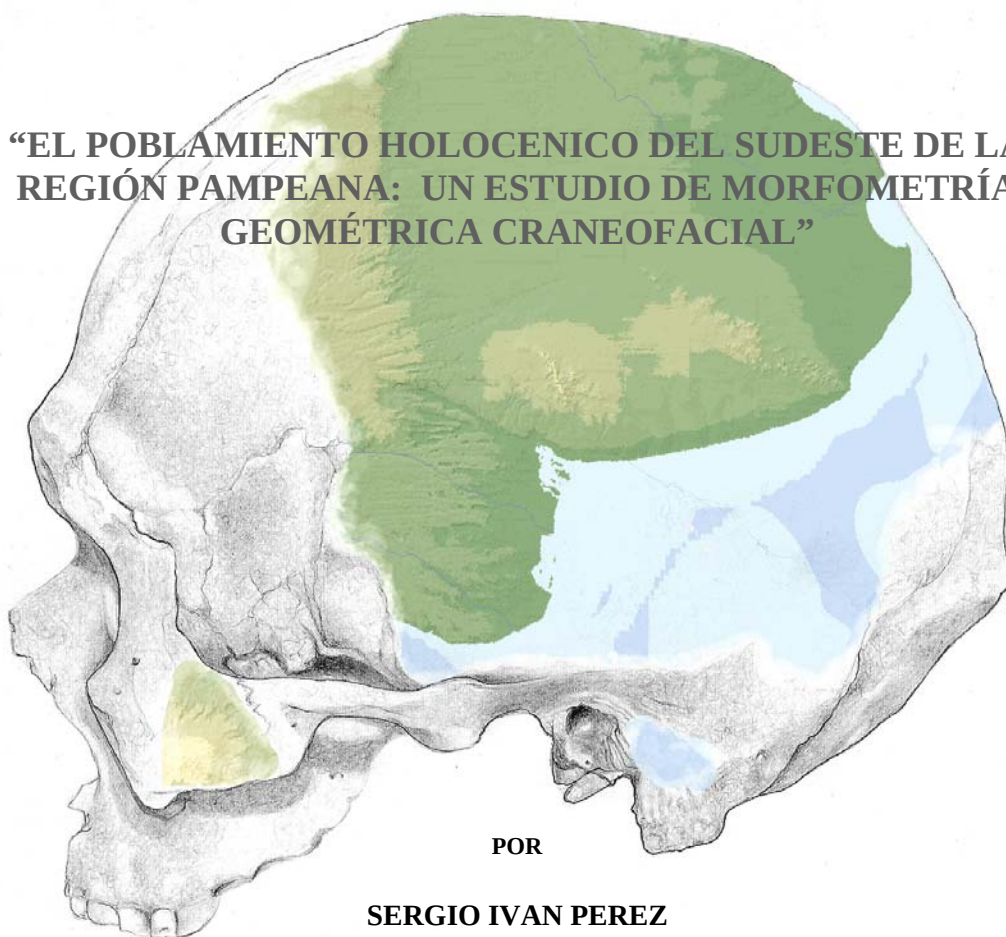


UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

**“EL POBLAMIENTO HOLOCENICO DEL SUDESTE DE LA
REGIÓN PAMPEANA: UN ESTUDIO DE MORFOMETRÍA
GEOMÉTRICA CRANEOFACIAL”**



DIRECTOR: DR. GUSTAVO BARRIENTOS
CODIRECTOR: DR. HECTOR M. PUCCIARELLI

**TRABAJO DE TESIS PARA OPTAR POR EL TITULO DE
DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES**

-2006-

A mi familia
y a Magdalena

AGRADECIMIENTOS

Muchas personas hicieron posible que el trabajo que originó esta tesis pudiera ser realizado.

Mis Directores de Tesis Drs. Héctor M. Pucciarelli y Gustavo Barrientos supervisaron el inicio de mi trabajo en el campo del análisis de restos óseos humanos.

Marina Sardi me guió en mis primeros pasos por la morfometría. La lectura, discusión crítica y corrección de muchos de los temas de este trabajo por parte de Valeria Bernal y Paula Gonzalez contribuyó a mejorar en gran medida la calidad del mismo. Amelia Barreiro ayudo en gran medida con muchos aspectos de la investigación en los comienzos de mi trabajo. Finalmente, Sergio Furtado dos Reis y Leandro Rabello Monteiro me introdujeron en el mundo de la biología evolutiva y del desarrollo.

Mi hermana, Marina Perez, diseñó la tapa y realizó los dibujos (mapas y cráneos) de este trabajo.

El Dr. Héctor M. Pucciarelli, Dra. Inés Baffi, Lic. Leandro Luna y al personal de la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la UNLP, me brindaron su apoyo y colaboración durante el desarrollo de esta investigación.

Varias personas permitieron el acceso a las colecciones a su cargo, entre ellos: el Lic. Fernando Oliva; el Lic. Rafael Goñi; la jefa de la Sección Antropología del Museo Etnográfico "Juan Bautista Ambrosetti" de la Facultad de Filosofía y Letras de la Universidad Nacional de Buenos Aires, Dra. Inés

Baffi; la Dra. Paula Novellino, del Museo de Historia Natural de San Rafael, Mendoza; la Dra. Mónica Berón; el Dr. Gustavo Politis; la Lic. Patricia Madrid; el jefe de la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la UNLP, Dr. Héctor M. Pucciarelli; Mateo Martinic, director del Instituto de la Patagonia Austral de la Universidad de Magallanes; el personal Museo Regional Provincial "Padre Manuel Jesús Molina" de Río Gallegos; Alejandro Kramarz del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia de Buenos Aires; Nora Cinquini, del Museo Regional de Chasicó; y el personal del Museo Regional de Pigüé.

Esta Tesis fue realizada durante mi estadía en la División de Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, en el marco de Becas de Iniciación de la Universidad Nacional de La Plata y Doctoral del CONICET. Una parte de este trabajo fue financiado con fondos de los subsidios 14022-23 y 14116-111 de Fundación Antorchas, dirigidos por el Dr. G. Barrientos, y del Subsidio Jóvenes Investigadores que me fue otorgado por la UNLP.

Muchas personas me dieron su apoyo y ayuda durante el transcurso de este trabajo, entre ellas quiero mencionar especialmente a Marina Aguirre, Mariano Del Papa y Diego Gobbo.

A todas estas personas e instituciones deseo expresar mi más profundo agradecimiento; sin su ayuda no hubiera sido posible completar este trabajo de tesis.

RESUMEN

El objetivo del presente trabajo es abordar el estudio del poblamiento humano holocénico del Sudeste de la Región Pampeana, poniendo a prueba mediante el análisis de la variación temporal y espacial en la morfología craneofacial, un conjunto de expectativas derivadas de un modelo previamente formulado. En base a distintas líneas de evidencia arqueológica y bioarqueológica, el mismo postula la probable existencia de discontinuidades poblacionales a nivel regional durante el Holoceno, así como una dinámica de extinción, expansión y recolonización de poblaciones locales a una escala supra-regional. La ocurrencia hipotética de estos eventos, así como la existencia de una dinámica de tipo metapoblacional para el área, tendría efectos sobre la variación biológica entre las poblaciones locales del área y de áreas vecinas. En este contexto, resulta relevante analizar las relaciones morfológicas a nivel craneofacial entre muestras sincrónicas y diacrónicas, tanto del área de estudio como de regiones vecinas, con el fin de establecer el grado de relación evolutiva entre las mismas e inferir el aporte diferencial de procesos microevolutivos (v.g. flujo y deriva génica) y eventos históricos no recurrentes (v.g. expansión o contracción geográfico-demográfica y reemplazo poblacional) a la variación biológica humana de esta región. De este modo será posible contrastar estos resultados con las expectativas derivadas del modelo de poblamiento del área.

La estrategia de investigación desarrollada se basa en: a) establecer el grado de similitud morfológica facial (i.e. distancias morfométricas) entre muestras procedentes del Sudeste de la Región Pampeana y áreas vecinas, correspondientes a diferentes períodos del Holoceno, como una manera indirecta de estimar el grado de relación evolutiva entre las mismas, y b) establecer los patrones de variación entre muestras mediante la aplicación de técnicas multivariadas como las de coordenadas principales, componentes principales, etc. (i.e. análisis comparativos, una aproximación encuadrada dentro de *model-free methods*). El estudio de la morfología facial en esta investigación se centra en la aplicación de técnicas de la morfometría geométrica.

Debido a que las hipótesis testeadas en este trabajo presentan expectativas tanto en una escala regional como supra-regional, los especímenes empleados en este apartado corresponden a muestras de individuos adultos jóvenes de ambos sexos provenientes de diferentes momentos del Holoceno del Sudeste de la Región Pampeana, así como también a un conjunto de muestras comparativas provenientes del Norte y Centro de Patagonia continental, Norte y Sur de Cuyo, Noreste de la Pampa, Sierras Centrales, Chaco y Noroeste Argentino.

Los análisis morfométricos efectuados con el fin de establecer las relaciones evolutivas entre las

muestras del Sudeste de la Región Pampeana y de áreas vecinas fueron realizados sobre imágenes fotográficas del esqueleto facial tomadas en norma frontal, con los cráneos posicionados en el plano de Frankfurt. Se registraron las coordenadas de *landmarks* y *semilandmarks*. Diversos análisis fueron efectuados sobre estos datos morfométricos con el fin de:

a) establecer el patrón de variación entre muestras: para cada muestra se calculó su consenso y un análisis de *relative warps* (i.e. Componentes Principales sobre variables de forma) fue efectuado sobre los mismos a partir de los *partial warps* y de los vectores del componente uniforme (i.e. variables de forma). Este análisis fue empleando para establecer la variación en forma entre las muestras de diferentes momentos del Holoceno del Sudeste de la Región Pampeana, así como también entre estas muestras y aquellas provenientes de áreas vecinas;

b) estudiar la relación entre este patrón y la distribución geográfica y temporal de las muestras: en base a los *scores* de los consensos de las muestras sobre cada *relative warps* y la posición geográfica de las mismas, se efectuó un análisis PROTEST, para conocer el grado de correspondencia entre estos dos conjuntos de datos y se evaluó su significación mediante una prueba de permutaciones ($n=9999$). De este modo es posible determinar si la variación en forma entre muestras en el esqueleto facial depende fundamentalmente de su distancia geográfica, como es esperado por un modelo de aislamiento por distancia.

A nivel regional (i.e. Sudeste de la Región Pampeana), las diferencias más importantes son aquellas observadas entre las muestras del Holoceno tardío inicial con respecto a las muestras del Holoceno tardío final y Holoceno temprano/medio. Este resultado concuerda con las expectativas para la variación biológica en el Sudeste de la Región Pampeana derivadas del modelo propuesto para esta área. Asimismo, a nivel supra-regional se puede observar que las dos muestras del Holoceno tardío del Sudeste de la Región Pampeana presentan variación asociada con aquella del Noreste de Patagonia (desembocadura del Río Negro y San Blas), conformando un grupo naturalmente diferenciado de las otras muestras analizadas, tanto para el Holoceno tardío final como para el Holoceno medio/tardío-tardío inicial. A su vez, existen diferencias en forma para estos dos conjuntos de muestras (i.e. Sudeste de la Región Pampeana y Noreste de Patagonia) entre el Holoceno medio/tardío-tardío inicial y el Holoceno tardío final. Únicamente las dos muestras de la desembocadura del Río Chubut presentan similitudes en forma, indicando continuidad evolutiva en el poblamiento de esta área. En el Holoceno tardío final, así como en menor medida en el Holoceno tardío inicial, las muestras analizadas están diferenciadas en función de su distancia geográfica, ajustándose al modelo de

aislamiento por distancia. Finalmente la muestra del Holoceno temprano/medio esta diferenciada del resto de las muestras analizadas, estando cercana a las muestras del Holoceno tardío final del Sudeste de la Pampa en los análisis efectuados sobre los individuos masculinos y a los de la región Noroeste en los análisis de los individuos femeninos.

Las diferencias observadas entre las muestras del Holoceno temprano/medio y del Holoceno tardío inicial del Sudeste de la Región Pampeana podrían estar relacionadas con la ocurrencia de una reducción demográfica debida a una contracción poblacional o a un evento de extinción local entre ca. 6000 y 3500 años C¹⁴AP (fenómeno apoyado por la evidencia radiocarbónica). Diferentes mecanismos pueden estar involucrados en la explicación de estas diferencias morfológicas en relación a la información radiocarbónica disponible. Si ocurrió una contracción poblacional las diferencias morfológicas temporales observadas entre las muestras del área podrían ser explicadas por un cuello de botella (i.e. estructura poblacional) y/o por el ingreso de una nueva población al área (i.e. un evento histórico). En cambio, si hubo un evento de extinción local las diferencias únicamente pueden explicarse por el ingreso de individuos de una nueva población al área. Ambos mecanismos generan mayor variación a la esperada por las diferencias temporales entre los períodos comparados. La existencia de un ingreso poblacional al área presentaría un mayor apoyo por la presencia de importantes similitudes morfológicas entre las muestras del Holoceno tardío inicial del Sudeste de la Región Pampeana y del Holoceno medio/tardío y tardío inicial de la desembocadura del río Negro con aquellas morfologías encontradas en el Noreste de la Pampa (Delta).

Las variaciones morfométricas observadas en el Holoceno tardío en el Sudeste de la Región Pampeana (así como en el Noreste de Patagonia) no estarían relacionadas con una reducción poblacional como es el caso para el Holoceno medio, ya que en los últimos 4000 años existe un registro radiocarbónico continuo para el Sudeste de la Región Pampeana, lo que permite inferir un poblamiento efectivo del área a partir de ese momento. La evidencia morfométrica presentada en este trabajo puede ser interpretada como consecuencia de la existencia de flujo génico mantenido a lo largo de varias generaciones con el Noreste de Patagonia o por la existencia de una expansión poblacional desde esta zona. La ocurrencia de alguno de estos fenómenos a partir del área de la desembocadura del río Chubut estaría apoyada por la existencia de importantes similitudes morfométricas entre las muestras del Holoceno tardío final del Sudeste de la Región Pampeana y el Noreste de Patagonia con aquella del Holoceno tardío inicial de la desembocadura del río Chubut.

A escala macro-regional, una dinámica poblacional que involucre el flujo génico entre poblaciones locales (principalmente entre poblaciones

locales geográficamente contiguas), con eventos de expansión poblacional sobre áreas pobladas, y de reducción demográfica y/o extinción de poblaciones locales seguida de recolonización con una frecuencia baja (de uno de estos eventos cada 100 o 150 generaciones), parece ser la más adecuada para explicar la variación morfométrica observada en el área de estudio. Entonces, la dinámica del área puede ser descripta principalmente como poblaciones locales dispuestas en poblaciones en parches con significativo flujo génico que estructuró la variación heredable en función de la distancia geográfica que separa a las poblaciones locales, con eventos esporádicos de expansión poblacional sobre y desde algunos de los parches. Si esta disposición de poblaciones locales formó parte de una metapoblación con una extensión mayor a la estudiada en el presente trabajo es un tema que necesita ser abordado en futuros estudios. Del mismo modo necesita una mayor discusión la utilidad de modelos como el metapoblacional que requieren una dinámica más frecuente de extinciones y recolonizaciones de las poblaciones locales que la observada en poblaciones de *Homo sapiens*.

ABSTRACT

This work aims to study the Holocene human peopling of Southeast Pampa through the analysis of temporal and spatial craniofacial variation. I contrast several hypotheses derived from a model built upon archaeological and bioarchaeological evidences, which postulates the existence of population discontinuities in the studied region, along with extinction, expansion and re-colonization of local demes in an over-regional scale (i.e. metapopulation dynamic). Such population dynamic would have had an effect on biological variation among local populations from the area. Therefore, it is relevant to analyze the craniofacial morphology in order to establish evolutionary relationships among them, as well as among populations from nearby regions. These analyses allow us to infer the existence of microevolutionary processes as gene flow and drift, and non-recurrent historic events as population expansion.

In this work I analyzed several diachronic samples of adult male and female facial skeleton from Southeast Pampa, North and Center continental Patagonia, North and South Cuyo, Northeast Pampa, Sierras Centrales, Chaco and Northwest Argentina. The facial morphology was analyzed using geometric morphometric techniques. The individuals were photographed with a digital camera and one set of data was obtained from the facial skeleton, corresponding to eight landmarks and seventy-four semilandmarks.

Shape differences between specimens were studied by thin-plate spline analysis using centroid size as the size measurement. Both uniform (global change among landmarks and semilandmarks) and non-uniform (localized change among landmarks and semilandmarks) components of shape variation were analyzed in this study. A Principal Component Analysis (PCA) was performed on partial warps plus uniform components vectors to describe major patterns of variation among samples. In addition, Procrustes analysis was used to compare the patterns of ordination produced by PCA with geographic location.

A permutation procedure (PROTEST) was then used to assess the statistical significance of the Procrustean fit.

The results obtained show that the earlier late Holocene sample of Southeast Pampa is the most different when compared with the samples dated in early/middle Holocene and later late Holocene. These results are consistent with the biological variation expected under the model analyzed. In an over-regional scale the results indicate a close relationship between the later late Holocene samples from Southeast Pampa and Northeast Patagonia. The same pattern is observed for earlier late Holocene samples. The samples from Chubut River are the only Patagonian samples without morphological differences, indicating an evolutionary continuity. The isolation by distance account for most of the variation found among samples in earlier late and later late Holocene. The male sample from early/middle Holocene from Southeast Pampa display a close relationship with later late Holocene samples from Northeast Patagonia, whereas female individuals are more closely related with Northwest Argentinean samples.

At a regional scale the differences found between the diachronic samples from Southeast Pampa seems to be related with two events of population expansion. The first event probably involved an expansion from Northeast Pampa, whereas the second event could be due to the expansion from Center Patagonia. At an over-regional scale, a population dynamic involving gene flow among neighbor local populations, with few events of population expansion on peopling areas and a demographic reduction and/or population extinction followed by re-colonization, seems to be more adequate to explain the morphometric variation in this region. If this distribution was part of a metapopulation with a broader geographic extension it is a matter that needs be studied in future researches.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. DINÁMICA EVOLUTIVA DE POBLACIONES HUMANAS.....	3
2.1. Genética y evolución de (meta)poblaciones.....	6
3. ANÁLISIS DE RELACIONES EVOLUTIVAS ENTRE POBLACIONES HUMANAS EN UN CONTEXTO ARQUEOLÓGICO.....	8
3.1. Origen y causas de la variación morfológica de estructuras complejas.....	8
3.2. Morfogénesis y el estudio de las relaciones evolutivas entre poblaciones humanas.....	9
3.3. Muestras arqueológicas, poblaciones estadísticas y biológicas, y el estudio de patrones de variación.....	11
4. EL AREA DE ESTUDIO Y ANTECEDENTES.....	14
4.1. Localización y descripción ambiental.....	14
4.2. Descripción paleoambiental.....	14
4.3. Antecedentes de estudios craneológicos en el Sudeste de la Región Pampeana.....	16
5. EL POBLAMIENTO HUMANO DEL ÁREA DURANTE EL HOLOCENO: EXPECTATIVAS BIOLÓGICAS.....	20
6. MÉTODOS MORFOMÉTRICOS EMPLEADOS.....	22
6.1. Análisis morfométrico en biología.....	22
6.1.1. <u>Tamaño y forma en morfometría.....</u>	23
6.2. Métodos de morfometría geométrica empleados en este trabajo.....	25
6.3. Otros métodos empleados en este trabajo.....	27
6.3.1. <u>PROTEST y correlación producto-momento de Pearson.....</u>	27
6.3.2. <u>F de Goodall basado en Bootstrap.....</u>	27
6.3.3. <u>Medida de disparidad de Foote.....</u>	27
7. MATERIALES.....	28
7.1. Descripción de las muestras estudiadas.....	31
7.2. Análisis preliminares al estudio de las relaciones evolutivas.....	36
7.2.1. <u>Análisis del error de observación en el registro de coordenadas cartesianas.....</u>	36
7.2.1.1. <i>Error intraobservador en el registro de coordenadas de landmarks y semilandmarks en 2D.....</i>	37
7.2.1.2. <i>Error intraobservador en la posición de los especímenes.....</i>	38

7.2.1.3. Consideraciones finales acerca del error de observación.....	39
7.2.2. Determinación del sexo y edad de muerte en los individuos analizados.....	40
7.2.3. Deformaciones craneales artificiales.....	42
7.2.3.1. Material y métodos.....	46
7.2.3.1.1. Análisis morfométricos.....	46
7.2.3.2. Resultados.....	48
7.2.3.2.1. Variación neurocraneal asociada a las deformaciones craneales artificiales.....	48
7.2.3.2.2. Asociación entre las deformaciones craneales artificiales y la variación en el esqueleto facial.....	60
7.2.3.2.3. Diferencias entre los espacios multidimensionales faciales generados en base a muestras con y sin individuos deformados.....	71
7.2.3.3. Discusión.....	73
7.2.3.3.1. Variabilidad en las deformaciones intencionales del cráneo en las regiones analizadas.....	73
7.2.3.3.2. Influencia de la deformación artificial del cráneo sobre el esqueleto facial en las regiones analizadas.....	74
7.3. Agrupamiento de las muestras para el estudio de las relaciones evolutivas.....	74
8. ANALISIS DE LAS RELACIONES EVOLUTIVAS ENTRE LAS MUESTRAS DEL SUDESTE DE PAMPA Y ÁREAS VECINAS.....	76
8.1. Material y Métodos.....	77
8.2. Resultados de los análisis morfométricos sobre el esqueleto facial.....	78
8.2.1. Variación temporal en el Sudeste de la Región Pampeana.....	78
8.2.2. Variación entre las regiones analizadas.....	79
8.2.3. Resumen de los resultados obtenidos.....	94
9. DISCUSIÓN.....	95
9.1. El poblamiento del Sudeste de la Región Pampeana durante el Holoceno.....	95
9.2. La dinámica poblacional a escala macro-regional.....	97
10. CONSIDERACIONES FINALES.....	100
APÉNDICE 1. Métodos morfométricos.....	101
APÉNDICE 2. Comparación entre técnicas de morfometría tradicional y geométrica (basadas en <i>landmarks</i> y <i>semilandmarks</i>).....	108
BIBLIOGRAFÍA.....	114

1. INTRODUCCIÓN

El objetivo del presente trabajo es abordar el estudio del poblamiento humano holocénico del Sudeste de la Región Pampeana, poniendo a prueba mediante el análisis de la variación temporal y espacial en la morfología craneofacial, un conjunto de expectativas derivadas de un modelo previamente formulado por Barrientos (1997, 2001) y Barrientos y Perez (2002). En base a distintas líneas de evidencia arqueológica y bioarqueológica¹, el mismo postula la probable existencia de discontinuidades poblacionales a nivel regional durante el Holoceno, así como una dinámica de extinción, expansión y recolonización de poblaciones locales a una escala supra-regional. En particular, el análisis de los fechados radiocarbónicos del Sudeste de la Región Pampeana ha permitido la identificación de dos discontinuidades significativas en la distribución de los mismos (Barrientos y Perez 2005; Barrientos *et al.* 2005), que podrían estar relacionadas con la disminución en el tamaño de las poblaciones que habitaron el área. La primera discontinuidad se encuentra en el inicio del Holoceno temprano (ca. 9.000 a 8.500 años AP), y la segunda en el Holoceno medio (ca. 6.000 a 5.000 años AP) (Barrientos 1997, 2001; Barrientos y Perez 2005). A su vez, para la última parte del Holoceno tardío (ca. 1.000 a 400 años AP) se postula, en base a evidencia arqueológica y bioarqueológica, la existencia de una expansión de una población humana desde el sector inferior de las cuencas de los ríos Colorado y Negro y el litoral sudbonaerense, hacia las llanuras situadas a ambos lados del sistema serrano de Ventania (ver Barrientos y Perez 2005). Finalmente, se señala que los grupos del sudeste Pampeano fueron poblaciones locales pertenecientes a metapoblaciones con un rango de distribución geográfica desconocido, pero que probablemente abarcó regiones vecinas como el Norte de la Pampa Húmeda, Pampa Seca, Sierras Centrales, Sur de Cuyo y el Norte de Patagonia. La ocurrencia hipotética de estos eventos, así como la existencia de una dinámica de tipo metapoblacional para el área, tendría efectos sobre la variación biológica entre las poblaciones locales del área y de áreas vecinas. En este contexto, resulta relevante analizar las relaciones morfológicas a nivel craneofacial entre muestras sincrónicas y diacrónicas, tanto del área de estudio como de regiones vecinas, con el fin de establecer el grado de relación evolutiva² entre las mismas e inferir

el aporte diferencial de procesos microevolutivos (v.g. flujo y deriva génica) y eventos históricos no recurrentes (v.g. expansión o contracción geográfico-demográfica y reemplazo poblacional) a la variación biológica humana de esta región. De este modo será posible contrastar estos resultados con las expectativas derivadas del modelo de poblamiento del área (ver 5. El poblamiento humano del área durante el holoceno: expectativas biológicas).

La estrategia de investigación desarrollada se basa en: a) establecer el grado de similitud morfológica facial (i.e. distancias morfométricas) entre muestras procedentes del Sudeste de la Región Pampeana y áreas vecinas, correspondientes a diferentes períodos del Holoceno, como una manera indirecta de estimar el grado de relación evolutiva entre las mismas, y b) establecer los patrones de variación entre muestras mediante la aplicación de técnicas multivariadas como las de coordenadas principales, componentes principales, etc. (i.e. análisis comparativos, una aproximación encuadrada dentro de *model-free methods*; Relethford y Lees 1982). El estudio de la morfología facial en esta investigación se centra en la aplicación de técnicas de la morfometría geométrica (Adams *et al.* 2004; Bookstein 1997; Rohlf y Marcus 1993). La morfometría geométrica es una técnica de cuantificación y análisis de la forma relativamente nueva, y ha mostrado un rápido progreso en los últimos años (Adams *et al.* 2004). Los avances principales de esta aproximación sobre la tradicional (morfometría multivariada, en el sentido de Reyment *et al.* 1984) residen en: a) el desarrollo de un método estadístico poderoso basado en modelos para la variación en forma (*shape*)³ de la configuración completa de puntos correspondientes a la localización de *landmarks* (puntos anatómicos o geoméricamente homólogos entre estructuras) y *semilandmarks* (puntos espaciados regularmente a lo largo de contornos homólogos entre estructuras); b) la capacidad de registrar y analizar diferencias sutiles en forma; y c) la visualización gráfica de las mismas. En este sentido, los resultados de este trabajo permiten ahondar en la discusión del poblamiento del Sudeste de la Región Pampeana desde aproximaciones metodológicas complementarias a otras que ya han sido aplicadas precedentemente (v.g. Barrientos y Perez 2002; Méndez y Salceda 1989; Perez 2002a; Salceda *et al.* 1997). En particular permitirán, mediante la consideración de muestras con cronología establecida

¹ Este modelo también emplea conceptos derivados de la biología de metapoblaciones (Hanski 1997, 1999; Hanski y Simberloff 1997; Levins 1969) y de la geografía evolutiva (Lahr y Foley 1998) (ver luego).

² En este trabajo hablamos de relaciones evolutivas como relaciones principalmente genéticas, indicadoras de parentesco, entre grupos. Estas pueden ser relaciones genéticas jerárquicas entre taxa, es decir relaciones ancestro-descendiente (relaciones filogenéticas), o relaciones no-jerárquicas entre grupos de individuos de la misma especie

surgidas por flujo genético (relaciones tokogenéticas) (Henning 1966; Posada y Crandall 2001; Rohlf 2000a).

³ La "forma", en el sentido castellano de la expresión inglesa *form*, puede ser conceptualizada como una combinación de tamaño (*size*) y forma, en el sentido castellano de la expresión inglesa *shape*. En este trabajo *shape* será traducido como forma, aclarando entre paréntesis cuando sea necesario hacer la distinción con el término *form* existente en los trabajos de lengua inglesa (ver discusión en 6.1.1. Tamaño y forma en morfometría).

radiocarbónica y contextualmente, y mediante el empleo de nuevas técnicas, dar una nueva perspectiva al poblamiento de la región, que hasta el momento ha sido abordado mediante descripciones globales de la forma craneofacial y básicamente sin tener en cuenta la cronología de las muestras empleadas.

El presente trabajo se organiza del siguiente modo: en el capítulo 2 se presenta el marco conceptual dentro del cual se llevó a cabo el estudio de la dinámica evolutiva de las poblaciones locales pampeanas. En el capítulo 3 se refieren las particularidades del estudio de las relaciones evolutivas entre poblaciones humanas en un contexto arqueológico. En el capítulo 4 se describe el área de estudio y los antecedentes de análisis craneológicos en la misma. En el capítulo 5 se describe un modelo acerca de la evolución de las poblaciones prehistóricas pampeanas a partir del cual se derivaron expectativas acerca de las diferencias morfológicas entre las mismas durante el Holoceno, así como entre estas y las poblaciones de áreas vecinas. En el capítulo 6 se

describen los métodos morfométricos empleados, y en el capítulo 7 se presentan las muestras a analizar, así como algunos análisis efectuados con el fin de determinar el sexo, la edad de muerte, la deformación del cráneo y el error de observación en el registro de coordenadas cartesianas. En el capítulo 8 se presentan los estudios realizados y los resultados alcanzados a partir del análisis del esqueleto facial en relación a las expectativas derivadas del modelo de poblamiento para el área presentado en el capítulo 5. Finalmente, en los capítulos 9 y 10 se discuten los resultados obtenidos en este trabajo en el marco del modelo de poblamiento propuesto para el área y se consideran temas en los que resultaría necesario profundizar en futuras investigaciones. Asimismo, en dos apéndices de este trabajo se presenta una descripción detallada de las técnicas morfométricas empleadas y, a su vez se muestra una comparación de las diferencias analíticas e interpretativas entre los métodos de morfometría tradicional y geométrica (basados en *landmarks* y *semilandmarks*).

2. DINÁMICA EVOLUTIVA DE POBLACIONES HUMANAS

Se han formulado diversos tipos de modelos de dinámica poblacional, los cuales permiten dar cuenta de la evolución y de los patrones de variación existentes en las poblaciones de diferentes organismos. En el modelo tradicional de dinámica poblacional (i.e. el modelo de panmixia; ver Harti y Clark 1997) se asume que en una población todos los individuos tienen igual probabilidad de aparearse con cualquier otro miembro de la misma población. Este supuesto es una simplificación, y no se lo considera de forma estricta para dar cuenta de la estructuración por edad en una población así como el agregamiento de los individuos en el espacio conformando poblaciones locales¹ (Hanski 1999). Otro supuesto importante dentro de la aproximación tradicional es que la población está unida por migración, aunque no se considera si los movimientos de individuos son hacia o desde una población local. Estos supuestos limitan la aplicabilidad del modelo de panmixia a muchas situaciones reales (Hanski 1999). Ilkka Hanski (1999) ha planteado que las limitaciones del modelo tradicional de dinámica poblacional son más evidentes cuando se estudian poblaciones pequeñas con un alto riesgo de extinción, y han sido las bases para el surgimiento de un modelo más inclusivo de esta dinámica, el modelo metapoblacional.

El término metapoblación fue introducido por Richard Levins (1969), y el uso de los modelos metapoblacionales ha tenido un crecimiento rápido a partir de la década de 1990 en el campo de la ecología animal, principalmente en insectos y pequeños mamíferos (Baguette 2004; Elmhagen y Angerbjörn 2001). Hanski y Simberloff (1997) dieron las premisas claves de la aproximación metapoblacional: a) que las poblaciones están espacialmente estructuradas en conjuntos de poblaciones locales y b) que la migración entre las poblaciones locales tiene algún efecto sobre la dinámica local, incluyendo la posibilidad de

reestablecimiento poblacional después de una extinción. Estas premisas contrastan con las del modelo simple de panmixia (Hanski y Simberloff 1997). Entonces una metapoblación puede ser definida como un sistema de poblaciones locales establecidas en hábitats discretos (i.e. hábitats en parches²) que interactúan a través del movimiento de individuos, y que está protegida contra la extinción por el flujo génico entre poblaciones locales, el efecto de rescate³ y la recolonización después de una extinción (Baguette 2004; Hanski 1999; Hanski y Simberloff 1997; Harrison y Taylor 1997). Esta es una definición de metapoblación en sentido amplio - en oposición al modelo más estricto publicado en 1969 por Levins⁴ - que ha comenzado a utilizarse desde fines de la década de 1990 con el fin de incorporar diferentes tipos de estructuras poblacionales dentro del marco metapoblacional. Este concepto es incluso más amplio que aquel formulado por Hanski y Gilpin (1991) (la definición en sentido estrecho; Harrison y Taylor 1997), el cual señala que al menos una de las poblaciones locales de la metapoblación debe tener una probabilidad real de extinguirse (Smedbol *et al.* 2002).

El concepto amplio de metapoblación permite incorporar en este marco un extenso rango de dinámicas, que varían en forma continua en la varianza en el tamaño de los parches, en la frecuencia de la migración de individuos entre ellos (Harrison y Taylor 1997), y en la probabilidad de que una población local se extinga (Figura 1) y que el parche sea recolonizado. En base a este continuo de dinámicas se ha creado la siguiente clasificación, de carácter principalmente esquemático, de las metapoblaciones (Figura 2; esta clasificación esta tomada de Harrison y Taylor 1997): a) *el modelo clásico o modelo de Levins*: la metapoblación esta conformada por un conjunto de poblaciones locales que están sujetas a extinción y persisten en el nivel metapoblacional por recolonización (Figura 2a); b) *modelo continente-isla*: las extinciones locales afectan a las pequeñas poblaciones locales (islas), pero el sistema persiste debido a su mayor y más

¹ La población local -subpoblación o deme- ha sido considerada como una unidad operacional y natural en ecología, genética y sistemática (Baguette y Stevens 2003; Hanski y Simberloff 1997). La misma puede ser definida como la comunidad de individuos potencialmente fértiles en una localidad dada (Mayr 1970). Ernest Mayr (1970) recalca la importancia de la proximidad genética entre miembros de una misma población local, los cuales comparten un único pool génico. Hanski y Simberloff (1997), dentro de una aproximación metapoblacional, han definido una población local como un conjunto de individuos que viven en un mismo parche de hábitat (generalmente pequeño) y que, por lo tanto, interactúan unos con otros. Esta definición concuerda bien con la definición original de Mayr (1970) y con aquella usada operacionalmente en antropología, donde las poblaciones locales son definidas generalmente usando cluster geográficamente determinados de individuos (Cavalli-Sforza *et al.* 1994; González-José 2003; ver 7. Materiales).

² Un parche es un área discreta de concentración de recursos en un ambiente fragmentado.

³ El efecto de rescate hace referencia a tasas de migración muy altas, las cuales salvan a la población local de la extinción (Hanski y Simberloff 1997).

⁴ El concepto original de metapoblación (Levins 1969), incluye tres supuestos simplificadores: a) que los hábitats utilizados por las poblaciones locales poseen un mismo tamaño y un mismo grado de aislamiento; b) que las poblaciones locales poseen dinámicas totalmente independientes, no correlacionadas, y c) que la tasa de intercambio de individuos entre las poblaciones locales es tan baja, que la migración no posee un efecto real sobre las dinámicas locales: éstas ocurren a una escala temporal más rápida en comparación con la dinámica de la metapoblación. Muy pocas (meta)poblaciones reales satisfacen completamente todos estos requisitos (Baguette 2004; Hanski 1999; Harrison y Taylor 1997).

persistente población local (el continente) (Figura 2b); c) *modelo de poblaciones en parches*: para que en una



Figura 1. Relaciones entre los diferentes tipos de metapoblaciones. El símbolo > señala la dirección en la que las variables consideradas crecen. Modificado de Harrison y Taylor (1997).

metapoblación la extinción pueda ocurrir las poblaciones locales separadas en parches deben estar razonablemente aisladas unas de otras. En el extremo opuesto a esto están los sistemas de poblaciones en parches en los que la progenie de todos los parches está completamente mezclada y es redistribuida entre los parches en cada generación (Figura 2c), lo cual reduce a 0 la probabilidad de extinción de los mismos; d) *modelo de no-equilibrio*: la extinción local, en lugar de suceder como parte de un proceso estable, puede ocurrir en el curso de un declinamiento de una especie hacia la extinción regional, con la recolonización ocurriendo infrecuentemente o nunca (Figura 2d); e) *modelos mixtos*: los resultados de estudios de campo han sugerido que muchas metapoblaciones combinan rasgos de las otras clases de estructura metapoblacional, a lo largo de un gradiente que va de parches centrales aglomerados a unos parches periféricos aislados (Figura 2e). Los parches centrales están unidos por dispersión en una única población, con parches más aislados bajo extinción y recolonización, e incluso vacantes.

Las metapoblaciones como fueron definidas más arriba (con excepción de las poblaciones en parches, es decir usando la definición en sentido estrecho) presentan una dinámica en dos niveles diferentes: a) una dinámica metapoblacional regida por los fenómenos de extinción y recolonización, y b) una dinámica de las poblaciones locales gobernada principalmente por la natalidad y la mortalidad (Hanski 1999; Hanski y Simberloff 1997). Ambos niveles están relacionados y contribuyen a la dinámica metapoblacional. Las extinciones locales tienen

diferentes causas (Harrison y Taylor 1997), entre las cuales se encuentran fenómenos demográficos estocásticos (principalmente en poblaciones locales de pequeño tamaño), fenómenos ambientales estocásticos (entre ellos las catástrofes) y amenazas ambientales (como la pérdida de hábitat). En muchas especies, principalmente de grandes mamíferos, son más frecuentes los fenómenos denominados pseudo-extinciones, causadas por emigración más que por mortalidad (Elmhagen y Angerbjörn 2001; Harrison 1991). Por otro lado, la recolonización es realizada por miembros de otra población local, y su dinámica depende de aquella de la metapoblación (ver arriba). La dinámica propia de una población local está regida principalmente por los procesos de natalidad y

mortalidad (aunque la emigración e inmigración de individuos tiene cierta influencia), y si bien puede influir en la dinámica de la metapoblación, es relativamente independiente de ésta. Una población local que ocupa un nuevo parche [originada a partir de la separación respecto de alguna fuente ancestral (una o varias poblaciones locales), involucrando generalmente algún grado de alopatria (Mayr 1970)], puede mantener su estabilidad poblacional, contraerse o expandirse (Finlayson 2004; Lahr y Foley 1998).

Entonces, dependiendo de la fragmentación del ambiente, de la importancia de la migración entre parches y de la frecuencia de los eventos de extinción y recolonización, la dinámica poblacional (o metapoblacional) puede variar desde una estructura poblacional panmíctica, con todos los individuos con la misma probabilidad de interactuar unos con otros (el modelo poblacional clásico) hasta poblaciones locales conformando una metapoblación en no-equilibrio (Figura 1). Esta última afirmación enfatiza en la idea de que no todas las poblaciones, incluso no todas las que tienen una disposición en parches, tienen una dinámica metapoblacional (Anderson *et al.* 2004; Elmhagen y Angerbjörn 2001; Freckleton y Watkinson 2003; Hanski y Gilpin 1991; Hanski y Simberloff 1997; Harrison 1991; Harrison y Taylor 1997; Smedbol *et al.* 2002); en estos casos se considera que algunas especies pueden funcionar de acuerdo con el modelo de panmixia y, en muchos casos, el modelo de las poblaciones en parches es excluido de los modelos metapoblaciones (Elmhagen

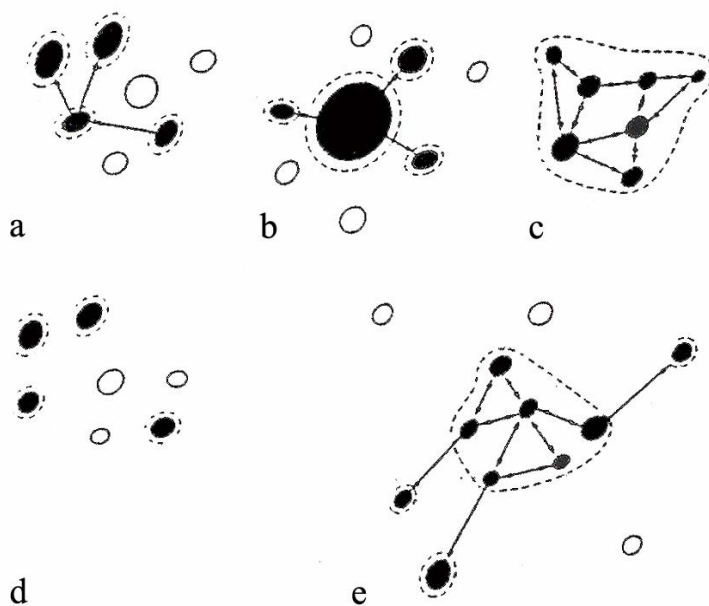


Figura 2. Diferentes tipos de metapoblaciones: a) el modelo clásico o modelo de Levins; b) modelo continente-isla; c) modelo de poblaciones en parches; d) modelo de no-equilibrio; e) modelos mixtos. Los símbolos llenos demarcan hábitats ocupados y las flechas los movimientos de dispersión. Tomado de Harrison y Taylor (1997).

y Angerbjörn 2001; Freckleton y Watkinson 2002, 2003; Hanski 1999). Siguiendo a Hanski y Gilpin (1991), se requiere de algún recambio poblacional (extinción-colonización) para diferenciar una metapoblación (Freckleton y Watkinson 2003; la definición de metapoblación en sentido estrecho; ver arriba), es decir que exista una dinámica a dos niveles (una dinámica de las poblaciones locales y otra metapoblacional) (Elmhagen y Angerbjörn 2001; Hanski 1999). En este sentido Hanski (1999) ha planteado que la tarea de los biólogos no es clasificar las especies en una u otra categoría (meta)poblacional, sino comprender la biología y dinámica de las mismas. Según este mismo autor la pregunta real es si la aproximación metapoblacional es útil o no. Precisamente, ¿son válidas las asunciones acerca que el espacio es discreto, que los procesos tienen lugar en dos escalas (una local y otra metapoblacional) y que las unidades espaciales discretas son suficientemente estables para que una población local persista al menos unas generaciones? (Hanski 1999).

En particular, en el caso de *Homo sapiens* todavía no ha habido una discusión profunda acerca de si los supuestos de la aproximación metapoblacional son válidas o no, y por lo tanto si el modelo metapoblacional puede ser útil para comprender la dinámica de las poblaciones humanas. Sin embargo, el concepto ha comenzado a ser aplicado en los últimos cinco años en diferentes contextos (Barrientos y Perez 2002; Bocquet-Appel y Demars 2000; Bocquet-Appel *et al.* 2005; Borrero 2001; Eller 2002; Harding y

McVean 2004; Lanata y García 2001). Los individuos que conforman una población pueden estar distribuidos más o menos uniformemente a través del espacio (distribuciones denominadas “regular” y “al azar”), o concentrados en determinados puntos del paisaje (distribución “agregada”) (Hanski 1999; Sharov 1996). En el caso de las poblaciones humanas, debido a sus requerimientos ambientales, las distribuciones suelen ser casi siempre de naturaleza agregada, dando origen a la formación de grupos locales con mayor o menor grado de vinculación, dependiendo de la tasa de movilidad individual y grupal (i.e. migración) (Cavalli-Sforza *et al.* 1994). Los grupos locales de una población humana pueden ocupar hábitats (i.e. parches) definidos por una cierta concentración de recursos de variadas dimensiones, desde uno tan pequeño como un sólo

valle, hasta otro consistente en una extensa región de miles de km². Asimismo, el grado de aislamiento de las poblaciones locales puede variar en función de la distancia existente entre las áreas de concentración de recursos que constituyen sus hábitats y de la accesibilidad de las mismas (Barrientos y Perez 2002).

Por otro lado, la importancia de la extinción y la recolonización de hábitats varían entre especies (Elmhagen y Angerbjörn 2001; Freckleton y Watkinson 2003; Hanski 1999). La mayoría de las extinciones recientes de especies son consecuencia indirecta de la destrucción y fragmentación de hábitats (Wilson 1992). Para *Homo sapiens* se ha reconocido la probable importancia de estos fenómenos a lo largo del Pleistoceno-Holoceno (Cavalli-Sforza *et al.* 1994; Eller 2002; Finlayson 2004; Lahr y Foley 1998), aunque poco se sabe de los mismos (Eller 2002)⁵. En particular, es reconocido que las expansiones y colonizaciones se han efectuado tanto sobre parches vacíos como sobre otros poblados (Cavalli-Sforza *et al.* 1994; Rockman y Steele 2003), dependiendo del grado de saturación del ambiente. Finalmente, es probable que las poblaciones locales humanas una vez establecidas perduren por varias generaciones (Cadien *et al.* 1976;

⁵ Es importante señalar que nuestra especie, junto con otras de grandes mamíferos, tiene una menor probabilidad de ser seriamente afectada por condiciones climáticas y ambientales locales, en relación a la influencia que tienen estos factores sobre especies de insectos (Hanski 1999).

Key y Jantz 1990). En función de que muchas de las características de la dinámica de nuestra especie se ajustan a aquellas de los modelos metapoblacionales es esperable que estos tengan gran utilidad en el estudio de la estructura e historia de la misma.

2.1. Genética y evolución de (meta)poblaciones

La estructura metapoblacional tiene consecuencias significativas no solo para la ecología poblacional sino también para la estructura genética y la evolución de la misma (Barton y Withlock 1997; Hanski 1999; Hanski y Gilpin 1997; Hanski y Simberloff 1997)⁶. Sewall Wright (1931, 1932) describió un modelo en el que una población está fragmentada en múltiples poblaciones locales (el modelo de islas), en el cual todas las poblaciones locales tienen tamaño efectivo constante N_e , con una fracción de m individuos en cada población local emigrando por generación y siendo reemplazado por el mismo número de inmigrantes obtenido al azar de cualquiera de las poblaciones locales de la (meta)población. En este modelo se asume que cada población local es lo suficientemente grande para que la deriva génica no tenga importancia (Harti y Clark 1997).

El modelo de islas puede ser usado para estudiar la variación genética (y fenotípica⁷) y la evolución de una metapoblación (Barton y Withlock 1997; Hanski 1999)⁸. En equilibrio, la varianza genética entre poblaciones locales en la metapoblación es dada por el coeficiente:

$$F_{st} \approx \frac{1}{4Nm + 1}$$

Según este modelo la diferenciación de las poblaciones locales decrece con el número de migrantes, $N_e m$. El nivel de flujo génico que es suficiente para prevenir una substancial diferenciación poblacional es sorprendentemente bajo (Hanski 1999), pudiendo ser tan bajo como el intercambio en promedio de un individuo por generación (Maruyama 1970, 1971).

⁶ En términos generales, la deriva génica y la selección natural son responsables de la diferenciación entre poblaciones locales (Wright 1932), mientras que el flujo génico evita la diferenciación de las mismas (Mayr 1942).

⁷ En relación a la aplicabilidad general de estos modelos en estudios morfométricos, se ha discutido acerca del efecto de la deriva y el flujo génico sobre rasgos cuantitativos (generalmente poligénicos). Algunos han sugerido que los rasgos de un locus simple y aquellos poligénicos responden de una manera similar a estos factores (Howells 1973a; Morton y Lalouel 1973). Otros han señalado, en cambio, que los rasgos poligénicos responden de una manera más lenta a estos factores evolutivos (Hanna 1962; ver discusión en Relethford y Lees 1982).

⁸ Aunque modelos más complejos son necesarios para estudiar algunos fenómenos biológicos (Ovaskainen y Hanski 2004).

