratigraphie du site précédemment établie à partir de datations sur charbons de bois (Tableau 1) (Lavallée et al., 1985).

Profils de mortalité des camélidés

Une analyse des profils de mortalité archéozoologique a été réalisée conjointement à l'approche bioarchéologique combinée des astragales dans le but d'apporter des éléments sur la paléodémographie des CSA de Telarmachay. Les profils de mortalité ont été effectués à partir des restes dentaires. Les stades d'éruption et d'usure dentaire de la mandibule ou du maxillaire sont classiquement utilisés en archéozoologie pour estimer un âge au moment de l'abattage de l'animal qui permet de restituer les stratégies et les pratiques de subsistance des humains (Payne, 1973 ; Arnold et Greenfield, 2006 ; Helmer et Vigne, 2004 ; Greenfield, 2005 ; Vigne et al., 2005 ; Vigne et Helmer, 2007). Ainsi les stades d'éruption sont utilisés sous forme de classe d'âges relativement précises et associées à une correspondance en âges absolus. Dans le cadre de notre étude, la période qui nous intéresse correspond à la transition de la chasse vers l'élevage. Les profils de mortalité ont été utilisés afin de définir si un assemblage de camélidés est plutôt constitué d'une population de proies qui sont alors chassées ou bien plutôt d'une population qui représente l'abattage d'animaux issus d'un troupeau d'individus domestiqués (Mengoni Goñalons et Yacobaccio, 2006). Ainsi, nous pouvons plutôt nous attendre à ce que, pour les phases du début du processus de domestication, l'observation des stratégies d'abattage indique principalement une production de viande constituée de profils issus d'un plus grand nombre de jeunes mâles, mais aussi de femelles ainsi que de quelques mâles reproducteurs plus âgés (Mengoni Goñalons et Yacobaccio, 2006). En revanche, l'observation des profils de mortalité de troupeaux issus de la domestication montre, dans les assemblages, un plus grand nombre de jeunes camélidés. (Moore, 1989 ; Wing, 1972).

Etablir un nouveau marqueur phénotypique : le talus

Nous avons utilisé une approche en morphométrie géométrique sur la forme des talus avec un protocole en trois dimensions qui a été développé pour explorer le signal taxinomique et biomécanique de cet ossement. Notre choix s'est porté sur cette pièce anatomique qui fait partie de l'ensemble du tarse pour lequel le calcanéum a fait l'objet d'une étude récente chez le sanglier. L'hypothèse était que la réduction des comportements locomoteurs d'un ongulé sauvage, le sanglier (*Sus scrofa*), captif entraînait des changements plastiques de la morphologie des os du tarse (Harbers et al., 2020). La forme du calcanéum a été utilisée comme marqueur exploratoire au sein de populations de sangliers et de cochons élevées dans différentes conditions de captivité ou en conditions naturelles. Les résultats ont montré que la réduction de la mobilité induit une réponse plastique allant au-delà de la variation naturelle d'individus sauvages vivant dans leur habitat naturel.

La réponse plastique est associée à une réduction de l'éventail des comportements locomoteurs et des charges musculaires (Harbers et al., 2020).

Nous avons donc appliqué aux CSA la même approche visant à détecter des modifications osseuses liées à la potentielle mise en captivité des camélidés domestiques. Tout comme le calcanéum, le talus est associé au comportement locomoteur de l'animal (Ginot et al., 2016 ; Maniakas et Kostopoulos, 2017 ; Plummer et al., 2008 ; Pöllath et al., 2019). En outre le talus présente l'avantage d'être souvent conservé et donc bien représenté en contexte archéologique. Nous avons donc analysé un corpus de 28 talus actuels de CSA. Ces talus actuels nous permettront dans un premier temps de tester leur capacité à enregistrer le signal taxinomique des quatre espèces. Ensuite, nous emploierons la méthode pour décrire la diversité archéologique présente à Telarmachay et son évolution diachronique grâce à la longue séquence chronologique. Pour cela un corpus de 156 talus a été exploité.

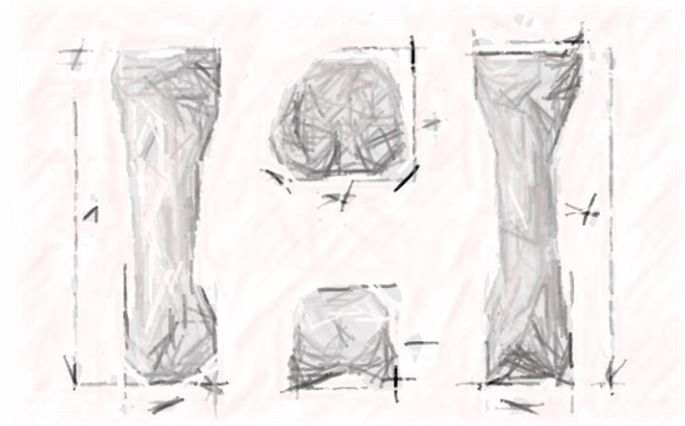
Alimentation et espace de vie des camélidés

Enfin, nous avons effectué des analyses des teneurs en isotopes stables du carbone et de l'azote du collagène osseux afin de coupler les changements morpho-fonctionnels aux potentiels changements des valeurs isotopiques liés à l'augmentation de l'interaction humain-camélidé. La portée des analyses isotopiques est encore restreinte en Amérique du Sud par rapport à d'autres régions, mais les études se développent rapidement (Dufour et Goepfert, 2020). La grande variété des conditions climatiques et écologiques entre zones écologiques du versant occidental des Andes (Chapitre 5) induit une large variation des signatures isotopiques alimentaires et environnementales qui sont relativement prédictibles (Dufour et al., 2014 ; Knudson, 2009 ; Szpak et al., 2013). La majeure partie des études sont fondées sur l'analyse des teneurs en isotopes stables du carbone et de l'azote ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) contenus dans la protéine structurale principale de l'os, le collagène (Bocherens et al., 1997 ; Dennison, 1980). Les valeurs mesurées dans les tissus animaux reflètent les valeurs isotopiques des aliments consommés pendant la période de formation des tissus (DeNiro et Epstein, 1981). Ces valeurs sont utilisées dans la région andine pour identifier, par exemple, la consommation de maïs, une plante en C_4 dont les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont distinctes de la majeure partie des autres plantes (C_3) (Falabella et al., 2008 ; Tykot et Staller, 2002) ou la mobilité résidentielle (Knudson et al., 2012). Les valeurs $\delta^{18}\text{O}$ et $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (qui dépendent du climat et de la géologie) majoritairement analysées dans l'émail dentaire peuvent également être utilisées pour évaluer la mobilité des humains et des animaux entre des zones géographiques qui présentent des valeurs isotopiques distinctes (Knudson et al., 2009 ; Laffoon et al., 2019 ; Thornton et al., 2011). Dans notre analyse nous allons nous concentrer sur

l'analyse des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ mesurées dans le collagène des ossements des CSA. L'analyse des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du collagène de l'os a permis de documenter les relations humain-animal et notamment le contrôle culturel des humains sur la mobilité de différents taxons sauvages et domestiques du continent américain. Des études ont en effet montré que des animaux dont la mobilité était contrôlée avaient des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus élevées en raison de leur dépendance à l'égard des cultures domestiques en C_4 telles que le maïs, ainsi qu'une augmentation des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ qui pourrait être liée à la consommation de cultures fumées et de restes de nourriture humaine ou comme un effet du confinement (Manin et al., 2018). Par exemple, entre 550 et 1000 apr. J.-C., sur le site de Conchopata des hauts plateaux du centre du Pérou, la consommation variable de maïs chez des cochons d'Inde peut résulter de la variation saisonnière du moment de la mort de ces animaux. La consommation différentielle de maïs peut également refléter une distribution différentielle des déchets de maïs dans les espaces architecturaux domestiques du site archéologique. Certains habitants ont peut-être transformé le maïs à l'intérieur de la maison, ce qui a entraîné la présence de grandes quantités d'enveloppes et d'épis. D'autres habitants ont peut-être obtenu le maïs sous forme de grains, les épis ayant été égrenés ailleurs. Ces résidences auraient fourni moins de déchets de maïs pour le fourrage des cochons d'Inde (Finucane et al., 2006). Des décalages isotopiques entre les animaux sauvages et les animaux gérés ont aussi été mis en évidence en Amérique du Nord et Centrale notamment chez les dindes (Jones et al., 2016 ; Lipe et al., 2016 ; Thornton et al., 2016), les léporidés (Somerville et al., 2017, 2016), les cerfs (White et al., 2004), les loups, le cougar ou encore l'aigle royal (Sugiyama et al., 2015). Dans le cas du dindon commun, Manin et al. (2018) mentionnent que les données isotopiques précédant leurs travaux suggèrent une forte dépendance au maïs à la fois dans le sud-ouest des États-Unis et dans la région Maya (Conrad et al., 2016 ; Jones et al., 2016 ; McCaffery et al., 2014 ; Rawlings et Driver, 2010 ; Thornton et al., 2016). Ce n'est que dans les zones plus marginales du Sud-Ouest américain, où le maïs n'était pas facilement disponible, que les animaux semblaient avoir un régime mixte en plante C_3 et C_4 , ce qui suggère des pratiques d'élevage " en liberté " (Lipe et al., 2016). Une autre étude a montré plusieurs cas possibles d'animaux élevés en captivité dans et autour du cérémoniel de Ceibal, dans les basses terres mayas, au Guatemala entre 1000 av. J.-C. et 950 apr. J.-C. suggérant que les communautés mayas géraient et déplaçaient les animaux à travers le paysage des siècles plus tôt qu'on ne l'a cru (Sharpe et al., 2018). Cette analyse a porté sur différents traceurs isotopiques, dont les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, et a montré que des chiens datant de 1000 av. J.-C. à 175 apr. J.-C. retrouvés dans les structures archéologiques cérémonielles provenaient des hauts plateaux du Guatemala. Une augmentation de la présence d'animaux potentiellement nourris au maïs avait lieu entre 175 et 950 apr. J.-C. dont en particulier le dindon sauvage (*Meleagris gallopavo*) censé être en cours de domestication à cette époque (Sharpe et al., 2018).

Dans les Andes, les analyses isotopiques ont aussi été menées pour documenter différents aspects des relations humain-camélidé. Aux quelques travaux pionniers (Burger et Merwe, 1990; DeNiro, 1988 ; Van Buren, 1993) ont succédé des études plus abondantes depuis une quinzaine d'années (Finucane et al., 2006 ; Mengoni Goñalons, 2007 ; Izeta et al., 2009 ; Yacobaccio et al., 2009; Thornton et al., 2011; Dantas et al., 2014; Dufour et al., 2014; Szpak et al., 2014 ; 2015; López et al., 2017 ; Mader et al., 2018). Elles ont permis de révéler les pratiques d'élevage via la diversité des régimes alimentaires des CSA (e.g Finucane, Agurto, et Isbell 2006 ; Goepfert et al., 2013; Mengoni Goñalons 2007 ; Samec, Morales, et Yacobaccio, 2014 ; Szpak et al., 2014 ; Thornton et al. 2011 ; Yacobaccio, Samec, et Catá, 2010 ; Grant, 2017 ; Samec 2011 ; Samec et al., 2014). La diversité des types d'environnements exploités comme, l'élevage sur la côte désertique pacifique du Pérou (Dufour et al., 2014 ; Dufour et Goepfert, 2020 ; Goepfert et al., 2018 ; Santana-Sagredo et al., 2020 ; Shimada et Shimada, 1985 ; Szpak et al., 2014 ; Tomczyk et al., 2019 ; Vásquez et al., 2020) ou les espaces de chasse et d'élevage de la *puna* (Grant, 2017 ; López et al., 2017). Elles permettent aussi de mettre en évidence différentes zones d'alimentation et de pâturage des camélidés qui sont liés à la variabilité de la végétation et sont utilisées comme marqueurs de changements environnementaux (Yacobaccio et al. 2009 ; Thornton et al. 2011 ; Samec et al., 2014 ; Gil et al., 2016 ; Yacobaccio et al., 2017 ; Grant et al., 2018 ; Gil et al., 2020). Enfin, elles déterminent aussi l'origine des fibres entrant dans la composition des textiles (Szpak et al., 2020, 2015b ; Szpak et Valenzuela, 2020). Par l'utilisation des analyses isotopiques du collagène de l'os, nous avons cherché à retracer l'évolution des pratiques humaines de Telarmachay qui ont à priori renforcé leur contrôle culturel sur les populations de CSA au cours du temps. Nous souhaitons voir lesquels des facteurs anthropiques ou environnementaux ont entraîné des changements dans l'alimentation des animaux se manifestant par des changements dans les valeurs isotopiques au cours de la chronologie. Pour cela nous avons également établi un corpus isotopique de comparaison constitué de camélidés actuels et archéologiques provenant des différentes écorégions depuis la *puna* jusqu'à des régions désertiques d'Argentine, afin de déterminer quels facteurs peuvent influencer les signatures isotopiques des populations aux échelles locales et régionales.

Chapitre 1 – Défis méthodologiques : identifier la diversité des camélidés sud-américains en contexte archéologique



A. Évaluation d'un marqueur morphométrique traditionnel : les premières phalanges

La morphométrie classique de la première phalange peut-elle aider à documenter la diversité passée des camélidés sud-américains ? Réévaluation d'un outil archéozoologique commun

Dans le cadre de l'article intitulé « *Can first phalanx morphometrics help document past diversity in archaeological South American camelids?* » soumis à la revue *Journal of Archaeological Reports*, nous avons utilisé un corpus de premières phalanges de CSA actuels et archéologiques de différentes origines géographique afin d'évaluer (1) la précision de l'identification des CSA par les premières phalanges et (2) la fiabilité des collections actuelles pour documenter la diversité des camélidés durant la période préhispanique. Notre étude a montré que les mesures linéaires des premières phalanges n'étaient pas une méthode de discrimination taxonomique fiable pour distinguer les CSA. Nous concluons donc à la nécessité d'utiliser de nouveaux outils ostéométriques pour quantifier plus précisément les formes des taxons morphologiquement proches comme les CSA. Dans

le chapitre 2.b nous proposons une approche méthodologique pour l'identification des CSA basée sur un marqueur phénotypique plus polyvalent et une méthode quantitative de taxonomie numérique plus performante : la morphométrie géométrique (MG).

Can first phalanx morphometrics help document past diversity in archaeological South American camelids?

Manon Le Neün^{1*}corresponding author, Elise Dufour¹, Nicolas Goepfert², Dimitri Neaux¹, Jane C. Wheeler³, Hugo Yacobaccio⁴, Guillermo Luis Mengoni Goñalons⁵, Dolores Elkin⁶, Alejandra Gasco⁷, Thomas Cucchi¹,

¹AASPE - Archéozoologie, archéobotanique : sociétés, pratiques et environnements – Museum National d'Histoire Naturelle, Centre National de la Recherche Scientifique : UMR7209 – Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France.

²ArchAm- Archéologie des Amériques UMR 8096: CNRS, Université Paris 1- Panthéon-Sorbonne – Paris, France.

³CONOPA - Instituto de Investigación y Desarrollo de Camélidos Sudamericanos, Av. Reusche M4, Pachacamac, Peru.

⁴CONICET - Instituto de Arqueología, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

⁵Instituto de Arqueología, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina Argentina.

⁶CONICET - Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano (INAPL), Buenos Aires, Argentina.

⁷CONICET - Laboratorio de Paleoecología Humana, Instituto Interdisciplinario de Ciencias Básicas (ICB), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina.

Keywords: South American camelids, taxonomy, size, morphometrics

Abstract:

South American Camelids (SAC) were of great economic and cultural importance for pre-Hispanic societies in the Andes and they still are for rural Andean communities. However, understanding their specific role and function over time is hampered by the lack of reliable species identification of their archaeological remains. Although this problem has been clear since the 1970s, the identification of SAC from archaeological contexts still mostly relies on the first phalanx multivariate morphometrics developed by Kent in 1982. The goal of this study is to further explore the taxonomic potential of this method using a machine learning approach. Measurements of SAC phalanges from modern Peruvian, Bolivian and Argentine SAC showed that fore phalanges reliably distinguish the wild guanaco and vicuña but the distinction between the domestic forms and their wild relatives remains tentative, largely due to the limited domestic SAC comparative material, especially for the alpaca but underlines the presence of an intermediate size morphogroup among the domestic SAC. Morphometric variations recorded for the pre-Hispanic SAC are greater than those of current SAC, preventing reliable

identification of the archaeological specimens. These results emphasize the need to develop new approaches in the study of pre-Hispanic camelid diversity directly from the archaeological material using multicriteria approaches.

Introduction

South American Camelids (SAC) were of great economic and cultural importance for pre-Hispanic societies in the Andes, providing everyday commodities (meat, fiber, leather, raw materials for tool making, dung for fuel etc.) and playing an important role in the religion (Bonavia, 2008; Flores Ochoa *et al.* 1994). SAC domestication eventually led to the appearance of pack animals, permitting the emergence of complex pre-Hispanic American societies (Bonavia, 2008; Capriles and Tripcevich, 2016). Extant SAC include two domestic species, the alpaca (*Vicugna pacos* Linnaeus, 1758) and the llama (*Lama glama* Linnaeus, 1758), respectively descended from the two wild species, vicuña (*Vicugna vicugna* Molina, 1782) and guanaco (*Lama guanicoe* Müller, 1776) (Kadwell *et al.* 2001 Fan *et al.* 2020). According to genetic studies, each wild species are subdivided in two subspecies widespread along the Andes. Guanacos are subdivided in the *Lama guanicoe cacsilensis*, the Northern form (8°-20°S) and the *Lama guanicoe guanicoe*, the southern form, (south of -21°S) (Gonzalez *et al.*, 2006; Marinet *et al.*, 2006). Vicuña are subdivided as the *Vicugna vicugna mensalis*, the Northern form (9°30'-18°S) and the *Vicugna vicugna vicugna*, the southern form (18-29°S) (Kadwell *et al.*, 2001; Marin *et al.*, 2006).

According to archaeozoological data, three independent domestication centers for llama and alpaca have occurred. One from the Central Andes in the Central Peruvian highlands around 6000 and 5500 BP. The two others from the South-Central Andes in the Salar de Atacama and the *Puna* of Argentina and Lake Titicaca around 4400-2000 BP (Mengoni Goñalons and Yacobaccio, 2006; Moore, 2016). A recent genetic study which analyzed samples of both wild species from their entire geographic range, and samples of both domestic species from Chile (Fan *et al.*, 2020), concluded that llama and alpaca are domesticated from the Northern subspecies of guanaco (*L.g. cacsilensis*) and vicuña (*V.v. mensalis*) respectively, and have undergone extensive hybridization since the European conquest. In 2021, Diaz-Maroto *et al.*, utilized paleogenetics and classic morphometry to study current and archaeological SAC from Northern Chile (Diaz-Maroto *et al.*, 2021). Their results point to llama domestication from an ancient guanaco population that no longer exists, confirming both the existence of multiple centers of domestication and, together with the evidence of extensive hybridization between the domestic forms (Fan *et al.*, 2020), raises serious questions concerning the reliability of using morphometrics from living animals to identify SAC species from archaeological deposits. Both descriptive and quantitative approaches have been used for taxonomic identification

of SACs from South American archaeological sites. Descriptive studies have utilized discrete dental (Altamirano, 1987; Wheeler, 1982) and appendicular bone (Adaro and Benavente, 1990) characters. Quantitative studies have been performed on the skull (Balcarcel et al., 2021, Otte and Venero, 1979; Puig, 1988) and on fibers (Reigadas, 2001; Wheeler et al., 1995; Wheeler, 1996). In 1972, Wing published the first comparative morphometric study of the SAC in which she concluded that guanacos and llamas grouped together as large camelids, in contrast to a second group containing the small vicuña and alpaca. Since these two groups included both the wild ancestor and its domestic form, it was clearly impossible to distinguish which species was represented and in what frequency. Subsequently, lacking accurate specific identification, Andean archaeozoologists followed the large/small classification Miller (1979), Miller and Burger (1995), Moore (1989). In 1982, Kent carried out multivariate morphometrics for all parts of the camelid skeleton using modern vicuñas, alpacas and llamas (from Peru) and guanacos (from Patagonia) to develop a methodological approach capable of identifying SAC archaeological remains to species level. Using discriminant analyses and predictive approaches his results showed that phalanges provide the greatest resolution for identifying the four species of camelids. Similar studies have been utilized throughout the Andes but most have focused on regions where all four species may not have been present (Cartajena et al., 2007; Costa and Izeta, 2016; Elkin, 1996; Gasco et al., 2014; Gasco and Marsh, 2015; Grant, 2010; Hesse, 1982; Izeta, 2004; Izeta et al., 2009; Kaufmann and L'Heureux, 2009; L'Heureux, 2010, 2007, 2008; López 2003; Menegaz et al., 1988; Mondini and Muñoz, 2017; Yacobaccio et al., 1998; Yacobaccio, 2010). In this study, we utilize both published measurements and additional data collected at different institutions to assess the accuracy of the first phalanx measurements used by Kent (1982) to discriminate between the two wild and two domestic species of SAC. We use a machine learning approach to explore past diversity in the archaeological record. Since first phalanges are often found isolated in archaeological deposits, we first assessed the accuracy of these measurements in discriminating hind and fore first phalanges. We then tested the interspecific taxonomic resolution of first phalanges, taking into account their anatomical position (hind or fore). Finally, to assess the reliability of using contemporary SAC comparative materials to define parameters and determine the nature of diversity, management and uses of SAC in the pre-Hispanic period, we compared current and archaeological pre-Hispanic SAC phalanges from Peru, Bolivia and Argentina.

Material and methods

Modern samples

The modern dataset includes measurements we collected and measurements taken at the comparative anatomy collection of the Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), France, the museo de Historia Natural de San Rafael, Argentina and the collections of the Cátedra de Anatomía Comparada, Universidad Nacional de Salta, Argentina (Mengoni Goñalons and Elkin, 2021) (Annexe 1). We measured first fore and hind phalanges from 19 modern adult camelids from four species from the Central and Southern-Central Andes and from the MNHN zoological garden (captive specimens) France (Tableau 2).

	Origin				
	Argentina	Bolivia	Patagonia	Peru	Unknown
Guanaco (<i>Lama guanicoe</i>)					
Fore	5	-	3	1	5
northern form (<i>L.g. cacsilensis</i>)	2	-	-	1	-
southern form (<i>L.g. guanicoe</i>)	1	-	3	-	-
unknown subspecies	2	-	-	-	5
Hind	5	-	3	1	6
northern form (<i>L.g. cacsilensis</i>)	2	-	-	1	-
southern form (<i>L.g. guanicoe</i>)	1	-	3	-	-
unknown subspecies	2	-	-	-	6
Unknown anatomical part	-	-	-	1	-
northern form (<i>L.g. cacsilensis</i>)	-	-	-	1	-
Llama (<i>Lama glama</i>)					
Fore	17	6	-	-	3
Hind	17	4	-	-	5
Unknown anatomical phalanges	7	-	-	-	-
Vicuña (<i>Vicugna vicugna</i>)					
Fore	3	1	-	5	2
northern form (<i>V.v. mensalis</i>)	1	1	-	5	-
southern form (<i>V.v. vicugna</i>)	1	-	-	-	-
unknown subspecies	1	-	-	-	2
Hind	2	1	-	4	2
northern form (<i>V.v. mensalis</i>)	-	1	-	4	-
southern form (<i>V.v. vicugna</i>)	1	-	-	-	-
unknown subspecies	1	-	-	-	2
Alpaca (<i>Vicuna pacos</i>)					
Fore	2	-	-	-	4
Hind	2	-	-	-	3

Tableau 2 : modern samples organized by native origins for fore and hind phalanges, “unknown” category corresponds to individuals without native origin known. The individuals from the mean first phalanges measurements of Peruvian domestic SAC from the modern corpus of Kent (1982) (n=8 *Lama glama* and n= 26 *Vicugna pacos*) are not added to this table count.

We also measured 2 fore and 2 hind first phalanges from one *Lama guanicoe cacsilensis* specimen; one fore phalange from one alpaca specimen from captivity and 35 fore and hind phalanges from 32 *Lama glama* from 4 different herds (*Cieneguillas*, *Angela*, *Rio Salado* and *Demetria*) in the Argentine *puna*. The three llamas from *Cieneguillas* have fulfilled different functions: “Cieneguillas_1” and “Cieneguillas_3” were used for transporting goods and fiber production, respectively, while, “Cieneguillas_2” was used for the both purposes. Additionally, 62 fore and 64 hind phalange measurements from 28 individuals of the four species from Central and Southern-Central Andes have been collected from the literature (Izeta et al., 2009; Gasco and Marsh, 2015; Mondini and Muñoz, 2017) (Tableau 2). Finally, we also used the available mean first phalanges measurements of Peruvian domestic SAC from the modern corpus used by Kent (1982) composed of 8 *Lama glama* and 26 *Vicugna pacos*.

Selection and origin of archeological specimens

We collected and gathered from the literature phalanx measurements from eight archaeological sites across regions covering the three domestication centers (Figure 7). For Peruvian archaeological contexts, measurements come from one cave site located in the *puna* of Junín at 4250 masl, three Moche culture sites (AD 100–800) and one Lambayeque-Sicán culture site (AD 800–1350) located on the northern coast (Figure 7). Four phalanges from the high elevation cave site of Pachamachay date to phase 5 (1500 BC) (Kent, 1982), while phalanges from the Moche culture come from domestic and funerary contexts at the Huacas de Moche complex (n = 37; Vásquez and Tham, 2009; Vásquez et al., 2020), Cerro Chepén (n = 22; Vásquez and Tham, 2009) and El Brujo complex graves (n = 6 fore; (Goepfert, 2011). Phalanges from the Lambayeque-Sicán culture from the Huaca Amarilla (n = 5 fore) in the Sechura Desert (Goepfert et al., 2018). The Bolivian archaeological individuals come from domestic contexts dated AD 300 to 450 at Khonkho Wankane (n = 3), a ceremonial center located on southern Lake Titicaca at 3835 masl (Gasco and Marsh, 2015). Other samples (n = 2) come from phase 4 of the Formative Period Chiripa complex located on the southern shore of Lake Titicaca (Browman, 1980) and date to 100 BC (Kent, 1982). Finally, the Argentinian specimens come from at Alero Deodoro Roca (n = 23), a rockshelter located at 1000 masl in the mountainous region of the *Sierras Pampeanas Australes* of the Gran Chaco dated between 4500-1900 BP (Costa and Izeta, 2016). The raw data and archaeological details are available in (Annexe 2).

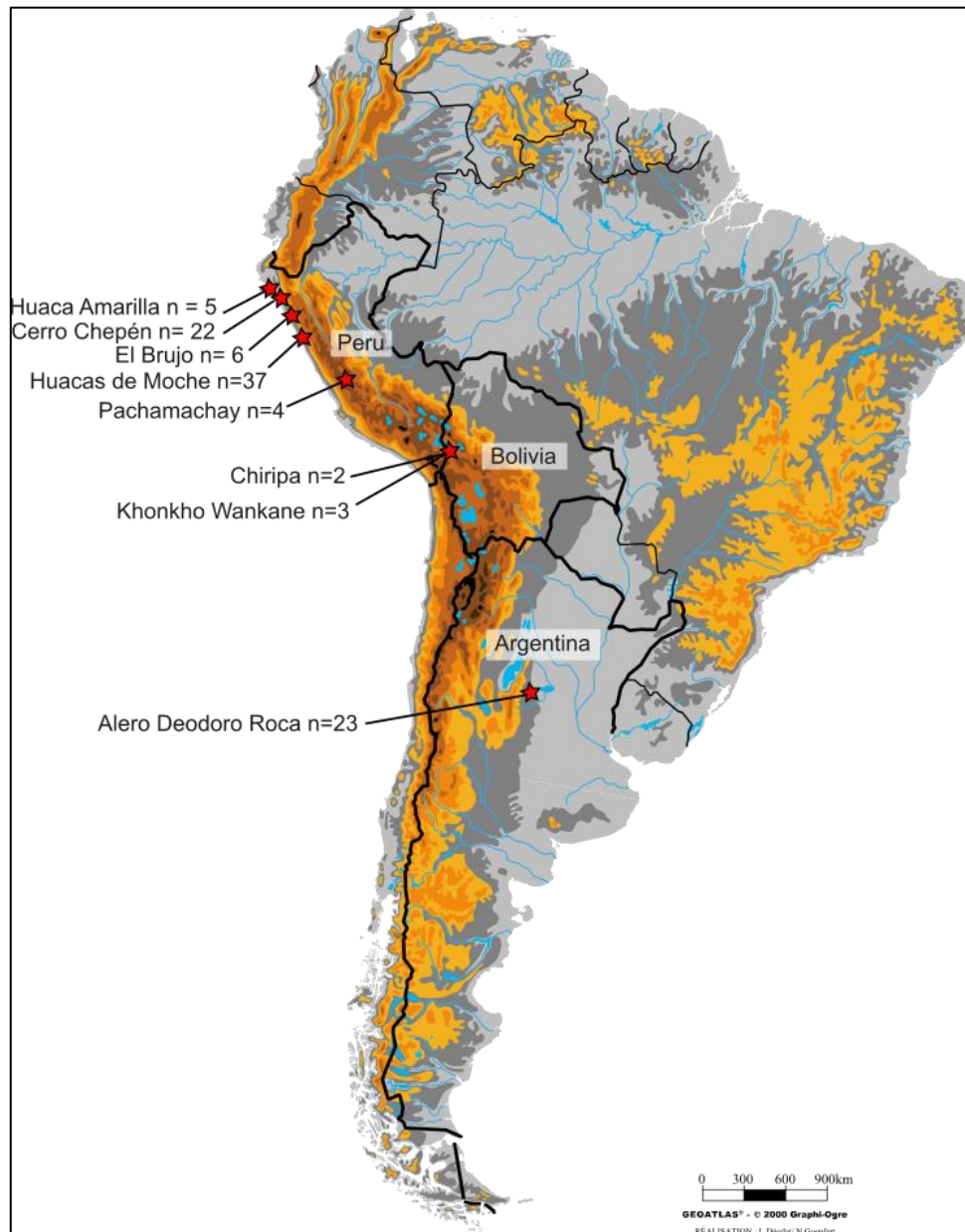


Figure 7 : localization of archaeological sites associated with the number of phalange measurements used in the present study. One phalange is corresponding to one individual (map modified from Dufour and Goepfert (2020)).

Linear measurements

Five linear measurements (Variables 1 to 5) on both fore and hind first phalanges (Figure 8); (see Annexe 3) for measurements details and Gasco et al. 2014) were taken following Duerst (1926), Kent (1982) and Von den Driesch (1976). Measurements were collected to the nearest 0.01 mm with a Mitutoyo Absolute (IP 67) digital caliper. Each linear measurement was done three times on three different days to obtain a mean value reducing measurement error. In case of a complete skeleton or limbs, an average value was calculated for the four fore or hind phalanges. To make comparison

possible, we considered published data obtained in similar conditions (or reproduced them when all the raw data were available).

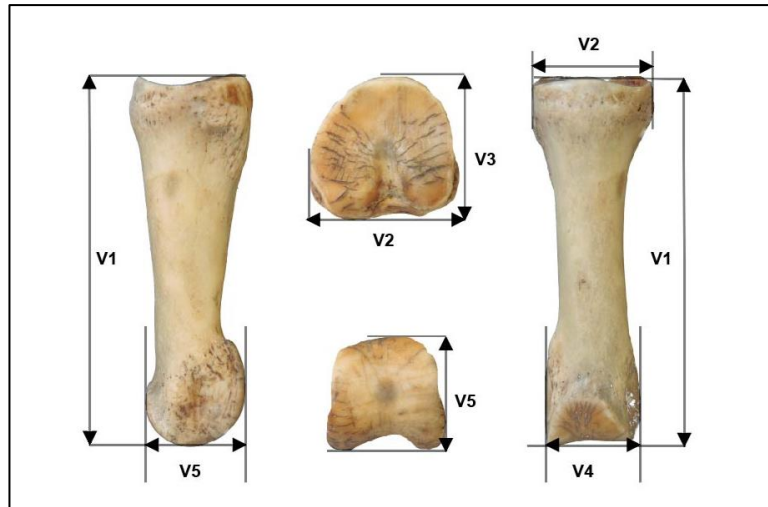


Figure 8 : illustration of the five linear measurements from both fore and hind first phalanges of a *Lama glama*.

Statistical analysis

To test the differences among the four species of SAC while taking into account the differences between hind and fore phalanges, we used a factorial Multivariate Analysis of Variance (MANOVA) applied to the five variables measured on the modern specimens.

We then assessed the accuracy of the anatomic and taxonomic classifications of phalanges using the five variables using a machine learning approach based on the k-Nearest Neighbors algorithm (k-NN; Ripley, 1996). This approach allowed us to classify an individual within a group based on its similarity to the group using k nearest data points. We used $k = 1$ for the anatomical position and $k = 3$ for the taxonomic status because of the exploration of four different species. For 11 archaeological specimens, the anatomical position was known because the skeletons were found articulated during excavation and their anatomical position was tested (Annexe 4). Afterwards, depending on the classification rate results, the k-NN method was applied to archaeological phalanges in order to predict their anatomic and taxonomic status at the species level.

The univariate size of the phalanx was computed as the average of the five variables per specimen. The size variation among modern and archaeological samples was displayed with a box plot and their differences tested with an analysis of variance (ANOVA). The sample size of Huacas de Moche and Alero Deodoro Roca sites ($n > 10$ individuals) allowed a clustering approach using finite Gaussian

mixture models (mclust) to explore the structure of the phalange size variation and to identify the occurrence of several size groups within the archaeological samples.

To visualize and synthesize the patterns of differentiation among the modern and archaeological samples we used a Principal component analysis (PCA) and a dendrogram computed with the neighbor-joining algorithm performed on euclidean distances. Both PCA and the neighbor joining tree were performed on a mean of the 5 variables for each modern and archaeological sample.

All analyses were performed with R software version 1.2.5033 (R Core Team (2019)) and the statistical packages (R Core Team (2019), class (Venables and Ripley, 2002), MASS (Venables and Ripley, 2002), mclust (Scrucca et al., 2016) and ape (Paradis and Schliep, 2019) with the graphical display with ggplot2 (Wickham, 2016).

Results

1. *Taxonomic and anatomic resolution in first phalange morphometrics*

We find significant differences between fore and hind modern phalanges ($p < 0.0001$) and SAC taxa ($p < 0.0001$), but no interaction between anatomic (hind and fore) and taxonomic groups (species) in the data set ($p = 0.17$), suggesting that anatomical differentiation between hind and fore is shared among the four species of SAC and does not interfere with their taxonomic differentiation. The k-NN results on the modern fore and hind phalanges find a correct anatomical attribution with 63.16 % accuracy (see supplementary data 4 for anatomical test predictions on the 11 archaeological phalanges). The anatomical status of these phalanges was already known because of their archaeological context, as the whole skeleton or the end of the leg (metapodials and phalanges) was articulated.

When both fore and hind phalanges are analyzed together using the k-NN algorithm, correct species classification is 57.66 %, when using just the hind phalanges it is 60.38% and 64.91% when only the fore phalanges, suggesting that the taxonomic signal for accurate identification of isolated SAC phalanges is weak and could lead to high probability of misidentification.

2. *Morphometric variation in modern and archaeological SAC fore phalanges*

We found non-overlapping size differences in wild taxa, i.e. between the small vicuña and the large guanaco, but a size continuum for the domestic taxa (Figure 9). This continuum can be divided into: a small size group comprised of alpacas with unknown origin, an intermediate sized group which

includes alpacas from Argentina and llamas from Bolivia and Argentina and a large size group which includes llamas from Argentina (Figure 9).

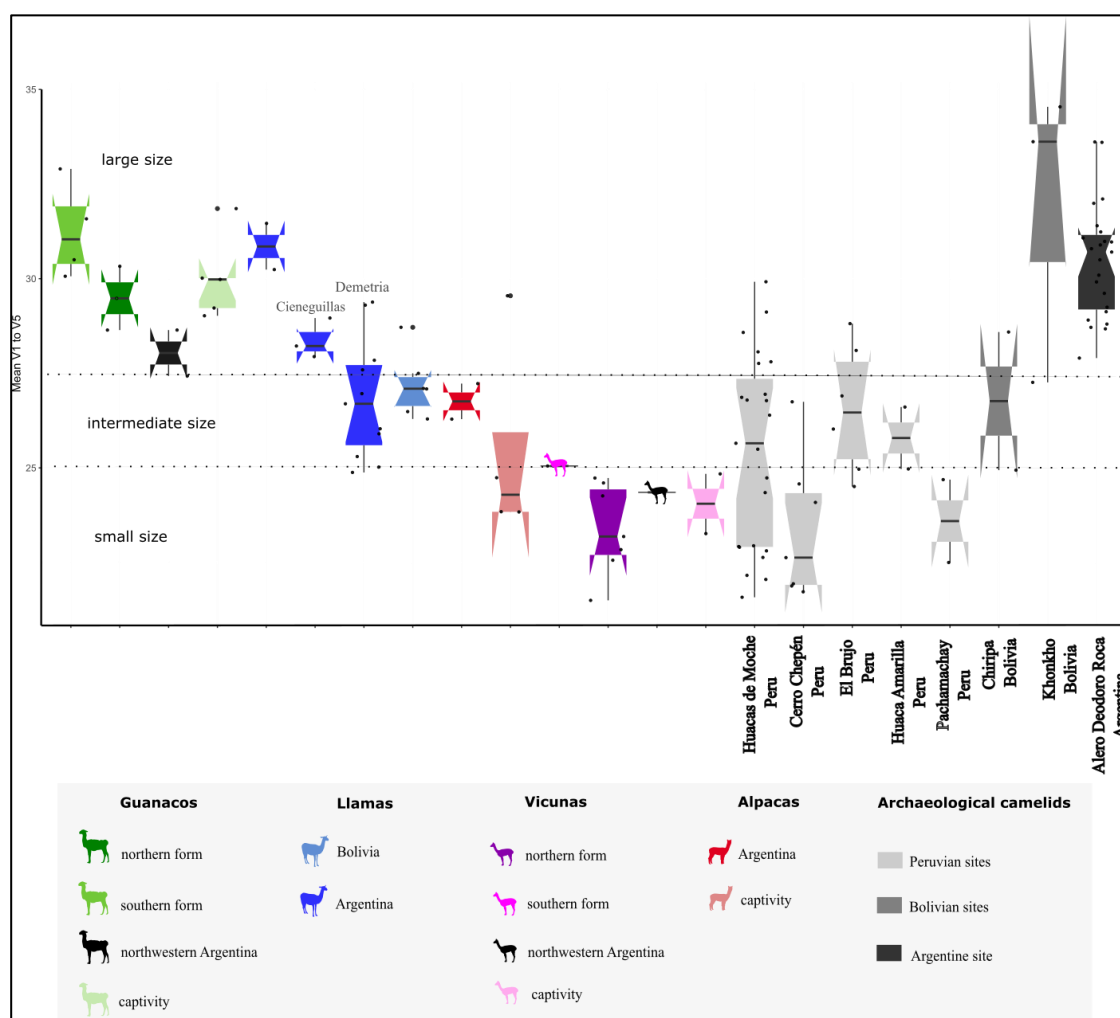


Figure 9 : box plot displaying size variation in modern (colour gradient) and archaeological (grey gradient) fore phalanges of South American camelids using the mean of five linear measurements.

Eigenvector output from PCA performed on the five measurements shows that, on PC1 representing 96.00% of the total variance, the great length of the first phalange (V1) explains half of the variation (50.57%), while the four other measurements contribute between 15.34% and 10.23%. When looking at the pattern of similarity and dissimilarity in modern SAC with the NJ algorithm (Figure 4) the guanaco and vicuña are at two extremes of the variation range while the domestic taxa vary along these two extremes and split in three morphogroups: (1) the vicuña/alpaca group which includes the alpacas from Peru and the MNHN zoological garden, (2) the intermediate group which includes both llamas

from Bolivia and Argentina and a single alpaca from Argentina, and (3) the guanaco/llama group which includes llamas from Argentina and Peru.

A latitudinal gradient of size can be observed among the wild SAC (Figure 9 et 10) with the largest subspecies (*Lama guanicoe guanicoe* and *Vicugna vicugna vicugna*) in the South and the smallest (*L. guanicoe cacsilensis* and *V. vicugna mensalis*) in the North. Fore phalanges of archaeological SAC spread across this gradient in three morphogroups: a small, an intermediate and a large (Figure 9 et 10). The finite Gaussian mixture model identifies only the large guanaco/llama size group at Alero Deodoro Roca (Figure 9) while all three groups are present at Huaca de Moche, including small vicuña/alpaca size, intermediate alpaca and llama size and large guanaco/llama size animals (Figure 9). At Cerro Chépen and Pachamachay the fore phalanges fall within the small vicuña/alpaca morphogroup. The El Brujo, Huaca Amarilla and Chiripa fore phalanges fall within the intermediate llama/alpaca size group, while the Khonkho and Alero Deodoro Roca specimens are within the large guanaco/llama group (Figure 9).

We find significant size differences among groups of modern and archaeological SAC fore phalanges (ANOVA: mean square = 36.90, $F = 10.4$, $p = 2e-16$; Fig.3). When looking at the similarity and dissimilarity relationships among modern and archaeological means (Figure 10), we observe that Huaca de Moche small group, Cerro Chépen and Pachamachay fore phalanges are related but distant to the Northern form of vicuña. Among the more intermediate archaeological fore phalanges morphotypes, Huaca Amarilla are more closely related to the Alpaca/Vicuña morphogroup while Huacas de Moche large group, Chiripa and El Brujo are more related to the Argentinian alpaca and small llama morphogroup. Finally, Khonkho and Alero Deodoro Roca are more closely related to the large Southern Guanaco and Argentinian and Peruvian llama morphogroup with Alero Deodoro Roca being closer to large llama and captive guanaco while Khonkho is more closely related to the large Southern Guanaco.

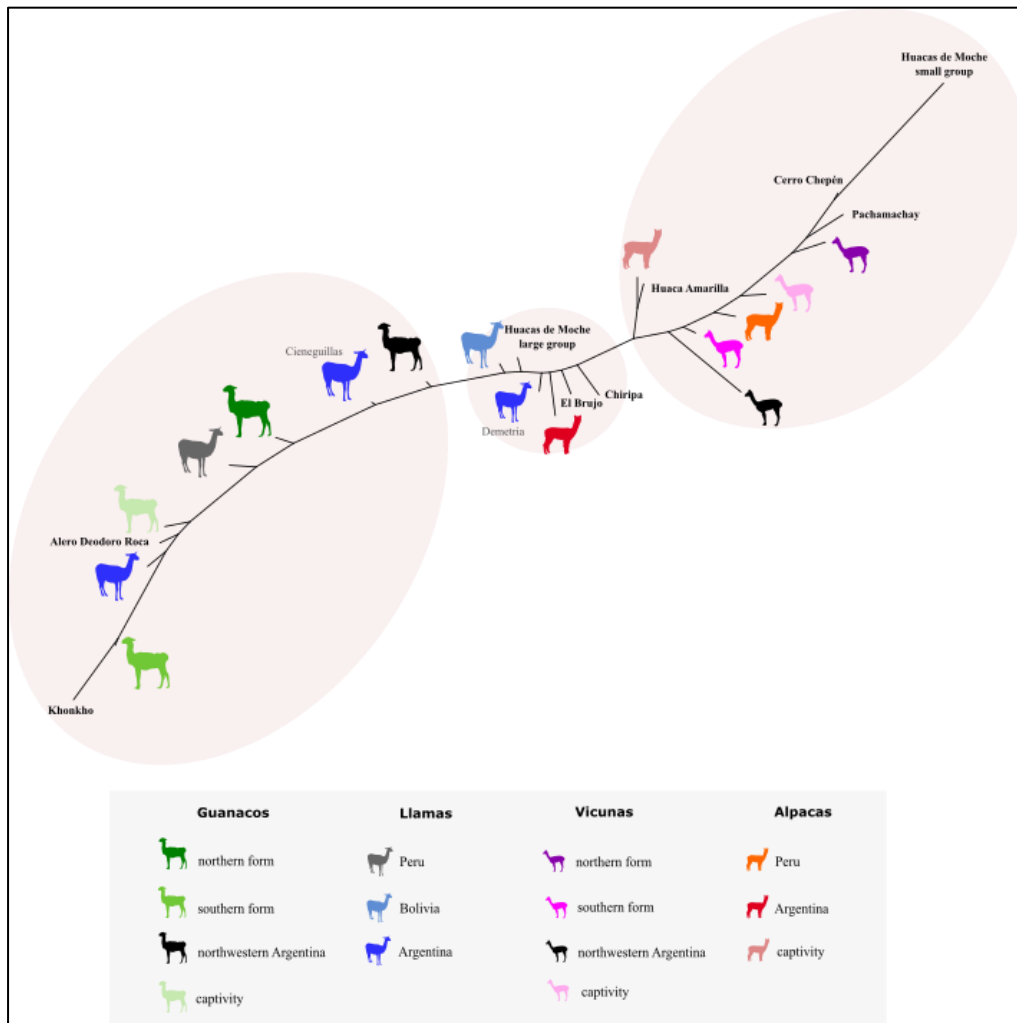


Figure 10 : dendrogram displaying relationship of morphometric similarities and dissimilarities in fore first phalange among modern and archaeological SAC using a neighbor joining algorithm on Euclidian distance between mean groups' measurements.

Discussion

Current SAC diversity

Machine learning approach found greater taxonomic resolution in fore phalanges suggesting that when possible fore phalanges should be preferred for the investigation of past SAC's diversity. The approach has provided some valuable insights into the modern diversity as well with significant differences in wild SAC, supporting observations of a latitudinal size gradient between subspecies of the same genus (Wheeler, 1995; Yacobaccio, 2006; Izeta et al., 2009 Yacobaccio et al., 1998; Mengoni Goñalons and Yacobaccio, 2006; Izeta, 2004; Mengoni Goñalons, 2008; Gasco, 2014). This geographical size range can be linked to the Bergmann's rule (Bergmann, 1848) as it is currently suggested for

modern guanacos, where individuals from colder environments in the South are larger (González et al., 2006; L'Heureux, 2008).

Besides the straightforward discrimination of wild SAC, our study confirms that the distinction between wild and domestic forms of the same genus and between alpacas and llamas is far more challenging. One of the main reasons is the limited sample size, especially for alpacas and *L.g. cacsilensis*, preventing full documentation of their morphometric variation (Kent, 1982). Combining Kent and the present dataset would greatly improve the overall description of modern SAC diversity in general and the representation of llamas and alpacas from Peru in particular. However, only mean measurement data produced by Kent (1982) are available while the raw data are lost for future osteological studies. But regardless of the size of the modern dataset, SAC diversity has drastically decreased since the Spanish conquest, as evidenced by the present study and by pre-conquest alpaca and llama varieties at the site of El Yaral (Wheeler et al., 1995). This loss of diversity has been driven by a genetic bottleneck (Fan et al., 2020) produced by the massive extermination of domestic herds during the Spanish conquest, estimated to be as much as 90% (Wheeler et al., 1995; Flores Ochoa, 1982). Pre-Hispanic events might have also contributed to this diversity loss as well. A study conducted on the mitochondrial genomes of the four modern SAC and archaeological camelids from Northern Chile (sites of Tulán 54 and 58, 3500-2400 BP) reveals that an ancient vicuña genetic variation was lost during the Early Formative Period and suggests a domestication model based on an ancient guanaco population which is currently extinct (Díaz-Maroto et al., 2020). Moreover, cross-species hybridization and its consequences before and after the Spanish conquest add complexity to the species identification. The existence of hybrid specimens between the domestic species and possibly between wild and domestic SAC could explain the occurrence of the intermediate morphogroup of llama/alpaca like size we found. Crossbreeding between domestic and wild species produces fertile offspring and has been undertaken for economic purposes. The "*pacovicuña*", a hybrid between the vicuña and the alpaca has been undertaken, supposedly to improve alpaca fiber quality (Wheeler, 2012). Crossbreeding between wild and domestic species are also mentioned in written sources from 1555 (see Murra (1978)), describing the annual release and return to the wild of llamas as offerings to the gods. Such crossbreeding occurring in the wild happened more recently. In 1940, a population of guanacos and llama hybrids is described as living in the wild in the Province of Cordoba in Argentina (Wheeler, 2012). Mitochondrial and nuclear DNA reveal extensive post Spanish conquest hybridization for 40% of current llamas and for 80% of current alpacas (Kadwell et al., 2001) and may exceed 90% in alpacas, threatening the conservation the original alpaca genome (Wheeler, 2012). More recent phylogenomic studies have found admixture in 36% in alpacas and 5% for llamas (Fan et al., 2020).

Past SAC diversity

The phenotypic gap between modern and archaeological camelids makes the documentation of pre-Hispanic SAC diversity based on modern comparative samples very challenging. However, a range of morphological diversity in pre-Hispanic SAC has been observed here, including smaller Northern archaeological specimens (Peru) compared to larger Southern ones (Argentina) or the occurrence of vicuña-sized camelids on the Peruvian coast. Domestic SAC are reported since the Early Horizon in Peruvian north coast sites (Szpak et al., 2016), although they are now totally absent from the region, suggesting that current geographic distribution cannot be used directly to predict their presence or absence in Andean ecozones during the past. Consequently, we can consider that the vicuña size morphogroup is either now extinct or has not been covered by our modern comparative material, as reported in several studies from different periods and locations in the Andes (Wheeler et al., 1995; Casey et al., 2018; Fan et al., 2020; Díaz-Maroto et al., 2021). Nevertheless, the presence of vicuñas on the Northern Peruvian coast is questionable since their habitat is currently restricted to the higher altitudes of the Andes (Franklin, 1983) and it is virtually impossible that it could find suitable habitats on the coast. It is also unlikely that large numbers of complete hunted vicuña corpses were brought to the lowlands. If vicuña meat was consumed, *charqui* (dry meat) might have been the preferred way to bring it from the highlands. The only previous evidence of vicuña like at lower altitude corresponds to the extinct species *Lama vicugna gracilis* found in late Pleistocene and early Holocene deposits in the Patagonia and Eastern Pampean region of Argentina and Uruguay, Argentine and Chilean Patagonia and even on the Northern coast of Chile in Calama (Cajal et al., 2010). Last genetic studies with aDNA (Mitochondrial DNA) realized on this species had rather underlined its assignment to the vicuña (*Vicuña vicuña*) in 2009 by Weinstock et al., when another study published in 2016 by Metcalf et al., assigned specimens of this species to a species distinct from the vicuña. While these two studies used older archaeological material and corresponding to different geographical areas they also highlight the loss of diversity of a vicuña like taxon living at lower latitudes. Moreover, the two size groups identified at Huacas de Moche suggest that both llamas and alpacas were present here. This is congruent with isotopic studies indicating that some of the individuals for which phalanges have been measured were raised on the lowlands (Vásquez et al., 2020). This has already been suggested for this site (Dufour et al., 2014) and at El Brujo (Santana-Sagredo et al., 2020), although the SAC remains were not assigned to a specific species. The permanent domestic herds in the lowlands, therefore, were likely composed of both domestic species, despite previous reluctance to accept the presence of alpacas outside the highlands (Topic et al., 1987). The most likely hypothesis would be the presence of a vicuña size domestic taxon. The specific functions of each domestic species need to be further explored taking

into account the diversity of political, domestic, ceremonial and funeral contexts that could have driven the choices of the Mochica and the Lambayeque-Sicán.

Furthermore, the occurrence of intermediate sized SAC in Huacas de Moche, El Brujo, Huaca Amarilla, Chiripa, Khonkho and Alero Deodoro de Roca falling in the range of intermediate modern llama/alpaca size could suggest the occurrence of hybrids. Evidence of crossbreeding practices predating the Spanish conquest has recently been evidenced in three Early Formative specimens from Tulán (3400-2300 BP) in Chile (Díaz-Maroto et al., 2021). The occurrence of intermediate size animals is very important especially for the north coast of Peru where we are facing the complete lack of a local comparative anatomical material because no SAC are found in the area today. The identification of the Mochica SAC from Huacas de Moche site specimens is very challenging. Alpaca and llama phalanges were previously identified in previous reports (Vásquez and Tham, 2009; Vásquez et al., 2020). According to our results it is not possible to determine the species of the Huacas de Moche intermediate group at species level, because it totally overlaps the two modern domestic species morphometrics. Consequently, as previously stated, the question of hybridization should be investigated as a possible cause for the intermediate size archaeological specimens from various origins and predating the Spanish conquest.

Finally, the large guanaco/llama group includes both guanacos, llamas from Argentina and Peru and the largest archaeological specimens from Khonkho and Alero Deodoro de Roca also underline the specificity of the past diversity. At Khonkho, Bolivia, we recorded phalanx measurements exceeding those in our modern dataset. The largest phalanges of this corpus were previously identified as castrated male llamas (Gasco and Marsh, 2015). Early castration produces exceptionally large animals, and these taller, stronger and more docile camelids are often selected for caravan use above individuals breed for meat or wool (Browman, 1990; Tomka, 1992; Nielsen, 2000; Gasco and Marsh, 2015). Our results support this hypothesis because the taller modern llama from Cieneguillas, (Cieneguillas 1) was used for the transport of goods. The presence of tall camelids in the large guanaco/llama group from Huacas de Moche and El Brujo should be further investigated because they are larger than the mean values of modern Peruvian llamas included in our sample. The occurrence of guanaco size specimens also admits discussion of llama domestication in Córdoba's highland territory in Argentina. Previous analysis of the Alero Deodora Roca materials showed the presence of three different size groups of guanacos (Costa and Izeta, 2016), while our results show that the Alero Deodora Roca samples overlap in size with the large Southern guanaco subspecies and the large Argentine llamas and we detected the presence of only one taxa with the finite Gaussian mixture model. These results raising the possibility of ongoing domestication (or the introduction of llamas in

the region) during the late Holocene (3000-3600 BP). Although llamas are not found in the region today region (Diaz et al., 1987; Rosacher, 1992, 2004; Geisa, 2012) ethnohistorical descriptions, rock art and pottery representation (Costa and Izeta, 2016) support their previous existence.

Conclusion

The analysis of first phalanx linear measurements using machine learning provide very accurate identification of wild SACs but has proven inefficient to accurately separate wild from domestic forms. It may therefore be prudent to keep species specific distinction at the level of large versus small forms (*Lama* vs. *Vicugna*) when all four SAC species are potentially present in the archaeological deposit. None the less, the approach does provide species specific identification for samples from sites or levels dated prior to the beginning of domestication. This approach remains an inexpensive method available to zooarcheologists to document past SAC diversity. It is important to continue to improve this kind of classical zooarchaeological analysis, conducting studies with available open access data and reference tools for determination of present and past SAC diversities. We also recommend the development of new taxonomic markers either on other anatomical parts of the appendicular skeleton or new osteometric tools such as three-dimensional (3D) geometric morphometric analysis which will allow more precise quantification and independent shape and size determination. As it is necessary to support comparative studies of the same archaeological individuals utilizing both morphometric and paleogenetic analyses in order to associate morphotype and taxonomic identification of SAC specimens.

Acknowledgements:

We want to thank Joséphine Lesur (UMR 7209, MNHN, France) for access to the comparative anatomy collection of South American Camelids from the Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN, France). We appreciate the suggestions and recommendations of Jonathan Kent (DSABS, MSUD, USA) and Erik Marsh (ICB, CONICET, Argentina) which were so helpful for this paper. This study benefited from the financial support of the ANR CAMELANDES (ANR-15-CE27-0002-01) supervised by Nicolas Goeppfert and Elise Dufour.

References

- Adaro, L., and Benavente, A., 1990. « Identificación de patrones óseos de camélidos sudamericanos. » *Avances en Ciencias Veterinarias* 5 (2).
- Altamirano, E., 1987. « Desarrollo dentario de los camélidos sudamericanos ». (*Ene* 1987) no. 49 p. 9-16.

- Azémar, C., Dufour, E., Zazzo, A., Wheeler, J.C., Goepfert, N., Marie, A., Zirah, S., 2020. « Untangling the fibre ball: Proteomic characterization of South American camelid hair fibres by untargeted multivariate analysis and molecular networking ». *Journal of Proteomics*, 104040. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2020.104040>
- Balcarcel, A. M., Sánchez-Villagra, M. R., Segura, V., et Evin, A., 2021. « Singular patterns of skull shape and brain size change in the domestication of South American camelids ». *Journal of Mammalogy* 102 (1): 220-35. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyaa135>.
- Bollongino, R., and Vigne, J.D., 2008. « Temperature Monitoring in Archaeological Animal Bone Samples in the Near East Arid Area, before, during and after Excavation ». *Journal of Archaeological Science* 35 (4): 873-81. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2007.06.023>.
- Bonavia, D., 2008. *The South American Camelids*. Traduit par Javier Flores Espinoza. Expanded, Corrected ed. edition. Los Angeles: The Cotsen Institute of Archaeology Press.
- Browman, D.L., 1980. «Tiwanaku Expansion and Altiplano Economic Pat-terns. Estudios Arqueológicos 5: 107-120. 1 984 Tiwanaku: Development of Interzonal Trade and Economic Expansion in the Altiplano ». *Social and Economic Organization in the Prehispanic Andes*, edited by David L. Browman, Richard L. Burger, and Mario A. Rivera, 117-42.
- . 1990. *Nomads in a Changing World*. Naples: Istituto Universitario Orientale.
- Cajal, J., Tonni, E.P., and V., Tartarini. 2010. « The extinction of some South American camelids: the case of Lama (Vicugna) gracilis ». *Mastozoología Neotropical* 17 (1): 129-34.
- Capriles, J. M., Tripcevich, N., 2016. *The Archaeology of Andean Pastoralism*. UNM Press.
- Cartajena, I., Núñez, L., Grosjean, M., 2007. « Camelid domestication on the western slope of the Puna de Atacama, Northern Chile ». *anthropozoologica* 42 (2): 155–173.
- Cartajena, I., 2009. Explorando la variabilidad morfométrica del conjunto de camélidos pequeños durante el arcaico tardío y el formativo temprano en quebrada tulán, norte de Chile. *Revista Del Museo De Antropología* 2:199–214.
- Claude, J., 2013. « Log-shape ratios, Procrustes superimposition, elliptic Fourier analysis: Three worked examples in R ». *Hystrix* 24 (janvier): 94-102. <https://doi.org/10.4404/hystrix-24.1-6316>.
- Costa, T., and Izeta, A., 2016. « Morphometric Analysis of Camelid Remains from the Alero Deodoro Roca (ADR) Site (Córdoba, Argentina). An Attempt to Characterise Body-Size Variability in Sierras Pampeanas Australes Region: Morphometric Analysis of Camelid Remains from the Alero Deodoro Roca ». *International Journal of Osteoarchaeology* 27 (octobre). <https://doi.org/10.1002/oa.2570>.
- Casey, C. S., Orozco-terWengel, P., Yaya, K., Kadwell, M., Fernández, M., Marín, J. C., Rosadio, R., et al. 2018. « Comparing Genetic Diversity and Demographic History in Co-Distributed Wild South American Camelids ». *Heredity* 121 (4): 387-400. <https://doi.org/10.1038/s41437-018-0120-z>.
- Díaz S., Bonnin, M., Laguens, A.G., Prieto, M.R., 1987. Estrategias de explotación de los recursos naturales y procesos de cambio de la vegetación en la cuenca del río Copacabana (Dpto. Ischilín, Pcia. Córdoba, Argentina). *Publicaciones del Instituto de Antropología*, XLV (1). Nueva Época, 1987(1985):67-131, Córdoba, Argentina.
- Díaz-Maroto, P. F., Hansen, A.J., Rey-Iglesia, A., 2019. « The first complete mitochondrial genome of an ancient South American vicuña, Vicugna vicugna, from Tulán-54 (3200–2400 B.P. Northern Chile) ». *Mitochondrial DNA Part B* 4 (1): 340-41. <https://doi.org/10.1080/23802359.2018.1544046>.
- Díaz-Maroto, P.F., Rey-Iglesia, A., Cartajena, I., Núñez, L., Westbury, M., Varas, V., Moraga, M., et al. 2020. « Ancient DNA Reveals the Lost Domestication History of South American Camelids in Northern Chile

- and Across the Andes ». *BioRxiv*, octubre, 2020.10.16.337428. <https://doi.org/10.1101/2020.10.16.337428>.
- Duerst, J.U., 1926. « Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säuget. » *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, 125–530.
- Dufour, E., and Goepfert, N., 2020. « Past Andean Pastoralism: A Reconsidered Diversity. Introduction to the Special Issue ». *Environmental Archaeology* 25 (3): 257–61. <https://doi.org/10.1080/14614103.2019.1619981>.
- Dufour, E., Goepfert, N., Belkys, G.L., Chauchat, C., Jordán, R.F., et Vásquez, S.S., 2014. « Pastoralism in Northern Peru during Pre-Hispanic Times: Insights from the Mochica Period (100–800 AD) Based on Stable Isotopic Analysis of Domestic Camelids ». *PLOS ONE* 9 (1): e87559. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087559>.
- Elkin, D., 1996. «Arqueozoología de Quebrada Seca 3: indicadores de subsistencia temprana, en la Puna meridional argentina». *Unpublished doctoral thesis, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires*.
- Fan, R., Gu, Z., Guang, X., Marín, J.C., Varas, V., González, B.A., Wheeler, J.C., Hu, Y., Li, E., Sun, X., Yang, X., Zhang, C., Gao, W., He, J., Munch, K., Corbett-Detig, R., Barbato, M., Pan, S., Zhan, X., Bruford, M.W., Dong, C., 2020. « Genomic Analysis of the Domestication and Post-Spanish Conquest Evolution of the Llama and Alpaca ». *Genome Biology* 21 (1): 159. <https://doi.org/10.1186/s13059-020-02080-6>.
- Flores Ochoa, J.A., 1982. « Causas que originaron la actual distribución espacial de las alpacas y llamas in El Hombre y su Ambiente en los Andes Centrales. (Causes à l'origine de la distribution spatiale actuelle des alpagas et des llamas) ». *Senri Ethnological Studies Osaka*, n° 10: 63–92.
- Flores Ochoa, J.A., MacQuarrie, K., Pérez, J. P., 1994. *Oro de los Andes: Las llamas, alpacas, vicuñas y guanacos de Sudamérica*. Barcelona: Jordi Blassi.
- Franklin, W.L., 1983. « Contrasting socioecologies of South America's wild camelids: the vicuña and the guanaco ». *Advances in the study of mammalian behavior* 7: 573–629.
- Gasco, A.V., Marsh, E.J., 2015. « Hunting, Herding, and Caravanning: Osteometric Identifications of Camelid Morphotypes at Khonkho Wankane, Bolivia: Hunting, Herding, and Caravanning ». *International Journal of Osteoarchaeology* 25 (5): 676–89. <https://doi.org/10.1002/oa.2331>.
- Gasco, A.V., 2014. « Familia Camelidae: variabilidad métrica actual y gradiente de tamaño corporal ». *Arqueología de Ambiente de Altura de Mendoza y San Juan (Argentina)*, 109–161.
- Gasco, A.V., Marsh, E.J., Kent, J., 2014. « Clarificando variables osteométricas para la primera falange de camélidos sudamericanos ». *Intersecciones en antropología* 15 (1): 131–138.
- Geisa, M., 2012. « Determinación de la dieta de guanaco (Lama guanicoe) en estación seca y húmeda de la zona centro del Corredor Biogeográfico del Chaco Árido, Córdoba ». *Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Ciencias exactas, físicas y naturales, Córdoba, Argentina. Tesis de licenciatura no publicada 2012*.
- Goepfert, N., 2011. *Frayer La Route d'un Monde Inversé: Sacrifice et Offrandes Animales Dans La Culture Mochica(100–800 Apr. J.C.), Côte Nord Du Pérou*. British Archaeological Reports International Series 2278. Paris Monographs in American Archaeology 28. Oxford: British Archaeological Reports.
- Goepfert, N., Belkys, G.L., Vásquez, S.V., 2018. *La presencia Lambayeque/Sicán en el desierto de Sechura (extremo norte del Perú): primeros resultados de las excavaciones en Huaca Amarilla*.
- González, B.A., Palma, R.E., Zapata, B., and Marín, J.C., 2006. « Taxonomic and Biogeographical Status of Guanaco Lama Guanicoe (Artiodactyla, Camelidae) ». *Mammal Review* 36 (2): 157–78. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2006.00084.x>.

- Grant, J., 2010. « Aportes de distintas técnicas osteométricas para la identificación interespecífica de camélidos sudamericanos ». *Zooarqueología a Principios del siglo XXI: Aportes, metodologías y casos de estudio*, 17–28.
- Hastorf, C.A., 2008. « The Formative Period in the Titicaca Basin ». In *The Handbook of South American Archaeology*, edité par Helaine Silverman et William H. Isbell, 545–61. New York, NY: Springer. https://doi.org/10.1007/978-0-387-74907-5_28.
- Hesse, B., 1982. « Archaeological evidence for camelid exploitation in the Chilean Andes ». *Säugetierkundliche Mitteilungen* 30 (3): 201–211.
- Izeta, A., Otaola, C., Gasco, A.V., 2009. « Osteometría de falanges proximales de camélidos sudamericanos modernos. Variabilidad, estándares métricos y su importancia como conjunto comparativo para la interpretación de restos hallados en contextos arqueológicos ». *Revista del Museo de Antropología* 2 (1): 169–180.
- Izeta, A., 2004. « Zooarqueología del Sur de los Valles Calchaquís: Estudio de conjuntos faunísticos del Periodo Formativo ». PhD Thesis, Universidad Nacional de La Plata.
- Kadwell, M., Fernandez, M., Stanley, H. F., Baldi, R., Wheeler, J. C., Rosadio, R., Bruford, M. W., 2001. « Genetic analysis reveals the wild ancestors of the llama and the alpaca. » *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268 (1485): 2575–84. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1774>.
- Kaufmann, C.A., L'Heureux, G.L., 2009. « El dimorfismo sexual en guanacos (*Lama guanicoe*). Una evaluación osteométrica de elementos poscraneales ». *Revista del Museo de Antropología* 2 (1): 181–198.
- 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.
- L'Heureux, G.L., 2007. « Morfometría de muestras óseas de *Lama guanicoe* procedentes de Patagonia. Un estudio arqueológico desde muestras paleontológicas ». Proyecto de Ingreso a Carrera de Investigador. Buenos Aires: CONICET.
- . 2008. *El estudio arqueológico del proceso coevolutivo entre las poblaciones humanas y las poblaciones de guanaco en patagonia meridional y norte de tierra del fuego [The archaeological study of the coevolutionary process between human and guanaco population in meridional Patagonia and northern of Tierra del Fuego]*. Brit Archaeol Rep Int, Series 1751. Oxford: Universidad Nacional de La Plata.
- . 2010. « Morfometría de camélidos sudamericanos modernos. La variabilidad morfológica y la diversidad taxonómica ». *Zooarqueología a principios del siglo XXI. Aportes teóricos, metodológicos y casos de estudio*, 39–49.
- López, G.E.J., 2003. « Pastoreo y caza de camélidos en el Temprano de la *Puna* de Salta: Datos osteométricos del sitio Matancillas 2 ». *Intersecciones en Antropología*, nº 4: 17–27.
- Marín, J.C., Spotorno, A.E., , and Wheeler, J.C., 2006. « Sistemática molecular y filogeografía de camélidos sudamericanos: Implicancias para su conservación y manejo ». *Investigacion, conservacion y manejo de vicuñas*, 85–100.
- Marín, J.C., Zapata, B., González, B.A., Bonacic, C., Wheeler, J.C., Casey, C., Bruford M.W, Palma, E., Poulin, E., Alliende, A., Spotorno, A. E., 2007. « Sistemática, taxonomía y domesticación de alpacas y llamas: nueva evidencia cromosómica y molecular ». *Revista chilena de historia natural* 80 (2): 121–40. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2007000200001>.
- Menegaz, A., Salemme, M., and Ortiz J.E., 1988. « Una propuesta de sistematización de los caracteres morfométricos de los metapodios y las falanges de camelidae ». *De procesos, contextos y otros huesos*, 53–64.

- Mengoni Goñalons, G.L., 2008. « Camelids in ancient Andean societies: A review of the zooarchaeological evidence ». *Quaternary International*, Contributions to Latin American Zooarchaeology in Honour of Oscar J. Polaco, Fryxell Award recipient for Interdisciplinary Research, 185 (1): 59-68. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2007.05.022>.
- Mengoni Goñalons, G.L., and Elkin, D.C., 2021. « Guanaco (Lama Guanicoe) Osteometric Data from an Individual from Northwest Argentina ». Dataset. *Open Context*. Open Context. <http://opencontext.org/projects/01860ee9-6fb6-4e71-8958-113fb852c850>.
- Mengoni Goñalons, G.L., and Yacobaccio, H.D., 2006. « The domestication of South American camelids ». In *Documenting Domestication—New Genetic and Archaeological Paradigms*, 228–244. University of California Press Berkeley-Los Angeles-London.
- Metcalf, J.L, Turney, C., Barnett, T., Martin, F., Bray, S.C., Vilstrup, J.T., Orlando, L., Salas-Gismondi, R., Loponte, D., Medina, M., De Nigris, M., Civalero, T., Fernandez, 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., and Cooper, A., 2016. Synergistic roles of climate warming and human occupation in Patagonian megafaunal extinctions during the Last Deglaciation. *Science Advances* 2 (6). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501682>.
- Miller, G., 1979. « An Introduction to the Ethnoarchaeology of the Andean Camelids (published dissertation) ». *Department of Anthropology, Berkeley: University of California*.
- Miller, G., Burger, R.L., 1995. « Our father the cayman, our dinner the llama: Animal utilization at Chavin de Huantar, Peru ». *American Antiquity*, 421–458.
- Mondini, M., and Muñoz, S., 2017. « Osteometrics of South-Central Andean Wild Camelids: New Standards ». In *Mondini M, Muñoz AS, Fernández PM, editors. Zooarchaeology in the neotropics: environmental diversity and human-animal interactions*, Cham: Springer, 177-88. https://doi.org/10.1007/978-3-319-57328-1_11.
- Moore, K. M., 1989. « Hunting and the origins of herding in Peru ». PhD Thesis, University of Michigan.
- . 2016. « Early domesticated camelids in the Andes ». *The archaeology of Andean pastoralism*, 17–38.
- Mosimann, J.E., 1970. « Size Allometry: Size and Shape Variables with Characterizations of the Lognormal and Generalized Gamma Distributions ». *Journal of the American Statistical Association* 65 (330): 930-45. <https://doi.org/10.2307/2284599>.
- Nielsen, A. E., 2000. « Andean Caravans: An Ethnoarchaeology ». The University of Arizona. <https://repository.arizona.edu/handle/10150/289098>.
- Otte, K. C., Venero, J. L., 1979. « Análisis de la craneometría diferencial entre la vicuña (Vicugna vicugna) y la alpaca (Lama guanicoe pacos) ». *Studies on neotropical fauna and environment* 14 (2-3): 125–152.
- Paradis, E., and Schliep, K., 2019. « ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R ». *Bioinformatics* 35 (3): 526-28. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>.
- Puig, S., 1988. « Craneología y craneometría de camélidos: diferenciación interespecífica y determinación de la edad ». *Xama* 1: 43–56.
- « R Core Team (2019). » s. d. Methodology Reference. European Environment Agency. Consulté le 25 mars 2020. <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/indicators/oxygen-consuming-substances-in-rivers/r-development-core-team-2006>.
- Reigadas, M.D.C., 2001. « Variabilidad y cambio cultural en el NOA desde los comienzos de la domesticación animal hasta la consolidación de las adaptaciones pastoriles ».
- Ripley, B.D., 1996. Pattern Recognition and Neural Networks. Cambridge university press.

- Rosacher, C.J., 1992. *Planificación Preliminar del Refugio de Vida Silvestre Monte de Las Barrancas. (Salinas Grandes)*. Informe a la Secretaría de Medio Ambiente de Córdoba. <http://www.secretariadeambiente.cba.gov.ar/PDF/Salinas%20Grandes%20de%20C%F3rdo%20ba.pdf>
- Rosacher, C.J., 2004. *Aspectos ambientales de las Salinas Grandes*. Informe para Áreas Naturales Protegidas, Provincia de Córdoba.
- Rostworowski de Diez Canseco, M., 1981. « Recursos naturales renovables y pesca, siglos XVI y XVII ». *Instituto de Estudios Peruanos, Lima*.
- Santana-Sagredo, F., Dufour, E., Goepfert, N., Zazzo, A., Franco Jordán, R., Vásquez, S.S., 2020. « New Bioarchaeological Evidence and Radiocarbon Dates from the Lambayeque/Sicán Culture Camelids from the El Brujo Complex (Northern Coast of Peru): Implications for Funerary and Herd Management Practices ». *Environmental Archaeology* 25 (3): 333-352. <https://doi.org/10.1080/14614103.2018.1556960>.
- Scrucca, L., Fop, M., Murphy, T.B., and Raftery, A.E., 2016. « Mclust 5: Clustering, Classification and Density Estimation Using Gaussian Finite Mixture Models ». *The R Journal* 8 (1): 289-317.
- Shimada, M., Shimada, I., 1985. « Prehistoric Llama Breeding and Herding on the North Coast of Peru ». *American Antiquity* 50 (1): 3-26. <https://doi.org/10.2307/280631>.
- Stahl, P.W., 1988. Prehistoric camelids in the lowlands of western Ecuador. *Journal of Archaeological Science*, 15:355-365.
- Stanley, H.F., Kadwell, M., Wheeler, J.C., 1994. « Molecular Evolution of the Family Camelidae: A Mitochondrial DNA Study ». *Proc. R. Soc. Lond. B* 256 (1345): 1-6. <https://doi.org/10.1098/rspb.1994.0041>.
- Szpak, P., Chicoine, D., Millaire, J.F., White, C.D., Parry, R., Longstaffe, F.J., 2016. « Early Horizon camelid management practices in the Nepeña Valley, north-central coast of Peru ». *Environmental Archaeology* 21 (3): 230-45. <https://doi.org/10.1179/1749631415Y.0000000002>.
- Szpak, P., Chicoine, D., Millaire, J.F., White, C.D., Longstaffe, F.J., 2014. « Small Scale Camelid Husbandry on the North Coast of Peru (Virú Valley): Insight from Stable Isotope Analysis ». *Journal of Anthropological Archaeology* 36 (décembre): 110-29. <https://doi.org/10.1016/j.jaa.2014.08.005>.
- Tomka, S. A., 1992. « Vicuñas and Llamas: Parallels in Behavioral Ecology and Implications for the Domestication of Andean Camelids ». *Human Ecology* 20 (4): 407-33. <https://doi.org/10.1007/BF00890428>.
- Thornton, E. K., Defrance, S.D., Krigbaum, J., Williams, P. R., 2011. « Isotopic Evidence for Middle Horizon to 16th Century Camelid Herding in the Osmore Valley, Peru ». *International Journal of Osteoarchaeology* 21 (5): 544-67. <https://doi.org/10.1002/oa.1157>.
- Topic, T.L., McGreevy, T.H., Topic, J.R., 1987. « A Comment on the Breeding and Herding of Llamas and Alpacas on the North Coast of Peru ». *American Antiquity* 52 (4): 832-35. <https://doi.org/10.2307/281392>.
- Vásquez, S.V.F., and Rosales Tham, T., 2009. « Osteometría y genética de los camélidos mochica, costa norte del Perú ». *Revista del Museo de Antropología*, décembre, 141-50. <https://doi.org/10.31048/1852.4826.v2.n1.5414>.
- Vásquez, S.V.F., Redondo, R., Rosales Tham, T., Dorado, G., Peiró, V., 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 (février): 102083. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2019.102083>.
- Venables, W. N., and Ripley, B. D., 2002. *Modern Applied Statistics with S*. 4^e éd. Statistics and Computing. New York: Springer-Verlag. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-21706-2>.

- Von den Driesch, A., 1976. *A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites: as developed by the Institut für Palaeoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin of the University of Munich*. Vol. 1. Peabody Museum Press.
- Weinstock, J., Shapiro, B., Prieto, A., Marín, J.C., González, B.A., Thomas, M., Gilbert, P., and 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): 1369-73. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.03.008>
- Westbury, M., Prost, S., Seelenfreund, A., Ramírez, J.M., Matisoo-Smith, E.A., Knapp, M., 2016. « First Complete Mitochondrial Genome Data from Ancient South American Camelids - The Mystery of the *Chilihueques* from Isla Mocha (Chile) ». *Scientific Reports* 6 (décembre): 38708. <https://doi.org/10.1038/srep38708>.
- Wheeler, J.C., 1982. « Aging llamas and alpacas by their teeth ». *Llama world* 1 (2): 12–17.
- . 1985. « De la chasse à l'élevage ». *Telarmachay. Chasseurs et pasteurs préhistoriques des Andes I. CNRS, Paris*, pp61–79.
- . 1996. « El estudio de restos momificados de alpacas y llamas precolombinas ». *Zoarqueología de camélidos. Perspectivas Teóricas y Metodológicas* 2: 91–101.
- Wheeler, J.C., Russel, A. J. F., Redden, H., 1995. « Llamas and alpacas: pre-conquest breeds and post-conquest hybrids ». *Journal of Archaeological Science* 22 (6): 833–840.
- Wickham, H., 2016. *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. 2^e éd. Use R! Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>.
- Wing, E.S., 1972. « Utilization of Animal Resources in the Peruvian Andes ». In *Andes 4: Excavations at Kotosh, Peru, 1963 and 1966*, édité par I Seiichi et K Terada, 327-52. Tokyo: University of Tokyo Press.
- . 1975. « Informe preliminar acerca de los restos de fauna de la cueva de Pachamachay en Junín, Perú ». *Revista del Museo Nacional* 41: 79–80.
- Yacobaccio, H.D., 2006. « Variables morfométricas de vicuñas (*Vicugna vicugna vicugna*) en Cieneguillas, Jujuy ». *Investigación, conservación y manejo de vicuñas*, 101–112.
- . 2010. « Osteometría de llamas (*Lama glama* L.) y sus consecuencias arqueológicas ». *Zoarqueología a principios del siglo XXI*, 65–75.
- Yacobaccio, H.D., Madero, CM., Malmierca, M.P., Reigadas, M.D.C., 1998. « Caza, domesticación y pastoreo de camélidos en la Puna argentina ». *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* tomo 22-23. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/25596>.

B. Tester le signal taxinomique du talus en morphométrie géométrique

Morphométrie géométrique : définition et principes

La morphométrie géométrique (MG) fait partie du champ d'étude de la biométrie, une discipline qui étudie les variations de la géométrie des formes biologiques et ses covariations avec d'autres variables ou de facteurs biologiques potentiellement explicatifs (Cucchi et al., 2015). Elle se distingue de la morphométrie classique, aussi appelée traditionnelle, créée dans les années 1960-1970 et dont elle est issue. La morphométrie traditionnelle utilise des outils statistiques unis et multivariés sur des mesures de distances, de ratios et d'angles pour décrire les variations de groupes biologiques. De plus, il n'y a pas de définition standard de la taille avec cette méthode (Cucchi et al., 2015). Elle peut être décrite par différents paramètres (une longueur, un périmètre, la racine carrée d'une aire, ou celle cubique d'un volume etc...) qui sont souvent propres à un groupe taxinomique et spécifiques à une analyse donnée (Corruccini, 1987). Elle ne permet alors qu'une représentation partielle de la forme en sous-estimant leur représentation géométrique. A partir des années 1980, l'apparition de la MG révolutionne la biométrie en remplaçant les mesures de distances par des coordonnées cartésiennes issues de points repères homologues (Bookstein, 1997a; Bookstein, 1997b; Bookstein, 1978). Ces points repères homologues sont aussi appelés landmarks en anglais et ils comportent une explication biologique (Bookstein, 1997a) qui permet de maximiser la quantification de l'information biologique issues des formes (Figure 11). Ils sont appelés « points homologues » dans la suite de la thèse. Ainsi grâce à ces points repères, nous pouvons quantifier la forme d'un objet qui comprend à la fois sa taille et sa conformation. Cette relation correspond à l'équation suivante qui est issue de l'anglais : « *Form = size + shape* » et a été traduite en français par « forme = taille + conformation » (Baylac, 1996). Il est donc possible grâce à la morphométrie géométrique de distinguer les composantes de taille et de conformation d'une forme en 2D ou 3D mais aussi de visualiser graphiquement les différences de ces formes. D'autre part, elle permet la quantification plus précise et standardisée de la taille d'un objet. L'ensemble des points homologues mesurés permettent de quantifier la taille de l'objet de manière unique grâce à la taille dite « centroïde ». Elle correspond à la racine carrée de la somme des carrés des distances, entre son centre de gravité et chacun de ces points (Bookstein, 1997b). Ainsi la MG permet d'étudier les objets de manière plus précise et de saisir les différentes variables qui influent sur leurs formes et surtout visualiser et tester des différences qui ne sont pas observables à l'œil nu.

