

Florencia Gordón, Ramiro Barberena y Valeria Bernal
Editores

•

**El poblamiento humano
del norte de Neuquén.
Estado actual del conocimiento
y perspectivas**

Arqueología Historia
AspHA
Patrimonio Sociología Antropología

LA EVOLUCIÓN DE LA MORFOLOGÍA FACIAL DE LAS POBLACIONES HUMANAS DE NEUQUÉN DURANTE EL HOLOCENO MEDIO-TARDÍO

Virginia A. Cobos¹ y Valeria Bernal²

INTRODUCCIÓN

Las poblaciones humanas que habitaron el actual territorio de la provincia del Neuquén desde el Holoceno temprano (ca. 11.000-12.000 años AP; Fernández 1988-1990; Borrero 2005; Barberena et al. 2010) hasta momentos históricos han sido caracterizadas por una gran diversidad fenotípica (Canals Frau 1938; Marcellino y Colantonio 2000; Cobos et al. 2012). En este sentido, los estudios bioantropológicos han señalado que la morfología craneofacial de los individuos de esta región exhibe un amplio rango de variación, observándose en un extremo morfologías con calotas relativamente largas en sentido antero-posterior (i.e. cráneos dolicocefalos) y caras relativamente bajas, mientras en el otro extremo los cráneos presentan calotas relativamente más cortas y anchas (i.e. cráneos braquicefalos) y caras más altas (Virchow 1894; Vignati 1944a,b; Vignati 1957-1959; Marcellino 1988-1990). Asimismo, se ha destacado que la variación morfológica presenta un patrón temporal marcado ya que los cráneos dolicocefalos fueron asignados al Holoceno medio, en tanto que las morfologías braquicefalas serían características de momentos más tardíos. En un estudio reciente de la morfología facial se ha observado, además,

¹ Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina. E-mail: virginiacobos@fcnym.unlp.edu.ar. ² Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina.

que la muestra de Neuquén correspondiente al Holoceno medio-tardío exhibe niveles altos de variación interna, especialmente cuando es comparada con muestras del noreste (valle inferior del río Negro) y centro-este (valle inferior del río Chubut) de Patagonia (Cobos et al. 2012).

En conjunto, estos resultados permiten describir un patrón de variación morfológica característico para las poblaciones de la provincia del Neuquén. Sin embargo, aún no se han estudiado en profundidad los procesos y eventos evolutivos y ecológicos -tanto aleatorios como no-aleatorios- que habrían generado y mantenido la variación morfológica observada en la región. En este sentido, los modelos de la genética cuantitativa proveen un marco adecuado para explorar el patrón de cambio temporal ya que predicen que la cantidad de variación morfométrica esperada entre dos poblaciones debida a procesos aleatorios es función del tiempo que las separa (Lande 1977; Lynch 1990).

El objetivo de este trabajo es estudiar la importancia de los factores aleatorios y no-aleatorios en la evolución de la morfología facial de las poblaciones humanas que habitaron el territorio de la actual provincia del Neuquén durante el Holoceno medio-tardío. Con este fin se conformaron dos muestras correspondientes a: período temporal I -4500-3500 años AP- y período temporal II -1000-200 años AP-. La variación facial entre períodos fue estudiada mediante técnicas de la morfometría geométrica y la medida de tasa de evolución morfológica (Lynch 1990; Mitteroecker y Gunz 2009).

MATERIALES Y MÉTODOS

Composición de la muestra

La muestra analizada incluyó un total de 40 cráneos pertenecientes a individuos adultos de ambos sexos asignados cronológicamente -mediante fechados radiocarbónicos, asociación contextual y tipo de modificación craneana artificial- a un rango que abarca entre 4170 y 200 años radiocarbónicos AP (Hajduk y Bisset 1996; Della Negra 2005; Perez et al. 2009). Con el fin evaluar el efecto de los procesos aleatorios y no-aleatorios en la evolución de la morfología facial de las poblaciones humanas que habitaron la región, los individuos se asignaron a dos grupos cronológicos, el primero cubriendo un lapso entre 4500-3500 años AP integrado por 13 individuos (cinco femeninos y ocho masculinos) y el segundo abarcando el período entre los 1000-200 años AP integrado por 27 individuos (nueve femeninos y dieciocho masculinos).

Los individuos proceden de los siguientes sitios de la provincia del Neuquén: Aquihucó, Andacollo, Caepe Malal 1, Chacra Bustamante, Loma de la Lata, Quila Quina, Ñorquinco, Lago Lácar, Limay, Confluencia, Pulmarí, Po-