Contrariamente a lo asumido en el modelo de islas, la migración en poblaciones reales es más compleja. En la naturaleza, los migrantes provienen generalmente de la población más cercana, estando las mismas distribuidas a lo largo de una dimensión (v.g. la cuenca de un río) o de dos (Harti y Clark 1997). Esta tendencia de las poblaciones a intercambiar genes con su vecino más próximo, resultando en una gran afinidad genética entre grupos geográficamente cercanos y la ocurrencia probable de diferenciación genética entre grupos que están alejados debido a la deriva génica, ha sido denominada aislamiento por distancia (Wright 1943, 1946)⁹. Este modelo ha sido aplicado con gran éxito para describir la diferenciación de las poblaciones locales humanas (Cavalli-Sforza *et al.* 1994; Barbujani 1987; Relethford 1994, 2004; Sokal 1988). En general, se ha concluido que la distancia genética entre dos poblaciones humanas se incrementa en correlación directa con la distancia geográfica que las separa (Cavalli-Sforza 2000; Cavalli-Sforza *et al.* 1994). Esto se debe a que mientras la mayor cantidad de parejas son seleccionadas dentro del propio grupo, una pequeña proporción son elegidas en áreas vecinas (Cavalli-Sforza 2000). El incremento en la distancia genética con el aumento en la distancia geográfica es lineal hasta aproximadamente los 1500 km, sin embargo con distancias geográficas grandes (más de 1500 a 2000 km en América) el incremento en la distancia genética disminuye (Cavalli-Sforza *et al.* 1994).

Por otro lado, generalmente la dinámica de extinción-colonización reduce la variación genética en una metapoblación, y puede tanto reducir o aumentar la diferenciación genética entre poblaciones locales, en relación con una población estable (Hanski 1999). Muchos de los mismos factores que contribuyen a particionar la varianza en el modelo de islas también son responsables del control de la evolución de la varianza en metapoblaciones con dinámicas locales inestables y con extinción y recolonización (Barton y Withlock 1997). Esencialmente, un tamaño poblacional pequeño incrementa la varianza entre las poblaciones locales (debido a la acción de la deriva génica) y la migración la hace decrecer. Las extinciones y recolonizaciones permiten que se incremente la varianza entre poblaciones locales en muchas circunstancias (Barton y Withlock 1997; Eller 2002; Hanski 1999) ya que las extinciones generalmente implican que las nuevas poblaciones están siendo formadas en algún lugar. Del mismo modo la colonización está asociada al efecto fundador. También es posible que la extinción y la colonización reduzcan la diferenciación entre poblaciones locales, pero solo si los genes se mueven predominantemente

⁹ Este modelo también puede ser aplicado para el estudio de la diferenciación temporal, donde es denominado aislamiento por tiempo (Hendry y Day 2005).

cuando las nuevas poblaciones son formadas (Barton y Withlock 1997). Entonces, los dos factores claves que determinan el efecto de la dinámica de extinción-colonización sobre la diferenciación genética de las poblaciones locales son el patrón de flujo génico (ϕ) y el número de individuos establecidos en una nueva población (k) en comparación con la cantidad de flujo génico entre las poblaciones locales establecidas (Nm) (Hanski 1999). En especies, generalmente animales, en las cuales hay mucho flujo génico (como en nuestra especie) o altas tasas de recambio de poblaciones locales, los niveles de diferenciación son prácticamente cero.

3. ANÁLISIS DE RELACIONES EVOLUTIVAS ENTRE POBLACIONES HUMANAS EN UN CONTEXTO ARQUEOLÓGICO

3.1. Origen y causas de la variación morfológica de estructuras complejas

Atchley y Hall (1991) han formulado un modelo para el estudio de la evolución de estructuras biológicas complejas (Cowley y Atchley 1992; Duarte *et al.* 2000). La morfología de una estructura anatómica es determinada, en primer lugar por eventos ocurridos tempranamente durante la condensación mesenquimal y posteriormente, durante la diferenciación en varias unidades morfogenéticas. Los parámetros relevantes en la producción de la forma (*form*) de una estructura anatómica son el número efectivo de células en la condensación, el momento relativo del inicio de la condensación, la tasa de migración, el nacimiento y la muerte celular (Atchley 1993; Atchley y Hall 1991; Duarte *et al.* 2000; Hall 2003). Estos cinco parámetros de la dinámica de conjuntos de células son responsables del ensamblaje de una estructura morfológica compleja¹. Las alteraciones en cada uno de estos parámetros pueden conducir a cambios en el desarrollo y a la evolución morfológica. La importancia que tienen estos cambios en el desarrollo posterior y la evolución de la morfología puede ser vista por una extensión simple de la isometría y del crecimiento proporcional. La *isometría* hace referencia a patrones de crecimiento idénticos entre dos o más estructuras anatómicas. En una estructura las desviaciones de la isometría (alteraciones en forma *-shape-*) pueden surgir de cambios en los parámetros del desarrollo en cada condensación. Las relaciones de estos cambios con eventos críticos del desarrollo, como la diferenciación de las condensaciones, son muy importantes en la comprensión de la magnitud de sus efectos ya que los mismos pueden ocurrir en diferentes momentos durante la ontogenia. Existen dos procesos por los cuales el crecimiento se desvía de la isometría: a) por *alometría*, que puede ser definido como el cambio en forma correlacionado con un incremento o disminución en el tamaño (Gould 1977; Klingenberg 1998; Mossman 1970); b) por *heterocronía* que hace referencia a cambios evolutivos en la tasa o en el *timing* del proceso de desarrollo (Gould 1977; Klingenberg 1998; McKinney y McNamara 1991).

Hasta el presente se han reconocido cuatro categorías mayores de factores causales que controlan el desarrollo, crecimiento y morfogénesis en mamíferos: genético intrínseco, epigenético, genético maternal y ambiental (Atchley y Hall 1991). Los *factores genéticos* (Herring 1993) que actúan

intrínsecamente pueden producir proteínas estructurales, enzimas con actividades catalíticas específicas (Paigen 1989), factores de crecimiento que actúan localmente (Hollenberg 1989), entre otros. Si bien la morfología involucra la producción de estructuras, hay evidencia a favor de la existencia de menor variabilidad en genes que controlan aspectos estructurales en relación con la variabilidad presente en aquellos genes regulatorios (King y Wilson 1975). Recientemente se ha probado que 26 QTLs (*Quantitative Trait Locus* o Locus de Rasgos Cuantitativos) afectan significativamente caracteres métricos de la bóveda craneana y la cara, actuando de manera aditiva² (Leamy *et al.* 1999). Muchos de los QTL que afectan las dimensiones del cráneo pueden ser los mismos genes que afectan la forma de la mandíbula y los dientes (Workam *et al.* 2002). Los *factores epigenéticos* son agentes heredables que pueden actuar local o globalmente (Hall 2003; Herring 1993; Vogl *et al.* 1993). Los factores epigenéticos que actúan localmente pueden originarse a partir de inducciones embriológicas involucrando células y tejidos adyacentes, o a partir de la acción de otros órganos en desarrollo (Lieberman *et al.* 2000). Los factores epigenéticos que actúan globalmente (v.g. hormonas) se originan a distancia del blanco y, como resultado, pueden afectar simultáneamente muchas poblaciones diferentes de células en desarrollo (Vogl *et al.* 1993). La “herencia maternal” (el *factor genético maternal*) es definida como la influencia que la madre tiene sobre el fenotipo de su progenie (Kirkpatrick y Lande 1989; Oyhenart *et al.* 1996). Estos atributos maternales condicionan la expresión del ADN nuclear de la progenie y, por lo tanto, actúan epigenéticamente. Finalmente, los *factores ambientales* son condiciones no heredables que pueden causar perturbaciones significativas del proceso de desarrollo conduciendo a fenotipos anormales (i.e. plasticidad fenotípica; Hanken y Hall 1993; Pigliucci 2001, 2003; Via y Lande 1985).

En último lugar, para comprender el desarrollo y la evolución de la morfología, es importante comprender el origen de la asociación entre rasgos individuales o integración morfológica así como su diferenciación o estructura modular (Chernoff y Magwene 1999; Olson y Miller 1958; Pigliucci 2003). Tres formas de integración morfológica han sido reconocidas: funcional/del desarrollo (definida a escala individual), genética y evolutiva (definidas a escala poblacional) (Cheverud 1996; Marroig y Cheverud 2001). La integración funcional/del desarrollo hace referencia a la interacción de elementos morfológicos durante su desempeño en alguna función o proceso de desarrollo. La integración genética, representada por la matriz de varianza y covarianza genética o fenotípica, hace

¹ El estudio de las condensaciones como estructuras, unidades morfogenéticas y loci de procesos en la interfase entre el genotipo y el fenotipo, en la ontogenia y la filogenia, es uno de los objetivos principales de la biología evolutiva del desarrollo o evo-devo (Hall 2003; ver también Arthur 1997; Hall 1992).

² Estos es importante ya que los modelos de estructura poblacional que han sido desarrollados para rasgos cuantitativos asumen un control poligénico con efectos iguales y aditivos (Relethford y Lees 1982).

referencia a la herencia común de rasgos surgidos por desequilibrio de ligamiento y *pleiotropía* (Cheverud 1982; Marroig y Cheverud 2001). Finalmente, la integración evolutiva se refiere a la evolución coordinada de elementos contenidos en complejos funcionales (Cheverud 1996; Marroig y Cheverud 2001). Si bien la integración morfológica es un rasgo importante de las estructuras complejas, recientemente se ha aportado numerosa evidencia a favor de que el esqueleto craneofacial tiene una estructura modular, con dos módulos relativamente independientes a causa de su desarrollo diferencial (i.e. el esqueleto facial y la bóveda) (Leamy *et al.* 1999) y varios complejos internamente integrados pero relativamente independientes entre ellos debido a su diferenciación funcional (v.g. nasal, oral, zigomático y orbital en el esqueleto facial) (González-José *et al.* 2004; Marroig y Cheverud 2001).

Finalmente, los cambios a largo plazo en los sistemas biológicos ocurren como resultado de las fuerzas evolutivas actuando sobre la variación genética en una población de organismos. Así, los cambios evolutivos en estructuras morfológicas surgen de las fuerzas evolutivas actuando sobre alteraciones heredables en el proceso de desarrollo, tanto en los elementos estructurales como en los fenómenos regulatorios (Atchley y Hall 1991; Murray 1990).

3.2. Morfogénesis y el estudio de las relaciones evolutivas entre poblaciones humanas

Del modelo de Atchley y Hall (1991) se desprende que, en un análisis morfométrico, no toda la variación registrada es útil en el estudio de las relaciones evolutivas entre poblaciones humanas. Una parte de las similitudes y diferencias puede ser debida a la acción de factores ambientales o maternos, por lo que es importante evaluar la base biológica (genética, del desarrollo y funcional) de los rasgos o complejos de rasgos empleados en un análisis (Collard y Wood 2000; Lieberman 1999; Lockwood *et al.* 2004; Roseman 2004; Trinkaus 1995). Entonces, para analizar la varianza dentro y entre unidades taxonómicas se deben emplear rasgos que sean estables durante el desarrollo y para los cuales haya algún indicio razonable de que reflejan en alguna medida la variación genotípica (Collard y Wood 2000; Lieberman 1999; MacLeod 2001; Trinkaus 1995).

Los análisis morfométricos desarrollados en este trabajo utilizan la similitud craneofacial para analizar la variación intra e intergrupar. Recientemente, se ha señalado que los análisis de variación craneofacial entre poblaciones humanas de diferentes momentos tienen el potencial para proveer información importante acerca de la estructura y la historia³ de las

poblaciones del pasado (González-José *et al.* 2005; Powell y Neves 1999; Roseman 2004). Esta afirmación se sustenta en el hecho que la variación en estos rasgos morfológicos refleja considerable variación genética (Devor 1987; Relethford 1994; Relethford y Blangero 1990; Relethford y Lees 1982). El valor específico de la variación morfológica asociada a la variación genética es la *heredabilidad* de un rasgo⁴. Si bien las estimaciones de la heredabilidad tienen considerables problemas (Cheverud 1988), la obtenida para rasgos métricos craneofaciales es alta (Devor 1987; Relethford 1994, 2004) y similar a la hallada en otros rasgos morfológicos usados en análisis evolutivos en antropología, tales como los rasgos discretos del cráneo (Cheverud y Buikstra 1981) y el tamaño dental (Dempsey y Townsend 2001; Townsend y Brown 1978). Asimismo, los estudios que han evaluado la constancia o proporcionalidad de las matrices de correlación genética y fenotípica para rasgos morfológicos (principalmente morfometría craneofacial), sugieren que los patrones fenotípicos son buenos estimadores de su contraparte genética (Ackermann y Cheverud 2000; Atchley 1982; Atchley *et al.* 1981; Cheverud 1988; Marroig y Cheverud 2001; Roff 1996). Estas observaciones son particularmente importantes en aquellos análisis evolutivos en los cuales se utiliza evidencia fósil y grandes colecciones de Museos, donde los datos genéticos no se encuentran disponibles (Ackermann y Cheverud 2000). Esto no implica sostener que la dimensión morfológica del fenotipo depende exclusivamente de factores genéticos o epigenéticos [ya que como ha sido expuesto más arriba existen otros factores causales no heredables que controlan el desarrollo, y por lo tanto la morfología (i.e. genético maternal y ambiental; Atchley y Hall 1991)], sino que estos factores heredables son los que

geográfico-demográfica y reemplazo poblacional (Templeton *et al.* 1995).

⁴ El valor específico de la variación morfológica asociada a la variación genética es la *heredabilidad* de un rasgo, definida como la proporción de la varianza fenotípica total que está asociada con (o debida a) la varianza genética aditiva (Falconer 1989). Si descomponemos la varianza fenotípica según el siguiente modelo lineal

$$V_F = V_G + V_A$$

donde V_F es la varianza fenotípica, V_G es la varianza genética aditiva (transmisble y disponible para selección) y V_A es la varianza ambiental [considérese que este es un resumen del modelo de Atchley y Hall (1991) donde además se incluye el efecto epigenético, el maternal y su interacción], entonces la heredabilidad (h^2) es definida del siguiente modo

$$h^2 = V_G / V_F$$

Es importante destacar que este valor de heredabilidad varía entre rasgos y entre poblaciones (Cheverud y Buikstra 1981; Richtsmeier y McGrath 1986), por lo que resulta específico para una muestra con una composición genética particular en un contexto ambiental determinado (Vitzthum 2003).

³ La estructura de la población refiere al aporte de variación genética entre poblaciones locales debido a procesos tales como flujo y deriva génica. La historia de la población refiere a cambios genéticos atribuibles a eventos históricos no recurrentes tales como expansión o contracción

principalmente contribuyen a la variación morfométrica entre poblaciones locales (González-José *et al.* 2005; Relethford 1994, 2004; Roseman 2004).

Asimismo, es importante señalar que la estructura modular del esqueleto craneofacial (González-José *et al.* 2004) tiene implicancias en el estudio de relaciones evolutivas (Lieberman *et al.* 2000) entre poblaciones locales, ya que para esto es importante que los mismos sean independientes. La falta de independencia puede sesgar la inferencia de relaciones evolutivas si alguno de los rasgos usados presenta variación debida a plasticidad fenotípica (o, en general, si el mismo es homoplástico) (Lieberman *et al.* 2000). Sin embargo, la complejidad e independencia de los módulos de esqueleto craneofacial minimiza la posibilidad de que un único cambio debido a plasticidad fenotípica en un rasgo genere similitud homoplástica en todos los rasgos comparados entre taxa.

Además de la considerable variación genética que refleja la variación métrica craneofacial, se ha señalado que, en una escala global, en la especie humana la última esta relativamente libre de la acción de la selección natural y en cambio es debida a diferencias en el tamaño poblacional y al flujo génico entre regiones geográficas (González-José *et al.* 2005; Relethford 1994; Relethford y Blangero 1990; Relethford y Harpending 1994; Relethford y Lees 1982; Roseman 2004; Williams-Blangero 1989). La importancia del flujo génico y del aislamiento por distancia para explicar la variación métrica craneofacial ha sido probada también a nivel macro-regional para el cono sur americano (Cocilovo y Di Rienzo 1984-85; Cocilovo y Marcellino 1973; González-José 2003; Rothhammer y Silva 1990). El valor que tiene el flujo génico y los modelos de aislamiento por distancia para explicar la variación craneofacial dentro y entre poblaciones humanas, en detrimento de la selección natural, hace que estos rasgos provean información importante para el estudio de la estructura y la historia de las mismas.

El análisis de la estructura e historia de las poblaciones puede ser efectuado a través de diferentes aproximaciones (ver revisión en Relethford y Lees 1982). Relethford y Lees (1982) clasificaron estos métodos en dos grupos: 1) métodos libres o independientes de un modelo (*model-free methods*) y métodos limitados o dependientes de un modelo (*model-bound methods*). Recientemente, esta última aproximación ha recibido gran atención por parte de investigadores de la antropología biológica (v.g. en nuestro país González-José 2003 y Sardi 2002). Estos estudios se han centrado en el análisis de la estructura de la población (i.e. aporte de variación genética entre poblaciones locales debido a procesos tales como flujo y deriva génica; ver Templeton 1998, y Templeton *et al.* 1995) (v.g. Relethford 1994; Relethford y Harpending 1994; Relethford y Lees 1982; Williams-Blangero 1989; Williams-Blangero y Blangero 1989). Sin embargo, esta aproximación presenta algunas

limitaciones en el marco de los objetivos del presente trabajo: 1) en primer lugar las muestras estudiadas no constituyen poblaciones en el sentido biológico del término (Sokal 1965; Sokal y Crovello 1992; Van Vark y Schafsma 1992; ver discusión en 3.3. Muestras arqueológicas, poblaciones estadísticas y biológicas, y el estudio de patrones de variación) y por lo tanto el uso de los mismos tipos de análisis estadísticos empleados con poblaciones biológicas es cuestionable (Cadien *et al.* 1976; O'Rourke *et al.* 2000); y 2) estadísticos como el *Fst* no permiten separar la estructura poblacional de eventos históricos (Templeton 1998; Templeton *et al.* 1995), lo que constituye uno de los objetivos de este trabajo (ver 5. El poblamiento humano del área durante el holoceno: expectativas biológicas). En este trabajo, con el fin de separar la contribución de fenómenos como el flujo génico entre regiones de la historia de las mismas, se utilizaron análisis comparativos (una aproximación encuadrada dentro de *model-free methods*; Relethford y Lees 1982). En estos estudios el análisis de las relaciones evolutivas entre poblaciones locales (análisis sistemático a nivel intraespecífico; Sokal 1965) consiste en el análisis de la variación morfológica (v.g. morfométrica) con el fin de comprender la dinámica evolutiva de las mismas⁵. Este análisis puede ser dividido en dos partes: análisis intrapoblacional y análisis interpoblacional. Los análisis intrapoblacionales

⁵ La dinámica evolutiva a nivel poblacional difiere en algunos puntos de la dinámica a nivel interespecífico, lo cual es importante para la comprensión de los procesos que conducen a la diversificación de sistemas biológicos (v.g. morfología). A nivel interespecífico, la deriva génica y la selección natural son los procesos fundamentales para explicar el cambio y la diversidad morfológica (v.g. a nivel craneofacial; Atchley y Hall 1991; Lande 1976, 1979; Marroig y Cheverud 2001). En cambio, dentro de una especie (como *Homo sapiens*), cuando analizamos rasgos como los métricos craneofaciales, el flujo génico y en menor medida la deriva génica son los factores principales de cambio (Relethford 1994; Relethford y Blangero 1990; Relethford y Harpending 1994; Relethford y Lees 1982; Williams-Blangero 1989). Esto no significa excluir otros factores como la selección natural o la aclimatación durante el desarrollo (i.e. plasticidad fenotípica) que pueden explicar la variación fenotípica, sino simplemente que tienen menor importancia como factor causal en la explicación de la variación morfométrica craneofacial (Relethford 1994).

Las características particulares de la dinámica de poblaciones locales, en particular la importancia que tiene el flujo génico entre las mismas, tiene consecuencias en el estudio de las relaciones evolutivas entre ellas. Las relaciones filogenéticas a nivel interespecífico, donde no hay intercambio de material genético entre los grupos, toman la forma de árboles. En cambio en el nivel poblacional, donde puede haber intercambio de material genético entre las poblaciones locales, las relaciones evolutivas son reticuladas (Lahr y Foley 1998; Sober 1988).

enfatan en la varianza y covarianza de los caracteres estudiados con el fin de establecer la variabilidad (muchas veces, aunque no siempre, genética) de la población estudiada (Sokal 1965; Reyment 1985). Los estudios interpopulacionales, por el contrario, enfatizan en los cambios en los estadísticos de posición entre poblaciones (aunque algunas veces se analizan también los patrones de covariación), con el fin de interpretar las diferencias como función de factores geográficos, ecológicos e históricos, entre otros. En este punto es importante destacar que el estudio de las relaciones evolutivas entre poblaciones requiere de una distinción entre patrón y proceso (Sober 1988, 1993). Dentro de un estudio sistemático, la afirmación acerca de la existencia de relaciones como las de ancestro/descendiente (y de relaciones evolutivas en general) son afirmaciones acerca de patrones. En cambio, el conocimiento de los procesos que generaron los patrones observados requiere evaluar diferentes explicaciones causales que puedan sustentar los cambios que ocurren en un linaje (Sober 1988), tales como la deriva y el flujo génico entre poblaciones (Relethford y Lees 1982). De este modo, la detección de determinados patrones pueden ser interpretados en función de diferentes procesos evolutivos y eventos históricos (Relethford y Lees 1982).

3.3. Muestras arqueológicas, poblaciones estadísticas y biológicas, y el estudio de patrones de variación

El estudio arqueológico de poblaciones y metapoblaciones humanas presenta los mismos problemas que el análisis de la variación entre especies desde un punto de vista paleontológico (Barrientos y Perez 2002). Si bien hasta aquí se trató el concepto de población sin mayores aclaraciones, es importante remarcar que el concepto de población es usado en biología y en estadística, sin una correspondencia necesaria entre ambos. En el análisis de muestras de restos óseos humanos prehistóricos el concepto de población hace referencia al estadístico, utilizado con el fin de caracterizar individuos establecidos en cierta área en un momento dado, posiblemente pertenecientes a diferentes poblaciones locales (Sokal 1965; Van Vark y Schafsma 1992). En este sentido, Sokal y Crovello (1992: 38), siguiendo las convenciones de la geografía estadística, prefieren el término “población localizada” a “población local”, ya que el primero implicaría sólo una conexión entre individuos establecida a través de una relación externa, de naturaleza espacial, temporal y/o ecológica. Esta concepción concuerda con aquella adoptada en los análisis metapoblacionales y de variación de poblaciones humanas, donde la delimitación de poblaciones locales biológicas es una tarea ardua, y por lo tanto se usa como criterio la conexión espacial y temporal entre individuos (Baguette y Stevens 2003; Cavalli-Sforza *et al.* 1994). En las muestras bioarqueológicas, si bien el área a partir de la cual se

genera el muestreo puede ser controlada (ver 7. Muestras), un aspecto crucial es la relación temporal entre los individuos que las conforman (Cadien *et al.* 1976). Para las muestras de cada área analizadas en este trabajo, por ejemplo, se dispone de estimaciones aproximadas acerca del comienzo y finalización de la depositación de los individuos. La amplitud de los períodos de depositación es de alrededor de 1000 años (ver 7. Muestras). Este lapso excede considerablemente la extensión temporal utilizada para definir una población local en términos biológicos (2 o 3 generaciones; ver Freeman y Herron 2001). Esto es clave para determinar qué unidad esta siendo muestreada, la cual en este caso no es una población biológica. Por lo tanto, las muestras bioarqueológicas pueden ser consideradas unidades alocrónicas conformadas por individuos miembros de linajes poblacionales⁶ en evolución (Cadien *et al.* 1976; Hull 1992), cuyos límites temporales y espaciales son, en general, difusos (Barrientos y Perez 2002). Hay evidencia a favor de que si se asume estabilidad poblacional durante el período muestreado, es probable que los parámetros obtenidos del muestreo de un linaje en diferentes momentos concuerden con aquellos obtenidos de una de las poblaciones que lo conforman (ver discusión en Cadien *et al.* 1976; Key y Jantz 1990; Konigsberg 1990). A este respecto, cabe señalar que Barrientos (1997) puntualizó que las muestras esqueléticas del Sudeste de la Región Pampeana estudiadas en este trabajo corresponden a tres períodos durante los cuales la ocupación humana a nivel regional podría ser caracterizada como “efectiva” y “estable”, en el sentido dado a estos términos por Borrero (1989-1990, 1994-1995). Una etapa de ocupación efectiva de tipo estable se alcanza cuando la mayor parte del espacio regional es explotada y/o ocupada, y en estos casos, los parámetros demográficos de la población no fluctúan mucho durante generaciones (ver discusión en Barrientos 1997). En cualquier caso, la utilización de conceptos y modelos derivados de la biología de poblaciones y/o metapoblaciones tiene gran importancia para la comprensión de las características de la dinámica evolutiva humana en el pasado.

El análisis de las variaciones morfológicas temporales y geográficas, partiendo de la variación dentro y entre muestras bioarqueológicas, está influenciado por el tamaño y la representatividad de las muestras con respecto al fenómeno que se desea estudiar (Waldron 1994). El registro bioarqueológico generado por poblaciones cazadoras-recolectoras es, en la gran mayoría de los casos, exiguo debido a la dispersión espacial y temporal de los restos (relacionada con una baja demografía y un grado moderado a alto de movilidad residencial) y a los

⁶ Un linaje poblacional es una secuencia de poblaciones, ordenadas temporalmente, con continuidad genética (Cadien *et al.* 1976).

sesgos tafonómicos y de muestreo (Barrientos 1997, 2002; Waldron 1994). En estos casos, el tamaño de las muestras presenta problemas relacionados con el aumento en la varianza, en los límites de confianza de estas y de la media, cuando el n de las mismas disminuye (ver Apéndice 1c). Sin embargo, la representatividad de las muestras es el factor más importante a considerar en el caso de análisis que involucran a las muestras bioarqueológicas (Cadien *et al.* 1976; Doran y Hodson 1975; Reyment 1985; Roopnarine *et al.* 1999; Waldron 1994). Existen diferentes aspectos involucrados en la formación del registro, tales como factores internos a la dinámica evolutiva del linaje, procesos tafonómicos y postdeposicionales, técnicas de muestreo, excavación y análisis (ver discusión en Barrientos 1997 y Waldron 1994). La representatividad de las muestras bioarqueológicas con respecto a linajes poblacionales está mediada por estos aspectos internos y externos a su dinámica evolutiva (Doran y Hodson 1975; Waldron 1994). Si bien el muestreo sobre la evidencia bioarqueológica puede ser aleatorio, y por lo tanto asegurar la representatividad del mismo, los factores involucrados en la formación del registro no lo son (Barrientos 1997; Doran y Hodson 1975). Un requerimiento esencial es que el proceso por el que la muestra es derivada de la población estadística (v.g. un linaje poblacional) debe ser establecido en términos matemáticos exactos. Si el proceso de muestreo involucra elementos no aleatorios, entonces solamente es posible una inferencia no probabilística de la muestra a la población (Doran y Hodson 1975; Manly 1997). En cambio, si el proceso de muestreo es controlado durante todo su transcurso (i.e. muestreo aleatorio o probabilístico) es posible la aplicación de la teoría de la probabilidad. Es en este sentido en que el análisis de muestras arqueológicas y paleontológicas es principalmente descriptivo (Reyment 1985), ya que no es posible establecer, mediante técnicas estadísticas, en qué medida los resultados obtenidos reflejan la dinámica evolutiva de las poblaciones de interés. Entonces si no se puede establecer un muestreo controlado entre la muestra y la población estadística de interés (en este trabajo un linaje poblacional) los métodos matemáticos deben ser restringidos al análisis descriptivo de datos. El uso de métodos matemáticos es particularmente importante en casos como el del análisis morfométrico donde el fenómeno es multidimensional, por lo cual el análisis independiente de las variables carece de sentido. En este caso únicamente es posible conocer la estructura de los datos mediante la aplicación de técnicas multivariadas descriptivas (Bookstein 1982; Doran y Hodson 1975; Howells 1969; Oxnard 1978; Reyment 1985; Rohlf 1998).

Cuando los supuestos de las pruebas estadísticas paramétricas⁷ son violados, existen diferentes

procedimientos que pueden ser implementados ya que están libres de estas restricciones. Estos procedimientos son los denominados métodos de remuestreo (Diaconis y Efron 1983; Potvin y Roff 1993; ver revisión de los mismos en Manly 1997). Dos de los mismos serán utilizados en diferentes casos en este estudio: las pruebas de permutación y de *bootstrap*⁸. Por lo tanto, debido a que ellos son válidos aun sin muestras aleatorias, no es posible necesariamente generalizar las conclusiones de estas pruebas a la población estadística de interés (Manly 1997). Lo que las pruebas de permutación permiten decir es si cierto patrón en los datos es o no es producto del azar. La falta de muestras aleatorias es un problema más frecuente de lo esperado en la investigación y puede ser subsanado encontrando evidencia independiente a favor de nuestra hipótesis (Manly 1997; Barrientos y Perez 2002).

Recientemente se discutió la confiabilidad de la prueba de hipótesis en ciencias históricas (Cleland 2001, 2002). Generalmente, las investigaciones históricas formulan hipótesis que están en competencia (Chamberlin 1897; Cleland 2001; Pigliucci 2003), y luego proceden buscando evidencia positiva a favor de las mismas (i.e. trazas; Cleland 2001). Esta metodología difiere considerablemente de la de las ciencias experimentales, en las cuales se emplea métodos como el falsacionista (Popper 1963). Esta diferencia entre la metodología de ciencias experimentales e

b) igualdad de varianza (y covarianza, dependiendo del análisis) poblacionales entre las muestras a comparar; c) distribución normal (uni o multivariada, dependiendo de los análisis) para las variables en cada grupo; y d) tamaño de muestra elevado.

⁸ Muchas hipótesis pueden ser contrastadas contra hipótesis nulas de aleatoriedad (*randomness*). Es este caso la hipótesis bajo investigación expresa que habrá una tendencia hacia un cierto patrón en los datos, mientras que la hipótesis nula expresa que este es solo producto del azar (Manly 1997). Las **pruebas de permutación** o **randomización** (Edgington 1995; Fisher 1935) representan una manera de determinar si la hipótesis nula es razonable en este tipo de situaciones. Un estadístico S es elegido para evaluar en qué medida los datos muestran un patrón. El valor s de S para los datos observados es comparado luego con la distribución que es obtenida por el reordenamiento aleatorio de los datos. Si la hipótesis nula es verdadera, entonces todos los órdenes posibles para los datos tienen la misma probabilidad de ocurrir. El orden observado de los datos es sólo uno de los órdenes igualmente probables. La hipótesis nula es rechazada si este no es el caso, y por lo tanto, la hipótesis alternativa es considerada como más razonable. El nivel de significación de s es la proporción de los valores que es igual o mayor a este valor en la distribución aleatoria (Manly 1997). En este trabajo se empleará también el método de **Bootstrap** (Efron 1979; Efron y Tibshirani 1993), en el cual el muestreo es con reemplazo. En muchas de las aplicaciones prácticas esta es su única diferencia con el método de permutación (Manly 1997).

⁷ Los supuestos de las pruebas estadísticas paramétricas son: a) muestreo al azar de individuos de la población de interés;

históricas puede ser explicada por un importante rasgo de la naturaleza: la asimetría causal entre eventos presentes y pasados, por un lado, y presentes y futuros, por el otro (Cleland 2001; Lewis 1991). En este sentido es más difícil predecir que un evento va a ocurrir que inferir que ha ocurrido realmente (ver discusión en Cleland 2001). De este modo, en los estudios realizados en este trabajo la inferencia de sucesos como el reemplazo poblacional o procesos como el flujo génico entre regiones geográficas no será estadística sino arqueológica (Doran y Hodson 1975) usando múltiples fuentes de evidencia o trazas.

4. EL AREA DE ESTUDIO Y ANTECEDENTES

4.1. Localización y descripción ambiental

La denominada Pampa Húmeda o Pampa Oriental, junto con la Pampa Seca o Pampa Occidental, conforman la Región Pampeana, una extensa llanura ubicada en el este de la República Argentina entre los 31° y 39° de Latitud Sur (Barrientos 1997; Politis 1984). Esta división está marcada por la isoieta de los 600 mm, situada en forma paralela al límite entre la estepa o pseudostepa (denominada fitogeográficamente como "Provincia Pampeana"; Cabrera 1976) y el monte del espinal (o "Provincia del Espinal"; Cabrera 1976).

El Sudeste de la Región Pampeana (Figura 4.1.1) puede definirse como la porción de la Pampa Húmeda localizada al sur de la cuenca del Río Salado, al norte de la cuenca del Río Colorado, al sudeste de la llamada Área Deprimida Radial (Frenguelli 1950) y al oeste del Océano Atlántico (Barrientos 1997; Politis 1984). Esta región comprende aproximadamente 180000 km² de planicies con gradientes de pendiente

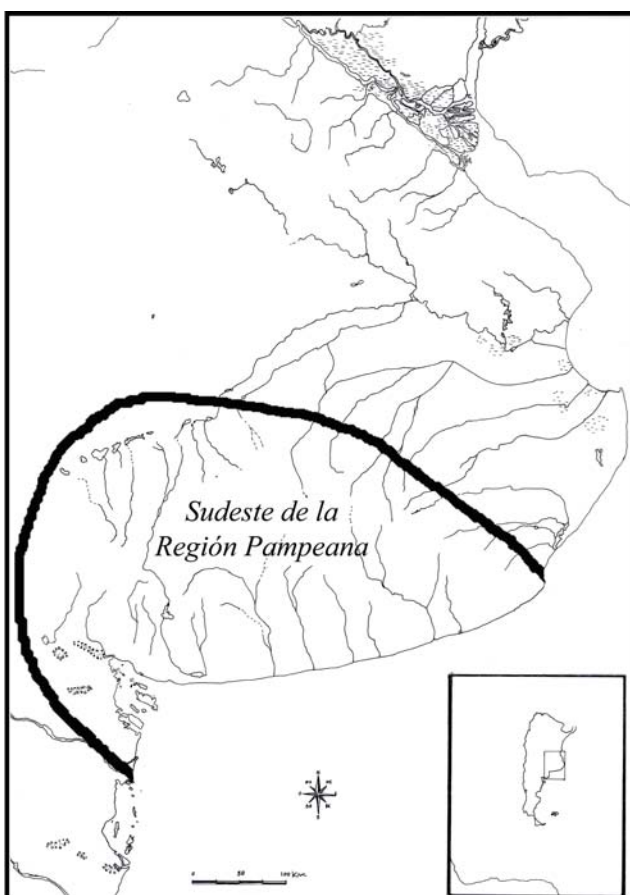


Figura 4.1.1. Ubicación geográfica del Sudeste de la Región Pampeana.

extremadamente bajos, y dos conjuntos de cordones serranos de baja altitud (hasta 1200 msnm), denominados sistemas de Tandilia y Ventania. Hay pocos ríos, de cauce lento y ondulante, y numerosas

lagunas de agua dulce o salobre. La mayor parte de la subregión se halla cubierta de importantes depósitos de loess de origen pleistocénico y holocénico, a expensas de los cuales se han desarrollado potentes suelos (Fidalgo 1992; Zárate 1998). El clima varía de templado y húmedo en el este a subhúmedo en el oeste (Iglesias 1981), con lluvias distribuidas durante todo el año. Las precipitaciones anuales varían entre 1200 y 800 mm en el este, y entre 800 y 500 mm en el oeste. Hay heladas durante el invierno y comienzos de la primavera. Las nevadas son poco frecuentes en el extremo sur de la subregión y excepcionales en el norte. Los animales presentes son principalmente de origen subtropical con algunas taxas de los dominios de los Andes y Patagonia (Ringuelet 1961). El tipo de vegetación dominante es la estepa herbácea, con algunas estepas con dominio de gramíneas, estepas psammófilas, estepas halófilas, matorrales y diversos tipos de vegetación acuática (Cabrera 1968, 1976).

4.2. Descripción paleoambiental

Las reconstrucciones paleoambientales disponibles para el área son principalmente de grano grueso (*sensu* Tankersley e Isaac 1990; Barrientos y Perez 2005). Ellas están basadas en datos geomorfológicos, bioestratigráficos, palinológicos y geoquímicos (v.g. Bonadonna *et al.* 1995; Iriondo y García 1993; Páez y Prieto 1993; Prieto 1996; Prieto y Páez 1990; Quatrocchio *et al.* 1995; Tonni 1992; Tonni y Fidalgo 1978; Tonni *et al.* 1999; Zárate 1998; Zárate y Blassi 1993; Zárate *et al.* 1998). La naturaleza del registro paleoambiental, su escala y grado de resolución, sólo nos permite contar con información acerca de tendencias generales en la variación ambiental. Sin embargo, esta constituye la única vía para obtener un marco ambiental adecuado para el estudio del desarrollo evolutivo de las poblaciones humanas del pasado.

Con respecto a la evolución climática del Holoceno los investigadores que utilizan diferentes tipos de datos discrepan en varios puntos, mientras acuerdan en otros. En primer lugar, no hay grandes desacuerdos acerca de las condiciones ambientales predominantes en el Pleistoceno final y el Holoceno temprano. La distribución de arena eólica y loess sugiere que aproximadamente desde 14000 años AP hasta 8500 años AP hubo condiciones ambientales frías y secas similares a las actuales de Patagonia, las cuales estaban extendidas 750 km más al norte que en la actualidad (Iriondo 1999; Iriondo y García 1993). Para un período similar (ca. 11000 a 8000 años AP) Tonni *et al.* (1999) encuentran en la Formación La Postrera¹ fauna de mamíferos que se corresponde con la reciente de los

¹ Los depósitos eólicos de la Formación La Postrera presentan fechados radiocarbónicos que van de ca. 10900 a 440 años radiocarbónicos AP (Tonni 1990).

dominios Patagonia y Central, sugiriendo un clima más árido y posiblemente más frío que el presente. Asimismo, la evidencia palinológica de los sedimentos del Pleistoceno tardío indican condiciones extremadamente áridas a semiáridas (Quatrocchio *et al.* 1995). Bonadonna *et al.* (1995) también han sugerido la ocurrencia de clima árido en el Pleistoceno final y el Holoceno temprano.

El clima predominantemente árido y frío del Holoceno temprano fue interrumpido por períodos cortos (o muy cortos) más húmedos. Sin embargo, existen opiniones contrapuestas acerca de la duración de estos períodos en la Región Pampeana. Según Tonni *et al.* (1999) el Suelo Puesto Callejón Viejo², en la parte superior del Miembro Guerrero³ (Fidalgo 1979), debe haberse desarrollado durante un momento relativamente acotado (alrededor del 9000 AP.; Tonni *et al.* 1999) que presentó un clima relativamente más cálido y húmedo que el general para el Holoceno temprano. En cambio, Zárate y Flegenheimer (1991) han sugerido que este período húmedo se extendió hasta 6500-5000 años AP. Sin embargo, Tonni *et al.* (1999) han señalado que esto seguramente corresponde a condiciones locales, ya que para este momento los sedimentos eólicos y los restos de mamíferos de la Formación La Postrera indican un clima árido para el resto del área (Fidalgo 1992; Fidalgo y Tonni 1981; Tonni y Cione 1995; Tonni *et al.* 1999). Para este mismo período, la información palinológica indica un pase de una estepa psammófilas y halófilas (Prieto 1996; Quatrocchio *et al.* 1995) a una pradera húmeda entre 11000 y 10000 años AP. De acuerdo con Prieto (1996), alrededor de 10500 años AP se establece una vegetación típica de lagunas, pantanos y llanuras inundadas, indicando ambientes con una humedad efectiva local alta. En la parte central del Sudeste de la Región Pampeana esta vegetación hidrofítica subsiste hasta 8000 años AP, siendo luego reemplazada por una pradera húmeda y herbácea firmemente establecida alrededor de 7000 años AP (Prieto 1996).

Para un momento posterior, en el Holoceno medio, los taxa de moluscos hallados en la Formación Las Escobas⁴ en el este de la Provincia de Buenos Aires (Aguirre 1993), así como los anfibios encontrados en los depósitos fluviales entre los Miembros Guerrero y Río Salado del centro de la Provincia de Buenos Aires (7000-6000 años AP.; Tonni 1990; Pardiñas 1995) indican clima más cálido

(Tonni *et al.* 1999). Asimismo, Iriondo (1993) e Iriondo y García (1993) propusieron que durante el período 8500-3500 años AP el clima Pampeano fue cálido y húmedo (subtropical). Sin embargo, Tonni *et al.* (1999) señalan que la evidencia palinológica de varias localidades del sur de Buenos Aires sugiere que el clima en el Holoceno medio fue húmedo pero templado (Grill 1995; Tonni *et al.* 1999). En base a evidencia isotópica, Aguirre y Whatley (1995) señalan que fueron registradas temperaturas marinas superficiales más altas que las actuales entre 8000 y 4500 años AP, coincidentes con el Hypsitermal (Aguirre y Whatley 1995: 250; cf. Clapperton 1993). De acuerdo con Isla (1989), el mar alcanzó su nivel actual en ca. 8000 años AP, con picos de alrededor de 2,2 a 2,5 m por encima del nivel actual entre 7000 y 6000 años AP, bajo condiciones predominantemente subhúmedas a húmedas. Aguirre y Whatley (1995) establecieron la edad de este evento transgresivo entre 8000 y 6000 años AP, mientras que Bonadonna *et al.* (1995) y Zárate y Flegenheimer (1991) lo colocan entre 6000 y 5000 años AP (ver discusión en Bayón y Politis 1996). De acuerdo con Aguirre y Whatley (1995) e Isla (1989), alrededor del 5000 a 4500 años AP, comienza un período de regresión marina coincidente con el empeoramiento de las condiciones climáticas post-Hypsitermal.

Existen discrepancias también para las condiciones climáticas preponderantes durante el Holoceno tardío. Zárate *et al.* (1998) han señalado que con posterioridad a 5000 años AP se establecieron condiciones más secas que en la actualidad, aunque no tan severas como en el Pleistoceno final (Zárate y Blassi 1993). Esta variación climática hacia condiciones sub-húmedas-áridas desde 5000 años AP es también inferible desde los análisis palinológicos de secuencias de varias localidades Ventania y Tandilia (Heusser s.f.; Madrid y Politis 1991; Nieto y Prieto 1987; Páez y Prieto 1993; Prieto 1996). Sin embargo, Tonni *et al.* (1999) han señalado la presencia de condiciones más heterogéneas. En primer lugar señalan que para el límite entre el Holoceno tardío inicial y final (ca. 2000 años AP) hay evidencia de clima más cálido (mamíferos subtropicales) para algunas áreas, y de clima más frío y árido que el actual para otras (Pardiñas 1995; Pardiñas y Tonni 1996), señalando la existencia de un mosaico de condiciones microambientales (Tonni *et al.* 1999). Asimismo, en un momento posterior (ca. 1500-1000 años AP) se han detectado mamíferos que requieren condiciones más húmedas. Finalmente, la evidencia proveniente de sitios arqueológicos prehispánicos, así como de sedimentos eólicos de la Formación La Postrera (fechados en ca. 440 años AP), indican la presencia de clima árido a semiárido y posiblemente más frío (Politis *et al.* 1983; Tonni *et al.* 1999), el cual podría estar relacionado con el período de la Pequeña Edad de Hielo. El clima actual del área se estableció recientemente (Tonni *et al.* 1999).

² El Suelo Puesto Callejón Viejo es un suelo tchernozóide que ha sido fechado indirectamente entre ca. 10100 y 8900 años radiocarbónicos AP (Bonadonna *et al.* 1995; Fidalgo *et al.* 1986).

³ Los depósitos fluviales del Miembro Guerrero de la Formación Luján presentan fechados radiocarbónicos que van del ca. 22000 a 13000 años radiocarbónicos AP (Tonni *et al.* 1999).

⁴ Los depósitos marinos de la Formación Las Escobas han sido datados entre ca. 6500 y 2600 años radiocarbónicos AP (Fidalgo 1979).

4.3. Antecedentes de estudios craneológicos en el Sudeste de la Región Pampeana

Entre los primeros estudios craneológicos en el área se encuentran aquellos efectuados por Florentino Ameghino a fines del siglo XIX y principios del XX. Florentino Ameghino fue, entre las décadas de 1870 y 1910, el investigador más activo dentro del campo de los estudios acerca del pasado humano en esta parte del mundo (Marcellino 1985). Postuló, desde una perspectiva evolucionista, la teoría de la descendencia del hombre a partir de un tipo único actualmente extinguido y de su origen en una única región, a partir de la cual se había diseminado por toda la superficie de la Tierra (Ameghino 1880). Asimismo, infirió una gran antigüedad para el poblamiento de la Región Pampeana a partir de la asociación, en estratos atribuidos por él al Terciario, de artefactos y restos óseos humanos con huesos de animales extinguidos (i.e. gliptodóntidos y megatéridos) en los hallazgos de Luján, Arroyo Frías y Mercedes (Ameghino 1876, 1880). En trabajos posteriores (Ameghino 1884, 1889, 1891, 1906; entre otros) desarrolló la tesis del origen autóctono del hombre, que defendió hasta el momento de su muerte en 1911 (Marcellino 1985). Los diversos árboles filogenéticos construidos por Ameghino (1884, 1889, 1906) tuvieron como referente empírico numerosos hallazgos de restos óseos humanos recuperados en distintos puntos de la provincia de Buenos Aires, principalmente en el norte de la misma (i.e. Arroyo Frías, Arroyo Siasgo, el Puerto de Buenos Aires, entre otros) y en el litoral atlántico del Sudeste de la Región Pampeana (i.e. La Tigra o Miramar, Chocorí, El Moro, Necochea, entre otros).

Ameghino tuvo adherentes y opositores a sus ideas en nuestro país y en el mundo. A nivel local es destacable la contribución de Robert Lehmann-Nitsche que en el trabajo de revisión publicado en 1907 planteó su desacuerdo con muchos de los puntos del trabajo de Ameghino. En particular, consideró de antigüedad pleistocénica la mayoría de los hallazgos de restos óseos humanos que habían sido atribuidos a edades terciarias por Ameghino. Estas diferencias cronológicas planteadas por Lehmann-Nitsche (1907) se debieron a la adscripción por parte de este autor al esquema geológico del pampeano establecido por Santiago Roth (Marcellino 1985). Aldobrandino Mochi y Ales Hrdlicka arribaron a nuestro país en 1910 con motivo de la realización del XVII Congreso Internacional de Americanistas en Buenos Aires. Analizaron las evidencias utilizadas por Ameghino para sostener su tesis del origen sudamericano del hombre. Ambos investigadores (Hrdlicka 1912a; Mochi 1910) presentaron conclusiones adversas tanto para las asignaciones geológicas de elevada antigüedad como para el supuesto primitivismo anatómico de los restos humanos. La refutación de la tesis de la existencia del hombre terciario en la Región Pampeana, y la muerte de Florentino Ameghino condujeron, junto con la pérdida de la fluidez en la comunicación entre la Argentina y el resto del mundo

a raíz de la Primera Guerra Mundial (Politis 1988), a que pocos investigadores volvieran sobre el tema del hombre terciario en la Región Pampeana. En el ámbito local Alfredo Castellanos, Milcíades Alejo Vignati y Carlos Rusconi, entre otros, dedicaron algunos trabajos al tema del hombre fósil argentino hasta la década de 1940 (ver Marcellino 1985).

En forma paralela a esta discusión se efectuaron estudios craneológicos sistemáticos, con finalidad tanto descriptiva como clasificatoria pero centrada en grupos más que en individuos, sobre series pertenecientes a aborígenes que habitaron la Región Pampeana en tiempos históricos. Entre estos se puede destacar el estudio realizado por Hermann ten Kate (1893) sobre la colección de cráneos araucanos perteneciente al Museo de La Plata. Los mismos fueron continuados por los estudios biométricos de Carlos A. Marelli (1914, 1919), quien sumó a los cráneos araucanos dos series compuestas por aborígenes patagónicos provenientes de Chubut y Río Negro.