Néanmoins, l'utilisation de points homologues est parfois difficilement applicable à des objets qui en possèdent peu, comme les courbes ou les surfaces par exemple. Or il est impossible de définir

une correspondance point à point entre points repères homologues sur une courbe ou une surface. On utilise alors dans ce cas, la méthode des *sliding semilandmarks* en anglais défini par (Bookstein, 1997b). Il s'agit de « points-glissant » qui ne sont pas homologues. L'absence d'homologie est due au fait que la localisation d'un point sur une courbe n'est pas clairement identifiable. Par conséquent, afin d'éliminer la variation liée à cette position initiale plus arbitraire des points glissants le long des courbes, un algorithme est utilisé et contraint les points à glisser le long de la tangente des courbes jusqu'à ce que les différences de conformation entre les structures soient minimisées (Gunz et Mitteroecker, 2013). L'algorithme permet ainsi de minimiser ce que l'on appelle la *bending energy* (Cucchi et al., 2015). Ces points glissants doivent néanmoins être égaux en nombre sur l'ensemble des spécimens et équidistants notamment grâce à un ré-échantillonnage automatique de la courbe à l'aide d'une approximation polygonale (Mitteroecker et Gunz, 2009). Enfin le point de départ de ces courbes construites par les points glissants doit correspondre à un point homologue. On obtient alors des courbes ou surfaces composées de points de départ représentés par des points homologues, mais ensuite définies par des points glissants. L'algorithme permet donc d'analyser pour un même objet des points homologues et des points le long d'une courbe ou d'une surface.

Une fois ces points homologues et courbes disposés sur l'objet biologique on obtient les coordonnées cartésiennes pour chaque point. Ces coordonnées brutes doivent ensuite faire l'objet d'un alignement, la superposition Procrustes, qui va permettre de placer tous les objets dans un même espace morphologique en supprimant les effets de position, de taille et d'orientation de chacun. La méthode *Generalized Procrustes Analyses* (GPA), qui repose sur un algorithme itératif, s'applique lorsqu'il y a plus de deux formes à traiter. Plus en détail, la superposition Procruste va donc d'abord superposer les configurations via la translation puis va permettre de centrer l'ensemble de ces configurations, puis de les mettre à la même échelle et enfin d'effectuer une rotation individuelle afin de réduire au maximum les distances entre chaque configuration de points (Bookstein 1997b ; Rohlf et Slice, 1990) (Figure 11). Ces trois étapes permettent alors d'obtenir pour chaque individu des coordonnées Procrustes qui sont des variables de conformation ainsi que la taille centroïde (Figure 11). La conformation moyenne issue des coordonnées Procrustes de chaque individu est appelée le *Consensus*. D'autre part, il convient aussi d'étendre la superposition Procrustes aux points glissants des courbes. Les coordonnées Procrustes des points homologues et points glissants peuvent maintenant être utilisées ensemble, elles serviront avec la taille centroïde de variables pour les analyses statistiques (Figure 11). Ainsi, la morphométrie géométrique va nous permettre d'avoir accès à plus d'informations sur l'objet mesuré et notamment de tester le signal taxinomique entre les quatre espèces de CSA.

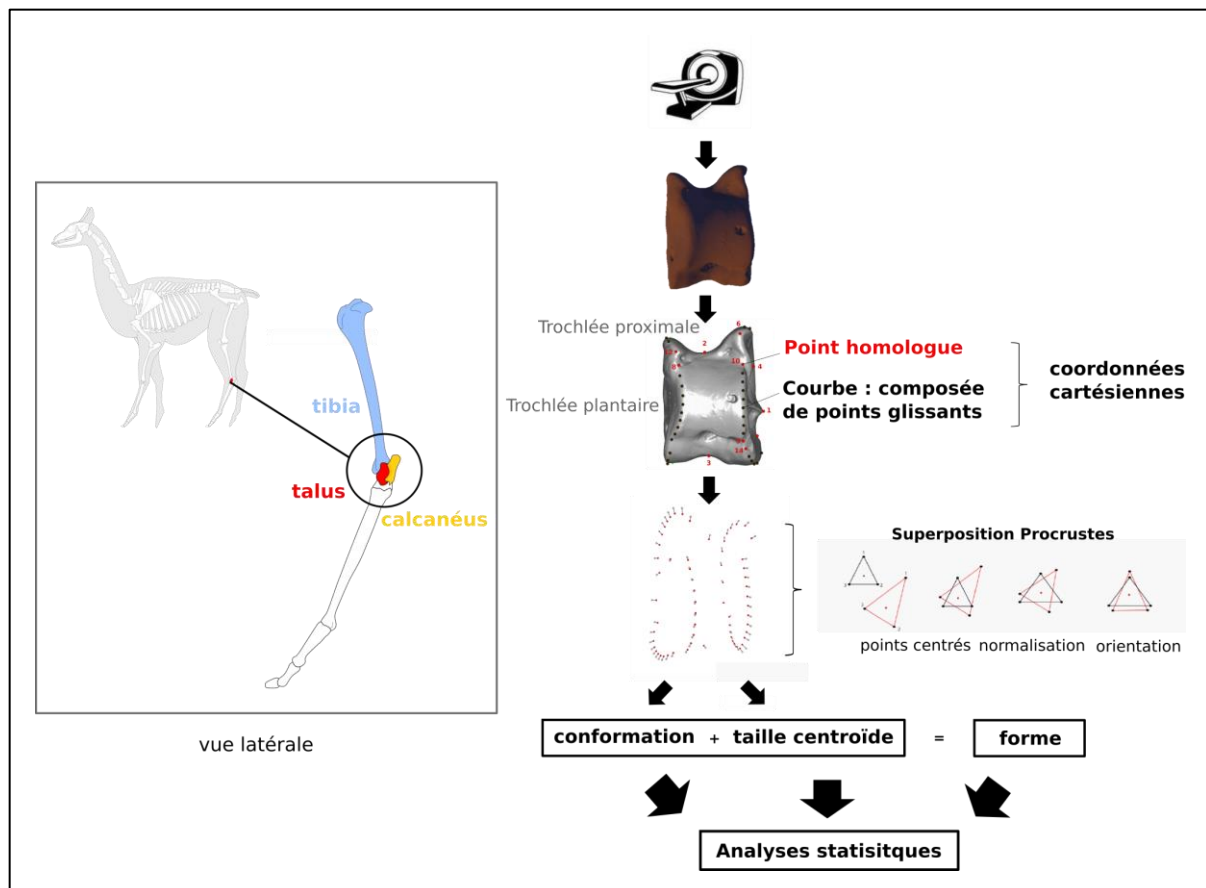


Figure 11 : schéma synthétique des principes en morphométrie géométrique illustré avec un talus droit de lama et la localisation de l'os du talus au sein du squelette du membre d'un camélidé en vue latérale.

La morphométrie géométrique en Archéozoologie

La morphométrie géométrique est une méthode qui a fait ses preuves en archéozoologie, en démontrant sa résolution biosystématique permettant d'aborder les dynamiques d'interaction entre les sociétés humaines et les sociétés animales comme la domestication et le commensalisme qui étaient jusqu'alors hors de portée des approches morphométriques traditionnelles (Cucchi et al., 2015). Elle permet d'établir une exploration quantifiée des variations et co-variations du phénotype des animaux. Ces variations sont intrinsèques telles que la génétique et l'ontogénie, mais aussi extrinsèques telles que la géographie, le climat, les maladies, ou l'alimentation (Cucchi et al., 2015). Un premier type d'approche qui consiste à quantifier en deux dimensions le contour de l'émail dentaire à partir des restes dentaires d'animaux a notamment permis de documenter la domestication des sangliers (*Sus scrofa*) sangliers (Cucchi et al., 2009, 2011, 2016; Evin et al., 2014), la diversité des équidés sauvages et domestiques (Seetah et al., 2014 ; Cucchi et al., 2017), des bovidés (Cucchi et al., 2019), l'origine et la diffusion des rongeurs commensaux (Cucchi et al., 2012 ; Cucchi et al., 2020 ; Weissbrod et al., 2017) jusqu'aux processus microévolutifs à l'échelle intraspécifique illustrés par

l'exemple de travaux sur l'évolution anthropogène des campagnols de l'archipel des Orcades en Ecosse (Cucchi et al., 2014).

Un autre type d'approche cherche à retracer les changements morphofonctionnels induits par le processus de domestication (Cucchi et al., 2019 ; Drake et al., 2015 ; Evin et al., 2017, 2015, 2013 ; Hanot et al., 2018, 2017 ; Harbers et al., 2020a, 2020b ; Haruda, 2017 ; Haruda et al., 2019 ; Neaux et al., 2021b, 2021a ; Owen et al., 2014 ; Pelletier et al., 2021, 2020 ; Pöllath et al., 2019), et plus particulièrement sur ses premières étapes. Les travaux menés par Thomas Cucchi et ses collaborateurs au MNHN ont exploré les changements fonctionnels (plastiques) de la morphologie osseuse d'un ongulé sauvage (le sanglier) en morphométrie géométrique. Ils ont démontré la possibilité de quantifier les changements liés aux modifications anthropogènes de comportement locomoteurs au cours de la vie de l'animal (Harbers et al., 2020a, 2020b ; Neaux et al., 2021b). La quantification des changements du comportement locomoteur est essentielle puisque ces derniers sont liés à des changements anthropogènes du mode de vie des animaux qui peuvent immédiatement affecter les changements ontogénétiques de la structure des os, fournissant ainsi un marqueur squelettique des actes domesticatoires premiers au sens de Digard (1988). La quantification des variations de la plasticité phénotypique permet d'étudier pendant le développement l'interaction entre le génotype et l'environnement, sans aucune mutation génétique (Pigliucci et al., 2006). La croissance des os est directement affectée par les stimuli biomécaniques de leur environnement (Ehrlich et Lanyon, 2002). L'activité et le mouvement produisent des contraintes et des charges musculaires auxquelles les os devront résister. L'os du membre devra s'adapter à sa masse, sa forme et son architecture pour répondre aux exigences biomécaniques qui prévalent dans son environnement. Par conséquent, l'action des humains agissant sur le comportement naturel d'un animal sauvage aura un impact sur la structure osseuse de ses membres et pourra influencer le processus précoce de domestication des animaux. Le développement de notre approche en morphométrie géométrique sur le talus a été en partie guidée par l'étude récente de (Harbers et al., 2020) sur la plasticité phénotypique osseuse du calcanéum, s'agissant d'un autre ossement associé aux comportements locomoteurs de l'animal. Leurs travaux et les nôtres s'inscrivent ainsi dans ce contexte de développement de nouveaux outils ostéologiques qui permettent d'explorer à partir des éléments squelettiques, les changements de mode de vie d'un animal liés à leur contrôle culturel au sens d'Hecker (1982). Ce contrôle culturel correspond à l'ensemble des comportements humains qui ont un effet profond sur certains aspects naturels des populations sauvages exploitées et qui viennent interférer dans leurs mouvements naturels, calendriers de reproduction etc. de façon à rendre les animaux plus « accessibles » pour les humains (Hecker, 1982).

Talus et morphométrie géométrique : potentiel biosystématique pour les CSA

Les potentialités offertes par ces nouveaux outils de quantification ostéologiques sont très importantes pour étayer l'hypothèse de la domestication *in situ* des camélidés à Telarmachay. Ils vont nous permettre d'explorer de nouveaux marqueurs taxinomiques et morpho-fonctionnels essentiels à la mise en évidence de la diversité et du contrôle culturel des CSA issu du plus ancien foyer de domestication encore connu à ce jour.

Les CSA n'ont que récemment bénéficié des apports de la morphométrie géométrique. Les rares travaux développés sur ces espèces se sont focalisés sur la question de leur taxinomie. Il s'agit notamment d'études utilisant les premières et deuxième phalanges ainsi que la scapula (L'Heureux et Hernández, 2017 ; 2019 ; Hernández et al., 2021). Ces travaux ont exploré la diversité actuelle et archéologique des CSA dans le nord et nord-ouest de l'Argentine. Leurs résultats sont prometteurs. Les auteurs ont des effectifs conséquents et ont obtenus des taux de classifications correctes pour distinguer les guanacos et les lamas à partir des premières phalanges. Néanmoins, leurs travaux se focalisent seulement sur deux espèces, le guanaco et le lama. Ensuite, d'autres études ont exploré l'impact de la domestication sur le crâne des quatre espèces actuelles (Balcarcel et al., 2021 ; Wilson et al., 2021). Ils montrent que contrairement aux autres artiodactyles domestiques, les deux taxons domestiques de CSA n'ont que très peu subi de changements, mais qu'ils restent cependant significatifs. D'autre part, (Balcarcel et al., 2021) montrent qu'une approche en morphométrie géométrique 3D du crâne a permis de distinguer les quatre taxons actuels de CSA sur la conformation et la forme. Cette dernière offrant de meilleurs résultats. Si les résultats de cette étude sont prometteurs pour améliorer les connaissances du processus de domestication des CSA, elle n'a cependant pas fait l'objet d'application directe sur du matériel archéologique. Ainsi, aucune étude ne permet donc encore d'identifier distinctement les restes archéologiques issus de contextes archéologiques où les quatre espèces de CSA ont pu être présentes. Ce qui implique en plus des conséquences morphologiques liées à une période de transition de contrôle culturel sur les animaux, une histoire évolutive plus complexe.

Les conclusions de notre étude en morphométrie multivariée sur les phalanges nous ont conduits à tester un nouveau marqueur ostéologique dans le but de lever deux verrous méthodologiques : une meilleure discrimination des quatre espèces de CSA et l'identification de processus de domestication hors syndrome de domestication classique. Notre choix s'est donc porté sur l'analyse en morphométrie géométrique 3D du talus. Nous avons besoin de choisir un ossement directement associé au comportement locomoteur de l'animal afin de détecter les modifications osseuses liées à un changement du répertoire locomoteur induit par une réduction anthropogène de

la mobilité des camélidés. Le choix pouvait logiquement se porter sur le calcanéum étant donné la démonstration de leur plasticité écophénotypique et leur capacité à enregistrer une mise en captivité d'un ongulé sauvage au cours de sa croissance (Harbers et al., 2020) et a fortiori sur plusieurs générations. Cependant, le talus a été préféré car il est mieux représenté que le calcanéum le long de la séquence chronologique de Telarmachay. De plus, à la différence du calcanéum, le talus croît depuis un centre primaire d'ossification (Barone, 2010) et n'a donc pas de ligne d'épiphyse (entre la diaphyse et l'épiphyse). Il garde donc sa forme complète dans le registre archéologique quel que soit le stade de développement de l'individu lors de sa mort (Díaz-Maroto et al., 2021).

Le talus a déjà été utilisé pour répondre à des questions taxinomiques en archéozoologie et notamment pour distinguer des taxons proches comme les moutons (*Ovis aries* L.) et des chèvres (*Capra hircus* L.), deux espèces reconnues comme difficiles à distinguer par la morphométrie osseuse classique (Haruda, 2017). Une étude en morphométrie géométrique sur des talus de moutons et des chèvres datés de l'âge du Bronze (entre 1900 et 900 avant J.C.) et originaires du Kazakhstan a permis de les différencier de manière significative.

Concernant les CSA, le talus a déjà été utilisé dans quelques études en morphométrie classique. Comme pour les phalanges, ces études ont permis de distinguer les espèces seulement au niveau du genre, séparant les grands – guanaco et lama - et les petits camélidés – vigogne et alpaga (Cartajena, 2003 ; Díaz-Maroto et al., 2021 ; Izeta, 2004 ; Kent, 1982 ; Menegaz et al., 1988 ; Wing, 1975). Toutefois la distinction entre espèces sauvages et domestiques est toujours impossible. Enfin, le talus a aussi été utilisé afin de tester le signal géographique sur des populations de guanacos de Patagonie de différentes périodes et origines. Leurs résultats ont pu montrer qu'il était possible de distinguer certaines de leurs populations (L'Heureux, 2008). Les travaux réalisés jusqu'à présent sur différentes espèces d'ongulés ont donc démontré le potentiel taxinomique du talus pour des taxons proches quand il est analysé en morphométrie géométrique. Nous allons donc utiliser cette méthode qui permet d'augmenter la résolution biosystématique du talus, pour, dans un premier temps tester le signal taxinomique sur un référentiel de CSA actuels.

Description du matériel et des méthodes d'acquisition et d'analyses sur le corpus actuel

Référentiel actuel des CSA

localisatio	ID	espèce	origine native	origine	âge connu	âge dentaire (Wheeler 82)
MNHN	mnhn_alp_1907_325_tal_r	alpaca	inconnu	don	inconnu	inconnu
MNHN	mnhn_alp_ae810_2007_1434_tal_r	alpaca	inconnu	inconnu	au moins 9 ans	inconnu
MNHN	mnhn_lamsp_1971_297_tal_L	alpaca	inconnu	ménagerie	inconnu	inconnu
MNHN	mnhn_lamsp_1987_016_tal_L	alpaca	inconnu	ménagerie	inconnu	inconnu
comm. Pers.	talus_alp_nico	alpaca	inconnu	captivité	inconnu	inconnu
MNHN	mnhn_lamapacos_1998_7_tal_L	alpaca	inconnu	salon agri. 1996	inconnu	inconnu
MNHN	mnhn_gua_1897_478_tal_r	guanaco	Patagonie	inconnu	inconnu	4 ans 6 mois - 4 ans 9 mois
MNHN	mnhn_gua_1907_356_tal_r	guanaco	inconnu	zoo Anvers	inconnu	inconnu
MNHN	mnhn_gua_1914_68_tal_r	guanaco	inconnu	ménagerie	inconnu	9 ans 6 mois - 11 ans
MNHN	mnhn_gua_1925_200_tal_r	guanaco	inconnu	ménagerie	inconnu	inconnu
MNHN	mnhn_gua_1935_79_tal_r	guanaco	inconnu	ménagerie	inconnu	5 ans 9 mois - 7 ans
MNHN	mnhn_gua_1992_1834_tal_r	guanaco	inconnu	ménagerie	2 jours	inconnu
MNHN	talus_gua_1897_480	guanaco	Patagonie	don	juvenile	inconnu
MNHN	talus_gua_1897_481	guanaco	Patagonie	don	juvenile	inconnu
MNHN	mnhn_Lam_1869_257_tal_r	llama	inconnu	ménagerie	4/5ans ?	inconnu
MNHN	mnhn_Lam_1897_98_tal_r	llama	inconnu	ménagerie	inconnu	inconnu
MSC SI NMH	Mod_tal_lama_glama_r_MSC_6_04164_0117	llama	inconnu	USA colorado	inconnu	inconnu
MSC SI NMH	Mod_tal_lama_glama_r_MSC_6_04167_0110	llama	inconnu	USA colorado	inconnu	inconnu
MSC SI NMH	Mod_tal_lama_glama_r_MSC_6_04177_0100	llama	inconnu	USA colorado	inconnu	inconnu
MSC SI NMH	Mod_tal_lama_glama_r_MSC_6_04178_0103	llama	inconnu	USA colorado	inconnu	inconnu
MNHN	T_lama_glama_1923_2117	llama	inconnu	don	inconnu	inconnu
MNHN	mnhn_lam_1974_120_tal_L	llama	inconnu	ménagerie	inconnu	inconnu
MNHN	mnhn_vig_1943_114_tal_r	vicuna	inconnu	ménagerie	inconnu	inconnu
MNHN	mnhn_vig_1960_3909_tal_r	vicuna	inconnu	ménagerie	inconnu	5 ans 9 mois
MNHN	mnhn_vig_1995_166_tal_r	vicuna	inconnu	ménagerie	inconnu	inconnu
MNHN	mnhn_vig_1995_1241_tal_r	vicuna	inconnu	ménagerie	inconnu	inconnu
MNHN	mnhn_vig_2017_2_tal_r	vicuna	inconnu	inconnu	inconnu	inconnu
MNHN	mnhn_vig_2017_3_tal_r	vicuna	inconnu	inconnu	inconnu	inconnu

Tableau 3 : informations sur les camélidés actuels utilisés pour l'approche en morphométrie géométrique sur le talus (MNHN : Muséum nation d'Histoire naturelle de Paris ; MSC SI NMH : Museum Support Center of the Smithsonian National Museum of Natural History).

Nous avons mesuré 28 talus droits et gauches provenant d'individus actuels appartenant aux quatre espèces de CSA (*Vicugna vicugna* n=6, *Lama guanicoe* n=8, *Vicugna pacos* n=6, et *Lama glama* n=8), soit un total de 28 spécimens. Vingt-cinq spécimens sont issus des collections d'Anatomie Comparée du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris : ils proviennent de Patagonie, de captivité (ménagerie du MNHN) et d'origines inconnues ; quatre lamas sont conservés au département d'Anthropologie du Museum Support Center (MSC) du Smithsonian et proviennent du Colorado, USA ; enfin, un talus d'alpaga ayant vécu en captivité qui provient de la collection personnelle de Nicolas Goepfert (Tableau 3).

L'objectif premier était de sélectionner seulement des individus adultes afin de pouvoir s'affranchir d'un potentiel effet de l'âge sur la forme des talus. Si les études précédentes réalisées en morphométrie géométrique sur les talus de moutons ont démontré que l'effet de l'âge n'impactait pas leur forme (Pöllath et al., 2019 ; Haruda, 2017), nous avons néanmoins voulu mesurer et observer l'influence de l'âge sur les variations de forme chez le guanaco, avec trois individus juvéniles en plus des autres adultes sélectionnés pour compenser toute erreur d'observation possible reposant sur des critères subjectifs. En effet, l'âge des spécimens provenant des collections n'est que rarement précisé dans les relevés d'information individuels. La croissance du talus se fait à partir d'un seul centre primaire d'ossification, or le critère d'épiphyse des extrémités des os longs et des phalanges qui permet de distinguer les individus adultes et juvéniles ne peut donc pas être utilisé. Par conséquent, pour les spécimens actuels sans âge disponible, nous avons estimé un âge dentaire à partir des tables d'éruptions et d'usures établies par J. Wheeler (1982). Cette détermination n'est possible que pour les dents encore enchâssées dans la mandibule de l'individu et pour lequel on observe la totalité de la rangée dentaire. Concernant les spécimens actuels sans information et sans crâne attribué ainsi que pour les spécimens archéologiques, la détermination de l'âge est plus difficile. Afin de ne sélectionner que des individus adultes, nous nous sommes appuyés sur les critères de porosité osseuse et sur les surfaces articulaires bien délimitées de l'intertarsal médian et de la trochlée décrits par Díaz-Maroto et al., (2021).

Méthode d'acquisition des images virtuelles en 3D des talus des CSA

Une partie des spécimens a été scannée à l'aide d'un scanner de tomodensitométrie (CT) avec une résolution spatiale comprise entre 100 et 500 μm . Il s'agit des 25 spécimens actuels de la collection d'anatomie comparée du MNHN qui ont été scannés sur la plateforme Chirurgie et Imagerie pour la Recherche et l'Enseignement (CIRE) de l'Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement (INRAE), ainsi que tous les spécimens archéologiques de

Telarmachay et les quatre spécimens actuels de MSC qui ont été scannés au SI *Bio-Imaging Research* (SIBIR) du Natural History Museum de la Smithsonian Institution. Tous ces os ont été segmentés à l'aide des outils de segmentation du logiciel Avizo v8.0, et les volumes ont été convertis en format de surfaces tridimensionnelles *PLY*.

Le reste des spécimens a été scanné à l'aide d'un scanner 3D portable Artec spider. Il s'agit de 15 spécimens actuels de la collection d'anatomie comparée du MNHN et d'un talus d'alpaga. Ces scans ont ensuite été alignés et traités directement en fichiers maillés avec le studio ARTEC (V. 15) puis convertis au format de surfaces tridimensionnelles *PLY* également.

Nous avons associé les modèles 3D obtenus à l'aide de ces deux différentes méthodes d'acquisition (CT scan et scanner surfacique) dans une même analyse car une étude récente a montré qu'elles n'impactaient pas la précision des modèles de surface et des données morphométriques 3D (Waltenberger et al., 2021).

Méthode d'acquisition des données en morphométrie géométrique 3D du talus des CSA

Le talus des camélidés sud-américains n'avait jamais fait l'objet d'une approche en morphométrie géométrique. Afin de développer une approche en trois dimensions, nous avons développé un protocole original d'acquisition des données composé de 14 points homologues et 48 points glissants placés sur les différentes surfaces du talus. Les points homologues sont numérotés de 1 à 14 et ont été choisis en fonction de leur homologie et donc de leur répétabilité (Tableau 4).

Numéro du point homologue	Description anatomique
S1	point sur la protubérance du cône latéral distal
S2	point sur le maximum de la courbure de la dépression (sulcus) entre les deux crêtes de la trochlée proximale
S3	point sur le maximum de la courbure de la dépression (ou « point le plus profond dans la dépression ») (sulcus) entre les deux crêtes de la trochlée distale
S4	point sur la protubérance latérale proximale

Tableau 4 : définition des points homologues du protocole d'acquisition de la forme des talus en morphométrie géométrique des CSA.

L'ensemble des points glissants proviennent de cinq courbes numérotées de C1 à C5 (Tableau 5) tracées pour quantifier le contour des surfaces articulaires (Figure 12). Tous les points ont été numérisés à l'aide du logiciel IDAV Landmark v3.0 (Wiley et al., 2005).

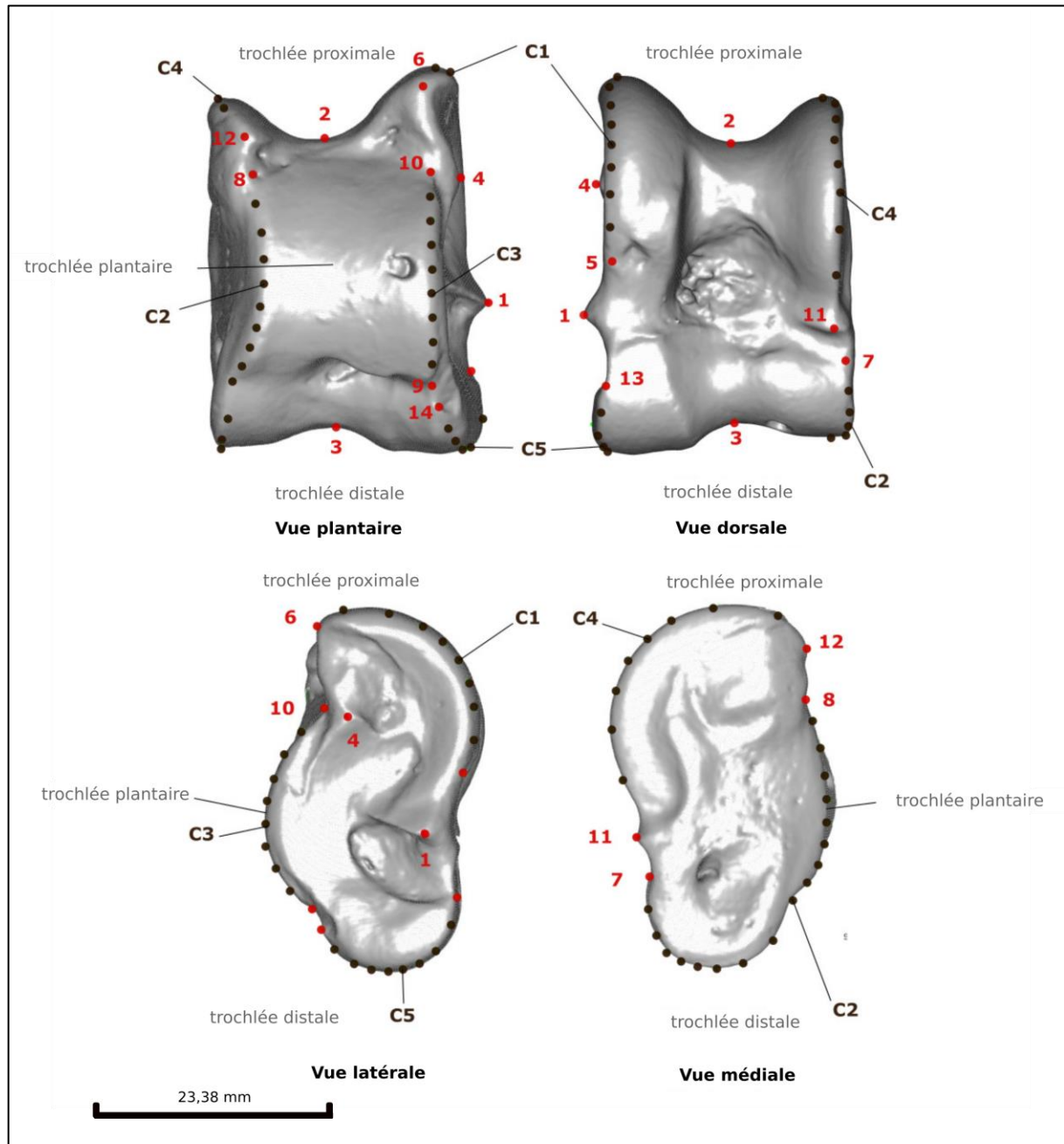


Figure 12 : illustration du protocole de quantification MG 3D sur un talus droit de lama (*Lama glama*). Les points homologues sont en rouge (1 à 14) et les points glissant constituant les cinq courbes sont en noir (C1 à C5).

Courbe	Premier point homologue	Dernier point homologue	Nombre de point glissants	Description anatomique
C1	5	6	8	<ul style="list-style-type: none"> 5 : point distal sur la crête médiane de la trochlée proximale 6 : point proximal sur la crête médiane de la trochlée proximale
C2	7	8	16	<ul style="list-style-type: none"> 7 : point proximal sur la crête médiale de la trochlée distale 8 : point proximal sur la crête médiale de la trochlée plantaire
C3	9	10	8	<ul style="list-style-type: none"> 9 : point distal sur la crête latérale de la trochlée plantaire 10 : point proximal sur la crête latérale de la trochlée plantaire
C4	11	12	8	<ul style="list-style-type: none"> 11 : point sur la protubérance du cône dorsal localisé entre la trochlée proximale et la trochlée distale 12 : point distal sur la crête médiale de la trochlée proximale
C5	13	14	8	<ul style="list-style-type: none"> 13 : point proximal sur la crête latérale de la trochlée distale 14 : point proximal sur la crête latérale de la trochlée distale

Tableau 5 : définition des courbes du protocole d'acquisition de la forme des talus en MG 3D des CSA. Une courbe est composée deux points point homologues et de points glissants. Le premier et le dernier point de cette courbe correspondent aux deux point homologues et de points glissants. Le premier et le dernier point de cette courbe correspondent aux deux point homologues, puis, entre ces deux points sont localisés les points glissants.

Processus analytique des données morphométriques 3D

Dans le cadre de cette thèse toutes les analyses suivantes ont été réalisées à l'aide du logiciel statistiques R (R Core Team 2019) et de différentes librairies citées au fur et à mesure. L'étape de la superposition Procrustes a été réalisée grâce à la fonction *procSym*, du package *Morpho* (Schlager, 2013). Cette fonction a notamment permis d'utiliser les talus gauche et droit dans nos analyses en réalisant un effet miroir sur les individus.

Bien que les études récentes montrent qu'il est possible d'analyser en MG 3D des objet virtuels issus de différents mode d'acquisition (Waltenberger et al., 2021), nous avons néanmoins voulu vérifier que les deux méthodes d'acquisition des surfaces des talus de départ que nous avons employées (CT médical et scanner surfacique) n'impactaient pas les coordonnées Procrustes obtenues. Pour cela, nous avons effectué un test sur les talus de cinq guanacos scannés avec les deux méthodes. Les différences induites par les deux types de scanners sont testées à l'aide d'une ANOVA Procrustes

grâce à la fonction *procD.lm* du package *geomorph* (Adams et al., 2021) avec un nombre de 1000 permutations et la méthode d'estimation « *Ordinary Least Squares* ».

Tout d'abord, nous avons quantifié les variations de forme et de conformation du talus au sein des CSA actuels en utilisant l'Analyse en Composante Principale (ACP). Cette analyse permet de visualiser, synthétiser la variation de forme et de conformation des talus en quelques composantes. Ces composantes sont représentées par des axes sur lesquels les données sont projetées. L'ACP transforme donc les données en un nouveau système de coordonnées composé d'axes qui chacun explique de façon décroissante l'ensemble de la variabilité. La première composante (*PC1*) ou l'axe 1, est celle qui représente la variable expliquant en plus grande partie la variabilité des conformations et des formes. La deuxième (*PC2*) et troisième (*PC3*) composantes sont les deux autres principales qui expliquent cette variation et ainsi de suite. L'observation de ces trois premières composantes permet d'afficher l'espace des conformations sur une dimension réduite, plus facile à interpréter (Zelditch et al., 2004). On observe donc comment les coordonnées Procrustes du talus de chaque individu actuel se dispersent dans cet espace, si elles sont structurées et à quoi cette structuration correspond. Dans notre cas, une structuration autour de l'effet de l'âge des individus ainsi que leur statut taxinomique ont été explorés. Ensuite, la significativité de la structuration autour du statut taxinomique a été testée à l'aide d'une analyse multivariée de la variance (*MANOVA*) dans l'espace des configurations des conformations et des formes en fonction des facteurs de groupes des quatre taxons. Enfin, Une méthode de classification, l'algorithme du *k-NN*, de l'anglais *K-Nearest Neighbor* ou méthode des « *k* plus proches voisins » a aussi été utilisée pour tester le statut taxinomique sur la conformation et la forme. Cet algorithme basé sur le principe du *Machine Learning* tente de trouver (à partir de vecteurs) le *k*-voisin le plus proche d'un objet inconnu. Il applique ensuite un « vote majoritaire » afin de déterminer à quelle classe appartient l'objet non identifié (Młynarczyk et al., 2013). La méthode nous permet de calculer un pourcentage de réussite. Le résultat prend alors la forme d'une table de classification. Ces différentes analyses nous permettent de choisir qui – de la conformation ou de la forme – semble la mesure la plus à même de capturer le signal taxinomique du talus qui permettra de discriminer les espèces actuelles de CSA. Les ACP ont été faites avec les packages *stats* (R Core Team (2019)) et *ggplot2* (Wickham, 2016) et la *MANOVA* avec le package *geomorph* (Adams et al., 2021). Enfin, l'algorithme du *k-NN* a été réalisé avec le package *class* (Torgo, 2011).

Les tailles des talus des CSA actuels sont comparées grâce aux analyses sur la taille centroïde calculée selon son logarithme (Collyer et al., 2015). Les individus sont classés selon les espèces et comparés en faisant appel à l'analyse en boîte à moustache ou *boxplot* en anglais. L'appellation *boxplot* sera utilisée dans la suite de la thèse. Cette méthode est utilisée pour observer visuellement les différences de variabilité de taille entre les groupes, elle résume graphiquement l'information

statistique. Les boîtes représentent l'intervalle interquartile représentant 50% des données. Les moustaches représentent toutes les valeurs situées à 1,5 fois l'intervalle interquartile. Enfin les lignes horizontales représentent la médiane et les encoches représentent l'intervalle de confiance à 95%. Une analyse de la variance (ANOVA) est également réalisée grâce à la fonction *procD.lm* du package *geomorph* (Adams et al., 2021) pour tester la significativité des différences de taille observées sur les boxplots.

Résultats

Test de quantification entre les deux méthodes d'acquisition des surfaces

L'analyse de la variance des coordonnées Procrustes des cinq talus de guanacos montre que les différences de forme et de conformation induites par les deux méthodes d'acquisition des surfaces ne sont pas significatives (MANOVA conformation : $F = 1,4524$; $p > 0.1$) et (MANOVA forme : $F = 1,3026$; $p > 0.1$). Nous pourrions pour la suite des analyses statistiques de cette thèse, associer les données acquises sur les modèles 3D issus du CT scan avec celles issues du scanner surfacique.

Effet de l'âge sur la résolution taxinomique du talus des CAS

L'ACP montre qu'il y a une légère structuration dans la conformation des talus pour les individus des quatre espèces (Figure 13). On observe une tendance à la séparation entre les individus des groupes des grands camélidés, lamas et guanacos (scores positifs) et les individus des petits groupes de camélidés, alpagas et vigognes (scores négatifs) le long de la *PC1*. De plus, la conformation des talus appartenant aux guanacos dont l'âge est connu ne semble pas répondre à un gradient ou regroupement particulier sur les deux *PCs*. Les conformations de ces guanacos (grands camélidés) se recoupent avec celles des petits camélidés qui correspondent à un individu juvénile ainsi qu'à un individu adulte (9-11 ans) (Figure 13).

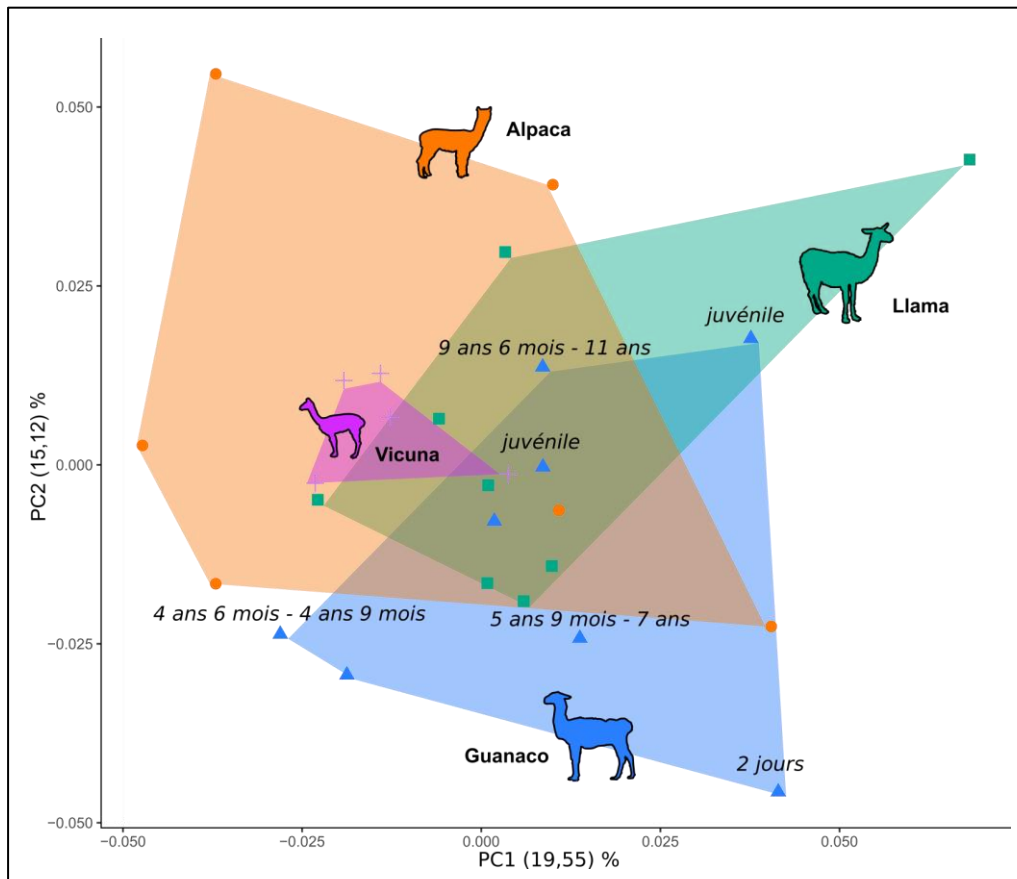


Figure 13 : espace des conformations (PC1- PC2) des talus des quatre espèces de CSA actuels issu de l'ACP sur les coordonnées Procrustes.

La structuration des données résultant de la forme des talus fournit une meilleure résolution taxinomique des quatre espèces. La séparation entre les camélidés de grande taille (score positifs) et de petite taille (score négatifs) le long de la *PC1* représente la majeure partie de la structuration des données, la *PC1* représente 79,23% de la variance totale (Figure 14). Si cette séparation est moins nette entre les deux espèces domestiques qui se recoupent toujours, les deux espèces sauvages se distinguent parfaitement. De plus, il n'y a pas de structuration particulière le long de la *PC2* qui représente seulement 04,13% de la variance totale (Figure 14). Quant à l'effet de l'âge, aucune structuration autour des différents guanacos n'est observée le long des deux *PCs*. On observe notamment un individu juvénile qui se regroupe avec les individus adultes de 5-7 ans et 9-11ans sur les deux *PCs*.

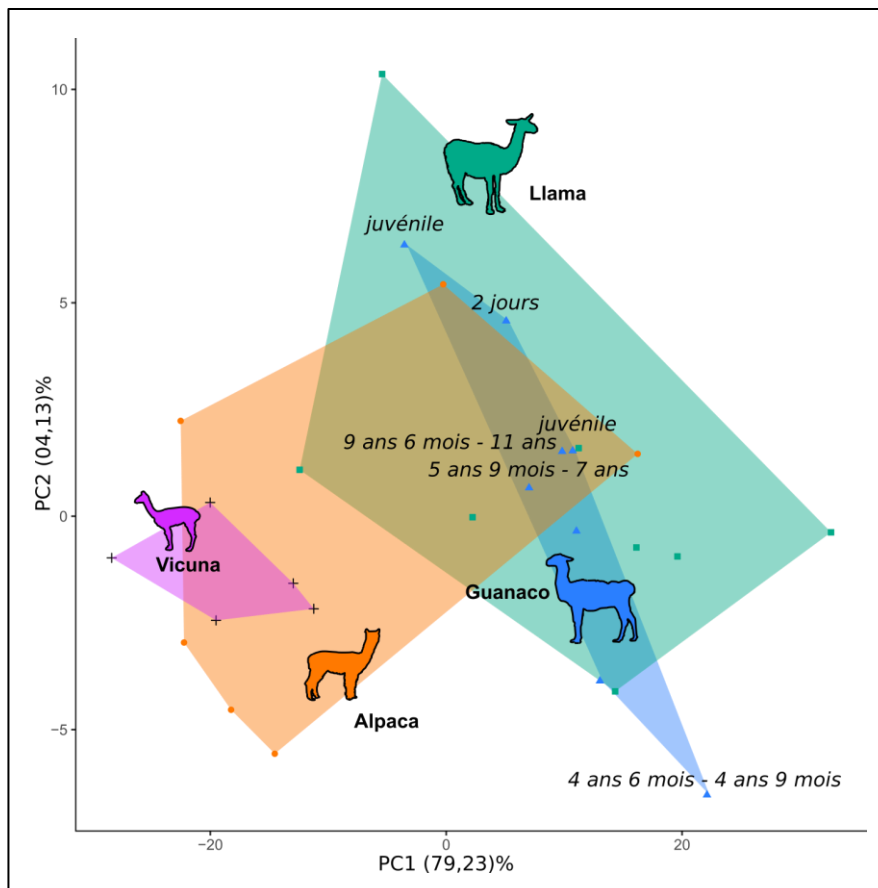


Figure 14 : espace des formes (PC1- PC2) des talus des quatre espèces de CSA actuels issu de l'ACP sur LogCS+ coordonnées Procrustes.

L'analyse des différences entre les 4 espèces de CSA dans l'espace des conformations (MANOVA : $F = 1,1676$; $p > 0.05$) et des formes (MANOVA : $F = 6.306$; $p < 0.0001^{**}$) montre que les structurations observées sont seulement significatives dans l'espace des formes. Le signal taxinomique des talus des CSA à l'échelle de l'espèce est donc fiable avec la forme du talus plutôt qu'avec la conformation. Ceci est confirmé par les résultats du taux de classification effectués par l'algorithme non supervisé du k -NN qui montrent que la conformation permet de ne classer correctement que 35.71 % des individus dans les 4 taxons et la forme, elle, ne permet de classer correctement que 28.57% des individus.

Variation de la taille centroïde 3D du talus des CAS

Comme attendu, la taille centroïde des talus des CSA se structure en deux groupes (Figure 15). Un premier, qui est composé des grands camélidés avec des guanacos et des lamas. Il représente le genre *Lama*. Les lamas sont de manière générale plus grands. Il y a cependant un guanaco qui est très

petit et recoupe la variation des plus petits camélidés (Figure 15). Il s'agit du second groupe, composé des vigognes et des alpagas. Il représente le genre *Vicuna*. De la même façon, se trouve une vigogne très grande qui recoupe la variation haute des grands camélidés (Figure 15). Comme pour les résultats précédents observés sur la forme, seules les deux espèces sauvages ne se recoupent pas, tandis que, d'une part les deux espèces domestiques se recoupent et que d'autre part, elles se recouvrent avec leurs ancêtres sauvages respectifs (Figure 15). Enfin, l'ANOVA réalisée sur ces groupes indique que de façon générale les tailles centroïdes des quatre espèces sont significativement différentes (ANOVA : $F = 4.3507$; $p < 0.05$).

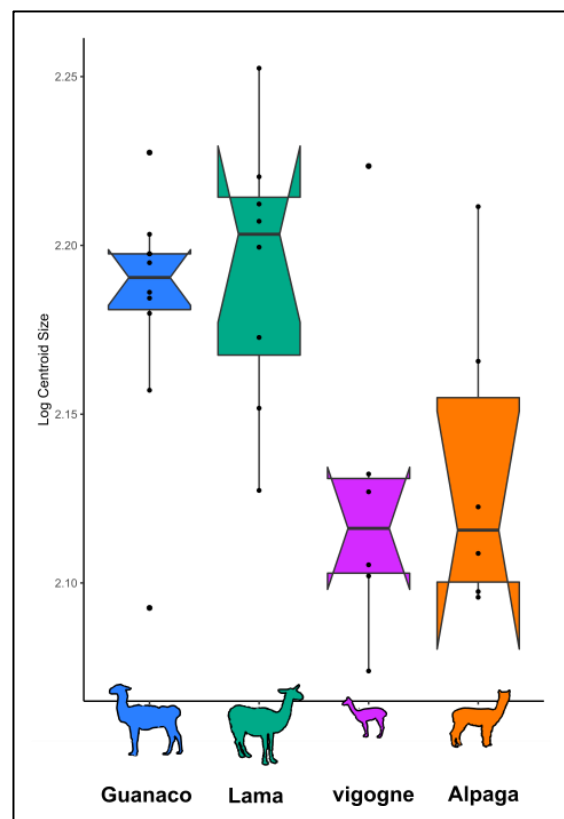


Figure 15 : boxplots des tailles centroïdes des talus des quatre espèces actuelles.

Discussion

Implications méthodologiques sur la variation de la forme et de la conformation des talus

Notre étude montre tout d'abord que l'âge ne semble pas impacter la forme à l'intérieur d'un taxon. En effet, le guanaco âgé de deux jours et les deux individus juvéniles ne sont pas particulièrement plus mélangés aux groupes des petit camélidés (vigogne et alpaga) par rapport aux guanacos plus âgés (Figure 13 et 14). Nous en déduisons que les différences observées entre taxons ne devraient pas être dues aux différences d'âge individuel. Si ces résultats préliminaires sont encourageants, il conviendra cependant par la suite de constituer un meilleur référentiel de CSA

actuels avec de plus grands effectifs et d'individus à l'âge connu incluant de nombreux juvéniles et adultes. Ainsi, nous pourrions mieux quantifier et tester l'effet de l'âge au sein de chaque espèce en prenant en compte l'âge des individus à l'aide d'analyses de covariation qui nous permettraient de tester si l'effet de l'âge est commun à chaque taxon ou s'il interfère sur notre capacité à discriminer les groupes taxinomiques et si, auquel cas, il faut mettre en place une correction de l'effet de l'âge.

Signal taxinomique sur le talus des espèces actuels

Comme attendu, de façon générale, les analyses séparent les grands des petits camélidés. Le même résultat avait été obtenu à partir de l'analyse en morphométrie géométrique 3D des crânes des quatre espèces (Balcarcel et al., 2021). Dans les deux cas, le signal taxinomique semble donc être mieux détecté à partir de la forme du talus plutôt que de sa conformation. Cependant, comme pour le crâne des CSA (Balcarcel et al., 2021), si les deux espèces sauvages se distinguent nettement entre elles, nous ne pouvons pas les distinguer de leurs homologues domestiques respectifs (Figure 13 et 14). De plus, comme Balcarcel et al. 2021 ont pu aussi l'observer sur la masse corporelle, certains de nos lamas et la plupart de nos alpagas sont plus grands que les représentants actuels de leur ancêtre sauvage (Figure 15). Ce résultat surprend car chez les Artiodactyles, les taxons domestiques sont généralement plus petits que les taxons sauvages (Tchernov et Horwitz, 1991). On suppose traditionnellement que cette réduction de taille est liée à la sélection d'individus moins agressifs, à certains comportements sexuels et changements dans le cycle de vie (Clutton-Brock, 1999; Hongo et al., 2009 ; Vigne et al., 2005a ; Wilkins et al., 2014 ; Zeder, 2006a). Or comme l'ont déjà soulevé Balcarcel et al. 2021, le phénomène de la réduction de taille est observée chez des taxons tels que les chèvres, moutons ou porcs pour lesquels il existe des races particulièrement grandes (Ekarius, 2008) et qui ont une trajectoire de domestication différente des CSA. Malgré les similitudes observées entre l'étude faite sur les crânes de CSA et la nôtre, nous notons une différence dans la variation intra-groupe observée. Alors que Balcarcel et al., (2021) mettent en évidence une plus grande disparité de forme des lamas et des alpagas par rapport à leur homologue sauvage (Balcarcel et al., 2021), nous observons plus de variation au sein des individus domestiques sur la forme (Figure 14), et une variation plus hétérogène avec la conformation. On remarque en particulier que la vigogne est le taxon qui possède la plus faible variabilité intra-spécifique, que ce soit sur la forme ou la conformation (Figure 14 et 13). Comme nous l'avons déjà mentionné, la taille de notre corpus de CSA actuel, la disparition d'une partie de la diversité passée des CSA à la suite de la conquête Européenne (Fan et al., 2020 ; Flores Ochoa, 1982 ; Wheeler et al., 1995) ainsi que l'hybridation des lamas et alpagas après la conquête (Fan et al., 2020 ; Kadwell et al., 2001) peuvent expliquer pourquoi il y a une plus grande diversité dans les tailles et les

conformations chez des représentants des CSA domestiques actuels, empêchant la distinction entre les deux taxons. D'autre part, l'absence de signal taxinomique clair de conformation entre les quatre taxons peut aussi s'expliquer par l'hybridation et la disparition d'une partie de la diversité passée des CSA sauvages durant l'époque préhispanique (Díaz-Maroto et al., 2021). Des croisements entre camélidés sauvages et domestiques ont notamment aussi déjà été mentionnées (Murra, 1978 ; Wheeler, 2012). Ainsi, dans le futur, il sera nécessaire de construire un référentiel actuel plus important et mieux diversifié pour effectuer des analyses discriminantes et prédictives afin d'obtenir des résultats plus robustes. Un nombre plus important d'individus par espèce et sous-espèces (pour les sauvages) à l'origine géographique contrôlée ainsi que d'âges différents est nécessaire afin de d'appréhender la diversité des CSA et de conclure sur le pouvoir taxinomique du talus. Si la perte de diversité due à la forte pression sur les populations sauvages et à l'hybridation depuis la conquête européenne n'ont pas définitivement réduit les divergences entre les taxons, nous avons bon espoir que notre approche pourra les mettre en évidence.

C. Conclusion

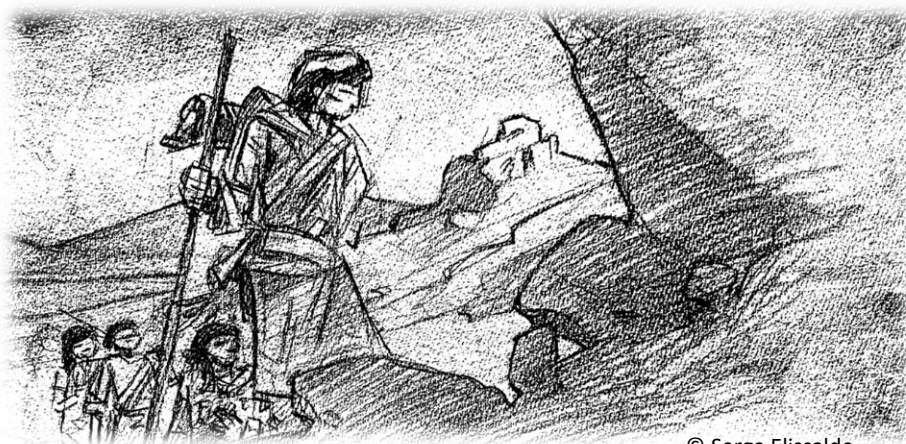
Les récentes études en MG sur les phalanges permettent de distinguer, grâce à la conformation, le taxon sauvage du domestique mais seulement chez le genre *Lama* (L'Heureux et Hernández, 2019). Les quatre taxons sont distingués par la forme du crâne mais c'est un élément squelettique qui est rarement conservé en contexte archéologique (Balcarcel et al., 2021). Il était donc nécessaire de tester de nouveaux marqueurs pour documenter la diversité des CAS dans le registre archéologique. Notre étude réalisée sur les talus confirme la possibilité de différencier les deux taxons sauvages de CSA à partir de la taille et la forme 3D de cet élément squelettique. Elle va cependant plus loin dans l'exploration de la proximité entre les taxons sauvages et les taxons domestiques en distinguant la conformation et la forme. Nous savons maintenant que la taille des individus domestiques est plus variable et moins discriminante que chez les individus sauvages. De plus, la proximité des conformations entre les quatre taxons nous démontre une fois de plus que les quatre espèces sont morphologiquement très similaires et que, malgré l'utilisation d'un outil qui a fait ses preuves sur plusieurs autres espèces d'animaux domestiques, il est toujours impossible de distinguer les quatre espèces de CSA actuels.

Ces résultats nous permettent de continuer à interroger la pertinence de l'utilisation de référentiels actuels pour identifier les spécimens archéologiques des CSA. D'une part, l'extermination des populations sauvages puis l'hybridation après la conquête européenne ont fortement réduit la

diversité des CSA et a sans doute également provoqué une homogénéisation par hybridation, réduisant donc notre capacité à les distinguer sur la base de leur morphologie. D'autre part, la plupart des individus de notre référentiel, qu'ils appartiennent aux taxons sauvages ou domestiques, sont issus d'animaux ayant vécu en zoo ou en ménagerie, accentuant encore davantage l'homogénéité entre les espèces sauvages et domestiques. La diversité actuelle des CSA n'est donc plus assez représentative de la diversité passée pour identifier les spécimens archéologiques à l'échelle de l'espèce.

Les CSA constituent un exemple particulier de processus de domestication peut être plus difficile à élucider que chez les espèces étudiées précédemment. L'intensité des changements liés à la domestication est bien moindre que celle enregistrée chez les autres Artiodactyles (Balcarcel et al., 2021). De plus, la complexité de l'histoire démographique des camélidés sud-américains est susceptible d'avoir façonnée la trajectoire évolutive de l'ensemble des quatre espèces (Wheeler 1995a ; Zohary et al. 1998 ; Larson et Fuller, 2014 ; Casey et al., 2018). C'est pour cela que l'analyse des talus de Telarmachay va permettre de nous focaliser sur le phénotype de camélidés anciens non impacté par le goulot d'étranglement intervenu suite à la conquête européenne, tout en continuant de mesurer cette diversité ancienne au regard de celle des spécimens actuels.

Chapitre 2 - datation radiocarbone du contexte d'accumulation des camélidés à Telarmachay



© Serge Elissalde

A. Cadre et objectif des nouvelles datations

Les avancées continues de la méthode de datation par le radiocarbone (mesure par AMS, calibration et modélisation grâce aux statistiques bayésiennes (Bronk Ramsey, 2009) ont amélioré la compréhension des événements culturels majeurs de différentes zones géographiques du monde et ont démontré la nécessité de produire de nouvelles datations pour des sites anciennement fouillés/datés. Les anciennes datations affectées par des problèmes d'échantillonnage, de précision de la mesure ou l'absence de calibration rendent impossibles le suivi d'événements de changements culturels majeurs, de comportements de transition, ou encore de dispersion liée aux activités humaines. Par exemple en archéozoologie, de nouvelles datations réalisées directement sur des ossements de moutons et de chèvres ont permis de confirmer l'ancienneté et de dater l'évolution de l'introduction de nouveaux animaux domestiques dans le Nord-Ouest de la Chine 2500 ans avant J.-C. (Brunson et al., 2020). Une autre étude conduite sur la distribution des premiers animaux domestiques et des premières cultures le long de la zone côtière de l'Europe du Nord-Ouest atlantique a, de la même façon, permis de réaliser des nouvelles datations directement opérées sur les ossements des animaux. Ces nouvelles datations ont fourni la première preuve tangible d'une introduction précoce d'animaux

domestiques dans un contexte de chasseurs-cueilleurs dans le nord-ouest de la Belgique (Crombé et al., 2020). D'autre part, une étude réalisée sur le site de l'abri Pataud, un site du Paléolithique localisé en France, a particulièrement démontré la nécessité de reprendre une ancienne séquence chronologique basée en partie sur des charbons de bois comme à Telarmachay. La révision de la chronologie de ce site archéologique a été rendue possible grâce à la réalisation de nouvelles dates directement pratiquées sur l'os, ainsi qu'à leur calibration et modélisation par une méthode statistique bayésienne. Le site a ainsi été vieilli et l'approche a permis une compréhension plus détaillée du rythme des changements culturels liée au contexte du Paléolithique Européen (Higham et al., 2011). Ces avancées ont donc notamment permis le renouvellement de notre compréhension des processus de domestication animale en Europe.

De rares travaux utilisant ces avancées commencent à voir le jour dans différentes régions des Andes. Nous pensons notamment à la réalisation de quelques datations directes faites sur des CSA au Pérou (Metcalf et al., 2016 ; Rademaker et Hodgins, 2018 ; Santana-Sagredo et al., 2020), en d'Argentine (Lema, 2017) ou encore de l'altiplano bolivien (Capriles, 2011). La calibration d'anciennes datations issues de la littérature ont également débuté dans le cadre de synthèses comparatives, notamment pour des sites péruviens de la côte et en haute altitude (Rademaker et al., 2013 ; Salcedo Camacho 2019), de l'altiplano central en Bolivie (Marsh, 2015) ou encore de la *puna* centrale péruvienne, de Bolivie et le Nord du Chili et Argentine (Rademaker et al., 2018). Néanmoins, des sites clef de l'histoire de la domestication des camélidés tel que Telarmachay n'ont pas encore bénéficié de telles avancées.

Le corpus de dates disponibles pour le site de Telarmachay est constitué de 22 datations ^{14}C de charbons de bois obtenues dans les années 80 (Lavallée et al., 1985) (Lavallée et Julien, 1980) et de quatre datations ^{14}C sur ossements obtenues plus récemment (Metcalf et al., 2016). A l'époque de leur publication, les dates sur charbon n'avaient pas pu être calibrées, faute de l'existence d'une courbe de calibration. L'estimation des âges des différentes couches (Tableau 1) devait donc être réévaluée. Le tableau ci-dessous présente l'ensemble de ces dates obtenues et compare la chronostratigraphie originellement proposée par Lavallée et al avec les intervalles calibrés obtenus en utilisant la toute dernière courbe de calibration en date (Hogg et al., 2020)(Tableau 6).

Datations par couches (av. J. -C./ ap. J.-C.)	Échantillons	Age ¹⁴ C (BP)		Intervalle calibré (2 sigmas, AEC, EC)	
		Age non calibré	Erreur	Début (av. J.-C.)	Fin (av. J.-C., * = ap. J.-C.)
	II_Gif-3774	2120	100	389	80*
	II_Gif-3772	2190	100	456	61*
	II_Gif-3773	2280	100	736	14*
Couche II, environ 800-0 av. J.-C.	II_Gif-4187	2600	90	897	409
	III_Gif-4188	3410	100	1921	1439
Couche III environ 1800- 800 av. J.-C.	III_Gif-4189	3470	100	2020	1500
	IV_Gif-4835	3680	100	2337	1700
	IV_Gif-4836	3700	100	2343	1747
	IV_Gif-4834	3910	110	2832	1979
	VI_Gif-5390	4470	110	3029	2466
	V_Gif-5393	4420	110	3334	2896
	IV_Lv-1190	4910	80	3370	2696
Couche IV, environ 3000/2500-1800 av. J.-C	IV_Gif-4837	4430	70	3496	2875
	V_Lv-1190	5370	110	3938	3380
	V_Lv-1276	5190	110	3958	3544
	V_Gif-5047	5700	65	4244	3658
	VI_Gif-5394i	5320	120	4349	3806
	V_Gif-5391	5000	80	4352	3801
	V_Gif-5046	6110	80	4442	3968
	R_Date TVI OXA- 20856	6220*	40	5296	5000
	R_Date TVI OXA- 20857	6690*	40	5654	5481
	V_Lv-1134	6780	130	4678	4356
	VI_Gif-5388	5580	120	4680	4055
Couche V inf., environ 3700-3000 av. J.-C.	V_Lv-1192	5320	110	5214	4788
Couche V sup., environ 4800-3700 av. J.-C.	V_Gif-5392	4220	110	5971	5414
	R_Date TVI OXA- 20854	6965*	40	5969	5722
	R_Date TVI OXA- 20855	6970*	40	5969	5725
	VII_Lv-1278	7150	90	6077	5837
Couche VI, environ 5200-4800 av. J.-C.	VI_Lv-1277	7140	60	6219	5779
	VII_Gif-5389	7250	140	6392	5803
	VII_Lv-1193	7620	60	6589	6256
	VII_Pucp-1825	8810	65	8179	7600
Couche VII, environ 7000-5200 av. J.-C.	VII_Pucp-1825	12040	120	12202	11580

Tableau 6 : séquence chronostratigraphique de Telarmachay basée sur des datations effectuées sur charbons de bois (Lavallée et Julien, 1980; Lavallée et al., 1985) et sur des os de CSA (Metcalf et al., 2016) convertis en âges calendaires ainsi que leurs calibrations avec la courbe « shcal20.¹⁴C », les individus « fortement » décalés ont été mis en gras.

La calibration de ces datations ^{14}C brutes publiées en 1985 (Lavallée et al., 1985) nous a permis de nous rendre compte des décalages importants dans la délimitation des couches (Tableau 6). Ces décalages peuvent être liés aux déplacements des charbons dans la stratigraphie qui sont plus sensibles aux mouvements que les ossements. Ainsi, il y avait des fortes probabilités pour que la temporalisation de ce site clef de l'histoire de la domestication des CSA soit biaisée. D'autre part, cette chronostratigraphie ne permet pas de dater précisément le processus de domestication de ces animaux puisqu'elle s'appuie seulement sur l'analyse des charbons de bois. Afin d'obtenir une compréhension fiable des changements phénotypiques liés au processus de domestication qui ont accompagné les comportements humains durant la transition d'un mode de vie de chasseurs-cueilleur à éleveur, il convient de s'appuyer sur une chronologie construite à partir de datation absolue faites sur ossements de camélidés le long de la séquence stratigraphique du site.

C'est pour cette raison que nous avons décidé d'effectuer une nouvelle série de datation AMS sur les talus de camélidés de Telarmachay. Cette nouvelle série nous servira d'une part à redater les différentes couches du site et d'autre part à s'assurer que les ossements utilisés en morphométrie géométrique et les analyses isotopiques soient attribués à la bonne couche. Pour cela, nous avons ré-échantillonné la séquence de Telarmachay avec une nouvelle série de datations en spectrométrie de masse par accélérateur (AMS) sur la gélatine osseuse (Higham et al., 2009) extraite directement des CSA. Ensuite, nous avons comparé nos âges radiocarbone avec les précédents disponibles sur le site - charbons de bois (Lavallée et al., 1985) et camélidés de la couche VI (Metcalf et al., 2016)- après calibration et modélisation à l'aide des statistiques bayésiennes. Enfin, nous avons mis en perspective ces nouvelles datations avec celles des autres sites clef de la domestication des CSA.

B. Matériel et Méthode

Sélection des échantillons pour les extractions de collagène

Un total de 39 individus archéologiques a été sélectionné afin de réaliser les analyses isotopiques et les nouvelles datations radiocarbone sur collagène osseux. Ces individus sont représentés par différents éléments squelettiques répartis sur l'ensemble du site, 26 talus, 7 mandibules, 2 phalanges, 1 calcanéum et 3 os indéterminés (Tableau 21). La spatialisation et les structures archéologiques ont été prises en compte afin d'obtenir une sélection homogène et non perturbée d'échantillons. La répartition par couche est la suivante : VII : $n = 4$; VI : $n = 10$; V : $n = 7$; IV : $n = 10$; III-II : $n = 8$ (Tableau 7) et (Figure 16). Pour les couches V et IV subdivisées selon Lavallée et al. (1985), nous avons essayé de sélectionner au mieux des échantillons provenant de ces différentes sous-couches mais nous préférons dans le cadre de nos analyses considérer un seul ensemble

analytique pour chacune de ces couches. Par souci d'homogénéisation, nous restons donc à l'échelle de la couche archéologique.

Parmi les 39 éléments squelettiques, 36 contenaient du collagène et 33 ont été sélectionnés pour une datation AMS ^{14}C . Tous ces os ont fait l'objet d'analyses isotopiques qui seront développées dans le chapitre 5. Parmi les 33 échantillons datés, il y a 24 talus, dont 21 ont été analysés en morphométrie géométrique 3D et 20 par spectrométrie de masse isotopique (Tableau 21) présentées respectivement dans les chapitres 4 et 5.

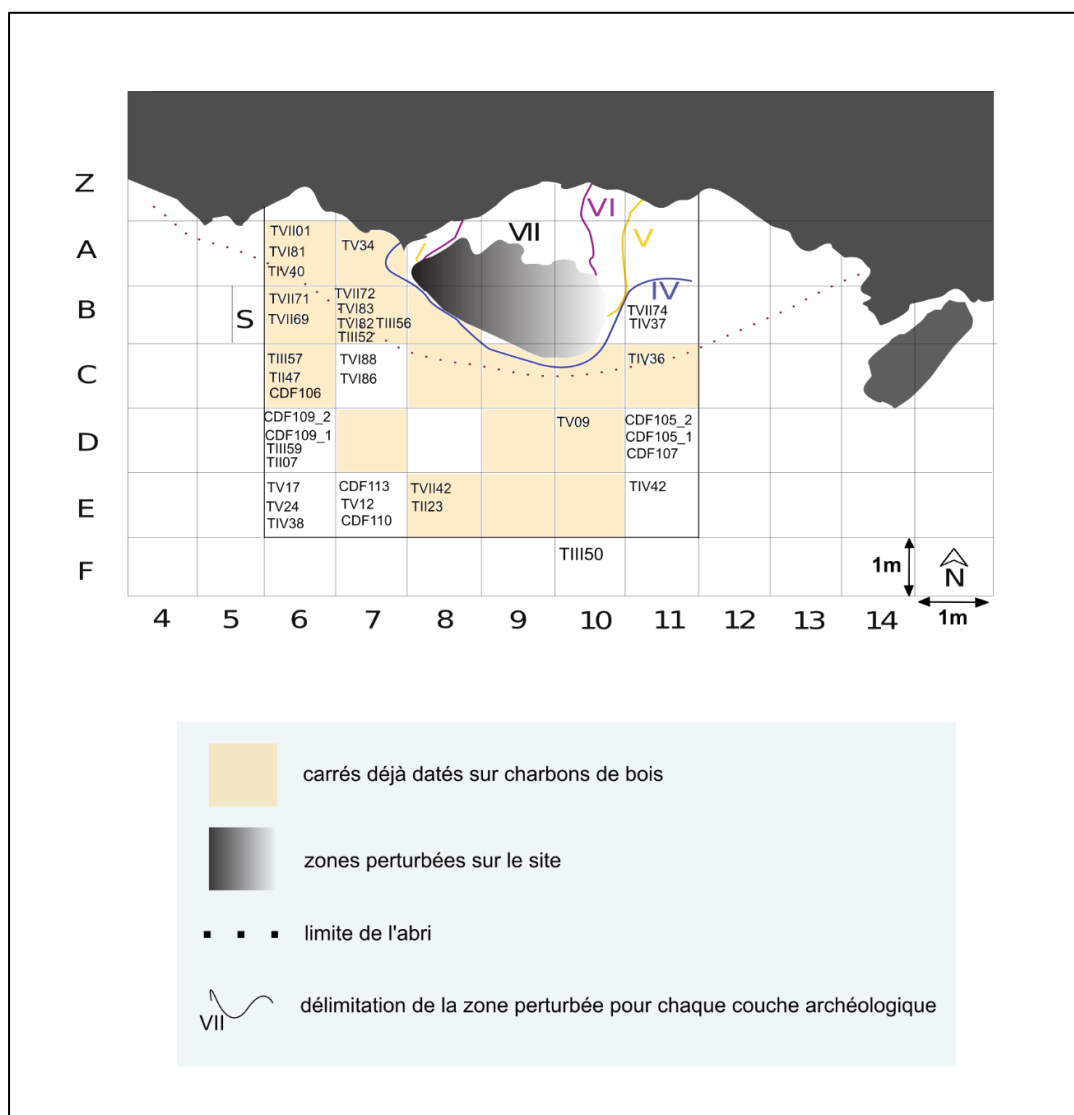


Figure 16 : plan de répartition des ossements de camélidés échantillonnés pour les datations ^{14}C . Redessiné d'après Lavallée et al., (1985).

Préparation des ossements et extraction du collagène osseux

Le matériel en verre utilisé pour préparer les échantillons nécessite un nettoyage préalable dans une eau chaude savonneuse, suivie par une immersion dans l'acide chlorhydrique (HCl) concentré et un séchage par combustion à 450°C pendant 5 heures. Les rinçages réalisés entre les différentes étapes sont faits avec de l'eau Milli-Q purifiée. La même procédure a été utilisée pour l'extraction du collagène des échantillons qui ont servi aux mesures isotopiques.

La préparation des échantillons et l'extraction du collagène ont été effectuées au sein du plateau de sclérochronologie et du laboratoire de Cosmochimie de l'Institut de minéralogie, de physique des matériaux et de cosmochimie (IMPMC, UMR 7590 – Sorbonne Université, CNRS/MNHN/IRD) à Paris. La surface des os a été nettoyée par abrasion à l'aide d'une fraise en tungstène. Un échantillon de 1 g environ a été découpé sur chaque ossement, puis a été réduit en poudre dans un broyeur mécanique métallique ou dans un mortier en agate. La poudre a ensuite été tamisée à l'aide d'un tamis avec une ouverture à 710 µm. Une aliquote d'environ 150 mg de la fraction obtenue a été prélevée par individu pour l'extraction du collagène.

Afin d'obtenir une gélatine, nous avons appliqué la méthode de Dufour et al. (2018) qui s'inspire du protocole de Longin (1971) modifié par Bocherens et al. (1991). Chaque échantillon de poudre a été déminéralisé dans une solution de HCl 1 M. après centrifugation et rinçage à l'eau distillée. Les contaminations potentielles en acides fulviques et humiques de l'os ont été éliminées dans une solution de NaOH (0,125 M). Deux traitements de 10 min ont été nécessaires afin d'éliminer ces contaminations. Après rinçage, la gélatine est solubilisée dans une solution HCl (0.01 M) pendant 17h à une température de 95°C pour être ensuite filtrée puis lyophilisée pendant 48h environ.

Contrôle de la préservation du collagène

L'état de préservation du collagène a été évalué à l'aide de critères suivants : (1) rendement de collagène exprimé en masse de collagène obtenue par la masse d'échantillon d'os traité (% os), (2) mesure du rapport atomique C/N (DeNiro, 1985), et (3) pourcentage de carbone (%C) et d'azote (%N) du collagène (Ambrose, 1990). Tandis que l'abondance du carbone et de l'azote dans les os modernes varie respectivement de 13 à 47% et de 4,8 à 17,3% (Ambrose, 1990), les résidus d'extraction contenant moins de 8% de carbone et 3% d'azote sont chimiquement et isotopiquement altérés (Oberlin et Valladas, 2015). Le rapport atomique C:N du collagène des os non altérés varie classiquement de 2,9 à 3,6. Une étude récente a montré que les critères de contrôle de la pureté du

collagène pouvaient être plus stricts pour les ossements retrouvés dans des contextes de subsurfaces ou à des latitudes moyennes (Zazzo et al., 2019). Les auteurs ont mis en évidence que les échantillons de collagène présentant des rapports C/N en dehors des valeurs comprises entre 3,1 et 3,3 ou n'ayant pas au minimum des rendements d'extraction de 5 % doivent être considérés comme altérés ou contaminés et de datation non fiable.

Datation radiocarbone du collagène osseux

Pour les mesures, 2,5 mg de collagène ont été enveloppés dans une capsule d'étain ultralégère, brûlés dans l'analyseur élémentaire (EA), puis transférés dans un système de graphitisation compact automatisé AGE 3. La réduction a été effectuée dans sept réacteurs en quartz, chacun contenant 5 mg de catalyseur en fer. Avant la combustion de chaque échantillon, une aliquote de cet échantillon a été brûlée afin de minimiser les contaminations croisées. Les échantillons de graphite ont ensuite été pressés en cibles. Deux étalons d'acide oxalique II et deux blancs d'anhydride phthalique ont été traités avec les inconnus tous les 10 échantillons. Les cibles en graphite ont été datées à l'aide de l'AMS compact ECHOMICADAS au LSCE à Saclay (France). La réduction des données a été effectuée à l'aide du logiciel BATS (version 4.07). Enfin, les dates radiocarbone ont été calibrées en utilisant la dernière courbe en date pour l'hémisphère sud (SHcal20) et la dernière version du logiciel Oxcal (v4.4) (Bronk Ramsey et Lee, 2013).

Traitement statistique des dates radiocarbone

Un modèle d'inférence bayésienne a été développé pour analyser les dates radiocarbone. Cette approche permet d'incorporer les informations stratigraphiques ainsi que les probabilités d'âge radiocarbone au sein d'un modèle statistique (Bronk Ramsey, 2009). OxCal utilise une méthode de Monte-Carlo par chaînes de Markov (MCMC) pour échantillonner successivement les solutions du théorème de Bayes, qui est la base de l'approche bayésienne. Les données du modèle sont les mesures radiocarbone, ou "vraisemblances". Les lois a priori dans le modèle sont composées des informations sur les séquences relatives connues a priori grâce aux fouilles minutieuses entreprises par Danièle Lavallée et son équipe. Nous savons par exemple que la couche V est plus jeune que la couche VI, et nous sommes en mesure d'utiliser mathématiquement ces informations d'ordre. Les données sont transformées en utilisant la courbe de calibration pour former une nouvelle distribution, appelée la distribution postérieure. La cohérence interne des distributions postérieures du modèle peut être testée à l'aide d'indices de concordance. Les distributions postérieures qui semblent raisonnables

donnent des indices de concordance élevés, tandis que celles qui semblent différer produisent des indices plus faibles, ce qui nous amène à remettre en question leur position ou leur fiabilité.

Le modèle (v0) que nous avons développé consiste en une série de six phases, représentées par les couches successives de fouille ou couches, et des limites entre elles. En raison du plus petit nombre de dates ($n = 3$) dans les phases III et II, celles-ci ont été regroupées en une seule phase III-II. Nous avons inclus toutes les dates réalisées dans le cadre de ce travail ainsi que les quatre dates sur os de camélidés de la couche VI réalisées par le laboratoire d'Oxford et publiées par Metcalf et al. (2016). Les dates ont été saisies dans le logiciel Oxcal.4.4 (Ramsey, 2001). Les différences d'âge par couche étant supérieures à l'incertitude sur les âges, nous avons séquencé ces phases en postulant un phasage discontinu (avec période d'abandon) entre les six différentes couches de l'occupation de Telarmachay. Chaque couche est donc séparée par deux limites (début et fin).

C. Résultats

Estimation de l'état de conservation du collagène et des contaminations carbonées

Les 33 échantillons sélectionnés ont permis l'extraction d'un collagène bien conservé dont les rendements se situent entre 7,3 % et 25,3 %. Les valeurs de C/N varient entre 3,19 et 3,25 indiquant une absence de contamination par le carbone du sol (Tableau 21). La fiabilité de ces nouvelles datations est donc excellente.

Nouvelles datations : âges ^{14}C et âges calendaires

L'âge radiocarbone non modélisé des camélidés de Telarmachay varie entre 7860 ± 30 et 3420 ± 25 BP (Tableau 7). A l'intérieur de cette chronostratigraphie, l'âge radiocarbone des camélidés de la couche VII varie entre 7860 ± 30 et 6870 ± 30 avec un intervalle de début entre 8724 et 8460 BP et comme intervalle de fin 7744 et 7584 BP (Tableau 7). De la même façon pour la couche VI, l'âge radiocarbone des camélidés varie entre 7010 ± 30 et 6185 ± 30 BP. Les intervalles de début et de fin se situent donc entre 7927 et 7695 BP et 7163 et 6938 BP (Tableau 7). Les camélidés de la couche V ont un âge radiocarbone qui varie entre 6095 ± 30 et 4160 ± 25 BP avec les intervalles suivants, 7150 et 6792 BP pour le début et 4820 et 4526 BP pour la fin (Tableau 7). Pour la couche IV, les camélidés ont un âge radiocarbone entre 5855 ± 30 et 4240 ± 121 BP, avec comme intervalle de début 6734 et 6499 BP et de fin entre 4849 et 4589 BP (Tableau 7). Enfin, les camélidés de la couche III-II ont un âge radiocarbone qui varie entre 5140 ± 30 et 3420 ± 25 BP avec comme intervalle de début 5929 et 5744 BP puis 3812 et 3494 BP comme intervalle de fin (Tableau 7).

ID échantillon	Couche archéologique	ECHO nr.	ID Lab.	Age (an BP)	±(an)	Début	Fin
TII47	II	4226.1.1	MUSE21074	3 420	25	3812	3494
TII23	II	4224.1.1	MUSE21070	3 900	25	4411	4155
TII7	II	4225.1.1	MUSE21073	4 065	25	4613	4415
TIIS56	III	4221.1.1	MUSE21075	3 545	25	3882	3692
TIIS57	III	4222.1.1	MUSE21076	3 920	25	4417	4158
TIIS50	III	4223.1.1	MUSE21077	4 055	25	4575	4414
TIIS59	III	4220.1.1	MUSE21069	5 140	30	5929	5744
TIV37	IV	4213.1.1	MUSE21078	4 240	121	4849	4589
TIV40	IV	4215.1.1	MUSE21080	4 750	30	5579	5322
TIVCDF_109_2	IV	4219.1.1	MUSE21092	5 040	25	5894	5604
TIVCDF_105_2	IV	4217.1.1	MUSE21090	5 120	30	5918	5735
TIVCDF_105_1	IV	4216.1.1	MUSE21089	5 210	30	6106	5759
TIVCDF_109_1	IV	4218.1.1	MUSE21091	5 215	30	6109	5761
TIV38	IV	4214.1.1	MUSE21079	5 395	30	6279	6001
TIV42	IV	4212.1.1	MUSE21068	5 855	30	6734	6499
TV34	V	4208.1.1	MUSE21065	4 160	25	4820	4526
TV12	V	4206.1.1	MUSE21082	5 435	25	6290	6014
TV9	V	4205.1.1	MUSE21081	5 780	30	6650	6443
TV17	V	4207.1.1	MUSE21083	5 875	25	6744	6505
TV24	V	4209.1.1	MUSE21066	5 935	25	6827	6642
TVCDF_110	V	4211.1.1	MUSE21093	6 095	30	7150	6792
TVI83	VI	4199.1.1	MUSE21084	6 185	30	7163	6938
TVI82	VI	4203.1.1	MUSE21064	6 280	30	7260	7011
TVI81	VI	4202.1.1	MUSE21063	6 290	30	7263	7016
TVICDF_113	VI	4204.1.1	MUSE21094	6 920	30	7830	7619
TVI88	VI	4201.1.1	MUSE21086	6 935	30	7836	7663
TVI86	VI	4200.1.1	MUSE21085	7 010	30	7927	7695
TVII69	VII	4193.1.1	MUSE21061	6 870	30	7744	7584
TVII72	VII	4196.1.1	MUSE21088	6 975	30	7916	7678
TVII74	VII	4194.1.1	MUSE21062	7 110	30	7974	7794
TVII71	VII	4195.1.1	MUSE21071	7 320	30	8177	8017
TVII42	VII	4197.1.1	MUSE21072	7 395	30	8316	8029
TVII1	VII	4198.1.1	MUSE21087	7 860	30	8724	8460

Tableau 7 : âge ¹⁴C brut obtenu sur ossement de camélidé de Telarmachay (2 sigmas).

Comparaison des âges ^{14}C sur charbons de bois et des ossements de camélidés

La comparaison entre les dates ^{14}C sur ossements des camélidés et sur charbons est présentée dans le tableau suivant. On observe qu'à l'exception de la couche VII où toutes les dates se regroupent autour de 6000 avant J.-C., les datations sur ossements reculent globalement l'âge des couches archéologiques (Figure 17). L'échantillon osseux le plus ancien de notre jeu de données fournit une date entre 6364 et 6075 ans avant J.-C. (Figure 17). L'échantillon de charbon « R_Date_VIIb-Pucp-1825 » daté à 12040 \pm 120 BP par Danièle Lavallée et ses collaborateurs en 1985 et qui posait problème à cause de sa date très ancienne est toujours aberrant par rapport aux nouvelles datations. Il s'agit probablement, comme les auteurs le mentionnaient déjà, d'un échantillon qui n'est pas en place.