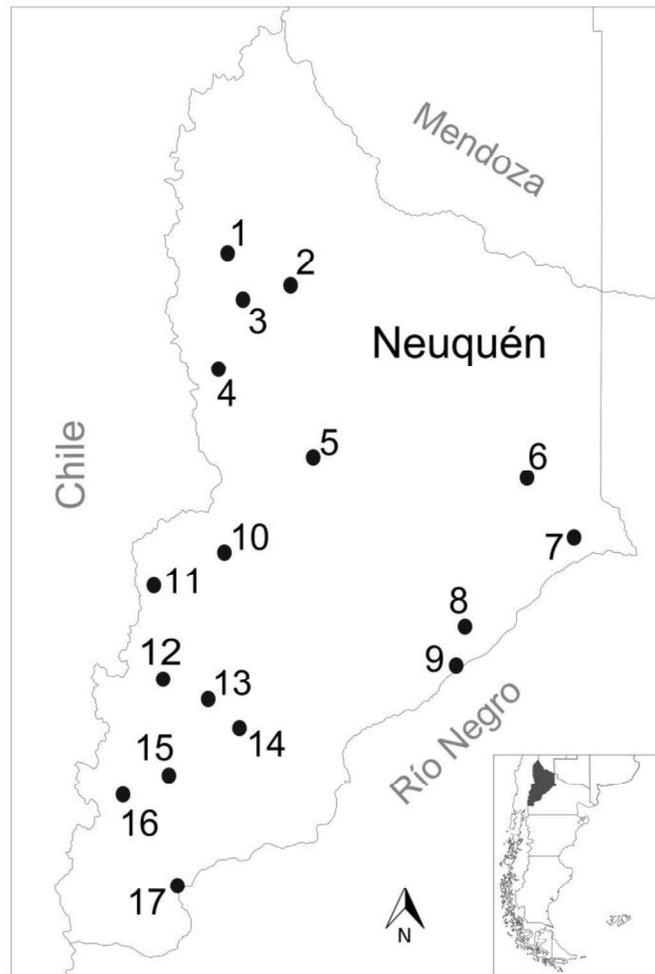


Figura 1. Localización geográfica de las muestras analizadas: 1. Aquihucó, 2. Caepe Malal 1, 3. Andacollo, 4. Ñorquinco, 5. Reigolil, 6. Loma de la Lata, 7. Confluencia, 8. Chacra Bustamante, 9. Sitio Grande, 10. Pulmarí, 11. Río Malleo, 12. Lago Lácar, 13. San Martín de los Andes, 14. Mata Molle, 15. Pocaullo, 16. Quila Quina, 17. Limay

caullo, San Martín de los Andes, Río Malleo, Sitio Grande, Mata Molle y Reigolil (Fig. 1). La asignación de los individuos a la categoría adultos fue establecida a partir de la obliteración de la sutura esfeno basilar y el estadio de erupción del tercer molar (Buikstra y Ubelaker 1994). La estimación del sexo de los individuos se realizó a partir de las características morfológicas de los procesos mastoideos, el margen supraorbital, la glabella y los arcos superciliares, que en conjunto permiten estimar el sexo con un elevado grado de exactitud (Buikstra y Ubelaker 1994). Para realizar los análisis estadísticos ambos sexos fueron agru-

pados para cada una de las muestras de las diferentes regiones y grupos cronológicos.

Las muestras se encuentran depositadas en la Secretaría de Estado de educación, cultura y deportes de la provincia del Neuquén, en el Museo de Sitio de Añelo (Loma de La Lata), en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata y en el Museo Etnográfico “J. B. Ambrosetti” de la Facultad de Filosofía y Letras de la Universidad de Buenos Aires.

Análisis morfométricos

La variación morfológica facial fue estudiada utilizando técnicas de la morfometría geométrica (Adams et al. 2004) empleando coordenadas de puntos en 2 dimensiones. En este sentido, se tomaron fotos digitales en norma frontal con una cámara Olympus SP 350, posicionando los cráneos siguiendo el plano de Frankfurt y ubicando la cámara a 250mm del prstion. Sobre las imágenes digitales se relevaron coordenadas cartesianas de 13 landmarks y 18 semilandmarks (Fig. 2), las cuales fueron superpuestas utilizando el criterio de los cuadrados mínimos o análisis Procrustes Generalizado (Generalized Procrustes analysis, Rohlf y Slice 1990). Por su parte, los semilandmarks fueron deslizados a lo largo de los contornos por medio del criterio de proyección perpendicular o distancia Procrustes mínima con el fin de eliminar la variación tangente a los mismos (Bookstein et al. 2002; Sheets et al. 2004; Perez et al. 2006; Rohlf 2011). Se empleó el tamaño centroide (calculado como la raíz cuadrada de la sumatoria de las distancias al cuadrado de cada landmark y semilandmark al centroide de la configuración) como medida de tamaño del esqueleto facial de los individuos (Bookstein 1991).

Análisis estadísticos

A partir de las coordenadas superpuestas se calcularon componentes principales (CPs) y variables canónicas (VCs) para analizar el patrón de variación intermuestral. Se graficó el ordenamiento generado por la variable canónica 1 mediante histogramas. A continuación, se estableció la importancia de las diferencias observadas en la forma facial entre las muestras asignadas al primer y al segundo período temporal, empleando un análisis multivariado de la varianza (MANOVA), sobre los CPs de todos los individuos que resumen ca. 90% de la variación total. A su vez, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) para determinar la significación de las diferencias en el tamaño centroide entre las muestras asignadas a los dos períodos temporales. El patrón de variación en

el tamaño facial entre las muestras correspondientes a ambos períodos temporales fue explorado empleando boxplots (diagramas de caja de Tukey).