En las décadas posteriores a estos primeros trabajos, se efectuaron pocos análisis en la Región Pampeana, entre los que se encuentra el trabajo de María Elena Villagra Cobanera (1937) sobre las muestras provenientes de la Estancia Santa Clara (Partido de Juárez, provincia de Buenos Aires). En este momento el interés de los antropólogos locales se centró principalmente en los restos óseos humanos recuperados en el sur de la provincia de Buenos Aires (Bórmida 1950, 1953-54; Imbelloni 1937, 1938; Lehmann-Nitsche 1930; Outes 1926; Vignati 1931, 1937, 1938; entre otros). Estos autores estudiaron restos óseos humanos recuperados principalmente en la Península de San Blas y en el área de la desembocadura del río Negro. Robert Lehmann-Nitsche (1930), Félix F. Outes (1926) y Milcíades Alejo Vignati (1931, 1937, 1938) centraron su interés en la descripción y clasificación racial de restos óseos provenientes de San Blas. José Imbelloni (1937, 1938) asignó algunos de los hallazgos realizados en la zona a los distintos tipos morfológicos o grupos raciales por él definidos. Posteriormente, Marcelo Bórmida (1953-1954) analizó series de cráneos provenientes de diversos sitios ubicados en la zona de la antigua Laguna del Juncal (desembocadura del río Negro) y de la Península San Blas, así como de otras áreas de Patagonia.

Dentro del marco tipológico que caracterizó las investigaciones desarrolladas durante el período descrito, Osvaldo Menghin (1952) consideró que la Patagonia estuvo poblada por tres grupos raciales (correspondientes con tres etnias y grupos lingüísticos): los Alacaluf y Yámanas, los Tehuelches (insulares: Selknam y Maneken'k; y continentales: Aonikenk, Metcharnue, Chehuachekenk y Günuna Küna) y los Araucanos. Estos tres grupos corresponden, respectivamente, con los tipos raciales fuégidos, pámpidos y ándidos de la clasificación de Imbelloni (1938; ver Fortich Baca 1976). De

particular interés para este trabajo es la afirmación que el grupo Günuna Küna (el representante pámpido ubicado más al norte de la Patagonia) se encontraba extendido en la región Pampeana (Menghin 1952; Casamiquela y Moldes 1980). De gran importancia en el área fueron las ideas volcadas en el trabajo de Marcelo Bórmida (1953-54), el cual estableció que cuatro tipos raciales, en lugar de tres, contribuyeron al poblamiento de Patagonia. Según este autor, los fuégidos fueron los primeros habitantes (tipo craneano Ooides Fueguinus, Bórmida 1953-54), a este grupo se superpusieron los pámpidos (el tipo craneano Ellipsoides Patagonicus del grupo Tehuelche, Bórmida 1953-54, Fortich Baca 1976), posteriormente llega una cuña láguida procedente del norte (Hipsistegoides Lagoides, Bórmida 1953-54). Por último, se superpone una oleada ándida en el siglo XVIII. Además de estos tipos raciales, se estableció la existencia de tipos mestizos en el área (ver Bórmida 1953-54; Fortich Baca 1976).

Los trabajos de Marcelo Bórmida ejercieron una fuerte influencia sobre los diversos autores que posteriormente abordaron el estudio de las poblaciones aborígenes prehistóricas del territorio bonaerense (i.e. Casamiquela y Moldes 1980; Casamiquela y Noseda 1970; Colantonio 1981, 1986; Colantonio y Marcellino 1982, 1983a, 1983b; Fortich Baca 1976; Gerber 1966; Marcellino y Colantonio 1983; Méndez y Salceda 1989; Patti de Martínez Soler 1967; etc.). En particular, Josefa Patti de Martínez Soler (1967) estableció la posibilidad de afinidad de las muestras de San Blas con el grupo Huárpido (habitantes en la región de Cuyo) definido por Canals Frau (1944). Según esta autora, podría existir un grupo racial homogéneo (tipo huárpido) que ocupó Cuyo, Pampasia y Norpatagonia (Colantonio 1981; Patti de Martínez Soler 1967). Hipótesis similares habían sido mantenidas años antes por Milcíades Alejo Vignati (1937, 1938). Este autor planteó que los antiguos habitantes de San Luis y Mendoza son encontrados en los cementerios de la costa atlántica, y en modo especial los de San Blas (Vignati 1937). Más recientemente, Méndez y Salceda (1989) evaluaron la hipótesis acerca de la existencia de las tres razas que contribuyeron a la formación de las poblaciones de la Provincia de Buenos Aires [(i.e. pámpida, láguida y ándida, *sensu* Bórmida 1953-54; pámpida, huárpida y ándida, *sensu* Patti de Martínez Soler 1967); Casamiquela y Moldes 1980; Colantonio y Marcellino 1983a; Imbelloni 1938; Vignati 1960]. Estas autoras concluyeron que no existen diferencias marcadas entre los grupos humanos que poblaron el área, y que el 96% de los cráneos por ellas analizados podrían considerarse como pertenecientes a una sola entidad biológica (Méndez y Salceda 1989).

En resumen, los trabajos efectuados durante el período comprendido entre 1920 y 1970 se centraron principalmente en discutir el problema taxonómico de los grupos del área, buscando diferencias mediante las técnicas clásicas de la craneología (craneometría y

craneoscopia; Imbelloni 1923a, 1938). Sin embargo, otra técnica, denominada *Geometría craneana* (Imbelloni 1923a) o *Craneotrigonometría* (Klaatsch 1913), tuvo un amplio uso desde la década de 1920 hasta el presente en nuestro país. Esta técnica fue empleada con el objetivo de encontrar *constantes* en la especie humana (Imbelloni 1923a). La misma tuvo su mayor implementación en el estudio de las relaciones entre diferentes regiones del cráneo a una escala intra e inter-específica, en muestras de nuestra especie y especies relacionadas (Imbelloni 1923a; Klaatsch 1908; Sollas 1908; Thomson y Randall-Maciver 1905), así como también en cráneos humanos deformados y no-deformados artificialmente (Falkenburger 1913; Imbelloni 1923a, 1924-25, 1932; Méndez *et al.* 1997a). Después de la publicación del sistema clasificatorio de las deformaciones artificiales del cráneo de Imbelloni (Dembo e Imbelloni 1938; Imbelloni 1924-25), las técnicas de la *Craneotrigonometría* fueron empleadas con el fin de determinar la presencia de deformaciones artificiales del cráneo en una muestra, así como la clasificación de la misma en alguno de los grupos establecidos por este investigador (v.g. Imbelloni 1933a, 1933b; Mendonça y Di Rienzo 1981-82; Mendonça *et al.* 1983, 1986, 1988-89; Villagra Cobanera 1937).

Las deformaciones craneofaciales en Patagonia fueron ampliamente estudiadas por Bórmida (Bórmida 1953-54) con el fin de establecer su distribución espacial y temporal. En su trabajo de 1953-54 establece que tres tipos de deformación pueden hallarse en Patagonia: plano-lámbdica, plano-frontal y pseudo-circular (las tres son variantes del tipo tabular erecto de Imbelloni 1924-25; Dembo e Imbelloni 1938). Es importante destacar que el trabajo de Bórmida, así como aquel más amplio efectuado por Imbelloni, se centró principalmente en las muestras depositadas actualmente en el Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" de Buenos Aires, en algunos pocos individuos depositados en el Museo de La Plata, así como en algunas pequeñas colecciones particulares (Bórmida 1953-54). Bórmida considera también que: a) la deformación plano-lámbdica es la más reciente de las que aparecen en Patagonia, b) que la deformación plano-frontal es más antigua que la anterior, y c) que la pseudo-circular es más antigua que la plano-lámbdica y, al menos en la Laguna del Juncal, más antigua que la plano-frontal (Bórmida 1953-54). La cronología relativa de estas deformaciones ha sido confirmada recientemente mediante fechados radiocarbónicos en el Noroeste de Patagonia [(i.e. San Blas (Sanguinetti de Bórmida 1999), el Río Colorado (Martínez y Figuerero Torres 2000)] y en varias regiones vecinas [(i.e. el Sudeste de la Región Pampeana (Barrientos 1997; Berón y Baffi 2003; Madrid y Barrientos 2000; Oliva 1991), Sur de Cuyo (Novellino *et al.* 2003, 2004), La Pampa (Baffi y Berón 1992; Berón y Baffi 2003) y la desembocadura del río Chubut (Gómez

Otero y Dahinten 1997-1998); ver discusión en 7.2.3. Deformaciones craneales artificiales].

A partir de fines de la década de 1970 y comienzos de la década de 1980, se produjo en el país una renovación a nivel teórico y metodológico en el ámbito de la antropología biológica, que afectó también al campo del estudio de la biología de los grupos prehistóricos, principalmente aquellos de las regiones Patagónica, Central y Noroeste (i.e. Cocilovo 1975, 1981, 1984; Cocilovo y Baffi 1985; Cocilovo y Di Rienzo 1984-85; Bordach *et al.* 1985; etc.). Este cambio, derivado de la adopción de un enfoque evolutivo neodarwinista, se correspondió con el abandono del método tipológico y con la incorporación de métodos estadísticos multivariados más adecuados para el análisis de la variación biológica (Carnese *et al.* 1991-1992). En el análisis de muestras de origen arqueológico se procedió al estudio de materiales provenientes de uno o varios sitios próximos, procedimiento sustentado en una concepción estadística de población (muchas veces no fácilmente vinculable al concepto biológico, ver Van Vark y Schafsma 1992). Dentro de este marco se hizo hincapié en el análisis de los factores de variación intramuestral (i.e. edad, sexo, deformación artificial, etc.), que condicionan en forma directa la comparabilidad entre las distintas series. El foco de interés se desplazó entonces desde la taxonomía hacia el estudio del proceso microevolutivo de las poblaciones, principalmente a nivel morfológico (i.e. Cocilovo 1984; Cocilovo *et al.* 1982, 1987-1988). A nivel macro-regional (i.e. el territorio argentino) algunos de estos análisis mostraron que la variación morfológica correspondía con su distribución geográfica (Cocilovo y Di Rienzo 1984-85; Cocilovo y Marcellino 1973). En particular, para el Noreste de Patagonia se estableció, en base a análisis craneofaciales combinados de tamaño y forma, un sistema litoral marino conformado por dos grupos: a) Isla Los Marinos, Isla Gama y San Blas, y b) Delta del Paraná, Río Negro y Trelew (Cocilovo y Di Rienzo 1984-85).

El abandono de perspectivas tipológicas (i.e. esencialistas; ver Sober 1992), junto con ideas mantenidas por la denominada escuela Histórico-Cultural de Viena⁵, y la incorporación de un marco

neodarwinista que se produjo en nuestro país después de la década de 1970, no tuvo una influencia importante en el estudio de la dinámica de las poblaciones prehistóricas del Sudeste de la Región Pampeana. De este modo, los trabajos tipológicos desarrollados en un marco Histórico-cultural a mediados del siglo XX han tenido hasta recientemente una gran influencia sobre la visión de la historia biológica de los habitantes del Sudeste de la Región Pampeana.

En la última década, ha habido un creciente interés en el análisis de las muestras provenientes de Pampa y Patagonia en el marco de investigaciones centradas en el poblamiento de América (González-José 2003; Sardi 2002). En particular, para la región Pampeana se analizaron muestras provenientes de momentos históricos correspondientes al denominado “grupo etnográfico araucano” (González-José 2003; Luis *et al.* 1999; Pucciarelli *et al.* 1999; Sardi 2002; Sardi *et al.* 2005) mediante la aplicación de técnicas clásicas (análisis variables lineales craneométricas howellianas; Howells 1973b) y aquellas denominadas de craneología funcional (ver Sardi 2002). Asimismo, en algunos de estos trabajos (González-José 2003; Sardi 2002) se ha efectuado el análisis de la variación morfométrica interpoblacional (en base a las variables craneométricas howellianas) mediante aproximaciones “limitadas o dependientes de un modelo” (*model-bound approach*). El interés en el análisis de muestras provenientes de Patagonia se desplazó de aquellas del Noreste de esta área a las de Tierra de Fuego (Cocilovo y Guichón 1985-86; González-José 2003; Guichón 1993; Hernández *et al.* 1997; Lahr 1995; Lalueza *et al.* 1996, 1997; Sardi 2002; Sardi *et al.* 2005), aunque con fines comparativos también se han incluido en muchos de estos análisis las muestras de las desembocaduras de los ríos Negro y Chubut (González-José 2003; Sardi 2002). La inclusión de muestras provenientes de estas regiones ha sido efectuada también con el fin de analizar la relación entre la morfología facial y el clima (González-José 2003; Hernández *et al.* 1997; Lalueza *et al.* 1997; Méndez *et al.* 1997b).

Los estudios efectuados en las últimas décadas del siglo XX sobre muestras de la Región Pampeana y áreas adyacentes en general han adolecido de una perspectiva diacrónica, debido principalmente a la carencia hasta fecha reciente de dataciones radiocarbónicas directas sobre una cantidad sustancial de restos óseos humanos (Barrientos 1997; Berón y Baffi 2003; Politis y Madrid 2001). El notable crecimiento que experimentó la arqueología pampeana a partir de comienzos de la década de 1980, tanto en el número de investigadores como en la diversidad de temas de investigación y modos de abordaje (ver Barrientos 1997; Barrientos *et al.* 1996;

⁵ La evolución de los estudios craneanos en el Sudeste de la Región Pampeana y áreas vecinas, tanto a nivel teórico como metodológico, esta relacionada con la de aquellos estudios desarrollados en Europa y Estados Unidos (ver Hunt 1981). Estas dos regiones ejercieron una gran influencia sobre el desarrollo de las investigaciones en el campo de la antropología física de nuestro país a lo largo del siglo XX (ver Marcellino 1985; Carnese *et al.* 1991-1992). La primera mitad del siglo XX estuvo marcada por un fuerte influjo de ideas venidas de Europa, principalmente Italia y Austria-Alemania. Algunos de los investigadores venidos de estos países (especialmente José Imbelloni y Marcelino Bórmida) ejercieron una gran influencia en el desarrollo de las investigaciones craneológicas en nuestra área de investigación. Durante la segunda mitad del siglo XX la

influencia principal sobre la antropología física local provino de Estados Unidos.

Politis 1988), condujo a que se prospectaran áreas extensas (en especial en el Sudeste de la Región Pampeana; Barrientos 1997) y se detectaran y excavaran numerosos sitios arqueológicos, muchos de ellos con entierros humanos. La disponibilidad de dataciones para un importante número de sitios (Politis y Madrid 2001), ha facilitado la aproximación a la dimensión temporal del poblamiento de esta región (Barrientos y Perez 2002, 2005; Perez 2002a, 2002b). Estos análisis, así como aquellos efectuados sobre muestras de restos óseos humanos sin un control cronológico (Méndez y Salceda 1989), se han efectuado principalmente mediante la aplicación de métodos estadísticos multivariados sobre un conjunto de variables lineales (morfometría tradicional, Rohlf y Marcus 1993). Recientemente, Perez (2002b) empleó técnicas de la morfometría geométrica basadas en *landmarks* para el estudio del poblamiento del Sudeste de la Región Pampeana en el marco del Noreste de Patagonia (v.g. Península de San Blas e Isla Gama).

5. EL POBLAMIENTO HUMANO DEL ÁREA DURANTE EL HOLOCENO: EXPECTATIVAS BIOLÓGICAS

En trabajos recientes, Barrientos (1997, 2001) y Barrientos y Perez (2002) propusieron una serie de hipótesis referidas al poblamiento holocénico del Sudeste de la Región Pampeana basadas en distintas líneas de evidencia arqueológica y bioarqueológica. Las proposiciones básicas contenidas en tales trabajos podrían sintetizarse del siguiente modo: los grupos humanos que habitaron el Sudeste de la Región Pampeana en distintos momentos del Holoceno fueron poblaciones locales pertenecientes a una metapoblación, con un rango de distribución geográfica desconocido, pero que probablemente abarcó regiones vecinas como el Norte de la Pampa Húmeda, Pampa Seca, Sierras Centrales, Sur de Cuyo y el Norte de Patagonia. Según Barrientos (1997, 2001) estas poblaciones locales habrían sido sensibles a las diferentes condiciones de selección impuestas por las variaciones ambientales (v.g. climáticas, vegetacionales, faunísticas) y ecológicas (v.g. extensión o reducción de hábitats, competencia, etc.) del Holoceno, respondiendo a ellas a través de regulaciones demográficas que condujeron a su retracción, su expansión y, eventualmente, a su extinción y/o reemplazo.

El análisis de los fechados radiocarbónicos del Sudeste de la Región Pampeana ha permitido la identificación de dos discontinuidades significativas en la distribución de los mismos (Figura 5.1; Barrientos y Perez 2005; Barrientos *et al.* 2005), que podrían estar relacionadas con la disminución en el tamaño de las poblaciones que habitaron el área. La primera discontinuidad se encuentra en el inicio del Holoceno temprano (ca. 9000 a 8500 años AP), y la segunda en el Holoceno medio (ca. 6000 a 5000 años AP) (Barrientos 1997, 2001; Barrientos y Perez 2005). En momentos anteriores a la primera (ca. 11000 y los 9000 años AP) la información arqueológica permite inferir la ocupación del ambiente serrano de Tandilia y de la llanura Interserrana. Sin embargo, hasta el presente no se dispone de información acerca del uso de otros ambientes tales como las llanuras al sur de Ventania y la actual costa atlántica (Politis y Madrid 2001). La mayor parte de las ocupaciones registradas indican eventos de corta duración, algunos de ellos con una funcionalidad muy definida (v.g. Flegenheimer 1995; Martínez 1999), lo que ha sido interpretado como resultado de la existencia de una alta movilidad y de rangos de acción extensos, posiblemente de escala suprarregional (Barrientos y Perez 2002; cf. Flegenheimer *et al.* 2000). Con posterioridad al 8500 AP hay evidencia de la ocupación de gran parte del espacio regional (Berón y Politis 1997; Politis y Madrid 2001). Sólo el área Sur parece no haber sido ocupada efectivamente en este período (Politis y Madrid 2001). Algunos rasgos del registro de este momento, como los entierros humanos del sitio

Arroyo Seco 2, han sido interpretados por Barrientos (1997, 2001) como correlatos de una fase de expansión poblacional por aumento demográfico, dispersión geográfica y posterior logro de un estado de equilibrio estacionario desde un punto de vista demográfico.

La segunda de las discontinuidades (ca. 6000-5000 años AP) indica una notable reducción en la visibilidad arqueológica de la población pampeana (Barrientos 1997). Esta puede ser consecuencia de diferencias en las pautas de movilidad, localización de los asentamientos (Martínez 1999) o, más probablemente, de una reducción en la densidad demográfica y una retracción poblacional debida principalmente a procesos de emigración y/o extinción local (Barrientos 1997, 2001). Simultáneamente, se producen hiatos en diversas secuencias regionales en áreas situadas entre los 34° y los 42° de Latitud Sur, rango probable de distribución geográfica de la metapoblación de la cual la población del Sudeste de la Región Pampeana habría formado parte (Berón 1995; Gil 2000; Orquera 1987; Sanguinetti de Bórmida y Curzio 1996; ver discusión en Barrientos 1997, 2001). Sólo a partir de ca. 5000-4500 años AP se produce una rápida recolonización del área por otra población local, mediante procesos de expansión geográfica o migración (Barrientos 1997). Esto condujo, en un lapso de poco más de 1000 años, a la ocupación efectiva de la totalidad del espacio regional. Es precisamente en este período en el que aparecen evidencias claras de una ocupación más intensa de las llanuras situadas al sur del sistema serrano de Ventania (Austral 1994; Austral y García Cano 1999; Oliva 1991). El registro arqueológico del Sudeste de la Región Pampeana muestra, para el lapso comprendido entre los 3000 y los 2000 años AP, una importante variabilidad que se manifiesta especialmente en relación con las prácticas mortuorias (Madrid y Barrientos 2000). En algunos sectores del área (v.g. costa atlántica), dependiendo de la predictibilidad y de la densidad de los recursos, puede haberse implementado un manejo territorial del espacio (Madrid y Barrientos 2000). Esta situación debió mantenerse hasta aproximadamente el 1000 AP, donde se produjo la transición hacia las condiciones climáticas actuales y la retracción del principal recurso animal, el guanaco, hacia áreas situadas al oeste y sur del área Interserrana (Tonni y Politis 1980). A partir de este momento, las áreas que pudieron concentrar la mayor densidad poblacional habrían sido Ventania y Sur, debido a una probable redistribución de la población existente y a la expansión de otra población procedente del Noreste de Patagonia. En efecto, para la última parte del Holoceno tardío (ca. 1000 a 400 años AP), hay evidencia arqueológica y bioarqueológica acerca de la expansión de una población humana desde el sector inferior de las cuencas de los ríos Colorado y Negro y el litoral sudbonaerense, hacia las llanuras

situadas a ambos lados del sistema serrano de Ventania (ver Barrientos y Perez 2005). La potencial competencia entre la población local y la inmigrante habría favorecido a esta última, que alcanzó un rango de dispersión que incluyó las áreas mencionadas y al menos parte de las áreas Interserrana y Serrana de Tandilia (Barrientos 1997; Barrientos y Leipus 1997; Barrientos *et al.* 1997).

En primer lugar, los eventos en la historia evolutiva de una población local establecida en una región tienen implicancias en su variación genética (y por lo tanto en la fenotípica). Si a lo largo del tiempo

b: Si durante la fase final del Holoceno tardío (con posterioridad al 1500 AP) se produjo un ingreso al Sudeste de la Región Pampeana de grupos provenientes del Noreste de Patagonia, las muestras del Holoceno tardío final de la primera deberían manifestar mayores similitudes morfométricas a nivel craneofacial con muestras de poblaciones del Noreste de Patagonia que las existentes con las muestras del Holoceno tardío inicial del Sudeste de la Región Pampeana.

En general, entonces, es posible señalar que si cualquiera de estos dos fenómenos tuvo lugar en el Sudeste de la Región Pampeana es esperable que la variación morfométrica entre las muestras de los tres períodos analizados en este trabajo (ver 7. Materiales) no este asociada con la variación temporal entre los mismos.

A su vez, en el modelo evaluado la dinámica de las poblaciones locales a escala macro-regional y a lo largo del Holoceno, ha sido caracterizada como metapoblacional (Barrientos y Perez 2002, 2005; Barrientos *et al.* 2005). Como fue remarcado anteriormente existe una variedad de dinámicas (meta)poblaciones, las cuales tienen diferentes consecuencias en la variación genética (particularmente en la relación evolutiva) entre poblaciones locales. Si bien, para el Sudeste de la Región Pampeana y áreas vecinas se ha mantenido que una

dinámica metapoblacional es útil como modelo para conocer la evolución de la/s población/es que la poblaron (Barrientos y Perez 2002, 2005; Barrientos *et al.* 2005), no se han especificado las características de la misma, en particular en que medida fueron importantes los eventos de extinción y recolonización en relación al flujo génico para explicar la variación genética entre poblaciones locales. Por lo tanto, los resultados del análisis de la variación entre muestras de diferentes áreas a lo largo del Holoceno permitirán un acercamiento a alguna de las características de esta dinámica.

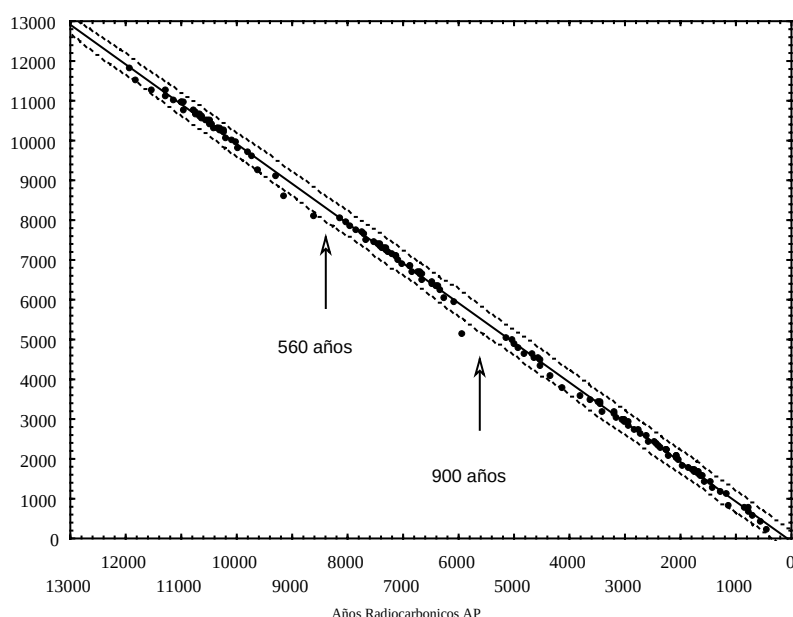


Figura 5.1. Scatterplot de 144 puntos correspondientes a los valores de ± 3 desvíos estándar de 72 fechados radiocarbónicos del Sudeste de la Región Pampeana ploteados contra si mismo con un retardo (lag) de 1. Modificado a partir de Barrientos y Perez (2005).

las sucesivas generaciones de esta población (i.e. un linaje) no son afectadas por la acción de la selección natural, por fenómenos demográficos (reducción demográfica, extinción, etc.) u otros eventos históricos, se espera que la variación genética entre sucesivas generaciones esté relacionada con la variación temporal entre las mismas (un fenómeno conocido como aislamiento por tiempo). En función de esto existen varias expectativas derivadas del modelo de poblamiento propuesto para el área que pueden ser contrastadas mediante la evidencia morfométrica:

a: Si la reducción en la visibilidad arqueológica de la población local del Sudeste de la Región Pampeana durante el lapso 6000-5000 AP fue debida a un proceso de extinción local (o de importante reducción demográfica) seguido por una recolonización por parte de otra población, la muestra del Holoceno temprano-medio (ca. 8000-6000 años AP) debería presentar importantes diferencias morfométricas, no asociadas con el tiempo, respecto de la muestra del Holoceno tardío inicial (ca. 2500-1500 años AP).

6. MÉTODOS MORFOMÉTRICOS EMPLEADOS

6.1. Análisis morfométrico en biología

En las últimas décadas se han propuesto diferentes definiciones de morfometría. Oxnard (1978) y Bookstein (1982) la definen como la caracterización cuantitativa de formas (*forms*) con relevancia biológica. Recientemente, Bookstein (1991) amplió la definición para incluir el estudio de la variación en forma así como también su covariación con otras variables. De manera más específica, la morfometría puede ser concebida como la aplicación de los principios y métodos del análisis estadístico multivariado al estudio de la variación en la forma de los organismos (Reyment 1985), siendo sus principales objetivos:

- localizar las muestras en el espacio multivariado en relación con otras, lo cual nos lleva a interesarnos en el centroide (media multivariada) de las mismas;
- examinar la varianza y covarianza de las muestras;
- examinar las propiedades estadísticas de una única muestra;
- establecer la confiabilidad de los análisis y la estabilidad de las cantidades vectoriales;
- examinar las relaciones entre crecimiento y forma;
- buscar interrelaciones entre la variación morfométrica en una población y factores ambientales.

La forma de un objeto biológico, tanto de su configuración interna como externa, puede caracterizarse a través del registro de medidas lineales, ángulos y proyecciones (Blackith y Reyment 1971; Marcus 1990) o de coordenadas cartesianas en dos o tres dimensiones (Bookstein 1982, 1991). El énfasis en estas dos formas de registro está relacionado con dos tradiciones paralelas en los análisis morfométricos, una de ellas interesada en el análisis de la forma en un marco geométrico, pero sin una base estadística fuerte, y la otra interesada en el estudio estadístico de la variación de la forma biológica a través correlaciones entre medidas lineales [(principalmente de distancia entre puntos) la tradición biométrica; ver discusión en Bookstein 1998 y Cole 1996]. Hasta la década de 1960, la forma biológica fue caracterizada principalmente por medio de una o unas pocas medidas y analizada mediante estadística univariada (ver discusión en Howells 1969 y Oxnard 1978). A partir de entonces, con el desarrollo de las computadoras y programas de computación, la caracterización métrica de la forma biológica fue abordada mediante el registro de un número elevado de medidas lineales y analizada por medio de estadística multivariada (Blackith y Reyment 1971; Howells 1969; Oxnard 1978; Reyment 1985). Esta aproximación morfométrica fue denominada *morfometría multivariada* (Blackith y Reyment 1971) o *morfometría tradicional* (Marcus 1990) y constituyó un gran avance en el análisis métrico de la forma biológica. La superioridad de la morfometría

multivariada sobre el análisis univariado reside en la posibilidad de mantener al individuo como un todo integrado. Es decir, al medir un individuo mediante n medidas, se obtendrá un perfil métrico (un vector) de las n medidas que lo representan y no un inventario de figuras independientes como es el caso del análisis univariado (Howells 1969).

Si bien la morfometría multivariada permitió una mejor descripción y análisis de la forma biológica que las aproximaciones previas (ver Howells 1969 y Oxnard 1978), fue criticada por sus sesgos y sus limitaciones. Entre los problemas que han sido señalados (ver Adams *et al.* 2004 y Rohlf y Marcus 1993) pueden destacarse:

- la homología de las distancias lineales es difícil de evaluar ya que muchas de ellas (v.g. ancho máximo) no son definidas a partir de puntos homólogos;
- el mismo conjunto de medidas puede ser obtenido de dos estructuras con formas diferentes ya que la *localización* de los puntos empleados para tomar las distancias no está incluida en los datos;
- no es posible generar representaciones gráficas de la forma a partir de las distancias lineales, ya que las relaciones geométricas entre las variables no se preserva. En consecuencia, se pierde información sobre algunos aspectos de la forma.

Como fue señalado anteriormente, una alternativa al registro de distancias entre puntos es el registro de coordenadas cartesianas sobre una estructura o una imagen (en 2 o 3 dimensiones) de la misma, lo cual permite mapear *landmarks* para obtener una representación balanceada de su forma (*form*). Los *landmarks* son puntos anatómicos o geoméricamente homólogos entre estructuras. Bookstein (1991) clasificó los *landmarks* en tres tipos: I) yuxtaposición de tejido: incluye puntos donde tres estructuras coinciden (v.g. suturas ósea); II) puntos de máxima curvatura u otros procesos locales: incluyen extremidades de procesos y valles de invaginaciones; y III) puntos extremos: están relacionados con distancias máximas medidas en una estructura. Debido a la naturaleza de los *landmarks* de tipo III Bookstein (1997) ha revisado su clasificación de 1991 y los ha denominado *semilandmarks*. La categoría *semilandmarks* incluye los *landmarks* de tipo III de Bookstein (1991) así como las coordenadas usadas para describir contornos. Esta aproximación, ahora denominada *morfometría geométrica*, ha sido desarrollada y sistematizada por Bookstein (1989a, 1991), Kendall (1981, 1984), Goodall (1983, 1991), Gower (1975), Rohlf (1990, 1999, 2000b), Slice (2001), Dryden y Mardia (1998), entre otros, influidos por los trabajos de D'Arcy Thompson (1917). Para Bookstein (1982) la morfometría geométrica es la fusión empírica de la geometría con la biología. Su propósito es extraer información de la geometría de la forma (*form*)

biológica¹ para propósitos comparativos particulares. Las variables de forma obtenidas a partir de las coordenadas cartesianas son analizadas mediante el empleo de técnicas estadísticas multivariadas. Por lo tanto, la morfometría geométrica combina las ventajas del análisis multivariado de la forma junto con la preservación de la información geométrica y visualización gráfica de la misma (Bookstein 1996a y 1996b).

En el marco de la morfometría geométrica han surgido diferentes métodos. Los que tuvieron un mayor desarrollo durante fines de la década de 1970 y principios de la de 1980 son aquellos que enfocaron el registro y análisis de contornos cerrados de estructuras (v.g. *Fourier*, *Elliptic Fourier*, *eigenshape*; Adams *et al.* 2004; Rohlf y Marcus 1993) mediante el ajuste de diferentes funciones matemáticas para obtener variables de forma. Hacia fines de la década de 1980 y principios de la de 1990 comenzó a gestarse lo que Bookstein (1996a, 1996b, 1998) denominó la *síntesis morfométrica*. Esta aproximación, basada en *landmarks*, combinó los métodos de *superposición* desarrollados en la década de 1960 (Sneath 1967) con los de *deformación* desarrollados por Bookstein (1989a, 1991). La síntesis morfométrica se está convirtiendo en la aproximación estándar para el análisis de la variación en forma de diferentes estructuras (Adams *et al.* 2004).

6.1.1. Tamaño y forma en morfometría

La forma (*form*) biológica puede ser conceptualizada como una combinación de tamaño (*size*) y forma en el sentido castellano de la expresión *shape* (*shape* será traducido como forma, usando *form* cuando sea necesario hacer la distinción existente en inglés) (Figura 6.1.1.1). Todas las técnicas morfométricas desarrolladas con posterioridad a la década de 1970 (ver revisión en Bookstein 1998) analizan estos dos componentes de manera separada. La idea de separar la forma del tamaño ha sido discutida en antropología. Muchos investigadores señalan que la forma es más relevante que el tamaño en análisis taxonómicos y de anatomía funcional (ver Corruccini 1987), tanto para niveles subespecíficos (Sneath y Sokal 1973) como supraespecíficos (Relethford 1984). Estas discusiones surgen debido a que si bien tanto la forma como el tamaño son heredables en la mayoría de los grupos biológicos, este último tiene una mayor varianza morfométrica entre grupos (Corruccini 1987), lo cual enmascara la variación en forma cuando efectuamos análisis multivariados (ver Bookstein 1989b). A su vez, diversos análisis del efecto de Locus de Rasgos Cuantitativos (*Quantitative Trait Locus*, QTL) sobre el

tamaño y la forma de estructuras craneofaciales sugieren que la base genética para el tamaño es más simple que la de la forma (Cheverud *et al.* 1997; Klingenberg *et al.* 2001; Leamy *et al.* 1999; Workamn *et al.* 2002).

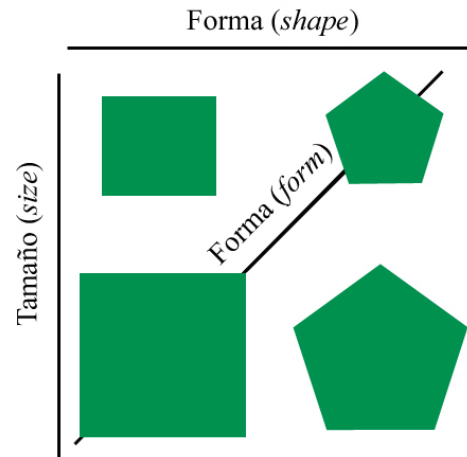


Figura 6.1.1.1. Se puede observar como el cambio en forma (*form*) es una combinación del cambio en tamaño (*size*) y “forma” (*shape*). Modificado de Richstmeier *et al.* (2002).

Se han propuesto diversas aproximaciones para analizar independientemente el tamaño y la forma de una estructura (ver discusión en Bookstein 1989b). Sin embargo no es hasta los trabajos de Mosimann y sus colaboradores (Darroch y Mosimann 1985; Mosimann 1970, 1988; Mosimann y James 1979) que se logra una conceptualización rigurosa del análisis de estos componentes. En estos trabajos el tamaño es definido como cualquier combinación X de los datos observados que permite escalar las variables originales a una dimensión igual a uno (Bookstein 1989b). Aunque no hay una definición única de tamaño (Richstmeier *et al.* 2002), existen pocas diferencias prácticas entre las diversas medidas globales del mismo, las cuales están altamente correlacionadas (Tabla 6.1.1.1; Corruccini 1987). En el análisis del tamaño y forma para variables lineales, el tamaño es definido generalmente mediante el empleo de la media geométrica (MG). Esta se define como la n -ésima raíz del producto de las n variables (Jungers *et al.* 1995),

$$MG_{\bar{y}} = \sqrt[n]{y_1 y_2 y_3 \dots y_n}$$

¹ La noción de forma utilizada en morfometría geométrica se restringe a la información sobre límites, sin extenderse a medir texturas o campos espaciados y densidades (Bookstein 1982). Los límites son simples curvas cerradas (en el plano) o superficies cerradas (en el espacio).

	S_i	MA	MG	SUMA	ZYB
S_i	1.000				
MA	0.984	1.000			
MG	0.944	0.981	1.000		
SUMA	0.984	1.000	0.981	1.000	
ZYB	0.878	0.800	0.739	0.800	1.000

Tabla 6.1.1.1. Valores de correlación producto-momento de Pearson entre diferentes variables de tamaño (S_i = tamaño centroide; MA = media aritmética; MG = media geométrica; SUMA = suma de todas las variables; ZYB = ancho bi-zigomático) medido a partir de variables faciales sobre individuos del Sudeste de Pampa y el Noreste de Patagonia.

En el análisis del tamaño y la forma para coordenadas cartesianas de *landmarks* (Bookstein 1991) el tamaño se define, en cambio, mediante el tamaño centroide (s_i ; Figura 6.1.1.2). Este es definido como la raíz cuadrada de la suma de las distancias cuadradas de todos los puntos desde su centro de gravedad (Bookstein 1989b, 1991),

$$s_i = \sqrt{d_1^2 + d_2^2 + \dots + d_n^2}$$

donde

$$d_n = \sqrt{(X_i - X_c)^2 + (Y_i - Y_c)^2}$$

El calculo del tamaño centroide, utilizando notación matricial, se efectúa como:

$$s_i = \sqrt{\text{tr}((I - P)X_i X_i'(I - P))}$$

donde tr representa la traza de la matriz, I es la matriz identidad $p \times p$ (siendo p el número de *landmarks*), P es una matriz $p \times p$ con todos los elementos iguales a $1/p$, y X_i la configuración de coordenadas x, y (Bookstein 1991; Rohlf 1990; Rohlf y Slice 1990). La utilización del tamaño centroide como variable de tamaño en los análisis geométricos se debe a que es la única variable de tamaño que no se correlaciona con la forma cuando el modelo nulo de alometría es verdadero (Bookstein 1991).

Una vez definido el tamaño, aunque arbitrariamente, la forma es el espacio de todas las proporciones de las variables medidas con respecto a una única variable de tamaño X (Albrecht *et al.* 1979; Marcus 1990; Mosimann y James 1979; Sokal y Sneath 1963; ver discusión en Bookstein 1989b y Corruccini 1987). Si bien el tamaño de una estructura puede expresarse como un valor único, la forma de la misma sólo puede expresarse en términos relativos, es decir en relación a la forma de otra estructura. En este sentido Mosimann y James (1979: 184) señalan:

“With respect to any definition of shape we believe it’s important and desirable that two organisms which are geometrically similar, with respect to k measurements, should be recognized as having the same

shape. Thus if x_1 is the measurement vector of one individual, and x_2 that of a second individual, then the proportions among the measurements of the first are the same as those of the second if and only if $x_1 = ax_2$, for some $a > 0$ ”.

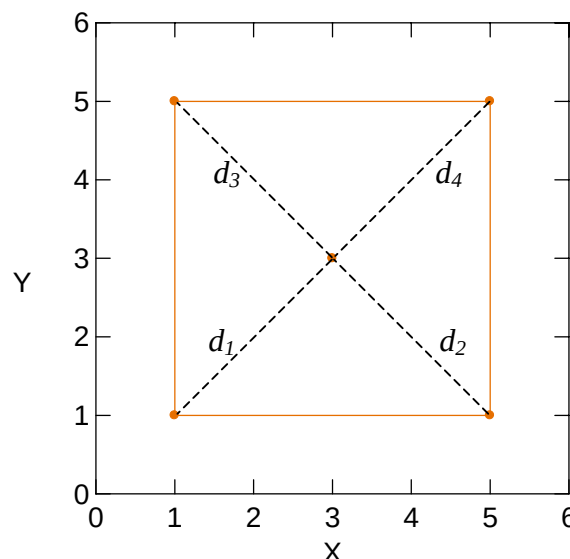


Figura 6.1.1.2. Representación geométrica de las distancias Euclidianas involucradas en el cálculo del tamaño centroide de una configuración de 4 coordenadas cartesianas en 2 dimensiones.

Si bien han sido propuestas múltiples maneras de obtener variables normalizadas por tamaño (ver Corruccini 1987 y Jungers *et al.* 1995 para una revisión de las mismas), uno de los enfoques que han tenido mayor desarrollo es aquel propuesto por Mosimann y sus colaboradores (Darroch y Mosimann 1985; Mosimann 1970, 1988; Mosimann y James 1979). Su propuesta consiste en utilizar directamente proporciones como variables de forma en los análisis morfométricos (Bookstein 1989b, 1991; Darroch y Mosimann 1985; Mosimann 1970, 1988; Mosimann y James 1979). Se define una variable de tamaño (X) que se combina con otras dimensiones (las variables medidas, Y) para generar las variables de forma

(Y/X). De esta manera todos los casos tienen precisamente la misma nueva variable de tamaño X , así todos ellos han sido convertidos al mismo tamaño, y toda la variación restante es denominada forma (Bookstein 1989b; Corruccini 1995).

El procedimiento desarrollado por Mosimann y sus colaboradores ha recibido diversas críticas. La más importante se refiere a que las nuevas variables de forma (Y/X) pueden estar correlacionadas con el tamaño (Albrecht 1978; Albrecht *et al.* 1993, 1995; Atchley 1978a, 1978b; Atchley *et al.* 1976). Es importante señalar que las proporciones sólo pueden ser consideradas como “sin dimensión o faltas de dimensión” (Corruccini 1987). Por lo tanto, el procedimiento propuesto por Mosimann no busca remover todo el efecto estadístico del tamaño, sino medir la proporción de una medida (Y) contra el tamaño (X) (Corruccini 1987, 1995). Con el fin de eliminar la dependencia de estas nuevas variables con respecto al tamaño, se ha propuesto utilizar como variables de forma los residuos de un análisis de regresión (Albrecht *et al.* 1993, 1995). Sin embargo los residuos obtenidos en un análisis de regresión de proporciones con respecto al tamaño no son variables adecuadas para describir la forma geométrica (Bookstein 1989b; Corruccini 1995). Puede notarse que las discrepancias entre las dos aproximaciones se deben a que diferentes definiciones de forma son empleadas por ambas (Bookstein 1989b). Mientras que en el marco de la aproximación desarrollada por Mosimann y colaboradores (Darroch y Mosimann 1985; Mosimann 1970, 1988; Mosimann y James 1979) se emplea la palabra forma para referirse a forma geométrica, es decir a la invariabilidad en diferentes escalas físicas, en el marco de las aproximaciones alternativas (Albrecht 1978; Albrecht *et al.* 1993, 1995; Atchley 1978a, 1978b; Atchley *et al.* 1976) se refieren a forma como “forma libre de tamaño”, es decir variables no correlacionadas con ninguna medida de tamaño pero covariando con la escala física (Bookstein 1989b, 1991; Corruccini 1987, 1995). Otras críticas han sido efectuadas al uso de proporciones como variables de forma. Las mismas, hacen referencia a que las mismas pueden tener problemas de falta de linealidad y de normalidad en las distribuciones (Albrecht 1978; Albrecht *et al.* 1993, 1995; Atchley 1978a, 1978b; Atchley *et al.* 1976), y por lo tanto no pueden ser utilizadas en análisis que involucren inferencia estadística. Estos no son problemas que afecten solamente a estas variables, sino que pueden estar presentes en cualquier otro tipo de variables usadas en morfometría (v.g. longitudes, ángulos). En estos casos las proporciones pueden ser usadas en inferencia estadística realizando alguna transformación de los datos (v.g. logarítmica; Hill 1978), o efectuando pruebas de hipótesis estadísticas obteniendo distribuciones muestrales de los estadísticos mediante remuestreo (Diaconis y Efron 1983; Efron 1979; Efron y Tibshirani 1993; Manly 1994).

6.2. Métodos de morfometría geométrica empleados en este trabajo

La definición de forma utilizada en morfometría geométrica es aquella propuesta por Mosimann (1970, 1988), que hace referencia a la invariabilidad en diferentes escalas físicas. Posteriormente, David Kendall (1984) reformuló esta definición para datos de coordenadas cartesianas. Un conjunto de coordenadas cartesianas, a diferencia de las variables lineales, no sólo tiene información sobre el tamaño y la forma de los objetos, sino también sobre la posición y orientación original de las mismas. En este sentido, dos estructuras tienen la misma forma cuando de un conjunto de *landmarks* se remueve aquella información que describe las diferencias debidas a traslación, tamaño y rotación. Entonces, la forma puede ser definida como la información que resta en un conjunto de coordenadas después que la localización, la escala y la orientación son removidas (Bookstein 1991, 1996a y 1996b). Estos procedimientos, generalmente, se realizan por medio del método de Superposición *Procrustes* Generalizado (Gower 1975; Rohlf 1990; Rohlf y Slice 1990; una versión ampliada de este apartado se encuentra en el Apéndice 1a).

El método de superposición *Procrustes*, desarrollado originalmente para el análisis de datos de *landmarks*, ha sido considerado también para el análisis morfométrico de contornos (Bookstein 1997; Bookstein *et al.* 2002; Sheets *et al.* 2004). Cuando los contornos son digitalizados como puntos discretos, se adiciona una operación al método de *Procrustes* generalizado para minimizar la variación tangente a la curva y, de este modo, obtener un conjunto de puntos denominados *semilandmarks*. En este caso, los puntos individuales no son considerados homólogos de estructura a estructura y sólo la variación perpendicular al contorno tiene información acerca de las diferencias entre especímenes² y grupos (Bookstein 1997; Bookstein *et al.* 2002). En este trabajo, los puntos fueron alineados por medio del criterio denominado proyección perpendicular o distancia *Procrustes* mínima, el cual minimiza la distancia *Procrustes* entre cada espécimen y la referencia (Andresen *et al.* 2000; Bookstein *et al.* 2002; Sheets *et al.* 2004).

La utilización de la superposición *Procrustes* (igualando a 1 el tamaño centroide de los objetos analizados) como función de ajuste de las coordenadas originales (espacio-figura) define un espacio de forma (denominado *Partial Procrustes*) que se aproxima a un espacio no euclidiano denominado espacio de forma de Kendall (*Full Procrustes*, ver discusión en Rohlf 1999 y Slice 2001). Las propiedades matemáticas de este espacio

² Especimen será utilizado para referirse a una configuración de coordenadas cartesianas obtenidas a partir de un individuo o caso.

de forma son sumamente complejas, por lo que una alternativa al estudio de la forma es aproximarse al espacio de forma de Kendall a través del denominado espacio tangente usado en los análisis estadísticos, el cual tiene una geometría euclidiana. Este espacio se obtiene de la proyección ortogonal de las coordenadas en un espacio de forma de Kendall sobre un vector lineal tangente al mismo. La intersección de los dos espacios corresponde al consenso o configuración de referencia -también definida como la configuración media de *landmarks* después del alineamiento de los especímenes (Rohlf 1996)-. Resulta importante señalar que, al analizar muestras con relativamente poca variación, las diferencias entre ambos espacios es escasa o nula (Rohlf 1996, 1999; Slice 2001), por lo que los análisis basados en esta transformación son particularmente aptos para el estudio de la variación a nivel intraespecífico o interpoblacional.

Una vez eliminada la información sin interés morfométrico (posición, escala, orientación y variación tangente a un contorno) lo que resta es la variación en forma, la cual puede ser dividida en un componente uniforme y un componente no-uniforme. Las diferencias en el componente uniforme son aquellas correspondientes a los efectos de un estiramiento o compresión de un objeto en una dirección particular, mientras que el componente no-uniforme corresponde a todo cambio localizado (Rohlf y Bookstein 2003; Rohlf *et al.* 1996).