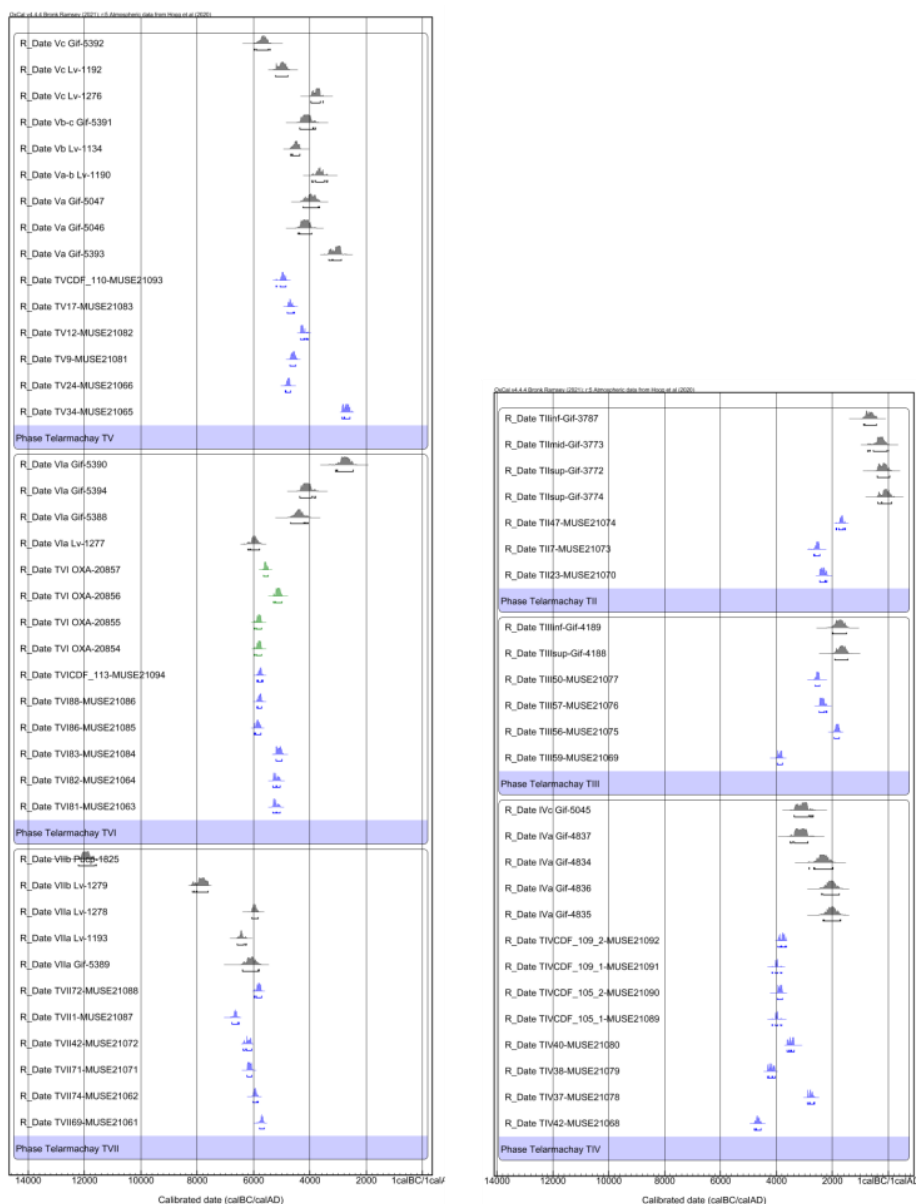


Figure 17 : comparaison des dates ^{14}C obtenues et de Metcalf et al. (2016) sur les ossements de camélidés (en bleu) et sur les charbons (en noir) (Lavallée et al., 1985).

Néanmoins, les résultats obtenus grâce au premier modèle bayésien (V0) en l'état ne parviennent pas à converger et le schéma proposé a priori n'est donc pas validé. Cela est très certainement lié au fait que certains échantillons ne sont pas en place dans la stratigraphie proposée. Étant donné que toutes les mesures ont été validées d'un point de vue physico-chimique, il n'y a pas d'argument suffisant pour rejeter manuellement les dates. En revanche, malgré les efforts faits pour échantillonner dans des contextes archéologiques aussi sûrs que possible, nous ne pouvons pas totalement exclure la possibilité qu'au moins certains des ossements ne soient pas en place dans la stratigraphie. Pour cette raison, il a été nécessaire d'aller plus loin dans la manière d'intégrer les densités d'âge dans le modèle. Pour ce faire, nous avons intégré la possibilité que chaque os ait une probabilité de 5% de ne pas dater exactement ce qu'il est censé représenter. Nous avons ajouté une densité d'*outlier* symétrique de type 't', centrée sur l'âge de l'échantillon et qui est utilisée comme critère de pondération statistique dans la modélisation (Bronk Ramsey, 2009). Avec ce modèle, 6 échantillons sur 37 ont une probabilité supérieure à 15% d'être un *outlier* (Tableau 8). Ces résultats ont donc été pondérés en conséquence dans le modèle (Tableau 9).

Element	Prior	Posterior	Model	Type
TVII69-MUSE21061	5	84	General	t
TVII74-MUSE21062	5	3	General	t
TVII71-MUSE21071	5	2	General	t
TVII42-MUSE21072	5	2	General	t
TVIII1-MUSE21087	5	48	General	t
TVII72-MUSE21088	5	20	General	t
TVI81-MUSE21063	5	3	General	t
TVI82-MUSE21064	5	2	General	t
TVI83-MUSE21084	5	4	General	t
TVI86-MUSE21085	5	7	General	t
TVI88-MUSE21086	5	2	General	t
TVICDF_113-MUSE21094	5	3	General	t
TVI OXA-20854	5	4	General	t
TVI OXA-20855	5	3	General	t
TVI OXA-20856	5	3	General	t
TVI OXA-20857	5	3	General	t
TV34-MUSE21065	5	100	General	t
TV24-MUSE21066	5	2	General	t

TV9-MUSE21081	5	3	General	t
TV12-MUSE21082	5	35	General	t
TV17-MUSE21083	5	2	General	t
TVCDF_110-MUSE21093	5	11	General	t
TIV42-MUSE21068	5	93	General	t
TIV37-MUSE21078	5	67	General	t
TIV38-MUSE21079	5	7	General	t
TIV40-MUSE21080	5	11	General	t
TIVCDF_105_1-MUSE21089	5	2	General	t
TIVCDF_105_2-MUSE21090	5	2	General	t
TIVCDF_109_1-MUSE21091	5	2	General	t
TIVCDF_109_2-MUSE21092	5	4	General	t
TIH59-MUSE21069	5	100	General	t
TIH56-MUSE21075	5	2	General	t
TIH57-MUSE21076	5	2	General	t
TIH50-MUSE21077	5	2	General	t
TIH23-MUSE21070	5	3	General	t
TIH7-MUSE21073	5	6	General	t
TIH47-MUSE21074	5	6	General	t
III-II rassemblés				

Tableau 8 : tableau des outliers – les échantillons qui ont une probabilité supérieure à 15% d’être mal placés dans la stratigraphie proposée sont surligné en gras.

Nous obtenons finalement les nouveaux âges modélisés présentés dans le tableau (Tableau 9). La couche VII commence en 7037/6090 et se termine en 5987/5782 avant J.-C., la couche VI commence en 5935/5769 et se termine en 5114/4770 avant J.-C., la couche V commence en 5114/4770 et se termine en 4706/4098 avant J.-C., la couche IV commence en 4667/4002 et se termine en 3907/2579 avant J.-C., puis la couche III-II commence en 3166/2490 et se termine en 1856/1125 avant J.-C. (Tableau 9).

Nom des échantillons	Intervallele non modélisé (avant J.-C.)		Intervallele Modélisé	
			(avant J.-C.)	
Limite III-II fin			-1856	-1125
Intervalle Durée II-II			757	1815
Span Span of II-II			641	1206
R_Date TII47-MUSE21074	-1864	-1545	-1880	-1542
R_Date TII7-MUSE21073	-2829	-2466	-2837	-2455
R_Date TII23-MUSE21070	-2462	-2206	-2463	-2204
R_Date TIII50-MUSE21077	-2627	-2465	-2624	-2464
R_Date TIII57-MUSE21076	-2467	-2209	-2468	-2208
R_Date TIII56-MUSE21075	-1933	-1743	-1940	-1742
R_Date TIII59-MUSE21069	-3980	-3796	-2845	-1550
Limite III-II début			-3166	-2490
Intervalle entre IV et III-II			0	1051
Limite IV fin			-3907	-2579
Intervalle Durée IV			225	1837
Span Span of IV			163	1763
R_Date TIVCDF_109_2-MUSE21092	-3945	-3655	-3947	-3655
R_Date TIVCDF_109_1-MUSE21091	-4159	-3812	-4157	-3811
R_Date TIVCDF_105_2-MUSE21090	-3968	-3786	-3975	-3779
R_Date TIVCDF_105_1-MUSE21089	-4157	-3810	-4157	-3808
R_Date TIV40-MUSE21080	-3630	-3373	-4067	-3368
R_Date TIV38-MUSE21079	-4329	-4052	-4332	-3905
R_Date TIV37-MUSE21078	-2899	-2638	-4153	-2696
R_Date TIV42-MUSE21068	-4785	-4550	-4648	-3012
Limite IV début			-4667	-4002
Intervalle entre V et IV			0	394
Limite V fin			-4706	-4098
Intervalle Durée V			173	929
Span Span of V			130	774
R_Date TVCDF_110-MUSE21093	-5201	-4843	-5041	-4651
R_Date TV17-MUSE21083	-4795	-4557	-4797	-4555
R_Date TV12-MUSE21082	-4341	-4063	-4934	-4171
R_Date TV9-MUSE21081	-4702	-4464	-4717	-4461
R_Date TV24-MUSE21066	-4878	-4693	-4880	-4688

R_Date TV34-MUSE21065	-2871	-2577	-4943	-4210
Limite V début			-5114	-4770
Intervalle entre VI et V			0	272
Limite VI fin			-5194	-4933
Intervalle Durée VI			626	946
Span Span of VI			587	831
R_Date TVI OXA-20857	-5654	-5481	-5659	-5480
R_Date TVI OXA-20856	-5296	-5000	-5304	-5031
R_Date TVI OXA-20855	-5969	-5725	-5889	-5714
R_Date TVI OXA-20854	-5969	-5722	-5892	-5671
R_Date TVICDF_113-MUSE21094	-5880	-5670	-5845	-5665
R_Date TVI88-MUSE21086	-5886	-5714	-5873	-5674
R_Date TVI86-MUSE21085	-5977	-5746	-5919	-5716
R_Date TVI83-MUSE21084	-5214	-4988	-5288	-5002
R_Date TVI82-MUSE21064	-5309	-5063	-5313	-5069
R_Date TVI81-MUSE21063	-5313	-5067	-5316	-5070
Limite VI début			-5935	-5769
Intervalle entre VII et VI			0	115
Limite VII fin			-5987	-5782
Intervalle Durée VII			140	1185
Span Span of VII			117	886
R_Date TVII72-MUSE21088	-5967	-5728	-6378	-5789
R_Date TVII1-MUSE21087	-6774	-6511	-6767	-5876
R_Date TVII42-MUSE21072	-6368	-6079	-6364	-6075
R_Date TVII71-MUSE21071	-6228	-6068	-6230	-6061
R_Date TVII74-MUSE21062	-6024	-5845	-6062	-5884
R_Date TVII69-MUSE21061	-5795	-5635	-6496	-5783
Limite VII début			-7037	-6090

Tableau 9 : nouvelle chronostratigraphie de Telarmachay basée sur la modélisation bayésienne des datations obtenues sur CSA arrondies à 2 sigmas.

Enfin, les nouveaux âges calfinaires obtenus sur les ossements sont comparés à ceux obtenus sur les charbons (Tableau 10). Les datations sur ossements ont vieilli la fin de la couche VII en la faisant terminer environ 300 ans plus tôt. De ce fait, la couche VI est alors vieillie d'environ 700 ans et se termine environ 100 ans plus tôt. La couche V est alors maintenant constituée d'un seul bloc qui

commence environ 200 ans plus tôt et se termine environ 1000 ans plus tôt. Quant à la couche IV, elle débute environ 1000 ans plus tôt et se termine environ 1200 ans plus tôt. Enfin, les couches II et III que nous avons regroupées forment alors une dernière couche qui est vieillie d'environ 1300 ans et se termine environ 1700 ans plus tôt (Tableau 10).

Couche	Âges calendaires charbons	Âges calendaires ossements camélidés (intervalles de début et fin de couche)	Durée des couches en années (¹⁴ C ossements camélidés)
Couche 0	Remanié, subactuel (pas de datation)	x	x
Couche 1	Intermédiaire Récent et Epoque Inca (13 ^e -15 ^e siècles	x	x
Couche II	ca. 800-0	3179/2495 à 2226/1854 av. J.-C.	776 -1780
Couche III	ca. 1800-800 av. J.-C.		
Couche IV	ca. 3000/2500-1800 av. J.-C.	4270/4060 à 3626/3054 av. J.-C.	466 -1128
Couche V (sup.)	ca.3700-3000 av. J.-C.	5106/4851 à 4328/4129 av. J.-C.	569 -910
Couche V (inf.)	4800-3700 av. J.-C.		
Couche VI	ca.5200-4800 av. J.-C.	5964/5795 à 5187/4950 av. J.-C.	661 -950
Couche VII	ca.7000-5200 av. J.-C.	7152/6510 à 6015 5840 av. J.-C.	552 -1233

Tableau 10 : comparaison des âges en ¹⁴C calendaires obtenus sur charbons et ossements.

D. Nouvelle chronostratigraphie à Telarmachay, 4000 ans d'exploitation des camélidés sud-américains

L'objectif de ces datations était de caler le processus de domestication des CSA à Telarmachay dans un cadre chronologique précis. Nous avons pu définir de nouvelles limites directes en affinant la chronologie à l'aide de nouvelles limites temporelles. Ainsi, nous vieillissons l'âge du site de Telarmachay d'environ 1000 ans (Tableau 10). En règle générale, les pièces osseuses présentent l'avantage d'être beaucoup moins mobiles que les charbons de bois dans les sédiments. Elles fournissent ainsi des datations plus sûres et surtout directement associées à l'événement que l'on souhaite dater (Oberlin et Valladas, 2015). Nous pouvons maintenant inscrire l'interaction entre sociétés humaines et les camélidés à Telarmachay sur une période de plus de 4000 ans. La vérification de la place des camélidés sélectionnés pour les différentes analyses en morphométrie géométrique et géochimie isotopiques dans chaque couche archéologique nous a permis de détecter 6 principaux

outliers. Ces 6 *outliers* correspondent tous à des talus du fait que cet élément est beaucoup plus représenté que les autres éléments squelettiques en raison d'un échantillonnage ciblé sur cet os lors des analyses en morphométrie géométrique. Si l'on regarde leur position dans le site archéologique, trois échantillons pourraient avoir été déplacés à cause de leur position en proximité de la zone perturbée ou de la limite de l'abri. La zone perturbée correspond à des carrés localisés sous l'abri (Figure 16) dans lesquels des fosses funéraires intrusives de l'époque Inca et des pillages récents ont pu impacter la stratigraphie (Lavallée et al., 1985). L'échantillon TVII69 se trouve dans un carré (B6) qui est localisé sous la limite de l'abri où des effets de ruissellement sur la paroi rocheuse extérieure pourraient avoir perturbés la stratigraphie dans cette zone de la fouille (Figure 16). L'échantillon TIV37 se trouve dans un carré (B11) localisé à côté de la limite de la zone. Enfin, l'échantillon TV34 est placé dans la grotte (A7) près de la paroi rocheuse mais potentiellement sur une zone de foyer et de pierres chauffées. Quant aux trois autres *outliers*, ils ne présentent pas de localisation particulière : TVII 72 se trouve dans un carré sous l'abri (B7), TIV42 (E11) et TIII59 (D6) sont localisés à l'extérieur devant l'abri.

Grace aux autres datations et au modèle bayésien, ces six échantillons ont pu être réattribués dans leur couche d'origine et exploités pour la suite des analyses de la thèse (Tableau 11).

ID échantillon	Couche de départ	Nouvelle attribution de couche
TVII72	VII	VI
TVII69	VII	VI
TIV42	IV	V
TIII59	III	IV
TIV37	IV	III-II
TV34	V	III-II

Tableau 11 : réattribution stratigraphique des six outliers suite à leur datation radiocarbone.

Pour conclure, ce modèle chronologique absolu établi à partir des dates radiocarbone sur os de CSA de Telarmachay, nous a permis de réviser l'âge du site et de redéfinir les limites des couches avec des datations directes des talus le long de la séquence. Cela nous permettra par la suite de dater l'évolution phénotypique et écologique des camélidés et ainsi de contextualiser les premiers actes domesticatoires des camélidés à l'échelle du site de Telarmachay et plus largement des Andes.

Chapitre 3 - profils de mortalité des camélidés de Telarmachay



A. Introduction

Profil de mortalité et systèmes d'exploitation des camélidés sud-américains

Dans le cadre de notre approche, nous utilisons les profils de mortalité des CSA de Telarmachay construits à partir des âges dentaires afin de percevoir des phases de transition dans les modes d'exploitation des CSA, entre une pratique exclusivement tournée vers la chasse et une pratique plutôt orientée vers un contrôle de la reproduction du troupeau pour la production de biens et de services comme la production de viande, de laine ou l'utilisation de la force pour le bât. Contrairement aux modèles établis pour les animaux de l'Ancien Monde, un profil de production de lait n'existe pas pour les CSA (Yacobaccio, 2007). Il est communément admis que le lait des camélidés n'a pas été utilisé pour des raisons fonctionnelles car les mamelles et mamelons des camélidés sont de trop petite taille, mais aussi pour des raisons « culturelles » car les peuples andins choisissent de le laisser à la progéniture de l'animal (Bonavia, 2008 ; Flores Ochoa, 1975). L'idée d'une spécialisation fonctionnelle des espèces est développée dès 1972 par E.Wing, avec l'idée du maintien en vie d'animaux relativement âgés afin de fournir de la laine ou du service (bât).

Néanmoins, il convient de rester prudent sur cette association stricte d'une espèce à une activité spécifique puisqu'aujourd'hui, par exemple, les lamas sont utilisés la fois pour leur laine et leur viande (Yacobaccio, 2007). De plus, les analyses réalisées sur la diversité archéologique des CSA nuancent aussi le rôle du lama. Par exemple, les momies de lamas et d'alpagas trouvées sur le site d'El Yaral (950-1350 apr. J.-C.) dans la vallée de Moquegua au Pérou démontrent l'existence d'animaux très sélectionnés qui possèdent des fibres plus fines que celles connues chez les deux espèces actuelles. Cette étude suggère que les lamas et les alpagas étaient tous deux utilisés pour produire des fibres de qualité durant l'époque préhispanique (Wheeler 1996 ; Wheeler et al., 1995). Ainsi, comme l'avait suggéré Bonavía en (1996), la gestion actuelle spécifique des camélidés par espèce pour le Pérou et la Bolivie peut être une conséquence de la conquête européenne qui a entraîné la diminution des troupeaux de camélidés, la disparition de certaines races ou phénotypes, et une spécialisation des pratiques. L'une des raisons étant que les troupeaux de camélidés ont été en partie remplacés par le bétail européen. La diversité de ces exemples doit donc être gardée en mémoire avant de reconstituer les modes d'exploitation des CSA à partir du registre archéologique en se préservant de calquer les stratégies actuelles issues d'une histoire culturelle récente sur celles des sociétés préhispaniques que l'on souhaite documenter. Ainsi, nous sommes conscients que la seule interprétation des profils de mortalité ne peut refléter directement des pratiques de chasse et d'élevage, d'autant plus lorsque le matériel archéologique analysé relève du début du processus de domestication. En effet, comme l'ont démontré Rowley-Conwy et al. (2012) dans une synthèse portant sur distinction entre les sangliers sauvages et les cochons domestiques en Préhistoire, l'âge des animaux au moment de la mort n'est pas forcément un indicateur des pratiques de chasse ou d'élevage. Alors que la domestication conduira toujours à un taux élevé de mortalité juvénile, la chasse le peut également et de diverses manières. De surcroît, les catégories d'animaux « semi-domestiques » du début du processus de domestication sont aussi plus difficiles à diagnostiquer (Rowley-Conwy et al., 2012). Or il s'agit de cette période de transition que nous étudions à Telarmachay.

Enfin, cette reconstitution est d'autant plus complexe qu'elle se heurte à l'impossibilité de distinguer clairement les quatre espèces de CSA en contexte archéologique auquel s'ajoute un dimorphisme sexuel qui complexifie l'utilisation des profils de mortalité sur lesquels reposent cette documentation. La distinction entre les mâles et les femelles dans le registre archéologique n'est possible que sur deux éléments squelettiques : le coxal et les canines (Cartajena, 2007 ; De Lamo, 1983 ; Kaufmann et L'Heureux, 2009 ; Raedeke, 1976), le reste du squelette ne présentant pas de différences significatives (Kaufmann et L'Heureux, 2009). Malgré ces nombreux écueils, cette reconstitution de la paléodémographie des CSA de Telarmachay s'avère nécessaire pour tenter de percevoir des

changements dans l'exploitation des camélidés et soutenir les observations faites grâce aux autres méthodes développées dans la thèse.

Profil de mortalité à Telarmachay

L'objectif de cette étude était d'affiner la documentation des profils de mortalité des CSA de Telarmachay afin d'apporter des indices sur l'âge des individus présents dans trois couches chrono-stratigraphiques clefs au regard des indices des changements morphologiques (Chapitre 4) et du régime alimentaire des camélidés (Chapitre 5) mis en évidence respectivement par les analyses en morphométrie géométrique et par les analyses des isotopes stables.

A Telarmachay, des profils de mortalité ont déjà été réalisés par Jane Wheeler à partir des stades de fusion des ossements (Wheeler, 1999, 1985). Cependant, les modèles basés sur la fusion des ossements utilisent des catégories d'âges qui sont moins précises que celles des modèles basés sur les stades d'éruption et d'usure dentaire. En outre, les différents os postcrâniens fusionnent à des âges différents et peuvent créer d'importants décalages et de mauvaises catégorisations d'âges par rapport à ceux définis à partir de l'éruption et de l'usure dentaire. Si les premières courbes d'abattage proposées pour Telarmachay (Wheeler, 1985) ont fait l'objet de corrections et améliorations grâce à une séquence des fusions des ossements des CSA plus fine (Wheeler, 1999), les nouvelles courbes d'abattage que nous avons réalisées à partir de l'éruption et l'usure dentaire devraient permettre d'obtenir des profils de mortalité plus précis.

B. Matériel et méthode

Matériel

Nous avons effectué une mission d'une durée d'un mois à Pachacamac lors de la première année de la thèse. Elle nous a permis de collecter auprès de Jane Wheeler les données archéozoologiques, contextuelles et stratigraphiques de Telarmachay. Cet ensemble de données sous forme de fiches constitue un corpus inédit décrivant anatomiquement les restes archéozoologiques du spectre faunique à l'échelle du sous-carré de fouille (Figure 18) pour les couches II à VII. Il comprend aussi des plans de la fouille et des tableaux synthétiques comptabilisant les éléments squelettiques

pour chaque couche. Nos informations sur l'éruption et l'usure dentaire ont été récoltées sous la forme d'une base de données à partir de ces archives écrites (Figure 18).

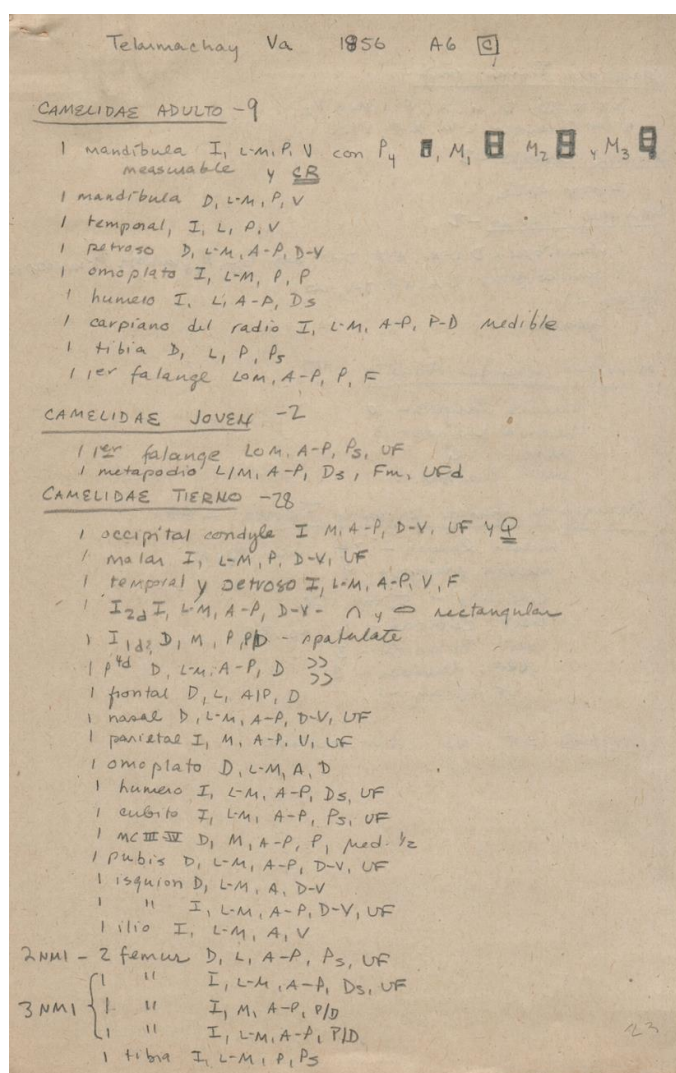


Figure 18 : exemple d'une fiche d'enregistrement des données archéozoologiques du carré 6 de la couche V, réalisée par Jane Wheeler.

Acquisition des données

Par souci d'efficacité, nous avons sélectionné les enregistrements des âges et des usures dentaires issus de trois couches archéologiques. Comme l'objectif était de se focaliser sur les profils de mortalité durant le processus de domestication des camélidés, nous avons porté notre attention sur les données archéologiques originaires de la couche la plus ancienne (VII), de la couche de l'émergence de la domestication (V) et de la généralisation de celle-ci (IV)

Sur un total de 2206 restes dentaires enregistrés (mandibules ou dents isolées), nous avons pu estimer un âge à 1374 restes dentaires correspondant à 1785 dents. Le stade d'éruption et l'usure dentaire connus pour chaque prémolaire et molaire ont été codés à partir de données pour lesquelles Jane Wheeler a noté et dessiné le stade d'éruption et de l'usure dentaire selon la méthode qu'elle a établi en (1982) pour donner des âges absolus aux camélidés (Figure 19.a). Cette méthode synthétise sous forme de tables une correspondance entre l'éruption dentaire et l'âge du camélidé (Figure 19.b). La description des étapes de cette usure dentaire a été réalisée à partir d'une collection de référence composée de lamas et d'alpagas de la région de Cuzco (Wheeler, 1982).

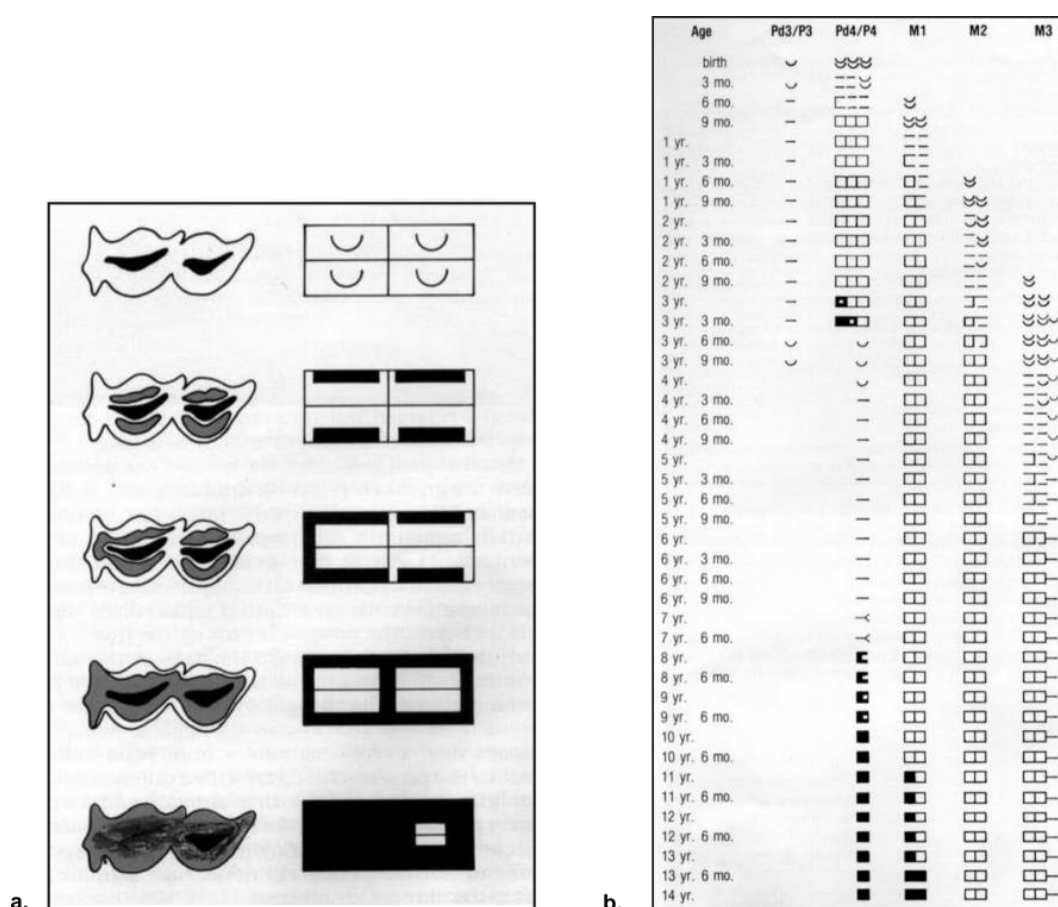


Figure 19 : figures modifiées d'après Wheeler (1982) : a. représentation graphique de l'usure dentaire de la molaire inférieure gauche enregistrant l'exposition progressive de la dentine sur chacune des cupules ; b. représentation graphique de l'usure dentaire des mandibules de lamas et d'alpagas d'âge connu provenant du centre national des camélidés d'Amérique du Sud à la Raya, dans le département de Cusco, Pérou.

Ces âges absolus ont ensuite été organisés sous forme de classes d'âges d'après la méthode de Payne (1973) (Tableau 12). Ainsi, huit classes d'âges réparties de A à H ans ont été utilisées. La classe « H » a été rajoutée par rapport au référentiel de base établi par Jane Wheeler. Elle correspond à l'usure de la troisième molaire sur l'ensemble de sa surface occlusale.

Âges absolus Wheeler (1982)	Classes d'âges de Payne (1973) adaptées aux camélidés à partir des âges absolus de Wheeler (1982)	Correspondances en âge des nouvelles classes
Naissance	A	0 – 3 mois
3 mois – 9 mois	B	3 – 12 mois
1 ans – 1 ans 9 mois	C	1 – 2 ans
2 ans – 3 ans 9 mois	D	2 – 4 ans
4 ans – 6 ans	E	4 – 6 ans
6 ans 3 mois – 10 ans 6 mois	F	6 ans – 10 ans 6 mois
11 ans – 14 ans	G	11 ans – 14 ans
14 ans et plus	H	14 ans et plus

Tableau 12 : adaptation et correspondance des classes d'âges dentaires basées sur l'éruption et l'usure dentaire établis par Wheeler (1982). Ces classes ont ensuite été adaptées aux classes d'âges de Payne (1973).

Les 1785 dents sont réparties dans les trois couches archéologiques VII (n = 68), V (n=938) et IV (n=779) et selon les huit nouvelles classes d'âges (Tableau 13).

Classes d'âges	VII	V	IV
A	5	239	317
A-B	11	286	148
A-C	3	5	0
A-D	10	119	116
B	0	33	16
B-C	0	2	3
B-D	0	18	17
C	3	4	7
C-D	0	18	1
C-E	0	3	2
D	1	6	30
D-E	4	4	6
D-F	0	3	1
D-G	6	63	49
E	4	7	3
E-F	4	4	7
E-G	2	4	1
F	1	24	4
F-G	6	55	30
F-H	1	2	0
G	3	21	15
G-H	3	9	1
H	1	9	5
Total général	68	938	779

Tableau 13 : total du nombre de dents issus des couches VII, V et IV par catégories de classes d'âges.

Analyses statistiques

Les profils d'abattage ont ensuite été élaborés à partir de la quantification du nombre total de dents par classe d'âge (Vigne, 1988). Quand l'estimation de l'âge couvrait plusieurs classes d'âge le nombre de dents a été divisé en fonction de la longueur de chacune des classes d'âge. On obtient alors un nouveau total de dents par classe d'âge sous forme de nombres non entiers (Tableau 14). Ainsi, les fréquences absolues des classes les plus jeunes, qui sont les plus courtes, ne sont pas sous évaluées (Bréhard et al., 2010 ; Ducos, 1968 ; Helmer, 1992 ; Vigne et al., 2005).

N dents	A	B	C	D	E	F	G	H	SOMME
IV	361,3	153,4	43,0	109,7	18,9	47,5	39,7	5,5	779
V	318,6	276,1	48,8	101,3	25,2	89,7	64,3	14,1	938
VII	8,8	11,3	7,0	8,9	9,0	11,2	9,2	2,8	68

Tableau 14 : valeurs correspondant aux fréquences absolues du nombres de dents pour trois couches archéologiques de Telarmachay.

La distribution des fréquence des âges d'abattage a d'abord été faite selon la méthode statistique publiée par Gerbault et al. (2016). Cette méthode permet de visualiser les données de nos trois couches archéologiques d'effectif inégal (VII n=68, V n= 938, IV n=779) pouvant créer des déséquilibres dans la représentation des classes d'âges et donc de leurs interprétations (Gerbault et al., 2016).

Cette distribution de Dirichlet est basée sur une fonction de densité de probabilité. Elle permet d'obtenir tout d'abord des histogrammes qui ont pour valeurs d'abscisse les classes d'âges corrigées ainsi que leurs intervalles de crédibilité associés et qui sont calculés à partir d'un modèle bayésien (Gerbault et al., 2016). Les histogrammes fondés sur la distribution de Dirichlet sont obtenus grâce à la fonction « *rdirichket* » du package « *gtools* » (Warnes et al., 2015). Les intervalles de crédibilité de 95% pour chaque fréquence par classes d'âge ont été obtenus grâce à la fonction « *p.intervalle* » du package « *LaplaceDemon* » (Hall, 2012). Dans un second temps, une analyse des correspondances a été conduite sur les profils d'abattage afin de pouvoir les comparer. Cette analyse est une technique de statistique descriptive multivariée. Elle permet de résumer des lignes et colonnes multiples de données catégorielles en deux dimensions ou plus afin de dégager de potentielles tendances au sein des données (Benzecri, 1975). Comme pour la fonction de Dirichlet, l'analyse des correspondances a été produite en utilisant un tableau composé des trois profils d'abattage observés et de chacun de leurs 10 000 écarts aléatoires de Dirichlet. Ces écarts correspondent à un nuage de points qui représente la distribution du profil d'abattage simulé par la fonction. Ces points peuvent être

considérés comme le tracé attendu de l'analyse des correspondances. Cette simulation a été réalisée avec le package « *ca* » (Nenadic et Greenacre, 2007).

C. Résultats :

Variabilité au sein de chaque couche archéologique

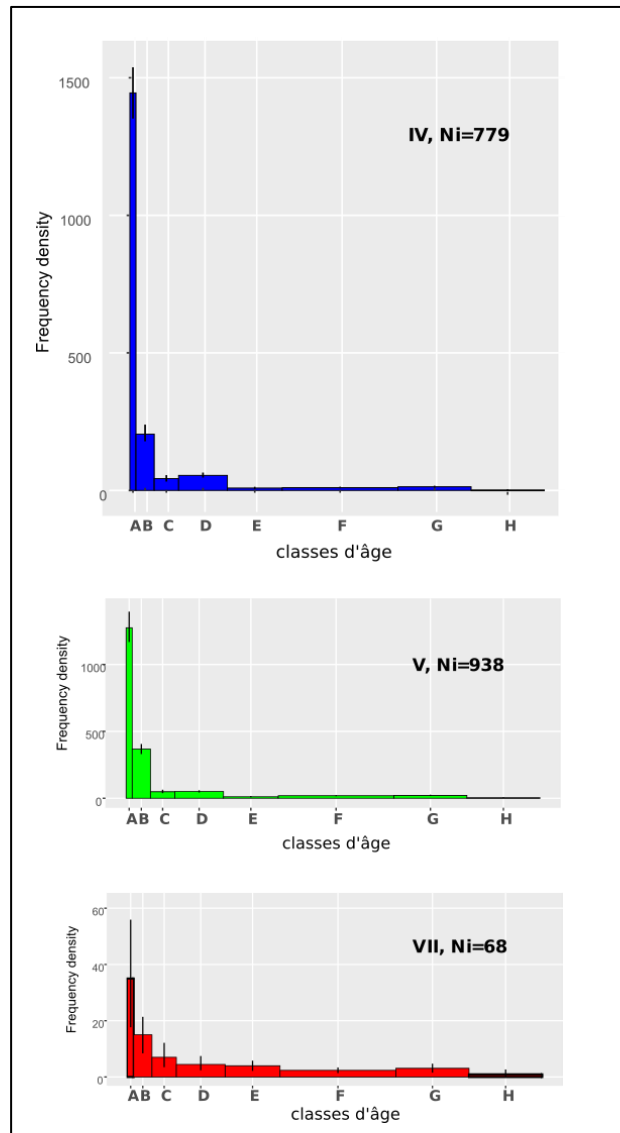


Figure 20 : profils de mortalité pour les couches archéologiques VII, VI et IV représentant la distribution des fréquences absolues d'âge observées (nombre de dents observées par classe d'âge). L'axe des x (classes d'âge) représente une échelle continue en années. L'axe des y représente la densité de fréquence par unité de temps. Les barres verticales noires représentent les intervalles de crédibilité à 95 % de la fréquence par unité de temps calculée à partir des 10 000 écarts (voir sur les profils).

Dans l'ensemble, la mortalité des CSA entre les trois couches chronostratigraphiques de Telarmachay présente des profils assez similaires avec une mortalité majoritairement portée par les très jeunes individus de la classe A puis B (Figure 20). Néanmoins on peut observer une tendance diachronique à l'augmentation de la fréquence de la mortalité des individus juvéniles de la classe A. Le profil de mortalité issu de la couche VII (Figure 20) présente des intervalles de fréquence qui se recouvrent sauf pour la classe A qui se différencie de toutes les classes sauf de la classe B. Cette dernière recouvre aussi la classe C (Figure 20). Dans la couche V (Figure 20), les deux premières classes A et B ne se recouvrent pas, ensuite tous les intervalles se recouvrent (Figure 20). Enfin, dans la couche IV (Figure 20), le même schéma est globalement observé que celui présent dans la couche V. D'autre part, l'écart entre l'intervalle de la classe A et les autres couches est encore plus important (Figure 20). Ainsi, on observe un recouvrement d'une classe à l'autre dans la couche VII, tandis que les classes A et B s'individualisent pour les couches IV et V. Il semble que dans la couche VII on retrouve de façon plus ou moins équitable toutes les classes d'âges de camélidés, alors que dans les couches V et IV il y a d'une part, un pic très net de la classe A et d'autre part les classes B et C ne se recoupent pas.

Comparaison et relation entre les couches archéologiques

La projection des deux premiers axes factoriels de l'analyse des correspondances représente 49,6 % de la variation totale avec un nuage de points qui recouvre la totalité des profils. Le premier axe factoriel qui représente 32,15 % est d'abord expliqué par la contribution de la classe H en positif à 45% puis par la classe E à 19%. Ensuite il est expliqué par la classe A en négatif à 20%. Le deuxième axe factoriel qui représente 17,45 % est d'abord expliqué par la classe E en négatif à 56 % et par la classe H en positif à 41 % (Tableau 15 et Figure 21).

Classes d'âges	Dim1	Dim2	Total %
A	20,7	0,9	10,8
B	6,9	0,6	3,8
C	4,1	0,8	2,4
D	0,5	0,1	0,3
E	19,4	55,9	37,7
F	0,6	0,1	0,3
G	2,6	0,6	1,6
H	45,1	40,9	43,0

Tableau 15 : contribution des classes d'âges aux deux premières dimensions de l'analyse des correspondances avec écarts de Dirichlet. Les trois classes d'âges qui contribuent le plus sont surlignées en gras.

Grâce à cette simplification, on observe que le profil de la couche VII se distingue des profils similaires des couche IV et V. Cette différenciation de la couche VII s'explique par un abattage plus porté sur les classes H et E et donc des individus qui ont plus de 14 ans et qui ont entre 4 et 6. En revanche, les couches V et IV ont un profil d'abattage expliqué par la classe A, les individus juvéniles qui ont entre 0 et 3 mois (Figure 21).

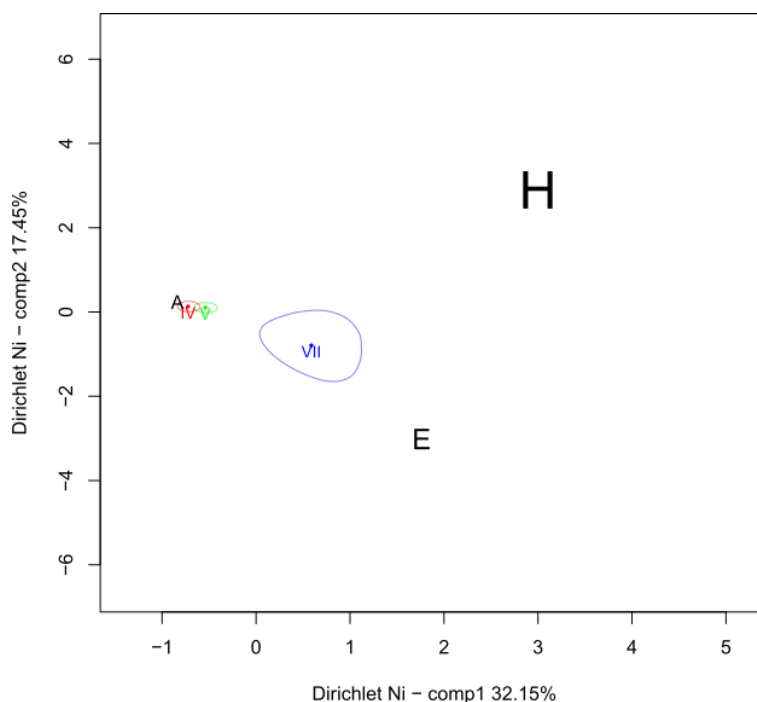


Figure 21 : analyse factorielle des correspondances avec écarts de Dirichlet montrant les dimensions F1 et F2, chaque couche étant représentée par une couleur différente. La taille du lettrage des classes d'âge reflète leur contribution sur les deux premières dimensions cumulées, ici seules les trois classes d'âges qui contribuaient le plus ont été représentées (H (43 %), E (38%) et A (11%)).

D. Discussion

Changement d'exploitation des camélidés durant la couche V

L'utilisation de profils d'abattage quantifiés à partir du nombre de dents identifié dans chaque classe d'âges grâce aux fréquences nous a permis d'observer un changement du mode d'exploitation des CSA à Telarmachay dès le 5^{ème} millénaire (5106/4851 et 4328/4129 av. J.-C (couche V) avec une exploitation plus marquée des très jeunes camélidés entre 0 et 3 mois (Figure 20 et 21). Ce type d'exploitation contraste avec le profil obtenu pour la période du 7^{ème} millénaire entre 7152/6510 et 6015/5840 ans av. J.-C (couche VII) où l'exploitation des CSA présente une distribution de l'abattage relativement proche entre les classes d'âge et qui rend son interprétation plus délicate mais qui semble

néanmoins marquer une exploitation moins ciblée sur les très jeunes individus avec une acquisition de camélidés plus âgés qui ont entre 4 et 6 ans et de très âgés qui ont au moins 14 ans. L'exploitation des CSA de la couche VII pourrait davantage correspondre à une acquisition d'individus par la chasse, même si ce type d'interprétation reste sujet à caution (Rowley-Conwy et al., 2012).

Comparaison avec les précédents profils réalisés à Telarmachay

Dans son analyse, Wheeler avait quantifié en pourcentage la contribution des camélidés repartis en trois groupes d'individus, les néonataux, les juvéniles ainsi que les adultes pour les couches VII à IV. De plus, elle avait réalisé deux courbes de mortalité pour la couche VII et IV (Wheeler, 1999). Ainsi, les nouveaux résultats obtenus à partir des profils de mortalité s'appuyant sur l'éruption et l'usure dentaire des camélidés confirment ceux précédemment obtenus à partir des stades de fusion des ossements (Wheeler, 1999). Le point commun entre nos résultats et l'analyse de Jane s'établit au niveau de la répartition d'individus globalement plus âgés dès le 7^{ème} millénaire (couche VII) comparé aux 5^{ème} millénaire (couche V) et 4^{ème} millénaire (couche IV) où les très jeunes individus sont fortement représentés.

Ainsi, dès le 7^{ème} millénaire (couche VII), Jane Wheeler trouvait 38,9 % de néonataux, 35,2 % d'adultes et 25,9 % de juvéniles. Nos résultats sont concordants puisque nous observons malgré la présence des très jeunes individus de la classe A (0-3 mois), une distribution relativement égale entre les fréquences des autres classes d'âge et donc des individus plus âgés (Tableau 14 et Figure 20).

Durant le 6^{ème} et 5^{ème} millénaires (couche V), Wheeler avait subdivisé son analyse à l'aide de sous couches définies pour la chronostratigraphie précédemment définie à Telarmachay. Comme nous travaillons à l'échelle de la couche dans son ensemble, nous avons additionné ces valeurs afin d'obtenir une seule représentative de chaque catégorie de camélidés afin de comparer nos résultats. Quand Wheeler trouvait un total de 55,75% de néonataux, 27,85% d'adultes et 16,35% de juvéniles, nous avons de la même façon observé la forte augmentation des restes d'individus néonataux comme l'illustre la classe A (0-3 mois) (Tableau 14 et Figure 20). Néanmoins, lorsqu'elle observe plus d'individus adultes que de juvéniles, nous avons au contraire observé une contribution importante de la classe B (3-12 mois) par rapport aux individus plus âgés (Tableau 14 et Figure 21). Or, cette classe d'âge correspond à des individus qui ne sont pas encore adultes. L'âge biologique accepté pour être considéré comme un adulte étant de 3 ans chez les camélidés (Bonavia, 2008).

Enfin, à la couche IV entre le 5^{ème} et 4^{ème} millénaires av. J.-C. nous observons la même tendance qu'à la couche V. Quand Wheeler trouvait 56,7% de néonataux, 26% d'adultes et 17,3% de juvéniles,

c'est-à-dire un taux de néonataux toujours en augmentation, nous observons que la classe A (0-3 mois) est toujours, et de façon encore plus importante, la couche la plus représentée (Tableau 14 et Figure 20). De plus, nous confirmons la proximité des profils entre ces deux couches qui se distinguent de couche VII (Figure 21).

Ainsi les différentes analyses utilisant des profils de mortalité pour étudier la représentation et répartition des âges des camélidés exploités à Telarmachay montrent que la forte mortalité des très jeunes camélidés (0-3 mois) se manifeste dès le 5^{ème} millénaire (couche V) et augmente dès le 4^{ème} millénaire (couche IV), suggérant ainsi un changement dans les pratiques de subsistance liées aux camélidés à partir du 5^{ème} millénaire (début de la couche V).

Interprétation des pratiques de subsistance et limites

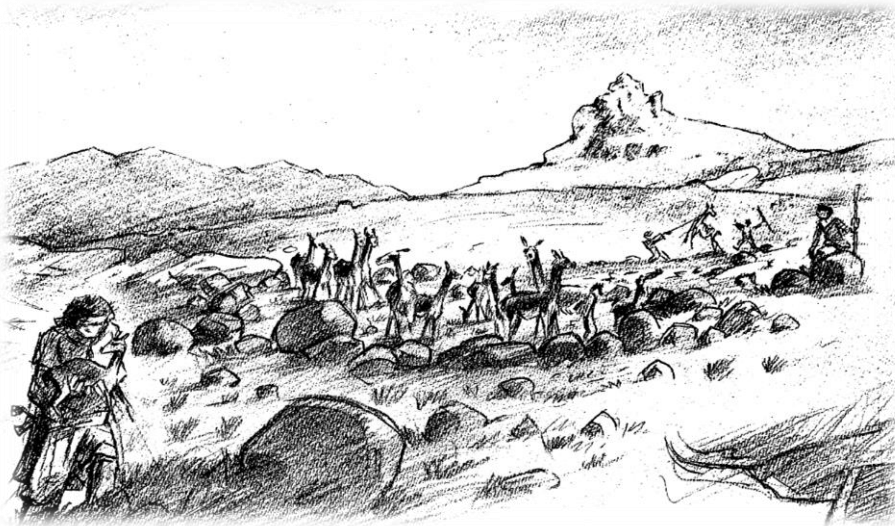
Même si nous avons mentionné qu'il fallait être prudent avec les interprétations des courbes de mortalité en terme de pratiques de subsistance liées aux quatre espèces de CSA, nous pouvons suggérer un type d'exploitation dominant mais non exclusif. Les profils d'abattage montrent plutôt la production d'animaux pour la viande. Ce type de profil d'abattage se focalise sur la présence de jeunes, mais aussi la conservation d'individus âgés (Mengoni Goñalons et Yacobaccio, 2006). Cette distribution est à l'inverse de profils qui illustrent le maintien en vie d'animaux relativement âgés que l'on interprète plutôt comme une stratégie d'utilisation de lamas comme animaux de bât et d'alpagas comme pour la production de laine (Wing, 1972). De la même façon, un modèle d'élevage « traditionnel » basé sur les alpagas (Moore, 1989) a aussi été proposé sur la base de données ethnographiques péruviennes (Sotomayor, 1984) et montre que des mâles vivent ainsi jusqu'à un âge relativement avancé et peuvent être utilisés comme animaux de bât ainsi que pour la production de laine. Dans ce type de profil, les estimations portent sur la contribution des jeunes de l'année (0-1 an) entre 27 et 28%, les sub-adultes (1-3 ans) à 10%, et les adultes (plus de 3 ans) à 60% (Moore, 1989). Néanmoins, nous devons rester prudent avec cette interprétation car l'attribution de pratiques de subsistances spécifiques est plus difficile à identifier chez les CSA. La spécialisation de production par espèce semble moins évidente et, s'ajoutant à la difficulté à distinguer les taxons, la distinction entre les mâles et les femelles n'est possible que sur très peu d'éléments squelettiques. De plus, nous ne pouvons pas différencier les deux taxons au sein des profils d'abattage. Il faut alors souligner, une nouvelle fois, qu'il est important de ne pas extrapoler les modèles d'abattage utilisés sur les espèces de l'Ancien Monde à l'élevage des camélidés puisque les troupeaux ne sont pas toujours spécialisés dans un seul type de production (Yacobaccio, 2007). Notre analyse montre, et d'autant plus pour les

CSA, que l'utilisation de profils d'abattage doit être envisagée comme une approche complémentaire afin de quantifier les âges des individus plutôt qu'une approche permettant d'interpréter directement les pratiques de subsistance.

E. Conclusion

Grâce à la construction des profils d'abattage à partir des enregistrements inédits de Jane Wheeler apportant des indices sur l'âge des individus, nous avons montré un changement d'exploitation des camélidés à partir du 5^{ème} millénaire (couche V), ainsi qu'une sélection différenciée des camélidés dès le 5^{ème} millénaire concordant avec ceux précédemment publiés à partir des ossements (Wheeler, 1999). Le point commun entre nos résultats indique une répartition d'individus globalement plus âgés dans la couche VII comparé aux couches V et IV, pour lesquelles les très jeunes individus sont fortement représentés. L'augmentation constante d'individus âgés entre 0 et 3 mois ainsi que la diminution de ceux âgés d'au moins 4 ans sont en faveur de l'hypothèse d'un contrôle culturel renforcé sur les camélidés à Telarmachay. Enfin, nos résultats nous ont permis de montrer que les profils d'abattage reflétaient plutôt l'exploitation des animaux pour la viande, mais qu'il convenait de rester mesuré avec cette interprétation. Les défis méthodologiques liés à l'identification des quatre espèces de CSA en contexte archéologique rendent d'autant plus difficile ce type d'interprétation. Nous soutenons alors aussi grâce à cette analyse qu'il ne faut pas extrapoler les modèles d'abattage utilisés sur les espèces de l'Ancien Monde à l'élevage des camélidés et qu'il faut souligner le rôle complémentaire de ce type d'approche par rapport aux autres marqueurs de la domestication. Enfin, des limites concernant notre corpus sont à prendre en compte, nous ne possédons pas toute la séquence archéologique de Telarmachay et nous n'avons pas pu séparer les deux lignées de camélidés mis au jour sur le site dans cette analyse. Il conviendra alors par la suite d'étendre cette analyse aux autres couches archéologiques VI, III et II.

Chapitre 4 - évolution et diversification morphologique des camélidés de Telarmachay



© Serge Elissalde

A. Objectifs et approche

Les résultats des analyses en morphométrie géométrique des talus des CSA actuels nous ont amenés à remettre en question la pertinence des collections de référence actuelles pour identifier les CSA archéologiques (voir chapitre 2). L'histoire récente des populations (extermination et hybridation) ainsi que l'origine captive (zoo, ménagerie) des spécimens de collections limitent très fortement leur utilisation pour accéder au processus de domestication des camélidés qui a eu lieu avant le goulot d'étranglement subi durant la conquête européenne (Casey et al., 2018 ; Larson et Fuller, 2014 ; Wheeler, 1995). C'est pourquoi, notre utilisation des collections de référence actuelles des CSA pour l'étude de spécimens de Telarmachay, sera restreinte à la résolution taxonomique permise sur la forte divergence morphologique de la forme du talus en 3D que nous avons observée entre les deux CSA sauvages (le guanaco et la vigogne, voir chapitre 2). Cette résolution taxinomique robuste nous permettra de suivre l'évolution morphologique de ces deux taxons dans la diachronie du site. Ensuite, nous utiliserons la réponse morpho-fonctionnelle de la forme du talus en 3D à l'échelle intraspécifique afin de détecter des changements liés aux étapes d'intensification du contrôle et de l'intentionnalité

humaine dans le processus de domestication des camélidés au cours de 4000 ans de la séquence chronologique de Telarmachay.

Ce choix méthodologique repose sur des études d'ecomorphologie effectuées sur des bovidés qui ont démontré que la morphologie du talus pouvait être liée à l'écologie locomotrice spécifique à l'habitat des espèces (Barr, 2014 ; Maniakas et Kostopoulos, 2017). La première a porté sur un corpus de 50 espèces de bovidés et indique que les talus à la forme « courte » servent à maintenir la vitesse dans la course des bovidés évoluant en milieux ouverts, tandis que les talus à la forme plus « longue » augmentent plutôt la puissance lors de la flexion plantaire chez les bovidés évoluant en milieux fermés (Barr, 2014). La seconde étude a porté sur des populations de bisons du Paléarctique occidental et a démontré que la variation de forme n'était pas liée à la taille des individus mais plutôt à un gradient d'habitat ouvert/fermé (Maniakas et Kostopoulos, 2017). Cette approche repose également sur les recherches expérimentales sur le sanglier qui ont montré qu'en utilisant une approche en GMM 3D sur un os du tarse (le calcanéum), il était possible de détecter des changements de contrainte de mobilité au cours de la croissance et donc de quantifier des changements de comportement locomoteur à l'échelle de l'individu (Harbers et al., 2020a). Des études identiques sont actuellement en cours sur le talus et les résultats, non encore publiés, confirment que la réponse morpho-fonctionnelle à la mise en captivité d'un animal sauvage concerne également cet os du tarse (Harbers et al. in prep). Ces études inter- et intra-spécifiques nous confortent donc sur la capacité de notre approche à détecter des changements ecomorphologiques liées aux différentes étapes du modèle de processus de domestication des camélidés décrits précédemment dans les archives archéologiques de Telarmachay.

L'identification des changements de comportement locomoteur nous permettra de tester l'hypothèse d'une augmentation du contrôle culturel (Hecker, 1982) des camélidés sauvages par les sociétés humaines selon un modèle de domestication proposé sur la base des travaux de (Horwitz, 1989) sur les caprinés et de (Zeder, 2015) sur les implications théoriques de la domestication des plantes et des animaux, qui a été adapté pour le lama (Yacobaccio et Vila, 2016 ; Yacobaccio, 2021). Ces travaux proposent un ensemble de mécanismes complexes qui expliquent la relation humain-animal avant l'apparition de taxon domestique. Le modèle de domestication proposé pour le lama est constitué de trois étapes : la chasse opportuniste généralisée, la protection du troupeau (un concept similaire à la gestion), et enfin la reproduction sélective. Nos analyses morphologiques vont nous permettre de tester l'hypothèse d'une augmentation du contrôle culturel lors des étapes 2 et 3. La deuxième étape correspond à la protection des populations ou sous-groupes de guanacos où les humains sont un stimulus neutre. Elle implique la présence physique d'humains à proximité des

animaux, dans un comportement fréquent et non agressif envers les guanacos protégés. Avec l'augmentation de la fréquence de ce contact, il est probable que les animaux s'habituent à la présence humaine. Les individus sont ainsi protégés contre leurs prédateurs non humains et ont un accès simplifié aux zones d'alimentation (Harris, 1996). La troisième étape correspond à la captivité avec contrôle de la reproduction de certains individus. L'intentionnalité humaine devient un stimulus positif qui est généralement associée à l'apport de nourriture et d'abri, ce qui engendre un apprentissage associatif qui va au-delà de l'habituation et génère le processus d'apprivoisement (Thompson et Spencer, 1966). Or, l'apprivoisement est une condition de la manipulation reproductive, ainsi que de l'isolement des individus en confinement ou en captivité. Cette étape induit donc un plus grand degré de manipulation (Darwin, 1868) et d'isolement génétique entre les troupeaux captifs et la population sauvage, une plus grande contrainte sur la mobilité des animaux, leur structure sociale et déclenche une adaptation génétique à la captivité (Yacobaccio et Vila 2016 ; Yacobaccio, 2021).

B. Description du corpus archéologique

Corpus archéologique des CSA de Telarmachay

Un total de 156 talus provenant du site archéologique de Telarmachay a été étudié. Les spécimens se distribuent dans les cinq couches archéologiques le long de la stratigraphie (Tableau 16). Ceux présentant des stigmates affectant les surfaces anatomiques ont été exclus de l'analyse afin de ne pas perturber la position des points repères. Chaque talus a été retrouvé hors connexion anatomique et dispersé dans chaque couche. Dans le but d'obtenir un corpus statistique conséquent, nous avons sélectionné des talus gauches et droits. Théoriquement nous ne pouvons donc pas être sûrs que deux talus ne proviennent pas d'un même individu. Les spécimens proviennent néanmoins de différents carrés dans chaque couche qui contenaient du matériel osseux sur l'ensemble du site. Les méthodes d'acquisition des surfaces en 3D et des données en morphométrie géométrique 3D sont décrites dans le chapitre 2.

Âges calendaires (Intervalles de début et fin des couches archéologiques)	Couches archéologiques	Nombre de talus
3179 / 2495 à 1854 / 2226 av. J.-C.	III	13
4270 / 4060 à 3626 / 3054 av. J.-C.	IV	15
5106 / 4851 à 4328 / 4129 av. J.-C.	V	64
5964 / 5795 à 5187 / 4950 av. J.-C.	VI	47
7152 / 6510 à 6015 / 5840 av. J.-C.	VII	17
	Total	156

Tableau 16 : répartition par couches des talus sélectionnés à Telarmachay.

C. Protocole analytique et statistique des données morphométriques 3D

Identification de la diversité phénotypique le long de la séquence de Telarmachay

La première étape analytique fut d'identifier la présence d'un ou plusieurs taxons au sein de chaque couche archéologique. Pour cela nous avons utilisé une approche non supervisée de la structuration de la variation de la forme du talus par couche grâce à une méthode de *Clustering* basée sur des statistique Bayésiennes. Le nom de cette approche peut se traduire en français par le « partitionnement ». Elle utilise des modèles bayésiens pour tester la structuration de la variation de la forme des talus sans a priori. La variation est synthétisée par la première composante des ACP calculées sur les données de forme pour chaque couche archéologique. La densité de cette variation est ensuite synthétisée visuellement par couche à l'aide d'un diagramme de densité modélisé à partir des mélanges gaussiens calculés sur les scores de la PC1. Pour effectuer cette analyse nous avons utilisé le package et fonction *mclust* (*Model-based clustering and normal mixture modeling including Bayesian regularization*) (Scrucca et al., 2016). Ensuite, la méthode de *Clustering* nous permet d'obtenir une table de classification des individus similaires. Nous avons donc obtenu une table de classification non supervisée en différents morphogroupes pour chaque couche archéologique. Afin de statuer sur une attribution taxinomique probable des morphogroupes mis en évidence par le *clustering*, nous avons comparé leur variation à celle des taxons actuels dans l'espace des formes synthétisé par les composantes principales PC1 et PC2 d'une ACP effectuée couche par couche. Cette approche nous permet de visualiser graphiquement les relations de similarité mais aussi l'étendue de la divergence phénotypique entre les populations préhistoriques de Telarmachay et les populations actuelles post-conquête. Afin de décider d'une dénomination taxonomique des morphogroupes archéologiques (c'est-à-dire un morphotype guanaco ou un morphotype vigogne) nous avons effectué

des analyses de similarité/dissimilarité à l'aide de dendrogramme calculé sur les distances de Mahalanobis des formes moyennes entre les morphotypes archéologiques et les populations actuelles à l'aide de l'algorithme du *neighbour joining* (NJ) (Saitou et Nei, 1987). Ces distances sont calculées via les distances euclidiennes projetées dans un espace discriminant (les variables canoniques) qui vient simplifier et décrire les différences entre les moyennes des groupes plutôt qu'entre les individus comme dans les ACP (Zelditch et al., 2004). Les distances de Mahalanobis ont été calculées à partir de la fonction *lda* du package *MASS* (Ripley, 1996) et les NJ ont été faites avec la fonction *nj* du package *ape* (Saitou et Nei, 1987).

Évolution de la taille et de la forme du talus des camélidés le long de la séquence de Telarmachay

La taille et de la forme du talus de chacune des lignées archéologiques identifiées ont été comparées le long de la séquence chronologique de Telarmachay afin d'observer leurs tendances évolutives respectives et de visualiser les périodes de stases et de changement mais aussi de comparer les dynamiques propres à chaque lignée. Pour répondre à cet objectif, nous avons d'abord testé les différences de taille centroïde entre les couches archéologiques en prenant en compte les deux morphotypes et la variation des taxons actuels à l'aide d'une *ANOVA* factorielle. Ces variations de taille le long de la séquence de Telarmachay ont été comparées graphiquement à l'aide de *boxplots*. Pour comparer la variation de forme des lignées le long de la séquence nous avons transformé les données multivariées de forme en une variable de dispersion grâce aux distances euclidiennes entre chaque spécimen et le consensus de la lignée. Les distances ont été calculées grâce à la fonction *ShapeDist* du package *Evomorph* (Dryden et Mardia, 2016). Ainsi, pour chacun des morphotypes, une première *ANOVA* factorielle a été réalisée pour tester les différences de forme le long de la séquence en prenant en compte les morphotypes puis la variation de forme au cours du temps a été visualisée graphiquement à l'aide de *boxplots*. Pour finir, les phases de changements de forme du talus observés le long de la séquence seront visualisées par reconstitution virtuelle des déformations. Les déformations seront obtenues à l'aide des distances entre les conformations moyennes des groupes chronologiques identifiés grâce aux représentations graphiques de *heatmap* ou cartographie colorimétrique en français. La combinaison des distances et des cartographies colorimétriques permet de calculer et visualiser les distances entre les coordonnées 3D et un maillage de surface en faisant correspondre l'intensité des changements observés grâce à un nuancier de couleurs. Les distances ont été calculées et visualisées avec la fonction *meshDist* du package *Morpho* (Baerentzen et Aanæs,

2002). Le code couleur pour l'intensité des modifications est le suivant : le vert correspond à 0 (aucune déformation), le bleu à des déformations négatives et le rouge à des déformations positives.

D. Diversité et évolution des camélidés de Telarmachay

Diversité phénotypique et identification taxinomique des CSA de Telarmachay

Le modèle bayésien du *clustering* indique que la variation de la forme des talus de Telarmachay se structure en 2 morphogroupes par couche sauf pour la couche III avec 3 morphogroupes (Figure 22).

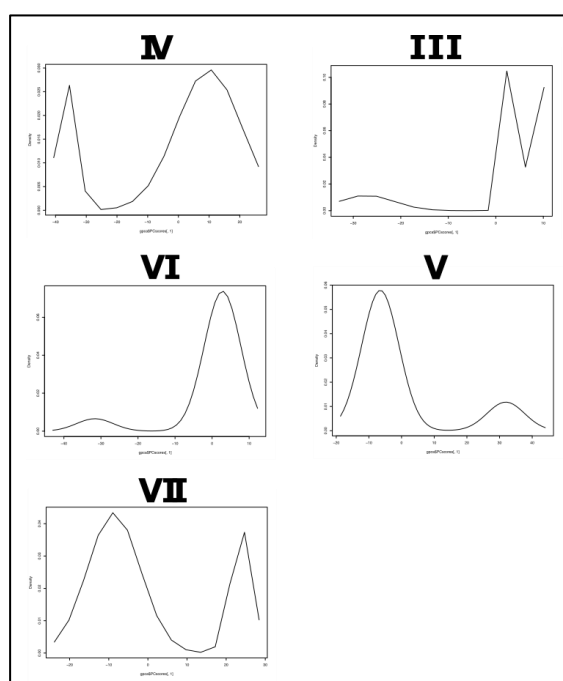


Figure 22 : diagramme de densité des variations de formes du talus par couche modélisée à l'aide des mélanges gaussiens calculés sur les scores de la PC1.

Quand, cette fois, les individus archéologiques sont comparés aux individus actuels dans l'espace des formes, on observe sur la PC1 que les deux morphogroupes archéologiques identifiés par le modèle bayésien correspondent en partie à la même structuration que les individus actuels (Figure 23). Un morphogroupe de petits camélidés de type vigogne et un morphogroupe de grands camélidés de type guanaco sont présents dans les couches archéologiques VII à IV. Dans la couche III on retrouve le morphotype guanaco mais également deux morphogroupes de morphotype vigogne. Enfin, on observe que la variabilité des camélidés de Telarmachay et notamment celle du morphotype vigogne qui est le mieux représenté, est bien plus étendue que celle du référentiel actuel (Figure 23).

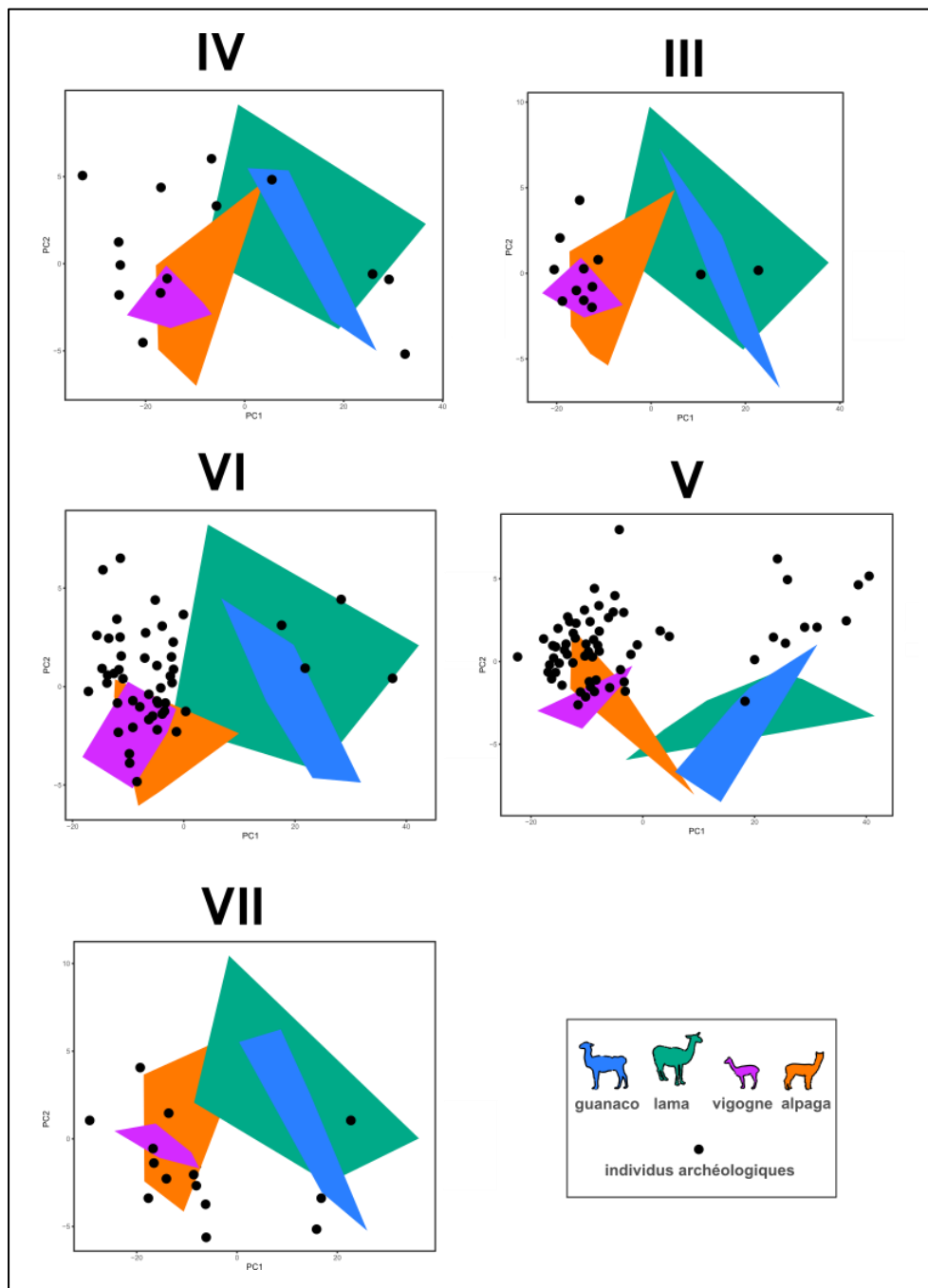


Figure 23 : espace des formes 3D des talus des CSA de Telarmachay (points noirs) par couche, comparé à celles des quatre espèces actuelles de CSA (couleurs).

Les dendrogrammes construits selon l'algorithme NJ indiquent une très grande divergence entre les phénotypes de camélidés actuels et archéologiques sur la forme (Figure 24). De plus, on remarque que les CSA actuels sont beaucoup plus proches morphologiquement entre eux que des CSA archéologiques de Telarmachay. Enfin, en termes d'identification, nous voyons que les petits morphogroupes archéologiques sont du morphotype vigogne et que les grands morphogroupes archéologiques sont du morphotype guanaco.

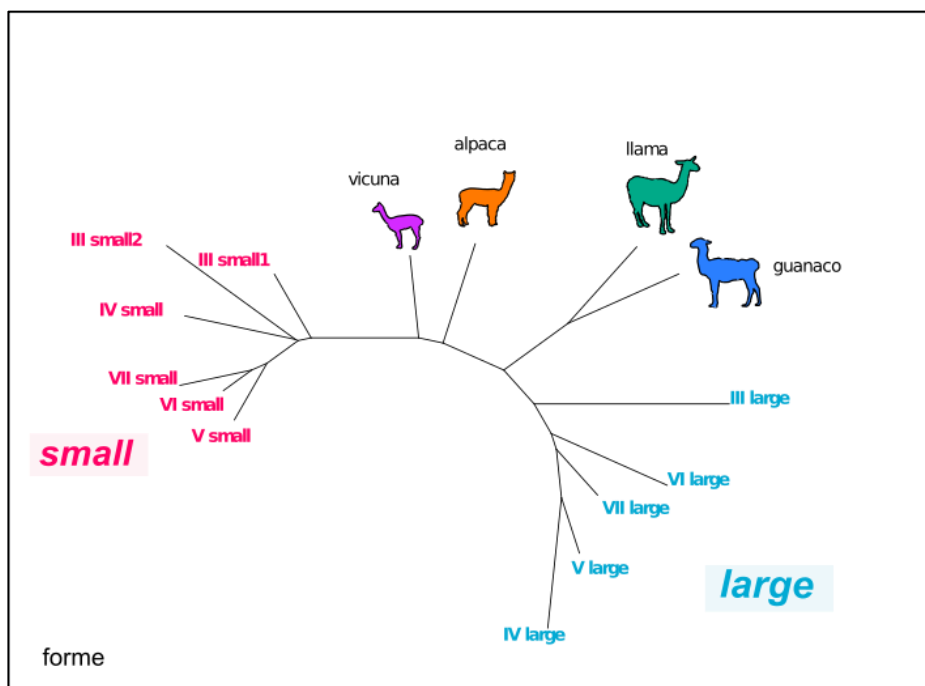


Figure 24 : comparaison des morphogroupes archéologiques (morphotypes par couche) et des quatre espèces actuelles de CSA basée sur les dendrogrammes non enracinés (*neighbour joining*) construits à partir des distances de Mahalanobis sur la forme.

La classification des individus de Telarmachay en fonction des 4 morphotypes identifiés par le modèle bayésien (*Mclust*) (Tableau 17) indique que le spectre est largement dominé par les petits camélidés du morphotype vigogne. Pour les couches VII à III il y a entre 8,2 % et 26,7 % de grands camélidés du morphotype guanaco tandis qu'il y a entre 73,3 % et 91,8 % de petits camélidés du morphotype vigogne. D'autre part, il n'existe pas de tendance particulière sur ce spectre à travers le temps. On remarque néanmoins que dans la couche V l'effectif des grands camélidés du morphotype guanaco est particulièrement petit, 8,2%, par rapport aux autres couches (Tableau 17).

Couches archéologiques	Morphotypes				Total général (individus)
	Morphotype Guanaco	Morphotype Vigogne	Morphotype vigogne-1	Morphotype vigogne-2	
III	16,7 %	-	58,3 %	25 %	12
IV	26,7 %	73,3 %	-	-	15
V	16,9 %	83,1 %	-	-	65
VI	8,2 %	91,8 %	-	-	49
VII	26,7 %	73,3 %	-	-	15
Total général (ind.)	25	121	7	3	156

Tableau 17 : table de classification des camélidés par couche archéologique en morphotype selon le modèle de mélange fini gaussien (*Mclust*) à partir des coordonnées de la PC1 de la forme (Cf. Figure 22).

Évolution de la taille et de la forme des CSA de Telarmachay

La tendance évolutive de la taille des talus du morphotype guanaco et du morphotype vigogne semble décorrélée (ANOVA taille centroïde : $F = 1,1921$; $p = 0,293$) (Figure 25), avec une diminution graduelle de taille à partir de la couche VII pour le morphotype vigogne et une augmentation pour le morphotype guanaco de la couche VII à la couche IV. D'autre part, on observe chez le morphotype vigogne l'apparition d'individus de taille intermédiaire qui se situent entre la taille des petits et des grands morphotypes dans les couches V et IV. De plus, on remarque une diminution de taille significative du morphotype guanaco à la couche III.

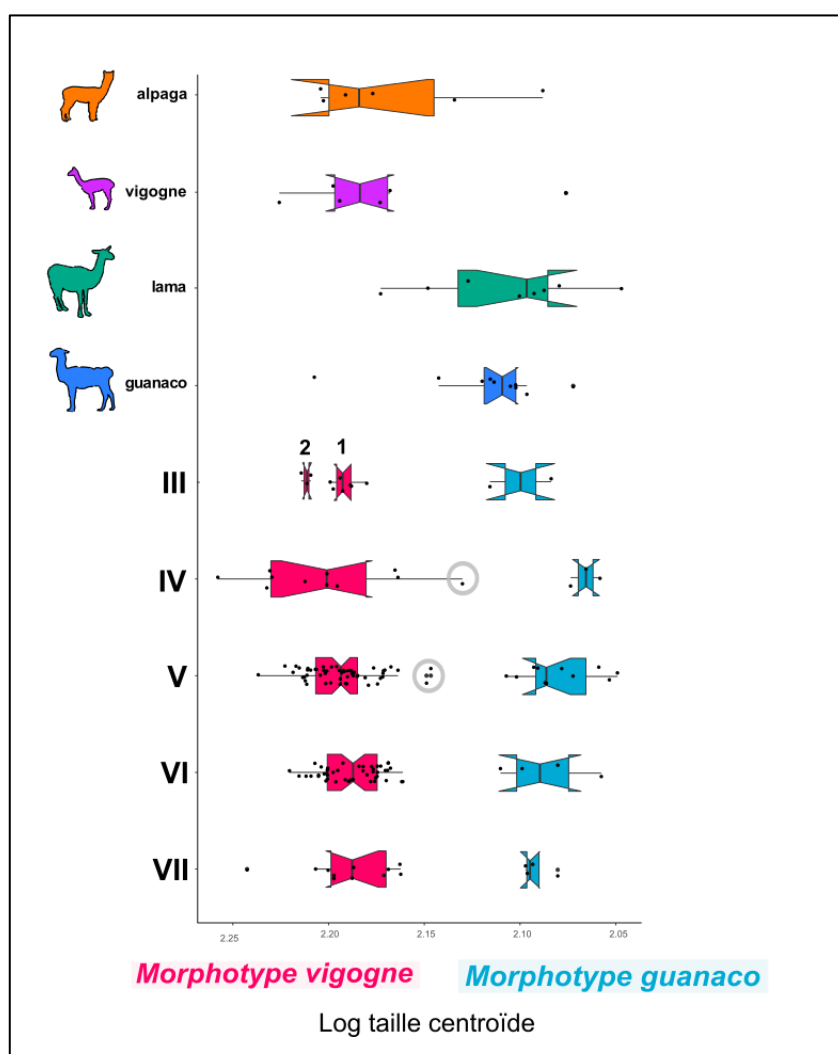


Figure 25 : boxplot de la taille centroïde pour chaque morphotype archéologique (morphotype vigogne en rose et morphotype guanaco en bleu) selon les couches archéologiques et pour les quatre espèces actuelles de CSA. Les cercles gris correspondent aux individus archéologiques de taille intermédiaire appartenant au morphotype vigogne.

La tendance évolutive de la forme du talus diffère également entre les deux morphotypes (Figure 26). La variation de la forme du talus des morphotypes vigogne reste stable jusqu'à changement

significatif à la couche IV (ANOVA forme univariée : $F = 7,3352$; $p < 0,001$) suivie d'un retour à la forme des couches précédentes à la couche III (Figure 26). Néanmoins, dès la couche V nous observons une augmentation de la variation de la forme du talus qui n'avait pas été perceptible dans les couches précédentes. Pour le morphotype guanaco la variation de la forme du talus est plus stable car nous n'observons pas de différence significative entre les couches (Figure 26) (ANOVA forme univariée : $F = 0,2926$; $p = 0,894$). Cependant une tendance progressive de la variation vers des valeurs hautes s'observe entre la couche VII et la couche V, suivie d'un retour les valeurs des couches anciennes à partir de la couche IV (Figure 26).

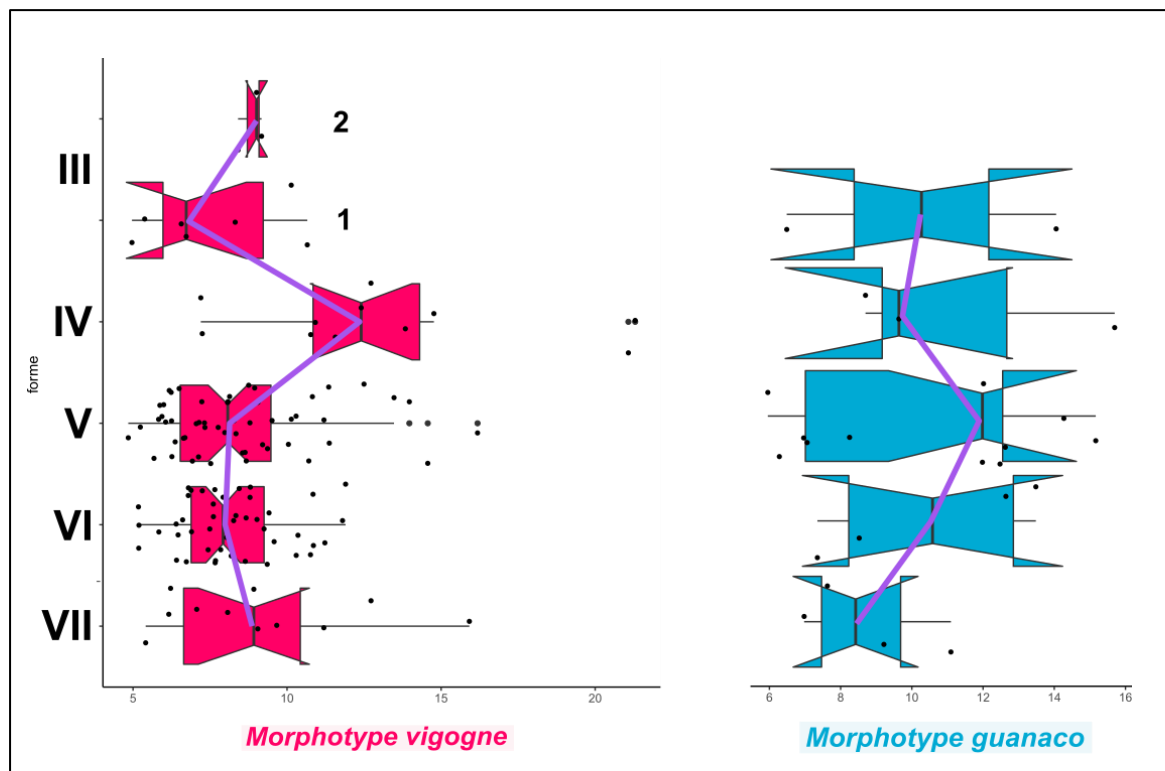


Figure 26 : boxplots des données de forme (distances de chaque groupe par rapport au consensus du morphotype concerné) du morphotype vigogne (en rose) et du morphotype guanaco (en bleu) et à travers le temps selon les couches archéologiques. La courbe violette relie les valeurs des médianes de chaque morphotype des couches archéologiques.