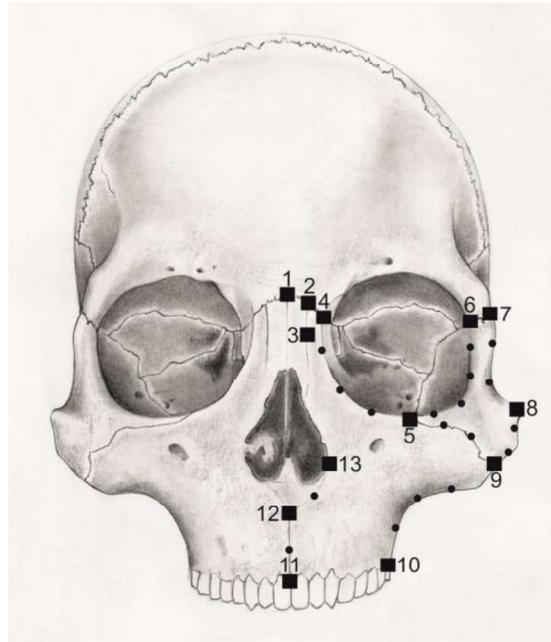


Figura 2. Landmarks (■) y semilandmarks (●) digitalizados.
Landmarks: 1. Nasion, 2. Nasofrontal, 3. Nasomaxilar, 4. Dacryon,
5. Zygoorbital, 6. Frontomalar anterior, 7. Frontomalar temporal anterior,
8. Zygon, 9. Zygomaxilar anterior, 10. Ectomolar, 11. Prosthion,
12. Nasospinal, 13. Alar

Análisis de tasas de cambio evolutivo

Se utilizó el método de la esperanza neutral de Lynch (Lynch 1990) para el rango de divergencia Delta, para estimar las magnitudes esperadas y los patrones de divergencia del tamaño y la forma de la morfología facial bajo la influencia de la deriva génica y de las mutaciones. Esta prueba es particularmente útil para detectar factores direccionales no aleatorios entre poblaciones recientemente separadas (Hendry y Kinnison 1999; Lemos et al. 2001), como las poblaciones que habitaron la provincia del Neuquén durante el Holoceno tardío.

La cantidad de variación observada entre las muestras es comparada con una expectativa de variación esperada si la mutación y la deriva génica aleatoria fueran las únicas fuerzas evolutivas actuando sobre las poblaciones durante su divergencia (Lynch 1990). En este modelo, se calcula la velocidad de divergencia Δ (Lynch 1990) por medio de la ecuación:

$$\Delta = \frac{\text{var}_{\beta}(\ln z)}{[t \text{ var}_w(\ln z)]}$$

donde $\text{var}_{\beta}(\ln z)$ y $\text{var}_w(\ln z)$ son los cuadrados mínimos entre y dentro de las muestras calculados mediante un ANOVA, usando el tamaño centroide general transformado a logaritmo y las variables de forma (PC) como variables dependientes, y la pertenencia a una muestra como factor de agrupamiento (Perez y Monteiro 2009). El tiempo (t) se considera en términos del número de generaciones separando ambos períodos temporales. Fenner (2005) estima el tiempo de la generación humana en media de 28,6 años. El tiempo medio de divergencia entre el primer período (4500 y 3500 años AP) y el segundo período considerado (1000 y 200 años AP) es de ca. 3.400 años. A partir de estos datos se realizó una estimación conservativa de un número máximo de generaciones entre las muestras (t) de 118 —i.e., 3.400/28,6—. Lynch (1990) estima que los límites inferior y superior para las velocidades de divergencia fenotípica bajo la hipótesis neutra de mutación-deriva son $\Delta_{\min}=0,0001$ y $\Delta_{\max}=0,01$.

Los análisis morfométricos fueron realizados con los programas tps-DIG2, versión 2.16, tpsRelw 1.49 (Rohlf 2015) y MorphoJ 1.03c (Klingenberg 2011). Finalmente, los análisis de la varianza y de genética cuantitativa fueron realizados mediante el programa 2.13.0 (R Development Core Team, 2012).

RESULTADOS

Variables de forma

Al observar el histograma obtenido mediante el análisis de las variables canónicas (Fig. 3) puede notarse que las muestras analizadas del período 1 y 2 presentan distribuciones no solapantes. Los wireframes muestran que las principales diferencias se presentan en el alto relativo del hueso maxilar y en la forma de la órbita. Para los individuos del período temporal 2, ubicados hacia el extremo de los valores positivos, se observan morfologías faciales con un menor desarrollo relativo del maxilar, y órbitas más anchas en relación a su altura, en comparación con los individuos procedentes del primer período temporal, ubicados hacia el extremo de los valores negativos. Cabe destacar, sin embargo, que no se observan marcadas diferencias en la forma del hueso maxilar entre los individuos pertenecientes a ambos períodos temporales.

Los resultados obtenidos a partir del análisis multivariado de la varianza (MANOVA) realizado empleando los componentes principales que resumen el 90% de la variación de la morfología de la región facial, muestran que las dife-

rencias temporales observadas en el análisis de las variables canónicas son significativas (Pillai=0,89125; F=14,635; P<0,0001).