Una manera eficiente de analizar la variación en forma es mediante el método de deformaciones (*thin-plate spline*, Bookstein 1989a, 1991; Rohlf 1993, 1996). Metafóricamente, la función *thin-plate spline* (Bookstein 1989a) modela el comportamiento de una placa de metal infinitamente fina -de proporciones lineales infinitas- cuando se deforma para ajustar una configuración de puntos o *landmarks* sobre ella (i.e. configuración de referencia) a una configuración que se encuentra fuera de la misma (i.e. configuración blanco). El proceso de transformación de la configuración de referencia de modo que todos los *landmarks* estén superpuestos a los de la configuración blanco involucra una deformación de la placa de metal con un consecuente gasto de energía (*bending energy*). De la misma manera que en una placa real, la energía necesaria para deformar un grupo de *landmarks* es inversamente proporcional a la distancia entre los mismos (Monteiro y Furtado dos Reis 1999). Esta energía de deformación se emplea para describir el componente no-uniforme de la variación. Una excepción son las transformaciones uniformes que involucran únicamente movimientos de inclinación y cambio de dirección de la placa, resultando en una energía de deformación igual a 0.

Para comparar las configuraciones de *landmarks* y *semilandmarks* de diversos especímenes se propuso el método de *relative warps* (Bookstein 1991; Rohlf 1993). Los *relative warps* son los componentes principales calculados a partir de los *partial warps* (y en algunos casos también a partir de los vectores de

variación uniforme), con el fin de describir los ejes de mayor variación en forma. Los *partial warps*, son variables de forma que resultan de la técnica de *thin-plate spline* (Rohlf 1993; Rohlf *et al.* 1996), y describen el componente no-uniforme de la variación. El análisis de *relative warps* fue efectuado por medio del programa tpsRelw 1.40 (Rohlf 2004). En este trabajo se analizaron los componentes uniforme y no-uniforme de variación (Rohlf 1993, 1996). El parámetro *alfa* [propuesto por Bookstein (1991) para describir diferentes escalas de la variación no-uniforme] fue usado con un valor de 0, incluyendo todas las escalas de variación (Rohlf 1993, 1996).

La distancia en el espacio de los primeros *Relative warps* es una representación de baja dimensión de la distancia Euclidiana entre las muestras (la representación en dos dimensiones de las distancias entre los casos puede ser interpretada como en el análisis de Coordenadas Principales; Bookstein *et al.* 2002; Gower 1971). Esta distancia se aproxima a la distancia *Procrustes* entre los consensos de las muestras (Rohlf 1999; Slice 2001), y representa la distancia entre los centroides de las mismas. Esta es una aproximación que ha sido ampliamente usada en análisis taxonómicos (Relethford y Lees 1982; Sokal 1961), en la cual todos los puntos son pesados de igual manera en el cálculo de la distancia, lo cual implica que si un conjunto de estos puntos covaria contribuyen con más información al análisis (Lockwood *et al.* 2004). En craneometría humana es frecuente el uso de medidas de varianza entre los centroides que además usan información sobre la covarianza muestral para pesar los puntos (i.e. distancia D^2 de Mahalanobis) (Relethford y Lees 1982; van Vark y Schaafsma 1992; ver Apéndice 1b). La distancia D^2 de Mahalanobis es corregida por una matriz de covarianza estimada en común para todas las muestras comparadas, por lo que un supuesto importante involucrada en el cálculo de la misma es la de la igualdad de las matrices de covarianza entre las muestras, así como en menor medida el tamaño de cada una (Ackermann 2005; Harvati *et al.* 2005; van Vark y Schaafsma 1992). Si bien la violación de la igualdad de covarianzas puede introducir graves errores en la estimación de las diferencias entre grupos (Ackermann 2005), las poblaciones modernas de *Homo sapiens* comparten una matriz de covarianza común (González-José *et al.* 2004). La utilización de la distancia D^2 de Mahalanobis evita incorporar información redundante en los análisis morfométricos (Relethford y Lees 1982), sin embargo la comparación de los patrones de variación obtenidos entre esta distancia y la Euclidiana (o también la Procrustes) presenta una correlación moderada a alta para datos craneométricos en el área. En particular, los patrones de relaciones evolutivas obtenidos con las matrices de distancias Euclidianas (o Procrustes) y D^2 de Mahalanobis para los datos de *semilandmarks* son muy similares (Perez *et al.* 2006). Esto es debido a que si los mismos rasgos son usados

para calcular una distancia y la matriz de covarianza es constante entre grupos, el efecto de la información redundante incorporada en los análisis puede ser visto como una constante a través del estudio (Constandse-Westermann 1972). La distancia Euclidiana (como una aproximación a la distancia *Procrustes*) fue empleada en los análisis del presente trabajo con el fin de evitar errores en las ponderaciones de los puntos entre muestras de diferentes momentos y lugares cuyo tamaño varía considerablemente (ver 7. Materiales). Esta es la distancia mas utilizada en los análisis de morfometría geométrica, en los cuales todavía es discutido acaloradamente en que medida pueden ser utilizadas otras medidas como la D^2 de Mahalanobis (ver discusión en Klingenberg y Monteiro 2005).

6.3. Otros métodos empleados en este trabajo

6.3.1. PROTEST y correlación producto-momento de Pearson

La correlación producto-momento de Pearson y el análisis *Procrustes* (PROTEST) fueron empleados para comparar los patrones de ordenación producidos por diferentes conjuntos de datos (i.e. coordenadas geográficas, scores de los componentes principales, etc.) (Digby y Kempton 1987; Gower 1971; Peres-Neto y Jackson 2001). La correlación del lugar en el score para variables únicas fue usada como una medida de consistencia (Digby y Kempton 1987). El estadístico *Procrustes* (PROTEST) ha sido propuesto para comparar conjuntos de datos multivariados en lugar de la prueba de Mantel, ampliamente usada en estudios de ecología y evolución (Peres-Neto y Jackson 2001). Los análisis comparativos de ambas pruebas han mostrado que PROTEST es tanto o más poderoso que la prueba de Mantel para detectar asociaciones de matrices en circunstancias variadas (Peres-Neto y Jackson 2001). Para realizar el análisis de *Procrustes* se procede del siguiente modo: a) las ordenaciones en varias dimensiones fueron escaladas y rotadas con el fin de encontrar una superposición óptima que maximice su ajuste (ver Apéndice 1a); b) la suma de los residuos al cuadrado entre configuraciones en su superposición óptima puede ser usada como una métrica de asociación (Gower 1971); y c) un procedimiento de permutación (PROTEST) implementado por Jackson (1995) fue usado para conocer la significación estadística del ajuste *Procrustes* (Peres-Neto y Jackson 2001). Los análisis de *Procrustes* y PROTEST fueron efectuados usando el paquete *vegan* 1.4.4 para R 1.9.1 (Ihaka y Gentleman 1996).

6.3.2. F de Goodall basado en Bootstrap

Las formas medias de diferentes grupos de especímenes pueden ser comparadas computando la media de cada grupo después de superponer los *landmarks* y *semilandmarks* de todos los individuos por medio de una Superposición *Procrustes* Parcial. La diferencia en la localización relativa de los *landmark* y *semilandmarks* puede ser ploteada y la

distancia *Procrustes* Parcial entre la media de los especímenes de los diferentes grupos puede ser calculada. La versión basada en remuestreo (i.e. *Bootstrap*) de la prueba F de Goodall (1991; Zelditch *et al.* 2004) será usada en este trabajo para probar la significación de las diferencias observadas en la forma media entre grupos. El estadístico F de Goodall usa la suma de cuadrados de las distancias *Procrustes* Parcial para medir las desviaciones de las medias. El valor de F es la proporción de variación explicada entre medias con respecto a la no explicada en estas distancias (Zelditch *et al.* 2004). El programa TwoGroup6 (Sheets 2003) fue usado para efectuar estos análisis y 900 remuestrs (*Bootstrap*) fueron empleados para chequear la significación de los valores de F.

6.3.3. Medida de disparidad de Foote

La diversidad morfológica o variación en las muestras fue evaluada por medio de la medida de disparidad establecida por Foote (1993). Esta medida es definida como la disparidad morfológica

$$D = \sum (d_i^2)/(n-1)$$

donde d_i representa la distancia de los especímenes desde el centroide de su grupo. La medida de disparidad definida de este modo es una medida de la varianza en el rasgo que se mide (Zelditch *et al.* 2004). Las medidas de disparidad en forma fueron calculadas usando el programa DisparityBox6 (Sheets 2003) que usa la distancia *Procrustes* Parcial como medida d_i . Intervalos de confianza fueron construidos en base a 900 remuestrs (*Bootstrap*) para establecer la incertidumbre en la estimación de la disparidad debida al muestreo (Zelditch *et al.* 2004).

7. MATERIALES

En este trabajo se estudiaron varias muestras procedentes del *Sudeste de la Región Pampeana*

(Figura 7.1; Tabla 7.1), *Noreste de Patagonia, Centro de Patagonia, Sur de Patagonia, Cuyo, Noroeste Argentino, Chaco, Sierras Centrales y Noreste de la Región Pampeana* (Figura 7.2; Tabla 7.2).

Periodo	Sitio/Localidad	Nº de casos analizados	Cronología (años ¹⁴ C AP)	Referencias
Holoceno temp/medio	Arroyo Seco 2	9	ca. 7800-6300	Barrientos 1997; Politis y Madrid 2001
Holoceno tardío inicial	Laguna Tres Reyes 1	5	ca. 2500-2200	Madrid y Barrientos 2000
	La Segovia	1	?	Barrientos 1997, Méndez y Salceda s-f a
	Laguna de Puán	1	ca. 3300	Méndez y Salceda 1990, Oliva <i>et al.</i> 1991
	Est. Santa Clara	3	?	Lehmann-Nitsche 1910
	Túmulo de Malacara	3	?	Vignati 1960, Madrid y Barrientos 2000
	Necochea 5008	1	?	Ameghino 1909
Holoceno tardío final	Laguna La Larga	1	?	Barrientos 1997
	Laguna Los Chilenos 1	6	ca. 500-400	Barrientos 1997
	Saavedra	4	?	Catálogo del MLP
	Napostá	1	?	Barrientos 1997, Méndez y Salceda s-f b
	Arroyo Ventana	1	?	-
	Sauce Corto	1	?	Lehmann-Nitsche 1910
Sin asignación temporal	Chocorí	1	?	Lehmann-Nitsche 1910
	La Tigra	1	?	Lehmann-Nitsche 1910

Tabla 7.1. Muestras del Sudeste de la Región Pampeana analizadas en este trabajo.

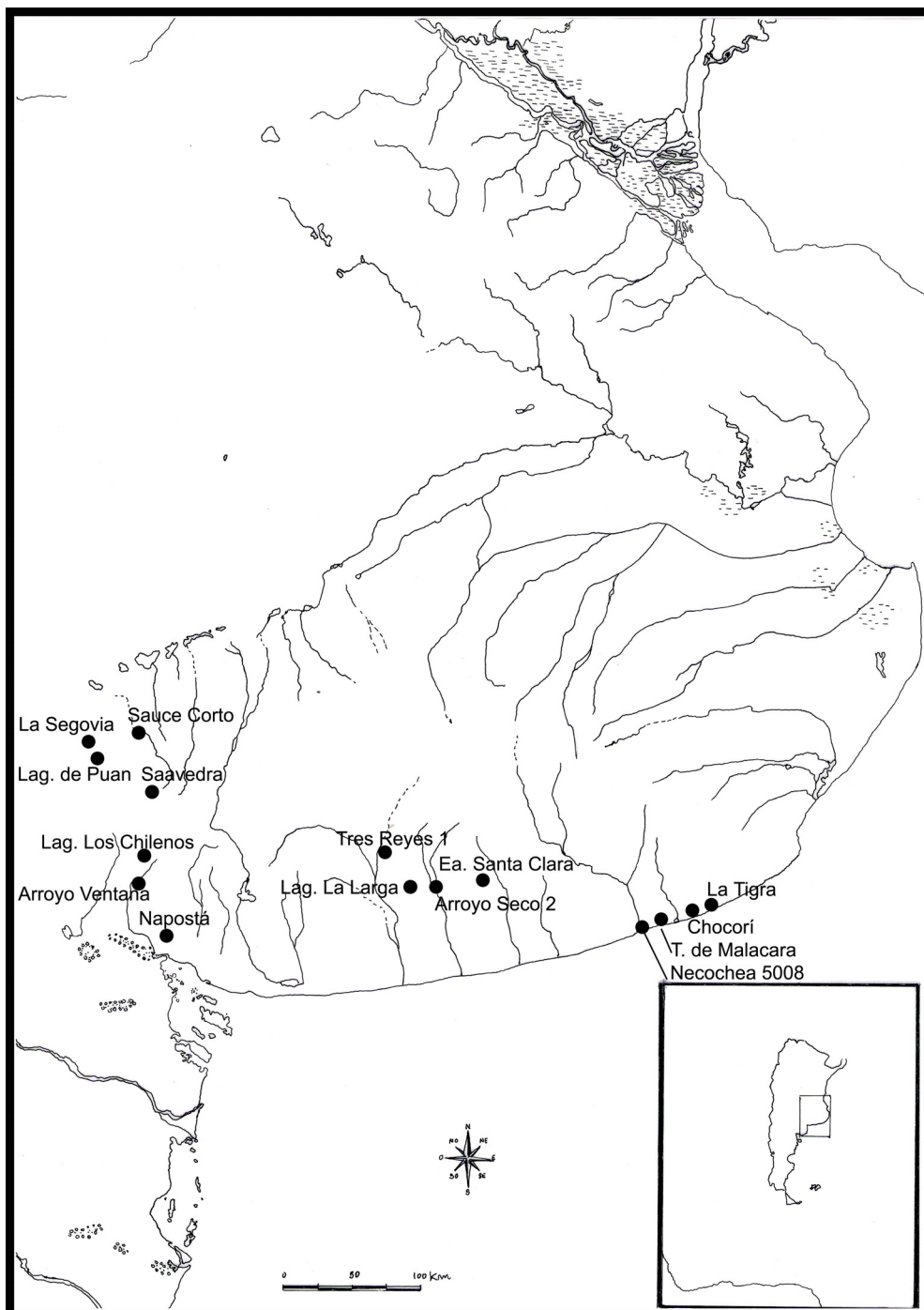


Figura 7.1. Ubicación geográfica de los sitios arqueológicos de los que provienen los individuos del sudeste de la Región Pampeana analizados en este trabajo.

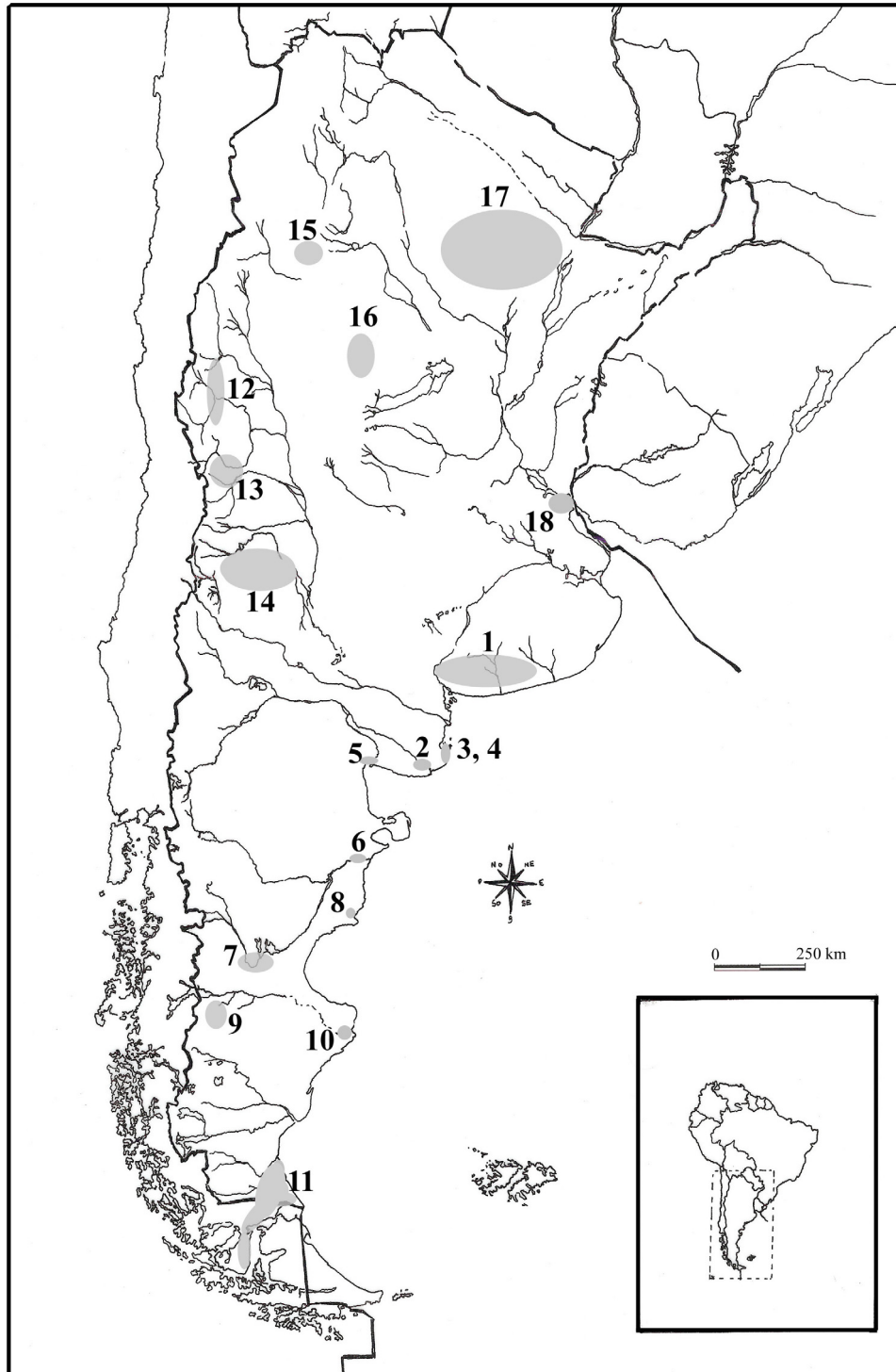


Figura 7.2. Ubicación geográfica de las regiones de las que provienen los individuos analizados en este trabajo.
 1: SE de Pampa; 2: Valle inferior Río Negro; 3: San Blas; 4: Isla Gama; 5: San Antonio; 6: Valle inferior Río Chubut;
 7: SO de Chubut; 8: Costa central de Chubut; 9: NO de Santa Cruz; 10: NE de Santa Cruz; 11: Sur de Patagonia
 Cont.; 12: San Juan (Norte de Cuyo); 13: Norte de Mendoza; 14: Sur de Mendoza; 15: Andalgalá (NO Argentino);
 16: Córdoba; 17: Chaco; 18: Delta.

	Región	N	Referencias
1	SE de Pampa	39	Barrientos 1997; Lehmann-Nitsche 1910
2	Valle inferior Río Negro	236	Catálogo del ME y MLP; Lehmann-Nitsche 1910
3	San Blas	33	Catálogo del ME y MLP; Lehmann-Nitsche 1910
4	Isla Gama	12	Catálogo del MLP
5	San Antonio	16	Catálogo del ME
6	Valle inferior Río Chubut	251	Lehmann-Nitsche 1910
7	SO de Chubut	16	Catálogo del ME y MLP
8	Costa central de Chubut	5	Catálogo del ME
9	NO de Santa Cruz	19	Catálogo del ME y MLP; Goñi <i>et al.</i> 2002; Lehmann-Nitsche 1910
10	NE de Santa Cruz	9	Catálogo del ME
11	Sur de Patagonia Cont.	24	Catálogo del IPA y MRG
12	San Juan (Norte de Cuyo)	40	Catálogo del ME; Lehmann-Nitsche 1910
13	Norte de Mendoza	8	Catálogo del ME
14	Sur de Mendoza	64	Catálogo del MSR; Novellino 2002
15	Andalgalá (NO Argentino)	20	Lehmann-Nitsche 1910
16	Córdoba	5	Catálogo del ME y MLP
17	Chaco	8	Lehmann-Nitsche 1910
18	Delta	13	Lehmann-Nitsche 1910
	Total	816	

Tabla 7.2. Muestra total de restos óseos humanos estudiados.

7.1. Descripción de las muestras estudiadas

Sudeste de la Región Pampeana

Los cráneos analizados en este trabajo provienen de varios sitios y localidades arqueológicas que fueron excavados en esta región (Figura 7.1 y 7.2) por diferentes investigadores principalmente durante la segunda mitad del siglo XX:

1) Sitio 2 de la Localidad Arqueológica Arroyo Seco: se encuentra localizado en el Área Interserrana Bonaerense, a los 38° 21' 38" de Latitud Sur, y a los 60° 14' 39" de Longitud Oeste, en proximidades de la ciudad de Tres Arroyos (Figura 7.1). A comienzos de la década de 1970, un grupo de aficionados (Sres. A. Elgart, A. Morán y J. Móttola) de la ciudad de Tres Arroyos realizó excavaciones en lo que hoy se conoce como Sitio 1 y Sitio 2. Desde el año 1979 se han llevado a cabo excavaciones intensivas en el mismo, dirigidas por el Dr. Gustavo Politis. En el mismo se recuperaron 44 individuos, depositados en entierros simples y múltiples, primarios y secundarios, cuya cronología ha sido establecida en base a fechados radiocarbónicos entre ca. 7800 y 6300 años AP (Barrientos 1997; Politis y Madrid 2001). Al menos uno de los individuos analizados en este trabajo presenta deformación probablemente antero-posterior curva o pseudo-circular (ver 7.2.3. Deformaciones craneales artificiales). En este trabajo se analizaron un total de 9 individuos provenientes de este sitio depositados actualmente en el INCUAPA, Facultad de Ciencias Sociales de la Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires (Tabla 7.1).

2) Chocorí: el esqueleto del Chocorí fue recolectado en 1888 por Francisco Larrumbe en las cercanías de Mar del Sur, entre el arroyo Chocorí y el arroyo Seco (Figura 7.1; Lehmann-Nitsche 1907, 1910). Este espécimen se encuentra depositado en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Tabla 7.1; Lehmann-Nitsche 1910).

3) La Tigra: el cráneo de Miramar o La Tigra fue obtenido por el Sr. Andrés Canesa en los alrededores de Mar del Sur, entre el arroyo La Tigra y el arroyo Seco (Figura 7.1; Lehmann-Nitsche 1907, 1910). Este cráneo se encuentra depositado en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Tabla 7.1; Lehmann-Nitsche 1910).

4) Tres Reyes 1: la laguna Tres Reyes es un cuerpo de agua permanente de aproximadamente 450 ha., ubicado a 4 Km al Este del río Quequén Salado, a los 37° 56' de Latitud Sur y a 60° 34' de Longitud Oeste, en jurisdicción del partido de Adolfo Gonzales Chaves (Figura 7.1). Fueron analizados cinco individuos provenientes de este sitio (de un total de 10 recuperados), localizado sobre la margen norte de la laguna. Este sitio fue excavado por primera vez por el Lic. Luis Meo Guzmán en 1981. Posteriormente, en 1986, un equipo integrado por los Dres. Gustavo Politis y Mónica Salemme y la Lic. Patricia Madrid, con la colaboración de los Dres. Francisco Fidalgo y Eduardo Tonni, reanudaron las investigaciones en el lugar, ampliando el área de excavación en dos campañas realizadas en abril de 1986 y octubre de

1987. Los restos humanos fueron recuperados en las campañas efectuadas en 1994 y 1995 (ver Barrientos 1997; Madrid y Barrientos 2000). La cronología de los entierros ha sido establecida entre ca. 2500 y 2200 años AP, en base a fechados radiocarbónicos sobre los restos óseos humanos (Madrid y Barrientos 2000). La mayoría de los individuos de este sitio presentan deformación antero-posterior plana o tabular oblicua (ver 7.2.3. Deformaciones craneales artificiales). Los individuos analizados aquí se encuentran depositados en el INCUAPA, Facultad de Ciencias Sociales de la Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires (Tabla 7.1).

5) La Segovia: se estudió un individuo (Tabla 7.1) proveniente de este sitio, ubicado al Norte del partido de Puán a los 37° 28' de Latitud Sur y a los 62° 46' de Longitud Oeste (Figura 7.1). En este sitio se recuperaron restos óseos humanos durante el desarrollo de tareas de tendido de una red eléctrica, que han sido asignados al Holoceno tardío inicial (ca. 2500-1500 años AP) en base a su deformación craneal artificial (tabular oblicua) y a un fechado radiocarbónico (Oliva, com. pers.). Los mismos se encuentran depositados en el Museo Municipal de Puán.

6) Localidad Arqueológica Laguna de Puán: se analizó un individuo proveniente del sitio 1 de esta localidad (Tabla 7.1), la cual comprende sitios ubicados en la isla y en la costa norte de la laguna homónima, localizada a los 37° 34' de Latitud Sur y a los 62° 48' de Longitud Oeste, en proximidades de la ciudad de Puán (Figura 7.1). En el Sitio 1, ubicado en la costa sur de la isla, se detectó una concentración de huesos humanos semienterrados en la playa de la laguna (Oliva y Barrientos 1988). El individuo de este sitio presenta deformación pseudo-circular. Los restos óseos humanos del sitio Laguna de Puán 1 han sido fechados en 3300±100 años ¹⁴C AP (Oliva *et al.* 1991). Estos restos se encuentran depositados en el Museo Municipal de Puán.

7) Estancia Santa Clara: este sitio se halla ubicado en las proximidades del arroyo homónimo, en el partido de Benito Juárez (Figura 7.1). En él, el Dr. Guillermo Udaondo recuperó en la década de 1880, un número indeterminado de restos óseos humanos, de los cuales se conservan 3 cráneos en la colección de la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Tabla 7.1; Lehmann-Nitsche 1910). Estos 3 cráneos fueron analizados en este trabajo. Dos de ellos (SC404 y SC405) presentan vestigios de pigmento rojo (Barrientos 1997). Estos individuos han sido asignados al Holoceno tardío inicial (ca. 2500-1500 años AP) en base a su deformación craneal artificial (tabular oblicua) (ver Barrientos y Madrid 2000).

8) Túmulo de Malacara: este sitio se halla ubicado a aproximadamente 200 m de la confluencia de los arroyos Nutria Mansa y del Pescado, y a 100 m del antiguo cauce del arroyo Malacara, en el partido de Lobería (Figura 7.1). El sitio fue excavado por Carlos

Ameghino y Luis María Torres en 1913 (Torres y Ameghino 1913). En el mismo fueron recuperados un mínimo de 13 individuos, que formaban parte de entierros primarios y secundarios. Algunos de los individuos presentaban un ajuar funerario compuesto por cuentas rectangulares de valvas de moluscos. Una descripción de los hallazgos fue realizada por Milciades A. Vignati (1960). En el presente trabajo se analizaron 3 individuos del total del material recuperado en los trabajos de campo, depositados en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (ver Tabla 7.1; Catálogo del MLP) y en el Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (Catálogo del MCN; Tabla 7.1). Estos individuos fueron asignados al Holoceno tardío inicial (ca. 2500-1500 años AP) en base a su deformación craneal artificial (tabular oblicua), tipo de enterramiento secundario y ajuar funerario (ver Barrientos y Madrid 2000).

9) Necochea: El cráneo de Necochea (Número 5008) fue hallado en las cercanías de esta localidad por Florentino y Carlos Ameghino y el Dr. E. Cavazzuti (Figura C2; Ameghino 1909). Este individuo fue asignado al Holoceno tardío inicial ya que presenta una deformación craneal artificial antero-posterior plana o tabular oblicua (ca. 2500-1500 años AP; ver Barrientos y Madrid 2000 y 7.2.3. Deformaciones craneales artificiales). El mismo se encuentra depositado en el Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (Catálogo del MCN; Tabla 7.1).

10) Laguna La Larga: este sitio se halla ubicada en el Área Interserrana Bonaerense, a los 38° 6' 21" de Latitud Sur, y a los 60° 31' 29" de Longitud Oeste (Figura 7.1). Entre los años 1949 y 1954, diversas excavaciones llevadas a cabo en esta localidad por parte del Museo de La Plata y del Museo Regional de Tres Arroyos condujeron al descubrimiento de varios entierros humanos asociados a material arqueológico (Sorgentini y Medina Zambelli 1955). En la década de 1980, un equipo de investigación integrado por graduados y alumnos de la carrera de Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata, realizó prospecciones y sondeos con el objetivo de ubicar el lugar de los hallazgos descriptos por Sorgentini y Medina Zambelli y verificar la presencia de evidencias de actividad humana en posición superficial y estratigráfica. El individuo analizado en este trabajo fue hallado en el año 1987 por el Sr. Ferretti, vecino de la localidad de De La Garma, Partido de González Chaves, en la margen Este de la laguna (Tabla 7.1). Fue asignado en base a su deformación artificial tabular erecta plano-lámbdica al Holoceno tardío final (ver 7.2.3. Deformaciones craneales artificiales; cf. Barrientos 1997).

11) Laguna Los Chilenos: esta laguna es un cuerpo de agua permanente que en la actualidad posee una superficie de aproximadamente 2000 has.

Se halla ubicada en el límite de los partidos de Saavedra y Tornquist, a 38° 3' de Latitud Sur, y 62° 30' de Longitud Oeste (Figura 7.1). Las investigaciones arqueológicas sistemáticas en esta localidad se iniciaron en febrero de 1993, con la excavación del sitio Laguna Los Chilenos 1 (Barrientos *et al.* 1997, 2002). En este sitio se recuperaron 21 individuos adultos y subadultos dispuestos en entierros primarios y secundarios, simples y múltiples, algunos de ellos pintados de rojo y amarillo (Barrientos 1997) y con deformación artificial tabular erecta plano-lámbdica. La ubicación cronológica de este sitio ha sido establecida en base a fechados radiocarbónicos (470 ± 40 años AP; Barrientos 1997; Barrientos *et al.* 1997). En este trabajo se analizan 6 individuos provenientes de Laguna Los Chilenos 1, depositados transitoriamente en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata y en el Museo Regional de Pigüé (ver Tabla 7.1).

12) Saavedra: en las cercanías de la Ciudad de Saavedra fue hallado un entierro compuesto por varios individuos. Algunos de los individuos recuperados presentaban pigmentos de color rojo (Catálogo del MLP). En este trabajo se analizan 4 cráneos depositados en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (ver Tabla 7.1; Catálogo del MLP). Estos individuos fueron asignados al Holoceno tardío final en base al tipo de deformación craneal artificial que presentan (tabular erecta plano-lámbdica).

13) Napostá: este sitio se halla ubicado en las proximidades del arroyo Napostá Grande, en el partido de Bahía Blanca (Figura 7.1). El mismo fue localizado por el Prof. Nora Cinquini, quien recuperó en el lugar un conjunto de entierros humanos de tipo secundario. Desafortunadamente, no se dispone de más datos acerca del contexto del hallazgo. Los individuos analizados aquí ($n=5$) se encuentran depositados en el Museo Regional de Chasicó (Tabla 7.1) y fueron asignados al Holoceno tardío final en base a las características de la deformación craneal artificial (tabular erecta plano-lámbdica) y del tipo de entierro secundario que presenta (ver Barrientos 1997, 2001; Barrientos y Madrid 2000).

14) Arroyo Ventana: un cráneo proveniente de este sitio, el cual fue excavado por Gustavo Politis, se encuentran depositados en el Museo Regional de Chasicó (Tabla 7.1). El individuo fue asignado al Holoceno tardío final en base a las características de su deformación craneal artificial (tabular erecta plano-lámbdica).

15) Sauce Corto: fue analizado un individuo proveniente de las cercanías del Arroyo Sauce Corto. El mismo se encuentra depositado en la División de Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Tabla 7.1; Lehmann-Nitsche 1910), y fue asignado al Holoceno tardío final en base a la deformación craneal

artificial (tabular erecta plano-lámbdica) (ver Barrientos 2001).

Noreste de Patagonia

Valle inferior del Río Negro

La mayor parte de los individuos analizados ($n=236$) provienen de varios sitios arqueológicos localizados en las márgenes de Laguna del Juncal (Figura 7.2). La Laguna del Juncal era una extensión de agua dispuesta de forma paralela al Río Negro, ubicada al sur de la actual ciudad de Viedma (Fisher y Nacuzzi 1992). Los cráneos analizados (Tabla 7.2) provienen de varios sitios que fueron excavados en los alrededores de la Laguna del Juncal por Francisco P. Moreno (en su viaje efectuado entre abril y mayo de 1873; Moreno 1874), Antonio Pozzi en 1913 y 1914 (Bórmida 1950, 1953-54), José Pozzi en 1914 (Bórmida 1950, 1953-54), Marcelo Bórmida (en julio de 1948; Bórmida 1950, 1953-54; Laría 1961), así como también en otras áreas del valle inferior del río Negro por Francisco P. Moreno (Lehmann-Nitsche 1910). Los sitios excavados por Francisco P. Moreno en la Laguna del Juncal, de los cuales recuperó un total de 60 individuos, se encontraban en el sector norte de la misma (la margen sur del río Negro; Bórmida 1950; Fisher y Nacuzzi 1992; Moreno 1874). Estos individuos se encuentran depositados en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata, y forman parte de la Colección Moreno (un total de 216 cráneos, números 780-996; Lehmann-Nitsche 1910) proveniente del valle del Río Negro (Lehmann-Nitsche 1910). En la actualidad no es posible separar los cráneos descriptos en Moreno (1874) del resto de la colección. Las exploraciones llevadas a cabo por Antonio Pozzi en 1913 le permitieron excavar dos sitios en la orilla sur de la Laguna (Cementerio 1 y 2; NMI recuperados= 34) ubicados a diferente profundidad y prácticamente sin material arqueológico asociado (Bórmida 1950, 1953-54). En 1914 Antonio Pozzi excavó otros sitios en la orilla sur de la Laguna (NMI recuperados= 29), mientras que su hermano José hizo lo mismo en un sitio de la orilla norte (NMI recuperados= 18; Bórmida 1950, 1953-54). Las muestras provenientes de estos tres viajes se encuentran depositados en el Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" (FFyL, UBA) y constituyen un total de 81 individuos (Catálogo del ME 1988). Los individuos provenientes de esta área de entierros fueron asignados a tres momentos del Holoceno (Holoceno medio/tardío: ca. 3500-2500 años AP; Holoceno tardío inicial: ca. 2500-1500 años AP; y Holoceno tardío final: ca. 1500-400 años AP) en base a su deformación craneal artificial (seudo-circular: Holoceno medio/tardío; Holoceno tardío inicial: tabular oblicua; y Holoceno tardío final: tabular erecta plano-lámbdica) y contexto de entierro (ver Bórmida 1950, 1953-54; para una discusión de las deformaciones craneales artificiales y su distribución temporal y geográfica en

nuestro país ver 7.2.3. Deformaciones craneales artificiales).

San Blas

La península de San Blas se encuentra ubicada a aproximadamente 70 km al Noreste de Viedma y a 200 km al sur de Bahía Blanca (Figura 7.2). Aunque ha recibido diversas denominaciones como isla de San Blas, isla del Jabalí y Bahía San Blas en este trabajo se mantendrá el nombre de Península de San Blas (Torres 1922; Witte 1916). Los cráneos analizados (Tabla 7.2) provienen de sitios que fueron excavados en la región comprendida entre el puerto de San Blas (en el extremo norte de la península) y la Punta Rubia (en el extremo sur de la península) por Francisco P. Moreno, en su viaje de 1875 (Moreno 1876; Torres 1922; Outes 1907), por Tobías Büchele a finales del siglo XIX (Torres 1922), por Milcíades Alejo Vignati (Vignati 1931), así como individuos obtenidos en las expediciones del Museo Etnográfico “Juan B. Ambrosetti” (FFyL, UBA) (Bórmida 1953-54). Los cráneos analizados en este trabajo, excavados por Francisco P. Moreno (n= 6) y Tobías Büchele (n= 12) provienen de tres sitios en médanos: Punta Rubia, Punta Rubia Falsa y Cementerio de los Indios (Torres 1922). Estos sitios se encuentran muy próximos al mar (menos de 200 metros), ocupando una superficie entre 4 y 20 hectáreas. Los cráneos excavados por Francisco P. Moreno provienen de las cercanías de Punta Rubia (Moreno 1876; Outes 1907; Torres 1922). Tobías Büchele recogió otros restos del Cementerio de los Indios (9 de los analizados en este trabajo) así como de punta Rubia Falsa. En estos sitios, se encuentran también material lítico, cerámica y restos faunísticos (Moreno 1876; Torres 1922; Witte 1916). Es destacable que no hay evidencia cultural ni faunística de contacto con europeos (Torres 1922). Estos especímenes se encuentran depositados en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Catálogo del MLP). Milcíades Alejo Vignati excavó un sitio en 1931 a 1 km del Cementerio de los Indios, que estaba constituido por entierros primarios y secundarios, muchos de ellos pintados de rojo, con adornos labiales y auriculares, discos de piedra e instrumentos de confección tosca (Vignati 1931). Estos individuos, junto a otros provenientes de diferentes sitios excavados por este investigador (de los cuales 5 fueron estudiados en este trabajo), se encuentran depositados en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Catálogo del MLP). Los individuos depositados en el Museo Etnográfico “Juan B. Ambrosetti” (FFyL, UBA) provienen del Cementerio de los Indios (n= 1), y de otros dos sitios denominados Cementerio Nuevo (n: 5) y Cementerio Viejo (n= 4) (Bórmida 1953-54; Catálogo del ME 1988). Los individuos provenientes de los sitios de esta zona fueron asignados al Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP) en base a su deformación

craneal artificial (tabular erecta plano-lámbdica), tipo de entierro secundario y contexto arqueológico (ver Barrientos y Madrid 2000; Outes 1907; Torres 1922; Vignati 1931).

Isla Gama

La Isla Gama se encuentra ubicada a aproximadamente 5 km al noreste de la península de San Blas (Figura 7.2). Los cráneos analizados (n= 12) provienen de sitios excavados por Tobías Büchele y están depositados en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (ver Tabla 7.2; Catálogo del MLP). Los mismos fueron asignados al Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP) en base a su deformación craneal artificial (tabular erecta plano-lámbdica) (Colantonio 1981).

San Antonio Este y Oeste

Las localidades San Antonio Este y Oeste se encuentran ubicados en el Golfo San Matías, a aproximadamente 150 y 165 km al oeste de Viedma (Figura 7.2). Los cráneos analizados en este trabajo vienen de sitios que fueron excavados en la región por Leoncio Deodat y Marcelo Bórmida. Los individuos provenientes de San Antonio Oeste (n= 8) se hallaron en un único sitio en el rincón noroeste del Golfo de San Matías y fueron recuperados por Leoncio Deodat (Bórmida 1953-54). En este sitio se encontraron entierros primarios y secundarios, así como también algunas piezas líticas que los acompañaban. Los cráneos de las cercanías de San Antonio Este, o Saco Viejo (n= 8), provienen de sitios superficiales en médanos cercanos a la costa. Junto con los entierros se halló material lítico y cerámico (Bórmida 1953-54). Los individuos provenientes de esta región se encuentran depositados en el Museo Etnográfico “Juan B. Ambrosetti” (ver Tabla 7.2; Catálogo del ME 1988). Los cráneos provenientes de estas áreas de entierros fueron asignados al Holoceno tardío inicial (San Antonio Oeste, ca. 2500-1500 años AP) y al Holoceno tardío final (San Antonio Este, ca. 1500-400 años AP) en base a su deformación craneal artificial (tabular oblicua y tabular erecta plano-lámbdica respectivamente).

Centro de Patagonia

Valle inferior del Río Chubut

Los cráneos provenientes de esta área (n= 251) fueron recolectados principalmente por Santiago Pozzi en su viaje realizado en 1893 (Lehmann-Nitsche 1910). Un conjunto de menor número fue obtenido por el señor Cremonessi (Lehmann-Nitsche 1910). Los cráneos recolectados por Santiago Pozzi provienen del valle del Río Chubut en las cercanías de Trelew (Figura 7.2; Lehmann-Nitsche 1910). Estos individuos están depositados en la División de Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (ver

Tabla 7.2; Lehmann-Nitsche 1910). Los individuos provenientes de esta área fueron asignados al Holoceno tardío inicial (ca. 2500-1500 años AP) y al Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP) en base a su deformación craneal artificial (tabular erecta plano-frontal y plano-lámbdica respectivamente).

Suroeste de Chubut

Los individuos de esta área (Tabla 7.2) provienen de las cercanías del Lago Colhué Huapi (n= 11) y de la localidad Río Mayo (n= 5; Figura 7.2). Los especímenes provenientes de estas dos zonas se encuentran depositados en el Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" (Catálogo del ME 1988) y en la División de Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Catálogo del MLP; Lehmann-Nitsche 1910). Estos últimos fueron recolectados por Santiago Roth en su viaje de 1897.

Costa central de Chubut

Los individuos analizados (Tabla 7.2) provienen de la Bahía de Camarones (n= 5; Figura 7.2) y se encuentran depositados en el Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" (Catálogo del ME 1988).

Sur de Patagonia

Noroeste de Santa Cruz

Los individuos de esta región (Tabla 7.2) provienen de las cercanías del Lago Buenos Aires, del Lago Cardiel, del Río Pinturas y de la localidad arqueológica Sierra Colorada (Figura 7.2). Los cráneos provenientes del Lago Buenos Aires (n= 5) fueron hallados por Santiago Roth en su viaje de 1897. Los mismos estaban enterrados en varios *chenques* dispuestos en la margen sur del Lago (Imbelloni 1923b). Estos individuos están depositados en la División de Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Lehmann-Nitsche 1910). Otro cráneo proveniente de esta zona se encuentra depositado en el Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" (Catálogo del ME 1988). Los cráneos analizados provenientes de las cercanías del Lago Cardiel (n= 1) y del Río Pinturas (n= 1) se encuentran depositados en el Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" (Catálogo del ME 1988). Los individuos provenientes de la localidad arqueológica Sierra Colorada (n= 11) fueron excavados en años recientes por Rafael Goñi y colaboradores (Goñi y Barrientos 2004; Goñi *et al.* 2002). Los mismos se encontraban en *chenques* así como también en oquedades en la roca (*nichos*) en la paleocuenca de los Lagos Posadas y Salitroso. La ubicación cronológica de los individuos usados en este trabajo provenientes de este sitio ha sido establecida en base a fechados radiocarbónicos (ca. 1100-350 años AP; Goñi y Barrientos 2004; Goñi *et al.* 2002). Los especímenes provenientes de esta zona se encuentran depositados transitoriamente en el Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano.

Noreste de Santa Cruz

Los individuos estudiados (Tabla 7.2; n= 9) de esta área provienen de las cercanías de la desembocadura del Río Deseado (Figura 7.2). Algunos de los individuos estaban enterrados en *chenques* (Bórmida 1953-54; Catálogo del ME 1988). Estos individuos se encuentran depositados en el Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" (FFyL, UBA) (Catálogo del ME 1988).

Sur de Patagonia Continental

Los individuos asignados (Tabla 7.2) a esta región provienen de la costa continental del estrecho de Magallanes (n= 13) así como de una región más amplia comprendida entre Puerto San Julián y Río Gallegos (n= 11; Figura 7.2). Los cráneos provenientes de la costa continental del estrecho de Magallanes se encuentran depositados en el Instituto de la Patagonia Austral, Universidad de Magallanes, Punta Arenas (Chile) (Catálogo del IPA). Los mismos han sido excavados por personal de la institución (Catálogo del IPA), o recibidos por donación, y provienen de *chenques* y entierros directos. Los individuos que vienen del área comprendida entre Puerto San Julián y Río Gallegos fueron recolectados por el Padre Manuel Jesús Molina, así como por habitantes de la región, y se encuentran depositados en el Museo Regional Provincial "Padre Manuel Jesús Molina" de Río Gallegos (Catálogo del MRG).

Cuyo

San Juan

Los cráneos estudiados provenientes de esta área (Tabla 7.2; n= 40) fueron recolectados en las cercanías de Calingasta, Bella Vista, Angualasto, Pachimoco y Jachal (Figura 7.2; Catálogo del ME 1988; Lehmann-Nitsche 1910). Los individuos fueron recolectados en varias expediciones del Museo de Ciencias Naturales de La Plata realizadas a fines del siglo XIX y principios del XX (Lehmann-Nitsche 1910), así como también en otras expediciones del Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" (FFyL, UBA) (Catálogo del ME 1988). Los cráneos están depositados en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Lehmann-Nitsche 1910) y en el Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" (Catálogo del ME 1988). Los individuos provenientes de esta área de entierros fueron asignados a Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP) en base a su contexto de entierro (ver Lehmann-Nitsche 1910).

Norte de Mendoza

Los cráneos estudiados provenientes de esta área (Tabla 7.2; n= 8) fueron recolectados en las cercanías de Uspallata y Las Heras (Figura 7.2; Catálogo del ME 1988). Los individuos fueron recolectados en

expediciones del Museo Etnográfico (Catálogo del ME 1988). Los cráneos están depositados en el Museo Etnográfico “Juan B. Ambrosetti” (Catálogo del ME 1988).

Sur de Mendoza

Los individuos estudiados de esta área provienen en su mayor parte de las cercanías del Río Atuel, en su curso medio, y de la región de La Payunia (Figura 7.2). La mayor parte de los individuos analizados (n= 64) fueron excavados por Humberto Lagiglia, Gustavo A. Neme, Adolfo F. Gil, Víctor A. Durán y Paula S. Novellino, en años recientes (Novellino 2002). Estos individuos están depositados en el Museo Municipal de Historia Natural de San Rafael (ver Tabla 7.2; Catálogo del MSR). Los sitios estudiados en este trabajo son: Jaime Prats Cañada Seca y Rincón del Atuel, Capiz Alto, La Matancilla, Loma del Eje, El Manzano, Dique Villa 25 de Mayo, Cerro Mesa, El Sosneado, Sur de Malargüe, Loma del Eje, Cerro Negro y Pto. Aisol (Novellino *et al.* 2003). Los individuos provenientes de esta área fueron asignados al Holoceno tardío inicial (ca. 2500-1500 años AP) y al Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP) en base a fechados radiocarbónicos y deformación craneal artificial (tabular erecta plano-frontal y plano-lámbdica respectivamente) (Novellino *et al.* 2003).

Noroeste Argentino

Andalgalá

Los cráneos de esta área (n= 20) provienen de varios sitios en las cercanías de Andalgalá (Catamarca; Figura 7.2) y se encuentran depositados en la División de Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (ver Tabla 7.2; Lehmann-Nitsche 1910; ten Kate 1896).

Sierras Centrales

Córdoba

Los cráneos de esta provincia (Tabla 7.2; n= 5) provienen de las cercanías de Cruz del Eje Córdoba (Figura 7.2) y se encuentran depositados en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Catálogo del MLP) y en el Museo Etnográfico “Juan B. Ambrosetti” (Catálogo del ME 1988).

Región Chaqueña

Chaco

Los individuos estudiados (n= 8; Figura 7.2) corresponden a miembros del grupo etnográfico Toba muertos a fines del siglo XIX, los cuales se encuentran depositados en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (ver Tabla 7.2; Lehmann-Nitsche 1910).

Noreste de la Región Pampeana

Delta

Los cráneos provenientes de esta zona (n= 13) fueron excavados en el Delta del Paraná por Luis María Torres en sus viajes de 1905 y 1906 (Figura 7.2; Lehmann-Nitsche 1910; Torres 1911). Los mismos fueron hallados enterrados en varios túmulos artificiales en las islas del Delta: Túmulo I del Paraná Guazú, Túmulo II del Paraná Guazú y Túmulo I del brazo Gutiérrez (ver Tabla 7.2; Lehmann-Nitsche 1910). Los cráneos se encuentran depositados en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (ver Tabla 7.2; Lehmann-Nitsche 1910). Los individuos provenientes de esta área de entierros fueron asignados a Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP) en base a su contexto de entierro (ver Lehmann-Nitsche 1910).