D'après les tendances évolutives de la forme du talus au cours du temps (Figure 26), nous avons identifié un changement majeur pour la lignée du morphotype vigogne qui intervient à partir de la couche IV. Pour visualiser les déformations associées à ce changement nous avons donc effectué un découpage chronologique en deux parties représentant les formes moyennes des camélidés avant et après la couche IV. Ainsi, nous avons comparé la forme moyenne des camélidés des trois premières couches archéologiques (VII, VI et V) par rapport à la forme moyenne des camélidés des couches archéologiques plus récentes (IV et III) au sein du morphotype vigogne (Figure 27).

D'après les déformations obtenues sur les distances entre les formes moyennes représentées graphiquement sous forme de cartographie colorimétrique, les modifications de la forme du talus observées à partir de la couche IV se situent principalement sur leur partie proximale. Il s'agit de modifications négatives (gradient vers la couleur bleue) principalement autour du point distal de la crête médiale (en vue plantaire) ainsi que le long de la crête médiane et le long de la crête médiale (C4) (en vue dorsale) (Figure 27). On observe aussi des modifications positives (gradient vers la couleur rouge) sur la face médiale à côté de la crête médiale et sur la face latérale sur la protubérance latérale proximale et à côté de la partie proximale de la crête médiane de la trochlée proximale. Sur la partie distale du talus, on observe une zone de modifications négatives située à proximité de la jonction, entre le point distal de la crête médiale de la trochlée plantaire et la trochlée distale (Figure 27).

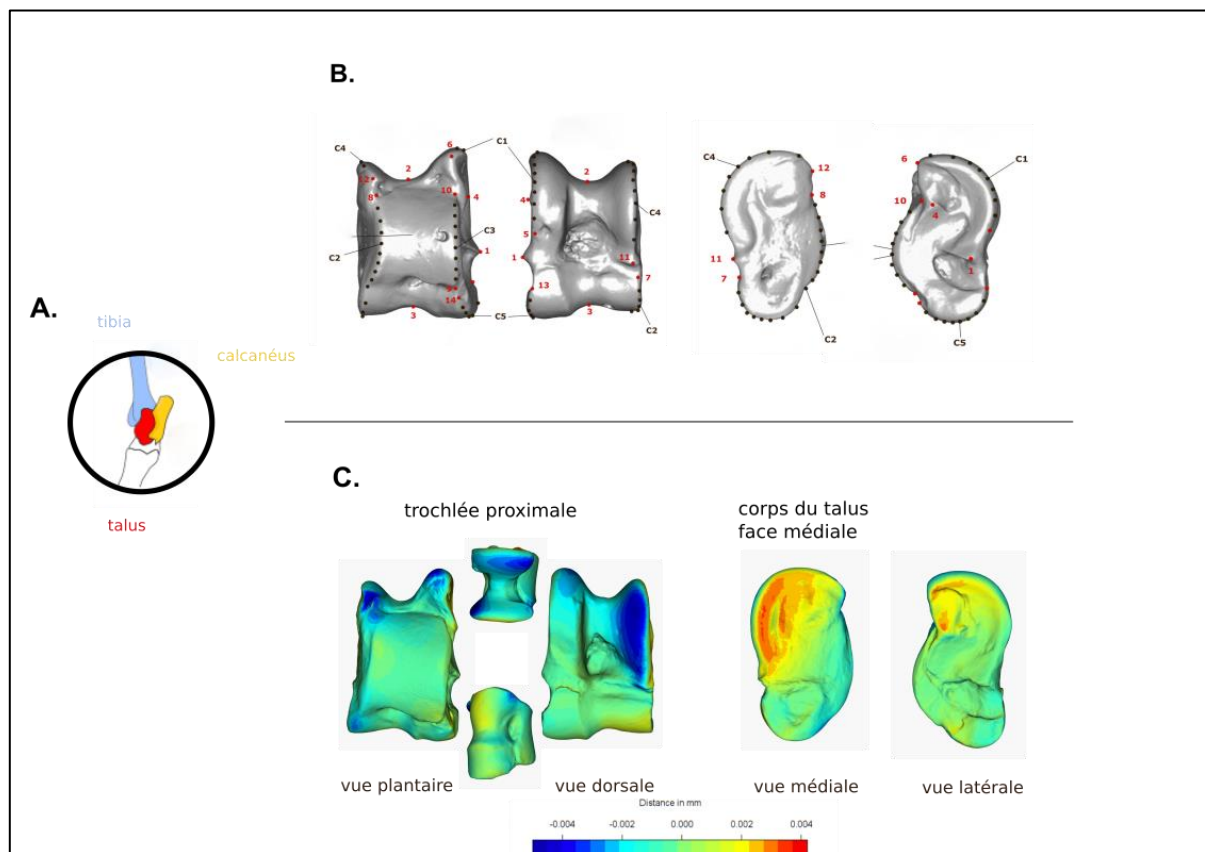


Figure 27 : A. schéma du squelette du pied gauche d'un guanaco représentant l'articulation du tarse avec le tibia, le talus et le calcanéus en connexion ; B. protocole en morphométrie géométrique 3D du talus ; C. visualisation des déformations de la forme du talus à l'aide d'une cartographie colorimétrique. L'intensité des modifications (vert : correspond à 0, bleu déformations négatives et rouge déformation positives) entre les zones de modifications sur les talus pour les conformations moyennes des couches VII, VI et V par rapport aux conformations moyennes des couches IV et III du morphotype vigogne (en haut).

E. Discussion

La diversité préhispanique des camélidés de Telarmachay

L'étude de la variation 3D de la forme et de la taille des talus, nous a permis d'identifier deux morphotypes de camélidés présents durant toute la séquence stratigraphique de Telarmachay : un morphotype de petit camélidé apparenté à la vigogne, qui est majoritaire puisqu'il représente entre 73 et 92 % selon les couches, et un morphotype de grand camélidé apparenté au guanaco. Nos résultats suggèrent donc que les formes nord des deux espèces sauvages, *Vicugna vicugna mensalis* (9°30'-18°S) (Kadwell et al., 2001 ; Marin et al., 2006) et *Lama guanicoe cacsilensis*, (8°-20°S) (Gonzalez et al., 2006 ; Marín et al., 2006) étaient probablement présentes à Telarmachay. Le cadre environnemental de Telarmachay correspond aux conditions des régions de haute altitude entre 3000 et 4300 m où vivent les vigognes et les guanacos (Wheeler 1995, 2012). Les études palynologiques réalisées au niveau de la couche VII montrent un climat caractérisé par des températures modérées et de conditions humides favorisant à la fois une végétation herbacée, qui est la nourriture favorite de la vigogne et la présence de taillis, qui eux correspondent à la nourriture du guanaco (Wheeler, 1985 ; Van Der Hammen et al., 1985). Les guanacos de la forme nord étaient très communs depuis la côte jusqu'aux hautes terres du Pérou, puis leur population a diminué au cours des dernières décennies (Castillo-Doloriert et al., 2016). Bien que la population de la forme nord du guanaco a aujourd'hui disparu de la région, il est néanmoins probable que le guanaco et la vigogne aient pu coexister dans ces zones avant la domestication, partageant ainsi leurs territoires d'alimentation et de reproduction comme c'est le cas par exemple, dans la *puna* des Andes de Catamarca en Argentine entre 4000 et 4200 m d'altitude (Lucherini, 1996).

Nos résultats montrent que la variabilité morphologique des vigognes et des guanacos de Telarmachay ne correspond pas à celle des populations actuelles. Comme nous avons déjà pu le démontrer à partir de l'analyse des phalanges des sites archéologiques de la côte pacifique (Chapitre 1) pour des périodes récentes (cultures Mochica (100 - 800 apr. J.-C.) et Lambayeque-Sicán (800-1350 apr. J.-C.)), il semble que la diversité morphologique des populations de la *puna* de Junín entre le 7^{ème} millénaire (entre 7152/6510 et 6015/5840 av. J.-C.) et la fin du 4^{ème} millénaire (entre 3166/2490 et 1856/1125 av. J.-C.) a aujourd'hui disparue. Ce constat est peut-être le résultat du manque de représentativité de notre référentiel tant en effectif qu'en répartition géographique. Des représentants de guanaco de la forme nord taxon sauvage sont donc difficiles à obtenir.

Ainsi, les deux lignées de camélidés de Telarmachay pourraient représenter les formes anciennes de vigogne et de guanaco de la *Puna* de Junín aujourd'hui disparue.

Processus de domestication des camélidés de Telarmachay

Processus de domestication des vigognes

Nous avons observé une diminution de taille des vigognes au cours du temps et un changement de forme net dès le 5^{ème} millénaire et au cours du 4^{ème} millénaire, entre 4270/4060 et 3626/3054 av. J.-C. (couche IV). Ainsi, la taille des vigognes diminue de la couche VII à la couche V, elle semble aussi se diversifier avec le temps avec l'apparition d'individus de taille intermédiaire entre les vigognes et les guanacos dès le 6^{ème} millénaire et au cours du 5^{ème} millénaire, entre 5106/4851 et 4328/4129 av. J.-C (couche V) (Figure 25 et 26). Nos résultats appuient ceux des travaux de J. Wheeler qui identifiait la couche V comme une période de transition de la chasse vers l'élevage. Pour cela, elle s'appuie sur un changement majeur correspondant à l'apparition d'un nouveau type d'incisive de camélidés propre aux alpagas qui aurait eu lieu à Telarmachay au 5^{ème} millénaire (entre 5106/4851 et 4328/4129 ans av. J.-C). Ensuite, elle suggérerait la mise en captivité des camélidés à partir de la quantification d'un taux anormalement élevé d'individus néonataux (72,99%) qui aurait commencé à la fin du 5^{ème} millénaire et se serait poursuivi au cours du 4^{ème} millénaire (entre 4270/4060 et 3626/3054 ans av. J.-C). Elle interprétait ce fort taux de mortalité de très jeunes individus comme une conséquence de l'entérotoxémie. Les mauvaises conditions de captivité des animaux comme la trop grande promiscuité peuvent générer le développement de bactéries qui provoquent des avortements chez les femelles du troupeau (Wheeler, 1985). Ces différents indices directs, la diminution de la taille, l'apparition d'individus de taille intermédiaire, le nouveau type d'incisives et le taux élevé de néonataux, concordent avec le début d'un contrôle culturel sur les vigognes. De plus, J. Wheeler soulignait deux autres indices indirects qui favorisent l'hypothèse d'une période de transition dans l'utilisation des camélidés : un changement environnemental et l'identification de restes de carnivores identifiés comme étant du chien. Les études palynologiques réalisées à Telarmachay démontrent que durant la couche V débute un climat plus sec et une baisse des températures (Van Der Hammen et al., 1985). Or, J. Wheeler mentionne que même si ce changement n'aurait que peu perturbé les habitudes des vigognes (sauf en cas de période de sécheresse prolongée), il aurait en revanche pu perturber celles des guanacos et les avoir conduits à abandonner la zone à cause de la régression de la ressource alimentaire constituée par les taillis (Wheeler, 1985). Cependant, nous avons pu démontrer que les guanacos sont présents tout au long de la stratigraphie. Ce changement climatique aurait aussi pu contribuer à pousser les humains à augmenter leur contrôle sur les camélidés afin de s'assurer une

meilleure disponibilité des ressources dans une période plus difficile (Wheeler, 1985). La présence de chien pourrait être un autre indice indirect de la domestication des camélidés, ce dernier aurait pu en effet être utilisé pour la protection et le contrôle des troupeaux.

Le morphotype vigogne présente des disparités le long de la séquence de Telarmachay (Figure 25 et 26). La diversification de la taille avec l'apparition d'une taille intermédiaire font écho aux résultats que nous avons obtenus sur les phalanges actuelles et archéologiques (Chapitre 1). Nous avons interprété ces individus de taille intermédiaire à Telarmachay comme étant la manifestation probable d'une hybridation entre les deux lignées durant la période préhispanique. Des indices de croisements antérieures à la conquête espagnole ont été récemment mises en évidence par la paléogénétique pour trois spécimens du début de l'ère formative (3400-2300 BP) provenant de Tulán au Chili (Díaz-Maroto et al., 2021). Chez les représentants actuels des CSA il existe aussi des formes hybrides, comme par exemple le *pacovicuna* un hybride entre la vigogne et l'alpaga (Wheeler, 2012). D'autre part, une étude en morphométrie 3D des os longs du membre postérieur de deux sous-espèces de rennes actuels (*Rangifer tarandus tarandus* et *Rangifer tarendus fennicus*) (Pelletier et al., 2021) soutiennent ces résultats. Les auteurs ont montré que les spécimens hybrides issus d'une première génération de croisement sont de taille et de forme intermédiaire par rapport à leurs parents appartenant aux deux sous-espèces. La présence d'individus de taille intermédiaire chez les CSA de Telarmachay pourrait donc résulter de premières manipulations anthropiques. Dans ce cas, nous proposons la présence d'individus hybrides chez le morphotype vigogne, dès le 6^{ème} millénaire et au cours du 5^{ème} millénaire, entre 5106/4851 et 4328/4129 av. J.-C (couche V), donc bien avant la conquête européenne. Néanmoins nous devons rester prudents dans l'attente d'une analyse en paléogénétique de ces individus.

Enfin, nous avons aussi mis en évidence sur la lignée des vigognes que l'hétérogénéité de la taille atteint son maximum dès le 5^{ème} millénaire et au cours du 4^{ème}, entre 4270/4060 et 3626/3054 av. J.-C. (couche IV) avec l'observation d'un individu de taille intermédiaire (Figure 25) ainsi qu'un changement net dans la forme des talus (Figure 26 et 27). Or, c'est justement à partir de cette couche que J. Wheeler interprète la présence d'animaux pleinement domestiqués en raison de la hausse du nombre d'individus néonataux qui atteint 72,9%. Ce phénomène peut être causé par l'entérotaxémie, une maladie qui est liée à des germes présents dans les enclos où les animaux sont enfermés la nuit (Wheeler, 1985). Ainsi, la variation majeure présente sur les formes et conformations des talus des individus qui intervient dès le 5^{ème} millénaire et au cours du 4^{ème}, entre 4270/4060 et 3626/3054 av. J.-C. (couche IV) conforte l'hypothèse initiale de la mise en captivité des camélidés. Elle nous permet d'appuyer l'hypothèse de l'augmentation du contrôle de la mobilité des populations de vigognes.

Processus de domestication des guanacos ?

La trajectoire évolutive du morphotype guanaco est différente et moins nette que celle des vigognes. De façon générale, il y a une tendance à l'augmentation de taille des individus (Figure 25) ainsi qu'une tendance graduelle du changement de la forme dès le 5^{ème} millénaire entre 5106/4851 av. J.-C (début de la couche V). En revanche, la taille des guanacos tend à diminuer durant le 3^{ème} millénaire, entre 3179/2495 et 2226/1854 av. J.-C. (couche III-II) (Figure 25).

Les méthodes disponibles lors de l'étude de J. Wheeler à l'époque ainsi que ses observations n'avaient pas permis de mentionner la présence de grands camélidés domestiques avant la couche IV. Elle identifiait l'apparition d'individus foetus/néonataux d'une plus grande taille en comparaison du reste des très jeunes individus retrouvés sur le site seulement à partir de la couche IV (Wheeler, 1985). D'autre part, toujours dans la couche IV, elle trouvait un taux d'individus néonataux à 72.9 %. Ainsi, nous ne pouvons pas exclure, comme pour les vigognes, que ce dernier indice ajouté à celui de la modification de la taille de cette lignée, peuvent aussi concorder avec le début d'un contrôle culturel des guanacos à Telarmachay.

Enfin, comme pour la taille, le changement de forme qui intervient chez les guanacos durant la couche V est moins marqué (Figure 26) ce qui suggère fortement que les deux lignées de camélidés présentes à Telarmachay n'ont pas subi les mêmes pressions de sélections anthropogènes, voir même que l'augmentation de la pression anthropogène se serait plutôt focalisée sur les vigognes.

Contrôle de la mobilité des populations de vigognes à Telarmachay ?

Les déformations observées sur les talus nous permettent de prendre en compte les relations morpho-fonctionnelles de cet os avec l'ensemble de l'articulation du tarse pour accéder à des changements de comportements locomoteurs (Harbers et al., 2020) au sein de la lignée des vigognes. En effet, le talus fait partie de l'ensemble du tarse qui compose le pied de l'animal et qui interagit avec le sol par tous les segments qui le composent (tarse, métatarse et phalanges) (Barone, 2010) (Figure 27).

Les modifications que nous avons observées à partir du 4^{ème} millénaire, dès 4270/4060 av. J.-C. se situent principalement au niveau de la trochlée proximale. Cette dernière s'articule à la cochlée du tibia (Barone, 2010) et à la base du calcaneum en partie caudo-latérale (Barone, 2010)(Figure 27). La zone reliée au tibia qui est modifiée est la trochlée formée d'une gorge médiane qui reçoit le relief intermédiaire de la surface tibiale (Barone, 2010). Selon Barone (2010), la trochlée du talus est plus ou moins oblique en direction cranio-latérale avec des reliefs beaucoup mieux marqués chez les ongulés

domestiques que les sauvages. Or, ces médications du talus propres aux animaux domestiques semblent correspondre à celles que nous observons pour la lignée des vigognes. La face libre en partie médiale du talus, qui correspond à la principale zone de modification au cours du temps chez le morphotype vigogne de Telarmachay, correspond à des zones d'insertions ligamentaires (Barone, 2010), suggérant qu'un changement de comportement locomoteur seraient à l'origine de ces modifications de stimuli ligamentaires.

La structure et la position anatomique du talus, fait de lui une zone de convergence des système de pression du poids du corps (Barone, 2010). La modification de la taille et par conséquent du poids des animaux soulève la question de la modification potentielle de la station debout par la mise en captivité. La station debout, prolongée lors de la captivité implique un changement dans la charge statique. Chez les populations de rennes issus de Pelletier et al. (2021) les auteurs avaient aussi émis l'hypothèse que des périodes prolongées de la charge statique pouvaient nécessiter un renforcement des zones articulaires et résulter en l'élargissement des extrémités distales du tibia. C'est aussi le cas chez le sanglier (*Sus scrofa*) pour lequel la captivité modifiait à la fois le calcanéum et les muscles qui lui sont associés (Harbers et al., 2020a). Ce résultat appuie l'hypothèse d'une association entre une mobilité réduite et les forces musculaires impliquées dans la posture statique. En effet, le contrôle de la mobilité d'un troupeau sauvage, implique une modification du registre locomoteur pour l'accès à la nourriture, face à la prédation ou encore pour les interactions sociales. Ainsi ce nouveau comportement conséquence du contrôle anthropogène implique une réorientation de la position du calcanéum chez le sanglier (Harbers et al., 2020a) en raison notamment d'une station debout plus droite et d'une activité plus importante des muscles extenseurs de la cheville induisant une plus grande contrainte sur le calcanéum (Hall et Shereff, 1993). Enfin, une autre étude portant sur différents cervidés (*Cervus sp.* et espèces apparentées) a montré que la réorientation de la forme du calcanéum était observée chez les populations vivant dans des environnements naturels fermés. Ces animaux utilisaient des muscles à contraction rapide pour une locomotion plus saltatoire (adaptée au saut), par rapport à ceux qui vivaient dans des environnements ouverts et utilisaient des muscles à contraction lente pour une locomotion plus cursive (adaptée à la course) (Curran, 2012). Nous pouvons nous attendre aux mêmes types de modifications associés à des changements musculaires ou ligamenteux pour le talus qui fait partie du complexe osseux du tarse et qui est directement lié au calcanéum. Néanmoins il convient de rester prudent quant à ces dernières interprétations puisque le talus ne reçoit pas directement d'insertions musculaires (Barone, 2010).

Le processus de domestication des camélidés de Telarmachay dans le contexte Andin

Les variations morphométriques observées sur le talus peuvent ainsi mettre en évidence les modifications morphofonctionnelles qui ont pu être impliquées dans les changements du comportement locomoteur des camélidés lors de leur mise en captivité. Ces modifications peuvent donc être directement liées à l'intensification de l'interaction entre les sociétés humaines et les populations des camélidés. Par conséquent, l'augmentation du contrôle culturel humain impliqué dans le processus de domestication peut être mis en évidence à Telarmachay chez les vigognes et peut-être même chez les guanacos dès le 5^{ème} millénaire et au cours du 4^{ème} millénaire, entre 4270/4060 et 3626/3054 av. J.-C. (couche IV). Selon le modèle du processus de domestication des guanacos proposé par Yacobaccio et Vila (2016), la contrainte sur la mobilité des animaux interviendrait lors de la troisième étape du processus de domestication avec un plus grand degré de manipulation et un changement dans la structure sociale des troupeaux et le contrôle de la reproduction. Néanmoins, nos résultats sur la vigogne à Telarmachay correspondent plutôt à la deuxième étape du modèle de domestication proposé pour le guanaco car nous n'observons pas de réponse morpho-fonctionnelle marquée d'une mise en captivité. Il s'agit vraisemblablement plutôt d'un changement du registre locomoteur, conséquence de la protection des troupeaux avec des mises en enclos temporaires plutôt que d'une réduction drastique de la mobilité par la captivité.

Pour recaler le processus de domestication des camélidés de Telarmachay dans le contexte Andin nous avons répertorié et comparé les données aujourd'hui disponibles dans la littérature. Pour cela nous avons retenu les premiers indices de manipulation anthropique identifiés sur les camélidés ainsi que leur méthode de datation associée (Annexe 5). Nous observons qu'aucun des sites clefs des débuts de la domestication, qu'ils soient des Andes centrales ou du Andes centrales du sud, n'a fait l'objet de datations directes sur camélidés et repose uniquement sur des datations sur charbons de bois (Mengoni Goñalons et Yacobaccio, 2006) (Annexe 5). Le site de Tulán-54 des Andes centrales, au Chili est le seul site en lien avec la domestication des camélidés ayant fait l'objet de datations directes sur camélidés. Il s'agit de huit datations sur des camélidés identifiés comme domestiques par la paléogénétique entre 2737/2430 et 2696/2339 BP (calibré à 2 sigmas) (López et al., 2021). Il ne s'agit donc pas d'un site documentant les premières étapes du processus de domestication dans cette région.

Or, comme nous l'avons établi dans le chapitre 3 les datations sur charbons ne sont pas adaptées pour dater des phénomènes impliquant directement les animaux exploités par les humains.

Les seuls restes de camélidé qui ont été directement datés proviennent du site de Huachichocana III en Argentine (Lema, 2017 ; Yacobaccio, 2021). Il s'agit d'une première phalange d'un camélidé identifié comme guanaco (Yacobaccio, 1991). Mais les auteurs ne mentionnent pas de manipulation anthropique concernant ce camélidé daté à 7497 ± 77 BP (6460/6205 av. J.-C. ; 2 sigmas ; SHCal13) (Yacobaccio, 1991 ; Yacobaccio et Madero, 1992). Le second correspond à un camélidé retrouvé dans une inhumation présentant une pathologie vertébrale (Lema, 2017 ; Yacobaccio, 2021). Néanmoins ce camélidé daté à 2882 ± 43 BP (1129/893 av.J.-C. ; 2 sigmas ; SHCal13) (Lema, 2017) est trop récent pour illustrer les débuts du processus de domestication. De plus, deux restes de camélidé provenant du site de Tulán-67 ont aussi été directement datés entre 6286/5901 et 5723/5328 BP (4336/3951 et 3773/3378 av. J.-C. ; 2 sigmas ; SHCal20) (Núñez et al., 2005). Néanmoins aucun processus de domestication n'a été mentionné pour les camélidés de ce site (Cartajena, 2013). Dans l'attente d'une datation directe des autres sites anciens à CSA, nous n'avons donc pas d'autre choix que d'utiliser les dates disponibles sur charbon pour nos comparaisons.

Concernant la zone des Andes centrales du sud, une occurrence de la première étape du processus de domestication (étape de protection des troupeaux), a été suggérée le site argentin de Hornillos2 qui est considéré comme un foyer possible de domestication des lamas à partir du guanaco (Cartajena et al., 2007 ; Yacobaccio, 2021). Selon les auteurs, ce site apporterait la première preuve ostéologique à partir d'une approche en morphométrie classique (Yacobaccio, 2021) d'un changement par l'augmentation la de taille chez les camélidés interprétée comme potentielle preuve d'un processus de domestication amorcé il y a 7100 ans cal. BP. L'étude s'est appuyée sur les mesures de métapodes distaux analysés grâce à une ACP ainsi que deux mesures linéaires prises sur les phalanges proximales et la cavité glénoïdale des scapula analysées grâce à des diagrammes bivariés (Samec et al., 2014) et la comparaison des mesures sur les restes archéologiques avec celles des trois espèces actuelles locales (vigognes, guanacos et lamas). Ces données ostéométriques vont dans le sens de nos observations puisqu'elles indiquent la présence de grands et petits camélidés, appartenant aux deux taxons sauvages. Néanmoins, les auteurs mentionnent qu'au sein du groupe des grands camélidés deux sous-groupes peuvent être considérés. Un groupe de camélidés correspondant à la taille des guanacos et des lamas et un groupe de camélidés correspondant à des individus plus grands que les guanacos et lamas actuels (Samec et al., 2014). Ces derniers individus pourraient être des guanacos ayant subi de premières manipulations anthropiques (Yacobaccio, 2021 ; Yacobaccio et al., 2017). Néanmoins, la temporalisation de ce changement de taille est fondée sur deux dates indirectes calibrées avec la courbe de l'hémisphère nord et non celle de l'hémisphère sud (Yacobaccio et al.,

2013). Si l'on recalibre ces datations brutes (6340 ± 110 et 6190 ± 70 BP), on obtient un intervalle de datation entre 5479/4991 av. J.-C (UGA-7829) et 5302/4853 av. J.-C. (Beta-111392) pour le niveau archéologique 2 du site Hornillos2. L'ancienneté de ce foyer argentin de domestication reste à confirmer par une date directe.

Enfin, ces camélidés plus grands que les lamas actuels ont été trouvés dans 14 sites archéologiques (Figure 28) (Izeta, 2010; Yacobaccio, 2021) et indiquent une augmentation significative de leur présence entre 5800 et 4200 cal. AP dans les Andes centrales du sud (Yacobaccio, 2021). La variation de la taille de ces camélidés a été faite à partir d'une mesure prise en morphométrie classique sur la largeur de la face articulaire proximale des premières phalanges. Les résultats obtenus à partir de ces phalanges montrent qu'entre 4900 et 4700 cal BP il existait une proportion significative de camélidés de plus grande taille que les lamas actuels. En revanche, à partir de 2600 cal BP, la variation de ces mesures montre que la taille des camélidés a diminué de façon à se superposer à la taille des lamas actuels (Yacobaccio, 2021). Cette dernière observation, malgré les limites des approches en morphométrie classiques, correspond à ce que nous observons sur la lignée des guanacos à Telarmachay où la taille de ces derniers tend à se réduire dès le 3^{ème} millénaire, entre 3179/2495 et 2226/1854 av. J.-C. (couche III-II) (Figure 25).

L'indice de la présence de corrals, servant à la protection des troupeaux est généralement utilisé pour documenter la troisième étape du modèle du processus de domestication qui commencerait vers 4500 cal. BP dans les Andes centrales du sud (Yacobaccio et Vila, 2016 ; Yacobaccio, 2021). Un exemple est fourni par le site de Inca Cueva 7 dont l'occupation a été datée entre 4635 et 4232 cal. BP (Figure 28) et a pu être identifié comme corral grâce aux couches d'excréments recouvrant le sol. Un autre exemple de corral utilisant le relief naturel a aussi été mentionné dans la gorge de Tulán, au Chili, vers 2600 cal BP (Cartajena et al., 2007). Dans cette zone, les pentes élevées et rocheuses auraient été utilisées comme limites naturelles, tandis que sur les pentes plus douces, de gros blocs réguliers ont été disposés pour entourer des enclos (Cartajena et al., 2007). D'autre part une étude récente a mis en regard les variations de taille en morphométrie classique avec les données issues d'une analyse en paléogénétique (López et al., 2021). Les données de génétiques sont citées sans détail méthodologique et sont issues de Diaz-Maroto (2019). Ces résultats concernent des camélidés de la région de Tulán et confirment la présence de camélidés domestiques. Il s'agit d'un camélidé du site de Tulán-52 daté entre 5300-4000 AP/BP et deux camélidés domestiques du site Tulán-54 daté entre 3100 et 2400 AP qui appartiennent à un groupe composé de lamas et alpagas (« clade 1 »). Deux camélidés du site Tulán-85 daté entre 3100 et 2400 AP appartiennent à un autre groupe composé de lamas et alpagas (« clade 3 »). Les auteurs ont proposés que deux types de lamas

auraient pu exister entre 3100 et 2400 AP (López et al., 2021). Cette occurrence de camélidés domestique des Andes centrales du Sud, dans la région de Tulán s'inscrit pleinement dans la troisième étape du modèle du processus de domestication des guanacos où leur contrôle reproductif renforcé permet l'identification de phénotypes qui correspondent à des lamas.



Figure 28 : carte modifiée d'après Yacobaccio (2021) localisant les sites archéologiques des Andes centrales du sud dans lesquels des camélidés plus grands que les lamas actuels ont été décrits. La taille de ces individus a été estimée à partir des mesures réalisées en morphométrie classique sur la largeur de la face articulaire proximale des premières phalanges et analysée grâce à un boxplot (Izeta, 2010 ; Yacobaccio, 2021).

Comparée à ces différents indices archéologiques proposés pour le processus de domestication des camélidés dans l'aire des Andes centrales du sud, notre approche sur les talus apporte une preuve directe du processus de domestication des vigognes dans l'aire andine centrale. De façon logique, l'apparition d'individus de taille intermédiaire et potentiellement hybrides entre les deux lignées vigogne et guanaco dès le 5^{ème} millénaire, entre 5106/4851 et 4328/4129 av. J.-C (couche V), se poursuit par l'intensification du contrôle culturel de ces animaux par l'utilisation d'enclos dès le 5^{ème} millénaire et au cours du 4^{ème} millénaire, entre 4270/4060 et 3626/3054 av. J.-C. (couche IV). Cette étape d'intensification pourrait marquer la deuxième étape du processus de domestication de la vigogne dans cette région andine. A l'appui de ces signaux morpho-fonctionnels du contrôle de la mobilité des vigognes viennent les témoignages archéologiques d'enclos situés à côté de l'abri de Telarmachay sous forme de blocs de pierre organisés de façon circulaire (Figure 29). Malheureusement ces structures n'ont pas fait l'objet d'analyses archéologiques pour leur datation ou pour la recherche de coprolithes.



Figure 29 : photos illustrant les structures qui peuvent être interprétées comme des enclos localisés à côté de Telarmachay. De haut en bas : les deux premières photos montrent un possible enclos de forme circulaire ; la troisième photo montre l'alignement des blocs de pierres structurant ces espaces ; © Danièle Lavallée, Projet Telarmachay / NumArchAm, TE_1977_21 ; TE_1975_18 ; TE_1978_9 (ArchAm - CNRS & Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne).

Pour finir, nous pouvons donc envisager que la divergence observée entre les deux lignées de camélidés à Telarmachay résulte de deux histoires différentes du contrôle culturel humain liées à un usage différent de la vigogne et du guanaco. Nous contribuons ainsi à souligner que les CSA constituent un exemple particulier de domestication qui peut être plus difficile à élucider que chez les autres artiodactyles de l'Ancien monde (Balcarcel et al., 2021). C'est au moins vrai pour la lignée des guanacos de Telarmachay où l'intensité des changements liée à la domestication semble en effet bien moindre que celle enregistrée chez les vigognes. En effet, si classiquement en archéozoologie, la diminution de la taille du corps au cours du processus de domestication a été utilisée pour différencier l'ancêtre sauvage de sa forme domestique dans le cadre de populations animales maintenues en captivité, cela n'est pas toujours le cas, surtout durant le début du processus de domestication (Zeder, 1999 ; Zeder et Hesse, 2000). Comme le rappelait Cartajena (2013) pour justifier l'apparition d'individus domestiques plus grands chez les CSA, la réduction de la taille n'est pas toujours observable et notamment dans les zones où des animaux en liberté coexistent avec des animaux captifs. Dans ce cas, la diminution de la taille moyenne de la population ne sera mesurable qu'après la séparation spatiale et/ou l'isolement génétique d'une partie du stock reproducteur (Cartajena, 2013). Ainsi, si le géniteur sauvage continue d'exister à proximité, il sera difficile de reconnaître les premiers stades de la domestication sur la seule base d'une diminution de la taille (Peters et al., 2005 ; Zeder, 2001, 1999). Ces conditions pourraient aussi expliquer pourquoi les guanacos ne présentent pas la même trajectoire évolutive que les vigognes. Enfin, la variation de la taille des animaux peut également se produire à la suite de changements climatiques. Les animaux plus grands peuvent être plus sévèrement touchés par un réchauffement que les plus petites espèces (Ducos et Kolska Horwitz, 1997). Les vigognes probablement en raison de leur petite taille et de leur adaptation aux régions arides, ont besoin de moins de nourriture que les guanacos (Lucherini et al., 2000). Les guanacos sont des herbivores généralistes, adaptés à l'utilisation d'une large gamme de types de fourrage dans une gamme d'habitats, et montrant un manque de spécialisation alimentaire et d'habitat (Cartajena, 2013 ; Raedeke et Simonetti, 1988). Ce facteur doit être pris en considération dans le cas des grands camélidés (Cartajena, 2013).

E. Conclusion

La longue séquence chronologique disponible et l'étude de la variation 3D de la forme et de la taille des talus nous a permis de montrer que la diversité des CSA à Telarmachay entre le 7^{ème} millénaire (entre 7152/6510 et 6015/5840 av. J.-C.) et le 2^{ème} millénaire (entre 3166/2490 et 1856/1125 av. J.-C.) était différente de la diversité actuelle. Nous avons pu identifier deux morphotypes présents tout au

long des couches de la séquence stratigraphique : un regroupant de petits camélidés appartenant à une lignée de vigognes et un second regroupant de grands camélidés appartenant à une lignée de guanacos. Cette diversité confirme l'hypothèse de la présence des deux espèces de camélidés sauvages à Telarmachay et étaye en particulier la présence du guanaco que J. Wheeler en 1985 avait suggéré mais n'avait pas démontré. Ces deux lignées sauvages correspondent donc probablement aux formes nord de la vigogne (*V. v. mensalis*) et du guanaco (*L. g. cacsilensis*) cette dernière ayant presque totalement disparu actuellement.

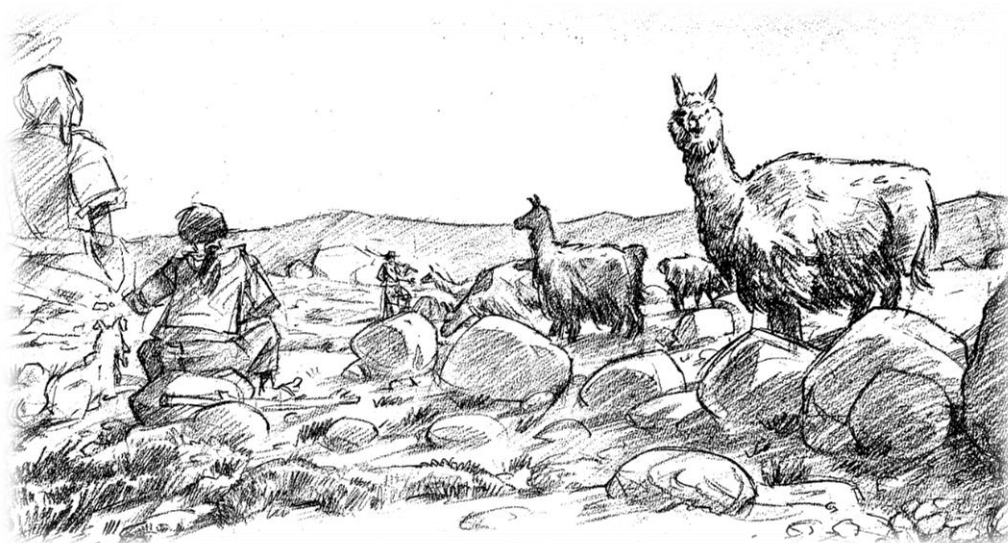
Nos résultats ont aussi permis d'étayer l'hypothèse d'un processus de domestication *in situ* à Telarmachay avec en particulier le contrôle de la mobilité avec mise en enclos possible des vigognes dès le 4^{ème} millénaire dans une période comprise entre 4270/4060 à 3626/3054 av. J.-C. (couche IV). Nous avons mis en évidence l'apparition de premiers individus de taille intermédiaire entre les vigognes et les guanacos soulignant la présence de potentiels premiers hybrides. Enfin, si la réduction de la mobilité des guanacos semble moins claire, des modifications squelettiques ont quand même été mises en évidence dès le 5^{ème} millénaire, entre 5106/4851 et 4328/4129 av. J.-C (couche V). La réduction de leur taille a aussi été enregistrée dès la fin du 4^{ème} millénaire et au cours du 3^{ème} millénaire, entre 3179/2495 et 2226/1854 av. J.-C. (couche III-II). Par conséquent, nous pouvons envisager à Telarmachay deux schémas différents de domestication des CSA liés aux premières pratiques d'un contrôle culturel humain.

Néanmoins, il convient de noter que notre approche comparative entre la diversité archéologique de Telarmachay et notre référentiel actuel comprend des limites. Notre référentiel actuel ne nous permet pas de contrôler l'origine native des espèces actuelles ainsi que leur mode de vie. Pour confirmer nos hypothèses sur la diversité taxinomique présente à Telarmachay et continuer à résoudre le problème de disparité entre la diversité ancienne et actuelle des CSA, il conviendrait par la suite de comparer les spécimens de Telarmachay à des spécimens des quatre taxons actuels d'origine native du Pérou. De plus, concernant les hypothèses sur l'exploitation et le processus de domestication de la lignée des guanacos de Telarmachay il convient d'être prudent puisque leurs effectifs pour les couches IV et III sont plus faibles (IV n = 3 et III n = 2) que ceux des vigognes. Ce qui est aussi vrai pour la lignée des vigognes pour laquelle le modèle bayésien identifiait plusieurs morphotypes dans la couche III qui ne présentait qu'un faible effectif (n=10). En outre, si les résultats exploratoires concernant les hypothèses morphofonctionnelles du talus lié à la captivité sont prometteurs, il conviendra par la suite de tester ces paramètres sur des CSA actuels dont le mode de vie est connu. Il pourrait être pertinent par la suite d'analyser le lien entre les différents usages et activités liés à chaque des espèces de CSA et leur morphologie. Par exemple, les taxons domestiques

normalement utilisés plutôt pour leur laine, la viande, les caravanes, et/ou les sacrifices impliquent-ils des différences ostéologiques qui pourraient nous aider à documenter les différences morphologiques impliquées dans le processus de domestication des CSA. L'interaction des covariations chez et entre les taxons sauvages et domestiques pourrait être quantifiée par exemple sur la taille, le poids du corps ou encore les modifications musculaires et ligamentaires.

Pour terminer, il convient aussi de mentionner que la mise en captivité des CSA est différente de celle des taxons qui ont guidé nos travaux e.g. sangliers et cochons (Harbers et al., 2020). En effet les camélidés ne subissent pas une réduction aussi forte de la mobilité durant leur captivité. Ce qui explique sans doute pourquoi nous n'observons pas de changement morphofonctionnels aussi marqué que pour le sanglier.

Chapitre 5 – alimentation et mobilité des camélidés de Telarmachay



A. Cadre et objectifs

Introduction

Un nombre croissant de travaux a montré l'intérêt de la biogéochimie isotopique pour documenter divers aspects des relations humain-camélidé (chapitre 1). Nous avons procédé à l'analyse isotopique du collagène osseux des CSA de Telarmachay afin de reconstruire l'histoire alimentaire de ces animaux puis de la relier au changement de contrôle culturel observé partir du 5^{ème} millénaire grâce aux modifications squelettiques. L'analyse isotopique a été menée sur l'ensemble du corpus des 20 astragales identifiés en MG ainsi que 13 autres ossements du corpus de Telarmachay. Les résultats seront présentés à l'échelle de la couche archéologique car notre effectif d'individus au morphotype identifiés en MG était insuffisant.

Afin de déterminer les facteurs écologiques ou taxinomiques qui peuvent influencer les signatures isotopiques des populations aux échelles locales et régionales nous avons également établi un corpus isotopique de comparaison constitué de camélidés actuels et archéologiques provenant des différents types d'environnements depuis la *puna* jusqu'à des régions désertiques d'Argentine. Pour cela nous avons utilisé la classification en écorégions proposée par Olson et al. (2001), révisée par

Dinerstein et al. (2017) où les écorégions du monde sont organisées selon la biogéographie et l'habitat écologique des écosystèmes terrestres (Figure 30). Dans la constitution du corpus isotopique de comparaison, nous avons été encore une fois confrontés au problème de la disponibilité des données concernant les représentants des espèces actuelles et notamment ceux des deux taxons sauvages. A notre connaissance, il n'existe aujourd'hui que très peu de données isotopiques publiées concernant les vigognes toutes régions confondues et aucune pour la forme du guanaco présente au Pérou. Nous avons alors aussi sélectionné des guanacos provenant de régions désertiques de plus basse altitude en Argentine qui ne constitue pas un centre de domestication. Parmi les populations de comparaison archéologiques que nous avons utilisées, nous nous sommes focalisés en particulier sur celles provenant de Tulán-52 et de Hornillos 2, pour lesquels les indices des plus anciens de manipulations anthropiques ont été suggérés (Cartajena, 2013 ; López et al., 2017 ; Yacobaccio et al., 2017).

Nous souhaitons comparer les données de Telarmachay à d'autres populations issues de la *puna* humide mais les travaux isotopiques concernant les premières relations humain-camélidé restent encore rares pour les Andes centrales et la majeure partie traitent plutôt de la *puna* sèche et intermédiaire des Andes centrales du sud (Yacobaccio, 2010 ; López et al., 2013 ; Samec et al., 2014 ; Mondini et al., 2019 ; López et al., 2021). Néanmoins, nous avons pu grâce à ces travaux mettre en perspective dans le temps et l'espace la variabilité des camélidés de Telarmachay par rapport à d'autres régions clef dans l'histoire de la domestication des camélidés sud-américains.

Principes de l'utilisation des analyses isotopiques

La biogéochimie isotopique (ou l'analyse des teneurs en isotopes stables), quand elle est appliquée à l'archéozoologie, livre des informations sur l'histoire alimentaire et environnementale des humains et des animaux, et à travers celles-ci permet de restituer différents aspects des relations Humain-animal (pratiques de chasse et d'élevage par exemple) (Balasse, 2015). Cette approche se fonde sur deux principes. Le premier est l'existence d'une relation entre les valeurs isotopiques des tissus d'un consommateur et celles de son alimentation. Les teneurs en isotopes stables du carbone et de l'azote ($\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$) mesurées dans le collagène osseux des herbivores reflètent donc celles des plantes qu'ils ont consommées (DeNiro et Epstein, 1981 ; Murphy et Bowman, 2006). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ des plantes à la base de la chaîne alimentaire sont ensuite transmises le long de celle-ci, ce qui permet de retracer la source du carbone et de l'azote (DeNiro et Epstein, 1981, 1978). Il existe un enrichissement isotopique à chaque niveau trophique (Bocherens et Drucker, 2003 ; Schoeninger et DeNiro, 1984) qui a été estimé de 3-4 ‰ en ^{15}N (Bocherens et Drucker, 2003 ;

Schoeninger et DeNiro, 1984). Ainsi de façon générale, la mesure du $\delta^{15}\text{N}$ représente un marqueur du niveau trophique de l'animal (Schoeninger et DeNiro, 1984). Nos analyses de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ ont porté sur la protéine structurale principale de l'os, le collagène (Dennison, 1980). Les valeurs isotopiques mesurées dans un tissu reflètent les valeurs des aliments consommés pendant la période de formation de ce tissu (DeNiro et Epstein, 1981, 1978). L'os étant un tissu qui se renouvelle en permanence, les valeurs mesurées dans le collagène osseux intègrent plusieurs années de la vie des individus (Hedges et al., 2007 ; O'Connell et al., 2001). Enfin, comme le collagène est une protéine, les atomes de carbone et d'azote le composant proviennent majoritairement de la fraction protéique de l'alimentation (Ambrose et Norr, 1993 ; Hedges et al., 2007 ; Jim et al., 2006).

Le deuxième principe de l'utilisation de l'approche isotopique est l'existence de variations entre différents types de ressources alimentaires potentiellement consommées. Dans les écosystèmes terrestres, le type photosynthétique des plantes, C_3 , C_4 et CAM, est le principal facteur des variations des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des ressources alimentaires. Ces plantes nécessitent des conditions écologiques différentes. Les plantes C_3 (les arbres, les herbacées de milieux tempérés et la plupart des arbustes) dominent dans les environnements tempérés, humides ou ombragés. Si l'on exclut les plantes poussant sous une canopée forestière dense, les plantes en C_3 ont des valeurs qui varient actuellement entre -35 et -20 ‰ avec une moyenne de -27 ‰ tandis que les plantes en C_4 , qui correspondent principalement aux graminées tropicales, ont des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ qui varient entre -15 et -7 ‰ avec une moyenne de -12 ‰ ; enfin, les plantes CAM (cactus, succulentes et épiphytes) ont des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ qui varient entre -22 et -10 ‰ (Ehleringer, 1989 ; O'Leary, 1988). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des plantes C_3 sont sensibles aux variations environnementales (Farquhar et al., 1989 ; Cernusak et al., 2013) et sont corrélées à la disponibilité en eau. Ainsi, des plantes poussant dans des conditions arides ont des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus élevées que celles poussant dans des conditions plus humides (Stewart et al., 1995 ; Sarris et al., 2013). La disponibilité en eau ne semble pas influencer les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des plantes en C_4 (Schulze et al., 1996 ; Swap et al., 2004), qui sont généralement moins sensibles aux variations environnementales ce qui explique leur gamme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ beaucoup plus étroite que celle des plantes en C_3 (Cernusak et al., 2013). La distribution géographique des plantes C_3 et C_4 varie aussi suivant la latitude et l'altitude : les plantes C_4 dominent dans les milieux ouverts des écosystèmes équatoriaux et tropicaux de basse altitude (Epstein et al., 2002 ; Powell et Still, 2009). A cette distribution naturelle se rajoute à partir du Néolithique la présence croissante de plantes C_4 cultivées, tenant un rôle important dans l'alimentation humaine et animale (Finucane et al., 2006), notamment le maïs en Amérique.

Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des tissus des plantes terrestres dépendent principalement de celles de l'azote contenu dans le sol. Ces dernières varient selon les types de sols tels que forêts de conifères et des substrats volcaniques, du climat ou encore de l'histoire locale des activités humaines (Pardo et Nadelhoffer, 2010) : fumure des cultures ou culture sur brulis par exemples (Commisso et Nelson, 2006 ; Pardo et Nadelhoffer, 2010). Ces valeurs peuvent aussi varier à cause de l'aridité. Les écosystèmes chauds et arides sont caractérisés par des valeurs relativement élevées de $\delta^{15}\text{N}$ en raison de différents processus bio-géochimiques qui favorisent la perte de l'isotope le plus léger (^{14}N) (Amundson et al., 2003 ; Craine et al., 2009 ; Handley et al., 1999 ; Szpak, 2014). Il a été suggéré également que les conditions arides pourraient provoquer directement des valeurs relativement élevées de $\delta^{15}\text{N}$ dans les tissus animaux en raison de différents processus métaboliques associés à l'excrétion de N et à la conservation de l'eau (Ambrose et DeNiro, 1987). D'autre part, les plantes fixatrices de diazote atmosphérique telles que les légumineuses présentent généralement des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus basses que les plantes non fixatrices (Virginia et Delwiche, 1982). Par exemple, c'est le cas dans les Andes pour des légumineuses cultivées telles que le haricot (*Phaseolus sp.*) ou le *chocho* le lupin des Andes (*Lupinus mutabilis*) (Szpak et al., 2013). En outre il existe une variabilité des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ au sein des différentes parties d'une même plante (Handley et Raven, 1992). Cette variabilité ne se retrouvera cependant pas forcément dans les tissus des herbivores selon que leur alimentation est plus ou moins variée (Balasse, 2015).

Ainsi, les divers facteurs qui affectent les valeurs isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des plantes (Szpak et al., 2013) et la répartition plantes en C_3 et C_4 (Boom et al., 2001) induisent des différences entre les zones écologiques des Andes et la diminution attendues des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des herbivores en fonction de l'altitude (Szpak et al., 2013 ; Dufour et al., 2014).

Contexte isotopique à Telarmachay

Le site de Telarmachay se situe au sein de l'écorégion de la « puna humide des Andes centrales » que l'on distingue de la « puna sèche des Andes centrales » et de la « puna des Andes centrales » (Figure 30). Nous dénommerons par la suite ces dernières « puna humide », « puna sèche » et « puna intermédiaire » pour éviter les confusions (Figure 30). Dans la puna humide, définie de façon simplifiée comme la zone de haute altitude comprise en 3500/3800 et 4800/5500 m d'altitude dans les Andes centrales (Baied et Wheeler, 1993 ; Szpak, 2013), les pâturages comprennent peu de plantes C_4 - à l'exception de *Muhlenbergia sp.* (Bryant et Farfan, 1984). Les plantes C_4 sont peu diversifiées et peu abondantes : elles ne constituent donc qu'une partie mineure (maximum 15% et généralement

moins) du fourrage des camélidés actuels (Bryant et Farfan, 1984 ; Reiner et Bryant, 1986 ; Wilcox et al., 1987). Si l'on se base sur les données issues de la littérature correspondant à un régime alimentaire composé très majoritairement de végétation C_3 , il est attendu que les CSA de Telarmachay présentent des valeurs comprises entre -21,4 et -16 ‰ pour le $\delta^{13}C$ et entre +3,1 et +8 ‰ pour le $\delta^{15}N$ (Dufour et al., 2014 ; Szpak et al., 2014 ; Thornton et al., 2011). Nous nous attendons également à une variabilité isotopique intra-populationnelle relativement faible (Szpak, 2013) en raison de l'homogénéité entre les régimes alimentaires entre les individus d'un même troupeau (Szpak, 2013).

Néanmoins, l'évolution des pratiques humaines au cours de la chronologie renforçant leur contrôle sur les populations de CSA peut avoir entraîné des changements dans l'alimentation des animaux se manifestant par des changements dans les valeurs isotopiques au cours du temps. Différents facteurs peuvent avoir joué sur les valeurs des CSA. Un effet de l'âge peut être attendu à cause de la surreprésentation d'individus très jeunes dans les troupeaux gérés. L'alimentation lactée (ou l'allaitement) entraîne une augmentation du $\delta^{15}N$ dans les tissus du jeune par rapport aux tissus de sa mère (Balasse et al., 2001 ; Balasse et Tresset, 2002 ; Newsome et al., 2006). Son impact sur le $\delta^{15}N$ mesuré dans le collagène des individus dépend de la contribution relative de l'alimentation lactée et de l'alimentation définitive (herbivore) et du taux de renouvellement du collagène (Balasse et al., 2001 ; Balasse et Tresset, 2002 ; Dufour et al., 2020). L'intensité d'utilisation des pâturages peut modifier les valeurs de $\delta^{15}N$ des sols. En général, lorsque l'intensité du pâturage augmente, les valeurs $\delta^{15}N$ des plantes et du sol ont tendance à augmenter (Szpak, 2014). La présence d'animaux en pâturage a la capacité de modifier le cycle des nutriments dans les systèmes plantes-sol par plusieurs mécanismes : ajouts de nutriments dérivés de l'urine et des fèces, piétinement et perturbations physiques, et changements dans la composition de la communauté florale (Bardgett et Wardle, 2003 ; Singer et Schoenecker, 2003). Dans le cadre des études sur les isotopes de l'azote, les effets des déchets d'herbivores sur les systèmes plantes-sol ont été étudiés dans un certain nombre de contextes naturels et contrôlés. Bien que cette documentation se concentre sur l'intensité du pâturage chez les espèces herbivores domestiques, elle est également applicable aux espèces sauvages et a des implications dans des contextes paléoécologique. Néanmoins, nous ne pouvons pas encore prouver que cette variabilité des valeurs est applicable aux stratégies de gestion animale en contexte archéologique (Szpak, 2014). Enfin, un changement dans les valeurs du $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ peut aussi être le reflet de l'utilisation de différents espaces de pâture que ce soit par les animaux chassés ou pour les animaux élevés. Ainsi, deux études conduites sur des CSA préhispaniques issus de la *puna* argentine datés entre 2120 et 420 BP (Grant, 2017) et de la *puna* chilienne datés entre 5000 et ca. 2400 BP (López et al., 2017) ont mis en évidence une certaine hétérogénéité dans les valeurs mesurées qui traduirait des stratégies de gestion distinctes de l'alimentation et de l'espace de vie des animaux.

Les changements environnementaux intervenus au cours du temps pourraient également constituer un facteur de variations des valeurs isotopiques (Gil et al., 2020, 2016 ; Grant et al., 2018 ; Samec et al., 2020, 2014 ; Thornton et al., 2011 ; Yacobaccio et al., 2017, 2009). Une augmentation des valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ a été observée pour des camélidés sauvages de la *puna* des Andes centrales du sud de l'Holocène moyen qui correspondrait avec des conditions plus arides indiquées par les archives paléoenvironnementales locales (Yacobaccio et al., 2017). Nous avons aussi comparé nos résultats isotopiques aux données paléoenvironnementales disponibles à Telarmachay et pour les Andes centrales.

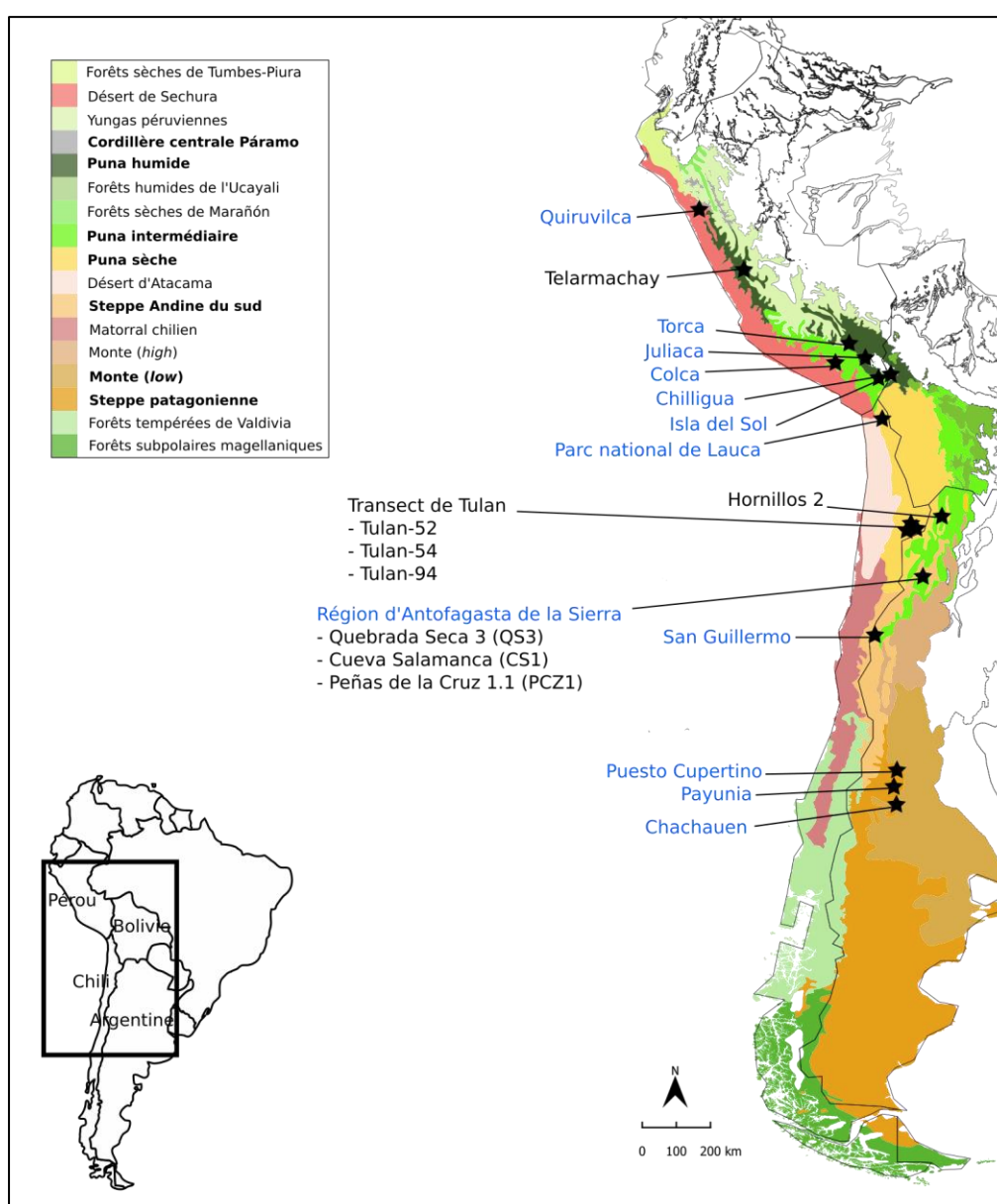


Figure 30 : localisation des CSA actuels (en bleu) et archéologiques (en noir) au sein de leur écorégion d'appartenance définie d'après Olson et al. (2011) et Dinerstein et al. (2017). Les écorégions représentées sont celles utilisées dans l'analyse ainsi que les écorégions limitrophes à ces dernières. La carte et les couleurs ont été modifiées d'après Olson et al. (2011) et Dinerstein et al. (2017) (<https://ecoregions.appspot.com/>).

B. Matériel, méthodes et analyses

Sélection des échantillons pour les extractions de collagène

Nous avons extrait le collagène osseux de 39 individus de Telarmachay (Tableau 21) et de 8 individus actuels (Tableau 22 et Annexe 6). La composition de trois individus supplémentaires a été mesurée à partir d'un fragment de peau, d'un fragment de muscle et d'une mèche de poil. Leurs valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ ont été ajustées avec une correction de +1,3 ‰ pour pouvoir être comparées à celles de collagène (Friedli et al., 1986 ; Marino et al., 1992 ; Szpak et al., 2014). De plus, afin de pouvoir comparer les données des camélidés actuels à celles des individus archéologiques, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ ont aussi été ajustées d'une valeur de +1,5 ‰ pour les camélidés actuels. Cet ajustement permet de tenir compte du rejet de carbone dans l'atmosphère dû aux activités humaines (combustibles fossiles). Ces activités provoquent une augmentation de la concentration et une modification de la composition isotopique du dioxyde de carbone atmosphérique qui génèrent du CO_2 appauvri en ^{13}C (Friedli et al., 1986 ; Marino et al., 1992). C'est pourquoi il est nécessaire d'ajuster les valeurs des individus modernes.

Mesure et analyse des teneurs élémentaires et en isotopes stables du collagène

Les étapes de préparation des ossements et de l'extraction du collagène osseux ont été décrites dans le chapitre 2. Pour chaque échantillon de collagène osseux, une masse comprise entre 300 et 500 μg a été pesée et conditionnée dans une capsule en étain. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ ont été déterminées par un couplage entre un analyseur élémentaire *Elemental Analyser Flash 2000* et un spectromètre de masse à rapport isotopique *Delta V Advantage (Thermo Scientific)* au sein du Service de Spectrométrie de Masse Isotopique du MNHN (SSMIM). L'erreur analytique du spectromètre de masse a été estimée à 0,06‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et à 0,12‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$, sur la base de l'analyse répétée d'un étalon interne (alanine $n = 8$; valeurs acceptées : $\delta^{13}\text{C} = -22,16\text{‰}$ et $\delta^{15}\text{N} = +0,59\text{‰}$) étalonné par rapport à l'étalon international IAEA 600.

L'analyse répétée ($n = 3$) de 8 individus a permis de calculer des écarts types (Tableau 18) compris entre 0,018 et 0,374 ‰ et entre 0,023 et 0,158 ‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$, respectivement, et ainsi d'estimer la variabilité de la mesure des échantillons. L'analyse répétée ($n=2$) a aussi été effectuée sur 3 échantillons (CDF117 ; CDF 115 et CDF1). Pour la suite, la valeur moyenne de ces 11 individus a été retenue.

Individu (Code laboratoire)	Nombre de répétitions	Écart type $\delta^{13}\text{C}$ ‰	Écart type $\delta^{15}\text{N}$ ‰
CDF 113	3	0,039	0,023
CDF 110	3	0,022	0,023
CDF 109_1	3	0,018	0,044
CDF 105_1	3	0,058	0,049
21065	3	0,156	0,076
21072	3	0,114	0,092
21078	3	0,082	0,056
CDF 119	3	0,374	0,158

Tableau 18 : écart-types des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sur la mesure répétée du collagène de 8 individus de Telarmachay.

Constitution des corpus de comparaison et cadre environnemental

Les différentes populations archéologiques (Tableau 19) et actuelles (Tableau 20) que nous avons sélectionnées appartiennent à sept types d'écorégions : deux types de *punas*, la cordillère centrale ou *pàramo*, la steppe andine du sud, la steppe patagonienne et le Monte (*low*). Tous les détails concernant les individus archéologiques et actuels ainsi que les valeurs sont disponibles dans le tableau (Annexe 6).

Écorégions	Telarmachay	CS1	PCz1.1	QS3	Tulan_52	Tulan_54	Tulan_94	Hornillos2	Tot.	références
Puna humide	40								40	Cette étude
Puna intermédiaire		18	10	19					47	(Grant et al., 2018)
Puna sèche					5	9	4	40	58	(López et al., 2017 ; Yacobaccio et al., 2017)

Tableau 19 : liste des individus archéologiques utilisés pour les analyses isotopiques du collagène osseux classés par site et par écorégion.

Parmi les actuels, les quatre espèces sont représentées mais il y a une majorité d'alpagas (~55 %) (Tableau 20).

Écorégions	Alpaga	Guanaco	Lama	Vigogne	Total général	Tissu analysé	Références
<i>Puna humide</i>	14		5	2	21	Os et poil	Cette étude + (Szpak et al., 2014, Dufour et al., 2014)
<i>Puna intermédiaire</i>	5			1	6	Os et peau	Cette étude + (Thornton et al., 2011)
<i>Puna sèche</i>	1			3	4	Os, muscle et poil	Cette étude
Cordillère centrale pàramo	3				3	Os	(Dufour et al., 2014) et données inédites
Steppe andine du sud				4	4	Os	(Gil et al., 2016)
Steppe patagonienne		3			3	Os	(Gil et al., 2016)
Monte (<i>low</i>)		1			1	Os	(Gil et al., 2016)
Total général	23	4	5	10	42		

Tableau 20 : résumé du nombre d'individus actuels utilisés pour les analyses isotopiques du collagène osseux. Les valeurs de ces individus ont été mesurées à partir de 18 ossements et 16 échantillons de poil (dans ce cas les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ ont été ajustées avec une correction de +1,3 ‰ pour pouvoir être comparées à celles de collagène (Friedli et al., 1986; Marino et al., 1992; Szpak et al., 2014).

La puna sèche et la puna intermédiaire

Les sites sur lesquels les indices de premières manipulations anthropiques ont été mis au jour sur des camélidés dans les Andes centrales du sud sont Tulán-52 (López et al., 2017) et Hornillos 2 (Yacobaccio et al., 2017)(Taleau 19)(Annexe 5). Le site de Tulán-52 (2969 m) est localisé dans la *puna* d'Atacama au Chili et classé en *puna* sèche. Nous avons aussi utilisé les valeurs isotopiques des contextes plus récents de Tulán-94 (2620 m) datés indirectement entre 3400 et 3110 BP et de Tulán-54 (2952 m) entre 3080 et 2380 BP (López et al., 2017). Tous ces sites sont situés dans la *puna* d'Atacama (nord du Chili) le long d'un transect de 14 km, entre la tête du ravin à Tulán (environ 3000 m) et la frontière du Salar d'Atacama (2317 m) (López et al., 2017). La *Quebrada* de Tulán qui, même si elle s'étend à différentes altitudes, fait partie du bassin du Salar d'Atacama compris dans la zone globale du versant ouest des Andes dans la *puna* d'Atacama au Chili (Cartajena, 2013, 2007 ; López et al., 2017). Toute cette région est classée dans le type de *puna* sèche. Dans cette région on retrouve le transect, qui s'étend entre 130 à 1460 m et dont l'ensemble est dominé par des plantes en C_3 avec en plus des plantes en CAM et

une plante en C₄ (*Atriplex mucronata*)(Quade et al., 2007). On retrouve aussi dans cette région des zones plus élevées, où la végétation associée au Salar d'Atacama correspond à la *prepuna* (2500 à 3200 m), au *tolar* (3200-4000 m), à la steppe Andine (4000-4500 m) et à la Zone Subnival (jusqu'à 6000 m). La majorité des plantes distribuées dans ces zones sont en C₃, sauf quelques-unes de type CAM comme (*Opuntia*) et en C₄ comme (*Atriplex imbricata*) (Díaz et al., 2016 ; Quade et al., 2007). Le site de Hornillos 2 est localisé dans de la *puna* de Jujuy, qui est localisée dans la *puna* sèche d'argentine (Samec et al., 2014) composée d'une grande diversité d'assemblages végétaux classés en quatre principales communautés : *tolar*, *pajonal*, zones humides et steppes mixtes (Arzamendia et al., 2006 ; Cabrera, 1976 ; Fernández et Panarello, 2001 ; Ruthsatz et Movia, 1975). Le *tolar* est une steppe arbustive située entre 3500 et 3900 m qui est dominée par *Parastrephia lepidophylla* et *Fabiana densa*, avec une faible proportion d'herbes à la fois C₃ et C₄ (5%)(Grant et al., 2018). Le *pajonal* comprend une steppe herbacée, qui est composée de pâturages et d'une variété d'espèces herbacées, mais aucune plante en C₄ n'est présente (Cabrera, 1976 ; Fernández et Panarello, 2001 ; Haber, 1991 ; Olivera, 2006). Les zones humides (*Vegas*) qui constituent des zones de végétation denses mais limitées dans l'espace sont couvertes de plusieurs espèces de graminées hygrophiles (*Deyeuxia spp.*, *Mulembergia spp.*, etc.) et sont situées entre 3500 et 4700 m. Enfin, des steppes mixtes, composées d'herbes et d'arbustes avec des espèces de plantes C₃ et C₄, sont trouvées entre 3900 et 4100 m (Samec et al., 2014). Le site d'Hornillos 2 est néanmoins localisé dans une zone qui est proche et entourée des limites de la *puna* intermédiaire (Figure 30). De plus, les données isotopiques supplémentaires provenant des sites archéologiques des Andes centrales du Sud classés dans le type *puna* intermédiaire ont été sélectionnés afin d'augmenter notre corpus et de mieux percevoir les potentielles variations liées aux différents types de *punas* (Tableau 19) (Annexe 6). Il s'agit de trois sites de « chasseurs-cueilleurs » (Grant et al., 2018) localisés autour de la ville d'Antofagasta de la sierra en Argentine (Figure 30) qui fait partie de la *puna* du sud de l'Argentine, et appartient, du point de vue environnemental, à la *puna* salée (Grant et al., 2018). Ils correspondent au site « CS1 » c. 8100–6250 BP, « PCz.1. » c. 7910–7270 BP et « QS3 » c. 9790–6080 BP (Grant et al., 2018). Les populations de CS1 et PCz.1.1 à 3665 m sont situées à une altitude intermédiaire et sont dominées par la formation des *tolar*. La population de QS3 est située à une altitude plus élevée de 4050 m. Au-dessus de 3900 m, où la formation du *pajonal* prédomine. Des échantillons archéobotaniques prélevés dans les niveaux holocènes de ces sites sont aussi principalement des plantes en C₃, à l'exception d'une seule Cactacée CAM (*Trichocereus pasacana*, qui pousse dans la *prepuna* mais qui peut aussi pousser dans la *puna*) datée après environ 7600 BP, et de quelques plantes C₄ (*Munroa andina*) de la formation *tolar*, et (*Zea mays*) introduit après environ 3500 BP (Grant et al., 2018 ; Rodríguez, 2014).

Les zones des *tolar* et les *pajonal* se retrouvent à la fois dans la *puna* sèche et dans la *puna* intermédiaire, des recoupements entre la variabilité des camélidés de ces deux types de *punas* peuvent donc être attendus. De la même façon, dans la zone du *pajonal*, il n'y a aucune plante en C₄. Les valeurs attendues des camélidés de cette zone peuvent donc aussi être proches des valeurs attendues pour les camélidés de la *puna* humide où une seule plante en C₄ existe.

La cordillère centrale ou pàramo

L'écorégion de la cordillère centrale du *pàramo*, dont sont issus les alpagas de Quiruvilca au Pérou (Tableau 20) (Dufour et al., 2014 ; données inédites), s'étend dans la vallée de Marañon, de l'extrême sud de l'Équateur au nord-ouest du Pérou, en trois zones distinctes. Elle se situe entre la limite des arbres, à environ 3 200 m, et la limite des neiges éternelles, à environ 4 500 m. La végétation sans arbres est dominée par des graminées et des plantes en coussins, qui se retrouvent avec des arbustes semblables à ceux du désert, des carex, et souvent avec un tapis sous-jacent de lichens et de mousses. Cette prairie alpine arbustive est bordée à des altitudes plus basses par la forêt nuageuse montagnarde et la forêt de transition *Polylepis*. Dans les parties les plus élevées, la végétation est caractérisée par des graminées des genres *Calamagrostis*, *Agrostis*, *Hypericum*, et d'arbres tels que *Polylepis* et *Escalonia* (Dinerstein et al., 2017). Néanmoins les alpagas de cette écorégion sont aussi très proches de la limite de l'écorégion des *yungas* péruviennes, plus humide.

Steppe andine du sud, la steppe patagonienne et le Monte (low)

Ces trois autres écorégions, la steppe andine du sud, la steppe patagonienne et le Monte (*low*) sont situées plus au sud que les précédentes. Les guanacos (Gil et al., 2016) proviennent du centre-ouest de l'Argentine (Tableau 20). Cette région est caractérisée par une variation altitudinale du climat, de l'hydrologie et de la végétation. Il s'agit d'une région tempérée, continentale, au climat aride à semi-aride (Gil et al., 2016). Trois unités écologiques y sont définies (Roig, 1972) : les déserts des Andes, de Patagonie et du Mont. Les guanacos classés dans l'écorégion dans la steppe andine du sud, sont originaires du désert andin. Le désert andin comprend la phytogéographie *Altoandina* et *Puna* qui comprend la cordillère andine au-dessus de 2500 à 3000 m d'altitude (Gil et al., 2016). Les steppes arbustives et herbacées de cette unité sont composées principalement de graminées et d'arbustes en C₃ tels que *Adesmia spp*, *Oxalis muscoides* et *Mulinum spinosum* (Cabrera, 1976 ; Cavagnaro, 1988). Les guanacos classés dans l'écorégion de la steppe patagonienne, viennent du désert de Patagonie qui est situé entre 1500 et 2200 m d'altitude. Le désert de Patagonie est caractérisé par une steppe de communauté buissonnante xérique de *Mulinum ssp.*, *Chuquiraga ssp.* et *Festuca ssp.* entre autres

(Cabrera, 1971 ; Roig et al., 2000) dominée par la photosynthèse en C_3 (Gil et al., 2016). Enfin le guanaco classé dans l'écorégion de Monte (*low*) est issu du Désert du Mont. Cette partie forme une large frange contenant les plaines orientales et la partie orientale des badlands de La Payunia (Gil et al., 2016). Elle est caractérisée par des steppes arbustives et herbacées qui comprennent de nombreuses plantes en C_4 comme *Atriplex lampa*, *Aristida subulata*, *Bouteloua curtipfinula*, *Distichlis scoparia*, *Sporobolus rigens*, *Panicum urvilleanum*, *Trichloris crinita* et *Setaria leucopila* ; divers cactus CAM (*Opuntia sulphurea* et *Tri-chocereus candicans*), et des plantes en C_3 comme *Larrea spp*, *Prosopis spp*, *Cercidium praecox*, *Chuquiraga erinacea*, *Lycium chilense*, et *Geophroea decorticans* (Abraham et al., 2009 ; Cabrera, 1976 ; Cavagnaro, 1988 ; Llano et Ugan, 2014).

Les CSA des steppes andine du sud et patagonienne et de Monte (*low*) devraient se singulariser par rapport aux autres écorégions en raison de leur plus grande aridité et, pour le Mont d'une biomasse avec plus de plantes en C_4 .

Analyses statistiques

Nous avons dans un premier temps appliqué un test de *Shapiro-Wilk* (package *stats* de R) aux valeurs du collagène afin de tester la normalité des données. Nous avons ensuite exploré les variations des valeurs du collagène entre les couches archéologiques de Telarmachay en utilisant le package *SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R* (Jackson et al., 2011) qui permet de créer des ellipses bivariées. Celles-ci sont basées sur l'inférence bayésienne et ont pour but de décrire et de comparer les niches trophiques isotopiques de différents communautés et groupes. Quatre métriques basées sur la répartition en données bivariées peuvent être réalisées avec ce package. La première est l'ellipse standard ou matrice de covariance (SEA). Il existe une variante de SEA corrigée pour les petits échantillons (SEA_C). Un deuxième type d'ellipse est l'ellipse standard calculée par une estimation bayésienne (SEA_B). Il s'agit d'une estimation probabiliste du SEA composée d'un ensemble de tirages postérieurs itératifs, réalisé à l'aide d'une simulation de Monte Carlo par chaîne de Markov (MCMC) pour laquelle 20 000 tirages ont été utilisés. Elle est utilisée pour générer des diagrammes de densité montrant les intervalles de la surface de l'ellipse standard de chacune des populations à 50 %, 75 % et 95 %. Enfin le package permet de calculer la valeur du polygone (TA) qui englobe toute la variabilité bivariée d'un groupe donné (Jackson et al., 2011). Les différences entre les ellipses de différentes populations ont été considérées comme statistiquement significatives lorsqu'une des ellipses était plus petite ou plus grande que l'autre sur la base de la valeur *p* obtenue. Si une ellipse est plus grande qu'une autre, la valeur *p* attendue doit être de 1 ou supérieure à 0,90, tandis que si une ellipse est plus petite qu'une autre, la valeur *p* doit être de 0 ou inférieure à 0,10. D'autre part, nous avons aussi

exploré et testé la variabilité entre les couches de Telarmachay en analysant séparément les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ à l'aide de deux *boxplots* et de deux analyses de la variance (ANOVA). L'ANOVA a été réalisée avec le package *stats* R. Ensuite, nous avons testé de façon séparée le signal géographique sur la diversité archéologique puis sur la diversité actuelle en utilisant des diagrammes classiques sur les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$. Les diagrammes ont été effectués grâce aux fonctions de base présentes dans le package *stats* de R. Ainsi, les valeurs isotopiques de la diversité archéologique ont été comparées selon les sites et leur écorégion et les valeurs isotopiques de la diversité actuelle selon les espèces et leur écorégion. Enfin, nous avons comparé la variation inter et intra-population des populations archéologiques et actuelles par la mesure du SEA_B et du SEA_C .

C. Résultats

Les mesures de $\delta^{13}\text{C}$ de $\delta^{15}\text{N}$ du collagène osseux

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de $\delta^{15}\text{N}$ et les teneurs élémentaires en C et N du collagène des 8 camélidés actuels sont présentées dans le tableau (Tableau 22) (Annexe 6) et la (Figure 34). Les valeurs varient de $-21,2\text{‰}$ à $-16,1\text{‰}$ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et de $+3,7\text{‰}$ à $+8,8\text{‰}$ pour le $\delta^{15}\text{N}$. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de $\delta^{15}\text{N}$ et les teneurs élémentaires en carbone et en azote du collagène osseux des CSA de Telarmachay sont présentées dans le tableau (Tableau 21) et la Figure 31 a et b). Trois échantillons (TIII52, TIII57 et TIV36) sur un total de 38 (7,9 %) n'ont pas fourni de collagène en quantité et qualité suffisantes. Les valeurs varient de $-19,9\text{‰}$ à $-19,0\text{‰}$ pour le $\delta^{13}\text{C}$ ($n = 36$) et de $+4,0\text{‰}$ à $+7,7\text{‰}$ pour le $\delta^{15}\text{N}$ ($n = 36$).

Éléments anatomiques	Couches	Morphotypes (MG 3D)	Code lab. 1	Code lab. 2	Âges non calibrés (an BP)	+-(an)	Depuis	Jusqu'à	Rendements (%)	%C	%N	C/N atomique	$\delta^{13}\text{C}$ ‰ V-PDB	$\delta^{15}\text{N}$ ‰ V-AIR
indéterminé	VI	non	TVICDF_1 13	MUSE210 94	6 920	30	7830	7619	13,3	43,3	15,7	3,2	-19,0	+5,0
talus	II-III	non	TII47	MUSE210 74	3 420	25	3812	3494	22,9	43,8	15,9	3,2	-19,2	+ 6,0
talus	V	non	TV24	MUSE210 66	5 935	25	6827	6642	15,6	43,1	15,6	3,2	-19,4	+7,0
talus	VI	morphotype vigogne	TVII69	MUSE210 61	6 870	30	7744	7584	18,7	41,6	14,9	3,3	-19,6	+ 3,7
mandibule	VI	non	CDF-1	non	non	non	non	non	14,0	33,7	12,1	3,2	-19,4	+ 5,0
indéterminé	IV	non	CDF-107	non	non	non	non	non	16,6	42,8	15,6	3,2	-19,6	+ 5,2
mandibule	IV	non	TIVCDF_1 09_2	MUSE210 92	5 040	25	5894	5604	17,7	41,6	15,1	3,2	-19,2	+ 5,4
phalange	II-III	non	TII23	MUSE210 70	3 900	25	4411	4155	17,0	43,0	15,7	3,2	-19,6	+ 5,4
talus	II-III	morphotype vigogne (1)	TIII56	MUSE210 75	3 545	25	3882	3692	24,6	44,1	16,0	3,2	-19,0	+ 5,5
mandibule	IV	non	TIVCDF_1 09_1	MUSE210 91	5 215	30	6109	5761	7,5	41,2	15,0	3,2	-19,3	+ 5,5
talus	V	morphotype vigogne	TV9	MUSE210 81	5 780	30	6650	6443	20,8	43,6	15,8	3,2	-19,0	+ 5,5
talus	VI	morphotype vigogne	TVI86	MUSE210 85	7 010	30	7927	7695	11,8	42,5	15,5	3,2	-19,3	+ 5,7
mandibule	IV	non	TIVCDF_1 05_2	MUSE210 90	5 120	30	5918	5735	14,8	42,8	15,4	3,2	-19,4	+ 5,7

talus	VI	morphotype vigogne	TVII72	MUSE21088	6 975	30	7916	7678	22,2	43,3	15,7	3,2	-19,1	+ 5,8
indéterminé	VI	non	CDF-16	non	non	non	non	non	18,2	40,4	15,2	3, 3	-19,1	+ 5,8
talus	V	morphotype guanaco	TV17	MUSE21083	5 875	25	6744	6505	16,2	43,2	15,6	3,2	-19,4	+ 5,8
talus	VI	morphotype vigogne	TVI88	MUSE21086	6 935	30	7836	7663	22,0	43,5	15,8	3,2	-19,3	+ 5,9
talus	V	morphotype vigogne	TIV42	MUSE21068	5 855	30	6734	6499	20,2	41,9	15,3	3,2	-19,3	+ 5,9
talus	VII	morphotype guanaco	TVII74	MUSE21062	7 110	30	7974	7794	25,3	41,9	15,1	3,3	-19,9	+ 5,9
mandibule	V	non	TVCDF_110	MUSE21093	6 095	30	7150	6792	14,7	43,3	15,6	3,2	-19,2	+ 6,0
talus	VII	morphotype vigogne	TVII1	MUSE21087	7 860	30	8724	8460	23,1	44,0	16,0	3,2	-19,1	+ 6,4
mandibule	IV	non	CDF-106	non	non	non	non	non	18,8	42,7	15,4	3,2	-19,3	+ 6,4
talus	II-III	morphotype vigogne	TIII59	MUSE21069	5 140	30	5929	5744	12,0	42,9	15,7	3,2	-19,2	+ 6,4
talus	V	non	TV34	MUSE21065	4 160	25	4820	4526	24,8	43,9	16,0	3,2	-19,2	+ 6,5
talus	VII	morphotype vigogne	TVII71	MUSE21071	7 320	30	8177	8017	22,6	43,2	15,7	3,2	-19,4	+ 6,5
phalange	VII	non	TVII42	MUSE21072	7 395	30	8316	8029	20,7	43,4	15,8	3,2	-19,0	+ 6,6
talus	VI	morphotype vigogne	TVI83	MUSE21084	6 185	30	7163	6938	11,8	42,9	15,5	3,2	-19,3	+ 6,7
talus	VI	morphotype vigogne	TVI82	MUSE21064	6 280	30	7260	7011	14,9	43,4	15,8	3,2	-19,3	+ 6,7
mandibule	IV	non	TIVCDF_105_1	MUSE21089	5 210	30	6106	5759	14,7	42,8	15,6	3,2	-19,3	+ 6,8
talus	VI	morphotype guanaco	TVI81	MUSE21063	6 290	30	7263	7016	17,1	42,1	15,3	3,2	-19,3	+ 6,8
calcaneus	II-III	non	TII7	MUSE21073	4 065	25	4613	4415	16,3	43,8	15,9	3,2	-19,6	+ 6,9

talus	II-III	morphotype guanaco	TIII57	MUSE210 76	3 920	25	4417	4158	20,4	43,5	15,7	3,2	non	+ 6,9
talus	IV	morphotype guanaco	TIV38	MUSE210 79	5 395	30	6279	6001	19,7	43,5	15,7	3,2	-19,2	+ 7,1
talus	V	morphotype guanaco	TV12	MUSE210 82	5 435	25	6290	6014	19,8	43,2	15,6	3,2	-19,3	+ 7,2
talus	IV	morphotype guanaco	TIV40	MUSE210 80	4 750	30	5579	5322	8,1	42,4	15,4	3,2	-19,2	+ 7,3
talus	II-III	Vigogne type	TIV37	MUSE210 78	4 240	121	4849	4589	22,3	44,3	16,1	3,2	-19,9	+ 7,5
talus	II-III	morphotype guanaco	TIII50	MUSE210 77	4 055	25	4575	4414	20,0	43,6	15,9	3,2	-19,4	+ 7,7
talus	II-III	morphotype vigogne	TIII52	non	non	non	non	non	non	non	non	non	non	non
talus	IV	morphotype vigogne	TIV36	non	non	non	non	non	non	non	non	non	non	non

Tableau 21 : valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (V-PDB) de $\delta^{15}\text{N}$ (V-AIR) et teneurs élémentaires en carbone (C %) et en azote (N %), C/N atomique et rendements d'extraction du collagène osseux des CSA de Telarmachay. Les échantillons qui n'ont pas fourni de collagène en quantité et qualité suffisantes sont surlignés en gras.