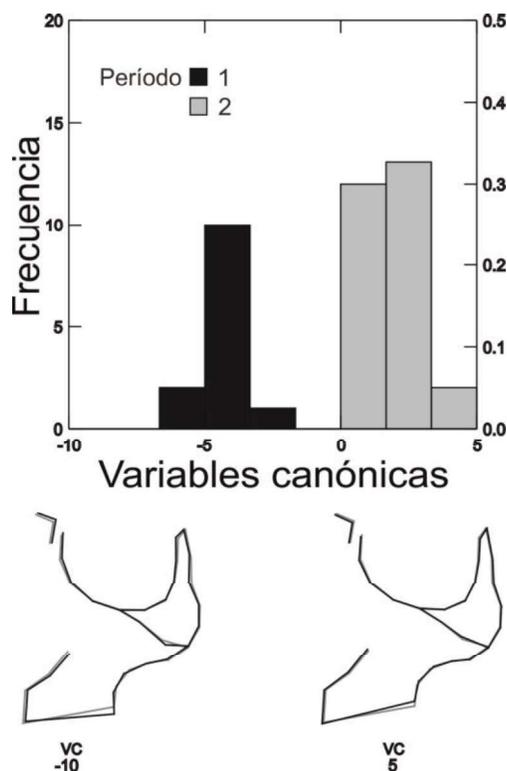


Figura 3. Análisis de variables canónicas (VC) para el primer y el segundo período temporal y wireframes de los extremos del eje x

Por último, a partir del análisis de las tasas de cambio evolutivo realizado mediante el test de Lynch empleando el CP1, que resume el 15,18% de la variación en la morfología facial observada, se obtuvieron valores de Delta ($\Delta=0,1771052$ para 118 generaciones) considerablemente mayores que el valor máximo esperado por el efecto de la deriva genética sobre los rasgos esqueléticos en mamíferos (Lynch, 1990) (Fig. 4). De esta forma, considerando el número de generaciones estimado (i.e. 118), puede afirmarse que la morfología facial observada en muestras de Neuquén, explorada en los wireframes anteriormente analizados, presenta tasas de evolución morfológica altas con valores superiores a los esperados por azar. En la figura 4 se puede observar que estos valores son superiores a los esperados por azar, incluso, si se consideran más de 500 generaciones para la divergencia en forma facial observada en la región.

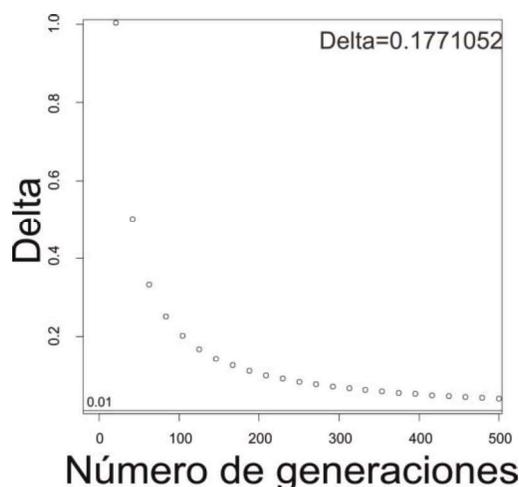


Figura 4. Resultados del Δ de Lynch (1990) a partir del CP1, considerando un número estimado de generaciones transcurridas desde la divergencia entre las poblaciones

Variable de tamaño

El patrón de variación en el tamaño facial dentro y entre las muestras correspondientes a ambos períodos temporales fue explorado empleando box-plots (Fig. 5). A partir del análisis de los diagramas de caja se observa que para la muestra más tardía existe una gran amplitud en la dispersión de los valores del tamaño centroide, mucho mayor a la observada para la muestra más temprana. También puede destacarse que la muestra correspondiente al segundo período temporal presenta un valor medio menor en relación a la más temprana.

Al igual que para el estudio de la forma facial, se realizó un análisis de la varianza (ANOVA) con la finalidad de determinar si las diferencias observadas entre ambos períodos eran o no significativas. Los resultados obtenidos ($R^2=0,1254$; $F=5,4488$; $P=0,0249$) indican que las diferencias en el tamaño facial entre las muestras neuquinas correspondientes al primer y segundo período analizados son significativas.

Finalmente, se realizó el análisis de las tasas de cambio evolutivo de Lynch, cuyos resultados brindaron valores de Delta superiores a los esperados para un cambio morfológico debido al azar ($\Delta=0,0494534$ para 118 generaciones). En la figura 6 se puede observar que estos valores son superiores a los esperados por azar, incluso, si se consideran hasta 500 generaciones para la divergencia en el tamaño facial observada en la región. Esto indicaría que deben explorarse otros mecanismos evolutivos para dar cuenta del patrón de cambio temporal observado para el esqueleto facial en las poblaciones que

habitaron el territorio de la actual provincia del Neuquén durante el Holoceno medio-tardío.