7.2. Análisis preliminares al estudio de las relaciones evolutivas

El conocimiento de la variación morfométrica craneofacial debida a factores heredables (v.g. genéticos), dentro y entre muestras de restos óseos humanos, puede ser complicado por variación sin interés en estos estudios (Antón 1989; Relethford y Lees 1982; Varela y Cocilovo 1996). Entre estas fuentes de variación pueden citarse: el *error de observación* (Bernal *et al.* 2004; Gonzalez *et al.* 2004; Guichón *et al.* 1993, 1996; Jamison y Zegura 1974; Perez *et al.* 2004; Saunders 1989; Utermohle y Zegura 1982; entre otros), la *edad* y el *sexo* de los individuos (Varela y Cocilovo 1996; Relethford y Lees 1982), la *deformación intencional del cráneo* (Antón 1989; Cheverud *et al.* 1992; Frieß y Baylac 2003; Kohn *et al.* 1993; para una revisión mayor, ver Antón 1989), la *deformación postdeposicional* (Perez 2002c). Considerando que el objetivo de este trabajo es analizar la variación morfológica de muestras de origen arqueológico con el fin de establecer el grado de relación evolutiva entre las mismas, en esta sección se presenta el diseño de los procedimientos implementados para controlar error de observación, determinar el sexo y la edad de muerte, y finalmente determinar las deformaciones del cráneo así como su influencia sobre la morfología facial en las muestras estudiadas.

7.2.1. Análisis del error de observación en el registro de coordenadas cartesianas

En forma paralela al desarrollo de los métodos morfométricos en el seno de la antropología y de la biología se ha aportado evidencia sobre los efectos que tiene el error de observación en los resultados obtenidos con estos métodos (Bernal *et al.* 2004; Gonzalez *et al.* 2004; Guichón *et al.* 1993, 1996; Jamison y Zegura 1974; Perez *et al.* 2004; Saunders 1989; Utermohle y Zegura 1982; entre otros). El error de observación, definido como la diferencia entre medidas repetidas de una misma variable, puede ser de dos tipos, error intra e interobservador. Mientras

que el primero aumenta la varianza de las muestras analizadas, y por lo tanto incrementa la probabilidad de cometer un error de tipo II, el error interobservador puede resultar en la generación de sesgos sistemáticos en los datos, aumentando la probabilidad de cometer un error de tipo I (Bailey y Byrnes 1990; Yezerinac *et al.* 1992). Por lo tanto, la precisión en el registro de los datos -entendida como la cercanía entre medidas repetidas de un mismo objeto- debe ser garantizada con el fin de no incrementar la incertidumbre en los análisis efectuados (Perez *et al.* 2004). Es importante remarcar que la presencia de inconsistencias interobservador puede modificar de manera significativa los resultados obtenidos tanto en análisis de variables continuas como discretas (ver Gonzalez *et al.* 2004; Guichón *et al.* 1993, 1996; Jamison y Zegura, 1974; Perez *et al.* 2004; Saunders 1989; Utermohle y Zegura 1982). En este sentido, las observaciones del presente trabajo fueron efectuadas únicamente por el autor de la misma. Si bien este procedimiento puede eliminar el error interobservador como una fuente de variación, no soluciona los problemas relacionados con el error intraobservador. En relación con este último punto se ha señalado que la aplicación de diseños experimentales, así como el entrenamiento del observador, incrementan la precisión de las observaciones (Bernal *et al.* 2004; Gonzalez *et al.* 2004; Guichón *et al.* 1993, 1996; Perez *et al.* 2004).

7.2.1.1. Error intraobservador en el registro de coordenadas de landmarks y semilandmarks en 2D

Una fuente de variación intraobservador en los análisis de morfometría geométrica surge en el registro de las coordenadas de landmarks y semilandmarks en 2D sobre imágenes digitales (Arnqvist y Måtersson 1998). El error intraobservación en el registro de coordenadas de landmarks en norma frontal ha sido evaluado previamente (Perez 2003). Los análisis

efectuados con el fin de evaluar la precisión en el registro de coordenadas de landmarks no mostraron la existencia de diferencias significativas entre las series de observaciones (Perez 2003). Con el objetivo de evaluar la consistencia intraobservador en el registro de coordenadas de semilandmarks en este estudio se realizaron dos series de observaciones de estos puntos sobre una muestra de 15 cráneos en norma lateral. Esta muestra fue obtenida a partir del catálogo de la División de Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata (Lehmann-Nitsche 1910) por medio de una lista de números al azar. Los semilandmarks en norma frontal no fueron registrados ya que aquellos registrados en norma lateral sirven como muestra para conocer el error de observación en el registro de puntos a lo largo de un contorno en toda la muestra. Las series de obtención de coordenadas fueron efectuadas con un intervalo de 15 días entre ellas para asegurar la independencia entre las mismas. Con el fin de conocer el grado de concordancia entre series, así como la presencia de posibles sesgos sistemáticos, fueron realizados análisis de correlación intraclase, ANOVA de medidas repetidas y prueba de *t* pareada sobre las coordenadas de semilandmarks (Shrout y Fleiss 1979; Zar 1999; ver revisión de estos métodos en Bernal *et al.* 2004).

Los resultados del error intraobservador en el registro de semilandmarks se presentan en las Tablas 7.2.1.1.1 y 7.2.1.1.2. En ellos se puede observar que no existen diferencias significativas en el registro de semilandmarks. Una inconsistencia puede observarse en la coordenada y del punto 78 (Tabla 7.2.1.1.2). Sin embargo, debido a que del conjunto total de semilandmarks registrados (80 puntos que constituyen 160 variables) esta inconsistencia representa solamente el 0,6% de todas las variables, la misma no tiene mucho peso.

Observaciones	ANOVA MR-F	CCI
Semilandmarks x serie 1-2	2,08	1,00**
Semilandmarks y serie 1-2	4,20*	1,00**

Tabla 7.2.1.1.1. Análisis de error intraobservador en el registro de semilandmarks, valores de F de la prueba de ANOVA de medidas repetidas (ANOVA MR-F) y del coeficiente de correlación intraclase (CCI).

** $\alpha < 0.01$

Puntos	Coordenada	Coordenada
	<i>x</i>	<i>y</i>
	<i>t</i>	<i>T</i>
1	0.00	0.41
2	-1.15	-0.81
3	0.56	0.81
4	-1.47	-0.44
5	-1.00	1.17
6	-0.70	-2.26
7	-0.44	0.56
8	-0.32	1.00
9	-0.37	-1.15
10	-0.44	-0.44
11	-1.38	-0.37
12	1.00	-0.44
13	-0.81	-0.37
14	-1.38	0.00
15	-0.81	-1.38
16	0.00	-1.00
17	-0.70	-0.56
18	0.44	1.38
19	0.32	-1.00
20	-2.65	1.38
21	-1.15	-1.47
22	0.56	0.82
23	-1.00	2.09
24	1.00	0.32
25	-0.37	-0.27
26	0.00	0.00
27	-1.00	0.00
28	0.44	0.00
29	0.37	0.00
30	1.15	-1.38
31	0.00	0.70
32	-1.00	0.81
33	1.00	-1.74
34	-0.56	-1.29
35	-1.00	0.00
36	0.00	0.81
37	1.15	-1.15
38	2.26	-1.15
39	1.47	-0.56
40	0.44	0.44
41	0.00	-2.65
42	-0.37	0.00
43	0.44	0.00
44	-0.37	0.81
45	0.00	0.29
46	1.38	-0.44
47	-1.15	1.00
48	-1.00	-1.15
49	1.74	-0.81
50	0.00	0.00
51	0.44	0.00

52	0.56	-0.44
53	-1.00	-1.00
54	0.37	-0.44
55	1.00	0.29
56	0.37	0.00
57	0.44	1.74
58	1.00	-1.87
59	0.44	1.00
60	0.37	-0.70
61	0.37	-0.70
62	1.00	0.56
63	0.62	0.81
64	0.00	1.47
65	0.70	-0.37
66	0.27	0.44
67	-0.52	2.26*
68	0.76	0.56
69	0.44	-1.00
70	-0.81	-0.37
71	0.29	-0.62
72	1.74	-1.47
73	2.45	-0.37
74	1.29	-2.82*
75	0.37	-0.90
76	0.81	-1.00
77	1.38	0.00
78	1.74	-3.06**
79	1.58	-1.57
80	0.00	-1.39

Tabla 7.2.1.1.2. Análisis del error intraobservador en el registro de *landmarks* y *semilandmarks*, valores de *t*, de la prueba de *t* para muestras pareadas.

* $\alpha < 0.05$

** $\alpha < 0.01$

7.2.1.2. Error intraobservador en la posición de los especímenes

Los análisis de morfometría geométrica llevados a cabo en este trabajo fueron efectuados a partir del registro de *landmarks* y *semilandmarks* en 2D, obtenidos a partir de imágenes digitales. Cuando las variables (tanto coordenadas de *landmarks*, como las distancias tomadas tradicionalmente entre los mismos) son obtenidas directamente de los especímenes, las fuentes de variación relacionadas con el error de observación incluyen, entre otras, la experiencia del observador y el instrumento utilizado (Bernal *et al.* 2004; Guichón *et al.* 1993). En estos casos es posible controlar el error usando un único instrumento de medición y entrenando al observador en el registro de las variables de interés (Bernal *et al.* 2004). Sin embargo, cuando las coordenadas son registradas sobre las imágenes fotográficas de los especímenes, surgen otros factores que generan error en la observación. Estos factores están relacionados con la obtención y digitalización de las imágenes, así como con el posicionamiento de los especímenes

(Arnqvist y Måtersson 1998). Todas las imágenes usadas en este trabajo fueron obtenidas por medio de una cámara digital Olympus Camedia C-3030, esto excluye las fuentes de variación relacionadas con la obtención de las imágenes. Las diferencias debidas al posicionamiento de los especímenes se deben a que las estructuras analizadas presentan 3 dimensiones que son reducidas a 2 en la imagen, por lo que pueden surgir errores en la reducción de la dimensionalidad por la falta de una ortogonalidad constante entre el eje del espécimen y aquel que está siendo reducido (Arnqvist y Måtersson 1998). De este modo, esta nueva fuente de variación puede ser controlada manteniendo constantes la orientación y la distancia al lente del espécimen para la obtención de la imagen. Con el objetivo de evaluar la consistencia intraobservador en el posicionamiento de los cráneos, se efectuaron dos series de obtención de imágenes sobre una muestra de 15 cráneos (aquella usada en 7.2.1.1. Error intraobservador en el registro de coordenadas de landmarks y semilandmarks en 2D). Las series fueron realizadas con 15 días de intervalo entre ellas. Sobre cada imagen se registraron 5 landmarks (Figura 7.2.1.2.1) con el fin de cubrir homogéneamente el esqueleto facial y, de este modo, hallar distorsiones debidas a la falta de precisión en el posicionamiento de los especímenes. Con el fin de evaluar la precisión en el posicionamiento de los especímenes se efectuaron análisis de correlación intraclase y de ANOVA de medidas repetidas (Zar 1999). Estas pruebas posibilitan la evaluación de la concordancia y la presencia de posibles sesgos sistemáticos, respectivamente, entre las series (Bernal *et al.* 2004).

Los resultados obtenidos se encuentran en la Tabla 7.2.1.2.1. No fueron encontradas diferencias significativas entre las series analizadas. Los resultados del coeficiente de correlación intraclase (CCI) muestran que la concordancia entre las series cae en la categoría excelente de Fleiss (1981) y cercana a 1, mientras que el análisis de ANOVA de medidas repetidas (ANOVA MR) mostró la inexistencia de errores sistemáticos en el posicionamiento de los especímenes.

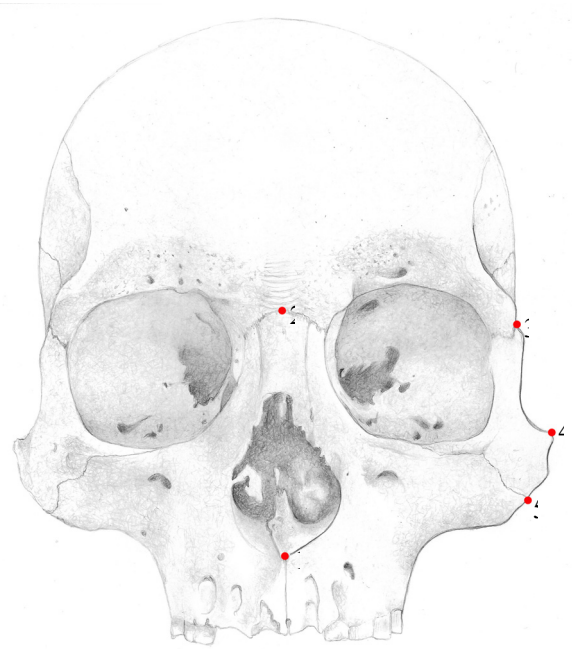


Figura 7.2.1.2.1. Landmarks registrados para cuantificar el error de observación relacionado con las diferencias en la posición de los cráneos analizados.

Observaciones	ANOVA MR- F	CCI
Landmark 1x serie 1-2	1.52	0.98**
Landmark 1y serie 1-2	0.30	0.99**
Landmark 2x serie 1-2	0.65	0.99**
Landmark 2y serie 1-2	0.01	0.99**
Landmark 3xserie 1-2	1.17	0.99**
Landmark 3y serie 1-2	4.94	0.99**
Landmark 4x serie 1-2	0.43	0.98**
Landmark 4y serie 1-2	0.95	0.99**
Landmark 5x serie 1-2	2.37	0.98**
Landmark 5y serie 1-2	1.95	0.97**

Tabla 7.2.1.2.1. Resultados del análisis del error intraobservador en la posición de los cráneos analizados, valores de F de la prueba de ANOVA de medidas repetidas (ANOVA MR-F) y del coeficiente de correlación intraclase (CCI).

** $\alpha < 0.01$

7.2.1.3. Consideraciones finales acerca del error de observación

Los resultados de este trabajo señalan que existe una precisión alta en el registro de *semilandmarks* y en el posicionamiento de los especímenes para la obtención de las imágenes digitales. Por lo tanto, el error de observación en estos dos procedimientos no será una fuente significativa de variación en los análisis que serán efectuados posteriormente en este trabajo. Finalmente, es importante remarcar que los resultados obtenidos en este apartado son consistentes con otros presentados anteriormente (Perez *et al.* 2004; Gonzalez *et al.* 2004), indicando

que la aplicación de diseños experimentales permite controlar la variación debida al error intraobservador, reduciendo de este modo la varianza introducida en el registro de los datos de manera que no influya sobre los análisis morfométricos (ver discusión en Bernal *et al.* 2004).

7.2.2. Determinación del sexo y edad de muerte en los individuos analizados

Los procedimientos para determinar el sexo y la edad de muerte a partir de restos óseos han recibido mucha atención en años recientes (ver discusión en Bass 1987; Buisktra y Ubelaker 1994; Jackes 2000; Milner *et al.* 2000; Ubelaker 1984). La estimación del sexo en individuos adultos es abordada a través del estudio de la variación en tamaño y forma de diferentes estructuras óseas que presentan variación dimórfica (Gonzalez *et al.* 2005a; Milner *et al.* 2000; Ubelaker 1984). Los caracteres para la estimación del sexo empleados con anterioridad a 1970 producen muchos más individuos masculinos (Larsen 1997; Milner *et al.* 2000; Weiss 1973; cf. St. Hoyme e Işcan 1989). Este problema se debe en parte al gran peso que los osteólogos le otorgaban a la morfología craneal, excluyendo en algunos casos la pelvis (Milner *et al.* 2000), así como a la subjetividad presente en la estimación del sexo a partir del cráneo. Actualmente, la estructura más empleada -debido a su mayor confiabilidad- es la pelvis, seguida por el cráneo, la mandíbula, y el resto del esqueleto (Bass 1987; Buisktra y Ubelaker 1994; Holland 1986; Milner *et al.* 2000; Ubelaker 1984). En general la estimación del sexo es mucho más confiable cuando el esqueleto está completo (Işcan 2001; Krogman e Işcan 1986). Por esta razón, en el presente estudio, en aquellos individuos que cuentan con el esqueleto completo se usaron determinaciones del sexo efectuadas previamente a partir de rasgos de la pelvis, el cráneo y los huesos largos (ver Barrientos 1997; Bernal *et al.* 2003; Novellino com. pers.). Sin embargo, el conjunto principal de los individuos analizados no cuentan con el esqueleto postcraneal asociado (v.g. colecciones del MLP y del ME), por lo que el diagnóstico del sexo fue efectuado de dos maneras: a) visualmente a partir de características morfoscópias del cráneo (en colaboración con la Lic. Valeria Bernal), en aquellas muestras que presentaban un número reducido de individuos (no más de 10 individuos provenientes de un área acotada), o para las cuales no se podía establecer una cronología probable; y b) mediante un análisis morfométrico (i.e. *relative warps*) de coordenadas de *landmarks* y

semilandmarks craneofaciales (Figura 7.2.2.1) para cada muestra que presentaba un número relativamente alto de individuos (más de 15), y que posteriormente fueron usadas en los análisis morfométricos destinados a establecer las diferencias morfométricas entre los mismos (i.e. Chubut Htaf, Chubut Htai, Río Negro Htaf, Htai, Hm/t, entre otros).

Muchos rasgos craneofaciales con expresión diferencial entre sexos (v.g. ángulo mandibular; arco superciliar; cresta supramastoidea; forma de la órbita; glabella; inclinación del frontal; mandíbula; margen supraorbital; mentón; plano nugal; procesos mastoideos; procesos zigomáticos; protuberancia occipital externa; tubera frontal; tubera parietal) han sido descriptos de manera similar en la literatura (Graw 2001). Estas descripciones, que datan de fines del siglo XVIII y surgen de la observación de series pequeñas (v.g. Broca 1875), generalmente consideran a un individuo como masculino cuando uno o más de estos rasgos es robusto. Trabajos recientes (Graw 2001; Graw *et al.* 1997, 1999; Walrath *et al.* 2004) han criticado la utilización de un número elevado de estos rasgos, centrándose únicamente en aquellos que pueden ser identificados claramente, lo cual disminuye el error de observación en el registro de los mismos. Con el fin de evitar inconsistencias en las determinaciones efectuadas cuando únicamente está presente el cráneo, en el análisis actual se utilizaron 5 rasgos que pudieron ser identificados claramente en las muestras analizadas (glabella; mandíbula; proceso mastoideo; arco superciliar; cresta supramastoidea; Tabla 7.2.2.1; ver discusión en Graw 2001; Walrath *et al.* 2004). Se dividió la

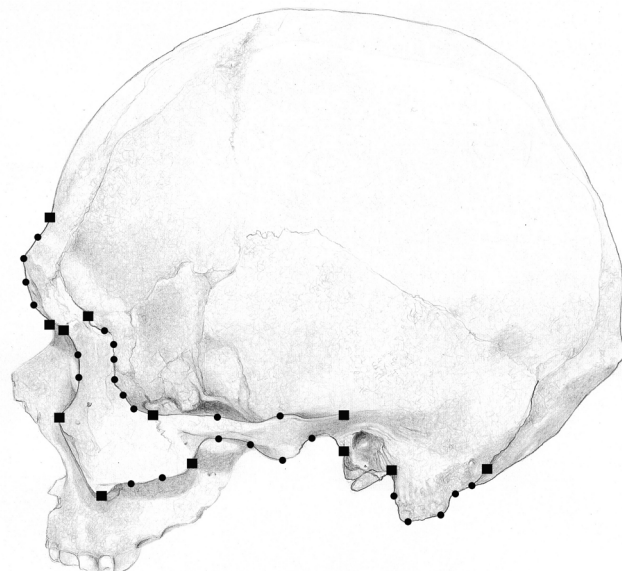


Figura 7.2.2.1. *Landmarks* y *semilandmarks* registrados en 2 dimensiones sobre la norma lateral para determinar el sexo (tomado de Gonzalez *et al.* 2005b).

muestra total en diferentes muestras en base al origen geográfico de las mismas. Para cada rasgo se

ordenaron los especímenes de estas muestras en base a los grados de expresión de los mismos, asignándolos a tres categorías. Los rasgos asignados a la categoría 1 fueron considerados femeninos, los asignados a la categoría 3 masculinos y los asignados a la categoría 2 indeterminados. Se determinó el sexo probable de los individuos analizados a partir de la prevalencia de grados de expresión atribuibles a cada una de estas categorías. Esta aproximación difiere de otros métodos que ponderan cada uno de los rasgos por su valor en la determinación del sexo (Walrath *et al.* 2004). La ponderación es un procedimiento adecuado en muestras para las cuales se cuenta con otra muestra de referencia con sexo conocido. Sin embargo, cuando las muestras de referencia no existen (como es el caso de las empleadas en este trabajo) no es posible saber qué ponderación de los rasgos debe efectuarse ya que el dimorfismo sexual es muy variable entre diferentes poblaciones (Gonzalez *et al.* 2005a; Patriquin *et al.* 2003; Steyn *et al.* 2004).

Debido a las dificultades que presenta la

2005a) ya que permiten el ordenamiento de los individuos en base a características sexuales secundarias como las del cráneo que pueden diferir entre poblaciones (Giles 1964; Giles y Elliot 1963; Işcan *et al.* 1995; Steyn e Işcan 1998) y que varían poco dentro de las mismas (Gonzalez *et al.* 2005b). En este trabajo únicamente se usarán los resultados de estos análisis ya que los mismos están siendo desarrollados de manera conjunta con otros investigadores (Gonzalez *et al.* 2005b). Las frecuencias de individuos para cada sexo se encuentran resumidas en la Tabla 7.2.2.2.

En individuos subadultos, la estimación de la edad puede ser abordada con un rango de error aceptable a partir del estudio de la erupción dental (Milner *et al.* 2000). En cambio, en individuos adultos, la estimación de la edad ha sido un problema persistente, aumentando su dificultad en los individuos de mayor edad (Milner *et al.* 2000). A los fines de este trabajo, se separaron a los individuos en tres grupos de edad: *subadulto*, *adulto joven* (que

Rasgo	Descripción	Grados
Glabela	Inspección desde la perspectiva frontal y lateral del recorrido de la curva	Ausente a apenas visible: <i>femenino</i> Moderadamente formada: <i>indeterminado</i> Pronunciada a muy pronunciada: <i>masculino</i>
Mandíbula	Inspección visual general combinando la apariencia del cuerpo y la rama, así como también el tamaño y la robustez general	De apariencia débil: <i>femenino</i> Moderadamente débil: <i>indeterminado</i> De apariencia fuerte: <i>masculino</i>
Proceso mastoideo	Aspecto lateral (largo y superficie) y basal (superficie)	Muy pequeño a pequeño: <i>femenino</i> Tamaño moderado: <i>indeterminado</i> Largo y ancho: <i>masculino</i>
Arco superciliar	Valoración visual de la prominencia	Nada o poco marcada: <i>femenino</i> Prominente: <i>indeterminado</i> Bastante a muy marcado: <i>masculino</i>
Cresta supramastoidea	Valoración visual	Débil: <i>femenino</i> Moderadamente pronunciada: <i>indeterminado</i> Muy pronunciada: <i>masculino</i>

Tabla 7.2.2.1. Rasgos empleados en la determinación visual del sexo (Graw 2001).

determinación del sexo en el cráneo, así como a las diferencias en el patrón de dimorfismo en esta estructura entre poblaciones (Gonzalez *et al.* 2005b), algunos de los cráneos clasificados visualmente fueron reasignados después de que se efectuó un análisis morfométrico (i.e. *relative warps*) de coordenadas de *landmarks* y *semilandmarks* craneofaciales (Figura 7.2.2.1). Este análisis fue efectuado para la determinación del sexo en varias muestras para las cuales se cuenta únicamente con el cráneo y que presentan un número elevado de individuos provenientes de un área acotada en un período particular (Tabla 7.2.2.2). Los análisis multivariados, que permiten el análisis de la variación muestral en forma y tamaño, son superiores a las aproximaciones visuales tradicionales (Weiss 1973; Gonzalez *et al.*

incluye las categorías *adulto joven* y *medio* de Buisktra y Ubelaker 1994) y *adulto mayor*. Para agrupar los individuos analizados en estos tres grupos etareos fueron empleados los siguientes criterios:

1. el cierre de la sutura esfeno-basilar fue empleado para separar los individuos subadultos de los adultos jóvenes y adultos mayores;
2. finalmente en aquellos casos donde se conservó únicamente el cráneo (v.g. colecciones de museos), los individuos adultos jóvenes fueron separados de los adultos mayores mediante la observación visual del desgaste dental (ver discusión en Barrientos y L'Heureux 2001) y del cierre de las suturas craneanas (Buisktra y Ubelaker 1994).

La totalidad de los análisis posteriores en este trabajo fueron efectuados sobre los individuos adultos jóvenes. A su vez fueron excluidos de los análisis aquellos individuos que presentaron modificaciones en el esqueleto facial debidas a reabsorción alveolar, u otras patologías en el esqueleto facial. Asimismo se

sujeta a importantes errores de observación (principalmente error interobservador). Las técnicas morfoscópicas de análisis, así como la aproximación tipológica que caracterizó esta fase de la investigación en antropología física (Hunt 1981; Sober 1992), introdujeron confusión en el análisis de

Muestra	Masculinos	Indet.	Femeninos	Determinación final
Río Negro Hm/t	10	-	13	Morfométrica
Río Negro Htai	8	-	-	Visual
Río Negro Htaf	12	-	9	Morfométrica
Río Negro ND	64	27	68	Visual
Chubut Htai	10	-	6	Morfométrica
Chubut Htaf	20	-	18	Morfométrica
Chubut ND	92	19	85	Visual
Andalgalá	12	-	7	Morfométrica
San Juan	21	-	18	Morfométrica
San Blas	14	3	13	Morfométrica
Isla Gama	5	-	7	Visual
Chaco	8	-	-	Visual
Delta	8	-	5	Visual
SE Pampa	27	-	10	Barrientos 1997
Sur de Mendoza	43	-	21	Novellino comp. pers
Córdoba	5	-	-	Visual
San Antonio	10	-	7	Visual
Laguna del Juncal 1 y 2	21	-	14	Morfométrica
SO de Chubut	8	-	8	Visual
NO de Santa Cruz	8	-	9	Bernal <i>et al.</i> 2003 y Morfométrica
SE Chubut y NE Santa Cruz	6	-	8	Visual
Río Gallegos	5	-	5	Morfométrica
Aonikenk	9	-	2	Morfométrica
Total analizado = 798	416	49	333	

Tabla 7.2.2.2. Resultados de la determinación del sexo.

utilizaron estimaciones de la edad realizadas previamente a partir del esqueleto completo (ver Barrientos 1997; Bernal *et al.* 2003; L'Heureux 1998).

7.2.3. Deformaciones craneanas artificiales

La práctica de la deformación artificial del cráneo fue un fenómeno ampliamente extendido durante tiempos prehistóricos en varias regiones del mundo, con una frecuencia particularmente elevada en América (Dembo e Imbelloni 1938; Hrdlicka 1912b; Imbelloni 1933a). Numerosos estudios fueron efectuados a fines del siglo XIX y durante la primera mitad del XX (v.g. Broca 1878, 1879; Dembo e Imbelloni 1938; Gosse 1855, 1861; Hrdlicka 1912b; Imbelloni 1924-25; Neuman 1942; Topinard 1879) con el fin de construir clasificaciones de las deformaciones. Estos estudios procedieron fundamentalmente agrupando los cráneos que presentaban similitudes en su morfología externa (para una descripción de estos métodos ver Bórmida 1953-54 e Imbelloni 1923a), una metodología que está

la variabilidad en las deformaciones craneales artificiales. Durante la primera mitad del siglo XX fueron desarrollados métodos alternativos a las técnicas morfoscópicas, cuyo fin fue captar la geometría de las formas analizadas (v.g. Dembo e Imbelloni 1938; Imbelloni 1924-25; Imbelloni 1933a), y a su vez hubo un creciente interés por construir clasificaciones basadas en las causas inferidas de las diferentes deformaciones (ver Antón 1989). Sin embargo, todas las alternativas se centraron en una visión principalmente tipológica de las clasificaciones. Junto con la clasificación estos primeros trabajos tenían entre otros objetivos, emplear las deformaciones del cráneo como características culturales y “marcador cronológico” en el análisis de restos óseos humanos (v.g. Bórmida 1953-54; Imbelloni 1933a, 1933b; Weiss 1962; más recientemente pueden citarse Munizaga 1976, 1992; Torres-Rouff 2002), e investigar como la presencia de deformaciones craneales afectaban las clasificaciones raciales (v.g. Bórmida 1953-54; Dembo e Imbelloni 1938). Los estudios más recientes

están relacionados principalmente con este último objetivo, interesándose, en los efectos secundarios de la deformación craneal artificial sobre la base del cráneo y el esqueleto facial (v.g. Antón 1989; Antón y Weinstein 1999; Cheverud *et al.* 1992; Frieß y Baylac 2003; Kohn *et al.* 1993; para una revisión más exhaustiva, ver Antón 1989), así como también en el modo en que estos cambios en el esqueleto craneofacial asociados a las deformaciones pueden alterar las distancias morfométricas interpoblacionales (Cocilovo 1975; Gonzalez-José 2003; Pucciarelli 1978). Estos análisis se han basado en las clasificaciones visuales tradicionales (v.g. aquellas realizadas por Dembo e Imbelloni 1938; Hrdlicka 1912b; Neuman 1942; entre otros) junto con el empleo de aproximaciones morfométricas nuevas y más comprehensivas (i.e. morfometría geométrica, Adams *et al.* 2004; Rohlf y Marcus 1993; ver Cheverud *et al.* 1992; Frieß y Baylac 2003; Kohn *et al.* 1993).

El registro bioarqueológico del Sudeste de la Región Pampeana, así como también el de otras regiones analizadas en este estudio (i.e. Norte de Patagonia, Cuyo y Noroeste Argentino), está caracterizado por sitios con una frecuencia alta de individuos con el cráneo deformado artificialmente (Barrientos y Perez 2002; Bórmida 1953-54; Cocilovo 1973; Imbelloni 1923b, 1924-25; Sardi y Pucciarelli 2001). Algunos cráneos provenientes de sitios arqueológicos de estas regiones han sido clasificados (i.e. determinados) por diferentes investigadores en alguno de los tres tipos principales de deformaciones craneales artificiales definidas por Imbelloni (Dembo e Imbelloni 1938; Imbelloni 1924-25). En particular, para el Sudeste de la Región Pampeana y el Norte de Patagonia no hay un acuerdo general en cuanto al número y tipo de deformaciones craneales presentes en estas regiones (Baffi y Berón 1992; Barrientos y Perez 2002; Bórmida 1953-54; Gonzalez-José 2003; Mendonça *et al.* 1988-89; Perez y Barrientos 2003). Los estudios clásicos de Imbelloni y Bórmida (Bórmida 1953-54; Imbelloni 1924-25, 1932, 1933a) establecieron que el tipo Tabular erecto (con sus variedades plano-lámbdica, plano-frontal y pseudo-circular) es el único que está presente en el área. Esta afirmación ha sido, no obstante, discutida por otros autores (Perez y Barrientos 2003; Cocilovo y Guichón 1994; Mendonça *et al.* 1988-89) quienes encuentran otros tipos de deformación. En este contexto de desacuerdo varios especímenes con deformaciones craneales del Sudeste de la Región Pampeana y del Norte de Patagonia han sido datados en años recientes (Tabla 7.2.3.1; Barrientos 1997, 2001; Berón y Baffi 2003; Gómez Otero y Dahinten 1997-1998; Madrid y Barrientos 2000; Martínez 2002). El desacuerdo en cuanto a la

variación en las deformaciones craneales del área dificulta el estudio de las mismas en un marco bioarqueológico (Barrientos y Perez 2002, 2004; Perez 2003; Perez y Barrientos 2003).

Las muestras de restos óseos humanos provenientes del Sudeste de la Región Pampeana presentan, además de la alta frecuencia de deformaciones artificiales del cráneo, alteraciones producidas por deformación postdeposicional, principalmente en la bóveda craneana (Barrientos 1997; Barrientos y Gutierrez 1996; ver revisión en Perez 2000 y 2002c). Las alteraciones postdeposicionales han afectado principalmente a las muestras de Arroyo Seco 2 (Holoceno temprano/medio) y Laguna Los Chilenos 1 (Holoceno tardío final), produciendo la fragmentación, pérdida y deformación de los huesos de la bóveda craneana en estas muestras. La presencia de estas dos alteraciones que afectan principalmente al neurocráneo (ver Antón 1989; Cocilovo 1975; Perez 2000 y 2002c), particularmente de las alteraciones postdeposicionales que afectan a un número significativo de individuos del Sudeste de la Región Pampeana, ha determinado que los análisis morfométricos de este trabajo, tendientes a establecer la variación intra e intermuestral con significado evolutivo, se centren en el esqueleto facial. Si bien la deformación postdeposicional en las muestras analizadas aquí no afecta el esqueleto facial (ver discusión en Perez 2000 y 2002c), no hay acuerdo sobre si la deformación artificial del cráneo influye en la morfología facial y por lo tanto en la variación inter e intramuestral en esta estructura (Antón 1989; Cocilovo 1973; Cheverud *et al.* 1992; Gonzalez-José 2003; Kohn *et al.* 1993; Sardi y Pucciarelli 2001; para una revisión más profunda ver Antón 1989).

El presente apartado tiene dos objetivos, el primero es analizar la variación en la bóveda craneana relacionada con las deformaciones artificiales por medio del empleo de técnicas de la morfometría geométrica (Marcus 1990; Rohlf y Marcus 1993). Este análisis apunta en particular a la descripción objetiva en norma lateral de las similitudes y diferencias entre morfologías generadas culturalmente de la bóveda craneana, evitando de este modo muchas de las inconsistencias que pueden surgir por error de observación. Por otra parte, el segundo objetivo del presente estudio consiste en analizar, para varias de las muestras que se estudian en este trabajo, si la variación en la bóveda craneana asociada a las deformaciones artificiales covaría con la variabilidad en el esqueleto facial. De esta manera, se espera contrastar estudios previos acerca de estos dos aspectos de las deformaciones craneales con un procedimiento nuevo y más objetivo.

Sitio	Provincia	Años C ¹⁴ . AP	Deformación Craneana	Referencias
El Elsa	Chubut	1990±60	Planofrontal	Gómez Otero y Dahinten 1997-1998
Playa del Pozo	Chubut	1540±50	Planofrontal	Gómez Otero y Dahinten 1997-1998
Punta León	Chubut	1050±50	Plano-lámbdica	Gómez Otero y Dahinten 1997-1998
La Azucena	Chubut	880±50	Plano-lámbdica	Gómez Otero y Dahinten 1997-1998
El Golfito	Chubut	770±50	Plano-lámbdica	Gómez Otero y Dahinten 1997-1998
Calle Villarino	Chubut	550±60	Plano-lámbdica	Gómez Otero y Dahinten 1997-1998
Rawson	Chubut	440±50	Plano-lámbdica	Gómez Otero y Dahinten 1997-1998
La Petrona	Buenos Aires	ca. 500-300	Plano-lámbdica	Martínez y Figuerero Torres 2000; Martínez 2002, 2004
Arroyo Seco 2	Buenos Aires	ca.7800-6300†	Seudo-circular o Antero posterior oblicua – curva	Barrientos 1997
Laguna de Puan	Buenos Aires	3300 ±100	Seudo-circular o Antero posterior oblicua - curva	Oliva <i>et al.</i> 1991
La Segovia	Buenos Aires	ca. 2500-1500*	Seudo-circular o Antero posterior oblicua – curva?	Oliva com. pers.
La Toma	Buenos Aires	2075±70	Tabular oblicua o Antero posterior oblicua – plana	Berón y Baffi 2003, Politis 1984
Tres Reyes 1	Buenos Aires	2245±55 y 2470±60	Tabular oblicua o Antero posterior oblicua – plana	Madrid y Barrientos 2000
Laguna los Chilenos 1	Buenos Aires	470±40	Plano-lámbdica	Barrientos <i>et al.</i> 1997
La Lomita	La Pampa	2960±50	Seudo-circular o Antero posterior oblicua – curva	Berón y Baffi 2003
Tapera Moreira	La Pampa	2630±60	Seudo-circular o Antero posterior oblicua – curva	Berón y Baffi 2003
Chenque 1	La Pampa	370±40	Plano-lámbdica	Berón y Baffi 2003
Cañada Seca	Mendoza	1790±50	Plano-frontal	Novellino 2002
La Matancilla	Mendoza	470±50	Plano-lámbdica	Gil <i>et al.</i> 2006
Aquihueco	Neuquén	3650 ±70	Seudo-circular o Antero posterior oblicua – curva	Della Negra y Novellino 2005
Caepe Malal	Neuquén	Contacto hispano-indígena	Plano-lámbdica	Della Negra y Novellino 2005

Tabla 7.2.3.1. Sitios del Norte de Patagonia y de la Región Pampeana con entierros humanos fechados radiocarbónicamente, con presencia de deformaciones craneofaciales. †El individuo AS7 de este sitio presenta deformación artificial, sin embargo los fechados efectuados sobre el mismo han dado resultados anómalos (ver discusión en Barrientos 1997). *Edad aproximada, fechados no publicados.

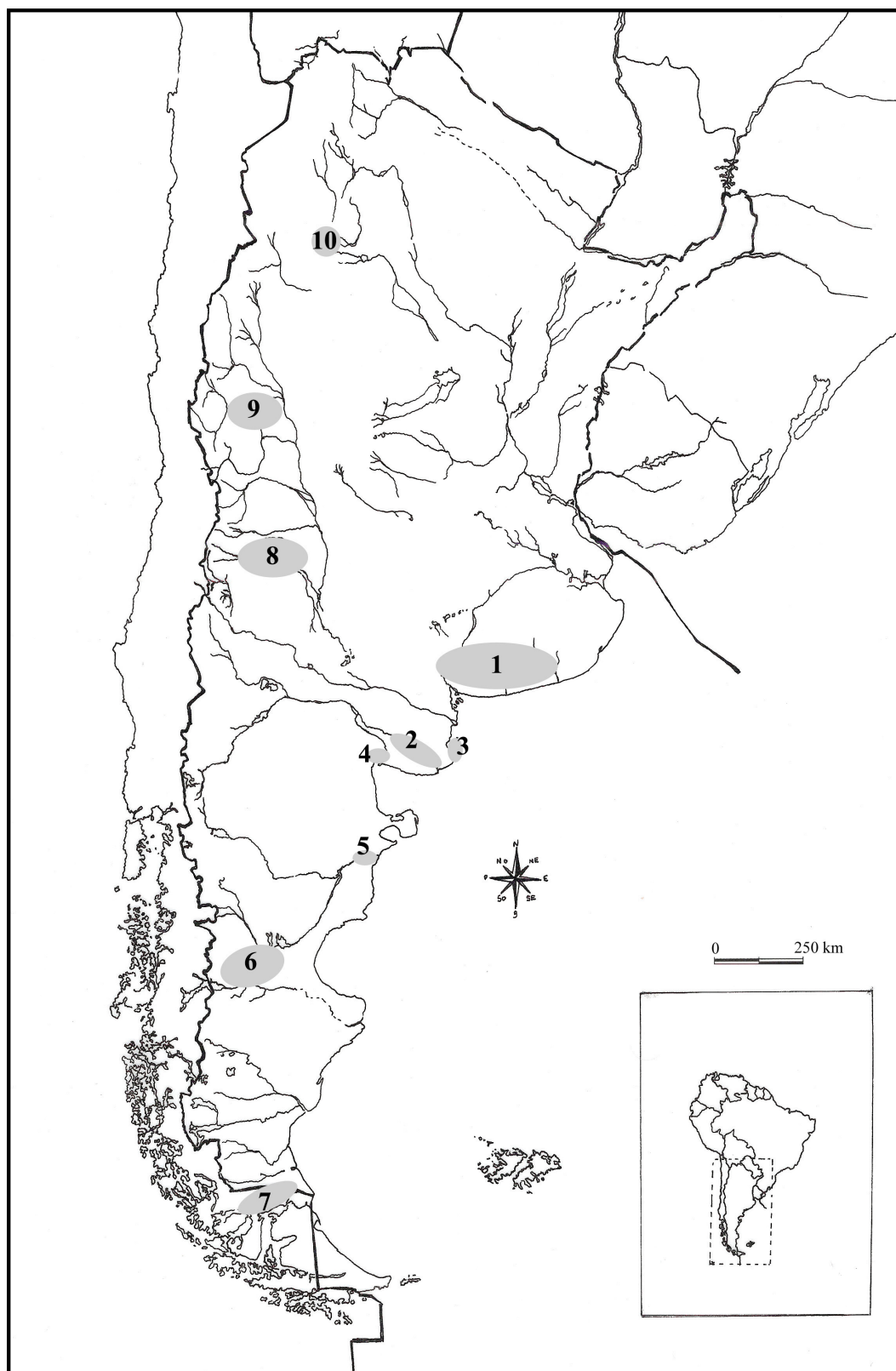


Figura 7.2.3.1. Ubicación geográfica de las muestras analizadas en este apartado.

1: SE de Pampa; 2: Valle inferior Río Negro; 3: San Blas e Isla Gama; 4: San Antonio; 5: Valle inferior Río Chubut; 6: SO de Chubut y NO de Santa Cruz; 7: Sur de Patagonia Cont.; 8: Sur de Mendoza (San Rafael); 9: Norte de Cuyo (San Juan); 10: NO Argentino (Andalgalá).

7.2.3.1. Material y métodos

Los especímenes empleados en este apartado corresponden principalmente a muestras de individuos adultos de ambos sexos provenientes del Sudeste de la Región Pampeana, el Noreste de Patagonia, y el Sur de Cuyo, así como también a un conjunto de muestras comparativas provenientes del Centro y Sur de Patagonia, Norte de Cuyo y Noroeste Argentino (Figura 7.2.3.1). La selección de las muestras a analizar varió en relación con cada uno de los objetivos de este análisis. Para el análisis de la variación en las deformaciones se agruparon los individuos considerando el sexo y la región geográfica (Tabla 7.2.3.1.1). Esto permite eliminar otras fuentes de variación en la muestra que son independientes de la deformación y que pueden enmascarar los resultados obtenidos (ver Cheverud *et al.* 1992 y Kohn *et al.* 1993). Para el análisis de la covariación entre la bóveda craneana y el esqueleto facial se estudiaron muestras provenientes generalmente de una única localidad arqueológica para la cual no había una hipótesis de variación a lo largo de una secuencia

(Buenos Aires) (INAPL) y el Museo de Historia Natural de San Rafael (Mendoza) (MSR).

7.2.3.1.1. Análisis morfométricos

Se analizaron las coordenadas de 8 *landmarks* (■) y 74 *semilandmarks* (●) registrados sobre las imágenes de los cráneos en norma frontal (Figura 7.2.3.1.1.1) y las coordenadas de 2 *landmarks* (■) y 78 *semilandmarks* (●) registrados en norma lateral (Figura 7.2.3.1.1.2), con los cráneos posicionados en el plano de Frankfurt. Estas imágenes fueron obtenidas por medio de una cámara digital Olympus Camedia C-3030. Las imágenes de los individuos fueron procesadas con el programa MakeFan6 (Sheets 2003), que permite la colocación de líneas con un mismo desplazamiento angular (i.e. *fans*) a lo largo de un contorno, lo cual permite un espaciamiento más regular de las coordenadas de los *semilandmarks*. Las coordenadas de *landmarks* y *semilandmarks* observadas en las Figuras 7.2.3.1.1.1 y 7.2.3.1.1.2 fueron registradas empleando el programa tpsDIG 1.40 (Rohlf 2004).

<i>Muestra</i>	<i>n F</i>	<i>n M</i>	<i>Referencias</i>
SE de Pampa	5	8	Barrientos 1997; Lehmann-Nitsche 1910
San Blas e Isla Gama	19	20	Catálogo del ME y MLP; Lehmann-Nitsche 1910
San Rafael	9	23	Catálogo del MSR; Novellino <i>et al.</i> 2003
Desem Río Negro	58	74	Catálogo del ME y MLP; Lehmann-Nitsche 1910
San Antonio	5	9	Catálogo del ME
Desem. Río Chubut	66	78	Lehmann-Nitsche 1910
SO de Chubut y NO de Santa Cruz	17	16	Catálogo del ME y MLP; Goñi <i>et al.</i> 2002; Lehmann-Nitsche 1910
Sur de Patagonia Cont.	8	17	Catálogo del IPA y MRG
Norte de Cuyo (San Juan)	16	19	Catálogo del ME; Lehmann-Nitsche 1910
NO Argentino (Andalgalá)	6	7	Lehmann-Nitsche 1910
Total	209	271	

Tabla 7.2.3.1.1. Muestra de restos humanos utilizados en el análisis de la variación en las deformaciones.

<i>Muestra</i>	<i>n F</i>	<i>n M</i>	<i>Referencias</i>
San Blas	13	15	Catálogo del ME y MLP; Lehmann-Nitsche 1910
Lag. Del Juncal 1 y 2	11	17	Catálogo del ME
SO de Chubut y NO de Santa Cruz	17	14	Catálogo del ME y MLP; Goñi <i>et al.</i> 2002; Lehmann-Nitsche 1910
Norte de Cuyo (San Juan)	15	14	Catálogo del ME y MLP; Lehmann-Nitsche 1910
NO Argentino (Andalgalá)	7	6	Lehmann-Nitsche 1910
Total	63	66	

Tabla 7.2.3.1.2. Muestra de restos humanos utilizados en el análisis de la covariación entre la bóveda craneana y el esqueleto facial.

temporal (Tabla 7.2.3.1.2). Las muestras analizadas se encuentran depositadas en la División de Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata (MLP), el Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" de Buenos Aires (ME), el Instituto de la Patagonia Austral de Punta Arenas (IPA), el Museo Regional Provincial "Padre Manuel Jesús Molina" de Río Gallego (Santa Cruz) (MRG), el Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericanos

Las coordenadas de *landmarks* y *semilandmarks* fueron ajustadas utilizando el criterio de los cuadrados mínimos o Análisis *Procrustes* Generalizado (*Generalized Procrustes Analysis*; Rohlf y Slice 1990) y, a su vez, los *semilandmarks* fueron deslizados a lo largo del contorno por medio del criterio de *proyección perpendicular* o distancia *Procrustes* mínima (Bookstein *et al.* 2002; Sheets *et al.* 2004). La función *thin-plate spline* fue utilizada para mapear las diferencias entre los especímenes y

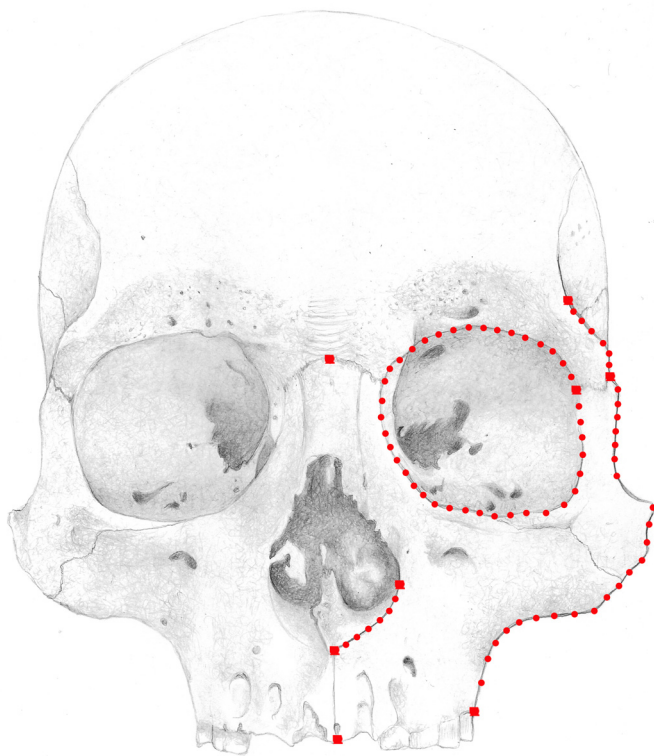


Figura 7.2.3.1.1.1. *Landmarks* (■) y *semilandmarks* (●) registrados en 2 dimensiones sobre la norma frontal.

la referencia, en un espacio tangente al generado por la superposición *Procrustes*, y de este modo obtener un conjunto de variables de forma (*partial warps* y vectores del componentes uniforme). Los programas *Semiland6* (Sheets 2003) y *tpsRelw 1.40* (Rohlf 2004) fueron usados para superponer las coordenadas de *landmarks* y *semilandmarks* así como también para deslizar las coordenadas de *semilandmarks* a lo largo del contorno, para minimizar la distancia *Procrustes* entre cada espécimen y la referencia (Sampson *et al.* 1996).