Tissu analysé	Espèce	Localisation	Écorégion	Code lab. 1	Rendements (%)	%C	%N	C/N	$\delta^{13}\text{C} \text{ ‰ V-PDB}$	$\delta^{13}\text{C} \text{ ‰ V-PDB}^*$	$\delta^{15}\text{N} \text{ ‰ V-AIR}$
os	vigogne	Chili	<i>puna sèche</i>	CDF-114	19,9	43,8	15,3	3,3	-20,8	-19,3	+ 4,2
peau	vigogne	Antofagasta de la sierra	<i>puna intermediaire</i>	CDF-115	x	45,5	15, 63	3,4	-17,6	-16,1**	+ 8,6
os	vigogne	Chili	<i>puna sèche</i>	CDF-116	24,5	43,5	15,9	3,2	-20,6	-19,1	+ 7,2
muscle	vigogne	Chili	<i>puna sèche</i>	CDF-117	x	43,9	15,5	3,3	-21,2	-19,7**	+ 7,5
os	lama	Isla_del_sol	<i>puna humide</i>	CDF-118/119	20,1	44,2	15,5	3,3	-21,6	-20,1	+ 5,4
poils	alpaga	Lauca_National_Park	<i>puna sèche</i>	CDF-119	x	41,6	13,4	3,6	-23,9	-21,1**	+ 8,8
os	alpaga	Colca	<i>puna intermediaire</i>	2019_1	21,0	43,8	15,5	3,3	-22,0	-20,5	+ 5,5
os	alpaga	Juliaca	<i>puna humide</i>	2019_2	23,3	44,7	15,9	3,3	-22,0	-20,5	+ 3,7

Tableau 22 : valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (V-PDB) de $\delta^{15}\text{N}$ (V-AIR) et teneurs élémentaires en carbone (C %) et en azote (N %), C/N atomique et rendements d'extraction du collagène osseux des CSA actuels. *Afin de pouvoir comparer ces données aux CSA archéologiques les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ ont aussi été ajustées d'une valeur de +1,5 ‰ (combustibles fossiles) (Friedli et al., 1986; Marino et al., 1992). **De plus, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des individus qui ont été mesurées à partir de poil, peau et ont été ajustées comme expliqué précédemment (chapitre 5).

Variabilité isotopique des CSA à Telarmachay

Le test de *Shapiro-Wilk* (Annexe 7) appliqué aux valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ ($p = 0,2148$) de $\delta^{15}\text{N}$ ($p = 0,1164$) montrent que la population suit une loi normale. La variabilité isotopique bivariée (SEA_C) de l'ensemble de la population de Telarmachay est aussi très faible (Tableau 23).

Les valeurs de SEA_C (Figure 31.a) et SEA_B (Figure 31.b) montrent que la variation des valeurs isotopiques du collagène osseux est similaire pour les quatre premières couches de VII à IV. Seule la couche III-II, est statistiquement différente (Tableau 23) avec une plus grande variabilité intra-groupe indiquée aussi par la valeur de TA (Tableau 23).

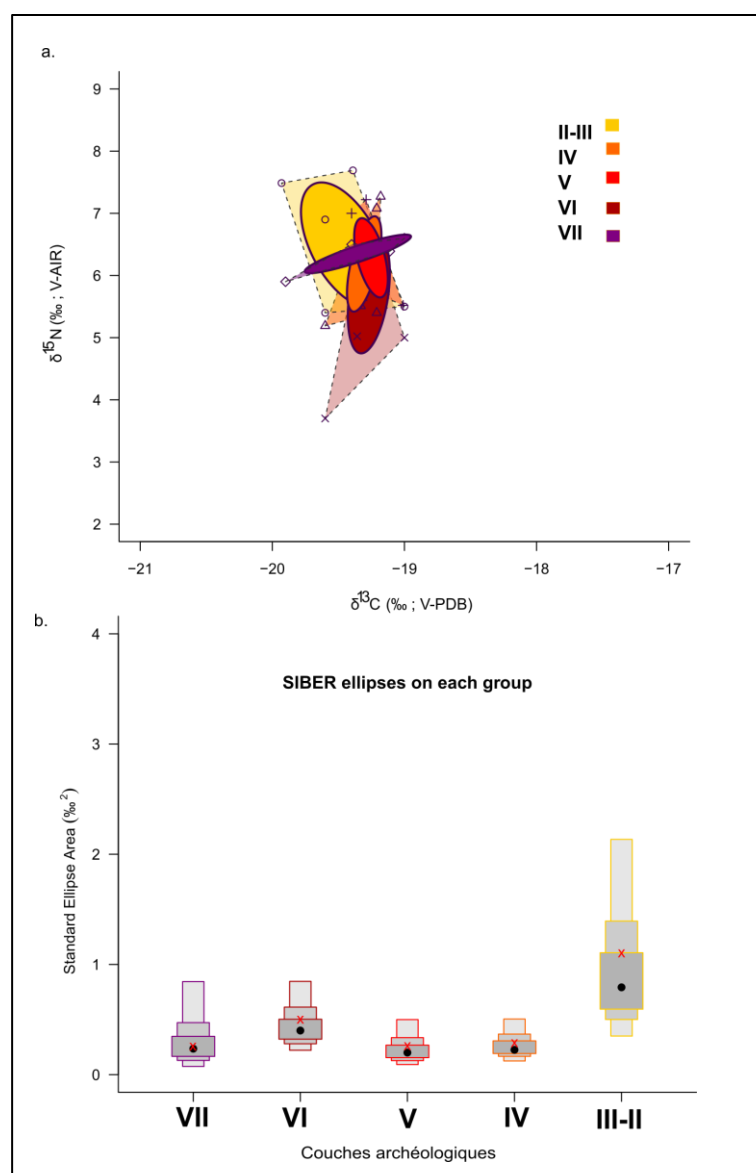


Figure 31 : (a) comparaison des ellipses bivariées standard (SEA_C) des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des camélidés de Telarmachay répartis selon les cinq couches archéologiques, (b) Tracé de densité SIBER décrivant la valeur métrique de SEA_C de chaque groupe (croix rouges) ainsi que les zones d'ellipse standard (SEA_B) basées sur l'analyse bayésienne avec des intervalles de crédibilité de 50%, 75% et 95% (cases ombrées du gris foncé au gris clair).

	VII	VI	V	IV	III-II	Ensemble population
n	4	10	7	8	7	
TA	0,2	0,8	0,3	0,4	1,3	2,7
SEAc	0,3	0,5	0,3	0,3	1,1	0,6

Tableau 23 : comparaison des valeurs de la variabilité totale (TA) et de la variabilité de l'aire de l'ellipse standard corrigée (SEAc) des camélidés de Telarmachay issus de chaque couche archéologique. Les valeurs p significativement différentes ont été surlignées en gras.

Les boxplots montrent que les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ des différentes couches sont similaires, excepté pour la couche VII dont la variation intra-populationnelle est moins importante (Figure 32). Les couches ne sont pas significativement différentes (ANOVA : $F = 0,1208$; $p < 0.1$) (Annexe 7). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ montrent plus de variation où les couches V et IV présentent une variation intra-population moins importante que celle des autres couches (Figure 32). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ ne sont pas significativement différentes entre les couches archéologiques (ANOVA : $F = 0,2853$; $p < 0.1$) (Annexe 7). La couche III-II présente les valeurs les plus hétérogènes à la fois pour le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ (Figure 32 et Tableau 23).

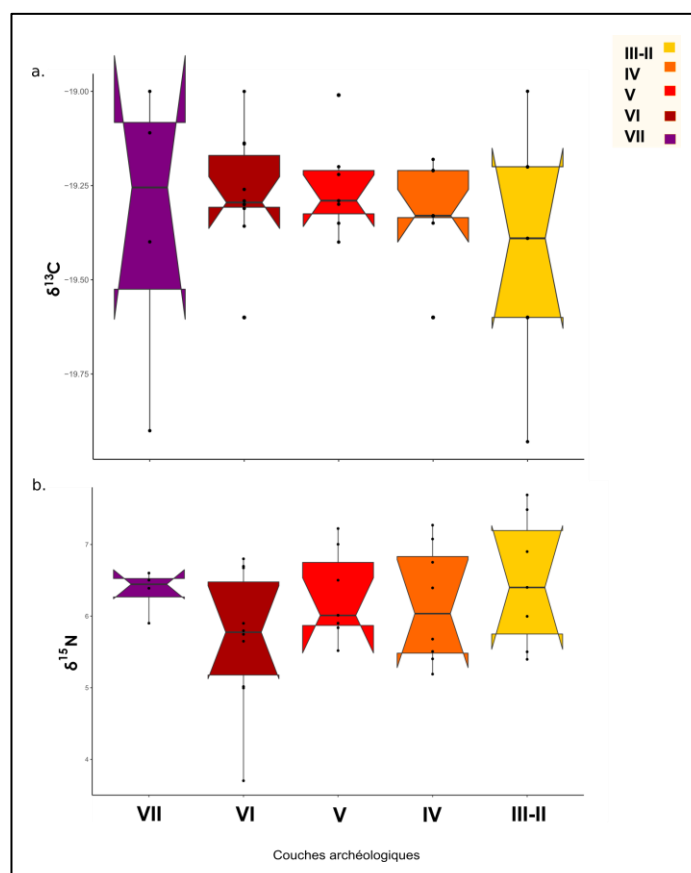


Figure 32 : boxplot des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (a) et de $\delta^{15}\text{N}$ (b) du collagène des CSA de Telarmachay en fonction de la couche archéologique.

Diversité actuelle et archéologique selon les écorégions

Matériel archéologique								
Écorégions et sites	N =	Min. de $\delta^{13}\text{C}$ ‰ V-PDB	Max. de $\delta^{13}\text{C}$ ‰ V-PDB	Min. de $\delta^{15}\text{N}$ ‰ V-AIR	Max. de $\delta^{15}\text{N}$ ‰ V-AIR	TA	SEA	SEAc
Puna humide	36	-19,9	-18,1	+ 3,7	+ 8,9	-	-	-
Telarmachay	36	-19,9	-18,1	+ 3,7	+ 8,9	2,7	0,6	0,6
Puna intermédiaire	47	-20,1	-14,0	+ 4,6	+ 10,8			
CS1	18	-18,8	-14,0	+ 7,1	+ 10,4	10,9	4,3	4,7
PCz1.1	10	-18,6	-14,9	+ 6,9	+ 9,7	6,6	2,8	3,1
QS3	19	-20,1	-15	+ 4,6	+ 10,8	10,5	3,5	3,7
Puna sèche	5	-19,3	-12,4	+ 3,7	+ 13,3			
Hornillos2	40	-19,3	-12,4	+ 3,7	+ 10,7	25,2	7,1	7,3
Tulan_52	5	-17,7	-14,9	+ 8,9	+ 12,8	2,0	2,0	2,7
Tulan_54	9	-17,9	-12,6	+ 8,3	+ 13,3	16,3	10,0	11,4
Tulan_94	4	-17,3	-13,8	+ 10,7	+ 12,5	3,1	3,8	5,7
Matériel actuel								
Puna humide	21	-21,4	-16	+ 3,1	+ 8	-	-	-
alpaga	14	-20,8	-16,4	+ 3,1	+ 8	14,0	6,3	6,8
lama	5	-20,5	-18,7	+ 4,6	+ 6,2	3,8	3,0	3,8
vigogne	2	-21,4	-16	+ 5,5	+ 7,7	X*	X*	X*
Puna intermédiaire	6	-20,5	-16,1	+ 5	+ 8,6	-	-	-
alpaga	5	-20,5	-19,5	+ 5	+ 5,7	3,0	2,6	3,2
vigogne	1	-16,1	-16,1	+ 8,6	+ 8,6	X*	X*	X*
Puna sèche	4	-21,1	-19,1	+ 4,2	+ 8,8			
alpaga	1	-21,1	-21,1	+ 8,8	+ 8,8	X*	X*	X*
vigogne	3	-19,7	-19,1	+ 4,2	+ 7,5	3,3	4,3	6,4
Cordillère centrale pàramo	3	-20,6	-20,1	+ 2	+ 3,8	-	-	-
alpaga	3	-20,6	-20,1	+ 2	+ 3,8	0,1	0,1	0,3
Steppe andine du sud	4	-16,7	-15,9	+ 5,4	+ 6,9	-	-	-
vigogne	4	-16,7	-15,9	+ 5,4	+ 6,9	0,5	0,5	0,8
Steppe patagonienne	3	-20,2	-14,9	+ 3,3	+ 4,8	-	-	-
guanaco	3	-20,2	-14,9	+ 3,3	+ 4,8	2,1	3,7	7,5
Monte (low)	1	-19,6	-19,6	+ 3,9	+ 3,9			
guanaco	1	-19,6	-19,6	+ 3,9	+ 3,9	X*	X*	X*

Tableau 24 : tableau résumant les valeurs minimales et maximales de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ des différentes populations de camélidés archéologiques et actuels classés selon les écorégions, les sites et les espèces. Les valeurs des camélidés actuels de $\delta^{13}\text{C}$ ‰ V-PDB présentées ici sont ajoutées d'une valeur de +1,5 ‰ (combustibles fossiles). * Le modèle statistique SIBER a demandé certaines modifications sur les effectifs des groupes de cette analyse, voir dans le texte. Les vigognes et alpagas de la puna intermédiaire ont été regroupés ensemble ainsi que alpagas et vigognes de la puna intermédiaire. L'unique guanaco issu de l'écorégion du Monte (low) a été retiré de l'analyse.

La comparaison des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de Telarmachay avec celles des populations archéologiques issus des *punas* sèche et intermédiaire montre que Telarmachay possède la valeur de SEA_c la plus petite (1,1) et le site de Tulán-54 la plus grande (11,4) (Tableau 24 ; Figure 35). L'écorégion qui présente le plus de variation est la *puna* sèche (Tableau 24) qui est représentée par le plus grand nombre de sites ($n=6$) et d'individus ($n=65$) (Tableau 19 et 20). Les sites de Tulán-52 et CS1 ont tendance à avoir une variation intra-population faible comme Telarmachay. Il existe une corrélation positive significative entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de $\delta^{15}\text{N}$ de l'ensemble du corpus archéologique (coefficient de corrélation de Pearson = 0,7, de $p\text{-value} < 0,001$ (Annexe 7), qui correspond au gradient de la *puna* humide vers la *puna* sèche (Figure 33). La population de la *puna* humide et les populations de la *puna* sèche ne se recoupent pas (Figure 33). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des populations de la *puna* intermédiaire ne se recoupent pas avec la *puna* humide, néanmoins, les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ de la population du site QS3 recourent avec les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ de la *puna* humide. D'autre part, la population de Hornillos 2 issue de la *puna* sèche recourent les populations de la *puna* intermédiaire pour le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ (Figure 33).

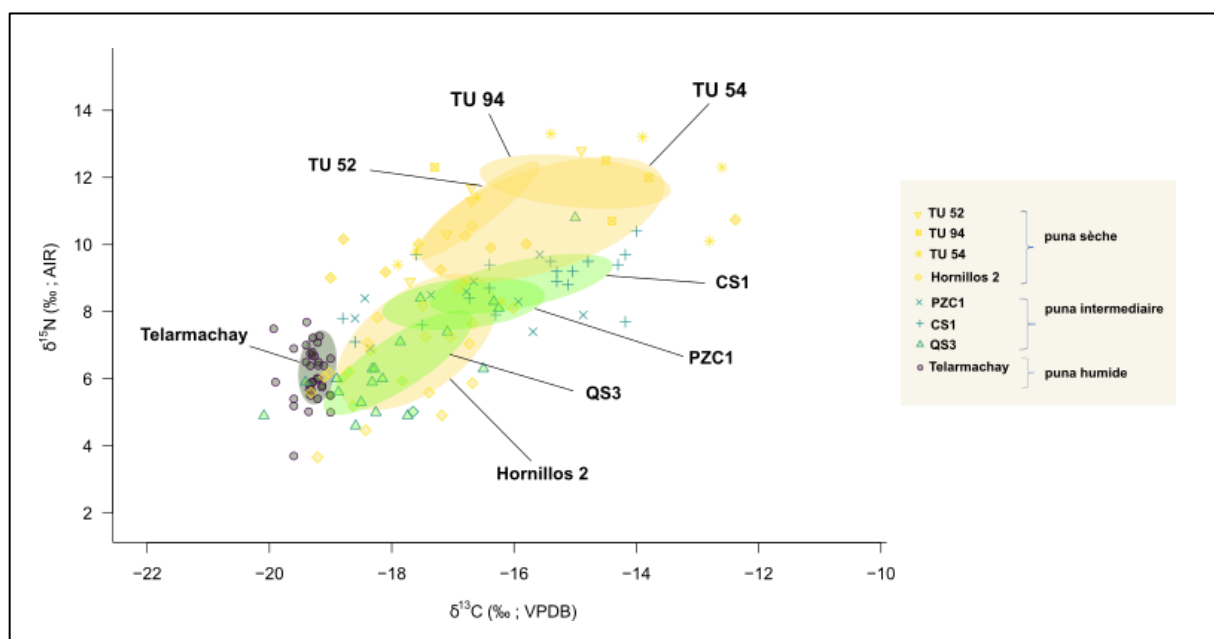


Figure 33 : composition isotopique du collagène de l'os ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) des populations archéologiques (symboles) issues des trois types de *puna* (couleur). Les ellipses représentent le SEA (ellipse standard).

Pour le corpus actuel, les écorégions qui présentent le plus de variation entre leurs valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ sont la *puna* humide et la steppe patagonienne et pour les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ il s'agit aussi de la *puna* humide (Tableau 24 et Figure 35). La *puna* humide est l'écorégion qui est représentée par le plus d'individus ($n=21$) et qui possède la plus grande diversité spécifique : alpaga, lama et vigogne (Tableau

20). Il n'existe pas de relation entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ quand on considère l'ensemble du corpus actuel (coefficient de corrélation de Pearson = 0,2 et avec une p-value > 0,1333 ; Annexe 7) ni de structuration générale selon l'espèce et/ou l'écorégion pour les populations actuelles (Figure 34). En revanche, on observe que les individus qui se structurent ensemble sont ceux qui ont une même origine géographique locale (coordonnées GPS quand elles étaient disponibles). Ainsi, les alpagas de Chilligua (Thornton et al., 2011) ont été collectés dans les mêmes pâturages près de la ville de Chilligua, au Pérou (Figure 34). Les vigognes issues de la steppe andine du sud à San Guillermo en Argentine possèdent les mêmes coordonnées GPS (Gil et al., 2016) (Figure 34). Les deux guanacos venant de Puesto Cupertino (Gil et al., 2016) se regroupent, contrairement au guanaco issu de Payunia qui est isolé (Gil et al., 2016) (Figure 34). Les deux alpagas et lamas de la *puna* humide ont été prélevés en même temps à côté de la ville de Torca au Pérou et les trois alpagas de Quiruvilca ont été collectés au sein d'un même troupeau (Dufour et al., 2014) (Figure 34). Enfin, parmi les camélidés les lamas et alpagas issus de la *puna* humide publiés par Szpak et al., (2014) qui possèdent les mêmes coordonnées GPS se regroupent. Ce n'est pas le cas pour les vigognes qui possèdent les mêmes coordonnées GPS.

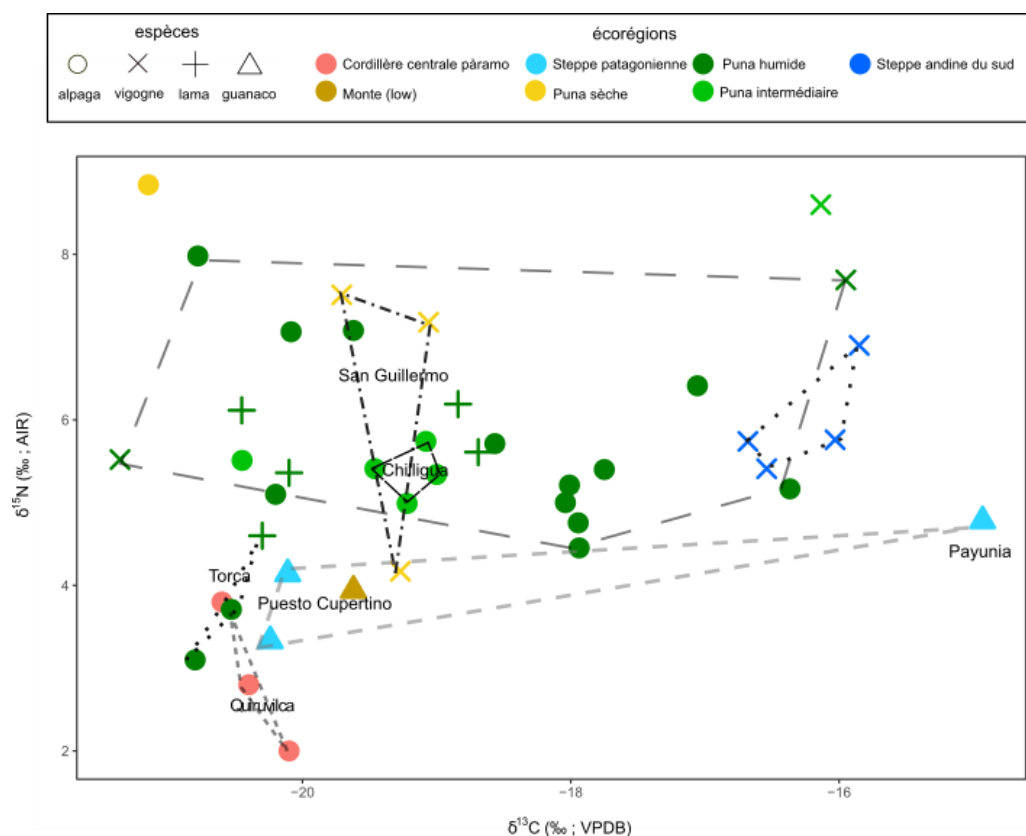


Figure 34 : composition isotopique du collagène de l'os et des poils ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) des CSA actuels. Les individus ont été classés selon leur écorégion (couleurs), leur espèce (formes) et leur population d'origine définie par les coordonnées GPS (polygone représentant la valeur totale (TA) qui englobe toute la variabilité pour une population donnée).

Pour comparer les diversités archéologique et actuelle selon les écorégions, nous avons utilisé un modèle statistique SIBER qui a demandé certaines modifications. En effet, les groupes ou populations doivent être constituées d'effectifs supérieurs à 3, voire à 5. Les vigognes et alpagas de la *puna* intermédiaire ont été regroupés ensemble ainsi que alpagas et vigognes de la *puna* intermédiaire. L'unique guanaco issu de l'écorégion du Monte (*low*) a été retiré de l'analyse. Il ne semble pas y avoir de différence de variabilité des groupes d'espèces actuelles et groupes constitués par les sites archéologiques. Les écorégions de la *puna* intermédiaire et sèche (Figure 35) représentées à la fois par des alpagas et de vigognes actuelles et des CSA des sites de Tulán, Hornillos 2 et les sites QS3, CS1 et PCZ1.1 présentent la variabilité maximale. Chez les actuels, on remarque que le groupe composé d'alpagas et de vigognes présente une plus grande variabilité dans la *puna* intermédiaire plutôt que dans la *puna* sèche.

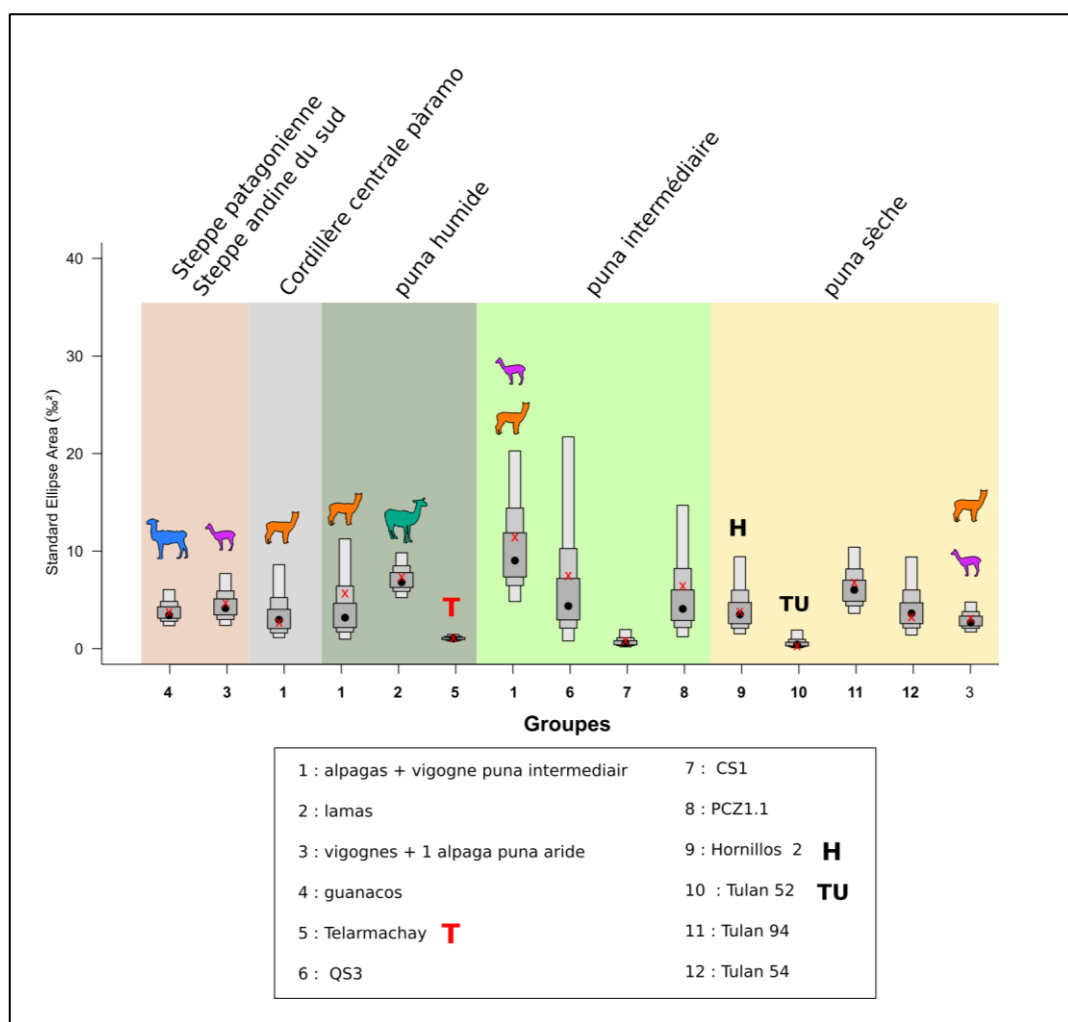


Figure 35 : SEA_B : comparaison des diagrammes de densité sur l'aire des ellipses standards (SEA_B) entre les populations actuelles et archéologiques selon leur écorégion. Les cases ombrées représentent les intervalles de crédibilité de 50 %, 75 % et 95 % du gris foncé au gris clair. Les points rouges correspondent au SEA_c (aires des ellipses standards corrigées). Le gradient de vert à marron représente l'ordre des communautés (individus de la *puna* humide, individus à cheval entre la *puna* humide et la *puna* intermédiaire, individus de la *puna* sèche et individus des zones désertiques argentines).

D. Discussion

Alimentation et lieux de vie des camélidés à Telarmachay

Les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du collagène des camélidés de Telarmachay ont montré que, tout au long de la période d'occupation du site, les animaux ont une signature d'habitat exclusivement composé de plantes C_3 typique des camélidés élevés sur les hauts plateaux andins. Ils sont aussi caractérisés par une variabilité isotopique inter et intra-populationnelle très faible. L'homogénéité du signal isotopique démontre que les animaux ont toujours globalement consommé des ressources C_3 avec les mêmes valeurs isotopiques et vécu dans les mêmes environnements. Ces valeurs peuvent représenter des animaux qui auraient été chassés comme élevés autour de l'abri, toujours dans le même cadre environnemental général de la *puna* humide. La variabilité bivariée à Telarmachay ($\text{SEA}_c = 0,6$) est plus faible que celle de Tulán-52 ($\text{SEA}_c = 2,7$) et beaucoup plus faible que celle de Hornillos 2 ($\text{SEA}_c = 7,3$). Cette homogénéité peut apparaître surprenante puisque l'ensemble de la population de Telarmachay représente une fenêtre temporelle d'environ 4000 ans. Pour rappel, Tulán-52 représente une période d'occupation d'environ 1000 ans (comprise entre 5000 et 3800 années BP) tandis que Hornillos 2 représente une période d'environ 3500 ans (et comprise entre 9710 et 6130 années BP). Nous aurions pu nous attendre à ce que les périodes les plus longues possèdent des valeurs plus variables, comme c'est le cas à Hornillos 2. En revanche, à Telarmachay, la période d'environ 4000 ans ne semble pas influencer la variation des valeurs de la population archéologique.

Malgré cette homogénéité, la différence bivariée significative observée pour les valeurs isotopiques des individus de la fin du 4^{ème} et du 3^e millénaire av. J.-C. (couche III-II) par rapport aux autres couches (Tableau 23) et sa plus grande variabilité pourrait tout de même être le témoin d'un changement dans les pratiques. La variabilité des valeurs et notamment du $\delta^{15}\text{N}$ peut être due à un effet de l'âge en présence de jeunes camélidés allaités (Balasse et al., 2001 ; Balasse et Tresset, 2002 ; Dufour et al., 2020). Nous n'avons malheureusement pas pu quantifier l'âge d'abattage des CSA de Telarmachay pour la couche III-II dans le cadre de notre approche multicritère (chapitre 3). Néanmoins même si Jane Wheeler avait aussi relevé une forte proportion de jeunes individus dans la couche III (plus de 60% de camélidés néonataux et très jeunes) ainsi que dans la couche II (plus de 35% d'individus très jeunes) (Lavallée et Julien, 1980 ; Wheeler, 1985), la modification significative des valeurs $\delta^{15}\text{N}$ dû à un effet de l'âge aurait aussi dû être logiquement visible dans les couches précédentes puisque la majorité des individus identifiés avec les profils d'abattage dans les couches V et IV sont très jeunes. En effet, nous avons pu déterminer durant le 6^{ème} et 5^{em} millénaires (couche V) une forte augmentation des restes d'individus néonataux qui ont entre 0 et 3 mois ainsi qu'une part importante des individus

ayant entre 3 et 12 mois. Puis, entre le 5^{ème} et 4^{ème} millénaires (couche IV) un taux de néonataux ayant entre 0 et 3 mois est toujours en augmentation. Il est donc difficile de justifier les variations du $\delta^{15}\text{N}$ de la couche III-II seulement par un effet de l'âge. La couche III-II est la couche qui suit la période pour laquelle nous avons mis en évidence un contrôle de la mobilité des animaux. L'augmentation des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ pourrait s'expliquer par une plus forte densité des animaux avec la fumure des sols (Commisso et Nelson, 2006 ; Pardo et Nadelhoffer, 2010). Elle aurait pu par conséquent augmenter les valeurs des camélidés à la mobilité réduite dans des espaces où la présence de leurs excréments augmenterait les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des sols. La présence d'excréments sur le sol d'une structure identifiée comme un potentiel enclos a déjà été retenue comme indice de mise en captivité des camélidés sur le site Inca Cueva 7 dans les Andes centrales du sud (Yacobaccio, 2021). Ainsi, le contrôle renforcé de la mobilité des camélidés de la fin du 4^{ème} et au 3^{ème} millénaire (couche III-II), contraints à évoluer dans des espaces dont les sols ont été enrichis par leur excréments, aurait pu par la suite provoquer la très légère augmentation des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ via celle des sols et des plantes. Néanmoins, nous devons rester prudents dans notre cas, car les variations des valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ restent très faibles, cette hypothèse ne peut être envisagée que dans le cadre de notre approche multicritère qui nous apporte d'autres indices sur l'âge et la mobilité des CSA.

La variation des valeurs bivariées pourrait aussi être expliquée par la présence de troupeaux d'animaux plus nombreux dans le cadre de pratiques d'élevage plus consolidées et nécessitant l'extension des surfaces de pâturage autour de Telarmachay. Comme l'ont suggéré López et al. (2017) à Tulán-54, Tulán-85 et Tulán-122 entre *ca.* 3100-2400 BP, la variabilité plus importante des valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ peut être le reflet de stratégies de gestion distinctes de l'alimentation et de l'espace de vie des animaux dans le cadre de différents espaces de pâture, pour la chasse ou pour l'élevage des camélidés. Des stratégies de gestion différentes ont été mis en évidence pour les périodes plus récentes dans le nord du Pérou. A Chinchawas sur un site de la *puna* localisée à 3850 m, dans le département de Ancash au Pérou, daté entre 500 et 900 ap. J.-C. les camélidés domestiques auraient été menés dans les étages inférieurs de la *yunga* ou la partie basse de la *sierra* pour y consommer saisonnièrement une alimentation riche en C_4 (pâturage de champs de maïs après récolte) (Szpak et al., 2015b). Un autre exemple localisé entre l'étage de la zone *quechua* (2300-2500 m) et de la *yunga* (500-2300 m) où se situent les sites de Pacompapa à 2500 m, Takigami et al. (2019) ont montré que les CSA relevant de l'occupation datée entre 1200 et 800 av. J.-C. possèdent les mêmes valeurs que les camélidés actuels de Quiruvilca, Torcan et Chilligua (aussi utilisés dans de notre étude). Ils étaient importés de la *puna* alors que les CSA de l'occupation datée entre 800 et 500 av. J.-C. ont consommé une alimentation mixte en plantes C_3 et C_4 indiquant l'élevage local des animaux avec un

affouragement en maïs. Des telles pratiques ne sont pas mises en évidence sur notre site beaucoup plus ancien.

Enfin, on peut s'interroger sur le lien entre la variabilité des valeurs isotopiques des individus de Telarmachay et des changements climatiques qui se sont produits au cours de la séquence stratigraphique. Yacobaccio et al. (2017) ont observé une augmentation des valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ de la population de camélidés issus de différentes couches datées entre 9710 et 6130 BP du site de Hornillos 2. Ils ont interprété ce changement comme le reflet de conditions climatiques plus arides et les tendances plaéoenvironnementales régionales (Yacobaccio et al., 2017). La séquence stratigraphique de Telarmachay peut être comparée au cadre climatique général des Andes du Nord (Figure 36) défini par Yacobaccio et al. (2017) et par les données de palynologie du site (Van Der Hammen et al., 1985). On observe que dans le cadre climatique défini par Yacobaccio et al. (2017), la période couverte par les couches III-II correspond à une fenêtre temporelle caractérisée par trois différents types d'épisodes climatiques. Un premier épisode durant une période « très sèche » pour le début de la couche, ensuite un épisode « sec » et enfin un épisode « humide » pour la fin de la couche. Ce qui correspond aussi à ce qui a été mis en évidence avec les analyses palynologiques réalisées à Telarmachay (Van Der Hammen et al., 1985). Ces analyses montraient qu'entre 5000 et 3000 BP, la diminution des herbacées dans le couvert végétal pouvait correspondre à l'apparition d'un climat plus sec. Ensuite, ces analyses montraient qu'un nouveau changement de couvert végétal à partir de 3000 BP était représentatif de la hausse d'une humidité. La fin du 4^{ème} et le 3^{ème} millénaire semble donc être une période durant laquelle des variations climatiques sont présentes et les camélidés pourraient avoir des valeurs plus hétérogènes. Néanmoins nous devons rester prudents avec l'interprétation des variations climatiques car les auteurs de l'étude palynologique mentionnent aussi que de la baisse de la représentation du couvert végétal herbacé peut aussi correspondre à l'apparition de pratiques anthropiques liées à la présence de camélidés domestiques, et que la mise en évidence d'une hausse de l'humidité peut s'expliquer par la présence de pâturages intensifs modifiant le couvert végétal.

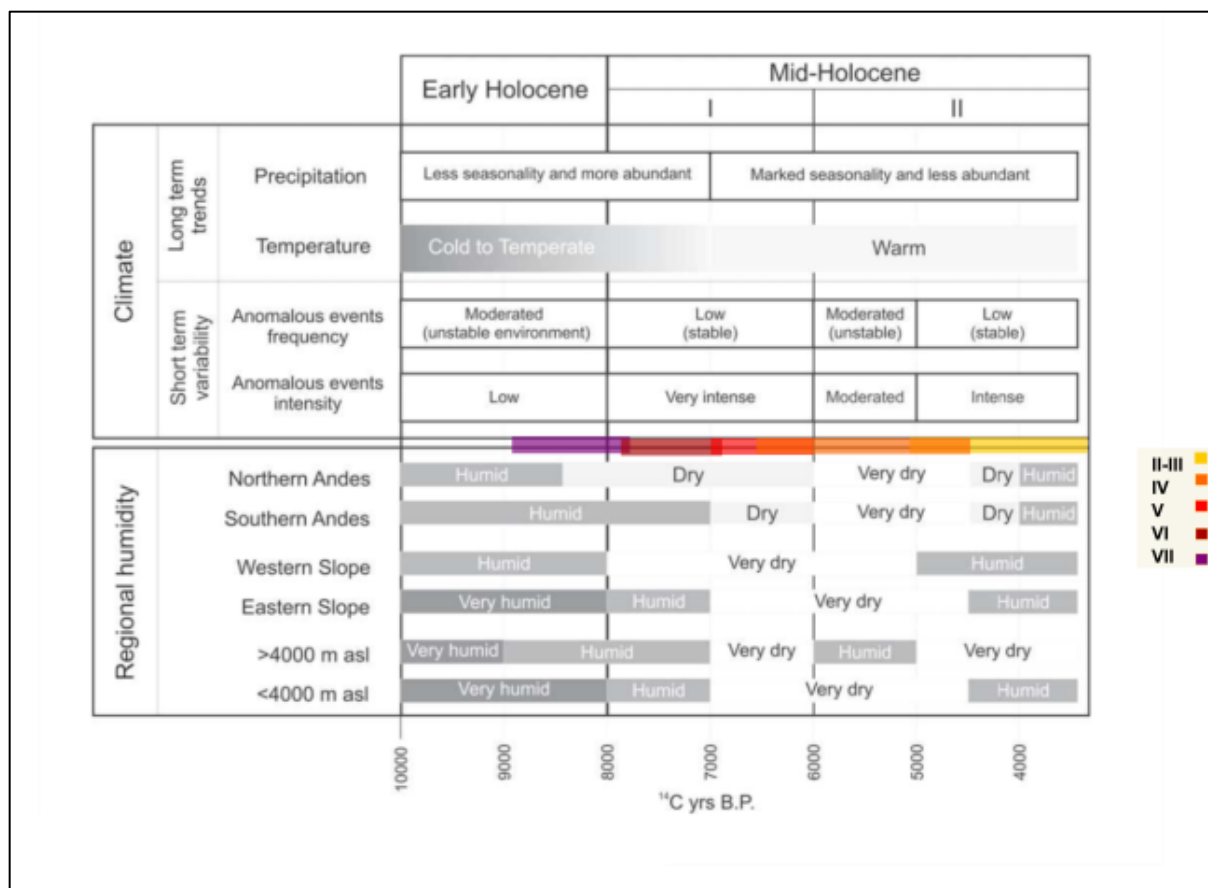


Figure 36 : schéma des tendances régionales climatiques dans les Andes modifiées d'après Yacobaccio et al. (2017) sur lesquelles la chronologie de Telarmachay a été rajoutée.

Analyse isotopique et indices de la domestication

Telarmachay, Tulán-52 et Hornillos 2 (Andes centrales du sud) enregistrent le début du processus de domestication d'un ou deux taxons de camélidés mais montrent des caractéristiques isotopiques différentes. Plus généralement, toutes les populations archéologiques ayant vécu dans les *punas* intermédiaire et sèche ont des valeurs intra-populationnelle plus élevées que Telarmachay avec une structuration le long du gradient latitudinal (Figure 33 et 35). Si les valeurs des populations des *punas* intermédiaire et sèche se recoupent, en particulier pour la population de Hornillos 2, elles possèdent néanmoins des valeurs isotopiques plus hautes que les individus de la population de la *puna* humide (Figure 33 et Tableau 24). Nos données semblent donc confirmer le gradient positif entre les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ et la latitude mis en évidence par (Baied et Wheeler, 1993 ; Santoro et Núñez, 1987 ; Szpak et Valenzuela, 2020) sur des populations de camélidés préhispanique de haute altitude.

Si les trois *punas* sont toutes majoritairement composées de plantes en C_3 nous pouvons nous attendre à ce que les individus de la *puna* humide aient une variabilité isotopique bivariee plus réduite en raison d'un couvert végétal moins diversifié, avec très peu de plantes C_4 (diversité et biomasse),

que dans les *punas* sèche et intermédiaire. De plus, un exemple de troupeaux actuels d'alpagas étudiés sur 8 périodes pendant un an sur les stations de recherche de Chuquibambilla (3190 m) et de La Raya (5000 m) au Pérou indique que ces plantes en C_4 telle que *Muhlenbergia sp.* ne semblent que très peu contribuer (maximum 15% et généralement moins) à l'alimentation des animaux (Reiner et Bryant, 1986). Le site d'Hornillos 2 est localisé dans une région composée des quatre communautés végétales (*tolar*, *pajonal*, *vegas* et steppes mixtes) (Samec et al., 2014). La *puna* intermédiaire est composée de deux communautés végétales qui se recoupent avec la *puna* sèche, le *tolar* où l'on retrouve des espèces végétales en C_3 et en C_4 et le *pajonal*, où par contre aucune plante en C_4 n'existe (Grant et al., 2018). La zone du *pajonal* pourrait expliquer pourquoi une partie des valeurs des CSA de la *puna* intermédiaire, dont des CSA de de Hornillos 2, sont très proches et recoupent certains CSA de la population de Telarmachay (Figure 33). De plus, le site de Hornillos 2 est localisé dans une zone qui est proche des limites de la *puna* intermédiaire. Enfin, les sites de la région de Tulán, de la *puna* sèche, appartiennent à des zones où des plantes CAM (Quade et al., 2007) sont présentes. Les sites présents dans ces zones plus arides où poussent ces plantes désertiques et succulentes correspondent logiquement à ceux qui possèdent les valeurs les plus élevées du corpus archéologique. Ainsi, la comparaison entre différentes populations issues des différentes écorégions montre que des différences environnementales propres à la *puna* humide peuvent expliquer pourquoi la variation isotopique est si faible, même si détectable, chez les camélidés de Telarmachay.

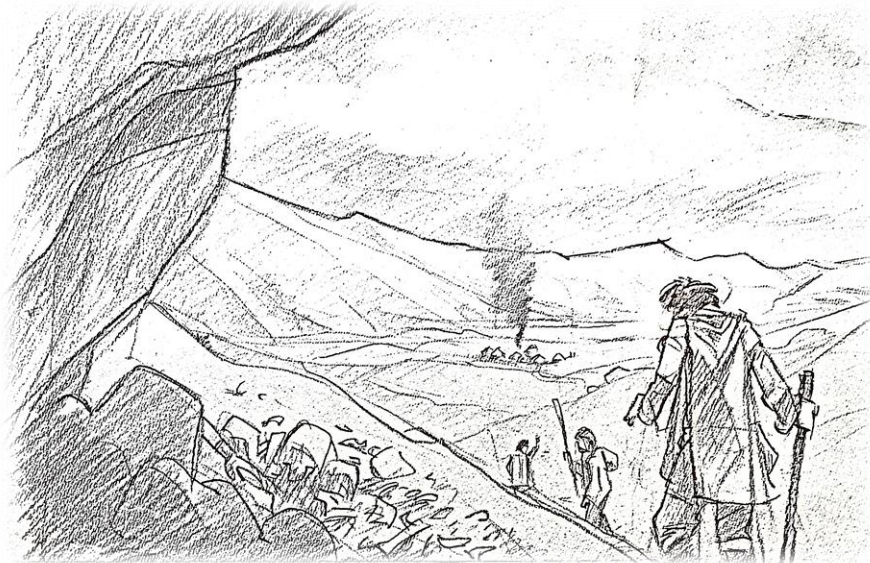
Même si l'outil isotopique semble peu capable de détecter des changements d'alimentation au sein de la *puna* humide à moins que ceux-ci impliquent le déplacement d'animaux vers d'autres écorégions, l'analyse du corpus des populations actuelles nous a permis de montrer que des micro-variations à l'échelle de la population semblent être possibles à détecter. Nos effectifs de camélidés actuels sont trop petits pour permettre de distinguer la diversité spécifique au sein de chaque écorégion. Nous avons observé que les individus se regroupent entre animaux issus de la même population, dans certains cas du même troupeau, plutôt que le long du gradient latitudinal. Il s'agit d'animaux ayant vécu dans les mêmes pâturages et dans un laps de temps relativement proche (Figure 34). Cette variation inter-populations peut ainsi illustrer des différences naturelles précises selon le lieu de vie des animaux.

E. Conclusions

L'analyse isotopique des camélidés de Telarmachay, chassés ou élevés dans la *puna* humide autour de l'abri ne montre pas de changement majeur de leur alimentation. La variabilité isotopique légèrement plus importante mesurée à la fin du 4^{ème} et 3^{ème} millénaire, pourrait être mise en relation avec le contrôle de la mobilité des individus mis en évidence en MG (chapitre 4). Cependant, la variation intra-populationnelle des valeurs isotopiques du collagène osseux seule n'est pas suffisante pour documenter cette étape du processus de domestication.

Notre analyse a aussi permis de comparer des populations de CSA actuels et archéologiques à l'échelle des Andes. Les données actuelles montrent que des facteurs très locaux et des conditions de vie contemporaines semblent imprimer une signature pour une population. Les données archéologiques reflètent les conditions environnementales trouvées par les troupeaux selon la latitude des *punas*. Enfin, les insuffisances du référentiel actuel, en particulier pour la partie des Andes centrales, constituent une limite, à ce jour. A notre connaissance, aucune donnée isotopique n'a encore été publiée pour la forme nord du guanaco dont nous avons besoin pour la comparaison avec les camélidés de Telarmachay. C'est aussi le cas pour les vigognes du Pérou. Enfin, si désormais davantage de valeurs sont disponibles pour les camélidés domestiques du Pérou, grâce au développement des travaux isotopiques portant sur les pratiques pastorales pré-hispaniques de la côte et des vallées péruviennes, il manque encore des études concernant les camélidés ayant vécu en altitude. Cette étude montre ainsi le besoin de créer de nouveaux référentiels à partir des quatre espèces de camélidés présentes au Pérou. Par ailleurs, il serait utile d'augmenter les effectifs de Telarmachay afin d'obtenir plus d'individus dont la morphologie a été étudiée en MG et également de diversifier les tissus à analyser comme par exemple l'émail dentaire. Décrire le déplacement à une échelle de vie plus précise, les comparer à d'autres sites archéologiques de la *puna* humide pourraient constituer le moyen de documenter les pratiques liées au début de la domestication des camélidés des Andes centrales.

Chapitre 6 - synthèse



© Serge Elissalde

De manière générale, les groupes humains anciens ou contemporains de chasseurs sont nomades ou semi-nomades. Ils se déplacent selon les saisons pour subvenir à leurs besoins sans épuiser les ressources locales (Perrin, 2018). Ils sont qualifiés de « chasseurs-cueilleurs » ou « chasseurs-collecteurs » en fonction de la façon dont ils exploitent ces ressources (Perrin, 2018). Lewis Binford propose en 1980 le modèle dual d'occupation cyclique des territoires au fil de l'année, sur la base d'observations ethnographiques réalisées chez des populations en Namibie (Gwi San ou Bochimans) et en Alaska (Eskimos Nunamiut ou Inuits). Dans ce modèle, les chasseurs-cueilleurs pratiquent une mobilité « résidentielle », où tout le groupe se déplace plusieurs fois par an afin d'exploiter les ressources dispersées dans l'environnement en les consommant directement, sans pratiquer de stockage. Pour les chasseurs-collecteurs qui pratiquent une mobilité « logistique », le groupe principal reste au même endroit sur une longue période et seuls quelques individus partent en expédition rechercher les ressources qui peuvent ensuite être stockées dans le camp de base. Cependant il est difficile de percevoir la différence entre ces deux modes de vie dans le registre archéologique. Les chasseurs-cueilleurs ont pu revenir régulièrement aux mêmes endroits et laisser des traces matérielles similaires. Ces sites sont représentés par le cumul de plusieurs occupations successives qui sont liées à des contraintes environnementales, comme par exemple la présence des points d'eau (Perrin, 2018). Walter Taylor avait alors développé la notion de « nomadisme captif » en (1964) où le degré de sédentarité de sites peut être estimé selon différents indices archéologiques : les modalités de construction d'habitats plus ou moins durables, la présence de restes de végétaux ou

animaux qui témoignent des saisons d'occupation des lieux, la présence de structure de stockage ou de sépulture ainsi que la présence de matériaux peu fragiles qui ne sont a priori pas compatibles avec une mobilité élevée (Perrin, 2018). Sur la base de ces indices et à l'appui d'exemples ethnographiques récents qu'aujourd'hui, selon Thomas Perrin (2018), il est possible d'identifier dans différents endroits du monde des groupes de chasseurs-collecteurs sédentaires qui s'engagèrent notamment sur le chemin de la néolithisation.

La question des changements de mode de vie des chasseurs-cueilleurs et collecteurs en Amérique du sud est singulière puisqu'ils se sont installés dans un environnement particulier qu'est la *puna* dans les hautes terres. Nos résultats obtenus à Telarmachay s'inscrivent dans ce contexte plus global des stratégies de subsistance des chasseurs-cueilleurs, de leur adaptation à la vie en altitude dans des conditions extrêmes (froid, hypoxie) et en particulier aux conditions rencontrées dans les Andes centrales (Rademaker et al., 2013 ; Rademaker et Moore, 2019 ; Salcedo Camacho et Marcos, 2019)

La notion de « nomadisme captif » développée par Walter Taylor, en (1964) semble intéressante dans le cas de Telarmachay. Le degré de sédentarité de ce site peut être estimé selon différents indices archéologiques qui ont été mis en évidence. Le corpus archéozoologique exceptionnel de Telarmachay en termes de nombres de restes (plus 400 000 restes de faune) ainsi que sa longue séquence stratigraphique ont permis de documenter l'intensité de la relation Humain-animal. Les indices de l'occupation de l'abri permettent aussi d'avoir accès à une partie du mode de vie de ces populations. En effet, selon Lavallée et al. (1985), toute l'occupation du site aurait eu lieu de façon saisonnière, à chaque fois entre décembre et mars, impliquant plutôt une rotation entre plusieurs habitats situés à des altitudes différentes en fonction du cycle annuel des précipitations et des déplacements des animaux. La présence de fœtus/néonataux de camélidés dans l'assemblage leur permet de situer l'occupation durant cette période, moment des naissances des petits chez les vigognes et chez les guanacos (entre décembre et avril) (Lavallée et al., 1985 ; Wheeler, 1985). D'autre part, notre approche multicritère nous a permis de documenter 4000 ans d'interaction entre les sociétés humaines et les camélidés dans l'une des plus hautes régions montagneuses de la planète entre le 7^{ème} et le 3^{ème} millénaire av. J.-C. L'analyse bioarchéologique des restes osseux de camélidés à Telarmachay a mis en évidence de nouveaux indices sur leur processus de domestication à travers la question de l'intensification du contrôle culturel des populations de CSA sauvages. Dans la continuité des travaux de Jane Wheeler, nos résultats (Figure 41) confirment l'hypothèse de la présence d'un processus ancien de domestication des vigognes dès le 5^{ème} millénaire av. J.-C, et peut-être aussi celle des guanacos, dans la *puna* humide des Andes centrales. Nos résultats montrent aussi que la variabilité

morphologique des vigognes et des guanacos de Telarmachay ne correspond pas à celle des populations actuelles. Ces deux lignées de camélidés pourraient représenter les formes anciennes de vigogne et de guanaco aujourd'hui disparues. Ainsi, si nous comparons le nouvel ensemble de données archéozoologiques sur les CSA obtenus grâce à nos résultats et ceux de Jane Wheeler (1985) aux indices sur l'occupation du site mis en évidence par Lavallée et al., en 1985, nous pouvons documenter la question de la sédentarité des populations humaines de Telarmachay.

Durant les deux millénaires que couvrent les couches VII et VI entre 7152/6510 et 6015/5840 ans av. J.-C et 5964/5795 et 5187/4950 av. J.-C notre approche multicritère met en évidence une exploitation spécialisée à la fois de vigognes et de guanacos par la chasse autour de l'abri afin de fournir aux populations humaines le même ensemble de matières premières comme par exemple, la viande pour se nourrir, la peau pour se vêtir, mais aussi du cuir, des tendons, des ossements pour fabriquer divers outils et des ornements. Pour cela nous avons montré d'après les données paléodémographiques et en morphométrie géométrique que les deux espèces de camélidés étaient chassés (Figure 41). De plus, d'après les analyses isotopiques, nous montrons que l'alimentation des CSA est exclusivement composée de plantes en C₃ typique des hauts plateaux andins. Concernant l'occupation, l'identification des pièces lithiques, leur spatialisation ainsi que celle de la faune (Lavallée et al., 1985) indiquent que le travail de la pierre semblait être réalisé à l'extérieur de l'abri, tandis que le travail de boucherie était plutôt accompli à l'intérieur de l'abri tout comme la préparation culinaire avec l'identification de foyers à même le sol (Lavallée et al., 1985). Enfin, la présence abondante de pièces lithiques identifiées comme des grattoirs, ainsi que des lissoirs et queursoirs (Figure 37). La présence d'une masse d'ocre rouge et d'un poinçon en os témoigneraient d'une pratique importante de la préparation et de la transformation des peaux animales (Lavallée et al., 1985).

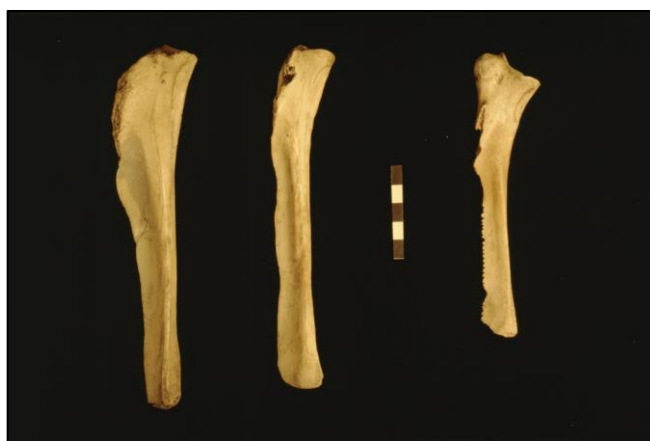


Figure 37 : photo de queursoirs retrouvés dans la couche VII de Telarmachay © Danièle Lavallée, Projet Telarmachay / NumArchAm, TE_378 (ArchAm - CNRS & Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne).

En revanche, des changements ont été mis en évidence au cours de cette période dans l'assemblage archéozoologique. Jane Wheeler a montré que dans la seconde partie de cette période (couche VI), la chasse des camélidés s'est intensifiée et propose que les populations humaines se seraient spécialisées sur la chasse des camélidés au détriment des cervidés (Wheeler, 1985). Néanmoins nous n'avons pas analysé les restes de cervidés dans le cadre de notre approche multicritère ; nous ne pouvons donc pas étayer ce changement. D'autre part, Lavallée et al. (1985) décrivent un changement au niveau de l'abri. Si durant la première partie de cette période (couche VII), il n'y avait pas de structure d'aménagement fixe dans l'habitat, ils montrent en revanche que durant la deuxième partie (couche VI) un arc de pierres au sol a été mis au jour et aurait pu servir de calage à des structures de protection légères construites en peaux à l'intérieur de l'abri (Lavallée et al., 1985) (Figure 38).

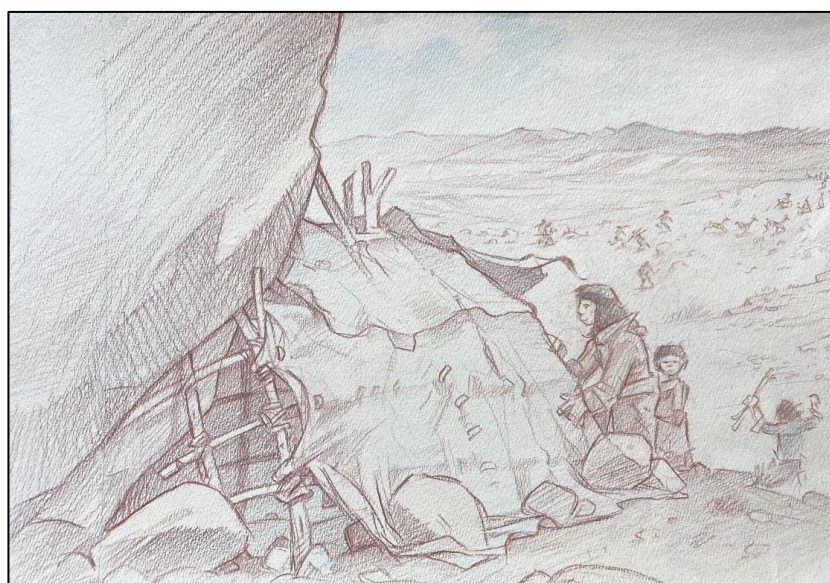


Figure 38 : dessin d'illustration des potentielles structures de protection de l'abri ayant pu exister à Telarmachay durant le 6^{ème} millénaire (couche VI) © Serge Elissalde.

De plus, une grande zone de combustion apparaît aussi côté est à l'intérieur de l'abri (Lavallée et al., 1985). Cette aire pouvait correspondre à une zone de cuisine et d'activités techniques tandis que le centre de l'abri correspondait plutôt à un espace de consommation et de lieux où dormir (Lavallée et al., 1985). Enfin, toujours à l'intérieur de l'abri, trois sépultures ont été retrouvées dans la couche correspondant toujours à la deuxième partie de la période (couche VI). La pratique de l'inhumation semble donc se faire au sein même de l'espace d'habitation (Lavallée et al., 1985). Une étude en anthropologie physique traditionnelle préliminaire réalisée par Sonia Guillén (Lavallée et al., 1985) a identifié au sein de ces restes humains deux femmes adultes et un enfant. La plus jeune adulte

et l'enfant présentaient des signes d'un stress nutritionnel alors que la femme la plus âgée présentaient de l'arthrose dégénérative (Figure 39) (Lavallée et al., 1985).

Lavallée et al. (1985) avaient proposé que durant la première partie de la période (couche VII) l'abri avait eu une occupation régulière mais caractérisée par des brèves haltes (Lavallée et al., 1985) et durant la deuxième partie (couche VI) par des occupations saisonnières. Néanmoins, les indices que nous avons mis en évidence avec l'approche multicritère ne montrent pas de différence dans l'exploitation des camélidés durant les deux premiers millénaires de Telarmachay. En revanche la mise en évidence de la présence d'individus très jeunes (entre 0 et 3 mois) dès la première partie la période (couche VII) grâce à la paléodémographie nous permettent aussi de confirmer que les occupations étaient saisonnières au moins durant le 7^{ème} millénaire à Telarmachay. Nous ne pouvons dire si cela était aussi le cas pour le 6^{ème} millénaire car nous n'avons malheureusement pas pu effectuer de profil de mortalité pour cette période.



Figure 39 : photo de la sépulture d'une femme retrouvée à Telamarchay © Danièle Lavallée, Projet Telarmachay / NumArchAm, TE_378 (ArchAm - CNRS & Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne).

Après cette période d'exploitation des CSA exclusivement marquée par la chasse, nos résultats suggèrent l'émergence du processus de domestication des vigognes et des guanacos. L'analyse de l'habitat du site et de l'exploitation des camélidés semblent établir qu'il s'agit d'une période de changement où le contrôle culturel des humains sur les vigognes et les guanacos commence même s'il ne semble pas encore impacter de façon significative les modes de vie humains et animaux. En effet, à partir du 5^{ème} millénaire, entre 5106/4851 et 4328/4129 av. J.-C (couche V), nous montrons des

premiers indices de modifications squelettiques. Nos résultats ne soutiennent pas l'identification de la présence d'alpaga dans cette couche que Jane Wheeler identifiait grâce à un nouveau type d'incisives (Wheeler, 1985), mais plutôt de l'émergence du processus de domestication des vigognes et des guanacos à cette période. Chez les vigognes nous avons montré que la taille des individus se diversifiait et qu'apparaissaient des individus de taille intermédiaire entre celle des vigognes et des guanacos. Nous avons interprété ces individus comme étant la manifestation possible d'une hybridation entre les deux lignées de vigogne et de guanaco présentes à Telarmachay. Cette hypothèse doit être désormais testée à l'aide d'une analyse en paléogénomique. Chez les guanacos, même si la trajectoire évolutive est différente et moins nette, nous montrons qu'il y a une tendance à l'augmentation de taille des individus ainsi qu'à un changement dans la variation morphométrique du talus (Figure 41). En plus de ces changements squelettiques, les données paléodémographiques montrent une augmentation de la présence des camélidés ayant entre 0 et 3 mois et la réduction des restes de camélidés plus âgés pouvant illustrer une phase de changement dans l'utilisation des camélidés (Figure 41). Cette phase de changement serait intervenue dans le cadre de pratiques d'exploitation des CSA toujours accomplies dans le même type d'environnement et qui n'aurait pas modifié de façon significative l'alimentation des camélidés puisque qu'ils possèdent invariablement la même signature isotopique exclusivement composée de plantes C_3 (Figure 41). L'identification et la caractérisation spatiale de l'industrie lithique et des vestiges fauniques montrent une grande extension de la zone d'habitation (Lavallée et al., 1985). Enfin, l'habitation semble avoir été organisée autour de deux aires de combustion à l'intérieur de l'abri alors qu'à l'extérieur, l'accumulation des déchets est plus importante sur le talus (Lavallée et al., 1985).

Les différents indices archéologiques concordent pour identifier la période suivante du 4^{ème} millénaire entre 4270/4060 et 3626/3054 av. J.-C. (couche IV) comme étant celle de l'intensification du contrôle culturel des humains sur les camélidés, avec notamment la première mise en évidence du contrôle de la mobilité des vigognes. Les données paléodémographiques que nous avons pu analyser pour cette période montrent que les camélidés ayant entre 0 et 3 mois sont toujours les plus représentés dans l'assemblage osseux (Figure 41) et sont en accord avec les variations morphométriques observées sur le talus des vigognes (Figure 41) dont les modifications morphofonctionnelles ont pu être impliquées dans des changements du comportement locomoteur de ces camélidés lors de leur mise en captivité. Ces modifications peuvent donc être directement liées à l'intensification de l'interaction entre les sociétés humaines et les populations des camélidés. Chez les guanacos, nous n'avons pas mis en évidence de modifications particulières (Figure 41) ce qui suggère fortement que les deux lignées de camélidés présentes à Telarmachay n'ont pas subi les mêmes pressions de sélections anthropogènes. Il semble même que l'augmentation de la pression

anthropogène se serait focalisée sur les vigognes. Ces indices sont donc aussi en accord avec les données de Jane Wheeler qui avait suggéré la mise en captivité des camélidés à partir de la quantification d'un taux anormalement élevé d'individus néonataux (72,99%). Elle interprétait ce fort taux de mortalité de très jeunes individus comme une conséquence de la maladie de l'entérotaxémie (Wheeler, 1985). En revanche si ces pressions ont été différentes selon les espèces, nous montrons qu'elles ne sont pas marquées par des variations significatives de signature isotopique (Figure 41). Les guanacos proviennent toujours de l'environnement typique autour de l'abri et de la même façon, si l'espace des vigognes a été contraint, cela n'a pas modifié la composition de leur signature isotopique. D'autre part, la mise en captivité des vigognes semble s'être mise en place alors que la surface d'habitation de l'abri s'est restreinte par rapport aux périodes précédentes (Lavallée et al., 1985). Des fosses ont été trouvées durant cette période, dont une scellée par une grande dalle rocheuse. Elles renfermaient des restes de très jeunes camélidés dont il manquait les parties anatomiques les plus riches en viande. Pour les auteurs, il s'agit d'une période durant laquelle un surplus de viande a pu être produit (visible dans le taux de mortalité très élevé des très jeunes CSA) et aurait conduit les humains à ensevelir ces camélidés après le prélèvement des parties charnues (Figure 40) (Lavallée et al., 1985). Ils s'interrogent sur la signification de ces ensevelissements à l'aspect « soigné ». Les humains avaient-ils récupéré la peau plus fine des jeunes individus ? Voulait-ils éviter d'attirer les prédateurs ou avaient-ils simplement utilisé ces fosses comme mode de préparation et de conservation à court terme de la viande (Lavallée et al., 1985) ? Ainsi, l'intensification du contrôle culturel des humains sur les vigognes et peut-être sur les guanacos que nous observons durant cette période semble cohérent avec les observations de Lavallée et al. (1985) sur la variabilité des installations et des aires d'activités qui contrastent avec les périodes précédentes ainsi qu'une plus grande instabilité de l'organisation et du mode d'utilisation de l'espace.



Figure 40 : photo d'une fosse recouverte par une dalle (carré D6 de la couche IV) où ont été retrouvés les restes de jeunes camélidés © Danièle Lavallée, Projet Telarmachay / NumArchAm, TE_1979_246 (ArchAm - CNRS & Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne).

Enfin, la période comprise entre le 3^{ème} et 2^{ème} millénaire entre 3179/2495 et 2226/1854 av. J.-C. (couche III-II) tend plutôt à montrer que le contrôle des humains continue à augmenter sur les camélidés et que le mode d'occupation de l'abri s'est aussi vraisemblablement intensifié. L'échantillon que nous avons analysé pour cette période est plus restreint (voir chapitre 4) et nous n'avons pas pu obtenir les données paléodémographiques des camélidés. Néanmoins, nous montrons avec les variations morphométriques que les vigognes et les guanacos sont toujours exploités, avec en particulier la taille des guanacos qui tend à diminuer (Figure 41). D'autre part, un changement est mis en évidence dans la variabilité de la signature isotopique intra-populationnelle des camélidés, légèrement plus importante que durant les périodes précédentes (Figure 41). Nous avons proposé que cette variation puisse-être mise en relation avec le contrôle de la mobilité des individus et la présence de troupeaux numériquement plus importants dans le cadre d'une pratique consolidée et nécessitant l'extension des surfaces de pâturage autour de Telarmachay. D'autre part, Jane Wheeler met en évidence que durant cette période le taux de mortalité des camélidés néonataux a baissé (62,2% dans la couche III et 38,9% dans la couche II) et que par conséquent les humains semblent mieux maîtriser le contrôle des populations et les soins à donner lors de la mise bas des animaux (Lavallée, 1988). D'autre part à la fin de cette période, durant la couche II, le nombre de cervidés identifiés dans l'assemblage osseux a légèrement réaugmenté pour la première fois depuis la première période d'occupation du site. Durant cette période, des foyers sont toujours présents mais les aires d'activités étaient moins nettes et les vestiges s'entremêlaient sur toute l'aire fouillée (Lavallée, 1988). Il s'agit aussi de la période durant laquelle des premiers objets non utilitaires ont été mis en évidence, tels qu'une épingle de cuivre, un fragment d'un petit bol en pierre poli et deux pendeloques en coquille (Lavallée, 1988). Enfin, il semble que les restes d'animaux traités sur place sont moins importants que durant les périodes précédentes. L'abri aurait pu être occupé par des groupes plus restreints qui accompagnaient les troupeaux de camélidés sur les pâturages d'hiver et donc des périodes plus courtes (Lavallée, 1988)

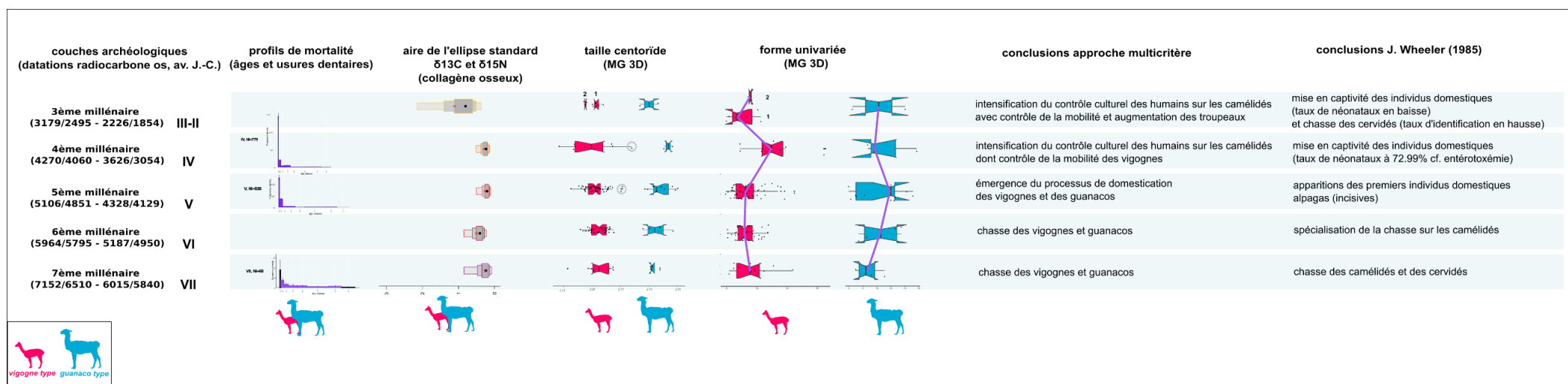


Figure 41 : synthèse des résultats archéozoologiques obtenus à Telarmachay par couches successives (du bas, les couches les plus anciennes, vers le haut, les couches les plus récentes). De gauche à droite : datations radiocarbone AMS sur collagène osseux (voir chapitre 3) ; profils de mortalité des trois distributions de fréquence absolue d'âge d'abattage observées à partir de l'enregistre des âges et usures (voir chapitre 3) ; tracé de densité SIBER décrivant la valeur métrique de SEA_c de chaque groupe (croix rouges) ainsi que les zones d'ellipse standard (SEA_B) basées sur l'analyse Bayésienne (voir chapitre 5) ; boxplot de la taille centroïde pour chaque morphotype, les cercles gris correspondent aux individus archéologiques de taille intermédiaire appartenant au morphotype vigogne (voir chapitre 4) ; boxplots des données de forme (distances de chaque groupe par rapport au consensus du morphotype concerné) des deux lignées, la courbe violette relie les valeurs des médianes (voir chapitre 4). Et conclusions obtenues par la méthode multicritère et les travaux de J. Wheeler (1985).

Ainsi, la documentation du changement de stratégie que nous avons mis en évidence dans l'exploitation des camélidés dès le 5^{ème} millénaire, tout en montrant que l'acquisition des animaux se faisait certainement de façon saisonnière et dans l'environnement proche de l'abri, peut nous laisser penser que la sédentarité de ces populations de chasseurs-collecteurs s'est intensifiée à partir du 5^{ème} millénaire avant notre ère. La région de Junín a donc certainement dû être une zone privilégiée dans le cadre de cette adaptation des humains à la *puna*. Or, comme nous l'avons mentionné, le bassin de Junín est particulièrement attractif avec l'existence de différents lacs, dont celui à proximité de l'abri de Telarmachay (chapitre 1). Rademaker et Moore (2019) ont aussi documenté la question de l'intensité de l'occupation dans la *puna* dans les Andes et ont notamment mis en évidence la particularité de la région de Junín. Au sein de leurs corpus, dès le 9^{ème} millénaire, le site de Pachamachay (4300 m) (Figure 42), avec deux couches archéologiques comprises entre 9600/8300 et 7600/6800 BP, et le site Panaulauca (4150 m), avec quatre couches archéologiques comprises entre 9500/8800 et 6000/5700 BP (Figure 42), ressortent en illustrant la présence possible d'occupations relativement sédentaires par rapport aux restes des Andes (Rademaker et Moore, 2019).

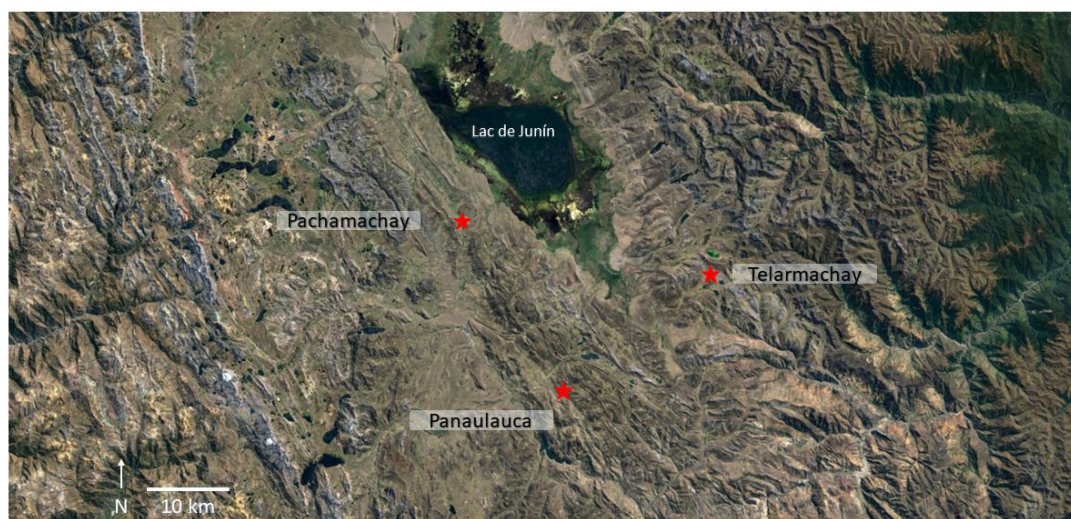


Figure 42 : localisation des sites archeologiques de Telarmachay, Pachamachay et Panaulauca dans la *puna* de Junín. Carte modifiée d'après Google Earth.

Le statut de ces deux établissements, précédemment décrits comme étant des bases de campements résidentiels dont les occupations variaient selon les saisons (Bocek et Rick, 1984 ; Moore, 1998 ; Rick, 1980 ; Rick et Moore, 1999), est donc requalifié. Le bassin de Junín a pu fournir des conditions de vie particulièrement favorables au sein d'une zone très productive (Rademaker et Moore, 2019). John Rick et ses collaborateurs avait déjà suggéré qu'une occupation sédentaire était possible dans cette région riche en ressources animales. On notera en particulier les troupeaux de vigognes présents toute

l'année, des sources de roches siliceuses pour la fabrication d'outils, mais aussi des plantes comestibles et du combustible autour de vastes lacs qui ont pu rendre Junín attrayant toute l'année. Ceci était possible tant que les populations de camélidés n'étaient pas chassées de manière excessive (Bocek et Rick, 1984 ; Moore, 1998 ; Rick, 1980 ; Rick et Moore, 1999). Selon les études archéozoologiques réalisées entre les années 1970 et 80 sur ces sites (Bocek et Rick, 1984 ; Moore, 1998 ; Rick, 1980 ; Rick et Moore, 1999), les camélidés ont pu être exploités de façon différente à Telarmachay. En effet, les populations humaines n'ont pas nécessairement pratiqué un contrôle des populations de camélidés. Dans son analyse du site de Pachamachay, Jonathan Kent n'a pas trouvé de preuve d'intensification de l'utilisation des camélidés au fil du temps ni de changements dans les modèles de mortalité qui pourraient marquer le début de la domestication. Les camélidés représentaient toujours plus de 80 % de l'assemblage du site et les profils de mortalité étaient dominés par les adultes à tous les niveaux (Kent, 1982). Des preuves ostéométriques issues de l'approche en morphométrie classique (que nous avons discuté dans le chapitre 1 de cette thèse) lui permettaient plutôt de suggérer une introduction de camélidés de forme domestique (alpaga et lama) il y a 5 000 ans vers 4150 BP (Kent, 1982). Il convient de noter que les conclusions de Jonathan Kent s'opposent à celles de Jane Wheeler (Wheeler Pires-Ferreira et al., 1976) qui avait aussi étudié du matériel archéozoologique provenant de Pachamachay. D'autre part, Katherine Moore (1989) montre dans son analyse archéozoologique de Panaulauca que l'intensification de l'utilisation des camélidés semble moins flagrante. Les camélidés dominent toujours plus de 85 % de l'assemblage osseux sur toutes les couches du site. Néanmoins, elle avait remarqué un changement de la taille au sein des petits camélidés qu'elle interprétait comme des vigognes dont la taille avait diminué régulièrement à travers le temps pour ensuite être remplacées par des petits camélidés légèrement plus grands, peut-être des alpagas (Moore, 1989). La population de ces derniers devenait ensuite importante entre 1620 et 330 av. J.-C. (Moore, 1989). De plus, Katherine Moore (1989) précisait qu'au début de cette période la proportion de grands camélidés augmentait de 25 %. Un accroissement de l'utilisation de nouveau-nés pouvait aussi être signalé. Elle concluait à une possible interprétation d'une dépendance croissante des populations à l'égard des camélidés domestiqués vers environ 3600 BP (Moore, 1989). Ainsi, les sites de la *puna* de Junín peuvent illustrer des façons différentes d'utiliser les CSA. Cependant nous devons rester prudents quant aux analyses archéozoologiques menées sur les autres sites autres que Telarmachay, car ces résultats ne sont pas replacés dans un cadre chronologique précis avec la datation directe des camélidés. De plus, comme nous avons pu le voir à travers notre approche multicritère conduite dans ce travail de thèse, une révision des corpus archéozoologiques est nécessaire pour étayer et préciser l'interaction de la relation Humain-camélidé durant cette période clef de l'installation des populations humaines dans la *puna*. L'évolution des pratiques du contrôle culturel des CSA que nous avons montré

sur 4000 ans avec la première mise en évidence du contrôle de la mobilité des vigognes à partir du 4^{ème} millénaire entre 4270/4060 et 3626/3054 av. J.-C. semblent confirmer l'ancienneté d'un foyer de domestication des CSA. Celui-ci est cohérent avec la mise en évidence d'un cadre particulièrement propice à Junín favorisant l'adaptation des populations humaines à l'écosystème de la *puna*. Néanmoins la question de la sédentarité reste difficile à appréhender. Comme nous l'avons exposé dans l'introduction, les périodes de transition nécessitent des approches multicritères afin de pouvoir préciser les étapes du processus de changement.

Conclusion et perspectives

Nous avons répondu à l'objectif principal de cette thèse : l'identification de la présence d'un processus de domestication *in situ* à Telarmachay suggéré par Jane Wheeler (1985). Notre approche multicritère a mis en évidence l'émergence du contrôle culturel des populations de vigognes à partir du 5^{ème} millénaire. Nous proposons que ce contrôle s'est également exercé sur les populations de guanacos même s'il moins net en l'état. Nous envisageons donc deux schémas différents de domestication des CSA dans les Andes centrales.

Pour répondre à l'objectif principal de la thèse, nous avons essayé, dans un premier temps, de répondre au défi méthodologique majeur que constitue la distinction des quatre espèces de CSA en contexte archéologique. Nous avons testé un outil commun en morphométrie classique, les mesures linéaires des premières phalanges. Nous avons montré qu'il ne s'agissait pas d'une méthode de discrimination taxonomique fiable et qu'il fallait utiliser de nouveaux outils ostéométriques. Notre approche en morphométrie géométrique 3D sur la taille et la forme des talus des quatre espèces actuelles de CSA a montré que la taille des individus domestiques est plus variable et moins discriminante que chez les individus sauvages. De plus, la proximité des conformations entre les quatre taxons nous indique une fois de plus que les quatre espèces sont morphologiquement très similaires et que, malgré l'utilisation d'un outil qui a fait ses preuves sur plusieurs autres espèces d'animaux domestiques, il est toujours impossible de distinguer les quatre espèces de CSA actuels ; nous parvenons néanmoins à distinguer les deux genres *Lama* et *Vicugna*. Ces deux analyses nous ont permis de continuer à interroger la pertinence de l'utilisation de référentiels actuels pour identifier les spécimens archéologiques des CSA. La disparition des populations sauvages puis l'hybridation après la conquête européenne ont fortement réduit la diversité et a sans doute également induit une homogénéisation des CSA, réduisant donc notre capacité à les distinguer sur la base de leur morphologie. De plus, la plupart des individus actuels de notre référentiel, qu'ils appartiennent aux taxons sauvages ou domestiques, sont issus d'animaux ayant vécu en zoo ou en ménagerie, accentuant sans doute encore davantage l'homogénéisation entre les espèces sauvages et domestiques.