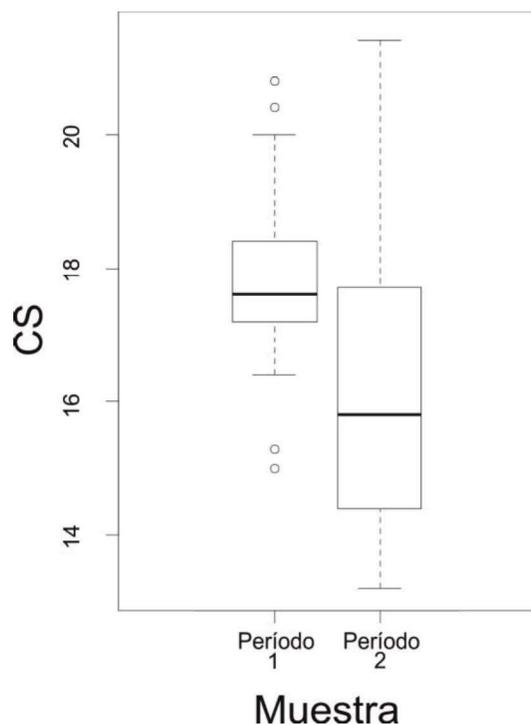


Figura 5. Boxplot de los patrones de variación del tamaño de las muestras de ambos períodos temporales. Referencia: CS: tamaño centroide

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que existen diferencias significativas en el tamaño y la forma facial entre individuos provenientes de los dos períodos temporales comparados (4500-3500 y 1000-200 años AP). La magnitud de la variación observada a lo largo del tiempo es mayor que la esperable si hubiesen actuado únicamente procesos aleatorios durante las escasas generaciones (118 generaciones) que separan ambos períodos. Por lo tanto, estos cambios morfológicos rápidos entre los grupos que habitaron Neuquén a través del tiempo podrían estar vinculados a factores no-aleatorios, tales como la plasticidad fenotípica, y/o eventos históricos, como flujo génico o expansiones poblacionales (Cavalli-Sforza et al. 1994; Templeton 1998).

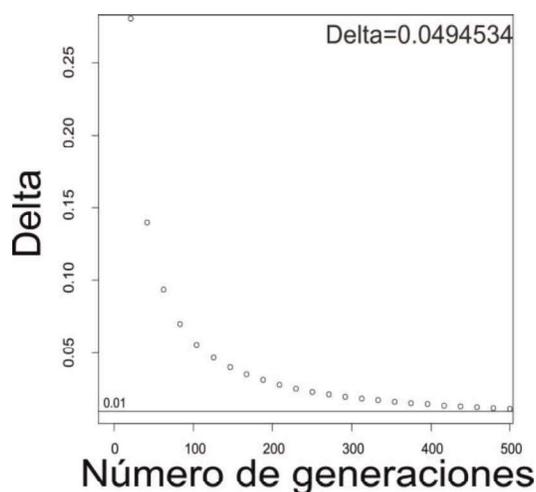


Figura 6. Resultados del Δ de Lynch (1990) a partir del tamaño centroide (CS), considerando un número estimado de generaciones transcurridas desde la divergencia entre las poblaciones

Estudios previos han sugerido que los patrones de variación morfológica observados a nivel facial en los individuos de la región podrían estar influenciados por diversos factores ecológicos. En particular, se ha propuesto que la dieta -la composición y el grado de dureza mediado por las técnicas de procesamiento- tendría una influencia directa en el desarrollo de los individuos a través de la plasticidad fenotípica (Cobos et al. 2012; Menéndez et al. 2014). Para poblaciones que habitaron regiones geográficas vecinas durante el Holoceno tardío, tales como el sur de Cuyo y noreste de Patagonia, se observó que los cambios en la morfología facial están relacionados con variaciones en la dieta (Cobos et al. 2014; Menéndez et al. 2014). En Neuquén este planteo se basó en el análisis del registro arqueológico que ha mostrado la aparición de cerámica y macro y microrestos de *Zea mays* con posterioridad a 2000 años AP. Estos hallazgos se registraron en varios sitios arqueológicos del norte y sur de Neuquén, incluyendo Michacheo, Gubevi, Cueva Haichol, Meliquina, Alero Los Cipreses, entre otros (Fernández 1988-1990; Silveira 1996; Lema et al. 2012; Llano y Barberena 2013; Perez et al. 2011). Estas evidencias permitieron hipotetizar la existencia de una ampliación tecnológica para el procesamiento de alimentos y un incremento en la diversidad de los recursos incorporados a la dieta, en particular de vegetales domesticados, con posterioridad a ca. 2000 años AP.

Recientemente, Gordón y Novellino (este volumen) analizaron la variación en la dieta de las poblaciones de Neuquén entre 4800 y 200 años AP y evaluaron explícitamente la hipótesis de cambio en la dieta empleando eviden-

cia bioarqueológica. Los resultados obtenidos a partir del estudio de isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) señalan el consumo sostenido de dietas basadas en plantas C3 y/o herbívoros consumidores de este tipo de vegetales (Gordón y Novellino este volumen), sin evidencia de cambios importantes en la dieta de los individuos a lo largo del tiempo. Por otro lado, los resultados de los indicadores de salud bucal relevados (caries y desgaste dental) muestran una tendencia al incremento en la frecuencia de caries y una disminución del grado de desgaste del esmalte dental a lo largo del tiempo. Esto sugeriría un aumento relativo en el consumo de carbohidratos, aunque en cantidades no detectables en los análisis isotópicos, y un cambio en las técnicas de procesamiento que podría involucrar prácticas que contribuyan a consumir alimentos menos abrasivos (Gordón y Novellino este volumen). En conjunto, los datos aportados por Gordón y Novellino (este volumen) sugieren que los cambios en la dieta durante el Holoceno medio-tardío fueron de menor magnitud que lo hipotetizado previamente. Esto permite plantear que la plasticidad fenotípica podría tener un rol menor en el cambio morfológico facial en la región de estudio.