Para cada muestra se calcularon los componentes principales (los cuales son denominados *relative warps* en morfometría geométrica) a partir de los *partial warps* y de los vectores del componente uniforme (Bookstein 1991; Rohlf 1993). Los *scores* de los *relative warps* describen los ejes ortogonales de mayor variación en la muestra. Cuando analizamos las coordenadas de *landmarks* y *semilandmarks* en norma lateral, generalmente si en la muestra analizada hay cráneos no deformados y deformados artificialmente este primer eje corresponde a diferencias morfométricas debidas a estas deformaciones. Sin embargo, cuando son incluidos en la muestra cráneos con deformaciones que varían considerablemente es necesario sumar más componentes para describir las diferencias morfométricas debidas a las deformaciones (Colantonio y Marcellino 1996; Perez y Barrientos 2003). Esto permite definir un “eje de deformación”

útil para una descripción más exhaustiva y objetiva de las diferencias morfométricas en la bóveda craneana debidas a la deformación. Es por esta razón que es necesario excluir otras fuentes de variación (i.e. sexo, variación geográfica y temporal) previamente al análisis, las cuales pueden tener peso en este primer eje y por lo tanto ser confundida con la variación debida a las deformaciones. Este “eje de deformación” fue calculado a partir de las coordenadas de *landmarks* y *semilandmarks* en norma lateral, y a su vez se calcularon los ejes de mayor variación del esqueleto facial en norma frontal con el fin de establecer cómo esta covaria con la norma lateral. Los *partial warps* así como los componentes principales obtenidos a partir de los mismos fueron calculados por medio del programa *tpsRelw 1.40* (Rohlf 2004). El componente uniforme y el no-uniforme de variación fueron

analizados en este apartado (Rohlf 1993, 1996). El parámetro alfa fue usado con un valor de 0, lo cual permite incluir todas las escalas geométricas de variación (Rohlf 1993, 1996). La correlación producto-momento de Pearson fue usada para medir la asociación entre los componentes principales calculados sobre cada norma, la misma se calculó con el programa R 1.9.1.

A su vez, y también con el fin de conocer si la deformación craneal artificial tiene un efecto significativo sobre la morfología facial, para cada muestra se calculó la F de Goodall (basada en remuestreo) sobre las coordenadas de *landmarks* y *semilandmarks*, comparando los individuos deformados y no-deformados de las mismas, y se estableció su significación mediante Bootstrap (900 remuestreos).

Finalmente se calcularon, para los *landmarks* y *semilandmarks* en norma frontal, los centroides de las muestras de individuos de ambos sexos (Tabla 7.2.3.1.1.1), incluyendo tanto cráneos deformados y sin deformar, como únicamente los cráneos no-deformados. En base a los *scores* de los consensos de las muestras, de cráneos deformados y sin deformar como únicamente los cráneos no-deformados, sobre cada *relative warps* se efectuó un análisis PROTEST, para conocer el grado de correspondencia entre estos dos conjuntos de datos y se evaluó su significación mediante una prueba de permutaciones (n: 9999).

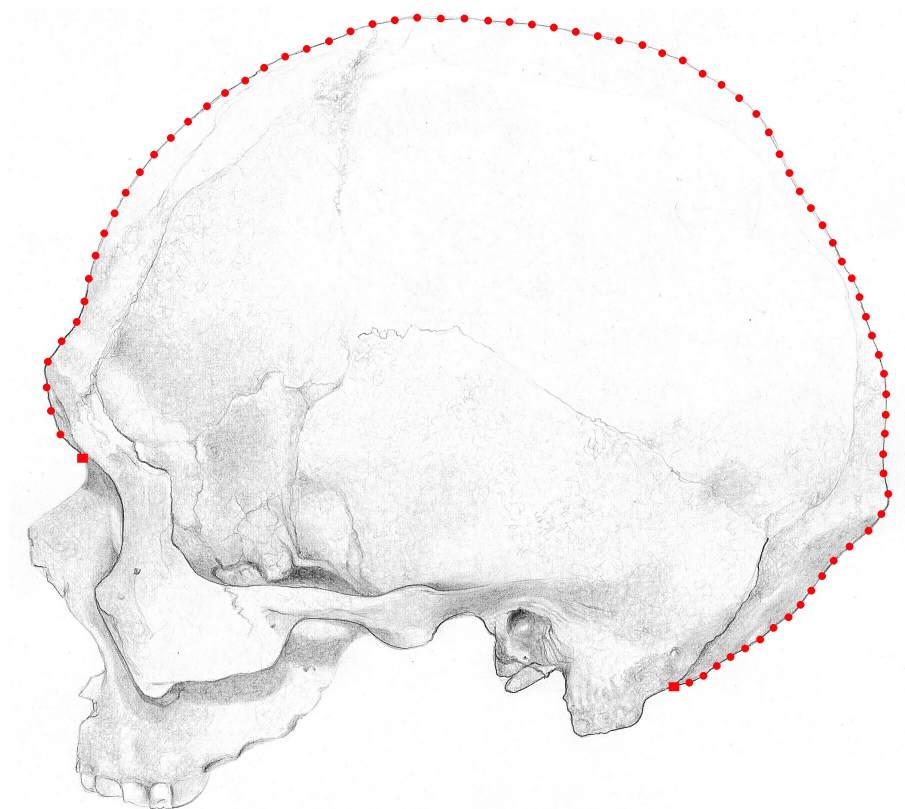


Figura 7.2.3.1.1.2. Landmarks y semilandmarks registrados en 2 dimensiones sobre la norma lateral.

<i>Muestra</i>	<i>n F</i>	<i>n M</i>	<i>Referencias</i>
Andalgalá	7	6	Lehmann-Nitsche 1910
Aonikenk	2	8	Catálogo del IPA
SO de Chubut	7	7	Lehmann-Nitsche 1910
Lag. Del Juncal 1 y 2	11	17	Catálogo del ME
Río Gallegos	5	5	Catálogo del MRG
NO de Santa Cruz	9	6	Lehmann-Nitsche 1910, Goñi <i>et al.</i> 2002
San Juan	17	17	Lehmann-Nitsche 1910, Catálogo del ME
Total	58	66	

Tabla 7.2.3.1.1.1. Muestra de restos humanos utilizados en el análisis de PROTEST.

7.2.3.2. Resultados

7.2.3.2.1. Variación neurocraneal asociada a las deformaciones craneales artificiales

Los primeros dos *relative warps* del análisis de la bóveda craneana en norma lateral, para los individuos masculinos y femeninos de cada una de las muestras analizadas, son graficados en las Figuras 7.2.3.2.1.1 a 7.2.3.2.1.10. En la Figura 7.2.3.2.1.1 se puede observar que el primer RW muestra la variación en el Sudeste de la Región Pampeana relacionada con las deformaciones artificiales del cráneo. En la Figura 7.2.3.2.1.1a, los *scores* negativos se observa una grilla que representa una compresión en la región del lambda y expansión en el frontal, mientras que en los valores positivos la grilla presenta compresión en las regiones

occipital y frontal. En la Figura 7.2.3.2.1.1b se observa que las morfologías localizadas en el extremo positivo se caracterizan por representar mayor compresión en las regiones occipital y frontal.

En el resto de las muestras de las regiones vecinas analizadas se observan grillas que representan deformaciones similares. En las Figuras 7.2.3.2.1.2 (San Blas e Isla Gama) y 7.2.3.2.1.3 (San Rafael) pueden observarse las grillas que representan compresión en la región del lambda y expansión en el frontal. A su vez, en la desembocadura del Río Negro (Figura 7.2.3.2.1.4) y en San Antonio (Figura 7.2.3.2.1.5) se encuentran tanto las grillas que representan compresión en la región del lambda y expansión en el frontal como las que representan compresión en las regiones occipital y frontal

(aunque estas últimas presentan diferencias en San Antonio con respecto a las del Río Negro y el Sudeste de la Región Pampeana). Finalmente, en el valle del Río Chubut, en cercanías de Trelew, se observan grillas que representan compresión en la región del lambda y expansión en el frontal, así como otras con una leve compresión en el frontal (Figura 7.2.3.2.1.6). Las muestras del sur de Patagonia continental no presentan grillas que puedan ser claramente interpretadas como evidenciando deformaciones artificiales del cráneo (Figuras 7.2.3.2.1.7 y 7.2.3.2.1.8). Únicamente en la Figura

7.2.3.2.1.7b (Sudoeste de Chubut y Noroeste de Santa Cruz, femeninos) se observa un cráneo con compresión en el occipital y el frontal. Las muestras del Norte de Cuyo y Noroeste Argentino muestran diferentes deformaciones en las grillas, con respecto a las muestras anteriores, interpretables como debidas a deformaciones artificiales del cráneo. En las dos muestras se puede observar principalmente compresión en la zona entre el lambda y el occipital, que en algunos casos es acompañada por una más leve compresión en el frontal (Figuras 7.2.3.2.1.9 y 7.2.3.2.1.10).

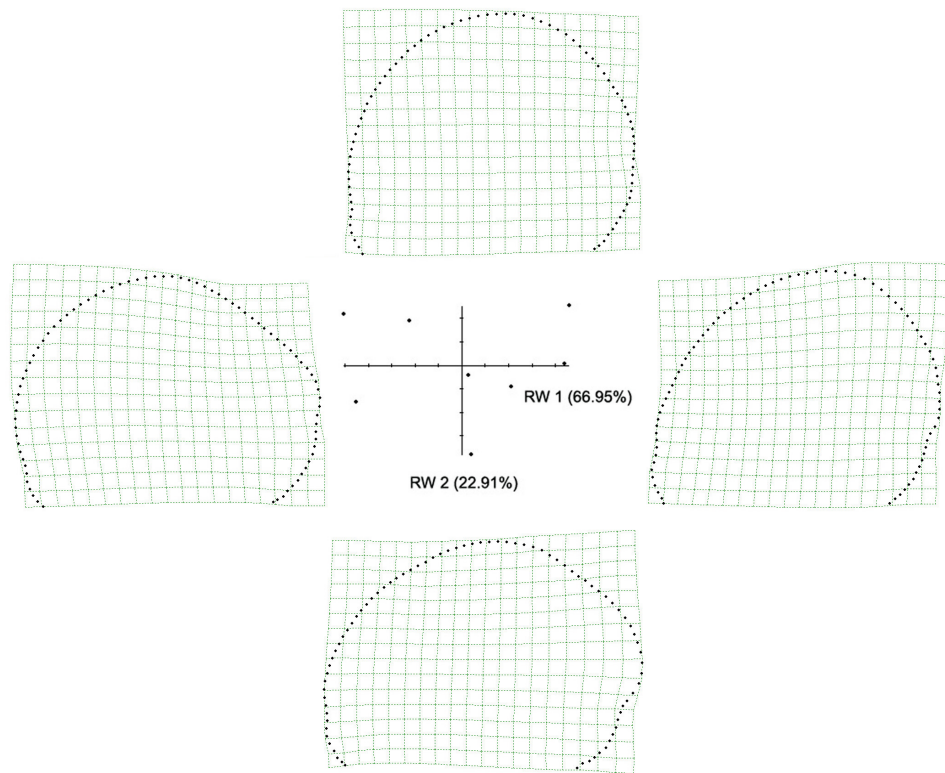


Figura 7.2.3.2.1.1a. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos masculinos del SE de la Región Pampeana.

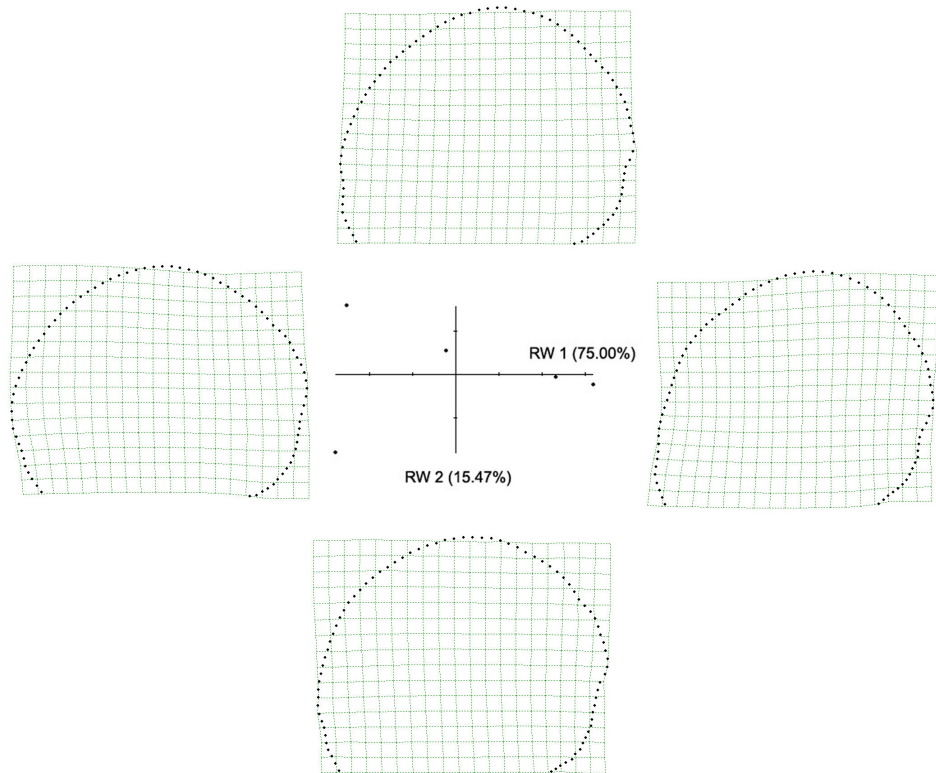


Figura 7.2.3.2.1b. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos femeninos del SE de la Región Pampeana.

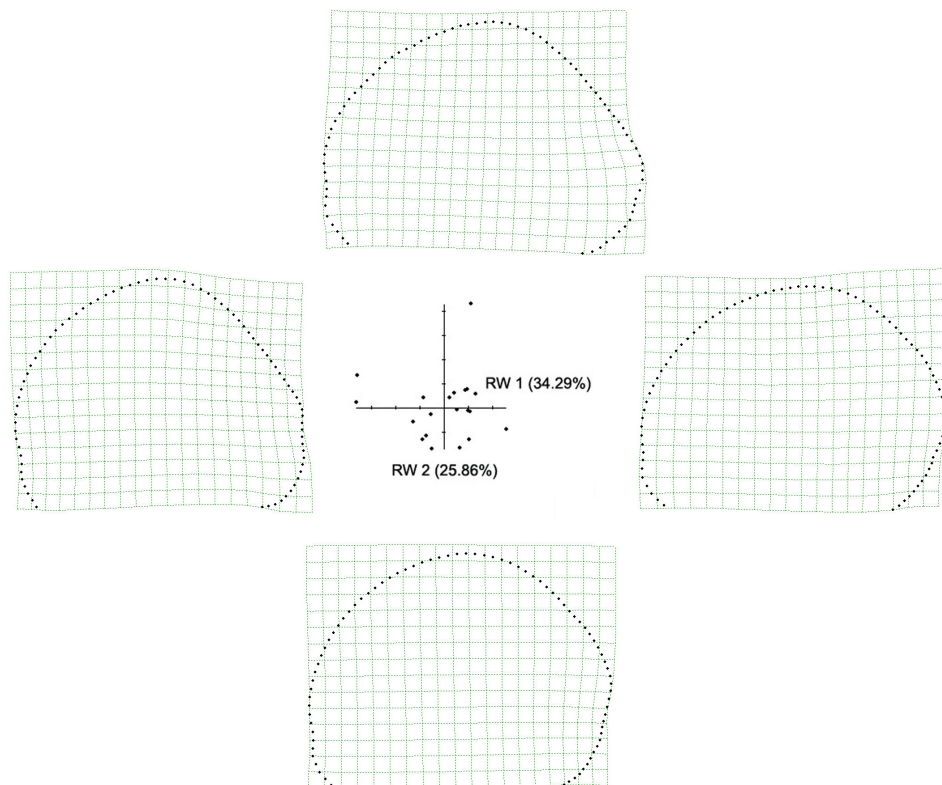


Figura 7.2.3.2.1.2a. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos masculinos de San Blas e Isla Gama.

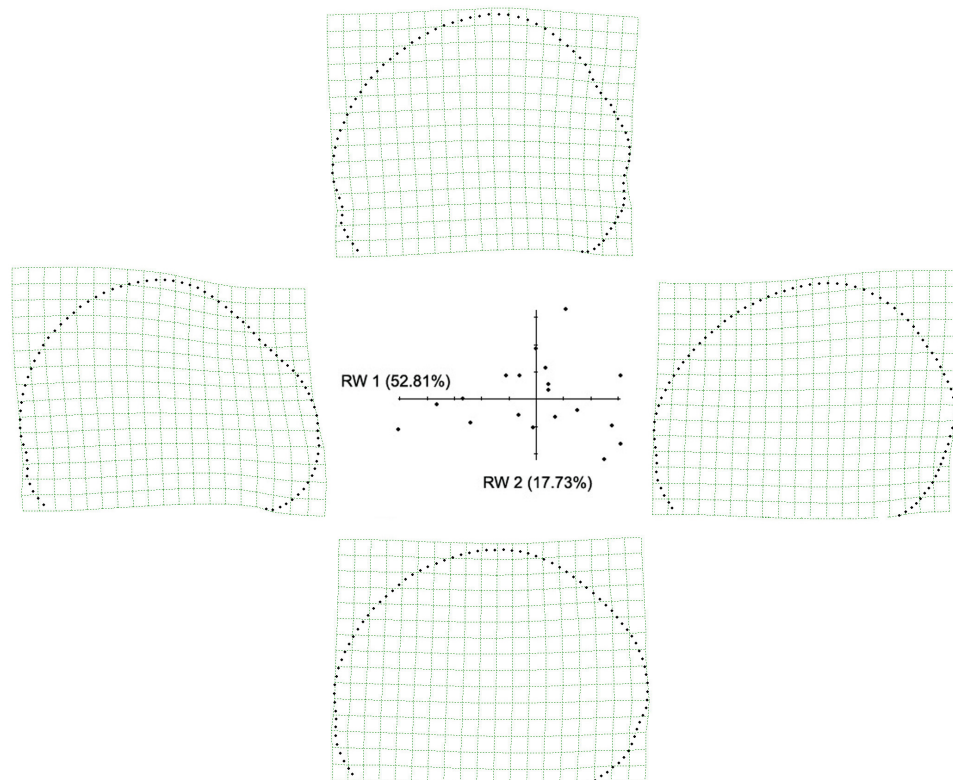


Figura 7.2.3.2.1.2b. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos femeninos de San Blas e Isla Gama.

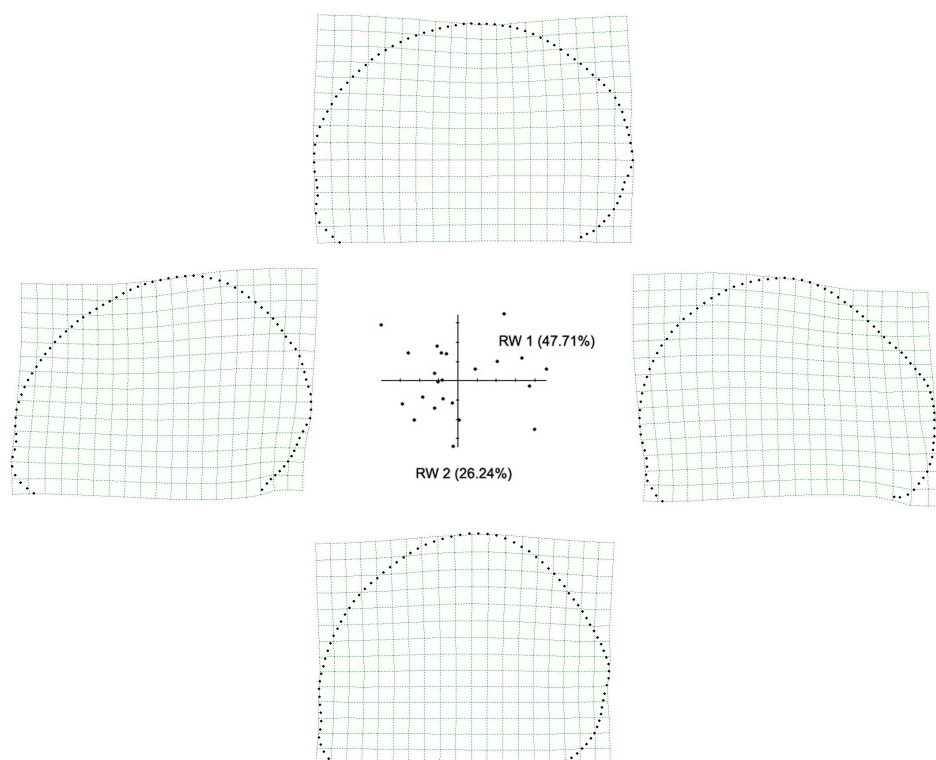


Figura 7.2.3.2.1.3a. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos masculinos de San Rafael.

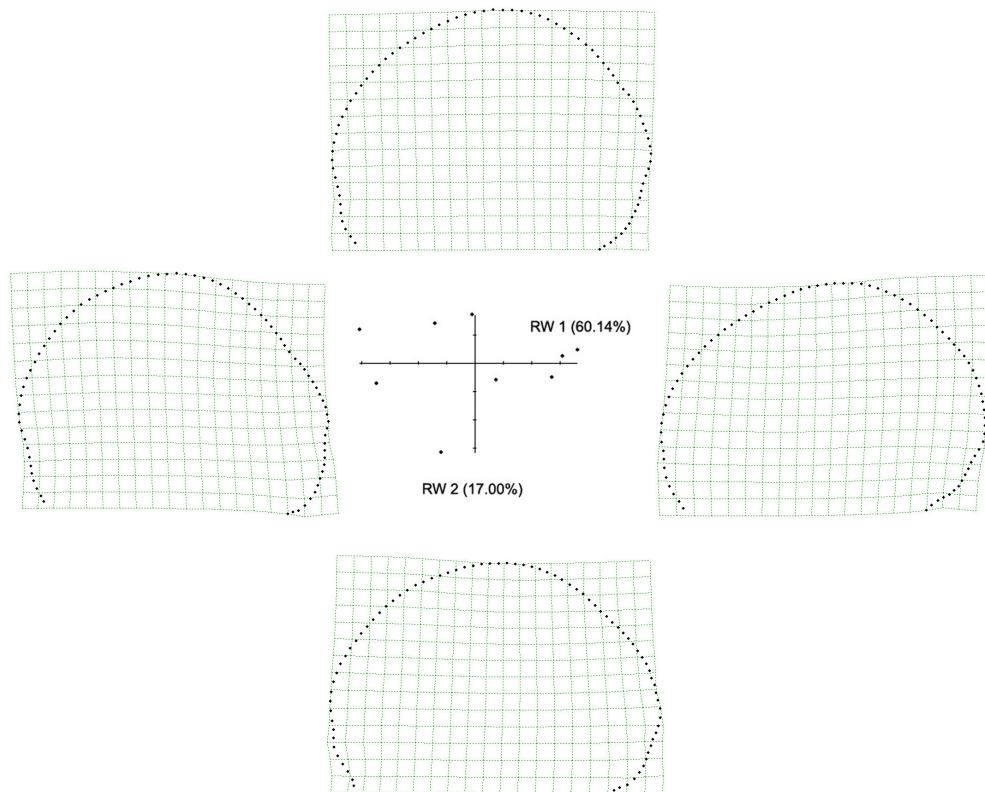


Figura 7.2.3.2.1.3b. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos femeninos de San Rafael.

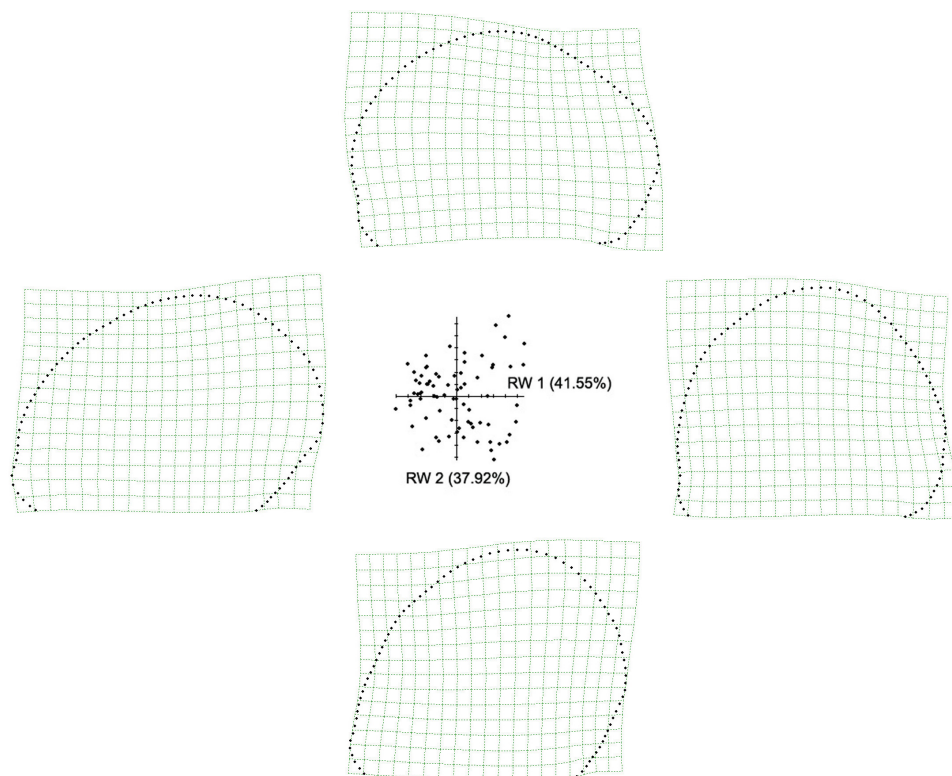


Figura 7.2.3.2.1.4a. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos masculinos del valle inferior del Río Negro.

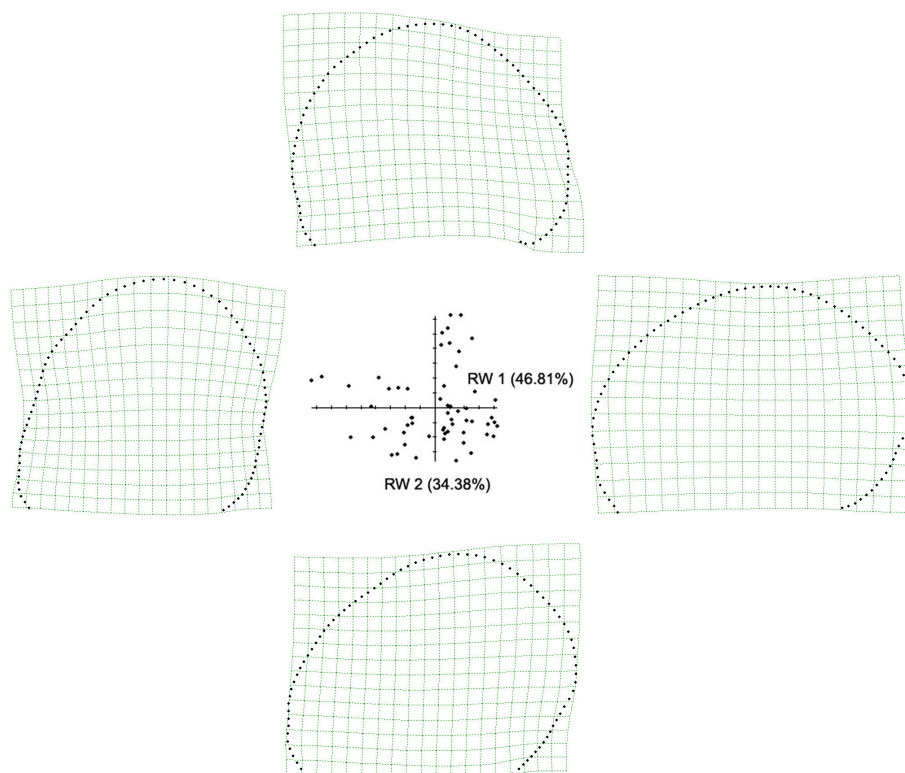


Figura 7.2.3.2.1.4b. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos femeninos del valle inferior del Río Negro.

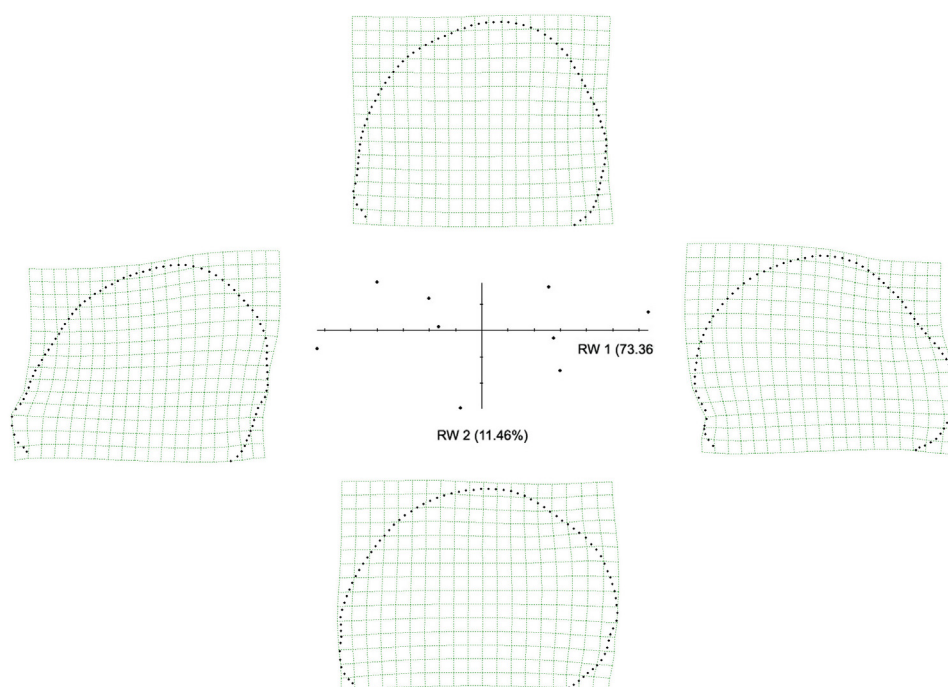


Figura 7.2.3.2.1.5a. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos masculinos de San Antonio.

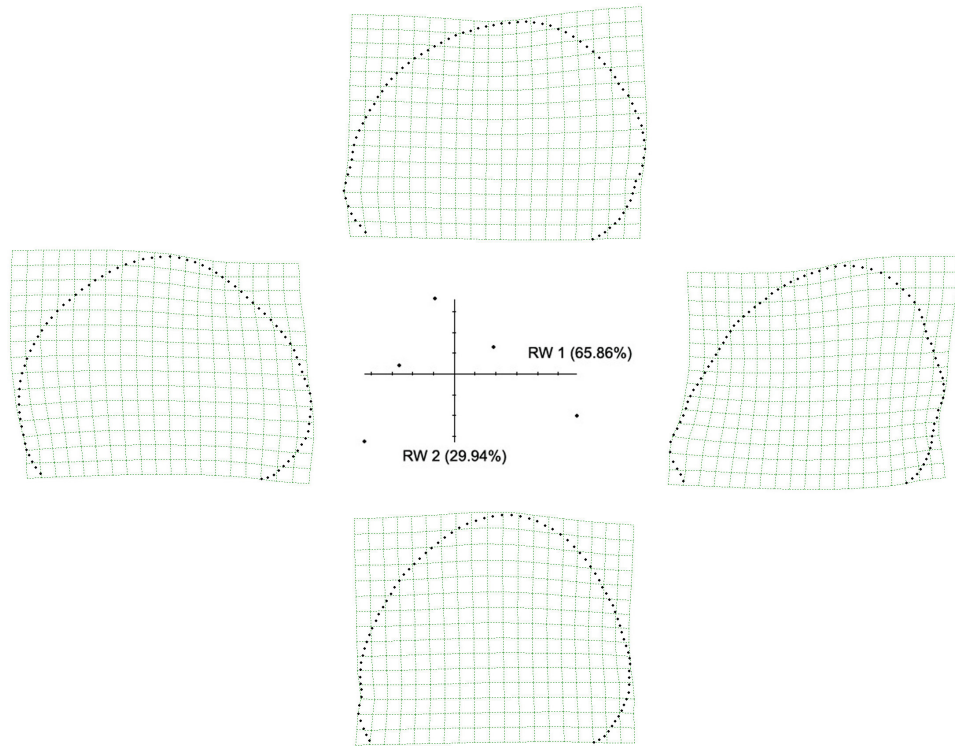


Figura 7.2.3.2.1.5a. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos femeninos de San Antonio.

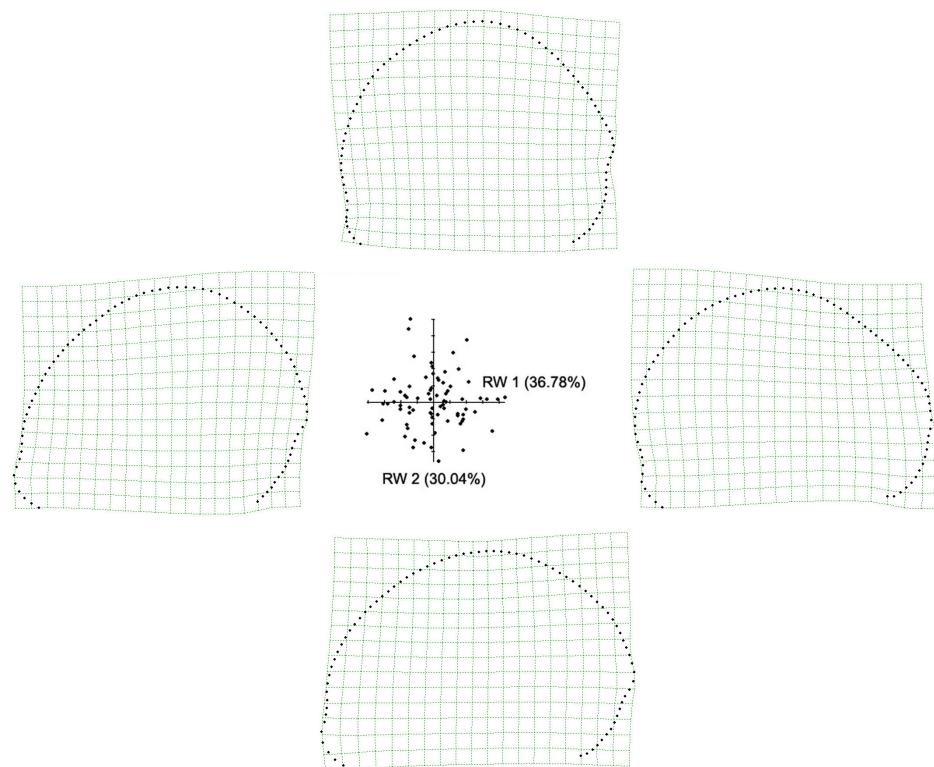


Figura 7.2.3.2.1.6a. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos masculinos del valle inferior del Río Chubut.

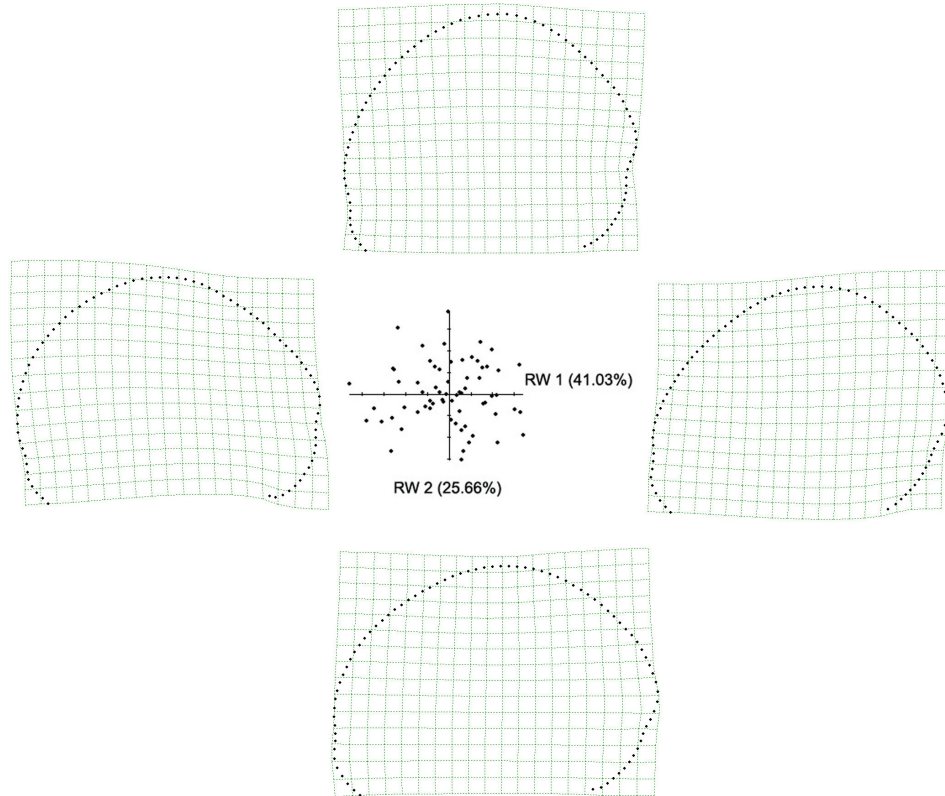


Figura 7.2.3.2.1.6b. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos femeninos del valle inferior del Río Chubut.

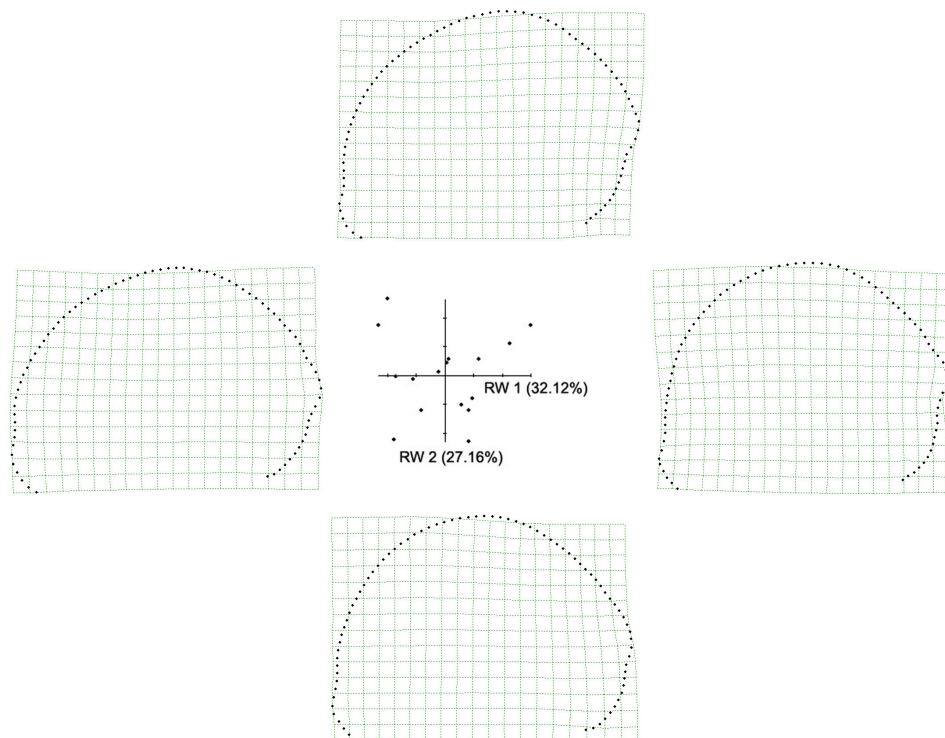


Figura 7.2.3.2.1.7a. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos masculinos del SO de Chubut y NO de Santa Cruz.

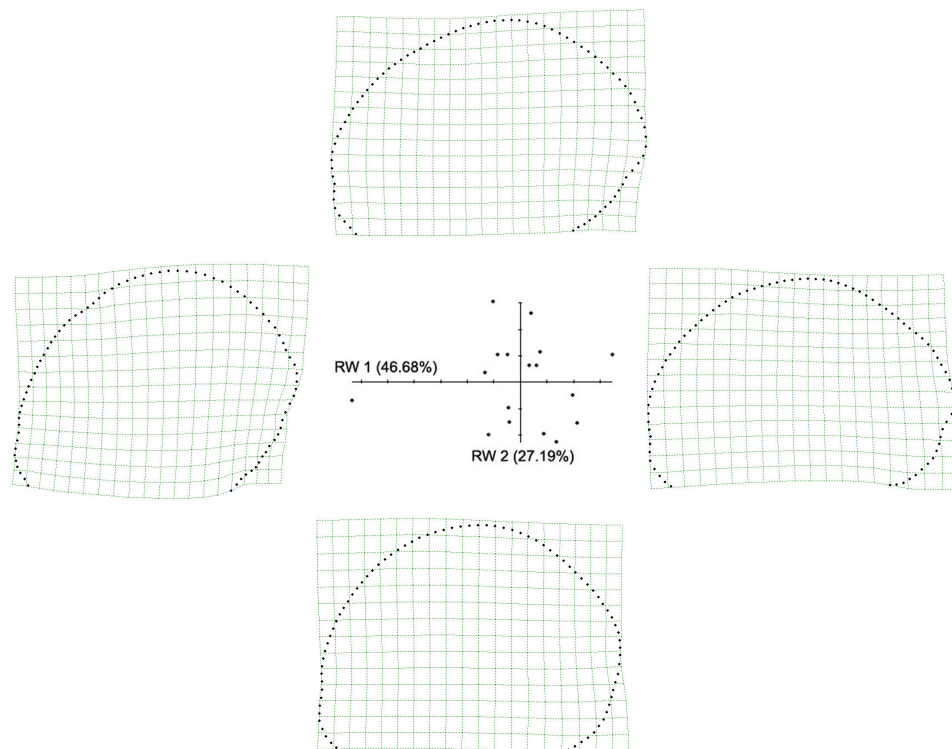


Figura 7.2.3.2.1.7b. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos femeninos del SO de Chubut y NO de Santa Cruz.

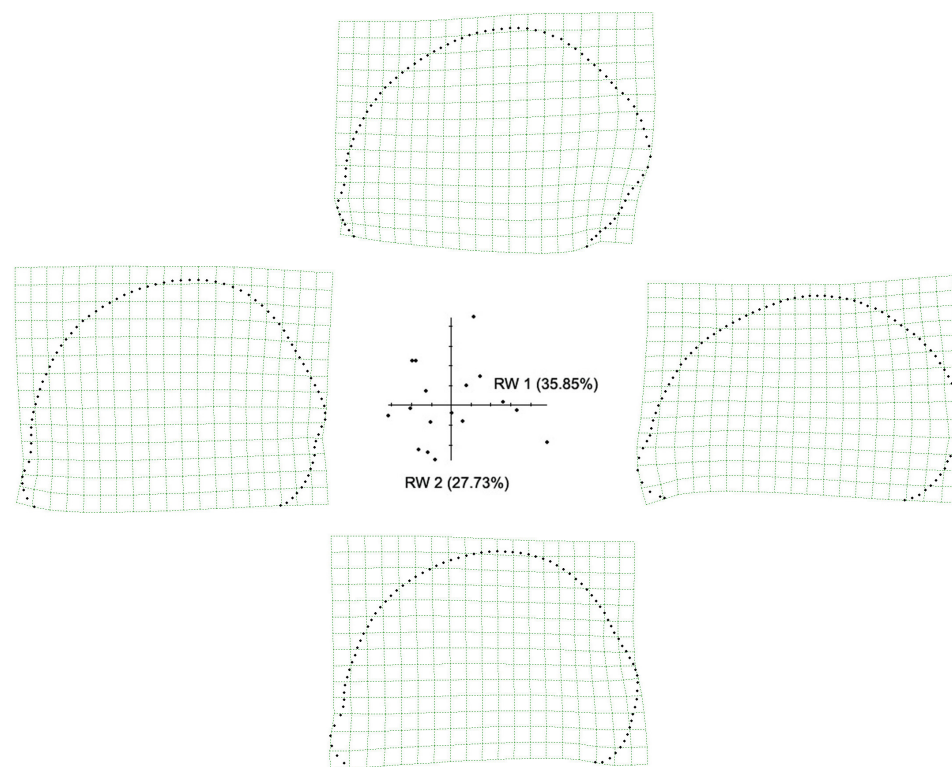


Figura 7.2.3.2.1.8a. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos masculinos del Sur de Patagonia continental.

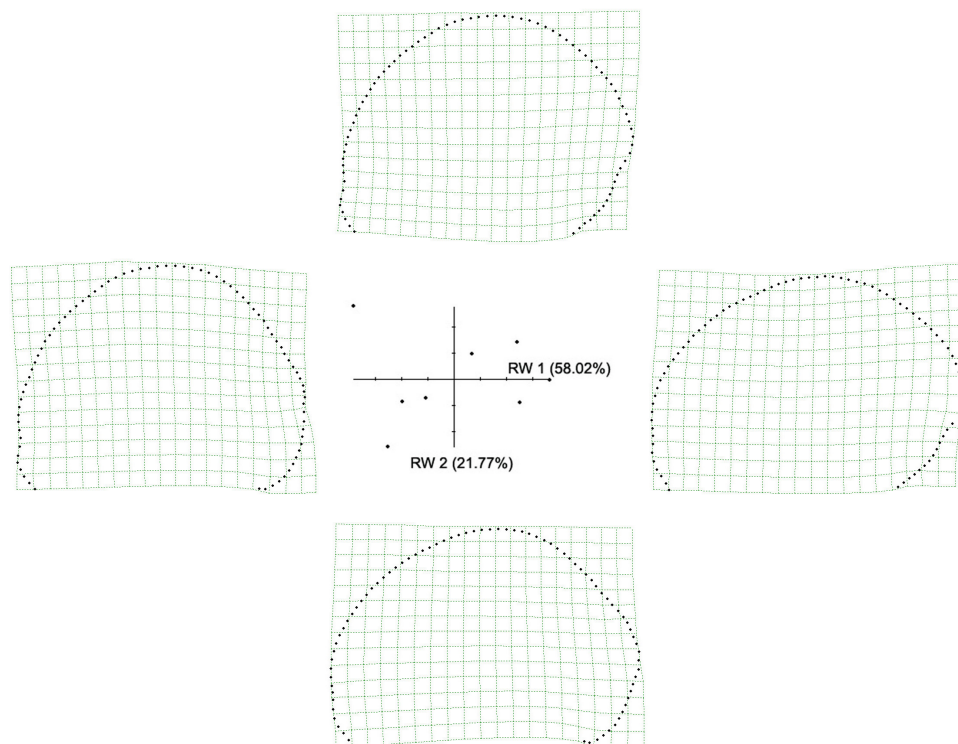


Figura 7.2.3.2.1.8b. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos femeninos del Sur de Patagonia continental.