Pour cette raison, nous avons décidé de nous focaliser sur le phénotype de camélidés anciens, tout en le comparant à celui des camélidés actuels, par l'analyse de la variation 3D de la forme et de la taille des talus des animaux de Telarmachay, ceux-ci n'ayant pas été impactés par le goulot d'étranglement intervenu suite à la conquête européenne. Nous avons pu dater l'évolution phénotypique et écologique des camélidés grâce à de nouvelles datations radiocarbone de la chronostratigraphie du site. La datation directe des ossements nous a permis de réviser l'âge du site et de redéfinir les limites des couches. Nous avons montré que la diversité des CSA à Telarmachay entre le 7^{ème} millénaire (entre 7152/6510 et 6015/5840 av. J.-C.) et le 2^{ème} millénaire (entre 3166/2490 et 1856/1125 av. J.-C.) était différente de la diversité actuelle. Nous avons pu identifier deux morphotypes présents tout au long des couches regroupant de petits camélidés appartenant à une lignée de vigognes et de grands camélidés à celle d'une lignée de guanacos. Ces deux lignées sauvages correspondent donc probablement aux formes nord de la vigogne (*V. v. mensalis*) et du guanaco (*L. g. cacsilensis*) qui ont aujourd'hui disparu de la région. Les profils d'abattage construits à partir des enregistrements inédits de Jane Wheeler montrent un changement net dans l'exploitation des camélidés à partir du 5^{ème} millénaire (couche V), ainsi qu'une sélection différenciée des camélidés dès le 5^{ème} millénaire concordant avec ceux précédemment publiés par Wheeler (1999). Même si l'analyse isotopique du collagène osseux ne montre pas de changement majeur de l'alimentation des animaux chassés ou élevés dans la *puna* humide autour l'abri de Telarmachay, la variabilité isotopique légèrement plus importante mesurée durant le 3^{ème} millénaire à la couche III-II, (entre 3179/2495 et 2226/1854 av. J.-C.) est également concordante avec le contrôle de la mobilité des individus mis en évidence en MG pour la même période.

Ainsi, nous précisons que l'émergence du processus de domestication des CSA à Telarmachay commence dès 5106/4851 et 4328/4129 av. J.-C., mais qu'il s'agit du renforcement d'un contrôle culturel sur les populations sauvages des vigognes et guanacos, contrairement à Jane Wheeler qui montrait l'apparition du taxon domestique de l'alpaga dès cette période. En revanche, nous confirmons par une preuve directe que les vigognes ont subi une réduction de leur mobilité dès 4270/4060 et 3626/3054 av. J.-C. Nos résultats et les dernières données disponibles sur les premiers indices de manipulation anthropique sur les camélidés, qui proviennent de la zone des Andes centrales du sud sur le site de Hornillos 2 considéré comme un foyer possible de domestication des lamas à partir du guanaco (Cartajena et al., 2007 ; Yacobaccio, 2021) et dont nous avons calibré les datations vers 5479/4991 av. J.-C et 5302/4853 av. J.-C., montrent que l'émergence du processus de domestication des guanacos a commencé durant le 5^{ème} millénaire dans le foyer de la zone des Andes centrales et dans le foyer de la zone des Andes centre-sud. En revanche, l'émergence du processus de

domestication de la vigogne a commencé durant le 5^{ème} millénaire seulement dans les Andes centrales. Le site de Telarmachay est toujours exceptionnel car un processus de domestication précoce est montré pour les deux espèces des camélidés. Néanmoins, l'ancienneté du foyer argentin de domestication reste à confirmer par une datation directe des camélidés. Par ailleurs, il conviendra de tester une approche en morphométrie géométrique 3D couplée à des datations directes sur le site de Hornillos 2 et dans les autres zones du foyer de la domestication des Andes centrales du sud dans la *puna* humide en Bolivie au sud du lac Titicaca et dans la *puna* sèche du Salar d'Atacama au Chili. Cela permettra de préciser l'émergence et la dynamique des premières étapes du contrôle culturel sur les guanacos et les vigognes. Nous pourrions en particulier sélectionner les sites qui présentent déjà des indices au niveau de la diversification de la taille des camélidés ainsi que la présence d'enclos autour des sites.

Notre travail démontre l'utilité d'une approche multicritère en soulignant le rôle complémentaire des différents marqueurs du contrôle des animaux mais aussi leurs limites qui devront être dépassées dans le futur. Ainsi, les défis méthodologiques liés à l'identification des quatre espèces de CSA en contexte archéologique rendent difficiles des interprétations précises des profils d'abattage. Nous soutenons qu'il ne faut pas extrapoler les modèles d'abattage utilisés sur les espèces de l'Ancien Monde à l'élevage des camélidés. Utilisée seule, l'analyse isotopique du collagène n'est pas suffisante pour documenter le processus de domestication. Nous avons cependant généré un corpus unique pour les CSA préhispaniques de la *puna* humide des Andes centrales qui vient combler un manque et qui se révélera sans aucun doute très utile comme référentiel pour les prochaines études de la domestication et de la diffusion des espèces domestiques vers les étages écologiques de plus basse altitude de la zone qui correspond actuellement au Pérou. L'analyse isotopique du collagène osseux suggère que les animaux ont vécu à proximité de l'abri de Telarmachay. Afin de documenter les déplacements des CSA à une échelle de vie plus précise, nous pouvons envisager des mesures sériées des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{18}\text{O}$ du carbonate structurel de l'émail. En effet, au contraire de l'os, l'émail ne subit pas de remodelage après son dépôt et peut donc enregistrer la chronologie de l'histoire de la vie de l'animal. Les dents à couronne haute (hypsodontes ou pseudo-hypsodontes) sont particulièrement adaptées à l'application d'un échantillonnage sériel et l'obtention de profils isotopiques le long de l'axe de la croissance (Balasse, 2002 ; Henton et al., 2010 ; Zazzo et al., 2019). Ce type d'analyse pourrait permettre de compléter les variations que nous avons observées à partir du collagène osseux tout au long de la chronologie et particulièrement durant le 4^{ème} millénaire. Il serait pertinent de les appliquer sur les camélidés des autres sites de la région de Junín tel que Panaulauca ou Pachamachay

afin de mettre en parallèle les changements dans les histoires de vie des animaux de la *puna* de Junín. De même, que pour les sites clefs de l'histoire de la domestication des CSA, nous devons aussi étendre l'approche développée sur les talus des CSA à ces sites.

Auparavant, pour confirmer nos résultats sur les hypothèses morphofonctionnelles du talus lié à la captivité, nous devons tester notre approche en morphométrie géométrique 3D sur des CSA actuels issus de référentiels que nous aurons améliorés afin d'analyser le lien entre la morphologie et les différents usages liés à chaque espèce. Ces différences ostéologiques pourraient nous aider à documenter les différences morphologiques impliquées dans le processus de domestication et l'utilisation de façon plus globale des CSA durant l'époque préhispanique. L'interaction des covariations chez et entre les taxons sauvages et domestiques pourrait être quantifiée par exemple sur la taille, le poids du corps ou encore les modifications musculaires et ligamentaires. Les travaux effectués sur des populations de rennes actuels, que nous avons mentionnés dans le chapitre 4, ont montré qu'une approche en morphométrie géométrique 3D permettait de mieux comprendre les effets liés aux différentes activités des animaux tel que le port de charges et particulièrement leurs impacts sur les os longs (Pelletier et al., 2021, 2020). Nous pourrions collecter et scanner des talus ainsi que d'autres os longs issus de vigognes et guanacos actuels ayant vécu en liberté, dans des espaces tels que des réserves ou parc naturel afin de compléter notre référentiel principalement composé de spécimens de captivité. Nous pourrions aussi collecter et scanner les mêmes ossements issus de lamas et d'alpagas de troupeaux actuels élevés pour la production de laine, viande ainsi que ceux utilisés pour les caravanes, même si un tel corpus serait difficile à constituer en raison de la quasi disparition des caravanes à l'époque actuelle.

Pour confirmer nos hypothèses sur la diversité taxinomique présente à Telarmachay et continuer à résoudre le problème de disparité entre la diversité ancienne et actuelle et le phénomène de l'hybridation des CSA, il conviendrait par la suite de d'effectuer des analyses en paléogénétique ciblées sur l'ADN mitochondrial des individus issus des deux lignées. En effet, l'ADN mitochondrial, est plutôt utilisé pour faire des analyses phylogéographiques de populations, ou l'analyse d'un ou de plusieurs gènes nucléaires afin de chercher des variations génétiques associées à quelques caractères phénotypiques, ou encore des génomes entiers si l'on souhaite analyser plusieurs aspects de l'évolution des spécimens (Geigl et Grange, 2015). Pour rappel, cet type d'approche a récemment permis de documenter l'histoire de la domestication des CSA retrouvés sur des sites présents dans le foyer de domestication des Andes-Centrales du sud (Díaz-Maroto et al., 2021).

Table des illustrations

FIGURE 1 : DISTRIBUTION ACTUELLE DES QUATRE ESPECES DE CAMELIDES SUD-AMERICAINS D'APRES VILA (2012) ET VILA AND ARZAMENDIA (2020).	6
FIGURE 2 : CARTE DU RELIEF DE L'AMERIQUE DU SUD MONTRANT LA LOCALISATION DES TROIS PARTIES DES ANDES, DES PAYS ACTUELS FAISANT PARTIE DES ANDES ET DU SITE DE TELARMACHAY.	8
FIGURE 3 : LOCALISATION DES TROIS CENTRES DE DOMESTICATION DES CAMELIDES SUD-AMERICAINS AU SEIN DES ECOREGIONS DEFINIES SELON DINERSTEIN ET AL. (2017) ET OLSON ET AL. (2001) : A. REGION DE JUNIN (WHEELER, 1985) DANS LA PUNA HUMIDE DU CENTRE DU PEROU DANS LES ANDES CENTRALES, B. SUD DU LAC TITICACA DANS LA PUNA HUMIDE DE LA BOLIVIE DANS LES ANDES CENTRALES DU SUD (MENGONI GOÑALONS ET YACOBACCIO, 2006) ET C. REGION DU SALAR D'ATACAMA AU CHILI ET DU NORD-OUEST DE L'ARGENTINE DANS LA PUNA SECHE DES ANDES CENTRALES DU SUD (YACOBACCIO, 2021).	11
FIGURE 4 : TELARMACHAY, A. LOCALISATION DU SITE DANS LE BASSIN DE JUNIN, B. ENTREE DE L'ABRI (TE_1975_15) ET C. SURFACE EN COURS DE FOUILLE DE LA COUCHE VII (TE_1980_78) © PHOTOS DANIELE LAVALLEE, PROJET TELARMACHAY / NUMARCHAM, (ARCHAM - CNRS & UNIVERSITE PARIS 1 PANTHEON-SORBONNE).	12
FIGURE 5 : ENVIRONNEMENT DE JUNIN AUTOUR DE L'ABRI ; DE HAUT EN BAS, RESTES PROBABLES D'UN ENCLOS (TE_1978_9), LAC DE PAMPACOCCHA (TE_1975_11) ET FALAISE ATTENANTE A L'ABRI (TE_1974_6) © DANIELE LAVALLEE, PROJET TELARMACHAY / NUMARCHAM, (ARCHAM - CNRS & UNIVERSITE PARIS 1 PANTHEON-SORBONNE).	14
FIGURE 6 : ILLUSTRATION DES QUATRE TYPES D'INCISIVES DE CAMELIDES SUD-AMERICAINS, MODIFIEE D'APRES WHEELER (1985) ; A. VIGOGNE, B. ALPAGA ET C. GUANACO/LAMA.	19
FIGURE 7 : LOCALIZATION OF ARCHAEOLOGICAL SITES ASSOCIATED WITH THE NUMBER OF PHALANGE MEASUREMENTS USED IN THE PRESENT STUDY. ONE PHALANGE IS CORRESPONDING TO ONE INDIVIDUAL (MAP MODIFIED FROM DUFOUR AND GOEPFERT (2020)).	35
FIGURE 8 : ILLUSTRATION OF THE FIVE LINEAR MEASUREMENTS FROM BOTH FORE AND HIND FIRST PHALANGES OF A LAMA GLAMA... ..	36
FIGURE 9 : BOX PLOT DISPLAYING SIZE VARIATION IN MODERN (COLOUR GRADIENT) AND ARCHAEOLOGICAL (GREY GRADIENT) FORE PHALANGES OF SOUTH AMERICAN CAMELIDS USING THE MEAN OF FIVE LINEAR MEASUREMENTS.	38
FIGURE 10 : DENDROGRAM DISPLAYING RELATIONSHIP OF MORPHOMETRIC SIMILARITIES AND DISSIMILARITIES IN FORE FIRST PHALANGE AMONG MODERN AND ARCHAEOLOGICAL SAC USING A NEIGHBOR JOINING ALGORITHM ON EUCLIDIAN DISTANCE BETWEEN MEAN GROUPS' MEASUREMENTS.	40
FIGURE 11 : SCHEMA SYNTHETIQUE DES PRINCIPES EN MORPHOMETRIE GEOMETRIQUE ILLUSTRÉ AVEC UN TALUS DROIT DE LAMA ET LA LOCALISATION DE L'OS DU TALUS AU SEIN DU SQUELETTE DU MEMBRE D'UN CAMELIDE EN VUE LATÉRALE.	53
FIGURE 12 : ILLUSTRATION DU PROTOCOLE DE QUANTIFICATION MG 3D SUR UN TALUS DROIT DE LAMA (LAMA GLAMA). LES POINTS HOMOLOGUES SONT EN ROUGE (1 A 14) ET LES POINTS GLISSANT CONSTITUANT LES CINQ COURBES SONT EN NOIR (C1 A C5).	60
FIGURE 13 : ESPACE DES CONFORMATIONS (PC1- PC2) DES TALUS DES QUATRE ESPECES DE CSA ACTUELS ISSU DE L'ACP SUR LES COORDONNEES PROCRUSTES.....	64
FIGURE 14 : ESPACE DES FORMES (PC1- PC2) DES TALUS DES QUATRE ESPECES DE CSA ACTUELS ISSU DE L'ACP SUR LOGCS+ COORDONNEES PROCRUSTES.....	65
FIGURE 15 : BOXPLOTS DES TAILLES CENTROÏDES DES TALUS DES QUATRE ESPECES ACTUELLES.	66
FIGURE 16 : PLAN DE REPARTITION DES OSSEMENTS DE CAMELIDES ECHANTILLONNES POUR LES DATATIONS ¹⁴ C. REDESSINE D'APRES LAVALLEE ET AL., (1985).	74

FIGURE 17 : COMPARAISON DES DATES ^{14}C OBTENUES ET DE METCALF ET AL. (2016) SUR LES OSSEMENTS DE CAMELIDES (EN BLEU) ET SUR LES CHARBONS (EN NOIR) (LAVALLÉE ET AL., 1985).....	79
FIGURE 18 : EXEMPLE D'UNE FICHE D'ENREGISTREMENT DES DONNÉES ARCHEOZOOLOGIQUES DU CARRE 6 DE LA COUCHE V, RÉALISÉE PAR JANE WHEELER.	89
FIGURE 19 : FIGURES MODIFIÉES D'APRÈS WHEELER (1982) : A. REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DE L'USURE DENTAIRE DE LA MOLAIRE INFÉRIEURE GAUCHE ENREGISTRANT L'EXPOSITION PROGRESSIVE DE LA DENTINE SUR CHACUNE DES CUPULES ; B. REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DE L'USURE DENTAIRE DES MANDIBULES DE LAMAS ET D'ALPAGAS D'ÂGE CONNU PROVENANT DU CENTRE NATIONAL DES CAMELIDES D'AMÉRIQUE DU SUD À LA RAYA, DANS LE DÉPARTEMENT DE CUSCO, PÉROU.....	90
FIGURE 20 : PROFILS DE MORTALITÉ POUR LES COUCHES ARCHEOLOGIQUES VII, VI ET IV REPRÉSENTANT LA DISTRIBUTION DES FRÉQUENCES ABSOLUES D'ÂGE OBSERVÉES (NOMBRE DE DENTS OBSERVÉES PAR CLASSE D'ÂGE). L'AXE DES X (CLASSES D'ÂGE) REPRÉSENTE UNE ÉCHELLE CONTINUE EN ANNÉES. L'AXE DES Y REPRÉSENTE LA DENSITÉ DE FRÉQUENCE PAR UNITÉ DE TEMPS. LES BARRES VERTICALES NOIRES REPRÉSENTENT LES INTERVALLES DE CREDIBILITÉ À 95 % DE LA FRÉQUENCE PAR UNITÉ DE TEMPS CALCULÉE À PARTIR DES 10 000 ÉCARTS (VOIR SUR LES PROFILS).....	93
FIGURE 21 : ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES AVEC ÉCARTS DE DIRICHLET MONTRANT LES DIMENSIONS F1 ET F2, CHAQUE COUCHE ÉTANT REPRÉSENTÉE PAR UNE COULEUR DIFFÉRENTE. LA TAILLE DU LETTRAGE DES CLASSES D'ÂGE RÉFLÈTE LEUR CONTRIBUTION SUR LES DEUX PREMIÈRES DIMENSIONS CUMULÉES, ICI SEULES LES TROIS CLASSES D'ÂGES QUI CONTRIBUAIENT LE PLUS ONT ÉTÉ REPRÉSENTÉES (H (43 %), E (38%) ET A (11%)).....	95
FIGURE 22 : DIAGRAMME DE DENSITÉ DES VARIATIONS DE FORMES DU TALUS PAR COUCHE MODÉLISÉE À L'AIDE DES MÉLANGES GAUSSIENS CALCULÉS SUR LES SCORES DE LA PC1.....	104
FIGURE 23 : ESPACE DES FORMES 3D DES TALUS DES CSA DE TELARMACHAY (POINTS NOIRS) PAR COUCHE, COMPARE À CELLES DES QUATRE ESPÈCES ACTUELLES DE CSA (COULEURS).	105
FIGURE 24 : COMPARAISON DES MORPHOGROUPES ARCHEOLOGIQUES (MORPHOTYPES PAR COUCHE) ET DES QUATRE ESPÈCES ACTUELLES DE CSA BASÉE SUR LES DENDROGRAMMES NON ENRACINÉS (<i>NEIBOUR JOINING</i>) CONSTRUITS À PARTIR DES DISTANCES DE MAHALANOBIS SUR LA FORME.	106
FIGURE 25 : BOXPLOT DE LA TAILLE CENTROÏDE POUR CHAQUE MORPHOTYPE ARCHEOLOGIQUE (MORPHOTYPE VIGOGNE EN ROSE ET MORPHOTYPE GUANACO EN BLEU) SELON LES COUCHES ARCHEOLOGIQUES ET POUR LES QUATRE ESPÈCES ACTUELLES DE CSA. LES CERCLES GRIS CORRESPONDENT AUX INDIVIDUS ARCHEOLOGIQUES DE TAILLE INTERMÉDIAIRE APPARTENANT AU MORPHOTYPE VIGOGNE.....	107
FIGURE 26 : BOXPLOTS DES DONNÉES DE FORME (DISTANCES DE CHAQUE GROUPE PAR RAPPORT AU CONSENSUS DU MORPHOTYPE CONCERNE) DU MORPHOTYPE VIGOGNE (EN ROSE) ET DU MORPHOTYPE GUANACO (EN BLEU) ET À TRAVERS LE TEMPS SELON LES COUCHES ARCHEOLOGIQUES. LA COURBE VIOLETTE RELIE LES VALEURS DES MÉDIANES DE CHAQUE MORPHOTYPE DES COUCHES ARCHEOLOGIQUES.....	108
FIGURE 27 : A. SCHEMA DU SQUELETTE DU PIED GAUCHE D'UN GUANACO REPRÉSENTANT L'ARTICULATION DU TARSE AVEC LE TIBIA, LE TALUS ET LE CALCANEUS EN CONNEXION ; B. PROTOCOLE EN MORPHOMETRIE GEOMETRIQUE 3D DU TALUS ; C. VISUALISATION DES DÉFORMATIONS DE LA FORME DU TALUS À L'AIDE D'UNE CARTOGRAPHIE COLORIMÉTRIQUE. L'INTENSITÉ DES MODIFICATIONS (VERT : CORRESPOND À 0, BLEU DÉFORMATIONS NÉGATIVES ET ROUGE DÉFORMATION POSITIVES) ENTRE LES ZONES DE MODIFICATIONS SUR LES TALUS POUR LES CONFORMATIONS MOYENNES DES COUCHES VII, VI ET V PAR RAPPORT AUX CONFIRMATIONS MOYENNES DES COUCHES IV ET III DU MORPHOTYPE VIGOGNE (EN HAUT).....	109
FIGURE 28 : CARTE MODIFIÉE D'APRÈS YACOBACCIO (2021) LOCALISANT LES SITES ARCHEOLOGIQUES DES ANDES CENTRALES DU SUD DANS LESQUELS DES CAMELIDES PLUS GRANDS QUE LES LAMAS ACTUELS ONT ÉTÉ DÉCRITS. LA TAILLE DE CES INDIVIDUS A ÉTÉ	

ESTIMEE A PARTIR DES MESURES REALISEES EN MORPHOMETRIE CLASSIQUE SUR LA LARGEUR DE LA FACE ARTICULAIRE PROXIMALE DES PREMIERES PHALANGES ET ANALYSEE GRACE A UN BOXPLOT (IZETA, 2010 ; YACOBACCIO, 2021).....	118
FIGURE 29 : PHOTOS ILLUSTRANT LES STRUCTURES QUI PEUVENT ETRE INTERPRETEES COMME DES ENCLOS LOCALISES A COTE DE TELARMACHAY. DE HAUT EN BAS : LES DEUX PREMIERES PHOTOS MONTRENT UN POSSIBLE ENCLOS DE FORME CIRCULAIRE ; LA TROISIEME PHOTO MONTRE L'ALIGNEMENT DES BLOCS DE PIERRES STRUCTURANT CES ESPACES ; © DANIELE LAVALLEE, PROJET TELARMACHAY / NUMARCHAM, TE_1977_21 ; TE_1975_18 ; TE_1978_9 (ARCHAM - CNRS & UNIVERSITE PARIS 1 PANTHEON-SORBONNE).	119
FIGURE 30 : LOCALISATION DES CSA ACTUELS (EN BLEU) ET ARCHEOLOGIQUES (EN NOIR) AU SEIN DE LEUR ECOREGION D'APPARTENANCE DEFINIE D'APRES OLSON ET AL. (2011) ET DINERSTAIN ET AL. (2017). LES ECOREGIONS REPRESENTES SONT CELLES UTILISEES DANS L'ANALYSE AINSI QUE LES LES QUE LES ECOREGIONS LIMITOPHES A CES DERNIERES. LA CARTE ET LES COULEURS ONT ETE MODIFIEES D'APRES OLSON ET AL. (2011) ET DINERSTAIN ET AL. (2017) (HTTPS://ECOREGIONS.APPSPOT.COM/).	128
FIGURE 31 : (A) COMPARAISON DES ELLIPSES BIVARIEES STANDARD (SEAc) DES VALEURS DE $\Delta^{13}\text{C}$ ET $\Delta^{15}\text{N}$ DES CAMELIDES DE TELARMACHAY REPARTIS SELON LES CINQ COUCHES ARCHEOLOGIQUES, (B) TRACE DE DENSITE SIBER DECRIVANT LA VALEUR METRIQUE DE SEAc DE CHAQUE GROUPE (CROIX ROUGES) AINSI QUE LES ZONES D'ELIPSE STANDARD (SEAb) BASEES SUR L'ANALYSE BAYESIENNE AVEC DES INTERVALLES DE CREDIBILITE DE 50%, 75% ET 95% (CASES OMBREES DU GRIS FONCE AU GRIS CLAIR).	140
FIGURE 32 : BOXPLOT DES VALEURS DE $\Delta^{13}\text{C}$ (A) ET DE $\Delta^{15}\text{N}$ (B) DU COLLAGENE DES CSA DE TELARMACHAY EN FONCTION DE LA COUCHE ARCHEOLOGIQUE.	141
FIGURE 33 : COMPOSITION ISOTOPIQUE DU COLLAGENE DE L'OS ($\Delta^{13}\text{C}$ ET $\Delta^{15}\text{N}$) DES POPULATIONS ARCHEOLOGIQUES (SYMBOLES) ISSUES DES TROIS TYPES DE PUNA (COULEUR). LES ELLIPSES REPRESENTENT LE SEA (ELLIPSE STANDARD).	143
FIGURE 34 : COMPOSITION ISOTOPIQUE DU COLLAGENE DE L'OS ET DES POILS ($\Delta^{13}\text{C}$ ET $\Delta^{15}\text{N}$) DES CSA ACTUELS. LES INDIVIDUS ONT ETE CLASSES SELON LEUR ECOREGION (COULEURS), LEUR ESPECE (FORMES) ET LEUR POPULATION D'ORIGINE DEFINIE PAR LES CORDONNEES GPS (POLYGONE REPRESENTANT LA VALEUR TOTALE (TA) QUI ENGLOBE TOUTE LA VARIABILE POUR UNE POPULATION DONNEE).....	144
FIGURE 35 : SEAb : COMPARAISON DES DIAGRAMMES DE DENSITE SUR L'AIRES DES ELLIPSES STANDARDS (SEAb) ENTRE LES POPULATIONS ACTUELLES ET ARCHEOLOGIQUES SELON LEUR ECOREGION. LES CASES OMBREES REPRESENTENT LES INTERVALLES DE CREDIBILITE DE 50 %, 75% ET 95% DU GRIS FONCE AU GRIS CLAIR. LES POINTS ROUGES CORRESPONDENT AU SEAc (AIRES DES ELLIPSES STANDARDS CORRIGES). LE GRADIENT DE VERT A MARRON REPRESENT L'ORDRE DES COMMUNAUTES (INDIVIDUS DE LA PUNA HUMIDE, INDIVIDUS A CHEVAL ENTRE LA PUNA HUMIDE ET LA PUNA INTERMEDIAIRE, INDIVIDUS DE LA PUNA SECHE ET INDIVIDUS DES ZONES DESERTIQUES ARGENTINES).....	145
FIGURE 36 : SCHEMA DES TENDANCES REGIONALES CLIMATIQUES DANS LES ANDES MODIFIEES D'APRES YACOBACCIO ET AL. (2017) SUR LESQUELLES LA CHRONOLOGIE DE TELARMACHAY A ETE RAJOUTEE.	149
FIGURE 37 : PHOTO DE QUEURSOIRS RETROUVES DANS LA COUCHE VII DE TELARMACHAY © DANIELE LAVALLEE, PROJET TELARMACHAY / NUMARCHAM, TE_378 (ARCHAM - CNRS & UNIVERSITE PARIS 1 PANTHEON-SORBONNE).	154
FIGURE 38 : DESSIN D'ILLUSTRATION DES POTENTIELLES STRUCTURES DE PROTECTION DE L'ABRI AYANT PU EXISTER A TELARMACHAY DURANT LE 6 ^{EME} MILLENAIRE (COUCHE VI) © SERGE ELISSALDE.	155
FIGURE 39 : PHOTO DE LA SEPULTURE D'UNE FEMME RETROUVEE A TELAMARCHAY © DANIELE LAVALLEE, PROJET TELARMACHAY / NUMARCHAM, TE_378 (ARCHAM - CNRS & UNIVERSITE PARIS 1 PANTHEON-SORBONNE).....	156

FIGURE 40 : PHOTO D'UNE FOSSE RECOUVERTE PAR UNE DALLE (CARRE D6 DE LA COUCHE IV) OU ONT ETE RETROUVES LES RESTES DE JEUNES CAMELIDES © DANIELE LAVALLEE, PROJET TELARMACHAY / NUMARCHAM, TE_1979_246 (ARCHAM - CNRS & UNIVERSITE PARIS 1 PANTHEON-SORBONNE).	158
FIGURE 41 : SYNTHESE DES RESULTATS ARCHEOZOOLOGIQUES OBTENUS A TELARMACHAY PAR COUCHES SUCCESSIVES (DU BAS, LES COUCHES LES PLUS ANCIENNES, VERS LE HAUT, LES COUCHES LES PLUS RECENTES). DE GAUCHE A DROITE : DATATIONS RADIOCARBONE AMS SUR COLLAGENE OSSEUX (VOIR CHAPITRE 3) ; PROFILS DE DE MORTALITE DES TROIS DISTRIBUTIONS DE FREQUENCE ABSOLUE D'AGE D'ABATTAGE OBSERVEES A PARTIR DE L'ENREGISTRE DES AGES ET USURES (VOIR CHAPITRE 3) ; TRACE DE DENSITE SIBER DECRIVANT LA VALEUR METRIQUE DE SEA_c DE CHAQUE GROUPE (CROIX ROUGES) AINSI QUE LES ZONES D'ELLIPSE STANDARD (SEA_b) BASEES SUR L'ANALYSE BAYESIENNE (VOIR CHAPITRE 5) ; BOXPLOT DE LA TAILLE CENTROÏDE POUR CHAQUE MORPHOTYPE, LES CERCLES GRIS CORRESPONDENT AUX INDIVIDUS ARCHEOLOGIQUES DE TAILLE INTERMEDIAIRE APPARTENANT AU MORPHOTYPE VIGOGNE (VOIR CHAPITRE 4) ; BOXPLOTS DES DONNEES DE FORME (DISTANCES DE CHAQUE GROUPE PAR RAPPORT AU CONSENSUS DU MORPHOTYPE CONCERNE) DES DEUX LIGNEES, LA COURBE VIOLETTE RELIE LES VALEURS DES MEDIANES (VOIR CHAPITRE 4). ET CONCLUSIONS OBTENUES PAR LA METHODE MULTICRITERE ET LES TRAVAUX DE J. WHEELER (1985).	160
FIGURE 42 : LOCALISATION DES SITES ARCHEOLOGIQUES DE TELARMACHAY, PACHAMACHAY ET PANLAUCA DANS LA PUNA DE JUNIN. CARTE MODIFIEE D'APRES GOOGLE EARTH.....	161

Liste des tableaux

TABEAU 1 : SEQUENCE CHRONOSTRATIGRAPHIQUE DE TELARMACHAY SELON LAVALLEE (1990) ET LAVALLEE ET AL. (1985).....	18
TABEAU 2 : MODERN SAMPLES ORGANIZED BY NATIVE ORIGINS FOR FORE AND HIND PHALANGES, “UNKNOWN” CATEGORY CORRESPONDS TO INDIVIDUALS WITHOUT NATIVE ORIGIN KNOWN. THE INDIVIDUALS FROM THE MEAN FIRST PHALANGES MEASUREMENTS OF PERUVIAN DOMESTIC SAC FROM THE MODERN CORPUS OF KENT (1982) (N=8 <i>LAMA GLAMA</i> AND N= 26 <i>VICUGNA PACOS</i>) ARE NOT ADDED TO THIS TABLE COUNT.....	33
TABEAU 3 : INFORMATIONS SUR LES CAMELIDES ACTUELS UTILISES POUR L’APPROCHE EN MORPHOMETRIE GEOMETRIQUE SUR LE TALUS (MNHN : MUSEUM NATION D’HISTOIRE NATURELLE DE PARIS ; MSC SI NHM : MUSEUM SUPPORT CENTER OF THE SMITHSONIAN NATIONAL MUSEUM OF NATURAL HISTORY).....	57
TABEAU 4 : DEFINITION DES POINTS HOMOLOGUES DU PROTOCOLE D’ACQUISITION DE LA FORME DES TALUS EN MORPHOMETRIE GEOMETRIQUE DES CSA.....	59
TABEAU 5 : DEFINITION DES COURBES DU PROTOCOLE D’ACQUISITION DE LA FORME DES TALUS EN MG 3D DES CSA. UNE COURBE EST COMPOSEE DEUX POINTS POINT HOMOLOGUES ET DE POINTS GLISSANTS. LE PREMIER ET LE DERNIER POINT DE CETTE COURBE CORRESPONDENT AUX DEUX POINT HOMOLOGUES ET DE POINTS GLISSANTS. LE PREMIER ET LE DERNIER POINT DE CETTE COURBE CORRESPONDENT AUX DEUX POINT HOMOLOGUES, PUIS, ENTRE CES DEUX POINTS SONT LOCALISES LES POINTS GLISSANTS.	61
TABEAU 6 : SEQUENCE CHRONOSTRATIGRAPHIQUE DE TELARMACHAY BASEE SUR DES DATATIONS EFFECTUEES SUR CHARBONS DE BOIS (LAVALLEE ET JULIEN, 1980; LAVALLEE ET AL., 1985) ET SUR DES OS DE CSA (METCALF ET AL., 2016) CONVERTIS EN AGES CALENDAIRES AINSI QUE LEURS CALIBRATIONS AVEC LA COURBE « SHCAL20. ¹⁴ C », LES INDIVIDUS « FORTEMENT » DECALES ONT ETE MIS EN GRAS.....	72
TABEAU 7 : AGE ¹⁴ C BRUT OBTENU SUR OSSEMENT DE CAMELIDE DE TELARMACHAY (2 SIGMAS).	78
TABEAU 8 : TABLEAU DES OUTLIERS – LES ECHANTILLONS QUI ONT UNE PROBABILITE SUPERIEURE A 15% D’ETRE MAL PLACES DANS LA STRATIGRAPHIE PROPOSEE SONT SURLIGNE EN GRAS.	81
TABEAU 9 : NOUVELLE CHRONOSTRATIGRAPHIE DE TELARMACHAY BASEE SUR LA MODELISATION BAYESIENNE DES DATATIONS OBTENUES SUR CSA ARRONDIES A 2 SIGMAS.....	83
TABEAU 10 : COMPARAISON DES AGES EN ¹⁴ C CALENDAIRES OBTENUS SUR CHARBONS ET OSSEMENTS.....	84
TABEAU 11 : REATTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE DES SIX OUTLIERS SUITE A LEUR DATATION RADIOCARBONE.....	85
TABEAU 12 : ADAPTATION ET CORRESPONDANCE DES CLASSES D’AGES DENTAIRE BASEES SUR L’ERUPTION ET L’USURE DENTAIRE ETABLIS PAR WHEELER (1982). CES CLASSES ONT ENSUITE ETE ADAPTEES AUX CLASSES D’AGES DE PAYNE (1973).	91
TABEAU 13 : TOTAL DU NOMBRE DE DENTS ISSUS DES COUCHES VII, V ET IV PAR CATEGORIES DE CLASSES D’AGES.	91
TABEAU 14 : VALEURS CORRESPONDANT AUX FREQUENCES ABSOLUES DU NOMBRES DE DENTS POUR TROIS COUCHES ARCHEOLOGIQUES DE TELARMACHAY.....	92
TABEAU 15 : CONTRIBUTION DES CLASSES D’AGES AUX DEUX PREMIERES DIMENSIONS DE L’ANALYSE DES CORRESPONDANCES AVEC ECARTS DE DIRICHLET. LES TROIS CLASSES D’AGES QUI CONTRIBUENT LE PLUS SONT SURLIGNEES EN GRAS.	94
TABEAU 16 : REPARTITION PAR COUCHES DES TALUS SELECTIONNES A TELARMACHAY.....	102
TABEAU 17 : TABLE DE CLASSIFICATION DES CAMELIDES PAR COUCHE ARCHEOLOGIQUE EN MORPHOTYPE SELON LE MODELE DE MELANGE FINI GAUSSIEN (<i>MCLUST</i>) A PARTIR DES COORDONNEES DE LA PC1 DE LA FORME (Cf. FIGURE 22).....	106

TABLEAU 18 : ECART-TYPES DES VALEURS DE $\Delta^{13}\text{C}$ ET $\Delta^{15}\text{N}$ SUR LA MESURE REPETEE DU COLLAGENE DE 8 INDIVIDUS DE TELARMACHAY.	130
TABLEAU 19 : LISTE DES INDIVIDUS ARCHEOLOGIQUES UTILISES POUR LES ANALYSES ISOTOPIQUES DU COLLAGENE OSSEUX CLASSES PAR SITE ET PAR ECOREGION.....	130
TABLEAU 20 : RESUME DU NOMBRE D'INDIVIDUS ACTUELS UTILISES POUR LES ANALYSES ISOTOPIQUES DU COLLAGENE OSSEUX. LES VALEURS DE CES INDIVIDUS ONT ETE MESUREES A PARTIR DE 18 OSSEMENTS ET 16 ECHANTILLONS DE POIL (DANS CE CAS LES VALEURS DE $\Delta^{13}\text{C}$ ONT ETE AJUSTEES AVEC UNE CORRECTION DE +1,3 ‰ POUR POUVOIR ETRE COMPAREES A CELLES DE COLLAGENE (FRIEDLI ET AL., 1986; MARINO ET AL., 1992; SZPAK ET AL., 2014).	131
TABLEAU 21 : VALEURS DE $\Delta^{13}\text{C}$ (V-PDB) DE $\Delta^{15}\text{N}$ (V-AIR) ET TENEURS ELEMENTAIRES EN CARBONE (C %) ET EN AZOTE (N %), C/N ATOMIQUE ET RENDEMENTS D'EXTRACTION DU COLLAGENE OSSEUX DES CSA DE TELARMACHAY. LES ECHANTILLONS QUI N'ONT PAS FOURNI DE COLLAGENE EN QUANTITE ET QUALITE SUFFISANTES SONT SURLIGNES EN GRAS.	138
TABLEAU 22 : VALEURS DE $\Delta^{13}\text{C}$ (V-PDB) DE $\Delta^{15}\text{N}$ (V-AIR) ET TENEURS ELEMENTAIRES EN CARBONE (C %) ET EN AZOTE (N %), C/N ATOMIQUE ET RENDEMENTS D'EXTRACTION DU COLLAGENE OSSEUX DES CSA ACTUELS. *AFIN DE POUVOIR COMPARER CES DONNEES AUX CSA ARCHEOLOGIQUES LES VALEURS DU $\Delta^{13}\text{C}$ ONT AUSSI ETE AJUTEES D'UNE VALEUR DE +1,5 ‰ (COMBUSTIBLES FOSSILES) (FRIEDLI ET AL., 1986; MARINO ET AL., 1992). **DE PLUS, LES VALEURS DE $\Delta^{13}\text{C}$ DES INDIVIDUS QUI ONT ETE MESUREES A PARTIR DE POIL, PEAU ET ONT ETE AJUSTEES COMME EXPLIQUE PRECEDEMMENT (CHAPITRE 5).....	139
TABLEAU 23 : COMPARAISON DES VALEURS DE LA VARIABILITE TOTALE (TA) ET DE LA VARIABILITE DE L'AIRE DE L'ELLIPSE STANDARD CORRIGEE (SEAc) DES CAMELIDES DE TELARMACHAY ISSUS DE CHAQUE COUCHE ARCHEOLOGIQUE. LES VALEURS P SIGNIFICATIVEMENT DIFFERENTES ONT ETE SURLIGNEES EN GRAS.	141
TABLEAU 24 : TABLEAU RESUMANT LES VALEURS MINIMALES ET MAXIMALES DE $\Delta^{13}\text{C}$ ET DE $\Delta^{15}\text{N}$ DES DIFFERENTES POPULATIONS DE CAMELIDES ARCHEOLOGIQUES ET ACTUELS CLASSES SELON LES ECOREGIONS, LES SITES ET LES ESPECES. LES VALEURS DES CAMELIDES ACTUELS DE $\Delta^{13}\text{C}$ ‰ V-PDB PRESENTEES ICI SONT AJUTEES D'UNE VALEUR DE +1,5 ‰ (COMBUSTIBLES FOSSILES). * LE MODELE STATISTIQUE SIBER A DEMANDE CERTAINES MODIFICATIONS SUR LES EFFECTIFS DES GROUPES DE CETTE ANALYSE, VOIR DANS LE TEXTE. LES VIGOGNES ET ALPAGAS DE LA PUNA INTERMEDIAIRE ONT ETE REGROUPEES ENSEMBLE AINSI QUE ALPAGAS ET VIGOGNES DE LA PUNA INTERMEDIAIRE. L'UNIQUE GUANACO ISSU DE L'ECOREGION DU MONTE (LOW) A ETE RETIRE DE L'ANALYSE.	142

Bibliographie

- Abraham, E., del Valle, H.F., Roig, F., Torres, L., Ares, J.O., Coronato, F., Godagnone, R., 2009. Overview of the geography of the Monte Desert biome (Argentina). *J. Arid Environ.* 73, 144–153.
- Adams, D., Collyer, M., Kaliontzopoulou, A., Sherratt, E., 2021. Geometric morphometric analyses of 2D/3D landmark data.
- Adaro, L., Benavente, A., 1990. Identificación de patrones óseos de camélidos sudamericanos. *Av. En Cienc. Vet.* 5(2).
- Altamirano, E., 1987. Desarrollo dentario de los camélidos sudamericanos. *Ene* 1987 No 49 P 9-16.
- Ambrose, S.H., 1990. Preparation and characterization of bone and tooth collagen for isotopic analysis. *J. Archaeol. Sci.* 17, 431–451.
- Ambrose, S.H., DeNiro, M.J., 1987. Bone nitrogen isotope composition and climate. *Nature* 325, 201–201.
- Ambrose, S.H., Norr, L., 1993. Experimental evidence for the relationship of the carbon isotope ratios of whole diet and dietary protein to those of bone collagen and carbonate, in: *Prehistoric Human Bone*. Springer, pp. 1–37.
- Amundson, R., Austin, A.T., Schuur, E.A., Yoo, K., Matzek, V., Kfinall, C., Uebersax, A., Brenner, D., Baisden, W.T., 2003. Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. *Glob. Biogeochem. Cycles* 17.
- Arbuckle, B.S., 2005. Experimental animal domestication and its application to the study of animal exploitation in Prehistory, *First Steps of Animal Domestication*, edited by J.-D. Vigne, J. Peters, and D. Helmer. Oxbow Books, Durham, UK
- Arnold, E.R., Greenfield, H.J., 2006. The origins of transhumant pastoralism in temperate southeastern Europe: BAR international series. 1538, 1-200.
- Arzamfinia, Y., Cassini, M.H., Vilá, B.L., 2006. Habitat use by vicuña vicugna vicugna in laguna Pozuelos Reserve, Jujuy, Argentina. *Oryx* 40, 198–203.
- Baerentzen, J.A., Aanæs, H., 2002. Generating signed distance fields from triangle meshes. *Inform. Math. Model. Tech. Univ. Den. DTU* 20.
- Baied, C.A., Wheeler, J.C., 1993. Evolution of high Andean puna ecosystems: environment, climate, and culture change over the last 12,000 years in the Central Andes. *Mt. Res. Dev.* 145–156.
- Baker, P.T., Little, M.A., 1976. Man in the Andes; a multidisciplinary study of high-altitude Quechua. (No. 301.45198 B3).
- Balasse, M., 2015. Contributions de la biogéochimie isotopique à l'archéozoologie. *Messag. D'os Archéom. Squelette Anim. Hum. Édition Arch. Contemp.* Paris 379–397.

- Balasse, M., 2002. Reconstructing dietary and environmental history from enamel isotopic analysis: time resolution of intra-tooth sequential sampling. *Int. J. Osteoarchaeol.* 12, 155–165. <https://doi.org/10.1002/oa.601>
- Balasse, M., Bocherens, H., Mariotti, A., Ambrose, S.H., 2001. Detection of Dietary Changes by Intra-tooth Carbon and Nitrogen Isotopic Analysis: An Experimental Study of Dentine Collagen of Cattle (*Bos taurus*). *J. Archaeol. Sci.* 28, 235–245. <https://doi.org/10.1006/jasc.1999.0535>
- Balasse, M., Cucchi, T., Evin, A., Bălăşescu, A., Frémondeau, D., Horard-Herbin, M.-P., 2018. Wild game or farm animal? Tracking human-pig relationships in ancient times through stable isotope analysis, in: *Hybrid Communities*. Routledge, pp. 81–96.
- Balasse, M., Evin, A., Tornero, C., Radu, V., Fiorillo, D., Popovici, D., Andreescu, R., Dobney, K., Cucchi, T., Bălăşescu, A., 2016. Wild, domestic and feral? Investigating the status of suids in the Romanian Gumelnița (5th mil. cal BC) with biogeochemistry and geometric morphometrics. *J. Anthropol. Archaeol.* 42, 27–36. <https://doi.org/10.1016/j.jaa.2016.02.002>
- Balasse, M., Tresset, A., 2002. Early Weaning of Neolithic Domestic Cattle (Bercy, France) Revealed by Intra-tooth Variation in Nitrogen Isotope Ratios. *J. Archaeol. Sci.* 29, 853–859. <https://doi.org/10.1006/jasc.2001.0725>
- Balcarcel, A.M., Sánchez-Villagra, M.R., Segura, V., Evin, A., 2021. Singular patterns of skull shape and brain size change in the domestication of South American camelids. *J. Mammal.* 102, 220–235.
- Baldi, R.B., Acebes, P., Cuéllar, E., Funes, M., Hoces, D., Puig, S., Franklin, W.L., 2016. *Lama guanicoe*. The IUCN Red List of Threatened Species.
- Barone, R., 2010. *Anatomie des mammifères domestiques, Tome 1: Ostéologie, myologie*. Vigot, Paris.
- Barr, W.A., 2014. Functional morphology of the bovid astragalus in relation to habitat: controlling phylogenetic signal in ecomorphology. *J. Morphol.* 275, 1201–1216.
- Baylac, M., 1996. Morphométrie géométrique et systématique. *Biosystema* 14, 73–89.
- Belyaev, D.K., Plyusnina, I.Z., Trut, L.N., 1985. Domestication in the silver fox (*Vulpes fulvus* Desm): Changes in physiological boundaries of the sensitive period of primary socialization. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 13, 359–370.
- Benzecri, J.P., 1975. L'analyse des données. *Population* 30, 1190–1190.
- Binford, L.R., 1980. Willow smoke and dogs' tails: hunter-gatherer settlement systems and archaeological site formation. *Am. Antiq.* 45, 4–20.
- Bocek, B.R., Rick, J.W., 1984. La época precerámica en la puna de Junín: Investigaciones en la zona de Panaulauca. *Chungará* 109–127.
- Bocherens, H., Drucker, D., 2003. Trophic level isotopic enrichment of carbon and nitrogen in bone collagen: case studies from recent and ancient terrestrial ecosystems. *Int. J. Osteoarchaeol.* 13, 46–53.

- Bocherens, H., Fizet, M., Mariotti, A., Lange-Badre, B., Vandermeersch, B., Borel, J.P., Bellon, G., 1991. Isotopic biogeochemistry (^{13}C , ^{15}N) of fossil vertebrate collagen: application to the study of a past food web including Neandertal man. *J. Hum. Evol.* 20, 481–492.
- Bocherens, H., Tresset, A., Wiedemann, Fel., Giligny, F., Lafage, F., Lanchon, Y., Mariotti, A., 1997. Diagenetic evolution of mammal bones in two French Neolithic sites. *Bull.-Soc. Geol. Fr.* 168, 555–564.
- Bogaard, A., Allaby, R., Arbuckle, B.S., Bendrey, R., Crowley, S., Cucchi, T., Denham, T., Frantz, L., Fuller, D., Gilbert, T., 2021. Reconsidering domestication from a process archaeology perspective. *World Archaeol.* 53, 56–77.
- Bonavia, D., 2008. *The South American Camelids, Expanded, Corrected ed. edition.* ed. The Cotsen Institute of Archaeology Press, Los Angeles.
- Bookstein, F.L., 1997a. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology.* Cambridge University Press.
- Bookstein, F.L., 1997b. Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Med. Image Anal.* 1, 225–243.
- Bookstein, F.L., 1978. *The Measurement of Biological Shape and Shape Change, Lecture Notes in Biomathematics.* Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-93093-5>
- Boom, A., Mora, G., Cleef, A.M., Hooghiemstra, H., 2001. High altitude C4 grasslands in the northern Andes: relicts from glacial conditions? *Rev. Palaeobot. Palynol.* 115, 147–160.
- Braidwood, L.S., Braidwood, R.J., Howe, B., Reed, C., 1983. *Prehistoric Archaeology along the Zagros Flanks.* Oriental Institute of the University of Chicago, Chicago, Ill.
- Braidwood, R.J., Howe, B., 1960. *Prehistoric Investigations in Iraqi Kurdistan.* Stud. Anc. Orient. Civiliz. 37. Chicago.
- Bréhard, S., Beeching, A., Vigne, J.-D., 2010. Shepherds, cowherds and site function on middle Neolithic sites of the Rhône valley: An archaeozoological approach to the organization of territories and societies. *J. Anthropol. Archaeol.* 29, 179–188. <https://doi.org/10.1016/j.jaa.2010.02.001>
- Bronk Ramsey, C., 2009. Bayesian analysis of radiocarbon dates. *Radiocarbon* 51, 337–360.
- Browman, D., 1990. *Nomads in a Changing World.* Istituto Universitario Orientale, Naples.
- Browman, D.L., 1980. Tiwanaku Expansion and Altiplano Economic Patterns. *Estudios Arqueológicos* 5: 107-120. 1 984 Tiwanaku: Development of Interzonal Trade and Economic Expansion in the Altiplano. *Soc. Econ. Organ. Prehispanic Andes* Ed. David Browman Richard Burger Mario Rivera 117–142.
- Brunson, K., Lele, R., Xin, Z., Xiaoling, D., Hui, W., Jing, Z., Flad, R., 2020. Zooarchaeology, ancient mtDNA, and radiocarbon dating provide new evidence for the emergence of domestic cattle and caprines in the Tao River Valley of Gansu Province, northwest China. *J. Archaeol. Sci. Rep.* 31, 102262. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2020.102262>

- Brush, S.B., 1976. Man's use of an Andean ecosystem. *Hum. Ecol.* 4, 147–166.
- Bryant, F.C., Farfan, R.D., 1984. Dry season forage selection by alpaca (*Lama pacos*) in Southern Peru. *J. of Range Management.* 37(4). 330-333.
- Burger, R.L., Merwe, N.J.V. der, 1990. Maize and the origin of highland Chavín civilization: an isotopic perspective. *Am. Anthropol.* 92, 85–95.
- Cabrera, A.L., 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. 2nd.edn. Enciclopedia Argent. de Agricult. y Jardinería. ACME S.A.C.I., Buenos Aires.
- Cabrera, A.L., 1971. Fitogeografía de la República Argentina (1971) *Bol. Soc Argent Bot* 14.
- Capriles, J., 2011. The economic organization of early camelid pastoralism in the Andean highlands of Bolivia. Washington University in St. Louis.
- Capriles, J.M., Tripcevich, N., 2016. The Archaeology of Andean Pastoralism. UNM Press.
- Cartajena, I., 2013. Faunal assemblages from the Middle Holocene: Environmental and cultural variability in the western slope of the Puna de Atacama. *Quat. Int.* 307, 31–37.
- Cartajena, I., 2007. Una propuesta metodológica para la estandarización de medidas en huesos cortos de camélidos y para la determinación de sexo. *Werken* 10(49), e62.
- Cartajena, I., 2003. Los conjuntos arqueofaunísticos del Arcaico Temprano en la Puna de Atacama, Norte de Chile: Berlín, Alemania, Freie Universität Berlin (PhD Thesis). tesis doctoral, 230 pp.
- Cartajena, I., Núñez, L., Grosjean, M., 2007. Camelid domestication on the western slope of the Puna de Atacama, northern Chile. *anthropozoologica* 42, 155–173.
- Casey, C.S., Orozco-terWengel, P., Yaya, K., Kadwell, M., Fernández, M., Marín, J.C., Rosadio, R., Maturrano, L., Hoces, D., Hu, Y., Wheeler, J.C., Bruford, M.W., 2018. Comparing genetic diversity and demographic history in co-distributed wild South American camelids. *Heredity* 121, 387–400. <https://doi.org/10.1038/s41437-018-0120-z>
- Castillo-Doloriort, H., Michaud, E., Wheeler, J.C., 2016. Reporte de la presencia de guanacos (*Lama guanicoe cacsilensis*) en las lomas de Marcona y alrededores (Ica-Perú) durante la estación seca. *Zonas Áridas* 16, 72–85.
- Cavagnaro, J.B., 1988. Distribution of C3 and C4 grasses at different altitudes in a temperate arid region of Argentina. *Oecologia* 76, 273–277.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., 2002. Mammal population losses and the extinction crisis. *Science* 296, 904–907.
- Cernusak, L.A., Ubierna, N., Winter, K., Holtum, J.A., Marshall, J.D., Farquhar, G.D., 2013. Environmental and physiological determinants of carbon isotope discrimination in terrestrial plants. *New Phytol.* 200, 950–965.
- Childe, V.G., 1951. *Man Makes Himself*. New York: New American Library. Revis. Ed.

Clement, C.R., Cristo-Araújo, D., Coppens D'Eeckenbrugge, G., Alves Pereira, A., Picanço-Rodrigues, D., 2010. Origin and domestication of native Amazonian crops. *Diversity* 2, 72–106.

Clutton-Brock, J., 1992. The process of domestication. *Mammal Rev.* 22, 79–85.

Clutton-Brock, J., Clutton-Brock, J., n.d. Natural History Museum (London, England). *Nat. Hist. Domest. Mammals* Cambridge Univ. Press 1999.

Colledge, S., Conolly, J., Dobney, K., Manning, K., Shennan, S., 2013. Origins and spread of domestic animals in southwest Asia and Europe (59). Left Coast Press.

Collyer, M.L., Sekora, D.J., Adams, D.C., 2015. A method for analysis of phenotypic change for phenotypes described by high-dimensional data. *Heredity* 115, 357–365. <https://doi.org/10.1038/hdy.2014.75>

Commisso, R.G., Nelson, D.E., 2006. Modern plant $\delta^{15}\text{N}$ values reflect ancient human activity. *J. Archaeol. Sci.* 33, 1167–1176.

Conrad, C., Jones, E.L., Newsome, S.D., Schwartz, D.W., 2016. Bone isotopes, eggshell and turkey husbandry at Arroyo Hondo Pueblo. *J. Archaeol. Sci. Rep.* 10, 566–574.

Corruccini, R.S., 1987. Shape in morphometrics: Comparative analyses. *Am. J. Phys. Anthropol.* 73, 289–303. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330730303>

Costa, T., Izeta, A., 2016. Morphometric Analysis of Camelid Remains from the Alero Deodoro Roca (ADR) Site (Córdoba, Argentina). An Attempt to Characterise Body-Size Variability in Sierras Pampeanas Australes Region: Morphometric Analysis of Camelid Remains from the Alero Deodoro Roca. *Int. J. Osteoarchaeol.* 27. <https://doi.org/10.1002/oa.2570>

Crabtree, P.J., 1993. Early animal domestication in the Middle East and Europe. *Archaeol. Method Theory* 5, 201–245.

Craine, J.M., Elmore, A.J., Aidar, M.P., Bustamante, M., Dawson, T.E., Hobbie, E.A., Kahmen, A., Mack, M.C., McLaughlan, K.K., Michelsen, A., 2009. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. *New Phytol.* 183, 980–992.

Crombé, P., Aluwé, K., Boudin, M., Snoeck, C., Messiaen, L., Teetaert, D., 2020. New evidence on the earliest domesticated animals and possible small-scale husbandry in Atlantic NW Europe. *Sci. Rep.* 10, 20083. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-77002-4>

Cucchi, T., Arbuckle, B., 2021. Animal domestication: from distant past to current development and issues. *Anim. Front.* 11, 6–9. <https://doi.org/10.1093/af/vfab013>

Cucchi, T., Auffray, J.-C., Vigne, J.-D., 2012. Synanthropy and dispersal in the Near East and Europe: zooarchaeological review and perspectives. *Evol. House Mouse* 3, 65–93.

Cucchi, T., Barnett, R., Martínková, N., Renaud, S., Renvoisé, E., Evin, A., Sheridan, A., Mainland, I., Wickham-Jones, C., Tougaard, C., Quéré, J.P., Pascal, Michel, Pascal, Marine, Heckel, G., O'Higgins, P.,

Searle, J.B., Dobney, K.M., 2014. The Changing Pace of Insular Life: 5000 Years of Microevolution in the Orkney Vole (*Microtus Arvalis Orcadensis*). *Evolution* 68, 2804–2820. <https://doi.org/10.1111/evo.12476>

Cucchi, T., Baylac, M., Evin, A., Bignon-Lau, O., Vigne, J.-D., 2015. Morphométrie géométrique et archéozoologie: Concepts, méthodes et applications, in: Balasse, M., Brugal, J.-P., Dauphin, Y., Geigh, E.-M., Oberlin, C., Reiche, I. (Eds.), *Messages d'os. Archéométrie Du Squelette Animal et Humain*. Editions des archives contemporaines, pp. 197–216.

Cucchi, T., Dai, L., Balasse, M., Zhao, C., Gao, J., Hu, Y., Yuan, J., Vigne, J.-D., 2016. Social Complexification and Pig (*Sus scrofa*) Husbandry in Ancient China: A Combined Geometric Morphometric and Isotopic Approach. *PLOS ONE* 11, e0158523. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158523>

Cucchi, T., Fujita, M., Dobney, K., 2009. New insights into pig taxonomy, domestication and human dispersal in Island South East Asia: molar shape analysis of *Sus* remains from Niah Caves, Sarawak. *Int. J. Osteoarchaeol.* 19, 508–530.

Cucchi, T., Hulme-Beaman, A., Yuan, J., Dobney, K., 2011. Early Neolithic pig domestication at Jiahu, Henan Province, China: clues from molar shape analyses using geometric morphometric approaches. *J. Archaeol. Sci.* 38, 11–22.

Cucchi, T., Mohaseb, A., Peigné, S., Debue, K., Orlando, L., Mashkour, M., 2017. Detecting taxonomic and phylogenetic signals in equid cheek teeth: towards new palaeontological and archaeological proxies. *R. Soc. Open Sci.* 4, 160997.

Cucchi, T., Papayianni, K., Cersoy, S., Aznar-Cormano, L., Zazzo, A., Debruyne, R., Berthon, R., Bălăşescu, A., Simmons, A., Valla, F., 2020. Tracking the Near Eastern origins and European dispersal of the western house mouse. *Sci. Rep.* 10, 1–12.

Cucchi, T., Stopp, B., Schafberg, R., Lesur, J., Hassanin, A., Schibler, J., 2019. Taxonomic and phylogenetic signals in bovid cheek teeth: Towards new biosystematic markers to explore the history of wild and domestic cattle. *J. Archaeol. Sci.* 109, 104993.

Curran, S.C., 2012. Expanding ecomorphological methods: geometric morphometric analysis of Cervidae post-crania. *J. Archaeol. Sci.* 39, 1172–1182.

Da Cunha, F.B., Nobile, P.M., Hoshino, A.A., Moretzsohn, M. de C., Lopes, C.R., Gimenes, M.A., 2008. Genetic relationships among *Arachis hypogaea* L. (AABB) and diploid *Arachis* species with AA and BB genomes. *Genet. Resour. Crop Evol.* 55, 15–20.

Dantas, M., Figueroa, G.G., Laguens, A., 2014. Llamas in the cornfield: Prehispanic agro-pastoral system in the Southern Andes. *Int. J. Osteoarchaeol.* 24, 149–165.

Darwin, C.R., 1868. *The variation of animals and plants under domestication*. John Murray Lond. 2 vols.

Darwin, C.R., 1859. *On the origins of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray. 362 P.

De Lamo, D.A., 1983. Estructura de edades de la población de guanacos, Chubut, Argentina. Unpubl. Rep. Present. Cons. Nac. Investig. Científicas Téc. CONICET MS.

DeNiro, M.J., 1988. Marine food sources for prehistoric coastal Peruvian camelids: isotopic evidence and implications. *Econ. Prehistory Cent. Andes* 427, 119–128.

DeNiro, M.J., 1985. Postmortem preservation and alteration of in vivo bone collagen isotope ratios in relation to palaeodietary reconstruction. *nature* 317, 806–809.

DeNiro, M.J., Epstein, S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 45, 341–351.

DeNiro, M.J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 42, 495–506.

Dennison, K.J., 1980. Amino acids in archaeological bone. *J. Archaeol. Sci.* 7, 81–86.

Díaz, F.P., Frugone, M., Gutiérrez, R.A., Latorre, C., 2016. Nitrogen cycling in an extreme hyperarid environment inferred from $\delta^{15}\text{N}$ analyses of plants, soils and herbivore diet. *Sci. Rep.* 6, 1–11.

Díaz-Maroto, P., Rey-Iglesia, A., Cartajena, I., Núñez, L., Westbury, M.V., Varas, V., Moraga, M., Campos, P.F., Orozco-terWengel, P., Marin, J.C., 2021. Ancient DNA reveals the lost domestication history of South American camelids in Northern Chile and across the Andes. *Elife* 10, e63390. <https://doi.org/10.7554/eLife.63390>.

Digard, J.-P., 1988. Jalons pour une anthropologie de la domestication animale. *L'homme* 27–58.

Dillehay, T.D., Rossen, J., Ugent, D., Karathanasis, A., Vásquez, V., Netherly, P.J., 2010. Early Holocene coca chewing in northern Peru. *Antiquity* 84, 939–953.

Dinerstein, E., Olson, D., Joshi, A., Vynne, C., Burgess, N.D., Wikramanayake, E., Hahn, N., Palminteri, S., Hedao, P., Noss, R., Hansen, M., Locke, H., Ellis, E.C., Jones, B., Barber, C.V., Hayes, R., Kormos, C., Martin, V., Crist, E., Sechrest, W., Price, L., Baillie, J.E.M., Weeden, D., Suckling, K., Davis, C., Sizer, N., Moore, R., Thau, D., Birch, T., Potapov, P., Turubanova, S., Tyukavina, A., de Souza, N., Pintea, L., Brito, J.C., Llewellyn, O.A., Miller, A.G., Patzelt, A., Ghazanfar, S.A., Timberlake, J., Klöser, H., Shennan-Farpon, Y., Kindt, R., Lillesø, J.-P.B., van Breugel, P., Graudal, L., Vogé, M., Al-Shammari, K.F., Saleem, M., 2017. An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm. *BioScience* 67, 534–545. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix014>

Drake, A.G., Coquerelle, M., Colombeau, G., 2015. 3D morphometric analysis of fossil canid skulls contradicts the suggested domestication of dogs during the late Paleolithic. *Sci. Rep.* 5, 1–8.

Dryden, I.L., Mardia, K.V., 2016. Statistical shape analysis: with applications in R. John Wiley & Sons.

Ducos, P., 1968. L'origine des animaux domestiques en Palestine. Publ. Inst. Préhistoire Univ. BordeauxMémoire.

Ducos, P., Kolska Horwitz, L.R., 1997. The influence of climate on artiodactyl size during the Late Pleistocene-Early Holocene of the Southern Levant. *Paléorient* 229–247.

- Dufour, E., Goepfert, N., 2020. Past Andean Pastoralism: A Reconsidered Diversity. Introduction to the Special Issue. *Environ. Archaeol.* 25, 257–261. <https://doi.org/10.1080/14614103.2019.1619981>
- Dufour, E., Goepfert, N., Le Neün, M., Prieto, G., Verano, J.W., 2020. Life history and origin of the camelids provisioning a mass killing sacrifice during the Chimú Period: Insight from stable isotopes. *Environ. Archaeol.* 25, 310–324. <https://doi.org/10.1080/14614103.2018.1498165>
- Dufour, E., Goepfert, N., León, B.G., Chauchat, C., Jordán, R.F., Sánchez, S.V., 2014. Pastoralism in Northern Peru during Pre-Hispanic Times: Insights from the Mochica Period (100–800 AD) Based on Stable Isotopic Analysis of Domestic Camelids. *PLOS ONE* 9, e87559. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087559>
- Dufour, E., Goepfert, N., Neün, M.L., Prieto, G., Verano, J.W., 2018. Life History and Origin of the Camelids Provisioning a Mass Killing Sacrifice During the Chimú Period: Insight from Stable Isotopes. *Environ. Archaeol.* 0, 1–14. <https://doi.org/10.1080/14614103.2018.1498165>
- Dunnum, J.L., Salazar-Bravo, J., 2010. Molecular systematics, taxonomy and biogeography of the genus *Cavia* (Rodentia: Caviidae). *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 48, 376–388.
- Ehleringer, J.R., 1989. Carbon isotope ratios and physiological processes in aridland plants, in: *Stable Isotopes in Ecological Research*. Springer, pp. 41–54.
- Ehrlich, P.J., Lanyon, L.E., 2002. Mechanical strain and bone cell function: a review. *Osteoporos. Int.* 13.
- Ekarius, C., 2008. Storey's illustrated breed guide to sheep, goats, cattle, and pigs. Storey Pub.
- Elkin, D., 1996. *Arqueozoología de Quebrada Seca 3: indicadores de subsistencia temprana, en la Puna meridional argentina*. Unpubl. Dr. Tesis Fac. Filos. Let. Univ. B. Aires.
- Epstein, H.E., Gill, R.A., Paruelo, J.M., Lauenroth, W.K., Jia, G.J., Burke, I.C., 2002. The Relative Abundance of Three Plant Functional Types in Temperate Grasslands and Shrublands of North and South America: Effects of Projected Climate Change. *J. Biogeogr.* 29, 875–888.
- Evin, A., Cucchi, T., Cardini, A., Strand Vidarsdottir, U., Larson, G., Dobney, K., 2013. The long and winding road: identifying pig domestication through molar size and shape. *J. Archaeol. Sci.* 40, 735–743. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2012.08.005>
- Evin, A., Cucchi, T., Escarguel, G., Owen, J., Larson, G., Vidarsdottir, U.S., Dobney, K., 2014. Using traditional biometrical data to distinguish West Palearctic wild boar and domestic pigs in the archaeological record: new methods and standards. *J. Archaeol. Sci.* 43, 1–8.
- Evin, A., Dobney, K., Schafberg, R., Owen, J., Vidarsdottir, U.S., Larson, G., Cucchi, T., 2015. Phenotype and animal domestication: A study of dental variation between domestic, wild, captive, hybrid and insular *Sus scrofa*. *BMC Evol. Biol.* 15, 1–16.
- Evin, A., Owen, J., Larson, G., Debais-Thibaud, M., Cucchi, T., Vidarsdottir, U.S., Dobney, K., 2017. A test for pedomorphism in domestic pig cranial morphology. *Biol. Lett.* 13, 20170321.

Falabella, F., Planella, M.T., Tykot, R.H., 2008. El maíz (*Zea mays*) en el mundo prehispánico de Chile central. *Lat. Am. Antiq.* 19, 25–46.

Fan, R., Gu, Z., Guang, X., Marín, J.C., Varas, V., González, B.A., Wheeler, J.C., Hu, Y., Li, E., Sun, X., Yang, X., Zhang, C., Gao, W., He, J., Munch, K., Corbett-Detig, R., Barbato, M., Pan, S., Zhan, X., Bruford, M.W., Dong, C., 2020. Genomic analysis of the domestication and post-Spanish conquest evolution of the llama and alpaca. *Genome Biol.* 21, 159. <https://doi.org/10.1186/s13059-020-02080-6>

Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R., Hubick, K.T., 1989. Carbon Isotope Discrimination and Photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40, 503–537. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.002443>

Fernández, J., Panarello, H.O., 2001. Isótopos del carbono en la dieta de herbívoros y carnívoros de los andes jujeños. *Xama* 12, 71–85.

Finucane, B., Agurto, P.M., Isbell, W.H., 2006. Human and animal diet at Conchopata, Peru: stable isotope evidence for maize agriculture and animal management practices during the Middle Horizon. *J. Archaeol. Sci.* 33, 1766–1776.

Fjeldsø, J., 1983. Vertebrates of the Junín area, Central Peru. *Streenstrupia* 8, 285–298.

Flores Ochoa, J.A., 1982. Causas que originaron la actual distribucion espacial de las alpacas y llamas in El Hombre y su Ambiente en los Andes Centrales.(Causes à l'origine de la distribution spatiale actuelle des alpagas et des lamas). *Senri Ethnol. Stud.* Osaka 63–92.

Flores Ochoa, J.A., 1975. Pastores de Alpacas. *Allpanchis* 7, 5–23. <https://doi.org/10.36901/allpanchis.v7i8.1075>

Flores Ochoa, J.A., MacQuarrie, K., Portús, J.P., 1994. Oro de los Andes: Las llamas, alpacas, vicuñas y guanacos de Sudamérica. Jordi Blassi, Barcelona.

Frank, E.N., Hick, M.V.H., Gauna, C.D., Lamas, H.E., Renieri, C., Antonini, M., 2006. Phenotypic and genetic description of fibre traits in South American domestic camelids (llamas and alpacas). *Small Rumin. Res.* 61, 113–129.

Franklin, W.L., 1983. Contrasting socioecologies of South America's wild camelids: the vicuña and the guanaco. *Adv. Study Mamm. Behav.* 7, 573–629.

Friedli, H., Lötscher, H., Oeschger, H., Siegenthaler, U., Stauffer, B., 1986. Ice core record of the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio of atmospheric CO_2 in the past two centuries. *Nature* 324, 237–238.

Fuller, D.Q., Denham, T., Arroyo-Kalin, M., Lucas, L., Stevens, C.J., Qin, L., Allaby, R.G., Purugganan, M.D., 2014. Convergent evolution and parallelism in plant domestication revealed by an expanding archaeological record. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 6147–6152.

Gasco, A., Marsh, E., Kent, J., 2014. Clarificando variables osteométricas para la primera falange de camélidos sudamericanos. *Intersecc. En Antropol.* 15, 131–138.

- Gasco, A.V., Marsh, E.J., 2015. Hunting, Herding, and Caravanning: Osteometric Identifications of Camelid Morphotypes at Khonkho Wankane, Bolivia: Hunting, Herding, and Caravanning. *Int. J. Osteoarchaeol.* 25, 676–689. <https://doi.org/10.1002/oa.2331>
- Geigl, E.-M., Grange, T., 2015. Les stratégies et enjeux de l'analyse de l'ADN ancien. pp. 433–456. <https://doi.org/10.17184/eac.4024>
- Gerbault, P., Gillis, R., Vigne, J.-D., Tresset, A., Bréhard, S., Thomas, M.G., 2016. Statistically robust representation and comparison of mortality profiles in archaeozoology. *J. Archaeol. Sci.* 71, 24–32.
- Gil, A.F., Otaola, C., Neme, G.A., Peralta, E.A., Abbona, C., Quiroga, G., Dauverné, A., Seitz, V.P., 2020. Lama guanicoe bone collagen stable isotope (C and N) indicate climatic and ecological variation during Holocene in Northwest Patagonia. *Quat. Int.* 548, 27–40.
- Gil, A.F., Ugan, A., Otaola, C., Neme, G., Giardina, M., Menéndez, L., 2016. Variation in camelid $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in relation to geography and climate: Holocene patterns and archaeological implications in central western Argentina. *J. Archaeol. Sci.* 66, 7–20.
- Ginot, S., Hautier, L., Marivaux, L., Vianey-Liaud, M., 2016. Ecomorphological analysis of the astragalo-calcaneal complex in rodents and inferences of locomotor behaviours in extinct rodent species. *PeerJ* 4, e2393.
- Goepfert, N., Dufour, E., Gutiérrez, B., Chauchat, C., 2013. Origen geográfico de camélidos en el periodo mochica (100-800 AD) y análisis isotópico secuencial del esmalte dentario: enfoque metodológico y aportes preliminares. *Bull. Inst. Fr. Études Andin.* 25–48. <https://doi.org/10.4000/bifea.869>
- Goepfert, N., Dufour, E., Prieto, G., Verano, J., 2018. Herds for the Gods? Selection Criteria and Herd Management at the Mass Sacrifice Site of Huanchaquito-Las Llamas During the Chimú Period, Northern Coast of Peru. *Environ. Archaeol.* 0, 1–14. <https://doi.org/10.1080/14614103.2018.1541956>
- González, B.A., Palma, R.E., Zapata, B., Marín, J.C., 2006. Taxonomic and biogeographical status of guanaco *Lama guanicoe* (Artiodactyla, Camelidae). *Mammal Rev.* 36, 157–178. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2006.00084.x>
- Grant, J., 2017. Of Hunting and Herding: Isotopic evidence in wild and domesticated camelids from the Southern Argentine Puna (2120–420years BP). *J. Archaeol. Sci. Rep.* 11, 29–37. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2016.11.009>
- Grant, J., 2010. Aportes de distintas técnicas osteométricas para la identificación interespecífica de camélidos sudamericanos. *Zooarqueología Princ. Siglo XXI Aportes Metodol. Casos Estud.* 17–28.
- Grant, J., Mondini, M., Panarello, H.O., 2018. Carbon and nitrogen isotopic ecology of Holocene camelids in the Southern Puna (Antofagasta de la Sierra, Catamarca, Argentina): Archaeological and environmental implications. *J. Archaeol. Sci. Rep.* 18, 637–647.

Greenfield, H.J., 2005. A reconsideration of the secondary products revolution in south-eastern Europe: on the origins and use of domestic animals for milk, wool, and traction in the central Balkans. *Zooarchaeology Fats Oils Milk Dairy*. 14–31.

Grimwood, I.R., 1969. Notes on the distribution and status of some Peruvian mammals 1968. American committee for International Wildlife Protection. N. Y. Zool. Soc. Spec. Publ. No 21.

Gunz, P., Mitteroecker, P., 2013. Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix Ital. J. Mammal.* 24, 103–109. <https://doi.org/10.4404/hystrix-24.1-6292>

Haber, A., 1991. La estructuración del recurso forrajero y el pastoreo de camélidos, in: *Actas Del XI Congreso Nacional de Arqueología Chilena*. Tome II Santiago, Chile, pp. 139–150.

Hall, B., 2012. Bayesian Inference. Cran. r-project, LaplacesDemon Package.

Hall, R.L., Shereff, M.J., 1993. Anatomy of the calcaneus. *Clin. Orthop.* 27–35.

Handley, L.L., Austin, A.T., Stewart, G.R., Robinson, D., Scrimgeour, C.M., Raven, J.A., Schmidt, S., 1999. The ^{15}N natural abundance ($\delta^{15}\text{N}$) of ecosystem samples reflects measures of water availability. *Funct. Plant Biol.* 26, 185–199.

Handley, L.L., Raven, J.A., 1992. The use of natural abundance of nitrogen isotopes in plant physiology and ecology. *Plant Cell Environ.* 15, 965–985.

Hanot, P., Guintard, C., Lepetz, S., Cornette, R., 2017. Identifying domestic horses, donkeys and hybrids from archaeological deposits: a 3D morphological investigation on skeletons. *J. Archaeol. Sci.* 78, 88–98.

Hanot, P., Herrel, A., Guintard, C., Cornette, R., 2018. The impact of artificial selection on morphological integration in the appendicular skeleton of domestic horses. *J. Anat.* 232, 657–673.

Hansen Wheat, C., van der Bijl, W., Wheat, C.W., 2020. Morphology does not covary with predicted behavioral correlations of the domestication syndrome in dogs. *Evol. Lett.* 4, 189–199.

Harbers, H., Neaux, D., Ortiz, K., Blanc, B., Laurens, F., Baly, I., Callou, C., Schafberg, R., Haruda, A., Lecompte, F., Casabianca, F., Studer, J., Renaud, S., Cornette, R., Locatelli, Y., Vigne, J.-D., Herrel, A., Cucchi, T., 2020a. The mark of captivity: plastic responses in the ankle bone of a wild ungulate (*Sus scrofa*). *R. Soc. Open Sci.* 7, 192039.

Harbers, H., Zanolli, C., Cazenave, M., Theil, J.-C., Ortiz, K., Blanc, B., Locatelli, Y., Schafberg, R., Lecompte, F., Baly, I., Laurens, F., Callou, C., Herrel, A., Puymérail, L., Cucchi, T., 2020b. Investigating the impact of captivity and domestication on limb bone cortical morphology: an experimental approach using a wild boar model. *Sci. Rep.* 10, 1–13.

Harris, D.R., 1996. Domesticatory Relationships of People, Plants and Animals, in: Ellen, R.F., Fukui, K. (Eds.), *Redeending Nature: Ecology, Culture, and Domestication*. Berg, pp. 437–463.

Haruda, A.F., 2017. Separating sheep (*Ovis aries* L.) and goats (*Capra hircus* L.) using geometric morphometric methods: an investigation of Astragalus morphology from late and final Bronze age central asian contexts. *Int. J. Osteoarchaeol.* 27, 551–562.

Haruda, A.F., Varfolomeev, V., Goriachev, A., Yermolayeva, A., Outram, A.K., 2019. A new zooarchaeological application for geometric morphometric methods: distinguishing *Ovis aries* morphotypes to address connectivity and mobility of prehistoric Central Asian pastoralists. *J. Archaeol. Sci.* 107, 50–57.

Hecker, H.M., 1982. Domestication revisited: its implications for faunal analysis. *J. Field Archaeol.* 9, 217–236.

Hedges, R.E., Clement, J.G., Thomas, C.D.L., O’connell, T.C., 2007. Collagen turnover in the adult femoral mid-shaft: Modeled from anthropogenic radiocarbon tracer measurements. *Am. J. Phys. Anthropol. Off. Publ. Am. Assoc. Phys. Anthropol.* 133, 808–816.

Helmer, D., 1992. La domestication des animaux par les hommes préhistoriques. FeniXX. Masson. Paris.

Helmer, D., Vigne, J.-D., 2004. La gestion des cheptels de caprinés au Néolithique dans le midi de la France, in: *Approches Fonctionnelles En Préhistoire (Actes XXVe Congrès Préhistorique de France Nanterre, 24–26 Novembre 2000)*, Paris: Société Préhistorique Française Édition. pp. 397–407.

Henton, E., Meier-Augenstein, W., Kemp, H.F., 2010. The use of oxygen isotopes in sheep molars to investigate past herding practices at the Neolithic settlement of Çatalhöyük, central Anatolia. *Archaeometry* 52, 429–449.

Hernández, A., L’Heureux, G.L., Leoni, J.B., 2021. Guanaco hunting and Llama herding in the South-Central Andes (3000-900 BP): An osteomorphometrical approach. *J. Archaeol. Sci. Rep.* 37, 102952. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2021.102952>

Hesse, B., 1982. Archaeological evidence for camelid exploitation in the Chilean Andes. *Säugetierkd. Mitteilungen* 30, 201–211.

Higham, T., Brock, F., Peresani, M., Broglio, A., Wood, R., Douka, K., 2009. Problems with radiocarbon dating the Middle to Upper Palaeolithic transition in Italy. *Quat. Sci. Rev.* 28, 1257–1267.

Higham, T., Jacobi, R., Basell, L., Ramsey, C.B., Chiotti, L., Nespoulet, R., 2011. Precision dating of the Palaeolithic: A new radiocarbon chronology for the Abri Pataud (France), a key Aurignacian sequence. *J. Hum. Evol.* 61, 549–563.

Hoberg, E.P., Alkire, N.L., Queiroz, A.D., Jones, A., 2001. Out of Africa: origins of the *Taenia* tapeworms in humans. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 268, 781–787. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1579>

Hogg, A.G., Heaton, T.J., Hua, Q., Palmer, J.G., Turney, C.S., Southon, J., Bayliss, A., Blackwell, P.G., Boswijk, G., Ramsey, C.B., Pearson, C., Petchey, F., Reimer, P., Reimer, R., Wacker, L., 2020. SHCal20 Southern Hemisphere Calibration, 0–55,000 Years cal BP. *Radiocarbon* 62, 759–778. <https://doi.org/10.1017/RDC.2020.59>

Hongo, H., Pearson, J., Öksüz, B., Ilgezdi, G., 2009. The process of ungulate domestication at Çayönü, Southeastern Turkey: a multidisciplinary approach focusing on *Bos* sp. and *Cervus elaphus*. *Anthropozoologica* 44, 63–78.

Horwitz, L.K., 1989. A reassessment of caprovine domestication in the Levantine Neolithic: Old questions, new answers. *BAR Int. Ser.* 153–181.

Hughes, C.E., Govindarajulu, R., Robertson, A., Filer, D.L., Harris, S.A., Bailey, C.D., 2007. Serendipitous backyard hybridization and the origin of crops. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 14389–14394.

Irving-Pease, E.K., Ryan, H., Jamieson, A., Dimopoulos, E.A., Larson, G., Frantz, L.A.F., 2019. Paleogenomics of Animal Domestication, in: Lindqvist, C., Rajora, O.P. (Eds.), *Paleogenomics: Genome-Scale Analysis of Ancient DNA, Population Genomics*. Springer International Publishing, Cham, pp. 225–272. https://doi.org/10.1007/13836_2018_55

Izeta, A.D., 2010. Variabilidad osteométrica de camélidos de sitios arqueológicos del NOA. *Zooarqueología Princ. Siglo XXI Aportes Teóricos Metodol. Casos Estud. B. Aires Libr. Espinillo* 29–38.

Izeta, A.D., 2004. Zooarqueología del sur de los valles Calchaquies. Estudio de conjuntos faunísticos del Periodo Formativo. Unpubl. PhD Thesis Fac. Cienc. Nat. Mus. UNLP Argent.

Izeta, A.D., Laguens, A.G., Marconetto, M.B., Scattolín, M.C., 2009a. Camelid handling in the meridional Andes during the first millennium AD: a preliminary approach using stable isotopes. *Int. J. Osteoarchaeol.* 19, 204–214.

Izeta, A.D., Otaola, C., Gasco, A., 2009b. Osteometría de falanges proximales de camélidos sudamericanos modernos. Variabilidad, estándares métricos y su importancia como conjunto comparativo para la interpretación de restos hallados en contextos arqueológicos. *Rev. Mus. Antropol.* 2, 169–180.

Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C., Bearhop, S., 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J. Anim. Ecol.* 80, 595–602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>

Jim, S., Jones, V., Ambrose, S.H., Evershed, R.P., 2006. Quantifying dietary macronutrient sources of carbon for bone collagen biosynthesis using natural abundance stable carbon isotope analysis. *Br. J. Nutr.* 95, 1055–1062.

Jing, Y., Flad, R.K., 2002. Pig domestication in ancient China. *Antiquity* 76, 724–732. <https://doi.org/10.1017/S0003598X00091171>

Jones, E.L., Conrad, C., Newsome, S.D., Kemp, B.M., Kocer, J.M., 2016. Turkeys on the fringe: Variable husbandry in “marginal” areas of the prehistoric American Southwest. *J. Archaeol. Sci. Rep.* 10, 575–583.

Kadwell, M., Fernandez, M., Stanley, H.F., Baldi, R., Wheeler, J.C., Rosadio, R., Bruford, M.W., 2001. Genetic analysis reveals the wild ancestors of the llama and the alpaca. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 268, 2575–2584. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1774>

Karakostis, F.A., Reyes-Centeno, H., Franken, M., Hotz, G., Rademaker, K., Harvati, K., 2021. Biocultural evidence of precise manual activities in an Early Holocene individual of the high-altitude Peruvian Andes. *Am. J. Phys. Anthropol.* 174, 35–48.

Kaufmann, C.A., L'Heureux, G.L., 2009. El dimorfismo sexual en guanacos (*Lama guanicoe*). Una evaluación osteométrica de elementos poscraneales. *Rev. Mus. Antropol.* 2, 181–198.

Kent, J.D., 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.

Knudson, K.J., 2009. Oxygen isotope analysis in a land of environmental extremes: the complexities of isotopic work in the Andes. *Int. J. Osteoarchaeol.* 19, 171–191.

Knudson, K.J., Pestle, W.J., Torres-Rouff, C., Pimentel, G., 2012. Assessing the life history of an andean traveller through biogeochemistry: Stable and radiogenic isotope analyses of archaeological human remains from Northern Chile. *Int. J. Osteoarchaeol.* 22, 435–451.

Knudson, K.J., Williams, S.R., Osborn, R., Forgey, K., Williams, P.R., 2009. The geographic origins of Nasca trophy heads using strontium, oxygen, and carbon isotope data. *J. Anthropol. Archaeol.* 28, 244–257.

Kwak, M., Kami, J.A., Gepts, P., 2009. The putative Mesoamerican domestication center of *Phaseolus vulgaris* is located in the Lerma–Santiago Basin of Mexico. *Crop Sci.* 49, 554–563.

Laffoon, J.E., Hoogland, M.L., Davies, G.R., Hofman, C.L., 2019. A multi-isotope investigation of human and dog mobility and diet in the pre-colonial Antilles. *Environ. Archaeol.* 24, 132–148.

Larson, G., Albarella, U., Dobney, K., Rowley-Conwy, P., Schibler, J., Tresset, A., Vigne, J.-D., Edwards, C.J., Schlumbaum, A., Dinu, A., 2007. Ancient DNA, pig domestication, and the spread of the Neolithic into Europe. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 15276–15281.

Larson, G., Fuller, D.Q., 2014. The evolution of animal domestication. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 45, 115–136.

Larson, G., Piperno, D.R., Allaby, R.G., Purugganan, M.D., Andersson, L., Arroyo-Kalin, M., Barton, L., Vigueira, C.C., Denham, T., Dobney, K., Doust, A.N., Gepts, P., Gilbert, M.T.P., Gremillion, K.J., Lucas, L., Lukens, L., Marshall, F.B., Olsen, K.M., Pires, J.C., Richerson, P.J., Casas, R.R. de, Sanjur, O.I., Thomas, M.G., Fuller, D.Q., 2014. Current perspectives and the future of domestication studies. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 6139–6146. <https://doi.org/10.1073/pnas.1323964111>

Lavallée, D., 1990. Analyse palethnologique d'un habitat préhistorique Andin : l'abri de Telarmachay, (Junín, Pérou). *Rev. Arqueol. Am.* 55–88.

Lavallée, D., 1988. L'occupation préhistorique de l'abri de Telarmachay (Pérou)-un aspect de la néolithisation andine. *Comptes Rendus Séances Académie Inscr. B.-lett.* 132, 266–288.

Lavallée, D., Julien, M., 1980. Un aspect de la préhistoire andine : l'exploitation des camélidés et des cervidés au formatif dans l'abri de Telarmachay, Junín, Pérou. *J. Société Américanistes* 67, 97–124. <https://doi.org/10.3406/jsa.1980.2189>

Lavallée, D., Julien, M., Wheeler, J., 1985. *Telarmachay: chasseurs et pasteurs préhistoriques des Andes*. Ed. Recherche sur les Civilisations, Paris, France.

Lema, V.S., 2017. Del objeto al contexto: la (s) capa (s)"e" de Huachichocana III. *Chungará Arica* 49, 209–226.

Lévi-Strauss, C., 1962. *La pensée sauvage*. (289). Plon. Paris.

L'Heureux, G.L., 2010. Morfometría de camélidos sudamericanos modernos. La variabilidad morfológica y la diversidad taxonómica. *Zooarqueología Princ. Siglo XXI Aportes Teóricos Metodol. Casos Estud.* 39–49.

L'Heureux, G.L., 2008. El estudio arqueológico del proceso coevolutivo entre las poblaciones humanas y las poblaciones de guanaco en patagonia meridional y norte de tierra del fuego [The archaeological study of the coevolutionary process between human and guanaco population in meridional Patagonia and nothern of Tierra del Fuego], *Brit Archaeol Rep Int.* Universidad Nacional de La Plata, Oxford.

L'Heureux, G.L., 2007. Morfometría de muestras óseas de Lama guanicoe procedentes de Patagonia. Un estudio arqueológico desde muestras paleontológicas, Proyecto de Ingreso a Carrera de Investigador. CONICET, Buenos Aires.

L'Heureux, G.L., Hernández, A., 2019. Geometric morphometrics of large South American camelids and their potential for the taxonomical identification in archaeological sites of the northern Argentina. *Hist. Biol.* 1–14. <https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1663841>

L'Heureux, G.L., Hernández, A., 2017. Estudio morfogeométrico de las primeras falanges delanteras de los grandes camélidos sudamericanos. *Cienc. Morfológicas* 18.

Lipe, W.D., Bocinsky, R.K., Chisholm, B.S., Lyle, R., Dove, D.M., Matson, R.G., Jarvis, E., Judd, K., Kemp, B.M., 2016. Cultural and genetic contexts for early turkey domestication in the northern Southwest. *Am. Antiq.* 81, 97–113.

Llano, C., Ugan, A., 2014. Alternative interpretations of intermediate and positive d13C isotope signals in prehistoric human remains from Southern Mendoza, Argentina: The role of CAM species consumption. *Curr. Anthropol.* 55, 822–831.

Longin, R., 1971. New method of collagen extraction for radiocarbon dating. *Nature* 230, 241–242.

López, G.E., 2003. Pastoreo y caza de camélidos en el Temprano de la Puna de Salta: Datos osteométricos del sitio Matancillas 2. *Intersecc. En Antropol.* 17–27.

López M., P., Cartajena, I., Loyola, R., Núñez, L., Carrasco, C., 2017. The Use of Hunting and Herding Spaces: Stable Isotope Analysis of Late Archaic and Early Formative Camelids in the Tulan Transect (Puna de Atacama, Chile): Stable Isotopes Analyses on Camelids in Tulan Transect (Chile). *Int. J. Osteoarchaeol.* 27, 1059–1069. <https://doi.org/10.1002/oa.2631>

López, P., Cartajena, I., Núñez, L., 2013. Análisis De Isótopos Estables En Colágeno De Huesos De Camélidos De Quebrada Tulán, Puna De Atacama, Periodo Formativo Temprano: Ca. 3.100-2.400 aP. *Chungará Arica* 45, 237–247.

López, P.M., Samec, C., Núñez, L., Carrasco, C., Loyola, R., Cartajena, I., 2021. El manejo territorial de los camélidos en la circumpuna de Atacama desde el Arcaico al Formativo (10.000-2400 aP): Una aproximación isotópica y taxonómica. *Lat. Am. Antiq.* 1–21.

Lord, K.A., Larson, G., Coppinger, R.P., Karlsson, E.K., 2020. The history of farm foxes undermines the animal domestication syndrome. *Trends Ecol. Evol.* 35, 125–136.

Lucherini, M., 1996. Group size, spatial segregation and activity of wild sympatric vicuñas *Vicugna vicugna* and guanacos *Lama guanicoe*. *Small Rumin. Res.* 20, 193–198.

Lucherini, M., Birochio, D., Marinelli, C., Legato, A.M., 2000. Spatial niche overlap between vicuñas and guanacos. *Acta Theriol. (Warsz.)* 45, 57–70.

MacNeish, R.S., 1967. A summary of the subsistence. *Prehistory Tehuacan Val.* 1, 290–309.

Mader, C., Hölzl, S., Heck, K., Reindel, M., Isla, J., 2018. The llama's share: Highland origins of camelids during the Late Paracas period (370 to 200 BCE) in south Peru demonstrated by strontium isotope analysis. *J. Archaeol. Sci. Rep.* 20, 257–270.

Maniakas, I., Kostopoulos, D.S., 2017. Assessing astragalar morphology and biomechanics in western Palaearctic Bison populations with geometric morphometrics. *Comptes Rendus Palevol* 16, 783–794.

Manin, A., Corona-M, E., Alexander, M., Craig, A., Thornton, E., Yang, D., Richards, M., Speller, C., 2018. Diversity of Management Strategies in Mesoamerican Turkeys : Archaeological, Isotopic and Genetic Evidence. *R. Soc. Open Sci.* 5, 171613. <https://doi.org/10.1098/rsos.171613>

Marín, J.C., Romero, K., Rivera, R., Johnson, W.E., González, B.A., 2017. Y-chromosome and mtDNA variation confirms independent domestications and directional hybridization in South American camelids. *Anim. Genet.* 48, 591–595. <https://doi.org/10.1111/age.12570>

Marín, J.C., Spotorno, A.E., Wheeler, J.C., 2006. Sistemática molecular y filogeografía de camélidos sudamericanos: Implicancias para su conservación y manejo. *Investig. Conserv. Manejo Vicuñas* 85–100.

Marín, J.C., Zapata, B., González, B.A., Bonacic, C., Wheeler, J.C., Casey, C., Bruford, M.W., Palma, R.E., Poulin, E., Alliende, M.A., Spotorno, Á.E., 2007. Sistemática, taxonomía y domesticación de alpacas y llamas: nueva evidencia cromosómica y molecular. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 80, 121–140. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2007000200001>

Marino, B.D., McElroy, M.B., Salawitch, R.J., Spaulding, W.G., 1992. Glacial-to-interglacial variations in the carbon isotopic composition of atmospheric CO₂. *Nature* 357, 461–466.

Marsh, E.J., 2015. The emergence of agropastoralism: Accelerated ecocultural change on the Andean altiplano, 3540–3120 cal BP. *Environ. Archaeol.* 20, 13–29.

McCaffery, H., Tykot, R.H., Gore, K.D., DeBoer, B.R., 2014. Stable Isotope Analysis of Turkey (Meleagris gallopavo) Diet from Pueblo II and Pueblo III Sites, Middle San Juan Region, Northwest New Mexico. *Am. Antiq.* 79, 337–352.

Meinekat, S.A., Miller, C.E., Rademaker, K., 2021. A site formation model for Cuncacha rock shelter: Depositional and postdepositional processes at the high-altitude key site in the Peruvian Andes. *Geoarchaeology*. 37, 304–331.

Mendel, G., 1865. Versuche über pflanzen-hybriden. *Verhandlungen Naturforschenden Ver. Brunn* 4, 3–47.

Menegaz, A., Salemme, M., Ortiz Jaureguizar, E., 1988. Una propuesta de sistematización de los caracteres morfométricos de los metapodios y las falanges de camelidae. *Procesos Context. Otros Huesos* 53–64.

Mengoni Goñalons, G.L., 2008. Camelids in ancient Andean societies: A review of the zooarchaeological evidence. *Quat. Int., Contributions to Latin American Zooarchaeology in Honour of Oscar J. Polaco, Fryxell Award recipient for Interdisciplinary Research* 185, 59–68. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2007.05.022>

Mengoni Goñalons, G.L., 2007. Camelid management during Inca times in N.W. Argentina: models and archaeozoological indicators 14.

Mengoni Goñalons, G.L., Yacobaccio, H.D., 2006. The domestication of South American camelids, in: *Documenting Domestication—New Genetic and Archaeological Paradigms*. University of California Press Berkeley-Los Angeles-London, pp. 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., 2016. Synergistic roles of climate warming and human occupation in Patagonian megafaunal extinctions during the Last Deglaciation. *Sci. Adv.* 2, e1501682.

Miller, G., 1979. An Introduction to the Ethnoarchaeology of the Andean Camelids (published dissertation). *Dep. Anthropol. Berkeley Univ. Calif.*

Miller, G.R., Burger, R.L., 1995. Our father the cayman, our dinner the llama: Animal utilization at Chavin de Huantar, Peru. *Am. Antiq.* 421–458.

Mitteroecker, P., Gunz, P., 2009. Advances in Geometric Morphometrics. *Evol. Biol.* 36, 235–247. <https://doi.org/10.1007/s11692-009-9055-x>

Molina, E.G., Little, A.V., 1981. Geoecology of the Andes: the natural science basis for research planning. *Mt. Res. Dev.* 115–144.

Mondini, M., Grant, J., Panarello, H., Samec, C., López Mendoza, P., Núñez, L., 2019. Composición isotópica del carbono y el nitrógeno en camélidos arqueológicos de la Puna de Atacama: Una comparación entre ambas vertientes de los Andes. 172–181.

Mondini, M., Muñoz, S., 2017. Osteometrics of South-Central Andean Wild Camelids: New Standards, in: Mondini M, Muñoz AS, Fernández PM, Editors. *Zooarchaeology in the Neotropics: Environmental*

Diversity and Human-Animal Interactions. pp. 177–188. https://doi.org/10.1007/978-3-319-57328-1_11

Moore, K.M., 2016. Early domesticated camelids in the Andes. *Archaeol. Andean Pastor.* 17–38.

Moore, K.M., 1998. Measures of mobility and occupational intensity in highland Peru. *Seas. Sedentism Archaeol. Perspect. Old New World Sites* 181–197.

Moore, K.M., 1989. Hunting and the origins of herding in Peru (PhD Thesis). University of Michigan.

Murphy, B.P., Bowman, D.M., 2006. Kangaroo metabolism does not cause the relationship between bone collagen $\delta^{15}\text{N}$ and water availability. *Funct. Ecol.* 20, 1062–1069.

Murra, J.V., 1978. La organización económica del Estado Inca. Siglo xxi. 11.

Neaux, D., Blanc, B., Ortiz, K., Locatelli, Y., Laurens, F., Baly, I., Callou, C., Lecompte, F., Cornette, R., Sansalone, G., 2021a. How changes in functional demands associated with captivity affect the skull shape of a wild boar (*Sus scrofa*). *Evol. Biol.* 48, 27–40.

Neaux, D., Blanc, B., Ortiz, K., Locatelli, Y., Schafberg, R., Herrel, A., Debat, V., Cucchi, T., 2021b. Constraints associated with captivity alter craniomandibular integration in wild boar. *J. Anat.* 239(2), 489–497.

Nenadic, O., Greenacre, M., 2007. Correspondence analysis in R, with two-and three-dimensional graphics: the ca package. *J. Stat. Softw.* 20.

Newsome, S.D., Koch, P.L., Etnier, M.A., Auriolos-Gamboa, D., 2006. Using Carbon and Nitrogen Isotope Values to Investigate Maternal Strategies in Northeast Pacific Otariids. *Mar. Mammal Sci.* 22, 556–572. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2006.00043.x>

Nielsen, A.E., 2000. Andean caravans: An ethnoarchaeology. The University of Arizona.

Núñez, L., Grosjean, M., Cartajena, I., 2005. Ocupaciones humanas y paleoambientes en la Puna de Atacama. Instituto de investigaciones arqueológicas y museo Universidad católica del Norte-Taraxacum.

Oberlin, C., Valladas, H., 2015. Datation par le Radiocarbone de la fraction organique de l'os. M BALASSE DAUPHIN JP BRUGAL E-M GEIGL C OBERLIN REICHE Éd Messag. D'Os Archéom. Squelette Anim. Hum. Éditions Arch. Contemp. Paris 295–314.

O'Connell, T.C., Hedges, R.E., Healey, M.A., Simpson, A.H., 2001. Isotopic comparison of hair, nail and bone: modern analyses. *J. Archaeol. Sci.* 28, 1247–1255.

O'Leary, M.H., 1988. Carbon isotopes in photosynthesis. *Bioscience* 38, 328–336.

Olivera, D., 2006. Recursos bióticos y subsistencia en sociedades agropastoriles de la Puna Meridional Argentina. *Comechingonia Rev. Arqueol.* 9, 19–56.

Olsen, K.M., Schaal, B.A., 1999. Evidence on the origin of cassava: phylogeography of *Manihot esculenta*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96, 5586–5591.

Olsen, S.L., 2006. Early horse domestication on the Eurasian steppe. *Doc. Domest. New Genet. Archaeol. Paradig.* 245–269.

Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P., Kassem, K.R., 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience* 51, 933–938. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)

Otte, K.C., Venero G, J.L., 1979. Análisis de la craneometría diferencial entre la vicuña (*Vicugna vicugna*) y la alpaca (*Lama guanicoe pacos*). *Stud. Neotropical Fauna Environ.* 14, 125–152.

Owen, J., Dobney, K., Evin, A., Cucchi, T., Larson, G., Vidarsdottir, U.S., 2014. The zooarchaeological application of quantifying cranial shape differences in wild boar and domestic pigs (*Sus scrofa*) using 3D geometric morphometrics. *J. Archaeol. Sci.* 43, 159–167.

Oyague Passuni, E., Cooper, D., 2020. Peatlands of the Central Andes Puna, South America 37, 255–260.

Paradis, E., Schliep, K., 2019. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* 35, 526–528. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>

Pardo, L.H., Nadelhoffer, K.J., 2010. Using nitrogen isotope ratios to assess terrestrial ecosystems at regional and global scales, in: *Isoscapes*. Springer, pp. 221–249.

Payne, S., 1973. Kill-off patterns in sheep and goats: the mandibles from Aşvan Kale. *Anatol. Stud.* 23, 281–303.

Pearson, O., 1951. Mammals in the highlands of southern Peru. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 106, 116–174.

Pelletier, M., Kotiaho, A., Niinimäki, S., Salmi, A.-K., 2021. Impact of selection and domestication on hindlimb bones of modern reindeer populations: Archaeological implications for early reindeer management by Sámi in Fennoscandia. *Hist. Biol.* 1–19.

Pelletier, M., Kotiaho, A., Niinimäki, S., Salmi, A.-K., 2020. Identifying early stages of reindeer domestication in the archaeological record: a 3D morphological investigation on forelimb bones of modern populations from Fennoscandia. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 12, 1–25.

Perri, A.R., Feuerborn, T.R., Frantz, L.A.F., Larson, G., Malhi, R.S., Meltzer, D.J., Witt, K.E., 2021. Dog domestication and the dual dispersal of people and dogs into the Americas. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2010083118>

Perrin, T., 2018. Nomades ou sédentaires : les multiples voies des chasseurs-cueilleurs, in: Demoule, J.-P., Garcia, D., Schnapp, A. (Eds.), *Une Histoire Des Civilisations. Comment l'archéologie Bouleverse Nos Connaissances. La Découverte*, pp. 237–244.

- Perry, L., Dickau, R., Zarrillo, S., Holst, I., Pearsall, D.M., Piperno, D.R., Berman, M.J., Cooke, R.G., Rademaker, K., Ranere, A.J., 2007. Starch fossils and the domestication and dispersal of chili peppers (*Capsicum* spp. L.) in the Americas. *science* 315, 986–988.
- Peters, J., Driesch, A., Helmer, D., 2005. The upper Euphrates-Tigris basin: Cradle of agro-pastoralism? *First Steps Anim. Domest.* 96–124.
- Pigliucci, M., Murren, C.J., Schlichting, C.D., 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *J. Exp. Biol.* 209, 2362–2367.
- Piperno, D.R., 2011. The origins of plant cultivation and domestication in the New World tropics: patterns, process, and new developments. *Curr. Anthropol.* 52, S453–S470.
- Piperno, D.R., Ranere, A.J., Holst, I., Iriarte, J., Dickau, R., 2009. Starch grain and phytolith evidence for early ninth millennium BP maize from the Central Balsas River Valley, Mexico. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 5019–5024.
- Plummer, T.W., Bishop, L.C., Hertel, F., 2008. Habitat preference of extant African bovids based on astragalus morphology: operationalizing ecomorphology for palaeoenvironmental reconstruction. *J. Archaeol. Sci.* 35, 3016–3027.
- Pöllath, N., Schafberg, R., Peters, J., 2019. Astragalar morphology: Approaching the cultural trajectories of wild and domestic sheep applying Geometric Morphometrics. *J. Archaeol. Sci. Rep.* 23, 810–821. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2018.12.004>
- Powell, R.L., Still, C.J., 2009. Biogeography of C3 and C4 vegetation in South America. *XIV Simpósio Bras. Sensoriamento Remoto* 14, 2935–2942.
- Puig, S., 1988. Craneología y craneometría de camélidos: diferenciación interespecífica y determinación de la edad. *Xama* 1, 43–56.
- Pulgar Vidal, J., 1981. *Geografía del Perú: las ocho regiones naturales del Perú*. Editor. Universo Lima.
- Pumpelly, R., Davis, W.M., Huntington, E., 1905. *Explorations in Turkestan: With an Account of the Basin of Eastern Persia and Sistan. Expedition of 1903*. Carnegie institution of Washington.
- Quade, J., Rech, J.A., Latorre, C., Betancourt, J.L., Gleeson, E., Kalin, M.T., 2007. Soils at the hyperarid margin: The isotopic composition of soil carbonate from the Atacama Desert, Northern Chile. *Geochim. Cosmochim. Acta* 71, 3772–3795.
- R Core Team (2019). [WWW Document], n.d. . Eur. Environ. Agency. URL <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/indicators/oxygen-consuming-substances-in-rivers/r-development-core-team-2006> (accessed 3.25.20).
- Rademaker, K., Bromley, G.R., Sandweiss, D.H., 2013. Peru archaeological radiocarbon database, 13,000–7000 ¹⁴C BP. *Quat. Int.* 301, 34–45.
- Rademaker, K., Hodgins, G., 2018. Exploring the chronology of occupations and burials at Cuncaicha rockshelter, Peru. *New Perspect. Peopling Am. Kerns Verl. Tuebingen* 107–124.

- Rademaker, K., Moore, K., 2019. Variation in the Occupation Intensity of Early Forager Sites of the Andean Puna. pp. 76–118. <https://doi.org/10.5876/9781607327745.c004>
- Rademaker, K., Moore, K., Lemke, A., 2018. Variation in the Occupation Intensity of Early Forager Sites of the Andean Puna. Implications for Settlement and Adaptation. *Foraging Past Archaeol. Stud. Hunt.-Gatherer Divers.* 76–118.
- Raedeke, K.J., 1976. El guanaco de Magallanes, Chile: distribución y biología. Corporación Nacional Forestal.
- Raedeke, K.J., Simonetti, J.A., 1988. Food habits of *Lama guanicoe* in the Atacama desert of northern Chile. *J. Mammal.* 69, 198–201.
- Ramirez, A., 1987. Alpaca *Clostridium perfringens* type A enterotoxemia: Purification and assays of the enterotoxin. *Bol. Inf.-Cent. Inf. Científica Camélidos Sudam. Perú.*
- Ramsey, C.B., 2001. Development of the radiocarbon calibration program. *Radiocarbon* 43, 355–363.
- Rawlings, T.A., Driver, J.C., 2010. Paleodiet of domestic turkey, Shields Pueblo (5MT3807), Colorado: isotopic analysis and its implications for care of a household domesticate. *J. Archaeol. Sci.* 37, 2433–2441.
- Reigadas, M. del C., 2001. Variabilidad y cambio cultural en el NOA desde los comienzos de la domesticación animal hasta la consolidación de las adaptaciones pastoriles.
- Reiner, R.J., Bryant, F.C., 1986. Botanical composition and nutritional quality of alpaca diets in two Andean rangeland communities. *Rangel. Ecol. Manag. Range Manag. Arch.* 39, 424–427.
- Reitz, E.J., Wing, E.S., 2008. *Zooarchaeology*. Cambridge University Press.
- Rick, J.W., 1988. The character and context of highland preceramic society. *Peruvian Prehistory* 3–40.
- Rick, J.W., 1980. Prehistoric hunters of the high Andes, *Studies in archaeology*. Academic Press, New York.
- Rick, J.W., Moore, K.M., 1999. El Precerámico de las punas de Junín: el punto de vista desde Panajahuasi. *Bol. Arqueol. PUCP* 263–296.
- Ripley, B.D., 1996. *Pattern Recognition and Neural Networks*. Cambridge University Press.
- Rodríguez, M.F., 2014. Archaeobotany and vegetable resources. Settlement systems and mobility in the Southern Argentinean Puna. *Hunt.-Gatherers High Alt. Desert People Salt Puna* 145–168.
- Rohlf, F.J., Slice, D., 1990. Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Syst. Zool.* 39, 40–59. <https://doi.org/10.2307/2992207>
- Roig, F.A., 1972. Bosquejo fisonómico de la vegetación de la provincia de Mendoza. *Bol. Soc. Argent. Botánica* 13, 49–81.

Roig, F.A., Carretero, E.M., Méndez, E., 2000. Vegetación de la Provincia de Mendoza. Argent. Recur. Probl. Ambient. Zona Árida Prim. Parte Prov. Mendoza S. Juan Rioja 1, 2.

Roullier, C., Duputié, A., Wennekes, P., Benoit, L., Fernández Bringas, V.M., Rossel, G., Tay, D., McKey, D., Lebot, V., 2013. Disentangling the origins of cultivated sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.). PLoS One 8, e62707.

Rowley-Conwy, P., Albarella, U., Dobney, K., 2012. Distinguishing wild boar from domestic pigs in prehistory: a review of approaches and recent results. J. World Prehistory 25, 1–44.

Ruthsatz, B., Movia, C.P., 1975. Relevamiento de las estepas andinas del noreste de la provincia de Jujuy, República Argentina.

Saitou, N., Nei, M., 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. Mol. Biol. Evol. 4, 406–425.

Salcedo Camacho, L., E., Marcos, S., 2019. Central Andes: Prehispanic Hunter-Gatherers.

Samec, C.T., 2011. Perspectiva isotópica sobre la alimentación de camélidos domésticos y silvestres de la Puna Jujeña: Construyendo un marco de referencia para estudios arqueológicos.

Samec, C.T., Morales, M.R., Yacobaccio, H.D., 2014. Exploring human subsistence strategies and environmental change through stable isotopes in the dry Puna of Argentina. Int. J. Osteoarchaeol. 24, 134–148.

Samec, C.T., Pirola, M., Yacobaccio, H.D., Panarello, H.O., 2020. Assessing prehispanic herding strategies through stable isotope analysis: A case study from the Dry Puna of Argentina. Environ. Archaeol. 25, 353–364.

Santana-Sagredo, F., Dufour, E., Goepfert, N., Zazzo, A., Jordán, R.F., Sánchez, S.V., 2020. New Bioarchaeological Evidence and Radiocarbon Dates from the Lambayeque/Sicán Culture Camelids from the El Brujo Complex (Northern Coast of Peru): Implications for Funerary and Herd Management Practices. Environ. Archaeol. 25, 333–352. <https://doi.org/10.1080/14614103.2018.1556960>

Santoro, C., Núñez, L., 1987. Hunters of the dry puna and the salt puna in northern Chile. Andean Past 1, 6.

Sarris, D., Siegwolf, R., Körner, C., 2013. Inter-and intra-annual stable carbon and oxygen isotope signals in response to drought in Mediterranean pines. Agric. For. Meteorol. 168, 59–68.

Schlager, S., 2013. Soft-Tissue reconstruction of the human nose: population differences and sexual dimorphism, Anthropologie. Univ. Freibg. Uni-Versit Ätsbibliothek Freibg. 24.

Schoeninger, M.J., DeNiro, M.J., 1984. Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. Geochim. Cosmochim. Acta 48, 625–639.

Schulze, E.-D., Ellis, R., Schulze, W., Trimborn, P., Ziegler, H., 1996. Diversity, metabolic types and $\delta^{13}\text{C}$ carbon isotope ratios in the grass flora of Namibia in relation to growth form, precipitation and habitat conditions. Oecologia 106, 352–369.

Scott, J.C., 2017. *Against the grain*, in: *Against the Grain*. Yale University Press.

Scrucca, L., Fop, M., Murphy, T.B., Raftery, A.E., 2016. mclust 5: Clustering, Classification and Density Estimation Using Gaussian Finite Mixture Models. *R J.* 8, 289–317.

Seetah, K., Cucchi, T., Dobney, K., Barker, G., 2014. A geometric morphometric re-evaluation of the use of dental form to explore differences in horse (*Equus caballus*) populations and its potential zooarchaeological application. *J. Archaeol. Sci.* 41, 904–910. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2013.10.022>

Sharpe, A.E., Emery, K.F., Inomata, T., Triadan, D., Kamenov, G.D., Krigbaum, J., 2018. Earliest isotopic evidence in the Maya region for animal management and long-distance trade at the site of Ceibal, Guatemala. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, 3605–3610. <https://doi.org/10.1073/pnas.1713880115>

Shimada, M., Shimada, I., 1985. Prehistoric Llama Breeding and Herding on the North Coast of Peru. *Am. Antiq.* 50, 3–26. <https://doi.org/10.2307/280631>

Smith, B.D., 2006. Eastern North America as an independent center of plant domestication. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103, 12223–12228.

Smith, B.D., 1997. The initial domestication of *Cucurbita pepo* in the Americas 10,000 years ago. *Science* 276, 932–934.

Smith, B.D., Cowan, C.W., Hoffman, M.P., 2007. *Rivers of change: essays on early agriculture in eastern North America*. University of Alabama Press.

Somerville, A.D., Sugiyama, N., Manzanilla, L.R., Schoeninger, M.J., 2017. Leporid management and specialized food production at Teotihuacan: stable isotope data from cottontail and jackrabbit bone collagen. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 9, 83–97.

Somerville, A.D., Sugiyama, N., Manzanilla, L.R., Schoeninger, M.J., 2016. Animal management at the ancient metropolis of Teotihuacan, Mexico: stable isotope analysis of leporid (cottontail and jackrabbit) bone mineral. *PLoS One* 11, e0159982.

Speller, C.F., Kemp, B.M., Wyatt, S.D., Monroe, C., Lipe, W.D., Arndt, U.M., Yang, D.Y., 2010. Ancient mitochondrial DNA analysis reveals complexity of indigenous North American turkey domestication. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 107, 2807–2812. <https://doi.org/10.1073/pnas.0909724107>

Stahl, P.W., 2008. Animal domestication in South America, in: *The Handbook of South American Archaeology*. Springer, pp. 121–130.

Stahl, P.W., 2005. An exploratory osteological study of the muscovy duck (*Cairina moschata*) (Aves: Anatidae) with implications for neotropical archaeology. *J. Archaeol. Sci.* 32, 915–929.

Stahl, P.W., Muse, M.C., Delgado-Espinoza, F., 2006. New evidence for pre-Columbian Muscovy Duck *Cairina moschata* from Ecuador. *Ibis* 148, 657–663.

Stewart, G.R., Turnbull, M.H., Schmidt, S., Erskine, P.D., 1995. ^{13}C natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: a biological integrator of water availability. *Funct. Plant Biol.* 22, 51–55.

Stoertz, G.E., Ericksen, G.E., 1974. Geology of salars in northern Chile. Prof: Pap. U.S. geol. Surv. 811,65 pp.

Sugiyama, N., Somerville, A.D., Schoeninger, M.J., 2015. Stable isotopes and zooarchaeology at Teotihuacan, Mexico reveal earliest evidence of wild carnivore management in Mesoamerica. *PLoS One* 10, e0135635.

Swap, R.J., Aranibar, J.N., Dowty, P.R., Gilhooly III, W.P., Macko, S.A., 2004. Natural abundance of ^{13}C and ^{15}N in C_3 and C_4 vegetation of southern Africa: patterns and implications. *Glob. Change Biol.* 10, 350–358.

Szpak, P., 2014. Complexities of nitrogen isotope biogeochemistry in plant-soil systems: implications for the study of ancient agricultural and animal management practices. *Front. Plant Sci.* 5, 288.

Szpak, P., 2013. Stable isotope ecology and human-animal interactions in northern Peru. Electronic Thesis and Dissertation Repository 1634.

Szpak, P., Chicoine, D., Millaire, J.-F., White, C.D., Parry, R., Longstaffe, F.J., 2015a. Early Horizon camelid management practices in the Nepeña Valley, north-central coast of Peru. *Environ. Archaeol.* 21, 230–245. <https://doi.org/10.1179/1749631415Y.0000000002>

Szpak, P., Millaire, J.-F., Chapdelaine, C., White, C.D., Longstaffe, F.J., 2020. An Integrated isotopic study of Early Intermediate Period camelid husbandry in the Santa Valley, Perú. *Environ. Archaeol.* 25, 279–295. <https://doi.org/10.1080/14614103.2019.1583302>

Szpak, P., Millaire, J.-F., White, C.D., Lau, G.F., Surette, F., Longstaffe, F.J., 2015b. Origins of Prehispanic Camelid Wool Textiles from the North and Central Coasts of Peru Traced by Carbon and Nitrogen Isotopic Analyses. *Curr. Anthropol.* 56, 449–459. <https://doi.org/10.1086/680873>

Szpak, P., Millaire, J.-F., White, C.D., Longstaffe, F.J., 2014. Small scale camelid husbandry on the north coast of Peru (Virú Valley): Insight from stable isotope analysis. *J. Anthropol. Archaeol.* 36, 110–129. <https://doi.org/10.1016/j.jaa.2014.08.005>

Szpak, P., Valenzuela, D., 2020. Camelid husbandry in the Atacama Desert? A stable isotope study of camelid bone collagen and textiles from the Lluta and Camarones valleys, northern Chile. *PLoS One* 15, e0228332.

Szpak, P., White, C.D., Longstaffe, F.J., Millaire, J.-F., Vásquez Sánchez, V.F., 2013. Carbon and nitrogen isotopic survey of northern Peruvian plants: baselines for paleodietary and paleoecological studies. *PLoS One* 8, e53763.

Takigami, M., Uzawa, K., Seki, Y., Chocano, D., Yoneda, M., 2019. Isotopic Evidence for Camelid Husbandry During the Formative Period at the Pacopampa Site, Peru. *Environ. Archaeol.* 1–17. <https://doi.org/10.1080/14614103.2019.1586091>

Taylor, W.W., 1964. Tethered nomadism and water territoriality: an hypothesis. Mexico.

Tchernov, E., Horwitz, L.K., 1991. Body size diminution under domestication: unconscious selection in primeval domesticates. *J. Anthropol. Archaeol.* 10, 54–75.

- Thomas, E., van Zonneveld, M., Loo, J., Hodgkin, T., Galluzzi, G., van Etten, J., 2012. Present spatial diversity patterns of *Theobroma cacao* L. in the neotropics reflect genetic differentiation in Pleistocene refugia followed by human-influenced dispersal. *PLoS One* 7, e47676.
- Thompson, R.F., Spencer, W.A., 1966. Habituation: a model phenomenon for the study of neuronal substrates of behavior. *Psychol. Rev.* 73, 16.
- Thornton, E., Emery, K.F., Speller, C., 2016. Ancient Maya turkey husbandry: Testing theories through stable isotope analysis. *J. Archaeol. Sci. Rep.* 10, 584–595.
- Thornton, E.K., Defrance, S.D., Krigbaum, J., Williams, P.R., 2011. Isotopic evidence for Middle Horizon to 16th century camelid herding in the Osmore Valley, Peru. *Int. J. Osteoarchaeol.* 21, 544–567. <https://doi.org/10.1002/oa.1157>
- Tomczyk, W., Giersz, M., Sołtysiak, A., Kamenov, G., Krigbaum, J., 2019. Patterns of camelid management in Wari Empire reconstructed using multiple stable isotope analysis: evidence from Castillo de Huarmey, northern coast of Peru. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 11, 1307–1324. <https://doi.org/10.1007/s12520-017-0590-6>
- Tomka, S.A., 1992. Vicuñas and Llamas: Parallels in behavioral ecology and implications for the domestication of andean camelids. *Hum. Ecol.* 20, 407–433. <https://doi.org/10.1007/BF00890428>
- Tonni, E.P., Politis, G., 1980. La distribución del guanaco (Mammalia, Camelidae) en la provincia de Buenos Aires durante el Pleistoceno tardío y Holoceno. Los factores climáticos como causas de su retracción. *Ameghiniana* 17, 53–66.
- Torgo, L., 2011. Data mining with R: learning with case studies. Chapman and Hall/CRC.
- Torres, H., 1985. Guanaco: distribución y conservación del Guanaco. UICN/CSE Grupo Especialista en Camélidos Sudamericanos, Informes Especial No. 2.
- Tosi, J.A., 1960. Zonas de vida natural en el Perú: memoria explicativa sobre el mapa ecológico del Perú. IICA Biblioteca Venezuela.
- Troll, C., 1968. The cordilleras of the tropical Americas, aspects of climatic, phytogeographical and agrarian ecology, in: *Colloquium Geographicum* (Univ. Bonn). pp. 15–56.
- Trut, L., Oskina, I., Kharlamova, A., 2009. Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model. *Bioessays* 31, 349–360.
- Tykot, R.H., Staller, J.E., 2002. The importance of early maize agriculture in coastal Ecuador: new data from La Emerenciana. *Curr. Anthropol.* 43, 666–677.
- Van Buren, M., 1993. Community and empire in Southern Peru: the site of Torata Alta under Spanish rule (PhD Thesis). The University of Arizona.
- Van der Hammen, T., Noldus, G.W., Lavalley, D., Julien, M., Wheeler, J.C., Karlin, C., 1985. Pollen analysis of the Telarmachay Rockshelter. *Telarmachay Chass. Pasteurs Prehist. Andes Paris ADPF* 379387.

Van Heerwaarden, J., Doebley, J., Briggs, W.H., Glaubitz, J.C., Goodman, M.M., Gonzalez, J. de J.S., Ross-Ibarra, J., 2011. Genetic signals of origin, spread, and introgression in a large sample of maize landraces. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 1088–1092.

Vásquez, V.F., Redondo, R., Rosales, T.E., Dorado, G., Peiró, V., 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). *J. Archaeol. Sci. Rep.* 29, 102083. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2019.102083>

Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002. *Modern Applied Statistics with S*, 4th ed, Statistics and Computing. Springer-Verlag, New York. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-21706-2>

Verano, J.W., DeNiro, M.J., 1993. Locals or foreigners? Morphological, biometric and isotopic approaches to the question of group affinity in human skeletal remains recovered from unusual archaeological contexts. *Investig. Anc. Hum. Tissue Chem. Anal. Anthropol.* 361–386.

Vigne, J.-D., 2015. Early domestication and farming: what should we know or do for a better understanding? *Anthropozoologica* 50, 123–150.

Vigne, J.-D., 2011. The origins of animal domestication and husbandry: a major change in the history of humanity and the biosphere. *C. R. Biol.* 334, 171–181.

Vigne, J.-D., 1988. Les mammifères post-glaciaires de Corse. Étude archéozoologique. *Persée-Portail des revues scientifiques en SHS*.

Vigne, J.-D., Carrere, I., Briois, F., Guilaine, J., 2011. The early process of mammal domestication in the Near East: New evidence from the Pre-Neolithic and Pre-Pottery Neolithic in Cyprus. *Curr. Anthropol.* 52, S255–S271.

Vigne, J.-D., Helmer, D., 2007. Was milk a “secondary product” in the Old World Neolithisation process? Its role in the domestication of cattle, sheep and goats. *Anthropozoologica* 42, 9–40.

Vigne, J.-D., Helmer, D., Peters, J., 2005a. New archaeological approaches to trace the first steps of animal domestication: general presentation, reflections and proposals, *The first steps of animal domestication: new archaeozoological approaches. Proceedings of the 9th Conference of the International Council of Archaeozoology, Durham, August 2002* (J.-D. Vigne, J. Peters, and D. Helmer, eds.). ed. Oxbow Books, Oxford, United Kingdom.

Vigne, J.-D., Peters, J., Helmer, D., 2005b. *The first steps of animal domestication. New Archaeozoological Approaches*.

Vilá, B., Arzamendia, Y., 2020. South American Camelids: their values and contributions to people. *Sustain. Sci.* 1–18.

Virginia, R.A., Delwiche, C.C., 1982. Natural ^{15}N abundance of presumed N_2 -fixing and non- N_2 -fixing plants from selected ecosystems. *Oecologia* 54, 317–325.

Walker, L.I., Soto, M.A., Spotorno, Á.E., 2014. Similarities and differences among the chromosomes of the wild guinea pig *Cavia tschudii* and the domestic guinea pig *Cavia porcellus* (Rodentia, Caviidae). *Comp. Cytogenet.* 8, 153–167. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v8i2.7509>

- Waltenberger, L., Rebay-Salisbury, K., Mitteroecker, P., 2021. Three-dimensional surface scanning methods in osteology: A topographical and geometric morphometric comparison. *Am. J. Phys. Anthropol.* 174, 846–858.
- Warnes, G.R., Bolker, B., Lumley, T., Warnes, M.G.R., 2015. Package ‘gtools.’ R Package Version 3.
- Weissbrod, L., Marshall, F.B., Valla, F.R., Khalaily, H., Bar-Oz, G., Auffray, J.-C., Vigne, J.-D., Cucchi, T., 2017. Origins of house mice in ecological niches created by settled hunter-gatherers in the Levant 15,000 y ago. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, 4099–4104.
- Westengen, O.T., Huaman, Z., Heun, M., 2005. Genetic diversity and geographic pattern in early South American cotton domestication. *Theor. Appl. Genet.* 110, 392–402.
- Wheeler, J.C., Chikhi, L., Bruford, M., 2006. Genetic Analysis of the Origins of Domestic South American Camelids. *Doc. Domest. New Genet. Archaeol. Paradig.*
- Wheeler, J.C., 2012. South American camelids-past, present and future. *J. Camelid Sci.* 5, 1–24.
- Wheeler, J.C., 1999. Patrones prehistóricos de utilización de los camélidos sudamericanos. *Bol. Arqueol. Pucp* 297–305.
- Wheeler, J.C., 1996. El estudio de restos momificados de alpacas y llamas precolombinas. *Zooarqueología Camélidos Perspect. Teóricas Metodol.* 2, 91–101.
- Wheeler, J.C., 1995. Evolution and present situation of the South American Camelidae. *Biol. J. Linn. Soc.* 54, 271–295.
- Wheeler, J.C., 1985. De la chasse a l’élevage. *Telarmachay Chass. Pasteurs Préhistoriques Andes CNRS Paris* Pp61–79.
- Wheeler, J.C., 1982. Aging llamas and alpacas by their teeth. *Llama World* 1, 12–17.
- Wheeler, J.C., Russel, A.J.F., Redden, H., 1995. Llamas and alpacas: pre-conquest breeds and post-conquest hybrids. *J. Archaeol. Sci.* 22, 833–840.
- Wheeler Pires-Ferreira, J.C., Pires-Ferreira, E., Kaulicke, P., 1976. Preceramic animal utilization in the Central Peruvian Andes. *Science* 194, 483–490.
- White, C., Pohl, M., Schwarcz, H., Longstaffe, F., 2004. Feast, Field, and Forest: Deer and Dog Diets at Lagartero, Tikal, and Copán. pp. 141–158. <https://doi.org/10.2307/j.ctvhhhfk.15>
- Wickham, H., 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*, 2nd ed, Use R! Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>
- Wilcox, B.P., Bryant, F.C., Fraga, V.B., 1987. An evaluation of range condition on one range site in the Andes of central Peru. *J. of Range Management* 40, 141–45.
- Wiley, D., Amenta, N., Alcantara, D.A., Ghosh, D., Kil, Y.J., Delson, E., Harcourt-Smith, W., John, K.S., Rohlf, F., Hamann, B., 2005. Evolutionary morphing. *VIS 05 IEEE Vis.* 2005. <https://doi.org/10.1109/VIS.2005.30>

- Wilkins, A.S., Wrangham, R.W., Fitch, W.T., 2014. The “domestication syndrome” in mammals: a unified explanation based on neural crest cell behavior and genetics. *Genetics* 197, 795–808.
- Wilson, L.A.B., Balcarcel, A., Geiger, M., Heck, L., Sánchez-Villagra, M.R., 2021. Modularity patterns in mammalian domestication: Assessing developmental hypotheses for diversification. *Evol. Lett.* 5, 385–396. <https://doi.org/10.1002/evl3.231>
- Wing, E.S., 1975. Hunting and herding in the Peruvian Andes. *Archaeozoological Stud.* 302–308.
- Wing, E.S., 1972. Utilization of Animal Resources in the Peruvian Andes, in: Seiichi, I., Terada, K. (Eds.), *Andes 4: Excavations at Kotosh, Peru, 1963 and 1966*. University of Tokyo Press, Tokyo, pp. 327–352.
- Winterhalder, B.P., Thomas, R.B., 1978. Geoecology of southern highland Peru: a human adaptation perspective.
- Yacobaccio, H., Madero, C.M., Malmierca, M.P., Reigadas, M. del C., 1998. Caza, domesticación y pastoreo de camélidos en la Puna argentina. *Relac. Soc. Argent. Antropol.* tomo 22-23.
- Yacobaccio, H., Vila, B., 2016. A model for llama (*Lama glama* Linnaeus, 1758) domestication in the southern Andes. *Anthropozoologica* 51, 5–13. <https://doi.org/10.5252/az2016n1a1>
- Yacobaccio, H.D., 2021. The domestication of South American camelids: a review. *Anim. Front.* 11, 43–51.
- Yacobaccio, H.D., 2010. Osteometría de llamas (*Lama glama* L.) y sus consecuencias arqueológicas. *Zooarqueología Princ. Siglo XXI* 65–75.
- Yacobaccio, H.D., 2007. Andean camelid herding in the South Andes: ethnoarchaeological models for archaeozoological research. *Anthropozoologica* 42, 143–154.
- Yacobaccio, H.D., 1991. Sistemas de asentamiento de los cazadores-recolectores tempranos de los Andes Centro-Sur. Unpubl. Dr. Thesis Fac. Filos. Let. Univ. B. Aires B. Aires.
- Yacobaccio, H.D., Madero, C.M., 1992. Zooarqueología de Huachichocana III (Jujuy, Argentina).
- Yacobaccio, H.D., Morales, M., Samec, C., 2017. Early to Middle Holocene climatic change and the use of animal resources by highland hunter-gatherers of the south-central Andes, in: *Climate Change and Human Responses*. Springer, pp. 103–121.
- Yacobaccio, H.D., Morales, M.R., Samec, C.T., 2009. Towards an isotopic ecology of herbivory in the Puna ecosystem: new results and patterns on *Lama glama*. *Int. J. Osteoarchaeol.* 19, 144–155.
- Yacobaccio, H.D., Morales, M.R., Solá, P., Samec, C.T., Huguin, R., Oxman, B.I., 2013. Mid-Holocene occupation of the Dry Puna in NW Argentina: Evidence from the Hornillos 2 rockshelter. *Quat. Int.* 307, 38–49.
- Yacobaccio, H.D., Samec, C.T., Catá, M.P., 2010. Isótopos estables y zooarqueología de camélidos en contextos pastoriles de la puna (Jujuy, Argentina). *Zooarqueología Princ. Siglo XXI* 77–86.

- Zazzo, A., Lepetz, S., Magail, J., Gantulga, J.-O., 2019. High-precision dating of ceremonial activity around a large ritual complex in Late Bronze Age Mongolia. *antiquity* 93, 80–98.
- Zeder, M.A., 2015. Core questions in domestication research. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 112, 3191–3198. <https://doi.org/10.1073/pnas.1501711112>
- Zeder, M.A., 2006a. *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*. University of California Press.
- Zeder, M.A., 2006b. Reconciling rates of long bone fusion and tooth eruption and wear in sheep (*Ovis*) and goat (*Capra*). *Recent Adv. Ageing Sexing Anim. Bones* 9, 87–118.
- Zeder, M.A., 2001. A metrical analysis of a collection of modern goats (*Capra hircus aegargus* and *C. h. hircus*) from Iran and Iraq: implications for the study of caprine domestication. *J. Archaeol. Sci.* 28, 61–79.
- Zeder, M.A., 1999. Animal domestication in the Zagros: a review of past and current research. *Paléorient* 11–25.
- Zeder, M.A., Hesse, B., 2000. The initial domestication of goats (*Capra hircus*) in the Zagros mountains 10,000 years ago. *Science* 287, 2254–2257.
- Zelditch, M., Swiderski, D., Sheets, H.D., Fink, W., 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. Primer. <https://doi.org/10.1016/B978-012778460-1/50003-X>
- Zizumbo-Villarreal, D., Colunga-GarcíaMarín, P., 2010. Origin of agriculture and plant domestication in West Mesoamerica. *Genet. Resour. Crop Evol.* 57, 813–825.

Annexes

Listes des annexes

ANNEXE 1 : TABLEAU DES CINQ MESURES LINEAIRES BRUTES PRISES SUR LES PREMIERES PHALANGES DES CAMELIDES ACTUELS (A) ASSOCIES A LEURS INFORMATIONS CONTEXTUELLES (B)	209
ANNEXE 2 : INFORMATIONS CONTEXTUELLES SUPPLEMENTAIRES ET TABLEAU DES CINQ MESURES LINEAIRES BRUTES PRISES SUR LES PREMIERES PHALANGES DES CAMELIDES ARCHEOLOGIQUES.	238
ANNEXE 3 : DESCRIPTION DES CINQ MESURES LINEAIRES PRISES SUR LES PREMIERES PHALANGES (KENT 1982: APPENDIX IV.1 DESCRIPTION OF MEASUREMENTS TAKEN ON CAMELID SKELETAL ELEMENTS)	247
ANNEXE 4 : POSITION ANATOMIQUE TESTEE AVEC LES PREDICTIONS K-MW SUR LES 11 PHALANGES ARCHEOLOGIQUES.....	248
ANNEXE 5 : SITES ARCHEOLOGIQUES SUR LESQUELS ONT ETE IDENTIFIES LES PREMIERS INDICES DE MANIPULATION ANTHROPIQUE SUR LES CAMELIDES SUD-AMERICAINS, AINSI QUE LEUR METHODE DE DATATION ASSOCIEE, EN L'ETAT DES CONNAISSANCES ACTUELLES.	249
ANNEXE 6 : VALEURS DE $\Delta^{13}\text{C}$ (V-PDB) ET DE $\Delta^{15}\text{N}$ (V-AIR) DU COLLAGENE OSSEUX DES CSA ACTUELS ET ARCHEOLOGIQUES UTILISEES DANS L'ANALYSES ISOTOPIQUES, AINSI QUE LEURS INFORMATIONS CONTEXTUELLES ASSOCIEES. *AFIN DE POUVOIR COMPARER LES CSA ACTUELS AUX CSA ARCHEOLOGIQUES LES VALEURS DU $\Delta^{13}\text{C}$ ONT AUSSI ETE AJUTEES D'UNE VALEUR DE +1,5 ‰ (COMBUSTIBLES FOSSILES) (FRIEDLI ET AL., 1986; MARINO ET AL., 1992). **DE PLUS, LES VALEURS DE $\Delta^{13}\text{C}$ DES INDIVIDUS QUI ONT ETE MESUREES A PARTIR DE POIL, DE MUSCLE ET DE PEAU ONT ETE AJUSTEES COMME EXPLIQUE DANS LE CHAPITRE 5. ..	252
ANNEXE 7 : TESTS STATISTIQUES REALISES DANS LA THESE	265

Annexe 1 : tableau des cinq mesures linéaires brutes prises sur les premières phalanges des camélidés actuels (a) associés à leurs informations contextuelles (b).

a. Mesures linéaires

Reference	id_code	Species	Origine	Age	Sex	Anatomical part	V1	V2	V3	V4	V5
MNHN_Paris	1995_1241	VICUÑA	MNHN zoological garden	26/04/1981 - 7/11/1994	M	fore	60,22	16,11	15,61	12,36	14,04
MNHN_Paris							60,25	15,85	15,62	12,82	14,03
MNHN_Paris							60,29	15,86	15,85	12,69	14,08
MNHN_Paris						fore	60,19	15,62	15,51	11,98	13,08
MNHN_Paris							60,18	15,72	15,42	12,01	13,1
MNHN_Paris							60,22	15,62	15,45	12,14	12,27
MNHN_Paris						fore	59,19	15,94	15,23	11,52	11,97
MNHN_Paris							59,33	15,96	14,94	11,89	12,14
MNHN_Paris							59,33	16,04	14,95	11,71	12,52
MNHN_Paris	1943_114	VICUÑA	MNHN zoological parc	8 years	M	fore	63,32	17,79	16,47	14,49	13,25
MNHN_Paris							63,3	17,57	16,3	13,36	12,93
MNHN_Paris							63,25	17,84	16,15	14,35	13,28
MNHN_Paris						fore	62,49	17,63	17,05	14,92	14,29
MNHN_Paris							62,67	17,41	16,88	14,86	14,07

MNHN_Paris							62,64	17,46	17,09	14,9	14,02
MNHN_Paris						fore	60,64	17,32	16,77	14,93	13,66
MNHN_Paris							60,64	17,38	16,35	14,77	14,11
MNHN_Paris							60,68	17,38	16,73	15,04	14,5
MNHN_Paris						fore	61,5	17,98	16,45	14,19	12,74
MNHN_Paris							61,47	17,99	15,93	14,08	13,22
MNHN_Paris							61,28	17,98	15,77	14,1	12,89
MNHN_Paris	1957_1304	VICUÑA	Checayani region 42000 m Pérou (J.Dorst personnel collection)	5 years 9 months	M	fore	63,96	16,82	16,17	12,83	13,16
MNHN_Paris							64,01	16,8	16,44	13,2	12,97
MNHN_Paris							64,38	16,83	16,27	12,9	12,97
MNHN_Paris						fore	64,77	16,86	16,68	13,34	13,08
MNHN_Paris							64,76	16,85	16,68	13,1	13,03
MNHN_Paris							64,73	16,66	16,7	12,86	13,03
MNHN_Paris						fore	65,55	16,97	16,52	13,08	13,12
MNHN_Paris							65,49	17,37	16,42	12,51	13,1
MNHN_Paris							65,54	17,18	16,28	12,25	12,87
MNHN_Paris						fore	63,68	16,42	16,54	12,8	12,95
MNHN_Paris							63,62	16,49	16,29	13,21	13,02
MNHN_Paris							63,62	16,39	16,22	12,47	13,15

MNHN_Paris	1957_1305	VICUÑA	Checayani region 42000 m Pérou (J.Dorst personal collection)	adult	F	fore	58,64	15,73	15,76	12,26	12,48
MNHN_Paris							58,57	16,38	15,92	12,12	12,18
MNHN_Paris							58,87	16,03	15,88	12,41	12,01
MNHN_Paris						fore	60,08	15,58	15,88	12,73	12,02
MNHN_Paris							60,15	16	15,88	12,8	12,09
MNHN_Paris							60,15	15,78	15,97	13,05	12,18
MNHN_Paris	1897_478	GUANACO	Patagonia (Henry de La Vaulx collection)	adult		fore	70,91	22,76	21,02	18,15	16,67
MNHN_Paris							70,81	22,82	20,16	17,06	16,65
MNHN_Paris							70,93	22,73	20,16	17,22	16,82
MNHN_Paris						fore	72,54	22,37	21,13	17,75	16,3
MNHN_Paris							72,68	22,48	20,84	17,96	15,59
MNHN_Paris							72,64	22,49	21,09	18,01	16,3
MNHN_Paris						fore	72,12	22,68	21,19	18,72	17,02
MNHN_Paris							72,13	22,63	21,23	18,17	17,38
MNHN_Paris							72,08	22,87	21,05	18,65	17,57
MNHN_Paris						fore	73,16	22,12	20,37	18,23	17,54
MNHN_Paris							73,35	22,08	20,26	18,51	17,43
MNHN_Paris							73,28	22,12	20,14	17,56	17,21
MNHN_Paris	1860_157	GUANACO		adult	M	fore	78,79	22,79	21,45	19,77	17,22
MNHN_Paris							78,71	23,06	21,45	19,32	17,38

MNHN_Paris							78,62	23,12	21,47	19,45	17,65
MNHN_Paris						fore	78,79	22,74	20,55	19,36	17,47
MNHN_Paris							78,86	22,58	20,57	18,66	17,19
MNHN_Paris							78,87	22,84	20,55	19,23	17,03
MNHN_Paris	1907_178	GUANACO	M. L'Hoest collection	adult	M	fore	74,63	21,17	19,47	16,6	15,93
MNHN_Paris							74,46	21,27	19,56	16,41	16,04
MNHN_Paris							74,56	21,43	19,78	16,09	16,23
MNHN_Paris						fore	75,58	23,17	20,31	16,51	16,71
MNHN_Paris							75,63	23,13	19,65	16,53	16,81
MNHN_Paris							75,72	22,95	20,16	16,99	16,67
MNHN_Paris						fore	74,33	22,46	20,31	16,75	16,46
MNHN_Paris							74,56	22,38	19,99	16,88	16,47
MNHN_Paris							74,45	22,12	19,95	16,3	16,47
MNHN_Paris						fore	75,74	21,76	19,93	17,17	16,21
MNHN_Paris							75,72	21,39	19,91	16,72	16,21
MNHN_Paris							75,77	21,37	19,95	16,69	16,28
MNHN_Paris	1907_356	GUANACO	M. L'Hoest collection	adult		fore	74,28	20,48	19,42	16,15	15,59
MNHN_Paris							74,29	20,51	19,41	15,58	15,62
MNHN_Paris							74,09	20,62	19,42	16,08	15,84
MNHN_Paris						fore	72,64	20,01	19,25	15,88	15,75
MNHN_Paris							72,9	20,35	19,23	15,43	15,93

MNHN_Paris							72,82	20,06	19,24	15,06	15,89
MNHN_Paris						fore	72,3	20,37	19,35	16,47	16,5
MNHN_Paris							72,78	20,25	19,1	16,56	16,57
MNHN_Paris							72,96	20,56	19,16	15,79	16,61
MNHN_Paris						fore	73,85	20,15	19,57	16,47	16,3
MNHN_Paris							73,83	20,14	19,52	15,61	16,44
MNHN_Paris							73,83	20,4	19,51	15,82	16,48
MNHN_Paris	1914_68	GUANACO	MNHN zoological garden	adult	M	fore	72,86	22,68	19,37	18,1	17,17
MNHN_Paris							72,88	22,48	19,49	18,09	17,24
MNHN_Paris							72,89	22,71	19,87	18,12	16,75
MNHN_Paris						fore	72,03	23,05	19,37	17,41	17,24
MNHN_Paris							72,03	23,23	19,39	17,39	17,52
MNHN_Paris							72,12	23,12	19,43	17,53	17,84
MNHN_Paris	1935_79	GUANACO	MNHN zoological garden	adult		fore	75,04	20,15	18,73	16,06	16,53
MNHN_Paris							75,08	20,05	18,83	15,51	16,57
MNHN_Paris							75,02	20,09	18,99	15,31	16,48
MNHN_Paris						fore	74,7	20,09	18,94	15,9	16
MNHN_Paris							74,48	20,23	19,03	16,17	16,19
MNHN_Paris							74,32	20,18	19,03	15,3	16,48
MNHN_Paris						fore	74,79	20,61	18,94	15,79	16,29
MNHN_Paris							74,97	20,43	18,86	15,87	16,57

MNHN_Paris							74,84	20,55	18,95	15,7	16,55
MNHN_Paris	1974_120	LLAMA GLLAMA	MNHN zoological garden	14 years	M	fore	70,08	22,9	20,36	16,58	15,44
MNHN_Paris							70,41	23,05	20,35	16,14	15,56
MNHN_Paris							70,27	23,1	20,45	16,22	15,14
MNHN_Paris						fore	68,95	24,41	20,29	16,3	15,39
MNHN_Paris							68,9	23,78	19,43	16,37	15,35
MNHN_Paris							68,8	24,24	19,11	16,22	15,1
Jane Wheeler pers. comm	GUA_02_jane	GUANACO L. g. cacsilensis	Pérou	adult		fore_1	75,63	21,47	19,72	17,31	17,65
Jane Wheeler pers. comm							75,61	21,5	19,62	17,57	16,82
Jane Wheeler pers. comm							75,58	21,56	19,87	17,72	17,27
Jane Wheeler pers. comm						fore_2	74,14	21,15	19,66	18,87	17,31
Jane Wheeler pers. comm							73,92	21,16	19,68	18,42	17,21
Jane Wheeler pers. comm							73,96	21,22	19,85	18,4	17,1
Jane Wheeler pers. comm						hind_1	64,43	20,35	18,49	15,94	15,92
Jane Wheeler pers. comm							64,11	20,25	18,37	16,31	16,13
Jane Wheeler pers. comm							64,25	20,42	18,52	16,01	15,85

Jane Wheeler pers. comm						hind_2	66,6	20,5	18,17	16,51	15,76
Jane Wheeler pers. comm							66,5	20,5	18,03	16,53	15,93
Jane Wheeler pers. comm							66,48	20,69	18,14	16,43	16,04
Alejandra Gasco pers.comm-museo de Historia Natural de San Rafael, Argentina	Vp-02	ALPACA	Argentina	adult		fore	68,02	20,34	17,49	16,09	14,78
Alejandra Gasco pers.comm-museo de Historia Natural de San Rafael, Argentina						fore	68,29	18,90	17,12	16,01	15,47
Alejandra Gasco pers.comm-museo de Historia Natural de San Rafael, Argentina						fore	66,52	19,25	17,51	16,79	15,76
Alejandra Gasco pers.comm-museo de Historia Natural de San Rafael, Argentina						fore	66,28	20,58	17,34	16,11	15,89
Alejandra Gasco pers.comm-museo de Historia Natural de San Rafael, Argentina						hind	60,26	16,91	14,69	14,28	14,08
Alejandra Gasco pers.comm-museo de Historia Natural de San Rafael, Argentina						hind	58,54	15,88	15,33	14,50	13,71
Alejandra Gasco pers.comm-museo de Historia Natural de San Rafael, Argentina						hind	58,64	15,50	14,37	14,71	14,09

MNHN_Paris	1995_1241	VICUÑA	MNHN zoological garden	adult	M	hind	54,73	14,83	13,92	11,72	12,19
MNHN_Paris							54,77	15,03	14,02	11,23	12,36
MNHN_Paris							54,42	14,87	13,88	10,66	12,22
MNHN_Paris						hind	54,59	15,56	14,84	13,30	12,09
MNHN_Paris							54,64	15,58	14,66	11,3	12,37
MNHN_Paris							54,66	15,48	15,08	12,93	12,5
MNHN_Paris						hind	55,08	15,56	14,53	11,68	X
MNHN_Paris							55,09	15,59	14,49	11,64	X
MNHN_Paris							55,04	15,63	14,51	13,11	X
MNHN_Paris	1943_114	VICUÑA	MNHN zoological parc	8 years	M	hind	55,55	17,54	16,44	13,13	12,76
MNHN_Paris							55,55	17,26	16,33	13,91	13,04
MNHN_Paris							55,46	17,42	16,29	13,87	13,2
MNHN_Paris						hind	57,17	17,91	17,39	14,32	13,51
MNHN_Paris							57,02	17,9	16,66	14,15	13,3
MNHN_Paris							57,11	17,93	17,36	14,14	13,26
MNHN_Paris						hind	56,50	16,81	15,61	14,18	13,34
MNHN_Paris							56,69	16,7	15,49	13,29	13,35
MNHN_Paris							56,62	16,73	15,16	13,9	13,37
MNHN_Paris						hind	57,32	17,06	15,46	14,06	13,41
MNHN_Paris							57,52	16,84	15,67	13,44	13,06
MNHN_Paris							57,44	16,82	15,66	13,17	13,48

MNHN_Paris	1957_1304	VICUNA	Checayani region 42000 m Pérou (J.Dorst personal collection)	5 years 9 months	M	hind	58,18	16,29	14,72	12,82	12,31
MNHN_Paris							58,22	16,18	13,07	12,3	12,18
MNHN_Paris							58,13	16,22	15,47	12,86	12,1
MNHN_Paris						hind	59,26	16,17	15,26	12,92	12,39
MNHN_Paris							59,28	16,13	15,14	12,87	12,41
MNHN_Paris							59,26	16,29	14,99	12,44	12,24
MNHN_Paris						hind	58,72	15,81	15,00	12,74	12,13
MNHN_Paris							58,83	15,83	14,83	12,73	12,44
MNHN_Paris							58,61	15,9	14,93	12,09	12,37
MNHN_Paris						hind	58,48	16,21	15,53	12,85	12,25
MNHN_Paris							58,63	16,21	14,66	12,14	12,38
MNHN_Paris							58,62	16,23	14,55	12,08	11,88
MNHN_Paris	1957_1305	VICUNA	Checayani region 42000 m Pérou (J.Dorst personal collection)	adult	F	hind	54,15	14,73	14,87	12,30	11,35
MNHN_Paris							54,15	14,75	14,59	12,2	11,78
MNHN_Paris							54,09	14,71	14,54	12,35	11,78
MNHN_Paris						hind	54,25	14,5	13,41	11,77	11,62
MNHN_Paris							54,28	14,48	13,98	11,23	12,1
MNHN_Paris							54,43	14,71	13,98	11,49	12,2
MNHN_Paris	1897_478	GUANACO	patagonia (Henry de La Vaulx collection)	adult		hind	64,72	22,04	18,34	17,57	15,56

MNHN_Paris							64,75	22,22	19,04	16,85	15,82
MNHN_Paris							64,81	22,08	18,17	17,56	15,8
MNHN_Paris						hind	66,15	21,79	18,73	17,58	15,78
MNHN_Paris							65,94	22,18	19,06	17,34	15,72
MNHN_Paris							66,08	21,75	19,23	17,73	15,74
MNHN_Paris						hind	64,51	23,06	19,42	16,93	15,71
MNHN_Paris							64,48	23,08	19,51	16,68	15,61
MNHN_Paris							64,33	23,12	19,6	16,21	15,56
MNHN_Paris						hind	66,27	23,80	18,61	17,58	15,68
MNHN_Paris							66,33	24,09	18,47	17,82	15,84
MNHN_Paris							66,22	23,12	19,75	16,97	16,04
MNHN_Paris	1860_157	GUANACO		adult	M	hind	70,31	21,42	18,46	17,81	15,90
MNHN_Paris							70,12	21,65	18,88	16,88	16,23
MNHN_Paris							70,38	21,58	19,07	16,8	15,76
MNHN_Paris	1907_178	GUANACO	M. L'Hoest collection	adult	M	hind	66,22	19,68	17,65	15,09	13,62
MNHN_Paris							66,42	19,46	17,84	15,18	13,96
MNHN_Paris							66,43	19,67	17,87	15,03	13,87
MNHN_Paris						hind	66,21	20,81	19,33	15,63	14,47
MNHN_Paris							66,22	20,79	19,12	15,65	14,23
MNHN_Paris							66,12	20,88	18,9	15,8	14,63
MNHN_Paris						hind	65,83	19,82	18,93	15,16	14,11

MNHN_Paris							65,81	20,01	17,91	14,85	14,52
MNHN_Paris							65,72	19,98	17,96	15,43	14,5
MNHN_Paris						hind	65,84	19,61	17,52	14,82	13,33
MNHN_Paris							65,80	19,46	17,5	15,35	13,4
MNHN_Paris							65,77	19,33	17,61	15,05	13,52
MNHN_Paris	1907_356	GUANACO	M. L'Hoest collection	adult		hind	64,27	19,65	18,23	14,66	14,21
MNHN_Paris							64,25	19,72	18,01	13,98	14,26
MNHN_Paris							64,22	19,82	17,92	14,41	14,24
MNHN_Paris						hind	64,62	19,73	17,54	14,42	14,21
MNHN_Paris							64,64	19,71	18,18	14,56	14,29
MNHN_Paris							64,68	20,14	17,76	13,66	14,52
MNHN_Paris						hind	65,74	19,78	18,46	15,36	14,07
MNHN_Paris							66,31	19,78	18,46	15,01	14,25
MNHN_Paris							66,29	19,8	18,08	14,78	14,54
MNHN_Paris						hind	66,19	19,11	17,90	14,60	14,32
MNHN_Paris							66,28	19,75	18,01	14,86	14,72
MNHN_Paris							66,29	19,08	17,67	14,12	14,73
MNHN_Paris	1911_289	GUANACO	MNHN zoological garden	adult	M	hind	66,31	23,02	20,43	16,58	15,57
MNHN_Paris							66,32	23,22	20,72	15,46	15,7
MNHN_Paris							66,17	23,21	20,26	16,81	15,58
MNHN_Paris						hind	66,58	22,91	20,72	16,16	14,9

MNHN_Paris							66,67	23,31	20,96	16,07	14,84
MNHN_Paris							66,72	23,01	20,94	15,69	15,25
MNHN_Paris						hind	64,90	22,86	19,88	16,51	15,38
MNHN_Paris							64,87	23,69	19,72	15,67	15,08
MNHN_Paris							64,85	23,16	19,83	15,65	15,21
MNHN_Paris						hind	66,70	23,06	22,33	16,23	15,15
MNHN_Paris							66,84	22,65	21,48	16,32	14,99
MNHN_Paris							66,81	23,45	21,43	16,6	15,33
MNHN_Paris	1914_68	GUANACO	MNHN zoological garden	adult	M	hind	62,90	22,00	18,52	16,46	15,40
MNHN_Paris							62,9	21,93	17,69	17,07	15,98
MNHN_Paris							63,12	21,95	18,09	16,74	15,89
MNHN_Paris						hind	63,86	21,36	17,78	16,39	18,21
MNHN_Paris							63,85	21,29	17,92	16,37	18,21
MNHN_Paris							63,97	20,96	18,19	16,35	18,22
MNHN_Paris	1935_79	GUANACO	MNHN zoological garden	adult		hind	66,02	19,50	16,30	15,11	15,57
MNHN_Paris							66,27	19,42	16,3	14,43	15,28
MNHN_Paris							66,17	19,26	16,18	13,91	15,1
MNHN_Paris						hind	66,97	19,62	16,95	14,30	14,67
MNHN_Paris							66,93	19,78	16,87	14,23	14,77
MNHN_Paris							66,73	20,03	16,93	14,31	15,17
MNHN_Paris						hind	66,15	19,19	17,67	13,93	14,46

MNHN_Paris							66,42	19,06	17,57	13,83	14,65
MNHN_Paris							66,06	18,95	17,61	13,89	14,5
MNHN_Paris						hind	64,75	18,77	16,94	13,80	15,04
MNHN_Paris							65,05	18,63	16,71	14,21	15,18
MNHN_Paris							64,94	18,71	16,6	13,58	14,84
MNHN_Paris	1974_120	LLAMA GLLAMA	MNHN zoological garden	14 years	M	hind	62,01	21,18	17,49	14,50	14,19
MNHN_Paris							62	21,03	17,88	14,58	14,47
MNHN_Paris							62	21,52	18,28	14,72	14,21
MNHN_Paris						hind	60,03	21,77	17,46	15,27	14,13
MNHN_Paris							60,02	21,97	17,35	15,2	14,83
MNHN_Paris							59,9	21,73	17,85	14,98	14,79
Gasco and Marsh 2015	Lgl-04	LLAMA	Bolivie_Khonkho_Liqiliqi	3 years	F	fore	66,19	18,79	18,49	15,87	14,87
Gasco and Marsh 2015							66,42	19,18	18,35	16,31	15,06
Gasco and Marsh 2015							67,73	19,32	18,18	16,28	15,02
Gasco and Marsh 2015							67,41	19,4	18,29	16,13	14,69
Gasco and Marsh 2015	Lgl-05	LLAMA	Bolivie_Khonkho_Liqiliqi	3 years	M	fore	67,15	19,61	18,52	16,67	15,48
Gasco and Marsh 2015							66,27	19,84	18,48	16,76	15,15
Gasco and Marsh 2015							67,56	19,92	18,91	16,73	15,72
Gasco and Marsh 2015							66,26	19,98	18,6	16,56	15,79
Gasco and Marsh 2015	Lgl-07	LLAMA	Bolivie_Khonkho_Liqiliqi	adult	M	fore	60,73	19,16	17,6	16,4	15,28
Gasco and Marsh 2015							67,27	19,41	17,36	16,59	15,07

Gasco and Marsh 2015	Lgl-08	LLAMA	Bolivie_Khonkho_Liqiliqi	adult		fore	66,07	18,95	18,58	16,95	14,88
Gasco and Marsh 2015	Lgl-06	LLAMA	Bolivie_Khonkho_Liqiliqi	adult	M	fore	64,74	18,41	17,44	15,77	13,49
Gasco and Marsh 2015							64,45	18,58	17,49	15,82	13,95
Gasco and Marsh 2015							66,5	18,6	17,7	15,92	14,41
Gasco and Marsh 2015							65,9	18,76	17,76	16,18	13,98
Gasco and Marsh 2015	Lgl-05	LLAMA	Bolivie_Khonkho_Liqiliqi	3 years	M	hind	58,45	19,65	17,05	15,29	13,52
Gasco and Marsh 2015							58,52	19,37	16,4	15,28	13,63
Gasco and Marsh 2015							59,22	19,44	16,45	15,3	14,04
Gasco and Marsh 2015							59,63	19,42	16,39	15,32	13,98
Gasco and Marsh 2015	Lgl-07	LLAMA	Bolivie_Khonkho_Liqiliqi	adult	M	hind	60,24	18,06	15,41	15,25	13,15
Gasco and Marsh 2015							61,03	17,99	14,88	15,01	13,26
Gasco and Marsh 2015	Lgl-04	LLAMA	Bolivie_Khonkho_Liqiliqi	3 years	F	hind	58,31	18,72	16,09	15,3	13,73
Gasco and Marsh 2015							58,52	18,7	16,11	15,24	13,44
Gasco and Marsh 2015							59,1	18,72	15,84	15,23	13,88
Gasco and Marsh 2015							59,36	18,19	16,04	15,16	13,82
Gasco and Marsh 2015	Lgl-06	LLAMA	Bolivie_Khonkho_Liqiliqi	adult	M	hind	57,44	17,62	15,99	14,45	12,77
Gasco and Marsh 2015							57,55	17,69	15,96	14,64	12,76
Gasco and Marsh 2015							57,95	17,99	15,73	14,42	12,9
Gasco and Marsh 2015							57,97	18,14	15,76	14,5	12,89
Izeta et al., 2009	48.354.1	ALPACA	BS AS	adult		fore	65,04	18,24	16,66	15,65	15,03
Izeta et al., 2009	48.354.2	ALPACA	BS AS	adult		fore	66,04	18,86	16,72	16,25	15,05

Izeta et al., 2009	48.354.4	ALPACA	BS AS	adult		fore	64,95	17,91	16,68	16,2	15,16
Izeta et al., 2009	48.354.5	ALPACA	BS AS	adult		fore	66,01	18,08	16,81	15,43	14,99
Izeta et al., 2009	MLP-G1	GUANACO	PATAGONIA	adult		fore	75	22	21	19	17
Izeta et al., 2009	MLP-G2	GUANACO	PATAGONIA	adult		fore	75	22	20	19	17
Izeta et al., 2009	MLP-G3	GUANACO	PATAGONIA	adult		fore	73	23	19	19	17
Izeta et al., 2009	MLP-G4	GUANACO	PATAGONIA	adult		fore	85	23	22	20	18
Izeta et al., 2009	MLP-G5	GUANACO	PATAGONIA	adult		fore	74	24	19	19	17
Izeta et al., 2009	MLP-G6	GUANACO	PATAGONIA	adult		fore	75	22	21	19	15
Izeta et al., 2009	33.61.1	LLLAMA	?	adult		fore	75,84	20,65	20,95	17,7	18,01
Izeta et al., 2009	33.61.2	LLLAMA	?	adult		fore	74,49	20,43	20,87	18,46	18,69
Izeta et al., 2009	33.61.3	LLLAMA	?	adult		fore	74,41	21,29	20,55	18,13	17,23
Izeta et al., 2009	33.62.1	LLLAMA	?	adult		fore	69,37	19,34	18,6	16,66	16,11
Izeta et al., 2009	33.62.2	LLLAMA	?	adult		fore	69,67	19,87	18,13	16,76	16,11
Izeta et al., 2009	33.62.3	LLLAMA	?	adult		fore	69,98	19,95	18,56	16,88	15,95
Izeta et al., 2009	33.62.4	LLLAMA	?	adult		fore	69,4	19,1	18,47	16,05	15,98
Izeta et al., 2009	G149-4	GUANACO	CATAMARCA	adult		fore	72,8	21,5	18,1	17,8	16,7
Izeta et al., 2009	G149-5	GUANACO	CATAMARCA	adult		fore	71,9	21,5	18,4	18,7	16,3
Izeta et al., 2009	G149-6	GUANACO	CATAMARCA	adult		fore	71,7	22,2	18,5	18,7	16,7
Izeta et al., 2009	G149-7	GUANACO	CATAMARCA	adult		fore	72,8	21,8	18,4	18,2	16,9
Izeta et al., 2009	G1100-1	GUANACO	SALTA	adult		fore	71,32	19,65	18,37	17,58	16,29
Izeta et al., 2009	FPDG-1	GUANACO	SAN JUAN	adult		fore	78,36	22,65	21,44	19,07	17,72

Izeta et al., 2009	FPDG-2	GUANACO	SAN JUAN	adult		fore	75,9	22,04	21,02	18,64	18,38
Izeta et al., 2009	FPDG-3	GUANACO	SAN JUAN	adult		fore	77,72	22,67	20,53	19,2	18,37
Izeta et al., 2009	L148-3	LLAMA	CATAMARCA	adult		fore	75,4	21,8	19,4	17,9	18
Izeta et al., 2009	L148-4	LLAMA	CATAMARCA	adult		fore	76,3	21,9	18,3	17,7	15,7
Izeta et al., 2009	L151-1	LLAMA	CATAMARCA	adult		fore	78,65	24,08	22,68	17,39	16,15
Izeta et al., 2009	L151-2	LLAMA	CATAMARCA	adult		fore	79,31	22,05	20,91	17,64	15,74
Izeta et al., 2009	II1	LLAMA	ORURO	adult		fore	68,6	20,8	18,1	18,6	15,7
Izeta et al., 2009	II2	LLAMA	ORURO	adult		fore	69,1	21,2	19,6	18,7	15,6
Izeta et al., 2009	II3	LLAMA	ORURO	adult		fore	69,3	20,7	19,1	18,5	16,7
Izeta et al., 2009	II4	LLAMA	ORURO	adult		fore	68,3	21,8	19,3	18,5	16,1
Izeta et al., 2009	V999-10	VICUÑA	HUANUCO	adult		fore	56,3	16,9	14,5	13,4	12,8
Izeta et al., 2009	V999-11	VICUÑA	HUANUCO	adult		fore	60,7	17,5	16,3	14,6	13,7
Izeta et al., 2009	V999-12	VICUÑA	HUANUCO	adult		fore	61	17,6	16,1	15,1	15,1
Izeta et al., 2009	V999-14	VICUÑA	HUANUCO	adult		fore	62,2	17,8	16,3	14,1	13,2
Izeta et al., 2009	V999-5	VICUÑA	HUANUCO	adult		fore	53,8	15,3	14,2	13,6	10,6
Izeta et al., 2009	V999-6	VICUÑA	HUANUCO	adult		fore	54,9	15,4	13,9	13,5	10,6
Izeta et al., 2009	V999-7	VICUÑA	HUANUCO	adult		fore	56,1	17,4	14,1	13,1	13
Izeta et al., 2009	V999-8	VICUÑA	HUANUCO	adult		fore	55,5	14,3	15,1	14	13
Izeta et al., 2009	V999-9	VICUÑA	HUANUCO	adult		fore	61,7	17,9	16,1	14,1	13,1
Izeta et al., 2009	V500	VICUÑA	JUJUY	adult		fore	53,5	16,7	15	14,4	13,2
Izeta et al., 2009	va1	VICUÑA	ORURO	adult		fore	62,15	16,75	17,62	13,92	12,6