En este contexto, la posible relación entre los cambios morfológicos observados y flujo génico y/o expansiones poblacionales cobra especial relevancia. Para la región de estudio trabajos previos han señalado la existencia de fluidos contactos poblacionales a lo largo del tiempo que involucraron una dirección oeste-este, a través de la cordillera de los Andes (Ortelli 1996; Silveira et al. 2010; Hajduk et al. 2011; Perez et al. 2011). Esta afirmación se basó en el hallazgo de valvas de moluscos del pacífico en el registro arqueológico neuquino con fechados de al menos 7000-6000 años AP (Silveira et al. 2010; Hajduk et al. 2011). La presencia de otros ítems como obsidianas (procedentes de la región del Maule), cerámica (estilos Pitrén y Valdivia), plantas domesticadas (e.g. *Zea mays*) y arte rupestre (estilo Guaiquivilo) de procedencia chilena aumenta significativamente en sitios posteriores a 1500 años AP (Hajduk 1978; Silveira 1996; Perez et al. 2011; Salazar Siciliano y Berón 2013; Cúneo 2010; Silveira et al. 2010; Hajduk et al. 2011; Salgán 2015). El incremento sostenido en la frecuencia de estos ítems a lo largo de los últimos 500 años ha sugerido que durante este período se fue conformando una extensa red de vínculos, principalmente de parentesco, a ambos lados de la cordillera, que derivó en un sistema extendido geográficamente durante los siglos XVII y XVIII (Ortelli 1996). Es remarcable que los datos etnohistóricos aportados por viajeros y funcionarios que recorrieron la región desde el siglo XVI coinciden en señalar la existencia de grupos diferenciados cultural y fenotípicamente a ambos lados de la cordillera (Canals Frau 1938). Recién a inicios del siglo XIX se registró el ingreso de un importante número de individuos procedentes del centro de Chile que se expandieron a través de Neuquén, Río Negro, La Pampa y Buenos Aires (Casamiquela 1995; Mandrini y Ortelli 2002). Considerando que las

muestras del Holoceno tardío final analizadas en este trabajo están datadas entre 1000 y 200 años AP, los cambios morfológicos observados podrían estar relacionados con el establecimiento de una red de vínculos de parentesco -i.e. flujo génico- a ambos lados de la cordillera. En este sentido, cabe destacar que los dos sitios principales del segundo período analizados aquí corresponden a 600 años AP (Loma de La Lata; Cúneo et al. 2013) y el siglo XVIII (Caepe Malal; Hajduk et al. 2000).

Los datos mencionados más arriba documentan consistentemente la relación entre las poblaciones de Neuquén y Chile, aunque la posibilidad de establecer en qué medida esto resulta de flujo génico puede ser analizada con mayor precisión a partir de datos moleculares. En este sentido, la evidencia proveniente del ADN mitocondrial moderno indica que los contactos transcordilleranos involucraron flujo génico recurrente (Bodner et al. 2012; de Saint Pierre et al. 2012). La presencia del subhaplogrupo mitocondrial D1g, detectado en una alta frecuencia en individuos actuales mapuches del centro de Chile y en individuos del noroeste de la Patagonia argentina ha permitido plantear que probablemente durante el Holoceno tardío se habría producido un patrón de flujo génico bidireccional a través de la cordillera durante momentos tardíos (Bodner et al. 2012). Sin embargo, es importante remarcar que estos datos correspondientes a poblaciones actuales no permiten establecer inequívocamente el momento en el que se establece este patrón de flujo génico con relativa intensidad.

Finalmente, con base en la discusión desarrollada es posible identificar un conjunto de líneas de trabajo que podrían contribuir a la comprensión de los factores que modelaron la variación morfológica craneofacial, así como la historia evolutiva poblacional, en la provincia del Neuquén durante el Holoceno. En especial, se requiere en futuros estudios la integración de líneas de evidencia arqueológica, paleoclimática y etnohistórica, con datos provenientes de ADN mitocondrial antiguo de diferentes momentos del Holoceno de la provincia del Neuquén, así como de regiones geográficamente cercanas. Esto permitirá entender las características de los contactos transcordilleranos a lo largo del Holoceno y estimar el grado de intensidad del flujo génico a través del tiempo, así como la importancia de otros factores o eventos históricos en la región.

AGRADECIMIENTOS

A los revisores de este trabajo quienes colaboraron sustancialmente para mejorar su contenido. Al personal de la Dirección de paleontología y arqueología de la Subsecretaría de Estado de educación, cultura y deportes de la provin-

cia del Neuquén por su inestimable colaboración para desarrollar las tareas de campo y laboratorio que dieron origen a este trabajo. La ANPCYT, la UNLP y el CONICET a través de los subsidios PICT 2134, PI 11/N742y PIP 0428, 729 financiaron este trabajo.