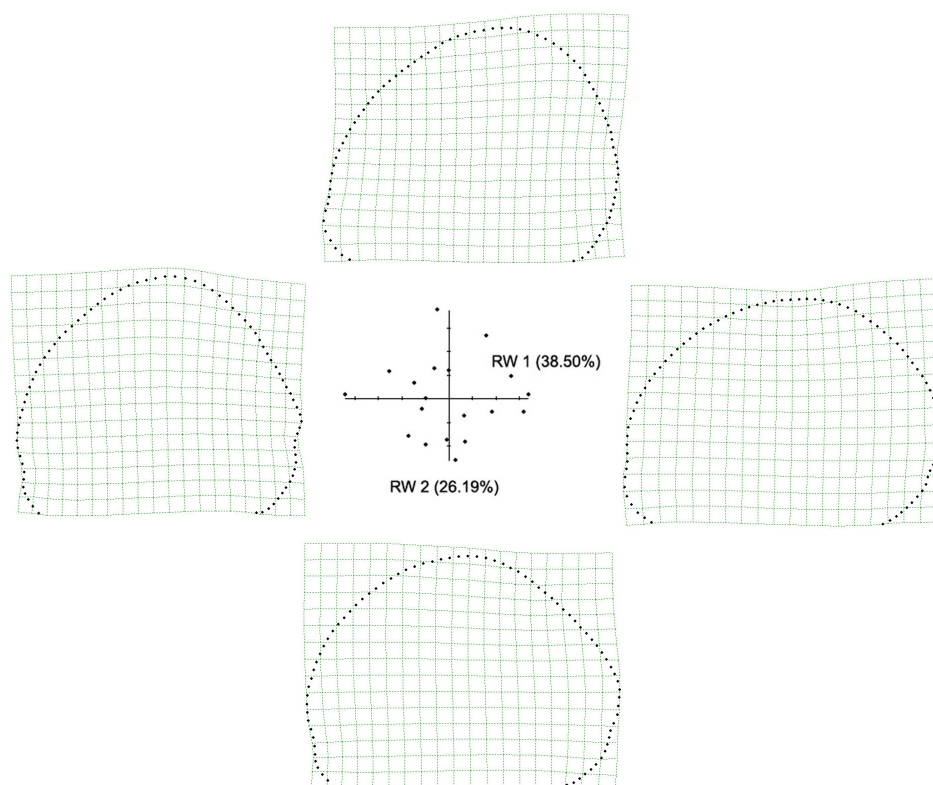


Figura 7.2.3.2.1.9a. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos masculinos del Norte de Cuyo.

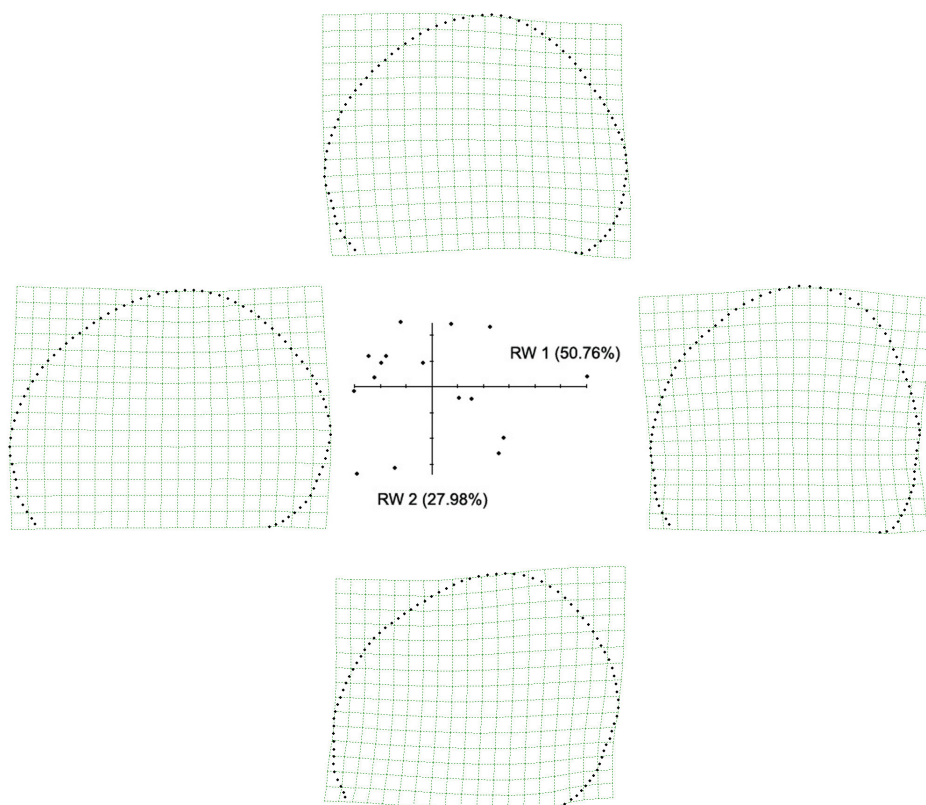


Figura 7.2.3.2.1.9b. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos femeninos del Norte de Cuyo.

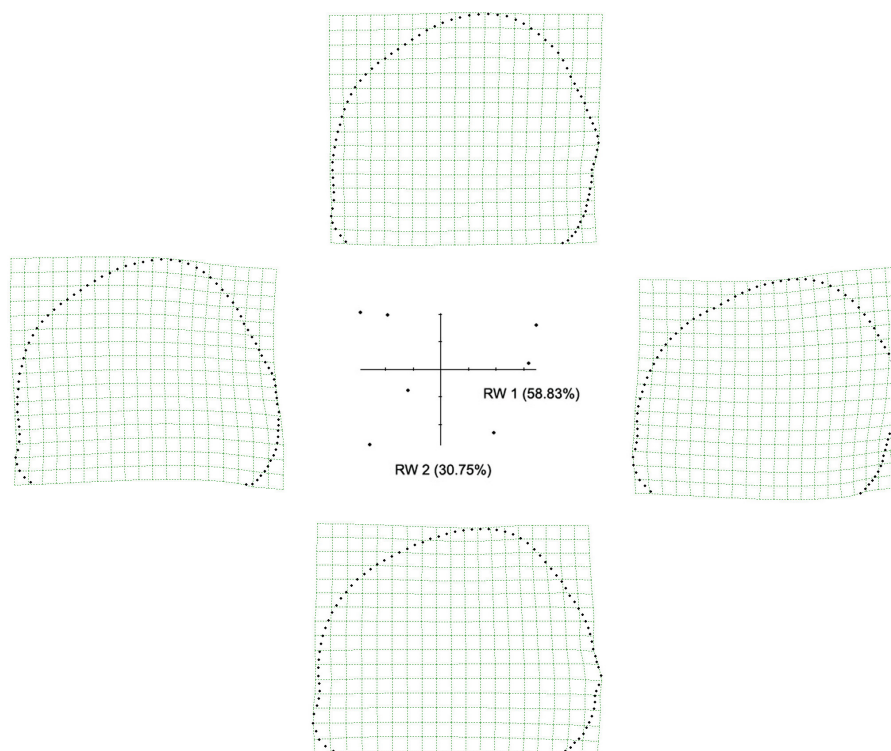


Figura 7.2.3.2.1.10a. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos masculinos del NO Argentino (Andalgala).

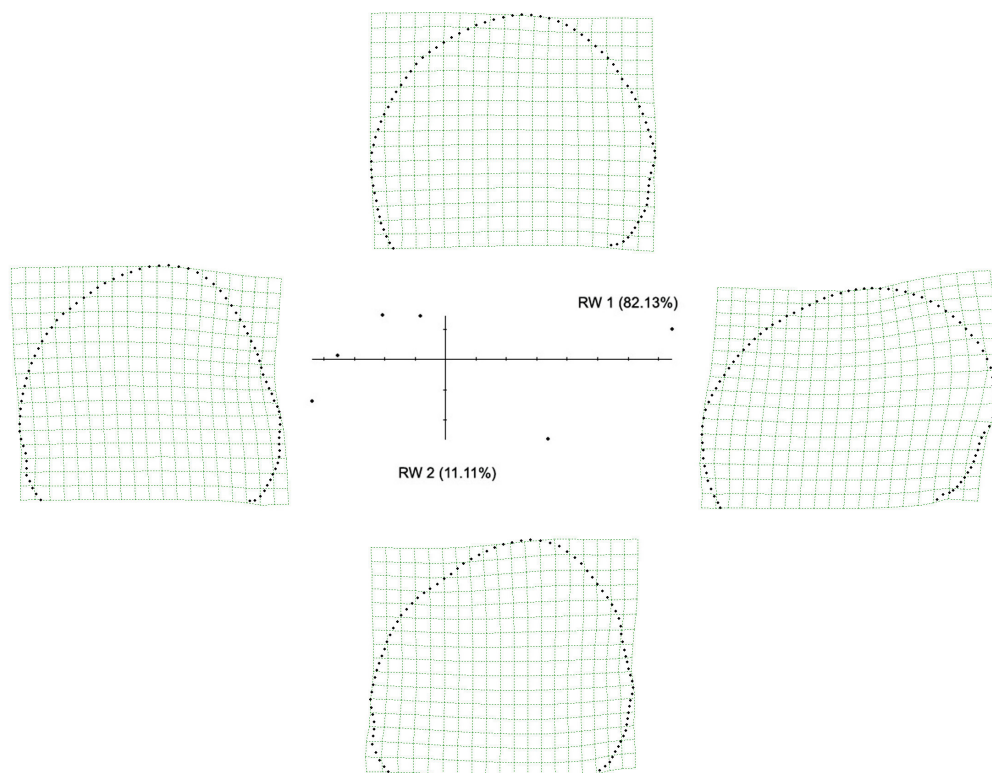


Figura 7.2.3.2.1.10b. Grillas de deformación de la bóveda craneana en norma lateral a lo largo de los dos primeros *relative warps* para los individuos femeninos del NO Argentino (Andalgalá).

En general es posible señalar que el Sudeste de la Región Pampeana presenta deformaciones artificiales del cráneo que son similares a las encontradas en Isla Gama, San Blas, desembocadura del Río Negro, San Rafael y San Antonio (solamente aquella con compresión en el lambda y expansión en el frontal que se encuentran en San Antonio Este). Hacia el sur de la Patagonia las deformaciones son más leves, encontrándose la compresión en el lambda en el valle del Río Chubut, pero con una menor expresión que en el Norte de Patagonia, y desapareciendo en las dos muestras de más al sur. A su vez la compresión en el occipital y el frontal que se observa en el Sudeste de la Región Pampeana se encuentra en la desembocadura del Río Negro, La Pampa y Neuquén (Perez y Barrientos 2003). Las muestras del Norte de Cuyo y Noroeste Argentino analizadas en este apartado muestran deformaciones que presentan algunas

diferencias con las observadas en el área del Norte de Patagonia y el Sudeste de la Región Pampeana. Particularmente, las deformaciones tardías del Norte de Patagonia y el Sudeste de la Región Pampeana están caracterizadas por una compresión en el región del lambda, mientras que la deformación presente en el Norte de Cuyo y Noroeste Argentino presenta una compresión leve en el frontal y una compresión posterior extendida en el lambda y el occipital.

Finalmente los ejes de mayor variación calculados para cada región fueron utilizados como *scores* en la diferenciación entre los individuos deformados y no-deformados en las mismas. El lugar de corte fue establecido mediante la observación de las morfologías ordenadas a lo largo de estos *scores*. Los resultados de la determinación de la deformación se encuentran en la Tabla 7.2.3.2.1.1.

Muestra	ND	PL	PF	TO o APO-P	C o APO-C	TE
Río Negro	F: 43 M: 39 I: 3	F: 9 M: 11 I: 1		F: 2 M: 8	F: 14 M: 10 I: 1	
Chubut	F: 42 M: 48 I: 2	F: 22 M: 29 I: 2	F: 6 M: 10 I: 2			
Andalgalá	F: 1 M: 3					F: 6 M: 6
San Juan	F: 14 M: 14					F: 4 M: 6
San Blas	F: 5 M: 5 I: 1	F: 8 M: 10 I: 2				
Isla Gama	F: 1 M: 1	F: 6 M: 4				
Chaco	M: 8**					
Delta	F: 5 M: 8**					
SE Pampa	M: 4	F: 2 M: 4		F: 2 M: 3	F: 1 M: 2	
Sur de Mendoza	F: 5 M: 13 M: 2**	F: 4 M: 9	M: 1			
Córdoba				M: 3		
San Antonio	F: 1 M: 1	F: 2 M: 3	F: 2 M: 5 *			
Laguna del Juncal 1 y 2	F: 8 M: 10				F: 5 M: 8	
SO de Chubut	F: 6 M: 7		F: 2 M: 1			
NO de Santa Cruz	F: 8 M: 5		F: 1 M: 4			
SE Chubut y NE Santa Cruz	F: 6 M: 5	F: 1 M: 3				
Sur de Patagonia continental	F: 3 M: 6		F: 4 M: 7 *			

Tabla 7.2.3.2.1.1. Resultados de la determinación de la deformación.

ND: no deformado; PL: compresión en la región del lambda, seguramente correspondiente con la Tabular erecta plano-lambda de Imbelloni (1924-25); PF: compresión leve en la región del frontal, seguramente correspondiente con la Tabular erecta plano-frontal de Imbelloni (1924-25); TO o APO-P: compresión en las regiones occipital y frontal, con morfologías planas en estos huesos, seguramente correspondiente con la Tabular oblicua de Imbelloni (1924-25); C o APO-C: compresión en las regiones occipital y frontal, con formas curvas en estos huesos, seguramente correspondiente con la Circular oblicua o la Tabular erecta pseudo-circular de Imbelloni (1924-25); TE: compresión en la región entre el lambda y el occipital, así como una leve compresión en el frontal, seguramente correspondiente con alguna categoría Tabular erecta de Imbelloni (1924-25).

*Difieren de la PF de Chubut (Figura 7, 10)

** Determinación visual

7.2.3.2.2. Asociación entre las deformaciones craneales artificiales y la variación en el esqueleto facial

Con el fin de conocer si existe asociación entre las deformaciones craneales artificiales de la bóveda craneana y el esqueleto facial, se calculó la correlación producto-momento de Pearson entre el primer RW en norma lateral y los dos primeros RW calculados sobre el esqueleto facial. En primer lugar en las muestras de San Blas que presentan grillas con compresión en la región del lambda y expansión en el frontal (PL), no se encontró asociación entre el primer RW en norma

lateral y los dos primeros RW faciales (Figura 7.2.3.2.2.1). La superposición de los consensos muestra que no existen diferencias significativas entre los individuos no-deformados y los deformados de esta muestra (Figuras 7.2.3.2.2.2). La otra muestra del Norte de Patagonia corresponde a los sitios 1 y 2 de Laguna del Juncal, para los cuales tampoco se encontraron asociaciones elevadas entre el primer RW en norma lateral y los faciales (Figura 7.2.3.2.2.3). La superposición de los consensos también muestra que no existen diferencias significativas entre los individuos no-deformados y

los deformados de la muestra (Figura 7.2.3.2.2.4). La otra muestra de Patagonia tampoco mostró la existencia de asociación entre el primer RW en norma lateral y los dos primeros RW faciales (Figura 7.2.3.2.2.5), así como tampoco diferencias entre los consensos de los grupos deformados y no-deformados (Figura 7.2.3.2.2.6). El análisis de la muestra del Norte de Cuyo arroja resultados similares a los anteriores, no habiendo asociación entre los RW faciales y el de la norma lateral (Figura 7.2.3.2.2.7), y mostrando escasas

diferencias la superposición de los puntos (Figura 7.2.3.2.2.8). Finalmente, el análisis de la muestra del Noroeste Argentino generó resultados diferentes a los anteriores, siendo alta las asociaciones entre el RW1 del esqueleto facial y la bóveda craneana (Figura 7.2.3.2.2.9) y más importantes, aunque no significativas, las diferencias al superponer los consensos de los individuos deformados y no-deformados (Figura 7.2.3.2.2.10).

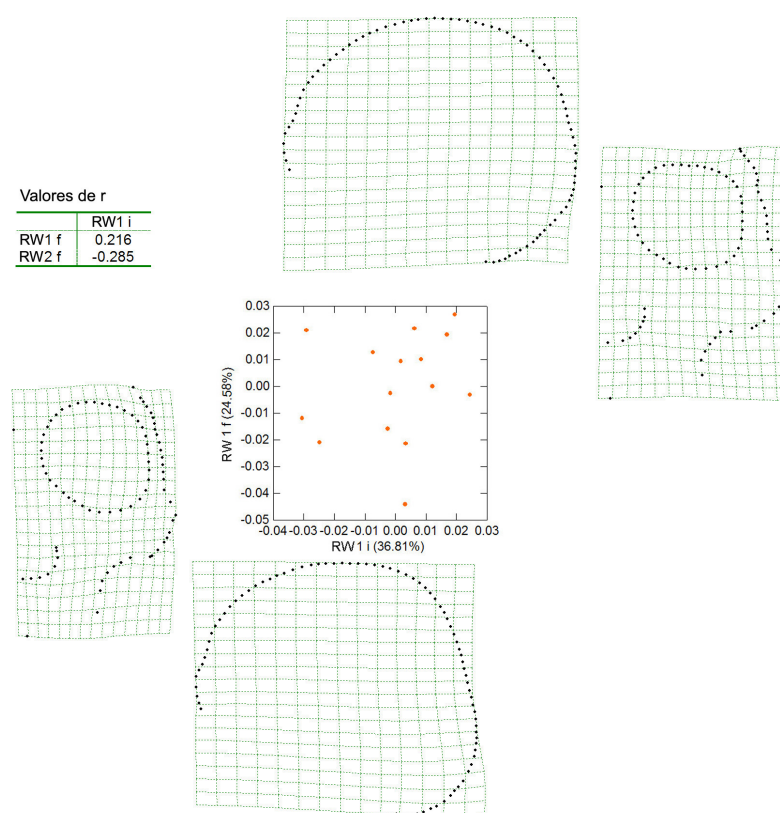


Figura 7.2.3.2.2.1a. Correlación entre los ejes de mayor variación neuro-craneal y aquellos en el esqueleto facial, así como las grillas de deformación asociadas para los individuos masculinos de San Blas.

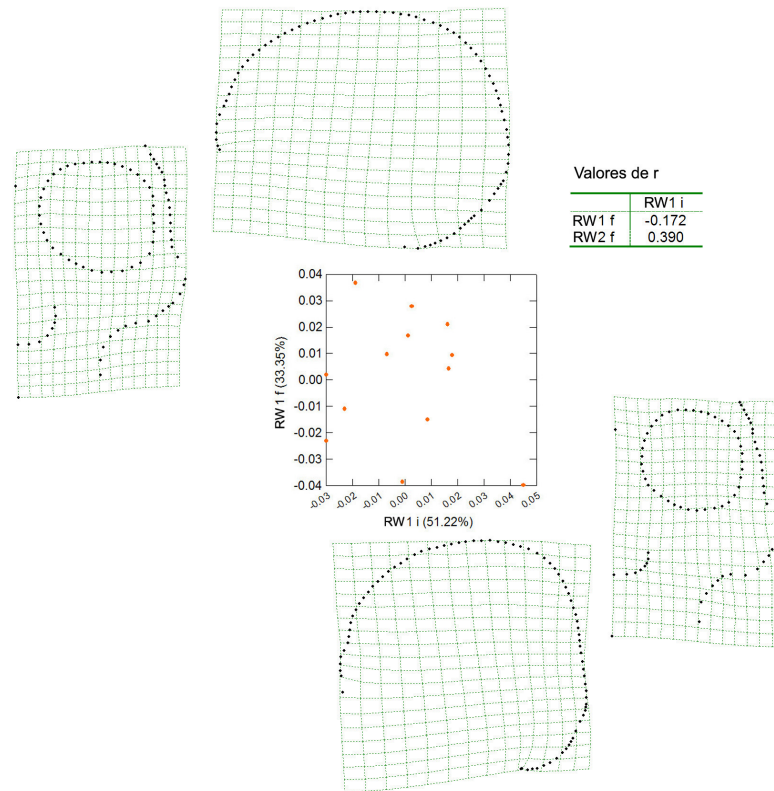


Figura 7.2.3.2.1b. Correlación entre los ejes de mayor variación neuro-craneal y aquellos en el esqueleto facial, así como las grillas de deformación asociadas para los individuos femeninos de San Blas.

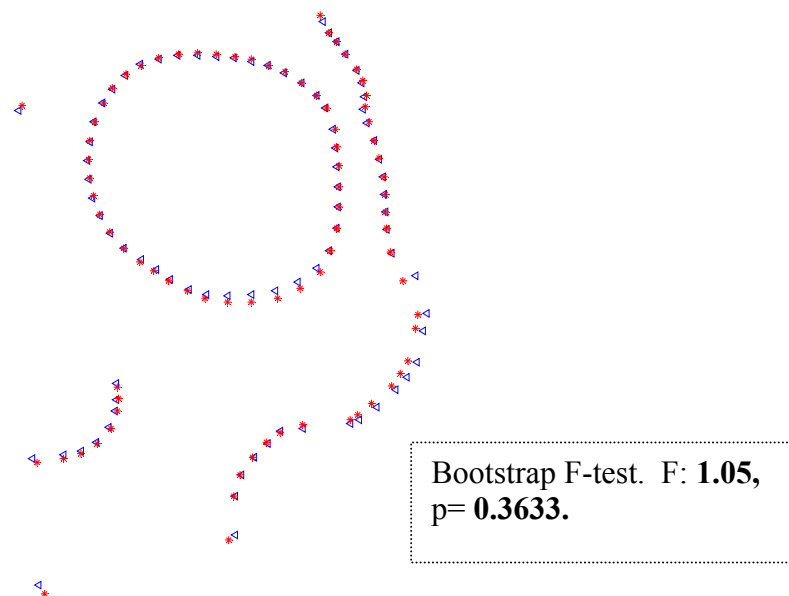


Figura 7.2.3.2.2a. Superposición del esqueleto facial individuos masculinos deformados (rojo) y no-deformados (azul) de San Blas.

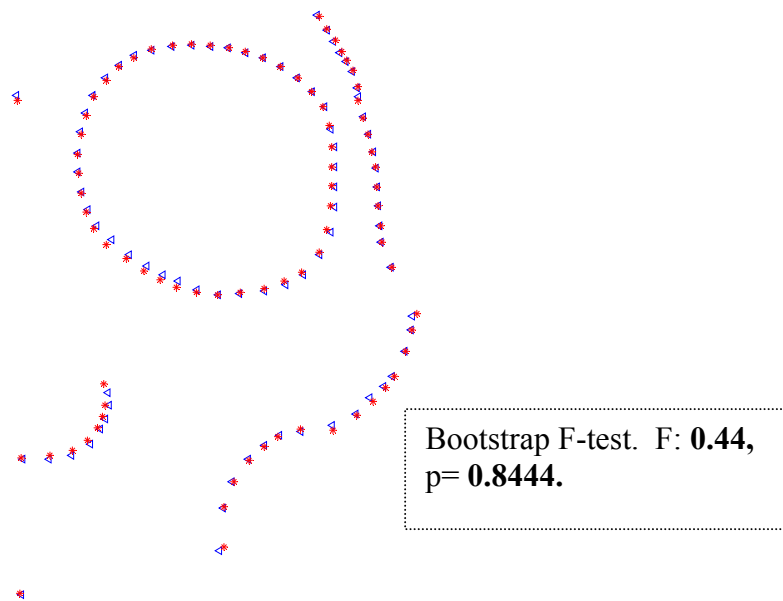


Figura 7.2.3.2.2b. Superposición del esqueleto facial individuos femeninos deformados (rojo) y no-deformados (azul) de San Blas.

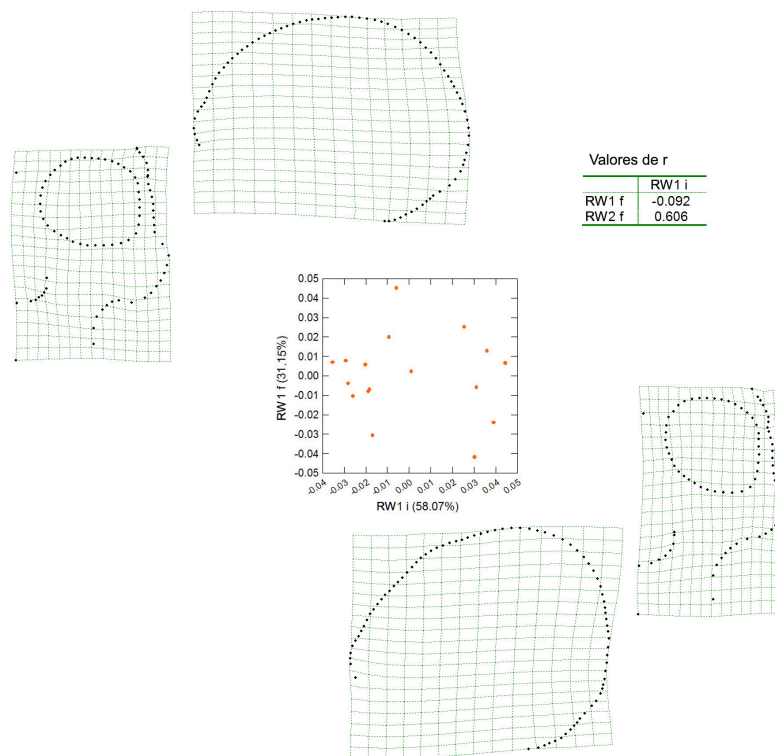


Figura 7.2.3.2.2.3a. Correlación entre los ejes de mayor variación neuro-craneal y aquellos en el esqueleto facial, así como las grillas de deformación asociadas para los individuos masculinos de Laguna del Juncal.

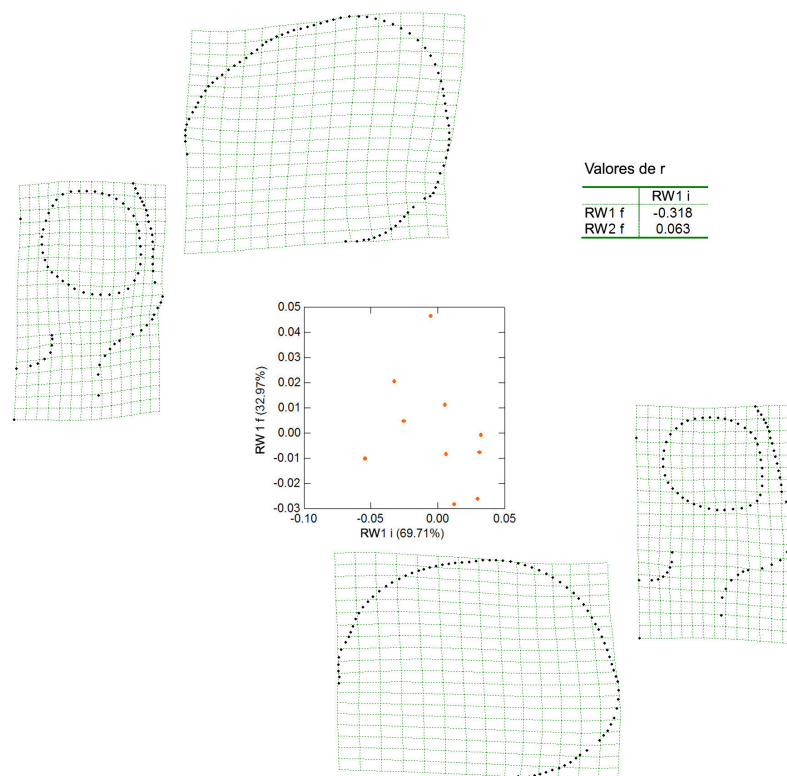


Figura 7.2.3.2.2.3b. Correlación entre los ejes de mayor variación neuro-craneal y aquellos en el esqueleto facial, así como las grillas de deformación asociadas para los individuos femeninos de Laguna del Juncal.

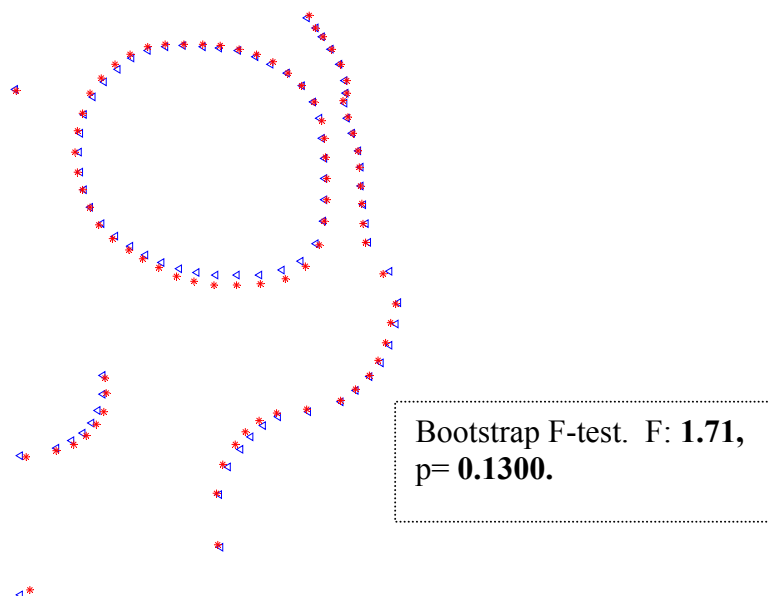


Figura 7.2.3.2.2.4a. Superposición del esqueleto facial individuos masculinos deformados (rojo) y no-deformados (azul) de Laguna del Juncal.

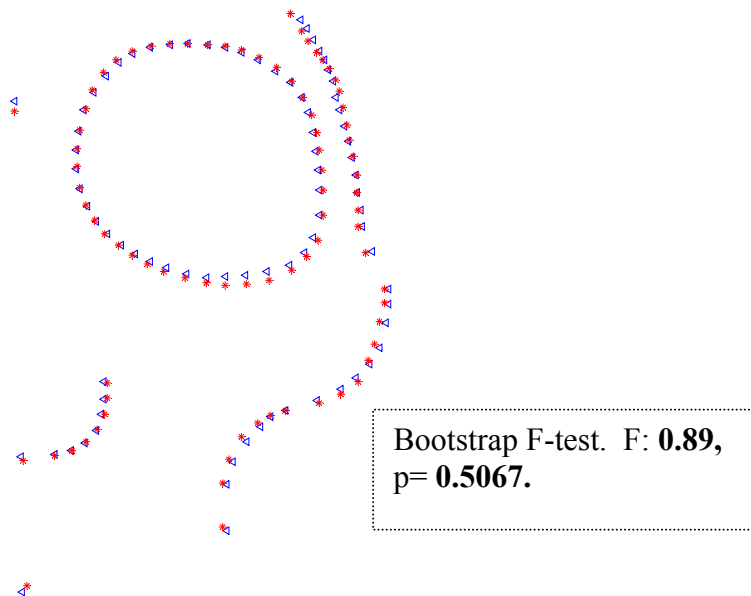


Figura 7.2.3.2.2.4b. Superposición del esqueleto facial individuos femeninos deformados (rojo) y no-deformados (azul) de Laguna del Juncal.

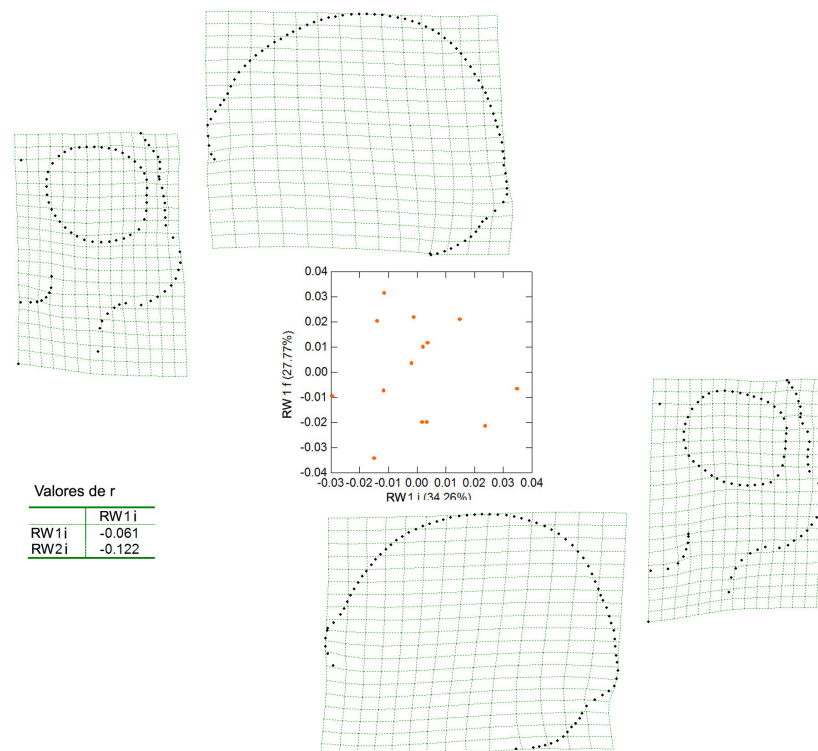


Figura 7.2.3.2.2.5a. Correlación entre los ejes de mayor variación neuro-craneal y aquellos en el esqueleto facial, así como las grillas de deformación asociadas para los individuos masculinos del SO de Chubut y NO de Santa Cruz.

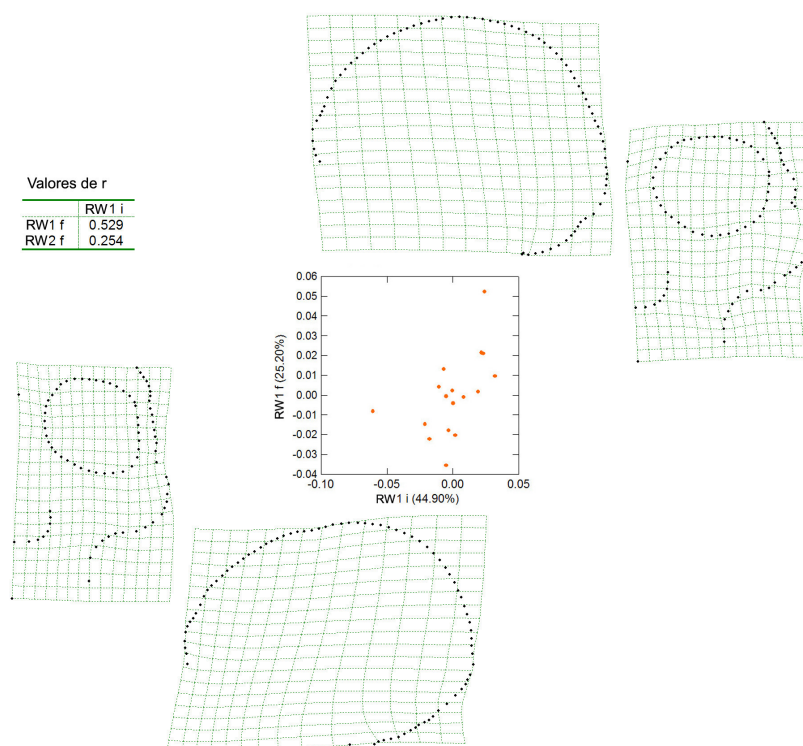


Figura 7.2.3.2.2.5b. Correlación entre los ejes de mayor variación neuro-craneal y aquellos en el esqueleto facial, así como las grillas de deformación asociadas para los individuos femeninos del SO de Chubut y NO de Santa Cruz.

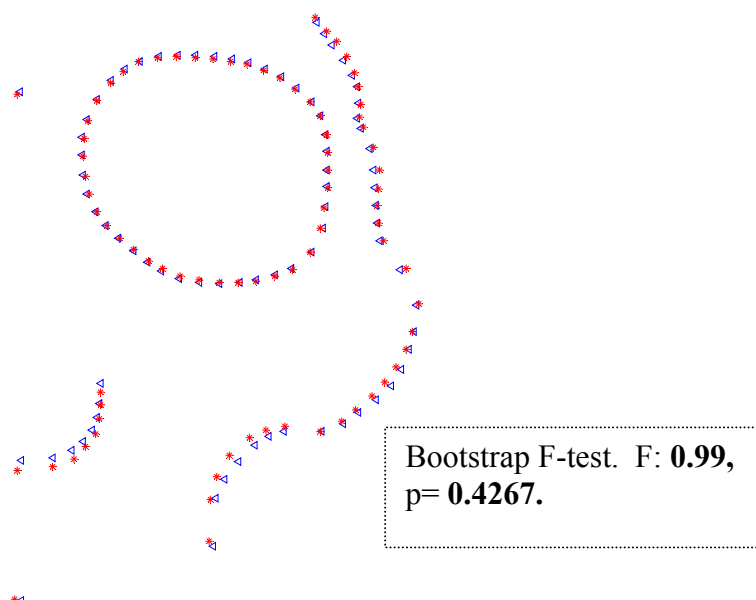


Figura 7.2.3.2.2.6a. Superposición del esqueleto facial individuos masculinos deformados (rojo) y no-deformados (azul) del SO de Chubut y NO de Santa Cruz.

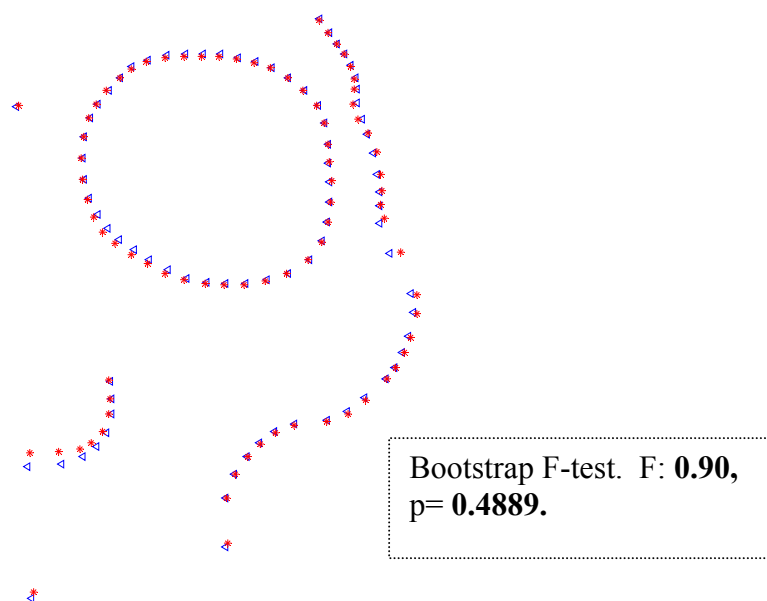


Figura 7.2.3.2.2.6b. Superposición del esqueleto facial individuos femeninos deformados (rojo) y no-deformados (azul) del SO de Chubut y NO de Santa Cruz.

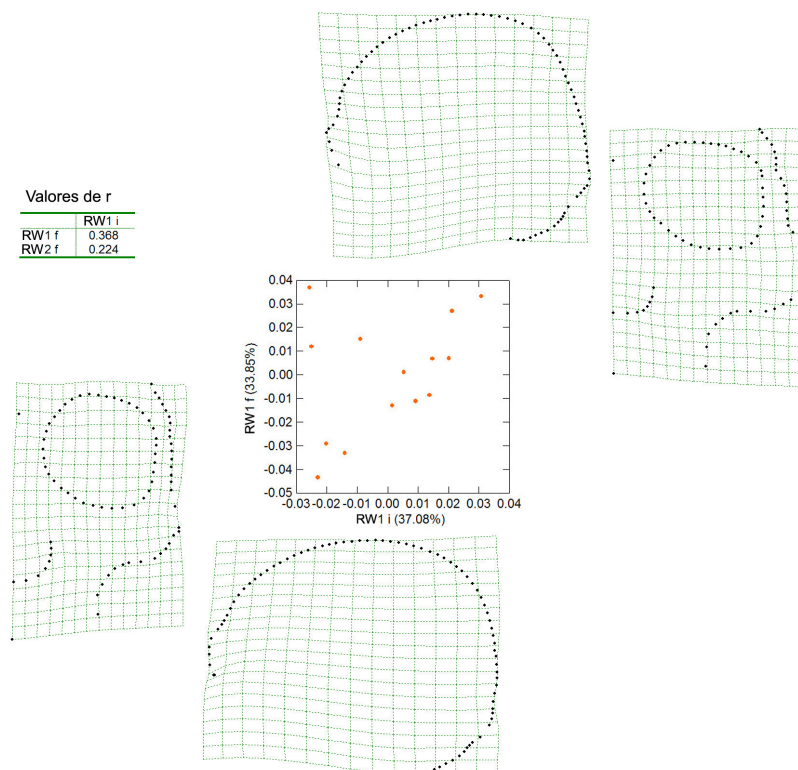


Figura 7.2.3.2.2.7a. Correlación entre los ejes de mayor variación neuro-craneal y aquellos en el esqueleto facial, así como las grillas de deformación asociadas para los individuos masculinos del Norte de Cuyo.

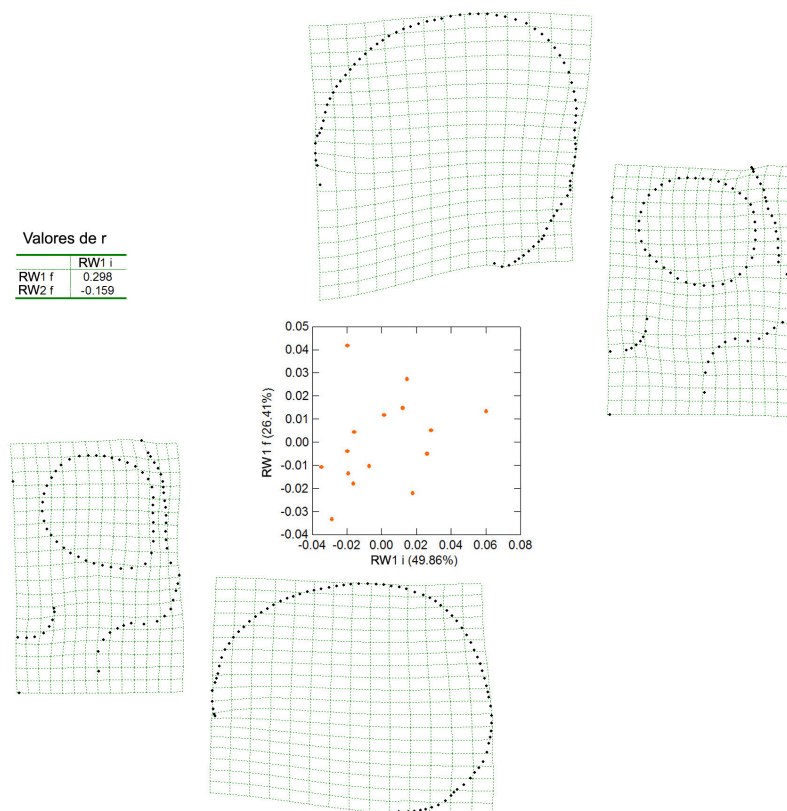


Figura 7.2.3.2.7b. Correlación entre los ejes de mayor variación neuro-craneal y aquellos en el esqueleto facial, así como las grillas de deformación asociadas para los individuos femeninos del Norte de Cuyo.

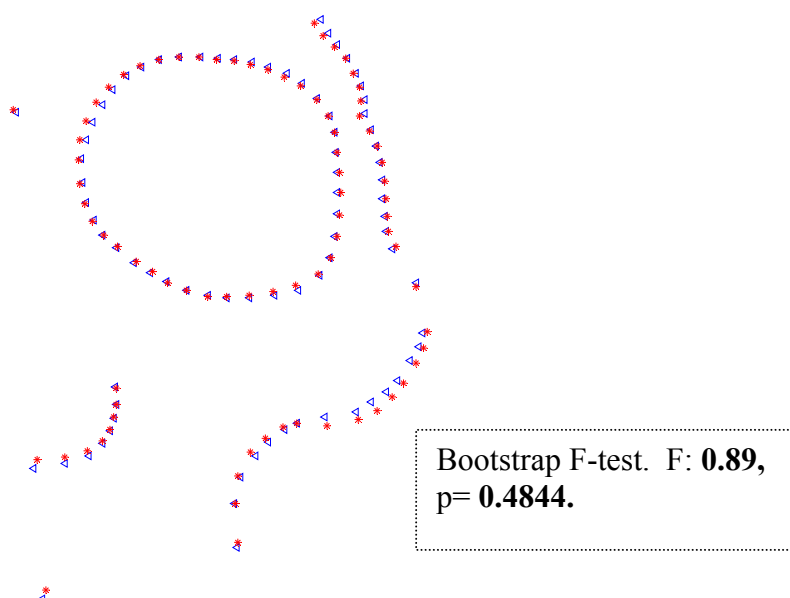


Figura 7.2.3.2.8a. Superposición del esqueleto facial individuos masculinos deformados (rojo) y no-deformados (azul) del Norte de Cuyo.

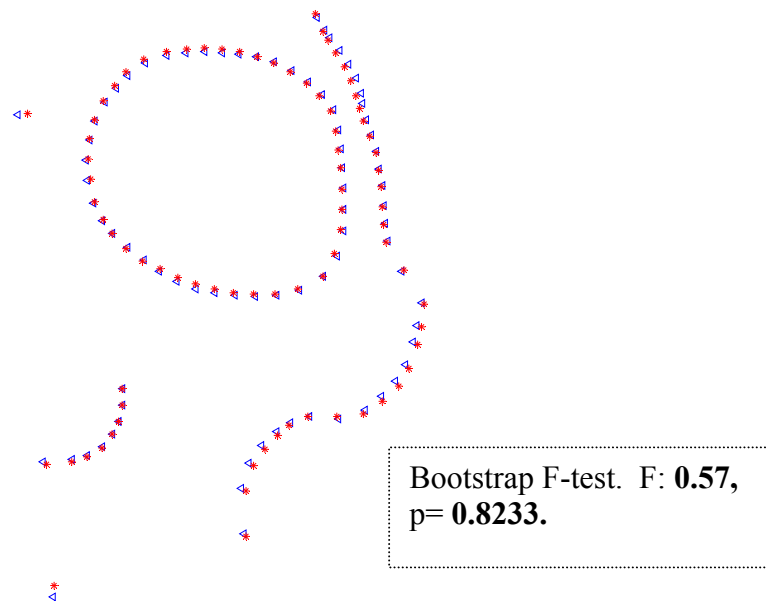


Figura 7.2.3.2.2.8b. Superposición del esqueleto facial individuos femeninos deformados (rojo) y no-deformados (azul) del Norte de Cuyo.