Izeta et al., 2009	va2	VICUÑA	ORURO	adult		fore	62,31	16,74	17,52	13,92	12,36
Izeta et al., 2009	va3	VICUÑA	ORURO	adult		fore	61,9	17,12	17,55	14,17	12,57
Izeta et al., 2009	va4	VICUÑA	ORURO	adult		fore	62,92	16,74	17,18	13,8	12,21
Izeta et al., 2009	v1	VICUÑA	SAN JUAN	adult		fore	62,6	18,55	16,95	15,7	13,95
Izeta et al., 2009	v2	VICUÑA	SAN JUAN	adult		fore	61,7	17,95	15,55	14,85	13,75
Izeta et al., 2009	v6	VICUÑA	SAN JUAN	adult		fore	61,3	18	16,7	14,4	13,8
Izeta et al., 2009	48.354.3	ALPACA	BS AS	adult		hind	60,48	18,17	16,13	15,22	13,47
Izeta et al., 2009	48.354.6	ALPACA	BS AS	adult		hind	58,46	17,98	16,43	15,46	13,32
Izeta et al., 2009	48.354.7	ALPACA	BS AS	adult		hind	58,72	17,75	16,17	15,25	13,53
Izeta et al., 2009	48.354.8	ALPACA	BS AS	adult		hind	60,74	17,97	15,97	15,21	13,62
Izeta et al., 2009	MLP-G7	GUANACO	PATAGONIA	adult		hind	72	21	20	18	18
Izeta et al., 2009	MLP-G8	GUANACO	PATAGONIA	adult		hind	73	21	20	18	18
Izeta et al., 2009	MLP-G9	GUANACO	PATAGONIA	adult		hind	73	21	19	18	18
Izeta et al., 2009	MLP-G10	GUANACO	PATAGONIA	adult		hind	75	22	20	19	18
Izeta et al., 2009	MLP-G11	GUANACO	PATAGONIA	adult		hind	72	23	22	20	18
Izeta et al., 2009	MLP-G12	GUANACO	PATAGONIA	adult		hind	75	22	21	19	16
Izeta et al., 2009	33.61.4	LLLAMA	?	adult		hind	64,16	19,97	17,89	16,45	15,29
Izeta et al., 2009	33.61.5	LLLAMA	?	adult		hind	65,86	20,28	17,13	16,65	14,88
Izeta et al., 2009	33.61.6	LLLAMA	?	adult		hind	65,75	21,22	17,55	16,72	16,48
Izeta et al., 2009	33.62.5	LLLAMA	?	adult		hind	60,75	18,83	16,25	14,78	13,54
Izeta et al., 2009	33.62.6	LLLAMA	?	adult		hind	60,49	18,94	15,76	14,82	13,89

Izeta et al., 2009	33.62.7	LLLAMA	?	adult		hind	61,08	20,28	16,2	14,54	13,88
Izeta et al., 2009	33.62.8	LLLAMA	?	adult		hind	60,59	19,92	16,61	14,69	13,95
Izeta et al., 2009	G149-1	GUANACO	CATAMARCA	adult		hind	62,9	20,1	17,1	16,6	15,1
Izeta et al., 2009	G149-2	GUANACO	CATAMARCA	adult		hind	63	20,2	17,2	16,6	14,9
Izeta et al., 2009	G149-3	GUANACO	CATAMARCA	adult		hind	64,3	20,1	17	16,7	14,7
Izeta et al., 2009	G1100-2	GUANACO	SALTA	adult		hind	61,93	18,67	16,59	15,51	13,38
Izeta et al., 2009	FPDG-4	GUANACO	SAN JUAN	adult		hind	67,24	21,2	18,46	18,23	16,06
Izeta et al., 2009	FPDG-5	GUANACO	SAN JUAN	adult		hind	66,43	22,61	18,19	18,17	16,4
Izeta et al., 2009	FPDG-6	GUANACO	SAN JUAN	adult		hind	67,35	21,16	18,03	17,72	17,61
Izeta et al., 2009	L1200	LLLAMA	?	adult		hind	61,47	18,67	16,29	15,51	13,38
Izeta et al., 2009	L600	LLLAMA	?	adult		hind	71,64	21,22	18,51	17,34	16,09
Izeta et al., 2009	L148-1	LLLAMA	CATAMARCA	adult		hind	67,8	20	16,7	16,3	14,8
Izeta et al., 2009	L148-2	LLLAMA	CATAMARCA	adult		hind	66,6	21	17,1	16,2	14,8
Izeta et al., 2009	L151-3	LLLAMA	CATAMARCA	adult		hind	70,59	22,33	19,32	16,03	14,67
Izeta et al., 2009	L151-4	LLLAMA	CATAMARCA	adult		hind	68,69	20,83	18,78	15,96	13,17
Izeta et al., 2009	L151-5	LLLAMA	CATAMARCA	adult		hind	69,13	22,66	18,97	16,04	13,41
Izeta et al., 2009	L151-6	LLLAMA	CATAMARCA	adult		hind	70,9	21,98	18,71	16,04	13,45
Izeta et al., 2009	L1050	LLLAMA	JUJUY	adult		hind	56,9	18,8	15,9	15,7	13,8
Izeta et al., 2009	L305-1	LLLAMA	JUJUY	adult		hind	65,1	21,58	17,56	18,3	16,2
Izeta et al., 2009	L305-2	LLLAMA	JUJUY	adult		hind	64,64	19,28	17,9	16,84	15,88
Izeta et al., 2009	V999-1	VICUÑA	HUANUCO	adult		hind	50,7	14,3	12,9	12,8	11

Izeta et al., 2009	V999-13	VICUÑA	HUANUCO	adult		hind	53,4	15,6	14,1	13,7	11,1
Izeta et al., 2009	V999-2	VICUÑA	HUANUCO	adult		hind	48,9	14,6	13,4	12,7	11
Izeta et al., 2009	V999-3	VICUÑA	HUANUCO	adult		hind	48,6	14,7	13,3	12,7	10,7
Izeta et al., 2009	V999-4	VICUÑA	HUANUCO	adult		hind	50,3	14,3	12,8	12,7	11
Izeta et al., 2009	va5	VICUÑA	ORURO	adult		hind	57,16	16,37	16,06	13,31	12,16
Izeta et al., 2009	va6	VICUÑA	ORURO	adult		hind	56,59	17,01	16,14	13,5	11,6
Izeta et al., 2009	va7	VICUÑA	ORURO	adult		hind	56,88	16,34	16,07	13,52	12,14
Izeta et al., 2009	va8	VICUÑA	ORURO	adult		hind	56,27	16,61	16,74	13,7	12,08
Izeta et al., 2009	v3	VICUÑA	SAN JUAN	adult		hind	59,85	19,55	15,3	14,1	14,05
Izeta et al., 2009	v4	VICUÑA	SAN JUAN	adult		hind	56,15	17,65	15,35	14,6	12,6
Izeta et al., 2009	v5	VICUÑA	SAN JUAN	adult		hind	55,95	17,6	15,5	14	12,6
Nicolas Goepfert pers. Comm.	alp_captif	ALPACA	Zoo	adult		fore	54,34	18,00	17,27	15,40	14,16
MNHN_Paris	1907_325	ALPACA		adult		fore	61,18	18,37	16,19	13,84	14,13
MNHN_Paris	2007_1434	ALPACA		adult		fore	58,21	17,15	17,12	13,11	13,62
MNHN_Paris	1987_016	ALPACA	MNHN zoological garden	adult		fore	71,82	21,44	19,78	17,28	17,42
MNHN_Paris	1907_325	ALPACA		adult		hind	54,69	17,76	14,95	12,81	13,23
MNHN_Paris	2007_1434	ALPACA		adult		hind	54,02	16,72	15,92	13,02	13,29
MNHN_Paris	1987_016	ALPACA	MNHN zoological garden	adult		hind	62,00	20,06	17,93	15,10	15,77
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Cieneguillas_1	LLAMA	Cieneguillas	adult		fore	70,2	21	19,4	17,7	16,5
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Cieneguillas_2	LLAMA	Cieneguillas	adult		fore	69,8	19,3	18	17,5	16,5

Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Cieneguillas_3	LLAMA	Cieneguillas	adult		fore	68	20,7	18	17	16
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Cieneguillas_1	LLAMA	Cieneguillas	adult		hind	62	19,6	19,25	16,35	15
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Cieneguillas_2	LLAMA	Cieneguillas	adult		hind	64	19	16,2	16	15
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Cieneguillas_3	LLAMA	Cieneguillas	adult		hind	68,5	21	19	17	17
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Angela_1	LLAMA	Angela	adult		hind	73	22	20	19	18
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Angela_2	LLAMA	Angela	adult		NA	73	21,5	20	19	18,5
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Angela_3	LLAMA	Angela	adult		NA	67	20	17,5	17,5	15
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Angela_4	LLAMA	Angela	adult		fore	72	21	20,5	17,5	12,4
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Angela_5	LLAMA	Angela	adult		NA	66	20	17	17	14
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Rio Salado_1	LLAMA	Rio Salado	adult		hind	69	21,5	20	19	18
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Rio Salado_2	LLAMA	Rio Salado	adult		NA	69	20	21	18	18
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Demetria_1	LLAMA	Demetria	adult		hind	75	22,6	25	17,9	17,3
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Demetria_2	LLAMA	Demetria	adult		hind	72,5	21	18,5	17	17
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Demetria_3	LLAMA	Demetria	adult		hind	70,5	19,5	18,5	15	12,5

Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_4	LLAMA	Demetria	adult		fore	64,56	19,51	18,54	15,15	17,05
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_5	LLAMA	Demetria	adult		hind	68,5	23	17	15	17,5
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_6	LLAMA	Demetria	adult		fore	71,5	20	18	18	19
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_7	LLAMA	Demetria	adult		NA	62,4	18,71	16,62	16	14
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_8	LLAMA	Demetria	adult		NA	64,1	22,5	19	17	14,5
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_9	LLAMA	Demetria	adult		fore	67	20,56	18,17	16,62	15,6
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_10	LLAMA	Demetria	adult		hind	65,59	20	18	17	16
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_11	LLAMA	Demetria	adult		fore	63	18,5	16,5	15	13,5
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_12	LLAMA	Demetria	adult		fore	64,19	20,69	17,37	16,53	14,69
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_13	LLAMA	Demetria	adult		hind	74	21	21	18	18
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_14	LLAMA	Demetria	adult		hind	71,6	20	17,5	17	16
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_15	LLAMA	Demetria	adult		NA	73	21,5	20	17,2	15,2
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_16	LLAMA	Demetria	adult		fore	60,5	18,4	16	15	14,5
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_17	LLAMA	Demetria	adult		fore	62	18	15	15,5	14,6

Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_18	LLAMA	Demetria	adult		fore	63,55	20	16,22	16,5	13,9
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_19	LLAMA	Demetria	adult		hind	67	20	18	17	16
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_20	LLAMA	Demetria	adult		fore	67	21	19	16,62	15,6
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_21	LLAMA	Demetria	adult		fore	63	19	18	16,5	13
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_22	LLAMA	Demetria	adult		fore	75	22	20	17	15
Guillermo L Mengoni Goñalons, Dolores C Elkin. "Guanaco (Lama guanicoe) osteometric data from an individual from Northwest Argentina". (2021) . Open Context. <http://opencontext.org/projects/01860ee9-6fb6-4e71-8958-113fb852c850>	GUA_NOA_1	GUANACO	Northwestern Argentina	adult		fore	71.32	19.65	18.37	17.58	16.29
Guillermo L Mengoni Goñalons, Dolores C Elkin. "Guanaco (Lama guanicoe) osteometric data from an individual from Northwest Argentina". (2021) . Open Context. <http://opencontext.org/projects/01860ee9-6fb6-4e71-8958-113fb852c850>	GUA_NOA_1	GUANACO	Northwestern Argentina	adult		hind	61.93	18.67	16.59	15.51	13.28
Mondini and Muñoz, 2017	vic_NW_arg	VICUNA	Northwestern Argentina	adult		fore	63.60	16.00	15.09	14.48	12.60

Mondini and Muñoz, 2017	gua_NW_arg	GUANACO	Northwestern Argentina	adult		fore	64.23	21.15	18.67	17.18	15.92
Mondini and Muñoz, 2017	vic_NW_arg	VICUÑA	Northwestern Argentina	adult		hind	57.31	15.61	13.93	13.51	12.04
Mondini and Muñoz, 2017	gua_NW_arg	GUANACO	Northwestern Argentina	adult		hind	55.72	19.60	16.24	16.01	14.56

b. Informations contextuelles :

Reference	id	Species	Anatomical part	Native origin	Gradient subspecies
MNHN_Paris	1995_1241	VIG	fore	unknown	unknown
MNHN_Paris	1943_114	VIG	fore	unknown	unknown
MNHN_Paris	1957_1304	VIG	fore	peru	northern form
MNHN_Paris	1957_1305	VIG	fore	peru	northern form
MNHN_Paris	1897_478	GUA	fore	patagonia	southern form
MNHN_Paris	1860_157	GUA	fore	unknown	unknown
MNHN_Paris	1907_178	GUA	fore	unknown	unknown
MNHN_Paris	1907_356	GUA	fore	unknown	unknown
MNHN_Paris	1914_68	GUA	fore	unknown	unknown
MNHN_Paris	1935_79	GUA	fore	unknown	unknown
MNHN_Paris	1974_120	LAM	fore	unknown	x
Gasco and Marsh 2015	Lgl_04	LAM	fore	bolivia	x
Gasco and Marsh 2015	Lgl_05	LAM	fore	bolivia	x

Gasco and Marsh 2015	Lgl_06	LAM	fore	bolivia	x
Gasco and Marsh 2015	Lgl_07	LAM	fore	bolivia	x
Gasco and Marsh 2015	Lgl_08	LAM	fore	bolivia	x
Izeta et al., 2009	48.354.5	ALP	fore	argentina	x
Izeta et al., 2009	MLP-G4	GUA	fore	patagonia	southern form
Izeta et al., 2009	MLP-G6	GUA	fore	patagonia	southern form
Izeta et al., 2009	33.61.3	LAM	fore	unknown	x
Izeta et al., 2009	33.62.4	LAM	fore	unknown	x
Izeta et al., 2009	G149-7	GUA	fore	argentina	northern form
Izeta et al., 2009	G1100-1	GUA	fore	argentina	northern form
Izeta et al., 2009	FPDG-3	GUA	fore	argentina	southern form
Izeta et al., 2009	L148-4	LAM	fore	argentina	x
Izeta et al., 2009	L151-2	LAM	fore	argentina	x
Izeta et al., 2009	II4	LAM	fore	bolivia	x
Izeta et al., 2009	V999-14	VIG	fore	peru	northern form
Izeta et al., 2009	V999-5	VIG	fore	peru	northern form
Izeta et al., 2009	V999-9	VIG	fore	peru	northern form
Izeta et al., 2009	V500	VIG	fore	argentina	northern form
Izeta et al., 2009	va4	VIG	fore	bolivia	northern form
Izeta et al., 2009	v6	VIG	fore	argentina	southern form
Alejandra Gasco pers.comm-museo de	Vp-02	ALP	fore	argentina	x

Historia Natural de San Rafael, Argentina					
Nicolas Goepfert pers. Comm.	alp_captif	ALP	fore	unknown	x
MNHN_Paris	1907_325	ALP	fore	unknown	x
MNHN_Paris	2007_1434	ALP	fore	unknown	x
MNHN_Paris	1987_016	ALP	fore	unknown	x
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Cieneguillas_1	LAM	fore	argentina	x
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Cieneguillas_2	LAM	fore	argentina	x
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Cieneguillas_3	LAM	fore	argentina	x
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Angela_4	LAM	fore	argentina	x
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Demetria_4	LAM	fore	argentina	x
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Demetria_6	LAM	fore	argentina	x
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Demetria_9	LAM	fore	argentina	x
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Demetria_11	LAM	fore	argentina	x
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Demetria_12	LAM	fore	argentina	x
Jane C. Wheeler pers. comm	GUA_02_jane	GUA	fore	peru	northern form

Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_17	LAM	fore	argentina	x
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_18	LAM	fore	argentina	x
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_21	LAM	fore	argentina	x
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_22	LAM	fore	argentina	x
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Angela_2	LAM	fore	argentina	x
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_19	LAM	fore	argentina	x
Jane C. Wheeler pers. comm	GUA_02_jane	GUA	hind	peru	northern form
MNHN_Paris	1995_1241_p	VIG	hind	unknown	unknown
MNHN_Paris	1943_114_p	VIG	hind	unknown	unknown
MNHN_Paris	1957_1304_p	VIG	hind	peru	northern form
MNHN_Paris	1957_1305_p	VIG	hind	peru	northern form
MNHN_Paris	1897_478_p	GUA	hind	patagonia	southern form
MNHN_Paris	1860_157_p	GUA	hind	unknown	unknown
MNHN_Paris	1907_178_p	GUA	hind	unknown	unknown
MNHN_Paris	1907_356_p	GUA	hind	unknown	unknown
MNHN_Paris	1911_289_p	GUA	hind	unknown	unknown
MNHN_Paris	1914_68_p	GUA	hind	unknown	unknown
MNHN_Paris	1935_79_p	GUA	hind	unknown	unknown

MNHN_Paris	1974_120_p	LAM	hind	unknown	x
Gasco and Marsh 2015	Lgl_04.1	LAM	hind	bolivia	x
Gasco and Marsh 2015	Lgl_05.2	LAM	hind	bolivia	x
Gasco and Marsh 2015	Lgl_06.3	LAM	hind	bolivia	x
Gasco and Marsh 2015	Lgl_07.4	LAM	hind	bolivia	x
Izeta et al., 2009	48.354.8	ALP	hind	argentina	x
Izeta et al., 2009	MLP-G10	GUA	hind	patagonia	southern form
Izeta et al., 2009	MLP-G12	GUA	hind	patagonia	southern form
Izeta et al., 2009	33.61.6	LAM	hind	unknown	x
Izeta et al., 2009	33.62.8	LAM	hind	unknown	x
Izeta et al., 2009	G149-3	GUA	hind	argentina	northern form
Izeta et al., 2009	G1100-2	GUA	hind	argentina	northern form
Izeta et al., 2009	FPDG-6	GUA	hind	argentina	southern form
Izeta et al., 2009	L1200	LAM	hind	unknown	x
Izeta et al., 2009	L600	LAM	hind	unknown	x
Izeta et al., 2009	L148-2	LAM	hind	argentina	x
Izeta et al., 2009	L151-6	LAM	hind	argentina	x
Izeta et al., 2009	L1050	LAM	hind	argentina	x
Izeta et al., 2009	L305-2	LAM	hind	argentina	x
Izeta et al., 2009	V999-3	VIG	hind	peru	northern form
Izeta et al., 2009	V999-5	VIG	hind	peru	northern form

Izeta et al., 2009	va8	VIG	hind	bolivia	northern form
Izeta et al., 2009	v5	VIG	hind	argentina	southern form
Alejandra Gasco pers.comm-museo de Historia Natural de San Rafael, Argentina	Vp-02	ALP	hind	argentina	x
MNHN_Paris	1907_325	ALP	hind	unknown	x
MNHN_Paris	2007_1434	ALP	hind	unknown	x
MNHN_Paris	1987_016	ALP	hind	unknown	x
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Cieneguillas_1	Cieneguillas	hind	argentina	x
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Cieneguillas_2	Cieneguillas	hind	argentina	x
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Cieneguillas_3	Cieneguillas	hind	argentina	x
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Angela_1	Angela	hind	argentina	x
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Rio_Salado_1	Rio_Salado	hind	argentina	x
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Demetria_1	Demetria	hind	argentina	x
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Demetria_2	Demetria	hind	argentina	x
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Demetria_3	Demetria	hind	argentina	x
Hugo Yacobaccio pers. Comm.	Demetria_5	Demetria	hind	argentina	x

Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_10	Demetria	hind	argentina	x
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_13	Demetria	hind	argentina	x
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_14	Demetria	hind	argentina	x
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_20	Demetria	hind	argentina	x
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Angela_3	Angela	NA	argentina	x
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Angela_5	Angela	NA	argentina	x
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Rio_Salado_2	Rio_Salado	NA	argentina	x
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_7	Rio_Salado	NA	argentina	x
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_8	Demetria	NA	argentina	x
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_15	Demetria	NA	argentina	x
Hugo Jacobaccio pers. Comm.	Demetria_16	Demetria	NA	argentina	x
Guillermo L Mengoni GoOalons, Dolores C Elkin. "Guanaco (Lama guanicoe) osteometric data from an individual from Northwest Argentina". (2021) . Open Context. < http://opencontext.org/pr	GUA_NOA_1	GUA	fore	Northwestern Argentina	unknown

objects/01860ee9-6fb6-4e71-8958-113fb852c850>					
Mondini and Munoz 2017	vic_NW_arg	VIG	fore	Northwestern Argentina	unknown
Mondini and Munoz 2017	gua_NW_arg	GUA	fore	Northwestern Argentina	unknown

Annexe 2 : informations contextuelles supplémentaires et tableau des cinq mesures linéaires brutes prises sur les premières phalanges des camélidés archéologiques.

Archaeological samples more details

The archaeological phalanges come from Pérouvian, Bolivian and Argentinian (Figure 7(fig.1)). We measured 11 phalanges and include 91 phalanges collected from the literature. Pérouvian archaeological samples come from five sites. The most ancient one is the preceramic hunter-gatherer site of Pachamachay (=4), a cave located in the department of Junín at 4250 (Rick 1980). The phalanges come from the phase 5 dating from 1500 BC (Kent 1982).

Pérouvian archaeological individuals were also found in domestic and funerary contexts on the northern coast at three Moche culture sites (AD 100–800) and one Lambayeque-Sicán culture site (AD 850–1350) too (Figure 7(fig.1)). Phalanges from the Huacas de Moche complex (n= 37), located in the Moche Valley, come from the platform I graves of the Huaca de la Luna (Vásquez et al. 2020) and four domestic contexts from the Zona Urbana architectural complexes (35, 43, 44 and 45; Vásquez and Tham, 2009; Vásquez et al. 2020). Phalanges from Cerro Chepén (n=22), located in the Jequetepeque Valley, originate from different contexts in Edifice IV (Vásquez and Tham 2009). We measured 6 fore phalanges from graves in Huaca Cao Viejo of El Brujo complex in the Chicama Valley (Goepfert 2011), as well as 5 fore phalanges from Huaca Amarilla site in the Sechura Desert (Goepfert et al. 2018).

Bolivian archaeological individuals come from two sites. The first one is Khonkho Wankane site (n=3). It is a ceremonial center located at the southern Lake Titicaca at 3835 m in northern Bolivia (Gasco and Marsh 2015). The phalanges come from domestic contexts which are the sectors 7 and 9, dated around AD 300 to 450 (Gasco and Marsh 2015). The second site is the Chiripa complex (n=2), one of the most important Formative Period site, located at the southern shore of Lake Titicaca too (Browman 1980). The phalanges come from the phase 4 dated from 100 BC (Kent 1982).

Finally, Argentinian archaeological individuals come from the site named Alero Deodoro Roca (n=23), a rockshelter located at 1000 masl in the southern portions of the Gran Chaco area in the mountainous region of the *Sierras Pampeanas Australes* (Costa and Izeta 2016). The phalanges come from different stratigraphic units dated for one part between 4500-1900 BP (specimens OG/ADR 1 to 45), one around 3000 BP (specimens 443, 1357, 3810, 3871) and one around 3600 BP (specimen 1535) (Costa and Izeta 2016).

Sources	id_code	Archaeological site	Chronology	Anatomical part known in the archaeological context	Anatomical part identified with k-nn method	V1	V2	V3	V4	V5
measured for this study	HAC_46	Huaca_amarilla	Lambayeque culture 850/900-1300 A.D.	hind	hind	58.27	18.98	17.11	14.03	14.48
measured for this study	HAC_40_1	Huaca_amarilla	Lambayeque culture 850/900-1300 A.D.	fore	hind	59.59	19.89	17.30	13.81	14.27
measured for this study	HAC_54_1	Huaca_amarilla	Lambayeque culture 850/900-1300 A.D.	hind	hind	56.93	18.06	15.57	12.24	14.33
measured for this study	HAC_43_1	Huaca_amarilla	Lambayeque culture 850/900-1300 A.D.	hind	hind	57.04	17.86	16.11	13.13	13.88
measured for this study	HAC_35_1	Huaca_amarilla	Lambayeque culture 850/900-1300 A.D.	fore	fore	64.09	19.42	19.00	14.93	15.60
measured for this study	EB_CaoViejo_entirno_5_7	El_brujo	Moche culture 100-800 A.D.	fore	fore	63.75	18.73	17.87	15.10	14.68
measured for this study	EB_CaoViejo_tombe1(95)_1_1	El_brujo	Moche culture 100-800 A.D.	fore	fore	67.87	20.57	19.80	16.32	15.96
measured for this study	EB_CaoViejo_tombe1(94)_4_6	El_brujo	Moche culture 100-800 A.D.	fore	fore	73.01	20.13	19.60	15.45	15.87
measured for this study	EB_CaoViejo_tombe2(95)_7_13	El_brujo	Moche culture 100-800 A.D.	fore	fore	60.45	17.24	16.64	13.79	14.42

measured for this study	EB_CaoViejo_tombe2(95)_6_9	El_brujo	Moche culture 100-800 A.D.	fore	fore	60.93	17.79	16.77	14.42	14.92
measured for this study	EB_CaoViejo_tombe4(95)_3_4	El_brujo	Moche culture 100-800 A.D.	fore	hind	63.62	20.94	18.36	15.95	15.64
Vásquez and Tham 2009	21_cerro_chepen	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	56.23	19.13	16.18	15.72	13.55
Vásquez and Tham 2009	236_cerro_chepen	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	60.81	17.07	15.79	14.99	12.78
Vásquez and Tham 2009	219a_cerro_chepen	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	54.25	18.8	16.03	15.56	14.43
Vásquez and Tham 2009	219b_cerro_chepen	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	56.19	18.06	15.47	13.68	12.86
Vásquez and Tham 2009	237_cerro_chepen	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	56.15	16.89	16.26	15.58	14.32
Vásquez and Tham 2009	68a_cerro_chepen	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	67.39	19.25	17.06	15.42	14.61
Vásquez and Tham 2009	68b_cerro_chepen	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	58.12	18.61	16.55	15.71	14.64
Vásquez and Tham 2009	88a_cerro_chepen	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	52.73	16.88	13.53	13.52	11.97
Vásquez and Tham 2009	88b_cerro_chepen	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	51.68	15.77	14.1	12.86	11.19
Vásquez and Tham 2009	88c_cerro_chepen	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	64.89	19.64	18.63	16.82	16.33
Vásquez and Tham 2009	88d_cerro_chepen	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	57.67	17.84	16.51	15.59	15.16
Vásquez and Tham 2009	80_cerro_chepen	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	60.4	15.85	16.84	13.85	13.5

Vásquez and Tham 2009	96_cerro_chepen	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	58.57	15.7	16.25	14.05	14.05
Vásquez and Tham 2009	74a_cerro_chepen	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	52.78	18.1	15.42	14.44	12.41
Vásquez and Tham 2009	74b_cerro_chepen	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	59.02	17.99	15.86	15.13	13.92
Vásquez and Tham 2009	74c_cerro_chepen	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	59.43	18.27	16.13	15.47	13.9
Vásquez and Tham 2009	240_cerro_chepen	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	62.15	16.9	15.74	14.79	13.3
Vásquez and Tham 2009	215_cerro_chepen_Unidad	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	48.35	16.46	14.76	12.67	12.58
Vásquez and Tham 2009	96_cerro_chepen_Unidad	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	64.13	19.2	18.75	16.29	15.98
Vásquez and Tham 2009	86_cerro_chepen_Unidad	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	52.65	16.83	14.55	13.56	12.1
Vásquez and Tham 2009	97_cerro_chepen_Unidad	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	51.62	17.36	14.37	14.26	11.79
Vásquez and Tham 2009	240_cerro_chepen_Unidad	Cerro_chepen	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	57.71	19.34	16.16	15.72	13.98
Vásquez and Tham 2009	Amb13A_CA35_ZUM	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	71.89	19.73	18.9	17.09	17.98
Vásquez and Tham 2009	Amb1_CA35_ZUM1	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	65.99	19.67	18.05	16.15	14.87
Vásquez and Tham 2009	Amb1_CA35_ZUM2	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	72.62	20.47	18.36	17.86	15.92
Vásquez and Tham 2009	Amb13A_CA35_ZUM2	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	51.12	18.82	15.5	14.92	14.16

Vásquez and Tham 2009	Amb9_CA35_ZUM	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	66.57	19.01	17.85	15.74	15.15
Vásquez and Tham 2009	Amb13B_CA35_ZUM	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	65.47	18.42	16.95	15.67	15.45
Vásquez and Tham 2009	Amb4_CA35_ZUM1	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	61.31	15.58	15.96	14.49	14.39
Vásquez and Tham 2009	Amb4_CA35_ZUM2	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	61.34	16.82	16.25	14.54	14.73
Vásquez and Tham 2009	Amb4_CA35_ZUM3	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	54.63	16.24	15.11	12.93	13.05
Vásquez and Tham 2009	Amb1_CA35_ZUM3	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	56.84	18.04	16.15	15.93	13.94
Vásquez and Tham 2009	Amb13B_CA35_ZUM2	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	63.36	19.94	17.54	16.97	16.20
Vásquez and Tham 2009	Amb5_CA35_ZUM	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	66.92	19.91	18.52	17.73	15.94
Vásquez and Tham 2009	Amb1_CA35_ZUM5	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	59.98	18.2	18.22	16.23	14.30
Vásquez and Tham 2009	CN30_CA35_ZUM	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	59.46	18.73	17.15	14.66	14.79
Vásquez and Tham 2009	Amb1_CA35_ZUM4	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	53.76	17.32	16.02	14.05	12.02
Vásquez and Tham 2009	Amb13B_CA35_ZUM3	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	62.18	19.06	17.69	16.29	15.17
Vásquez and Tham 2009	Amb11_12_CA35_ZUM	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	54.46	17.18	14.8	14.5	13.67
Vásquez and Tham 2009	Amb11_12_CA35_ZUM2	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	53.6	16.57	14.29	13.78	12.56

Vásquez and Tham 2009	Amb1_CA35_ZUM6_p	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	59.06	17.78	15.89	15.54	13.39
Vásquez and Tham 2009	Amb4_CA35_ZUM	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	53.02	16.35	15.01	12.93	12.95
Vásquez and Tham 2009	Amb1_CA35_ZUM7_p	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	52.96	16.44	15.56	17.28	12.47
Vásquez and Tham 2009	Amb1_CA35_ZUM8_p	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	51.00	16.37	13.86	13.51	12.26
Vásquez et al., 2020	59-937	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	69.31	19.55	18.69	16.43	16.35
Vásquez et al., 2020	59-939	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	63.03	19.76	17.33	16.03	13.98
Vásquez et al., 2020	59-942	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	70.37	20.85	18.56	18.02	16.26
Vásquez et al., 2020	59-945	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	59.95	17.93	16.14	14.96	14.16
Vásquez et al., 2020	59-946	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	61.34	18.37	17.5	15.58	14.68
Vásquez et al., 2020	59-947	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	68.08	20.57	18.8	16.56	14.79
Vásquez et al., 2020	59-948	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	64.72	19.11	18.21	15.85	16.03
Vásquez et al., 2020	59-949	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	65.28	19.07	17.67	16.03	15.91
Vásquez et al., 2020	59-951	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	63	19.15	18.08	17.38	16.28
Vásquez et al., 2020	59-952	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	70.47	20.27	19.26	16.5	16.39

Vásquez et al., 2020	59-954	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	74.12	19.9	20.65	17.18	17.74
Vásquez et al., 2020	59-955	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	65.85	19.97	17.85	16.51	16.93
Vásquez et al., 2020	59-957	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	61.93	18.72	17.47	15.42	14.71
Vásquez et al., 2020	59-959	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	hind	54.61	17.56	14.66	14.06	13.15
Vásquez et al., 2020	59-960	Huacas_de_moche	Moche culture 100-800 A.D.	x	fore	52.77	15.74	14.98	12.9	11.52
Coasta and Izeta 2016	60-132-1	Alero Deodoro Roca	4500-1900bp	x	fore	76.45	23.91	20.15	18.24	15.21
Coasta and Izeta 2016	60-132-8	Alero Deodoro Roca	4500-1900bp	x	hind	74.90	23.62	21.73	19.53	16.40
Coasta and Izeta 2016	60-132-11	Alero Deodoro Roca	4500-1900bp	x	hind	72.63	21.41	19.21	16.57	15.81
Coasta and Izeta 2016	60-132-12	Alero Deodoro Roca	4500-1900bp	x	fore	70.99	21.82	19.02	18.06	16.34
Coasta and Izeta 2016	60-132-13	Alero Deodoro Roca	4500-1900bp	x	fore	69.66	22.33	20.30	20.30	15.47
Coasta and Izeta 2016	60-132-14	Alero Deodoro Roca	4500-1900bp	x	hind	70.31	21.56	19.09	18.35	14.69
Coasta and Izeta 2016	60-132-15	Alero Deodoro Roca	4500-1900bp	x	hind	71.24	21.04	18.41	16.73	15.95
Coasta and Izeta 2016	60-132-16	Alero Deodoro Roca	4500-1900bp	x	fore	77.52	22.75	20.93	19.15	14.50
Coasta and Izeta 2016	60-132-18	Alero Deodoro Roca	4500-1900bp	x	fore	68.92	22.59	20.00	17.18	14.88

Coasta and Izeta 2016	ADR3	Alero Deodoro Roca	3000 bp	x	fore	76.50	21.36	19.78	17.71	14.22
Coasta and Izeta 2016	ADR6	Alero Deodoro Roca	3600 bp	x	hind	71.83	20.86	19.87	16.95	15.02
Coasta and Izeta 2016	ADR11	Alero Deodoro Roca	3000 bp	x	fore	76.6	21.8	20.7	17.8	17.55
Coasta and Izeta 2016	UE70	Alero Deodoro Roca	4500-1900bp	x	fore	75.58	23.35	20.53	18.80	16.66
Coasta and Izeta 2016	UE70	Alero Deodoro Roca	4500-1900bp	x	hind	73.84	22.73	19.96	18.54	17.42
Coasta and Izeta 2016	UE70	Alero Deodoro Roca	4500-1900bp	x	hind	65.75	21.59	18.86	17.52	15.79
Coasta and Izeta 2016	UE70	Alero Deodoro Roca	4500-1900bp	x	fore	77.38	22.52	20.78	18.63	17.68
Coasta and Izeta 2016	UE70	Alero Deodoro Roca	4500-1900bp	x	fore	76.44	25.04	20.44	17.67	15.79
Coasta and Izeta 2016	UE70	Alero Deodoro Roca	4500-1900bp	x	fore	82.84	25.31	20.71	20.76	18.39
Coasta and Izeta 2016	UE70	Alero Deodoro Roca	4500-1900bp	x	fore	79.55	23.31	20.57	19.27	17.25
Coasta and Izeta 2016	UE70	Alero Deodoro Roca	4500-1900bp	x	fore	79.67	24.18	21.99	21.98	20.24
Coasta and Izeta 2016	UE70	Alero Deodoro Roca	4500-1900bp	x	fore	75.10	21.68	18.98	18.24	16.46
Coasta and Izeta 2016	ADR 51	Alero Deodoro Roca	3000 bp	x	fore	72.58	23.67	20.73	19.01	17.53
Coasta and Izeta 2016	ADR 52	Alero Deodoro Roca	3000 bp	x	fore	79.18	23.77	20.71	18.60	18.27

Kent 1982	F1000600	chiripa	100 BC (phase 4)	x	fore	68.1	21.75	19.05	17.85	16.2
Kent 1982	F1000400	chiripa	100 BC (phase 4)	x	fore	59.6	18.5	16.9	15.05	14.65
Kent 1982	04013F08	pachamachay	1500 BC (phase 5)	x	fore	55.2	15.65	14.95	13.8	12.9
Kent 1982	02013F09	pachamachay	1500 BC (phase 5)	x	hind	51.85	15.65	14.65	13.25	11.95
Kent 1982	5014000	pachamachay	1500 BC (phase 5)	x	fore	61.05	15.95	14.55	18.45	13.45
Kent 1982	0912BF07	pachamachay	1500 BC (phase 5)	x	hind	70	21.15	19.95	19.05	18
Gasco and Marsh 2015	9.7.3.R2_b_Castrated_ llama	Khonkho Wankane	AD 300 to 450	x	fore	80.51	25.02	22.25	20.38	19.94
Gasco and Marsh 2015	9.7.3.R2_a_Castrated_ llama	Khonkho Wankane	AD 300 to 451	x	fore	87.78	24.36	21.17	20.06	19.33
Gasco and Marsh 2015	9.22.2	Khonkho Wankane	AD 300 to 452	x	fore	67.87	19.87	17.51	15.79	15.26

Annexe 3 : description des cinq mesures linéaires prises sur les premières phalanges (Kent 1982: Appendix IV.1 Description of Measurements Taken on Camelid Skeletal Elements)

Kent's method combines the measurement of five variables (V1 to V5) taken on the first phalanges (they are the same for fore and hind) (fig. 1) (some of them are based on von den Driesch's (1976) and Duerst (1930) measurements too):

- V1: (Kent – FPVI (fore) and BP1V177 (hind)): “**the maximum length** (taken parallel to long axis with baseline being the tangent to the proximal plantar or volvar condyles with the most distal point the distal articular surface as the end point. This measure differs from von Den Driesch's GL (1976: 96-97) in that her measure uses the proximo-dorsal rather than the proximo-plantar surface as a basepoint. He found his measurement “yielded more consistent” (i.e repeatable) results. Duerst's measure #1 and #2 1930: 492 would probably fall all between kent's #1 and von den Driesch's GL)”.
• V2: (Kent – FP1V2 (fore) and BP1V178 (hind)): “**Breadth of proximal articular surface** (taken mediolaterally in horizontal plane on the outer edge of the raised rims of the articular surface. Care should be used not to allow measuring instrument to move distally as with of bone increases distal to the proximal articular surface. Same as von den Driesch's BPp 1976: 97)”.
• V3: (Kent FP1V3 (fore) and BP1V179 (hind)): “**Width of proximal articular surface** (taken in dorsoplantar or dorso-volar plane perpendicular to #2 on outside of articular surface's raised edges using the tangent to the proximal, planter or volar condyles as a baseline. Caution expressed in #2 applies here as well. (Not taken by Duerst 1930 nor von den Driesch 1976)”.
• V4: (Kent FP1V4 (fore) and BP1V180(hind)): “**Breadth of distal articular surface** (taken at right angles to proximal-distal plane on the broader, planter or volar portion of articular surface. Same as von den Driesch's Bd 1976: 96-97 and Fig. 45c), and Duerst's #8 1930: 494, points 15-16)”.
• V5: (Kent FP1V5 (fore) and BP1V181(hind)): “**Width of distal articular surface**-Perpendicular to #4 using the tangent to the plantar volar trochlea of the distal articular surface as a baseline and measuring in the dorso-plantar or dorso-volar plane. Not taken by Duerst 1930 nor von den Driesch 1976”.

Annexe 4 : position anatomique testée avec les prédictions k-nn sur les 11 phalanges archéologiques

The anatomical position of 11 archeological specimens was known thanks to their skeletons. Indeed, the skeletons were found connected during the excavation and their anatomical position was tested. Here we can find predictions results.

Archaeological site	Code	Anatomical position known in archaeological context	Anatomical position identified according to Kent's statistical approach	Anatomical position identified with k-NN method	Species identified according to Kent's 1982 approach	Species identified with k-NN method
El Brujo	EB_CaoViejo_entirno_5_7	fore	x	fore	x	llama
El Brujo	EB_CaoViejo_tombe1(94)_4_6	fore	x	fore	x	guanaco
El Brujo	EB_CaoViejo_tombe1(95)_1_1	fore	x	fore	x	llama
El Brujo	EB_CaoViejo_tombe2(95)_6_9	fore	x	fore	x	vicuna
El Brujo	EB_CaoViejo_tombe2(95)_7_13	fore	x	fore	x	vicuna
El Brujo	EB_CaoViejo_tombe4(95)_3_4	fore	x	hind	x	llama
Huaca Amarilla	HA_35_1	fore	x	hind	x	llama
Huaca Amarilla	HA_40_1	fore	x	hind	x	vicuna
Huaca Amarilla	HA_43_1	hind	x	hind	x	vicuna
Huaca Amarilla	HA_46	hind	x	hind	x	vicuna
Huaca Amarilla	HA_54_1	hind	x	hind	x	vicuna

Annexe 5 : sites archéologiques sur lesquels ont été identifiés les premiers indices de manipulation anthropique sur les camélidés sud-américains, ainsi que leur méthode de datation associée, en l'état des connaissances actuelles.

Taxons	Indice domestication	Détails indices domestication	Date publiée	Source indice domestication	Pays	Écorégion ((Olson et al., 2001) révisée par (Dinerstein et al., 2017) (Figure 30)	Site	Couche	Méthodes datation	Matériau datation	Date BP	Erreur	Source originelle de la datation
grand	taille	plus de variabilité dans les tailles + très grands spécimens	7100-4500 cal. BP "protection phase"	Yacobaccio, 2021 et Samec et al., 2014	Argentine	puna sèche	Hornillos 2	layer 2	radiocarbone	charbon	6340	110	Yacobaccio et al., 2013
grand	taille	plus de variabilité dans les tailles + très grands spécimens	7100-4500 cal. BP "protection phase"	Yacobaccio, 2021 et Samec et al., 2015	Argentine	puna sèche	Hornillos 2	layer 2	radiocarbone	charbon	6190	70	Yacobaccio et al., 2013
grand	pathologie osseuse + taille/utilisation	pathologies osseuses sur les grands camélidés (métapodes distales et phalanges exostosis)	late archaic	Cartajena et al., 2007	Chili	puna sèche	Puripica-1	level II ?	radiocarbone	charbon	4260	60	Núñez et al., 1999
grand	pathologie osseuse + taille/utilisation	pathologies osseuses sur les grands camélidés (métapodes distales et phalanges exostosis)	late archaic	Cartajena et al., 2007	Chili	puna sèche	Tulan-52	c. B5 SW	radiocarbone	charbon	4220	70	Núñez et al. 2006
grand	taille	camélidés plus grands que le guanaco	4400 BP	Mengoni Goñalons et Yacobaccio 2006	Chili	puna sèche	Tulan-52	c. B5 SW	radiocarbone	charbon	3860	60	Núñez et al. 2006

grand	taille	camélidés plus grands que le guanaco	?	Mengoni Goñalons et Yacobaccio 2006	Chili	puna sèche	Puripica-1	?	radiocarbone	charbon	4160	90	Nunez et al. 1999
grand	jeune + taille	courbes mortalité : augmentation de jeunes camélidés "plus grands" (donc potentiels premiers lamas)	entre level III et II	Hesse 1982	Chili	puna sèche	Puripica-1	entre level III et II	radiocarbone	charbon	4050	95	Nunez et al. 1999
x	captivité	corral dans un abri sous roche	4635 and 4232 cal. BP.	Yacobaccio, 2021	Argentine	puna intermédiaire	Inca Cave 7	capa 3b	radiocarbone	graminé	4030	80	Aschedo and Yacobaccio 98/99
grand et petit	taille	camélidés plus grands : "lama et alpaga"	phase 5 entre " 2200-1500 BCE"	Kent 1982	Perou	puna humide	Pachamachay	phase 5	radiocarbone	?	3800	60	Salcedo Camacho 2019
x	captivité	corral (via composition du sol)	3640 BP	Mengoni Goñalons et Yacobaccio 2006	Perou	southern	Asana	III-I	radiocarbone	?	3640		Mengoni et Yacobaccio 2006; Aldenderfer, 1998
lama	ADN ancien/taille	ADN ancien + taille via mesures linéaires sur phalanges et talus : lama (issus d'une lignée éteinte de guanaco)	3400-2300 years BP + 3360–2950 to 2410–2370 ¹⁴ C cal. Years BP	Diaz-Maroto et al., 2021	Chili	puna sèche	Tulan-54	?	radiocarbone	fibre	3080	70	Cartajena et al. 2007 ; Núñez et al. 2006
lama	ADN ancien/taille	ADN ancien + taille via mesures linéaires sur phalanges et talus : lama (issus d'une	3400-2300 years BP + 3360–2950 to 2410–2370 ¹⁴ C cal. Years BP	Diaz-Maroto et al., 2021	Chili	puna sèche	Tulan-85	?	radiocarbone	charbon	2660	80	Cartajena et al. 2007; Núñez et al. 2006

		lignée éteinte de guanaco)											
grand	pathologie osseuse + taille	pathologies osseuses (vertèbres du crâne) sur un "lama" grand camélidé retrouvé dans une inhumation	3170 and 2867 cal. BP (date de l'inhumation)	Yacobaccio, 2021	Argentine	puna intermédiaire	Huachichocana III	E2	radiocarbone	vertèbre du camélidé	2882	43	Lema, 2017
alpaga	ADN ancien/taille	ADN ancien + taille mesures linéaires sur phalanges et talus : alpagas (issus de hybridation entre lama et vigogne)	3400-2300 years BP	Diaz-Maroto et al., 2021	Chili	puna sèche	Tulan-54	?	radiocarbone	charbon	2380	70	Cartajena et al. 2007 ; Núñez et al. 2006

Annexe 6 : valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (V-PDB) et de $\delta^{15}\text{N}$ (V-AIR) du collagène osseux des CSA actuels et archéologiques utilisées dans l'analyses isotopiques, ainsi que leurs informations contextuelles associées. *Afin de pouvoir comparer les CSA actuels aux CSA archéologiques les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ ont aussi été ajustées d'une valeur de +1,5 ‰ (combustibles fossiles) (Friedli et al., 1986; Marino et al., 1992). **De plus, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des individus qui ont été mesurées à partir de poil, de muscle et de peau ont été ajustées comme expliqué dans le chapitre 5.

Source	Id	Tissus analysés	Espèce	Pays	Site	Localisation	Écorégions ((Olson et al., 2001) révisée par (Dinerstein et al., 2017)(Figure 30)	Période/ couche archéologique	$\delta^{13}\text{C}$ ‰ V-PDB ($\delta^{13}\text{C}$ ‰ V-PDB*	$\delta^{15}\text{N}$ ‰ V-AIR
Thornton et al., 2011	Chilligua_1	os	alpaga	Pérou	moderne e	Chilligua_PE	puna_intermediaire	moderne	-19,5	-19,5	+5,41
Thornton et al., 2011	Chilligua_2	os	alpaga	Pérou	moderne	Chilligua_PE	puna_intermediaire	moderne	-19,2	-19,2	+4,99
Thornton et al., 2011	Chilligua_3	os	alpaga	Pérou	moderne	Chilligua_PE	puna_intermediaire	moderne	-19,1	-19,1	+5,74
Thornton et al., 2011	Chilligua_4	os	alpaga	Pérou	moderne	Chilligua_PE	puna_intermediaire	moderne	-19,0	-19,0	+5,3
Dufour et al., 2014	Areq_1	os	alpaga	Pérou	moderne	Tocra	puna_humide	moderne	-22,3	-20,8	+3,1
Dufour et al., 2014	Areq_2	os	alpaga	Pérou	moderne	Tocra	puna_humide	moderne	-21,7	-20,2	+5,1
Dufour et al., 2014	Areq_3	os	lama	Pérou	moderne	Tocra	puna_humide	moderne	-21,8	-20,3	+4,6
Dufour et al., 2014	Quiru_1	os	alpaga	Pérou	moderne	Quiruvilca	cordillere centrale paramo	moderne	-22,1	-20,6	+3,8
Dufour comm perso.	Quiru_2	os	alpaga	Pérou	moderne	Quiruvilca	cordillere centrale paramo	moderne	-21,6	-20,1	+2,0
Dufour comm perso.	Quiru_3	os	alpaga	Pérou	moderne	Quiruvilca	cordillere centrale paramo	moderne	-21,9	-20,4	+2,8
cette étude	CDF-114	os	vigogne	Chili	moderne	Chili	puna_sèche	moderne	-20,8	-19,3	+4,2

cette étude	CDF-115	peau	vigogne	Argentine	moderne	Antofagasta de la sierra	puna_intermediaire	moderne	-17,6	-16,1**	+8,6
cette étude	CDF-116	os	vigogne	Chili	moderne	Chili	puna_sèche	moderne	-20,6	-19,1	+7,2
cette étude	CDF-117	muscle	vigogne	Chili	moderne	Chili	puna_sèche	moderne	-21,2	-19,7**	+7,5
cette étude	CDF-118/119	os	lama	Bolivie	moderne	isla_del_sol	puna_humide	moderne	-21,6	-20,1	+5,4
cette étude	CDF-119	poils	alpaga	Chili	moderne	Lauca_National_Park	puna_sèche	moderne	-23,9	-21,1**	+8,8
cette étude	2019_1	os	alpaga	Pérou	moderne	colca	puna_intermediaire	moderne	-22,0	-20,5	+5,5
cette étude	2019_2	os	alpaga	Pérou	moderne	juliaca	puna_humide	moderne	-22,0	-20,5	+3,7
Gil et al., 2016	MSR-A300	os	vigogne	Argentine	moderne	desert_Andean_san Guillermo	southern andean steppe	moderne	-18,5	-16,5	+5,4
Gil et al., 2016	MSR-A298	os	vigogne	Argentine	moderne	desert_Andean_san Guillermo	southern andean steppe	moderne	-18,0	-16,0	+5,8
Gil et al., 2016	MSR-A299	os	vigogne	Argentine	moderne	desert_Andean_san Guillermo	southern andean steppe	moderne	-17,9	-15,9	+6,9
Gil et al., 2016	MSR-A301	os	vigogne	Argentine	moderne	desert_Andean_san Guillermo	southern andean steppe	moderne	-18,7	-16,7	+5,7
Gil et al., 2016	MSR-A110	os	guanaco	Argentine	moderne	desert_patagonia_Pu esto Cupertino	patagonian steppe	moderne	-22,1	-20,1	+4,1
Gil et al., 2016	MSR-A350	os	guanaco	Argentine	moderne	desert_patagonia_Pu esto Cupertino	patagonian steppe	moderne	-22,2	-20,2	+3,3
Gil et al., 2016	MSR-A46	os	guanaco	Argentine	moderne	desert_patagonia_Pa yunia	patagonian steppe	moderne	-16,9	-14,9	+4,8
Gil et al., 2016	MSR-A120	os	guanaco	Argentine	moderne	desert Monte_sierra de Chachauen	low monte	moderne	-21,6	-19,6	+3,9

Szpak et al., 2014	AIS_202	poils	alpaga	Pérou	moderne	northern_highlands	puna_humide	moderne	-20,6	-17,8**	+5,4
Szpak et al., 2014	AIS_221	poils	alpaga	Pérou	moderne	northern_highlands	puna_humide	moderne	-22,4	-19,6**	+7,1
Szpak et al., 2014	AIS_263	poils	lama	Pérou	moderne	northern_highlands	puna_humide	moderne	-21,5	-18,7**	+5,6
Szpak et al., 2014	AIS_264	poils	vigogne	Pérou	moderne	northern_highlands	puna_humide	moderne	-24,2	-21,4**	+5,5
Szpak et al., 2014	AIS_267	poils	lama	Pérou	moderne	northern_highlands	puna_humide	moderne	-21,6	-18,8**	+6,2
Szpak et al., 2014	AIS_274	poils	vigogne	Pérou	moderne	northern_highlands	puna_humide	moderne	-18,8	-16,0**	+7,7
Szpak et al., 2014	AIS_522	poils	alpaga	Pérou	moderne	northern_highlands	puna_humide	moderne	-23,6	-20,8**	+8,0
Szpak et al., 2014	AIS_203 mean	poils	alpaga	Pérou	moderne	northern_highlands	puna_humide	moderne	-21,4	-18,6**	+5,7
Szpak et al., 2014	AIS_204 mean	poils	alpaga	Pérou	moderne	northern_highlands	puna_humide	moderne	-19,9	-17,1**	+6,4
Szpak et al., 2014	AIS_205 mean	poils	alpaga	Pérou	moderne	northern_highlands	puna_humide	moderne	-19,2	-16,4**	+5,2
Szpak et al., 2014	AIS_210 -mean	poils	alpaga	Pérou	moderne	northern_highlands	puna_humide	moderne	-20,7	-17,9**	+4,5
Szpak et al., 2014	AIS_212 -mean	poils	alpaga	Pérou	moderne	northern_highlands	puna_humide	moderne	-20,8	-18,0**	+5,2
Szpak et al., 2014	AIS_227 -mean	poils	alpaga	Pérou	moderne	northern_highlands	puna_humide	moderne	-20,7	-17,9**	+4,8
Szpak et al., 2014	AIS_228 -mean	poils	alpaga	Pérou	moderne	northern_highlands	puna_humide	moderne	-20,8	-18,0**	+5,0
Szpak et al., 2014	AIS_520 -mean	poils	lama	Pérou	moderne	northern_highlands	puna_humide	moderne	-23,3	-20,5**	+6,1
Szpak et al., 2014	AIS_521 -mean	poils	alpaga	Pérou	moderne	northern_highlands	puna_humide	moderne	-22,9	-20,1**	+7,1

Metcalfe et al., 2016	ACAD1879		archo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	VI	-18,1	-18,1	+8,6
Metcalfe et al., 2016	ACAD1880		archo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	VI	-18,1	-18,1	+8,9
Metcalfe et al., 2016	ACAD1881		archo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	VI	-18,6	-18,6	+8,6
Metcalfe et al., 2016	ACAD1882		archo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	VI	-18,5	-18,5	+6,6
cette étude	TII47		archo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	III-II	-19,2	-19,2	+6,0
cette étude	TII23		archo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	III-II	-19,6	-19,6	+5,4
cette étude	TII7		archo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	III-II	-19,6	-19,6	+6,9
cette étude	TIIS56		III_vigogne1	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	III-II	-19,0	-19,0	+5,5
cette étude	TIIS50		III_guanaco	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	III-II	-19,4	-19,4	+7,7
cette étude	TIIS59		IV_vigogne	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	III-II	-19,2	-19,2	+6,4
cette étude	TIV37		III_vigogne1	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	III-II	-19,9	-19,9	+7,5
cette étude	TIV40		IV_guanaco	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	IV	-19,2	-19,2	+7,3
cette étude	TIVCDF_109_2		archo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	IV	-19,2	-19,2	+5,4
cette étude	TIVCDF_105_2		archo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	IV	-19,4	-19,4	+5,7
cette étude	TIVCDF_105_1		archo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	IV	-19,3	-19,3	+6,8

cette étude	TIVCDF_109_1		archeo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	IV	-19,3	-19,3	+5,5
cette étude	TIV38		IV_guanaco	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	IV	-19,2	-19,2	+7,1
cette étude	TIV42		V_vigogne	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	V	-19,3	-19,3	+5,9
cette étude	CDF-106		archeo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	IV	-19,3	-19,3	+6,4
cette étude	CDF-107		archeo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	IV	-19,6	-19,6	+5,2
cette étude	_TV34		archeo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	V	-19,2	-19,2	+6,5
cette étude	TV12		V_guana-co	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	V	-19,3	-19,3	+7,2
cette étude	TV9		V_vigogne	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	V	-19,0	-19,0	+5,5
cette étude	TV17		V_guana-co	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	V	-19,4	-19,4	+5,8
cette étude	TV24		archeo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	V	-19,4	-19,4	+7,0
cette étude	TVCDF_110		archeo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	V	-19,2	-19,2	+6,0
cette étude	TVI83		VI_vigogne	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	VI	-19,3	-19,3	+6,7
cette étude	TVI82		VI_vigogne	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	VI	-19,3	-19,3	+6,7
cette étude	TVI81		VI_guanaco	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	VI	-19,3	-19,3	+6,8
cette étude	TVICDF_113		archeo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	VI	-19,0	-19,0	+5,0

cette étude	TVI88		VI_vigogne	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	VI	-19,3	-19,3	+5,9
cette étude	TVI86		VI_vigogne	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	VI	-19,3	-19,3	+5,7
cette étude	CDF-1		archeo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	VI	-19,4	-19,4	+5,0
cette étude	CDF-16		archeo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	VI	-19,1	-19,1	+5,8
cette étude	TVII69		VI_vigogne	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	VI	-19,6	-19,6	+3,7
cette étude	TVII72		VI_vigogne	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	VI	-19,1	-19,1	+5,8
cette étude	TVII74		VII_guano	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	VII	-19,9	-19,9	+5,9
cette étude	TVII71		VII_vigogne	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	VII	-19,4	-19,4	+6,5
cette étude	TVII42		archeo	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	VII	-19,0	-19,0	+6,6
cette étude	TVII1		VII_vigogne	Pérou	telarmachay	junin	puna_humide	VII	-19,1	-19,1	+6,4
Grant et al., 2018	564/4		archeo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-18,3	-18,3	+6,3
Grant et al., 2018	243/1		archeo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-18,3	-18,3	+6,3
Grant et al., 2018	119/5		archeo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-16,3	-16,3	+8,1
Grant et al., 2018	286/1		archeo	Argentine	CS1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-16,7	-16,7	+8,4
Grant et al., 2018	285/1		archeo	Argentine	CS1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-18,6	-18,6	+7,1
Grant et al., 2018	199/1		archeo	Argentine	CS1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-14,2	-14,2	+9,7
Grant et al., 2018	194i/1		archeo	Argentine	CS1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-14,3	-14,3	+9,4
Grant et al., 2018	228/1		archeo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-18,3	-18,3	+5,0

Grant et al., 2018	232/1		archo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-17,1	-17,1	+7,4
Grant et al., 2018	32/1		archo	Argentine	PCz1.1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-16,7	-16,7	+8,9
Grant et al., 2018	23anexo /1		archo	Argentine	PCz1.1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-18,4	-18,4	+8,4
Grant et al., 2018	30-janv		archo	Argentine	PCz1.1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-16,8	-16,8	+8,6
Grant et al., 2018	23anexo /2		archo	Argentine	PCz1.1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-15,7	-15,7	+7,4
Grant et al., 2018	11-janv		archo	Argentine	PCz1.1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-18,4	-18,4	+6,9
Grant et al., 2018	39/1		archo	Argentine	PCz1.1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-14,9	-14,9	+7,9
Grant et al., 2018	255/9		archo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-16,3	-16,3	+8,3
Grant et al., 2018	99/1		archo	Argentine	CS1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-16,3	-16,3	+7,9
Grant et al., 2018	75/1		archo	Argentine	CS1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-16,4	-16,4	+8,7
Grant et al., 2018	244/1		archo	Argentine	CS1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-18,8	-18,8	+7,8
Grant et al., 2018	239/1		archo	Argentine	CS1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-15,3	-15,3	+8,9
Grant et al., 2018	129/1		archo	Argentine	CS1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-16,4	-16,4	+9,4
Grant et al., 2018	464/1		archo	Argentine	CS1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-14,8	-14,8	+9,5
Grant et al., 2018	436/1		archo	Argentine	CS1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-14,2	-14,2	+7,7
Grant et al., 2018	427/1		archo	Argentine	CS1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-14,0	-14,0	1+0,4
Grant et al., 2018	285i/1		archo	Argentine	CS1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-17,6	-17,6	+9,7
Grant et al., 2018	245/7		archo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-17,7	-17,7	+4,9
Grant et al., 2018	265/7		archo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-18,9	-18,9	+5,6
Grant et al., 2018	45/2		archo	Argentine	PCz1.1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-15,9	-15,9	+8,3

Grant et al., 2018	45/1		archo	Argentine	PCz1.1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-18,6	-18,6	+7,8
Grant et al., 2018	43anexo/1		archo	Argentine	PCz1.1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-17,4	-17,4	+8,5
Grant et al., 2018	41/1		archo	Argentine	PCz1.1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-15,6	-15,6	+9,7
Grant et al., 2018	510/1		archo	Argentine	CS1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-17,5	-17,5	+7,6
Grant et al., 2018	508/1		archo	Argentine	CS1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-15,0	-15,0	+9,2
Grant et al., 2018	505/1		archo	Argentine	CS1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-15,1	-15,1	+8,8
Grant et al., 2018	181/1		archo	Argentine	CS1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-15,4	-15,4	+9,5
Grant et al., 2018	507/1		archo	Argentine	CS1	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-15,3	-15,3	+9,2
Grant et al., 2018	1603/4		archo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-16,5	-16,5	+6,3
Grant et al., 2018	1672/2		archo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-18,2	-18,2	+6,0
Grant et al., 2018	1457/1		archo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-18,3	-18,3	+5,9
Grant et al., 2018	1391/4		archo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-18,6	-18,6	+4,6
Grant et al., 2018	1517/2		archo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-17,5	-17,5	+8,4
Grant et al., 2018	1740/z2		archo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-19,4	-19,4	+5,9
Grant et al., 2018	1753/1		archo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-15,0	-15,0	+10,8
Grant et al., 2018	1767/1		archo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-18,5	-18,5	+5,3
Grant et al., 2018	1506/2		archo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-20,1	-20,1	+4,9
Grant et al., 2018	1484/2		archo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-18,9	-18,9	+6,0
Grant et al., 2018	1680/1		archo	Argentine	QS3	Antofagasta_4050m	puna_intermediaire	NA	-17,9	-17,9	+7,1
López et al., 2017	TU-52/3		archo	Chili	Tulan_52	puna_atacama	puna_sèche	Late_Archaic	-14,9	-14,9	+12,8
López et al., 2017	TU-52/4		archo	Chili	Tulan_52	puna_atacama	puna_sèche	Late_Archaic	-17,7	-17,7	+8,9

López et al., 2017	TU-52/9		archeo	Chili	Tulan_52	puna_atacama	puna_sèche	Late_Archaic	-16,7	-16,7	+11,3
López et al., 2017	TU-52/12		archeo	Chili	Tulan_52	puna_atacama	puna_sèche	Late_Archaic	-16,7	-16,7	+11,7
López et al., 2017	TU-52/20		archeo	Chili	Tulan_52	puna_atacama	puna_sèche	Late_Archaic	-17,1	-17,1	+10,3
López et al., 2017	TU-94/1		archeo	Chili	Tulan_94	puna_atacama	puna_sèche	Late-archaic- Early-formative	-17,3	-17,3	+12,3
López et al., 2017	TU-94/2		archeo	Chili	Tulan_94	puna_atacama	puna_sèche	Late-archaic- Early-formative	-13,8	-13,8	+12,0
López et al., 2017	TU-94/5		archeo	Chili	Tulan_94	puna_atacama	puna_sèche	Late-archaic- Early-formative	-14,5	-14,5	+12,5
López et al., 2017	TU-94/4		archeo	Chili	Tulan_94	puna_atacama	puna_sèche	Late-archaic- Early-formative	-14,4	-14,4	+10,7
López et al., 2017	TU-54/1		archeo	Chili	Tulan_54	puna_atacama	puna_sèche	Early_Formative	-12,8	-12,8	+10,1
López et al., 2017	TU-54/2		archeo	Chili	Tulan_54	puna_atacama	puna_sèche	Early_Formative	-16,2	-16,2	+8,3
López et al., 2017	TU-54/4		archeo	Chili	Tulan_54	puna_atacama	puna_sèche	Early_Formative	-17,6	-17,6	+9,8
López et al., 2017	TU-54/5		archeo	Chili	Tulan_54	puna_atacama	puna_sèche	Early_Formative	-17,9	-17,9	+9,4
López et al., 2017	TU54/6		archeo	Chili	Tulan_54	puna_atacama	puna_sèche	Early_Formative	-13,9	-13,9	+13,2
López et al., 2017	TU54/7		archeo	Chili	Tulan_54	puna_atacama	puna_sèche	Early_Formative	-12,6	-12,6	+12,3

López et al., 2017	TU54/8		archeo	Chili	Tulan_54	puna_atacama	puna_sèche	Early_Formative	-16,8	-16,8	+8,9
López et al., 2017	TU-54/9		archeo	Chili	Tulan_54	puna_atacama	puna_sèche	Early_Formative	-15,4	-15,4	+13,3
López et al., 2017	TU-54/10		archeo	Chili	Tulan_54	puna_atacama	puna_sèche	Early_Formative	-16,6	-16,6	+11,4
Yacobaccio et al., 2017	H2_02		archeo	Argentina	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	2	-18,8	-18,8	+10,2
Yacobaccio et al., 2017	H2_03		archeo	Argentina	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	2	-16,8	-16,8	+10,3
Yacobaccio et al., 2017	H2_04		archeo	Argentina	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	2	-16,9	-16,9	+8,7
Yacobaccio et al., 2017	H2_05		archeo	Argentina	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	2	-12,4	-12,4	+10,7
Yacobaccio et al., 2017	H2_06		archeo	Argentina	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	2	-17,2	-17,2	+9,3
Yacobaccio et al., 2017	H2_07		archeo	Argentina	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	2	-15,8	-15,8	+10,0
Yacobaccio et al., 2017	H2_08		archeo	Argentina	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	2	-18,7	-18,7	+6,2
Yacobaccio et al., 2017	H2_09		archeo	Argentina	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	2	-18,8	-18,8	+6,0
Yacobaccio et al., 2017	H2_10		archeo	Argentina	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	2	-19,0	-19,0	+6,2
Yacobaccio et al., 2017	H2_11		archeo	Argentina	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	2	-18,2	-18,2	+7,8
Yacobaccio et al., 2017	H2_12		archeo	Argentina	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	2	-17,5	-17,5	+7,3

Yacobaccio et al., 2017	H2_16		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	2	-16,7	-16,7	+7,1
Yacobaccio et al., 2017	H2_18		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	2	-19,0	-19,0	+9,0
Yacobaccio et al., 2017	H2_20		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	2	-18,1	-18,1	+9,2
Yacobaccio et al., 2017	H2_25		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	2	-16,4	-16,4	+9,9
Yacobaccio et al., 2017	H2_14		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	3	-17,0	-17,0	+7,3
Yacobaccio et al., 2017	H2_21		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	4	-16,7	-16,7	+10,5
Yacobaccio et al., 2017	H2_27		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	4	-17,5	-17,5	+8,2
Yacobaccio et al., 2017	H2_28		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	4	-19,3	-19,3	+5,6
Yacobaccio et al., 2017	H2_29		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	4	-17,4	-17,4	+5,6
Yacobaccio et al., 2017	H2_43		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	5	-18,3	-18,3	+6,9
Yacobaccio et al., 2017	H2_45		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	5	-18,4	-18,4	+7,1
Yacobaccio et al., 2017	H2_47		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	6	-19,1	-19,1	+6,1
Yacobaccio et al., 2017	H2_50		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	6	-17,7	-17,7	+5,0
Yacobaccio et al., 2017	H2_51		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	6	-17,6	-17,6	+10,0

Yacobaccio et al., 2017	H2_52		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	6A	-16,7	-16,7	+7,6
Yacobaccio et al., 2017	H2_53		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	6A	-17,2	-17,2	+4,9
Yacobaccio et al., 2017	H2_24		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	6B	-17,8	-17,8	+5,9
Yacobaccio et al., 2017	H2_31		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	6B	-18,4	-18,4	+4,5
Yacobaccio et al., 2017	H2_33		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	6B	-19,2	-19,2	+3,7
Yacobaccio et al., 2017	H2_35		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	6C	-16,7	-16,7	+5,9
Yacobaccio et al., 2017	H2_37		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	6C	-18,6	-18,6	+5,2
Yacobaccio et al., 2017	H2_41		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	6D	-16,0	-16,0	+8,1
Yacobaccio et al., 2017	H2_53		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	6A	-17,2	-17,2	+4,9
Yacobaccio et al., 2017	H2_24		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	6B	-17,8	-17,8	+5,9
Yacobaccio et al., 2017	H2_31		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	6B	-18,4	-18,4	+4,5
Yacobaccio et al., 2017	H2_33		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	6B	-19,2	-19,2	+3,7
Yacobaccio et al., 2017	H2_35		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	6C	-16,7	-16,7	+5,9
Yacobaccio et al., 2017	H2_37		archo	Argentine	Hornillos2	dry_puna-jujuy_susques-area	puna_sèche	6C	-18,6	-18,6	+5,2

Yacobaccio et al., 2017	H2_41		archo	Argentina	Hornillos2	dry_puna- jujuy_susques-area	puna_sèche	6D	-16,0	-16,0	+8,1
----------------------------	-------	--	-------	-----------	------------	---------------------------------	------------	----	-------	-------	------

Annexe 7 : tests statistiques réalisés dans la thèse

CHAPITRE 1 – DEFIS METHODOLOGIQUES : IDENTIFIER LA DIVERSITE DES CAMELIDES SUD-AMERICAINS EN CONTEXTE ARCHEOLOGIQUE :

- **Test de quantification entre les deux méthodes d'acquisition des surfaces : analyse de la variance des coordonnées Procrustes des cinq talus de guanacos**

Sur la conformation : (MANOVA conformation : $F = 1.4524$; $p > 0.1$)

Analysis of Variance, using Residual Randomization

Permutation procedure: Randomization of raw values (residuals of mean)

Number of permutations: 1000

Estimation method: Ordinary Least Squares

Sums of Squares and Cross-products: Type I

Effect sizes (Z) based on F distributions

	Df	SS	MS	Rsqr	F	Z	Pr(>F)
group	1	0.0045406	0.0045406	0.15366	1.4524	0.91317	0.16
Residuals	8	0.0250097	0.0031262	0.84634	x	x	x
Total	9	0.0295503	x	x	x	x	x

Call: procD.lm(f1, iter = 999, RRPP = FALSE, print.progress = FALSE)

Sur la forme : et (MANOVA forme : $F = 1,3026$; $p > 0.1$).

Analysis of Variance, using Residual Randomization

Permutation procedure: Randomization of raw values (residuals of mean)

Number of permutations: 1000

Estimation method: Ordinary Least Squares

Sums of Squares and Cross-products: Type I

Effect sizes (Z) based on F distributions

	Df	SS	MS	Rsqr	F	Z	Pr(>F)
group	1	108.71	108.706	0.14002	1.3026	0.66023	0.274
Residuals	8	667.63	83.454	0.85998	x	x	x
Total	9	776.34	x	x	x	x	x

Call: procD.lm(f1, iter = 999, RRPP = FALSE, print.progress = FALSE)

- **Analyse des différences entre les 4 espèces de CSA dans l'espace :**

Des conformations (MANOVA : $F = 1,1676$; $p > 0.05$) :

> Linear Model fit with lm.rpp

Number of observations: 27

Number of dependent variables: 189

Data space dimensions: 26

Sums of Squares and Cross-products: Type I

Number of permutations: 1000

Call: procD.lm(f1)

> Analysis of Variance, using Residual Randomization

Permutation procedure: Randomization of null model residuals

Number of permutations: 1000

Estimation method: Ordinary Least Squares

Sums of Squares and Cross-products: Type I

Effect sizes (Z) based on F distributions

	Df	SS	MS	Rsq	F	Z	Pr(>F)
group	3	0.012227	0.0040756	0.13217	1.1676	0.85157	0.188
Residuals	23	0.080282	0.0034905	0.86783	x	x	x
Total	26	0.092509	x	x	x	x	x

Call: procD.lm(f1)

Des formes (MANOVA : F = 6.306 ; p<0.001**) :

Analysis of Variance, using Residual Randomization

Permutation procedure: Randomization of null model residuals

Number of permutations: 1000

Estimation method: Ordinary Least Squares

Sums of Squares and Cross-products: Type I

Effect sizes (Z) based on F distributions

	Df	SS	MS	Rsq	F	Z	Pr(>F)
group	3	3986.3	1328.78	0.45131	6.306	3.0452	0.001
Residuals	23	4846.5	210.72	0.54869	x	x	x
Total	26	8832.8	x	x	x	x	x

Call: procD.lm(f1)

- **Variation de la taille centroïde 3D du talus des CAS**

ANOVA réalisée sur les tailles centroïdes des quatre espèces (ANOVA : $F = 4.3507$; $p < 0.05$).

Analysis of Variance, using Residual Randomization

Permutation procedure: Randomization of null model residuals

Number of permutations: 1000

Estimation method: Ordinary Least Squares

Sums of Squares and Cross-products: Type I

Effect sizes (Z) based on F distributions

	Df	SS	MS	Rsq	F	Z	Pr(>F)
group	3	0.023563	0.0078544	0.33422	4.3507	1.8473	0.011
Residuals	26	0.046939	0.0018053	0.66578	x	x	x
Total	29	0.070502	x	x	x	x	x

Call: procD.lm(f1)

CHAPITRE 4 - EVOLUTION ET DIVERSIFICATION MORPHOLOGIQUE DES CAMELIDES DE TELARMACHAY :

- **Évolution de la taille et de la forme des CSA de Telarmachay**

La tendance évolutive de la taille des talus du morphotype guanaco et du morphotype vigogne (ANOVA taille centroïde : $F = 1,1921$; $p = 0,293$)

Analysis of Variance, using Residual Randomization

Permutation procedure: Randomization of null model residuals

Number of permutations: 1000

Estimation method: Ordinary Least Squares

Sums of Squares and Cross-products: Type I

Effect sizes (Z) based on F distributions

	Df	SS	MS	Rsq	F	Z	Pr(>F)
grouplevel	8	0.06681	0.008351	0.16258	14.1130	7.0506	0.001
grouptype	1	0.23951	0.239508	0.58288	404.7797	8.2856	0.001
grouplevel:grouptype	4	0.00282	0.000705	0.00687	1.1921	0.5303	0.293
Residuals	172	0.10177	0.000592	0.24768	x	x	x
Total	185	0.41091	x	x	x	x	x

Call: procD.lm(f1)

- **Variation de la forme du talus :**

Pour le morphotype vigogne (ANOVA forme univariée : F = 7,3352 ; p<0,001) :

> Analysis of Variance, using Residual Randomization

Permutation procedure: Randomization of null model residuals

Number of permutations: 1000

Estimation method: Ordinary Least Squares

Sums of Squares and Cross-products: Type I

Effect sizes (Z) based on F distributions

	Df	SS	MS	Rsq	F	Z	Pr(>F)
newgp	5	236.26	47.251	0.22685	7.3352	3.8168	0.001
Residuals	125	805.22	6.442	0.77315	x	x	x
Total	130	1041.48	x	x	x	x	x

Call: procD.lm(f1)

Pour le morphotype guanaco (ANOVA forme univariée : F = 0,2926 ; p = 0,894) :

Analysis of Variance, using Residual Randomization

Permutation procedure: Randomization of null model residuals

Number of permutations: 1000

Estimation method: Ordinary Least Squares

Sums of Squares and Cross-products: Type I

Effect sizes (Z) based on F distributions

	Df	SS	MS	Rsq	F	Z	Pr(>F)
newgp	4	13.007	3.2517	0.05803	0.2926	-1.2151	0.894
Residuals	19	211.150	11.1131	0.94197	x	x	x
Total	23	224.156	x	x	x	x	x

Call: procD.lm(f1)

CHAPITRE 5 – ALIMENTATION ET MOBILITE DES CAMELIDES DE TELARMACHAY :

- **Variabilité isotopique des CSA à Telarmachay** : test de Shapiro-Wilk

Le test de Shapiro-Wilk appliqué aux valeurs

de $\delta^{13}\text{C}$ (p = 0,2148) :

Shapiro-Wilk normality test

data: sacrificestoutsites

W = 0.95999, p-value = 0.2148

de $\delta^{15}\text{N}$ (p = 0,1164) :

Shapiro-Wilk normality test

data: sacrificestoutsites

W = 0.95148, p-value = 0.1164

- **Variabilité isotopique des CSA à Telarmachay** : ANOVA entre les couches sur les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ et du $\delta^{13}\text{C}$

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ entre les couches archéologiques (ANOVA : F = 0.2853 ; p < 0.1) :

> summary(fit)

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
names	4	1.141	0.2853	2.279	0.0803
Residuals	35	4.381	0.1252		

Les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ entre les couches (ANOVA : F = 0,1208 ; p < 0.1) :

summary(fit)

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
names	4	0.48	0.1208	0.102	0.981
Residuals	35	41.29	1.1798		

- **Variabilité isotopique des populations archéologiques et actuelles** : coefficients de corrélation de Pearson

Coefficient de corrélation de Pearson sur les valeurs du $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ sur l'ensemble du corpus archéologique - (Coefficient de corrélation de Pearson = 0,7, de p-value < 2.2e-16) :

Pearson's product-moment correlation

data: X13c and Y15n

t = 12.036, df = 143, p-value < 2.2e-16

alternative hypothesis: true correlation is not equal to 0

95 percent confidence interval:

0.6178278 0.7819763

sample estimates:

cor :

0.7093929

Coefficient de corrélation de Pearson entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de $\delta^{15}\text{N}$ selon l'espèce et/ou l'écorégion pour les populations actuelles :

```
> testcorr
```

```
data: X13c and Y15n
```

```
t = 1.5324, df = 40, p-value = 0.1333
```

```
alternative hypothesis: true correlation is not equal to 0
```

```
95 percent confidence interval:
```

```
-0.07372547 0.50338621
```

```
sample estimates:
```

```
cor
```

```
0.2354825
```

Résumés

Approche archéozoologique multicritère du processus de domestication des camélidés andins à Telarmachay (*Puna* de Junín, Pérou)

Les lamas (*Lama glama* Linnaeus, 1758) et les alpagas (*Vicugna pacos* Linnaeus, 1758) ont été domestiqués à partir de deux espèces sauvages : les guanacos (*Lama guanicoe* Müller, 1776) et les vigognes (*Vicugna vicugna* Molina, 1782). Les camélidés domestiques ont joué un rôle économique et symbolique majeur dans le développement des sociétés préhispaniques. Cependant, la documentation du processus de domestication des camélidés sud-américains (CSA) reste un défi. Pour obtenir de nouvelles informations sur ce processus, nous nous sommes concentrés sur la zone des Andes centrales et le site de Telarmachay (*Puna* de Junín, Pérou). Sur la longue séquence chronologique de ce site, de 7000 à 150 av. J.-C., des preuves de contrôle/management ont été suggérées vers 3000-1800 av. J.-C., proposant un processus de domestication des CSA antérieur de 2000 ans aux autres centres de domestication de la zone andine. Afin d'explorer l'intensification des interactions entre sociétés humaines et camélidés, nous avons produit de nouvelles datations ^{14}C des ossements de CSA et utilisé une approche multicritère associant des profils de mortalité, la morphométrie morphométrique 3D du talus et une analyse des teneurs en isotopes stables du carbone et de l'azote ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) du collagène de l'os. Nos résultats nous permettent d'étayer l'hypothèse d'un processus ancien de domestication des CSA *in situ* à Telarmachay dès le 5^{ème} millénaire, entre 5106/4851 et 4328/4129 av. J.-C. La morphométrie géométrique 3D du talus nous permettant de suivre l'évolution phénotypique des deux lignées de camélidés le long de la séquence chronologique du site, nous avons pu observer, dès cette période, la présence de formes hybrides de taille intermédiaire entre les vigognes et les guanacos. Ces premiers changements de la diversité phénotypique sont

associés à des profils de mortalité témoignant d'une phase de changement d'exploitation des camélidés avec la forte représentation des camélidés ayant entre 0 et 3 mois. C'est à la phase suivante, entre 4270/4060 à 3626/3054 av. J.-C., que l'on observe un changement marqué de la variabilité du talus, interprété comme la conséquence d'une contrainte plus forte sur la mobilité des vigognes avec potentiellement une mise en captivité, comme le suggère la présence d'enclos empierrés à proximité du site. Enfin, si la réduction de la mobilité des guanacos semble moins claire, des modifications squelettiques ont quand même été mises en évidence dès le 5^{ème} millénaire. D'après les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, les camélidés de Telarmachay ont vécu dans la *puna* autour du site et n'ont pas subi de changement majeur dans leur alimentation et leur environnement durant 4000 ans. En revanche, une légère variation a été mise en évidence dès le 3^{ème} millénaire, entre 3179/2495 et 2226/1854 av. J.-C., qui pourrait concorder avec le contrôle de la mobilité des camélidés. Ainsi, l'accroissement du contrôle culturel des CSA à partir du 5^{ème} millénaire av. J.-C. soutient l'hypothèse de l'ancienneté du processus de domestication des camélidés andins dans la région de Junín. Nous proposons que l'écosystème de la *Puna* du Junin fût un écosystème particulièrement propice à l'intensification des interactions entre les sociétés de chasseurs-cueilleurs et celles des camélidés à l'Holocène.

A multiproxy zooarchaeological approach of the domestication process in south American camelids at Telarmachay (Peru).

Llamas (*Lama glama* Linnaeus, 1758) and alpacas (*Vicugna pacos* Linnaeus, 1758) were domesticated from two wild species: guanacos (*Lama guanicoe* Müller, 1776) and vicunas (*Vicugna vicugna* Molina, 1782). Domestic camelids played a major economic and symbolic role in the development of pre-Hispanic societies.

However, documenting the process of domestication of South American camelids (SAC) remains challenging. To get new insights into this elusive process, we focused on the Central Andean area and the archaeological site of Telarmachay (Puna de Junín, Peru). Over the long chronological sequence of this site, from 7000 to 150 BC, evidence of control/management has been proposed around 3000-1800 BC, suggesting a process of SAC domestication 2000 years earlier than the rest of the Andean zone. To explore changes in anthropogenic control of SAC populations we provided a chronological framework with new ^{14}C dating performed on SAC bones and relied on a multi-criteria approach combining mortality profiles, 3D Geometric morphometrics and stable isotopes of bone collagen ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$). Our results support the hypothesis of an ancient process of *in situ* SAC domestication at Telarmachay as early as the 5th millennium, between 5106/4851 and 4328/4129 BC. The 3D geometric morphometrics of the talus bone which traced the phenotypic evolution of the two camelid lineages (Vicuna and Guanaco) along the chronological sequence of the site, identified the presence of hybrid forms of

intermediate size between vicuñas and guanacos. These first changes in phenotypic diversity are associated with mortality profiles that indicate a change in the exploitation of camelids, with the strong representation of camelids between 0 and 3 months of age. During the next phase, between 4270/4060 and 3626/3054 BC, we observe a marked change in the morphological variation of the talus bone interpreted as the consequence of a stronger constraint on the mobility of the vicuñas through captivity, as suggested by the presence of stony enclosures near the site. Finally, if the captivity of the guanacos seems less clear, skeletal modifications were nevertheless evidenced from the 5th millennium BC. According to $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, Telarmachay camelids lived in the Puna around the site and did not undergo major changes in diet and environment during 4000 years. On the other hand, a slight variation was evidenced between 3179/2495 and 2226/1854 BC, which could be consistent with the control of camelid mobility. We propose that the Junín Puna ecosystem was a particularly suitable ecosystem for the intensification of interactions between hunter-gatherer and camelid societies in the Holocene.