REFERENCIAS

- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE 2004. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution'. *Ital J Zool*, 71:5-16.
- Barberena R, Pompei MP, Otaola C, Neme G, Gil A, Borrazzo K, Durán V, Huguin R 2010. Pleistocene-Holocene transition in Northern Patagonia: evidence from Huenul Cave (Neuquén, Argentina). *Curr Res Pleistocene* 27: 4-7.
- Bonder M, Perego UA, Gabriela G, Fendt L, Röck AW, Zimmermann B, Olivieri A, Gómez-Carballa A, Lancioni H, Angerhofer N, Bobillo MC, Corach D, Woodward SR, Salas A, Achilli A, Torroni A, Bandelt H-J, Parson W 2012. Rapid coastal spread of first americans: Novel insights from South America's southern cone mitochondrial genomes. *Genome Res* 22:811-820.
- Bookstein FL 1991. *Morphometric tools for landmarks data: Geometry and biology*. Cambridge University Press. New York.
- Bookstein FL, Streissguth AP, Sampson PD, Connor PD, Barr HM 2002. Corpus callosum shape and neuropsychological deficits in adult males with heavy fetal alcohol exposure. *Neuroimage*, 15: 233-251.
- Borrero LA 2005. The archaeology of the Patagonian deserts: hunter-gatherers in a cold desert. En: *Desert peoples archaeological perspectives*. Veth P, Smith M, Hiscock P (eds.), Blackwell, London, pp. 142-158.
- Buikstra J, Ubelaker D 1994. Standards for data collection from human skeletal remains. *Arkansas Archeological Survey Research Series 44* Arkansas, Fayetteville, AR.
- Canals Frau S 1953. *Las poblaciones indígenas de la Argentina. Su origen, su pasado, su presente*. Sudamericana, Buenos Aires.
- Casamiquela RM 1995. *Bosquejo de una etnología de la provincia del Neuquén*. Subsecretaría de Cultura del Neuquén, Neuquén.
- Cavalli-Sforza LL, Menozzi P, Piazza A 1994. *The history and geography of human genes*. Princeton: Princeton. University Press.
- Cobos V, Della Negra C, Bernal V 2012. Patrones de variación morfométrica craneofacial en poblaciones humanas del noroeste de Patagonia durante el Holoceno tardío. *Rev Arg Antrop Biol*, 14(1): 5-16.

- Cobos VA, Favier Dubois C, Perez SI 2014. Dieta y variación morfológica craneofacial en poblaciones humanas del golfo San Matías (Patagonia, Argentina). *Magallania*, 42(2): 125-139.
- Cúneo M E 2010. Arqueología de la cuenca del río Neuquén. En: Los ríos mesetarios norpatagónicos. Aguas generosas del Ande al Atlántico. Masera RF (eds.), Ministerio de Producción de Río Negro, Río Negro, pp. 197-259.
- Cúneo E, Hajduk A, Azar P, Novellino P 2013. Loma de la Lata 1: rescate en un cementerio de cazadores-recolectores prehispánicos (departamento Confluencia, provincia del Neuquén). *Cazadores-recolectores del Cono Sur*, 7: 271 – 277.
- Della Negra C, Novellino P 2005. Aquihucó: Un cementerio arqueológico en el norte de la Patagonia, valle del Curi Leuvú, Neuquén, Argentina. *Magallania*, 33: 165-172.
- Fernández J 1988-1990. La cueva de Haichol. Arqueología de los pinares cordilleranos del Neuquén. *Anales de Arqueología y Etnología*, 43/45 (1-3): 1-740.
- Gordón F, Novellino P (este volumen). Patrones paleodietarios en el noroeste de la Patagonia argentina durante el Holoceno tardío: bioindicadores de salud bucal e isótopos estables en restos óseos humanos. En: El poblamiento humano del norte de Neuquén. Estado actual del conocimiento y perspectivas. Gordón F, Barberena R, Bernal V (eds.), Aspha ediciones, Buenos Aires.
- Hajduk A 1978. Excepcionales ceramios de la provincia del Neuquén. Presencia de alfarería con decoración por pintura resistente en la provincia de Neuquén. Algunas consideraciones en torno a ella. *Revista del Museo Provincial de Neuquén*, 1: 103-121.
- Hajduk A, Biset AM 1996. El sitio arqueológico Caepe Malal I (cuenca del río Curi Leuvú, departamento Chos Malal, Provincia del Neuquén). En: Arqueología. Sólo Patagonia. Gómez Otero J (ed.), CENPAT-CONICET, Puerto Madryn, pp. 77-87.
- Hajduk A, Cúneo E, Albornoz A, Della Negra C, Novellino P 2000. Nuevas investigaciones desarrolladas en el sitio Caepe Malal I (Cuenca del Curi Leuvú, dpto. Chos Malal, pcia del Neuquén). En: Desde el país de los gigantes: Perspectivas arqueológicas en Patagonia. Carballo Marina F, Belardi JB, Espinosa S (eds.), UNPA, Río Gallegos, pp. 297-313.
- Hajduk A, Albornoz AM, Lezcano M 2011. Espacio, cultura y tiempo: el corredor bioceánico norpatagónico desde la perspectiva arqueológica. En: Cultura y espacio. Araucanía-Norpatagonia. Navarro Floria P, Delrio W (comps.). IIDyPCa, Río Negro, pp. 262-287.
- Hendry AP, Kinnison MT 1999. Perspective: Place of modern life: Measuring rates of contemporary. *Evolution*, 53: 1637-1653.

- Klingenberg CP 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Res*, 11: 353–357.
- Lande R 1977. Statistical tests for natural selection on quantitative characters. *Evolution*, 31: 442-444.
- Lema V, Della Negra C, Bernal V 2012. Explotación de recursos vegetales silvestres y domesticados en Neuquén: implicancias del hallazgo de restos de maíz y algarrobo en artefactos de molienda del Holoceno tardío. *Magallania*, 40(1): 229-247.
- Lemos B, Marroig G, Cerqueira R 2001. Evolutionary rates and stabilizing selection in large-bodied opossum skulls (Didelphimorphia: Didelphidae). *J Zool (Lond.)*, 255: 181-189.
- Llano C, Barberena R 2013. Explotación de especies vegetales en la Patagonia septentrional: el registro arqueobotánico de Cueva Huenul 1 (Provincia de Neuquén, Argentina). *Darwiniana NS*, 1(1): 5-19.
- Lynch M 1990. The rate of morphological evolution in mammals from the standpoint of the neutral expectation. *Am Nat*, 136: 727-741.
- Mandrini RJ, Ortelli S 2002. Los “araucanos” en las pampas (c. 1700-1850). En: *Colonización, resistencia y mestizaje en las Américas (siglos XVI-XX)*. Boccara G (ed.). Abya-Yala, Quito, pp 237-257.
- Marcellino AJ 1988-1990. Estudio osteológico de restos humanos arqueológicos. En: *La cueva Haichol. Arqueología de los pinares cordilleranos de Neuquén*. Fernández J, (ed.). *Anales de Arqueología y Etnología*, 43-45: 539-580.
- Menéndez LP, Bernal V, Novellino P, Perez SI 2014. Effect of hardness vs. composition diets on craniofacial diversification of southern South American human populations. *Am J Phys Anthropol*, 155: 114-127.
- Mitteroecker P, Gunz P 2009. Advances in geometric morphometrics. *Evol Biol*, 36 (2): 235-247.
- Ortelli S. 1996. La «araucanización» de las pampas: realidad histórica o construcción de los etnólogos. *Anuario del IEHS*, 11: 203-225.
- Perez SI, Bernal V, Gonzalez P 2006. Differences between sliding semi-landmarks methods: implications for shape analyses of human populations. *J Anat*, 208: 769–784.
- Perez SI, Della Negra C, Novellino P, González PN, Bernal V, Cúneo E, Hajduk A 2009. Deformaciones artificiales del cráneo en cazadores-recolectores del Holoceno medio-tardío del noroeste de Patagonia. *Magallania*, 37: 7-20.
- Perez SI, Monteiro LR 2009. Nonrandom factors in modern human morphological diversification: a study of cranial variation in southern South American populations. *Evolution*, 63-4: 978–993.

- Pérez AE, Erra G 2011. Identificación de maíz de vasijas recuperadas de la Patagonia noroccidental argentina. *Magallania*, 39(2): 309-316.
- R-Development Core Team 2012. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
- Rohlf FJ 2015. The tps series of software. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 26: 9-12.
- Rohlf FJ, Slice DE 1990. Extensions of the Procrustes Method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool*, 39: 40-59.
- Salazar Siciliano G, Berón MA 2013. Diacríticos identitarios en las relaciones transcordilleranas. En: Araucanía-Norpatagonia. La territorialidad en debate. Nicoletti MA, Núñez PG (eds.), IIDyPCa, Bariloche, pp. 187-205.
- Salgán, ML 2015. Disponibilidad, estrategias de aprovisionamiento y uso de recursos líticos en La Payunia, sur de Mendoza. *Revista del Museo de Antropología*, 8(2): 119-132.
- Sheets HD, Keonho K, Mitchell CE 2004. A combined landmark and outline-based approach to ontogenetic shape change in the Ordovician trilobite *Triarthrus becki*. En: Applications of morphometrics in paleontology and biology. Elewa A (ed.). Springer, Nueva York, pp. 67-81.
- Silveira MJ 1996. Alero Los Cipreses (provincia del Neuquén, República Argentina). En: Arqueología. Sólo Patagonia. Gómez Otero J (ed.), CENPAT CONICET, Puerto Madryn, pp. 107-118.
- Silveira MJ, López L, Pastorino G 2010. Movilidad, redes de intercambio y circulación de bienes en el sudoeste del Neuquén (Norpatagonia, Argentina). Los moluscos marinos del lago Traful. *Intersecciones Antropol*, 11: 227-236.
- Templeton A 2006. Population genetics and microevolutionary theory. New Jersey, Wiley-Liss.
- Vignati MA 1944a. Antigüedades en la región de los lagos Nahuel Huapi y Traful: IV. Hallazgos en cerro Leones. *Notas del Museo de La Plata, Antropología*, 26: 103-117.
- Vignati MA 1944b. Antigüedades en la región de los lagos Nahuel Huapi y Traful: I. El enterratorio de puerto Huemul. *Notas del Museo de La Plata. Tomo 9, Antropología*, 23: 53-83.
- Vignati MA 1957-1959. El hombre fósil de Mata-Molle. *Notas del Museo de La Plata*, 19: 327-351.
- Virchow R 1894. Schädel aus Süd-America, insbesondere aus Argentinien and Bolivien. *Verh ber Ges fur Anthr Ethn und Urg In Zeitchr f. Ethnologie*, 26: 386-341.