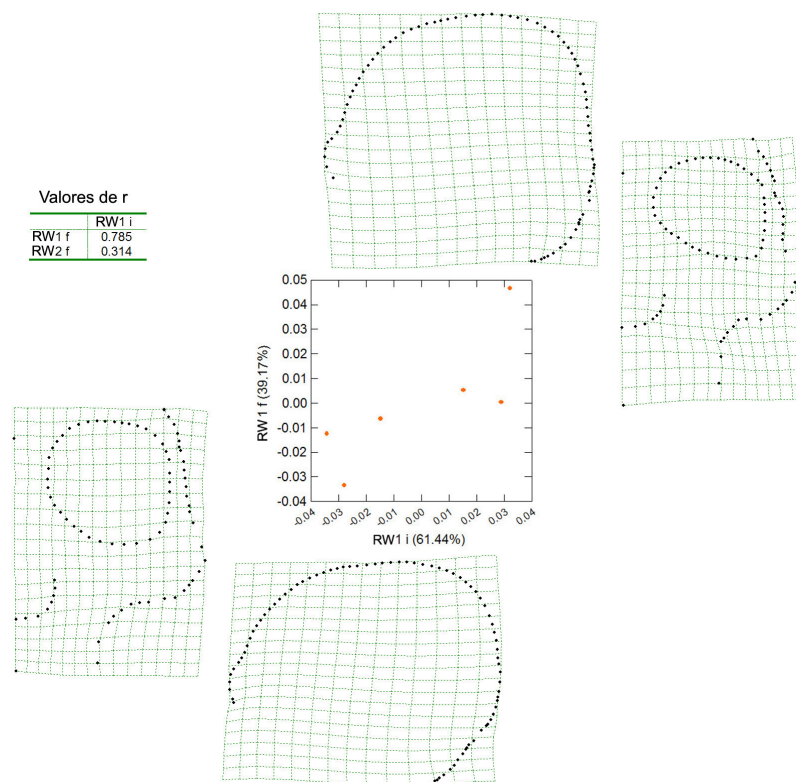


Figura 7.2.3.2.2.9a. Correlación entre los ejes de mayor variación neuro-craneal y aquellos en el esqueleto facial, así como las grillas de deformación asociadas para los individuos masculinos del NO Argentino (Andalgala).

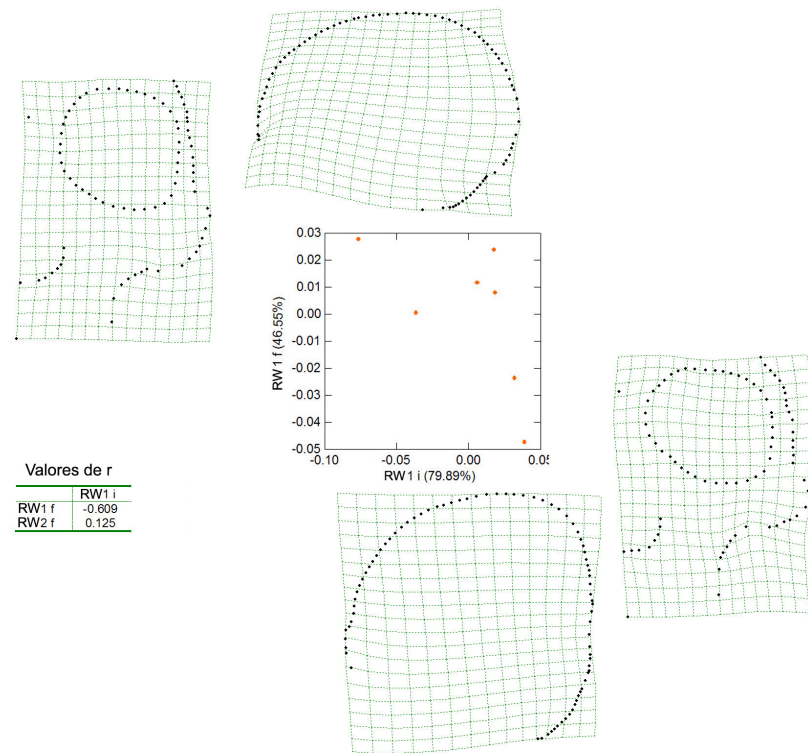


Figura 7.2.3.2.9b. Correlación entre los ejes de mayor variación neuro-craneal y aquellos en el esqueleto facial, así como las grillas de deformación asociadas para los individuos femeninos del NO Argentino (Andalgala).

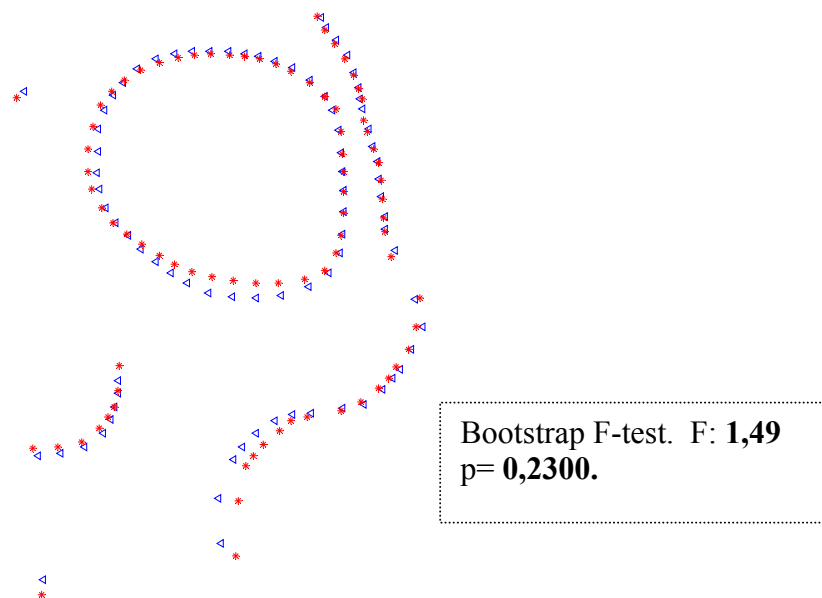


Figura 7.2.3.2.10a. Superposición del esqueleto facial individuos masculinos deformados (rojo) y no-deformados (azul) del NO Argentino.

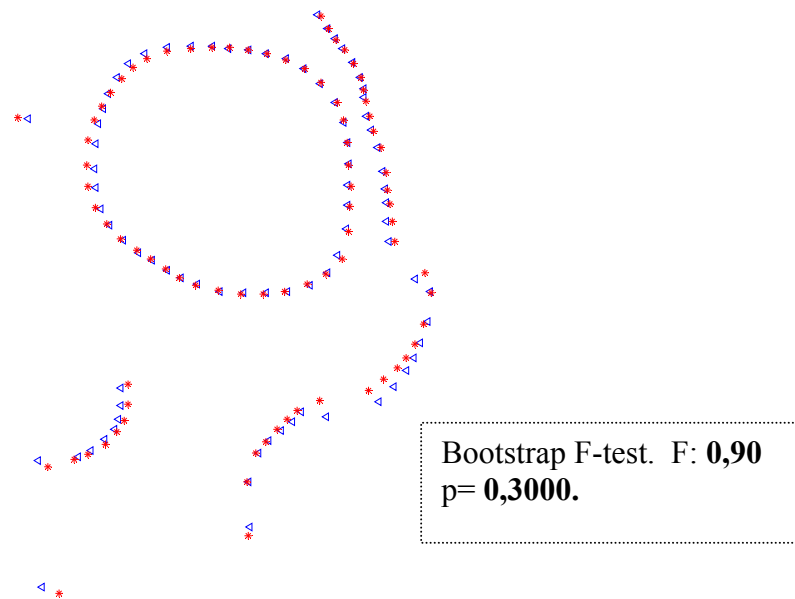


Figura 7.2.3.2.2.10b. Superposición del esqueleto facial individuos femeninos deformados (rojo) y no-deformados (azul) del NO Argentino.

Los resultados obtenidos en este apartado muestran que el efecto de las deformaciones del cráneo en las muestras analizadas (principalmente aquellas provenientes de Patagonia) no es significativo, y por lo tanto menor a la variación morfológica de origen biológico entre los individuos que las componen.

7.2.3.2.3. Diferencias entre los espacios multidimensionales faciales generados en base a muestras con y sin individuos deformados

Las ordenaciones (RW) de los consensos de muestras incluyendo individuos deformados y no-deformados, así como no-deformados únicamente, presentan grandes similitudes entre ellas (Figura 7.2.3.2.3.1). El valor de m_{12} (pseudo-correlación) entre estas ordenaciones fue alta tanto para los individuos masculinos ($m_{12} = 0.925$, $p = 0.0005$) como para los femeninos ($m_{12} = 0.938$, $p = 0.0002$).

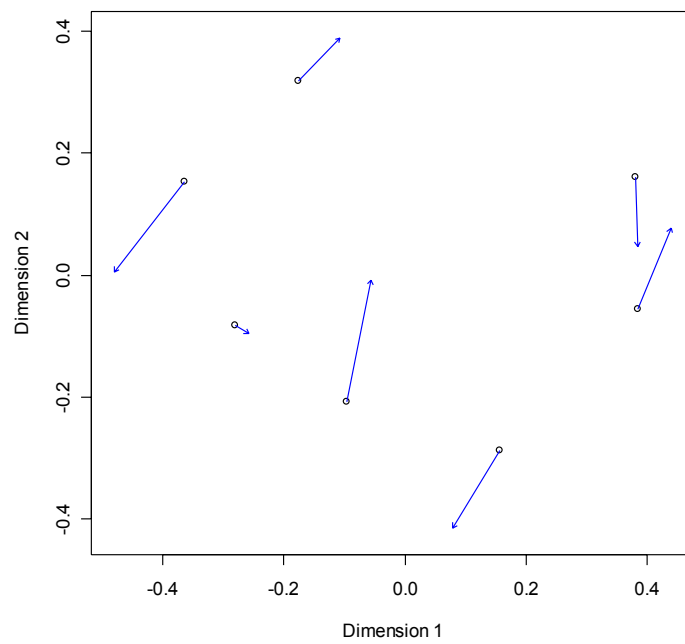


Figura 7.2.3.2.3.1a. Residuos *Procrustes* de la superposición de los dos primeros *relative warps* para los consensos de los individuos masculinos deformados y no deformados vs. deformados.

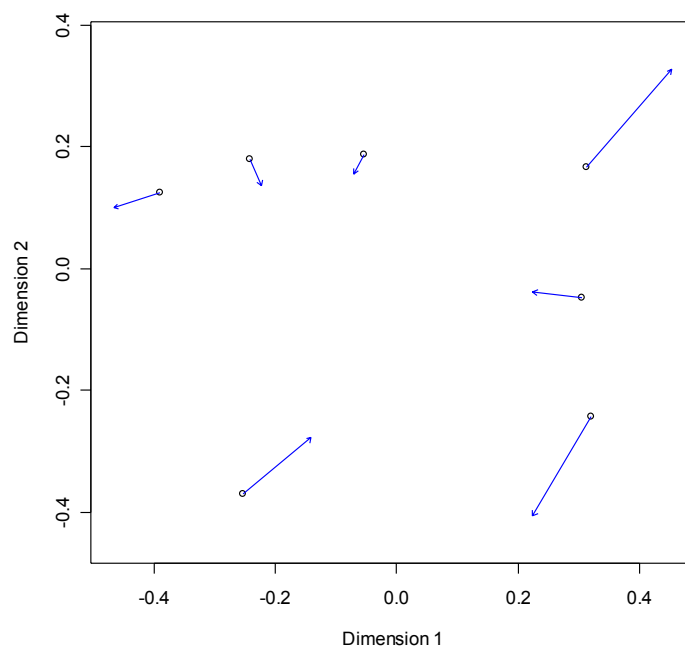


Figura 7.2.3.2.3.1b. Residuos *Procrustes* de la superposición de los dos primeros *relative warps* para los consensos de los individuos femeninos deformados y no deformados vs. deformados.

De un modo similar a los resultados de los análisis del apartado anterior, los obtenidos en este muestran que el efecto de las deformaciones del cráneo entre las muestras analizadas no es significativo, y por lo tanto menor a la variación biológica existente entre las muestras analizadas.

7.2.3.3. *Discusión*

7.2.3.3.1. Variabilidad en las deformaciones intencionales del cráneo en las regiones analizadas

En el Sudeste de la Región Pampeana se observaron deformaciones con compresión en la zona del lambda (PL), así como también deformaciones antero-posteriores oblicuas (APO, probablemente correspondientes con las deformaciones Tabular oblicua y Circular oblicua o Seudo-circular de Imbelloni 1924-25). Estas dos deformaciones se encuentran también en la desembocadura del Río Negro. A su vez la deformación caracterizada por la compresión en la zona del lambda y expansión del frontal (PL, probablemente correspondiente con el grupo Tabular erecto plano-lámbdico de Imbelloni 1924-25) se encuentra en San Blas, Isla Gama, San Rafael, Neuquén y, aunque más leve, en la desembocadura del Río Chubut. Diferentes fechados establecidos para el Sudeste de la Región Pampeana (Barrientos *et al.* 1997; Madrid y Barrientos 2000; Oliva *et al.* 1991), el Río Colorado (Martínez 2002, 2004; Martínez y Figuerero Torres 2000), San Rafael (Gil *et al.* 2006; Novellino 2002), Neuquén (Della Negra y Novellino 2005), La Pampa (Berón y Baffi 2003) y Chubut (Gómez Otero y Dahinten 1997-1998), así como los contextos de excavación (Bórmida 1950; Barrientos 1997, 2001; Outes 1907; Vignati 1931), establecen que estas últimas morfologías asignables a deformaciones artificiales corresponden al Holoceno tardío final (Tabla 7.2.3.1). Además es importante destacar que su distribución geográfica es acotada al Norte de Patagonia (incluyendo el Sur de Cuyo) y al Sudeste de la Región Pampeana. Las deformaciones de las dos muestras del Norte de Cuyo y del Noroeste Argentino analizadas en este apartado difieren en sus características morfométricas de las morfologías relacionadas con la deformación del cráneo que se encuentran en el Norte de Patagonia y el Sudeste de la Región Pampeana, tendiendo las primeras a involucrar una región más amplia de la escama del occipital y la región del lambda. Por otro lado las deformaciones antero-posteriores oblicuas que se encuentran en la desembocadura del Río Negro, Neuquén y el Sudeste de la Región Pampeana tienen fechados en esta última que van desde el Holoceno tardío inicial al Holoceno temprano-medio¹ (Barrientos 1997; Berón y Baffi 2003; Della Negra y Novellino 2005; Oliva *et al.* 1991; Tabla 7.2.3.1). Dentro de estas deformaciones se encuentra un grupo

con el frontal y el occipital curvo (APO-C), y otro grupo con ellos planos (APO-P). Estas deformaciones probablemente corresponden con los grupos tabular oblicuo (TO) y seudo-circular (SC) o Circular oblicuo (C) de Imbelloni (1924-25). Para el Río Negro no hay fechados, pero los contextos de excavación apoyan esta misma secuencia en los alrededores de la antigua laguna del Juncal (Bórmida 1950), siendo los sitios Laguna del Juncal 1, 2 (Museo Etnográfico, ver Bórmida 1950) y Laguna del Juncal 4 (Museo de Ciencias Naturales, ver Moreno 1874) los más antiguos, los cuales presentan el frontal y el occipital curvo (APO-C). Asimismo, aquellas muestras con el frontal y el occipital plano parecen tener cronologías intermedias entre las anteriores y las que presentan compresión en la región del lambda (ver discusión en Barrientos 1997; Berón y Baffi 2003; Bórmida 1950, 1953-54), sin embargo es necesario contar con más fechados para conocer la distribución temporal exacta de las mismas. Una posición cronológica similar a estos últimos tienen los cráneos con una leve deformación del frontal del valle del Río Chubut (PF, probablemente correspondiente con el grupo Tabular erecto plano-frontal de Imbelloni 1924-25; Gómez Otero y Dahinten 1997-98).

Hasta el presente, generalmente, los trabajos en el área han analizado las deformaciones craneales determinando los diferentes casos de acuerdo con las clasificaciones tradicionales (i.e. Dembo e Imbelloni 1938; Imbelloni 1924-25). Los trabajos pioneros de Imbelloni (1924-25, 1932) y Bórmida (1953-54) en el área han postulado que únicamente el tipo tabular erecto, definido por el primero de ellos, se encuentra en el área con tres de sus variantes: plano-lámbdica, plano-frontal y seudo-circular (Dembo e Imbelloni 1938). Muchos trabajos posteriores han discutido esta afirmación (Barrientos y Perez 2005; Mendonça *et al.* 1988-89; Cocilovo y Guichon 1994; entre otros). Esta no es una aproximación demasiado útil ya que la naturaleza continua de las morfologías analizadas, sumado a la gran subjetividad (intra e interobservador) en el momento de determinar las deformaciones craneales, dificulta la clasificación visual de los cráneos en grupos exclusivos. La utilización de técnicas de la morfometría geométrica, que permiten una buena descripción de la bóveda craneana, posibilita agrupar morfologías similares - aunque con variación interna- generadas artificialmente y de este modo efectuar un análisis más objetivo de las deformaciones del cráneo. Como se desprende de este análisis los resultados obtenidos pueden ser relacionado con las clasificaciones previas para el área (v.g. APO-P con TO), existiendo mayor variación en los resultados de este estudio que aquella señalada por Imbelloni (1924-25, 1932) y Bórmida (1953-54). Particularmente es destacable que la presencia de morfologías artificiales que recuerdan a las variantes circulares y tabulares oblicuas de Dembo e Imbelloni (1938) ha sido

¹ Aunque el fechado de un individuo con esta deformación en el sitio Arroyo Seco 2 tiene problemas (ver Barrientos 1997).

planteada en trabajos previos (Barrientos 1997; Cocilovo y Guichón 1994; Mendonça *et al.* 1988-89; Perez y Barrientos 2003), y confirmadas por los resultados del presente. Sin embargo, como fue planteado anteriormente, hay que ser cuidadoso con estas relaciones ya que el error interobservador puede ser una fuente importante de variación en este tipo de análisis (Gonzalez *et al.* 2004; Perez y Barrientos 2003).

7.2.3.3.2. Influencia de la deformación artificial del cráneo sobre el esqueleto facial en las regiones analizadas

La relación entre la deformación craneana artificial y la morfología del esqueleto facial ha sido investigada en trabajos previos (ver revisión en Antón 1989), sin embargo los resultados son contradictorios y poco claros. Parte de los problemas en muchos trabajos esta relacionado con que se confunde el efecto de diferencias morfológicas interpoblacionales con las de la deformación (Kohn *et al.* 1993). Por otro lado parece que en parte estos resultados están condicionados por las muestras que se analizan, por lo cual es recomendable evaluar esta problemática en cada caso particular (Varela *et al.* 2004). Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que las deformaciones de Patagonia no afectan significativamente el esqueleto facial como para que su efecto sea mayor al de la variación intrapoblacional de origen biológico. Asimismo, es importante remarcar que el efecto de la deformación craneal artificial sobre el esqueleto facial es menor al de las diferencias interpoblacionales en el área estudiada, como se desprende de los resultados del análisis de PROTEST. Estos resultados son concordantes con otros obtenidos recientemente para Patagonia continental (Cocilovo 1973; Gonzalez-José 2003), donde se muestra que las dimensiones del esqueleto facial no son afectadas de manera significativa por la deformación.

7.3. Agrupamiento de las muestras para el estudio de las relaciones evolutivas

En base a los análisis y discusiones del apartado previo, y con el objetivo de poner a prueba las hipótesis de este trabajo, se agruparon por sexo los individuos adultos jóvenes procedentes del Sudeste de la Región Pampeana correspondientes a: 1) transición Holoceno temprano/medio (ca. 8000 a 6000 años AP); 2) Holoceno tardío inicial (ca. 2500 a 1500 AP), y 3) Holoceno tardío final (ca. 1500 a 400 AP) (ver Barrientos 1997, 2001; Figura 7.1; Tabla 7.1), y de áreas vecinas (*Noreste de Patagonia, Centro de Patagonia, Sur de Patagonia, Cuyo, Noroeste Argentino, Chaco, Sierras Centrales y Noreste de la Región Pampeana*; Figura 7.2; Tabla 7.2). Las mismas provienen de diversos sitios arqueológicos de las regiones mencionadas y su antigüedad probable fue establecida, según los casos, a través de fechados radiocarbónicos, asociación contextual y tipo de deformación artificial (Baffi y Berón 1992; Barrientos 1997, 2001; Berón y Baffi 2003; Lehmann-Nitsche 1910; Tablas 7.1 y 7.2.3.1).

Las muestras utilizadas en las comparaciones efectuadas con el fin de establecer las relaciones evolutivas fueron agrupadas asignando los sitios o casos, en base a los criterios mencionados, a diferentes momentos del Holoceno (Tablas 7.1 y 7.2.3.1). Se establecieron periodos de entre 1000-1100 años (para el Holoceno tardío) y 1500 años (para el Holoceno temprano/medio), con el fin de estudiar la variación temporal en una escala amplia (ver Tablas 7.1 y 7.2.3.1). Asimismo, el agrupamiento geográfico de los individuos fue realizado privilegiando la proximidad de los mismos. Así en los casos en que fue posible, la mayoría de los grupos corresponden a unidades espaciales discretas a escala micro o meso-regional (v.g. valle inferior del río Chubut, Laguna del Juncal, San Blas, Isla Gama, San Juan, norte de Mendoza, Andalgala, Cohuel Huapi y Río Mayo, valle inferior del río Deseado, Delta del Paraná, Cruz del Eje). En las regiones en que no se cuenta con una concentración de entierros comparable a las anteriores, se agruparon individuos dispersos en unidades geográficas más amplias (v.g. Chaco, Sur de Patagonia continental y Sur de Mendoza).

<i>Muestra</i>	<i>Períodos</i>	<i>F</i>	<i>M</i>
SE de Pampa	Holoceno temprano/medio (ca. 7800-6300 años AP)	4	4
	Holoceno tardío inicial (ca. 2500-1500 años AP)	-	7
	Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP)	4	7
Valle inferior Río Negro	Holoceno medio/tardío (ca. 3500-2500 años AP)	13	10
	Holoceno tardío inicial (ca. 2500-1500 años AP)	-	8
	Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP)	9	12
Laguna del Juncal	Holoceno medio/tardío (ca. 3500-2500 años AP)	12	19
San Blas	Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP)	10	12
Isla Gama	Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP)	7	5
San Antonio	Holoceno tardío inicial (ca. 2500-1500 años AP)	-	5
	Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP)	-	5
Valle inferior Río Chubut	Holoceno tardío inicial (ca. 2500-1500 años AP)	6	10
	Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP)	18	20
SO de Chubut	Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP)	7	7
NO de Santa Cruz	Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP)	9	10
San Juan (Norte de Cuyo)	Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP)	17	17
Norte de Mendoza	Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP)	-	5
Sur de Mendoza	Holoceno tardío inicial (ca. 2500-1500 años AP)	8	15
	Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP)	5	9
Andalgalá (NO Argentino)	Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP)	6	11
Córdoba	Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP)	-	6
Chaco	Histórico	-	8
Delta del Paraná	Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP)	5	8

Tabla 7.3.1. Muestras usadas en los análisis de relaciones evolutivas.

8. ANALISIS DE LAS RELACIONES EVOLUTIVAS ENTRE LAS MUESTRAS DEL SUDESTE DE PAMPA Y ÁREAS VECINAS

Como fue planteado anteriormente, en el contexto del modelo analizado en este trabajo resulta relevante estudiar las relaciones morfométricas a nivel facial entre muestras sincrónicas y diacrónicas del área de estudio y de regiones vecinas, con el fin de establecer el grado de relación evolutiva entre las mismas. El patrón de relaciones entre las muestras analizadas permitirá inferir el aporte diferencial de procesos microevolutivos (v.g. flujo y deriva génica) y eventos históricos no recurrentes (v.g. expansión o contracción geográfico-demográfica y reemplazo poblacional) a la variación biológica humana de esta región. De este modo será posible contrastar estos resultados con las expectativas derivadas del modelo de poblamiento del área.

En el análisis de relaciones evolutivas (también referidas como afinidades biológicas) de manera análoga al estudio filogenético, las relaciones relevantes son generalmente las relaciones genéticas - más específicamente relaciones de parentesco libres de la influencia ambiental (tanto plasticidad fenotípica como selección natural)-. En los últimos años ha sido preferido el empleo de ADNmt en estos análisis (Collard y Wood 2000; Lieberman 1999; Lockwood *et al.* 2004; MacLeod 2001; Trinkaus 1995; sin embargo ver Ballard *et al.* 2002 para la discusión de algunos casos en los cuales los datos de ADNmt no han permitido establecer relaciones evolutivas), aunque otros tipos de datos también han sido empleados frecuentemente, principalmente rasgos morfológicos, proteínas, grupos sanguíneos, etc. (Sneath y Sokal 1973). Las diferencias morfológicas, de interés en este trabajo, presentan varios factores causales (i.e. factores genéticos, epigenéticos, ambientales y maternos, Atchley y Hall 1991) que actúan durante el crecimiento y desarrollo de un individuo. Como fue planteado más arriba, la variación debida a los factores no heredables (v.g. ambiental y el efecto materno), así como aquella debida a la acción de la selección natural sobre un conjunto de rasgos heredables, no tiene valor en los estudios de relaciones evolutivas, y por lo tanto de estructura e historia poblacional, en los cuales se asume que las similitudes y diferencias entre los grupos son debidas a descendencia de un ancestro común y/o a la acción de la deriva y el flujo génico (Henning 1966; Posada y Crandall 2001; Rohlf 2000a). En el caso particular de *Homo sapiens* ha sido establecido que los patrones de variación métrica craneofacial reflejan principalmente variación genética, la cual está relativamente libre de la acción de la selección natural (González-José *et al.* 2005; Relethford 1994, 2004; Relethford y Harpending 1994; Roseman 2004)¹, y que por lo tanto son

relevantes en el estudio tanto de relaciones evolutivas como en el de estructura e historia poblacional (Relethford 2004). En particular se ha señalado que la variación en los rasgos métricos craneofaciales refleja considerable variación genética (Devor 1987; Relethford 1994; Relethford y Blangero 1990; Relethford y Lees 1982) y que las matrices de correlación genética y fenotípica para rasgos morfológicos (principalmente morfometría craneofacial) son proporcionales, y por lo tanto sugieren que los patrones fenotípicos son buenos estimadores de su contraparte genética (Ackermann y Cheverud 2000; Atchley 1982; Atchley *et al.* 1981; Cheverud 1988; Marroig y Cheverud 2001; Roff 1995, 1996)².

A su vez, en este trabajo se efectuaron análisis y procedimientos con el fin de minimizar el efecto de las principales fuentes de variación sin interés en el estudio de las relaciones evolutivas a través de la morfometría craneofacial de *Homo sapiens*, es decir, la deformación craneal artificial, el error de observación, la edad y el sexo (ver Relethford y Lees 1982). En particular: a) los dos últimos factores fueron controlados utilizando individuos adultos jóvenes masculinos y femeninos en forma separada en las comparaciones morfométricas; b) el error de observación fue controlado mediante la aplicación de un diseño experimental. Por medio de los análisis efectuados se probó que en este trabajo la orientación de los especímenes y el registro de coordenadas de *landmarks* y *semilandmarks* no son factores significativos de variación en la forma del esqueleto facial; y c) los resultados de este trabajo muestran que a nivel regional para Patagonia (dentro de cada muestra), así como a nivel macro-regional (entre las muestras) la deformación artificial del cráneo tiene un efecto no significativo sobre la morfología facial³. Finalmente, hay evidencia que apoya que otras

craneofacial (v.g. Siberia, Roseman 2004; Tierra del Fuego, González-José 2003).

² Asimismo, diversos análisis del efecto de Locus de Rasgos Cuantitativos (*Quantitative Trait Locus*, *QTL*) sobre estructuras craneofaciales sugieren que la forma de estas tiene una base genética relativamente compleja (Cheverud *et al.* 1997; Klingenberg *et al.* 2001; Leamy *et al.* 1999; Workamn *et al.* 2002).

³ El uso del esqueleto facial en el estudio de la estructura y la historia poblacional con el fin de minimizar el efecto producido por la alta frecuencia de deformaciones craneales artificiales ha sido frecuente en el cono sur de Sudamérica (v.g. Cocilovo y Di Rienzo 1984/85; Cocilovo y Marcellino 1973; Colantonio y Marcellino 1983a, 1983b; González-José 2003; Marcellino y Colantonio 1983; Rothhammer y Silva 1990). El uso del esqueleto facial en este trabajo presenta otra justificación, ya que las muestras de restos óseos humanos provenientes del Sudeste de la Región Pampeana presentan, junto a la frecuencia alta de deformaciones artificiales del cráneo, alteraciones producidas por deformación postdeposicional, principalmente en la bóveda craneana (Barrientos 1997; Barrientos y Gutierrez 1996; Perez 2000 y 2002c).

¹ Sólo en algunas regiones geográficas particulares la selección natural es un factor importante de diferenciación

fuentes de variación morfológica no heredable (i.e. plasticidad fenotípica) relacionadas con factores como el clima, la dureza de la dieta, etc. tienen un efecto menor al genético en esta región (Gonzalez-José *et al.* 2005). Considerando estos resultados y argumentos es posible señalar que la similitud en forma en el esqueleto facial encontrada en este trabajo entre dos conjuntos de individuos representa información relevante para establecer el grado de relación evolutiva entre poblaciones y para el estudio de la estructura y la historia poblacional.

El estudio de la morfología facial en esta investigación se centra en la aplicación de técnicas de la denominada morfometría geométrica (Adams *et al.* 2004; Bookstein 1997; Rohlf y Marcus 1993). La forma del esqueleto facial ha sido descrita tradicionalmente por medio de rasgos cuantitativos o cualitativos. A partir de la década de 1970, la descripción cuantitativa de la forma del esqueleto craneofacial ha sido ampliamente usada, y efectuada principalmente mediante el empleo de los métodos estadísticos multivariados aplicados sobre distancias lineales entre puntos. Si bien el análisis multivariado sobre distancias lineales permitió una buena descripción de la forma en relación a las aproximaciones previas (ver Howells 1969), uno de los problemas centrales de esta aproximación (llamada morfometría tradicional o multivariada; Blackith y Reyment 1971; Marcus 1990) es que su descripción y representación de las diferencias en forma sigue siendo incompleta para muchas estructuras biológicas. Si bien hay razones teóricas para preferir el empleo de técnicas de la morfometría geométrica en lugar de las tradicionales, con los resultados obtenidos en este trabajo se muestra que mediante el registro de coordenadas se puede lograr una descripción más exhaustiva de estructuras como el esqueleto facial⁴. Esta aproximación permite sumar la variación sobre la localización del punto y obtener nueva información, registrando puntos entre *landmarks* morfológicos (i.e. *semilandmarks*; Adams *et al.* 2004; Bookstein 1997; Gunz *et al.* 2004). En particular estas técnicas, que combinan la estadística multivariada con el registro morfológico por medio del empleo de coordenadas cartesianas, son útiles para estructuras como el

esqueleto facial que presentan pocos puntos anatómicos individuales (i.e. *landmarks*) y amplias regiones del mismo (v.g. región zigomática) solo pueden ser descritas mediante el empleo de *semilandmarks*.

Teniendo en cuenta lo anteriormente expuesto, el objetivo de este apartado es presentar el análisis de las relaciones evolutivas entre un conjunto de muestras provenientes del Sudeste de la Región Pampeana y de áreas vecinas, mediante el empleo de técnicas de la morfometría geométrica sobre el esqueleto facial, que permitirán contrastar las expectativas derivadas del modelo de poblamiento del área.

8.1. Material y Métodos

Debido a que las hipótesis testeadas en este trabajo presentan expectativas tanto en una escala regional como supra-regional, los especímenes empleados en este apartado corresponden a muestras de individuos adultos jóvenes de ambos sexos provenientes del Sudeste de la Región Pampeana, así como también a un conjunto de muestras comparativas provenientes del Norte y Centro de Patagonia continental, Norte y Sur de Cuyo, Noreste de la Pampa, Sierras Centrales, Chaco y Noroeste Argentino (Tabla 7.3.1). Los criterios para el agrupamiento de las muestras fueron discutidos en el apartado 7.3. Agrupamiento de las muestras para el estudio de las relaciones evolutivas.

Los análisis morfométricos efectuados con el fin de establecer las relaciones evolutivas entre las muestras del Sudeste de la Región Pampeana y de áreas vecinas fueron efectuados sobre imágenes fotográficas del esqueleto facial tomadas en norma frontal, con los cráneos posicionados en el plano de Frankfurt. Se registraron las coordenadas de 8 *landmarks* (■) y 74 *semilandmarks* (●) (Figura 7.2.3.1.1.1). Una descripción detallada de los procedimientos efectuados para la obtención de las imágenes y de las coordenadas cartesianas puede encontrarse en el apartado 7.2.3. Deformaciones craneanas artificiales.

Diversos análisis fueron efectuados sobre estos datos morfométricos con el fin de: a) establecer el patrón de variación entre muestras y b) establecer la relación entre este patrón y la distribución geográfica y temporal de las mismas.

a) En primer lugar, para cada muestra se calculó su consenso y un análisis de *relative warps* fue efectuado sobre los mismos a partir de los *partial warps* y de los vectores del componente uniforme (Bookstein 1991; Rohlf 1993). Este análisis fue empleando para establecer la variación en forma entre las muestras de diferentes momentos del Holoceno del Sudeste de la Región Pampeana, así como también entre estas muestras y aquellas provenientes de áreas vecinas (Tabla 7.3.1).

b) En base a los *scores* de los consensos de las muestras sobre cada *relative warps* y la posición

⁴ Los resultados de la comparación de las técnicas basadas en variables lineales, *landmarks* y *semilandmarks* realizada en este trabajo muestran que las ordenaciones de los grupos, basadas en los ejes de mayor variación (componentes principales), obtenidas a partir de los diferentes conjuntos de datos son muy similares, tanto para el análisis del tamaño como el de la forma (Apéndice 2). Sin embargo, el conjunto de *semilandmarks* mostró el mayor poder discriminatorio para las comparaciones de forma. Estos resultados concuerdan con otros obtenidos anteriormente (v.g. Adams y Funk 1997; Bernal 2005; Monteiro-Filho *et al.* 2002; Perez 2003). Asimismo, este último conjunto de datos permitió una mejor visualización de las diferencias en forma entre los grupos (Figura A2.2) que las técnicas tradicionales (Tabla A2.3).

geográfica de las mismas, se efectuó un análisis PROTEST, para conocer el grado de correspondencia entre estos dos conjuntos de datos y se evaluó su significación mediante una prueba de permutaciones ($n = 9999$). De este modo es posible determinar si la variación en forma entre muestras en el esqueleto facial depende fundamentalmente de su distancia geográfica, como es esperado por el modelo de aislamiento por distancia.

8.2. Resultados de los análisis morfométricos sobre el esqueleto facial

8.2.1. Variación temporal en el Sudeste de la Región Pampeana

En la Figura 8.2.1.1 está graficada la serie temporal del Sudeste de la Región Pampeana. En ella

se puede observar que existe cambio en forma a lo largo del tiempo, aunque el mismo no es gradual, estando la muestra del Holoceno tardío final en una posición intermedia entre las otras dos muestras. Los individuos femeninos no son analizados debido a que la muestra del Holoceno tardío inicial cuenta con muy pocos especímenes. Estos resultados muestran que no existe continuidad biológica en el poblamiento del área.

En la Figura 8.2.1.2 se presentan las grillas de deformación para el primer RW del análisis efectuado sobre los consensos de las muestras masculinas del Sudeste de la Región Pampeana. Las diferencias morfológicas más marcadas entre los valores positivos y negativos se observan en la forma de la órbita, del proceso frontal y del orificio nasal.

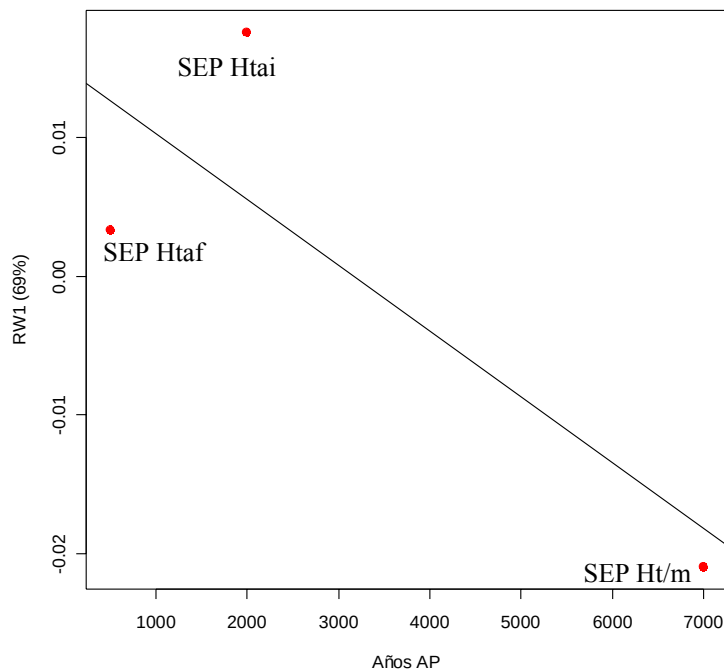
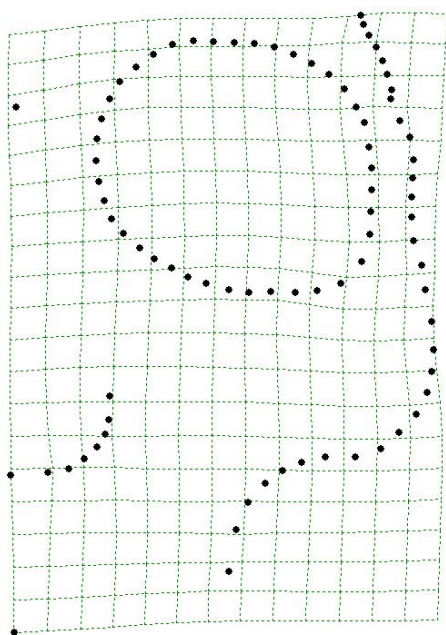


Figura 8.2.1.1. Scatterplot del primer *relative warps* para los consensos de los individuos masculinos del Holoceno del sudeste de la Región Pampeana.

RW 1-



RW 1+

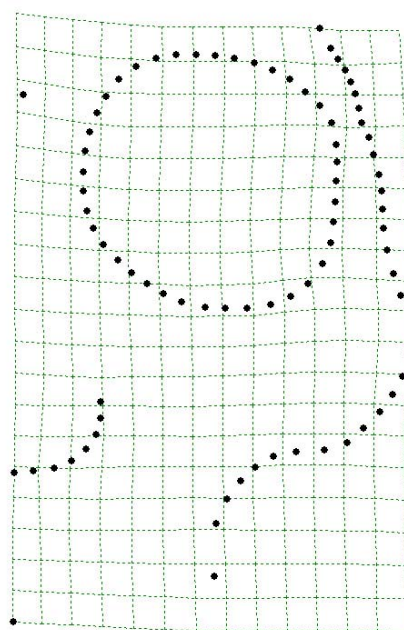


Figura 8.2.1.2. Grillas de deformación del *relative warps* 1 para los consensos de los individuos masculinos del Holoceno del sudeste de la Región Pampeana.

8.2.2. Variación entre las regiones analizadas

El resultado del análisis de *relative warps* efectuado sobre los consensos de las muestras de individuos masculinos está graficado en las Figuras 8.2.2.1 y 8.2.2.2. En la Figura 8.2.2.1a se puede observar variación interpretable en términos geográficos y temporales. En el cuadrante correspondiente a los valores negativos del RW1 y los valores positivos del RW2 se observan las muestras del Holoceno medio/tardío y del tardío inicial del Noreste de Patagonia (RN Hm/t, LJ, RN Htai, SAO), del Sudeste de la Región Pampeana (SEP Htai), y del Delta del Paraná. A su vez, en este grupo se encuentran las tres muestras del norte de Argentina (An, Ch, Cor). Hacia los valores positivos del RW1 y los valores negativos del RW2 están ubicados los consensos de las muestras del Holoceno tardío final del centro y norte de Patagonia (SB, IG, RN Htaf, CH Htaf, SOCH), del Sudeste de la Región Pampeana (SEP Htaf), de Cuyo (SJ, NM, SM Htaf), así como dos muestras del Holoceno tardío inicial provenientes de Patagonia (CH Htai) y de Cuyo (SM Htai). Finalmente, la muestra del Holoceno temprano/medio proveniente del Sudeste de la Región Pampeana (SEP Ht/m) se encuentra en los valores negativos de los RW 1 y 2. En la Figura 8.2.2.1b está graficado también el RW3, a lo largo de este eje se diferencian

principalmente las dos muestras de San Antonio (SAO, SAE) y la del Holoceno tardío inicial del Sudeste de la Región Pampeana (SEP Htai). Se puede observar que las dos muestras del Holoceno tardío del Sudeste de la Región Pampeana presentan variación asociada con aquella del Noreste de Patagonia (desembocadura del Río Negro y San Blas). A su vez la muestra del Holoceno temprano/medio, si bien esta diferenciada del resto de las muestras analizadas, se encuentra a una menor distancia de la muestra del Holoceno tardío final del Sudeste de la Región Pampeana.

En la Figura 8.2.2.2a se encuentran graficadas las grillas de deformación para el primer RW del análisis efectuado sobre los consensos de las muestras masculinas. En ellas se puede observar variación principalmente en la región del hueso malar y en la órbita. En los valores positivos del RW1 se observa, en relación con los negativos, un esqueleto facial más ancho y más bajo, con un pómulo más prominente y un proceso orbital más robusto; a su vez, la órbita es más elíptica y ocupa una menor superficie relativa en la cara. En la Figura 8.2.2.2b se encuentran graficadas las grillas de deformación para el segundo RW. En ellas se puede observar hacia los valores negativos un pómulo más alto y un proceso frontal levemente más ancho.

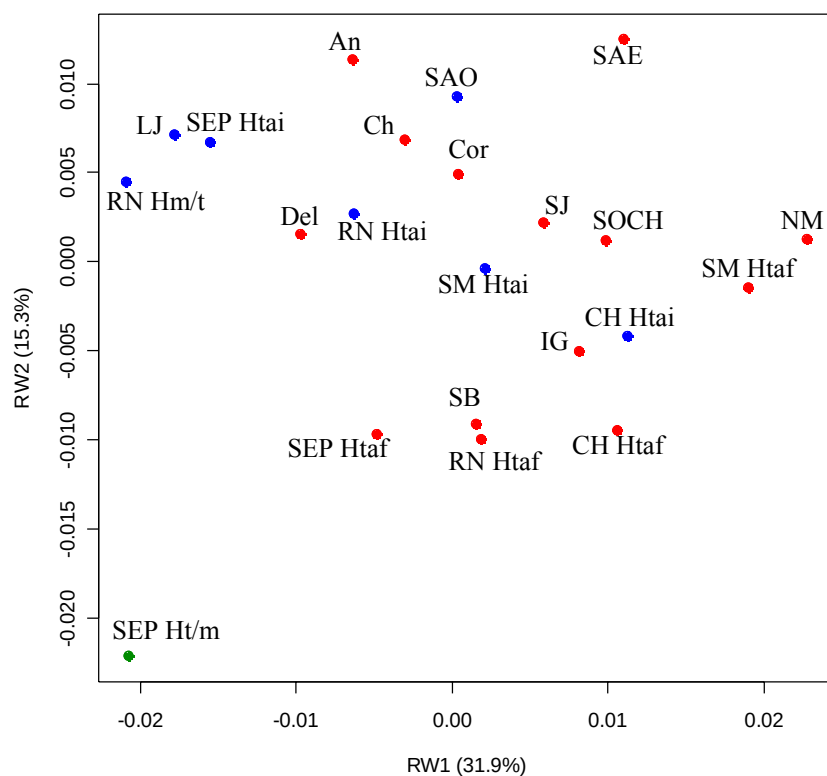


Figura 8.2.2.1a. *Scatterplot* de los dos primeros *relative warps* para los consensos de los individuos masculinos. Rojo: Holoceno tardío final; azul: Holoceno tardío inicial y medio/tardío; verde: Holoceno temprano/medio.

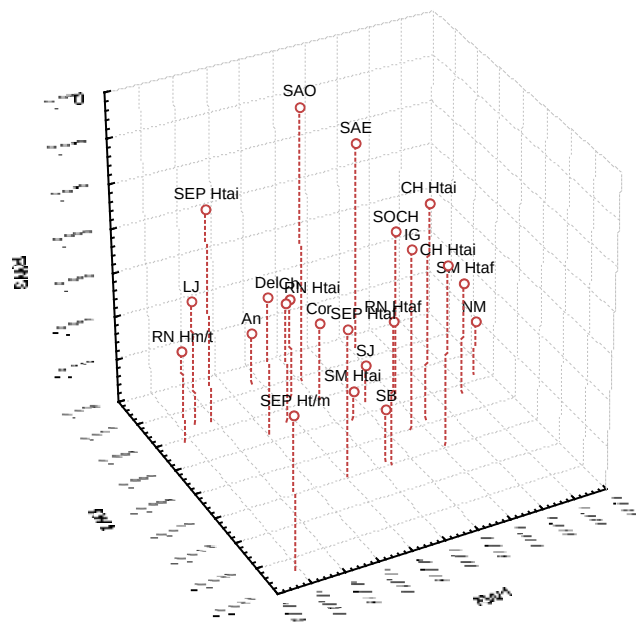
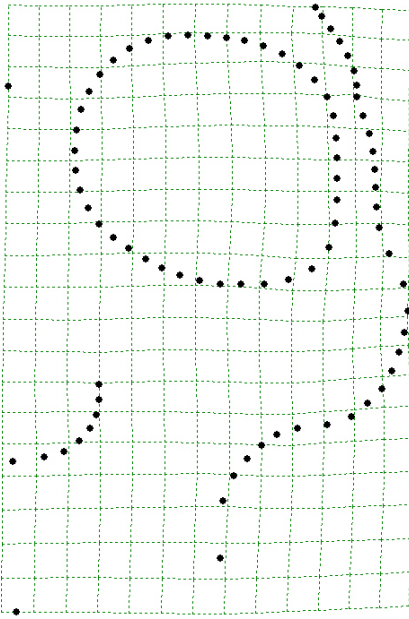


Figura 8.2.2.1b. *Scatterplot* de los tres primeros *relative warps* para los consensos de los individuos masculinos.

RW 1-



RW 1+

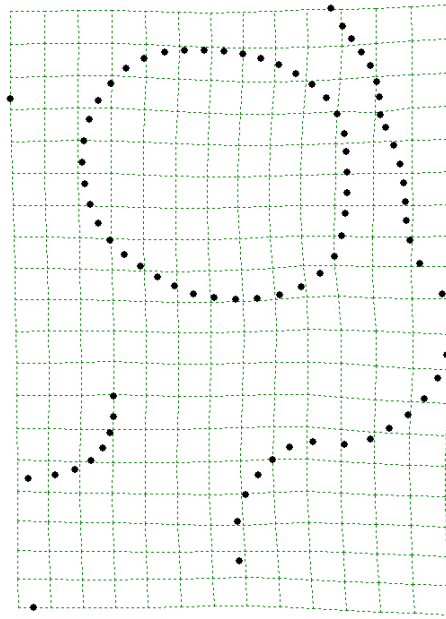
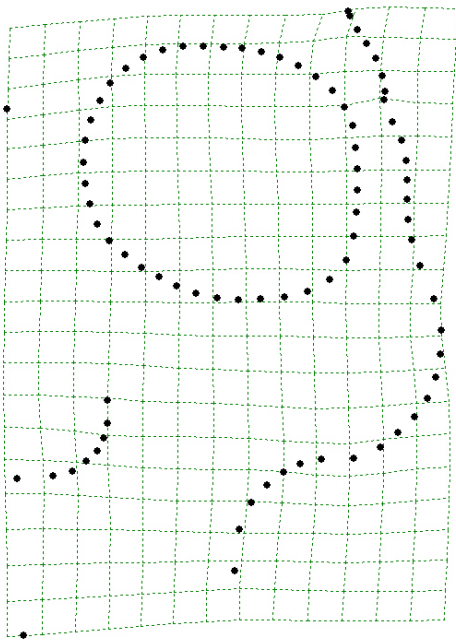


Figura 8.2.2.2a. Grillas de deformación del *relative warps* 1 para los consensos de los individuos masculinos.

RW 2-



RW 2+

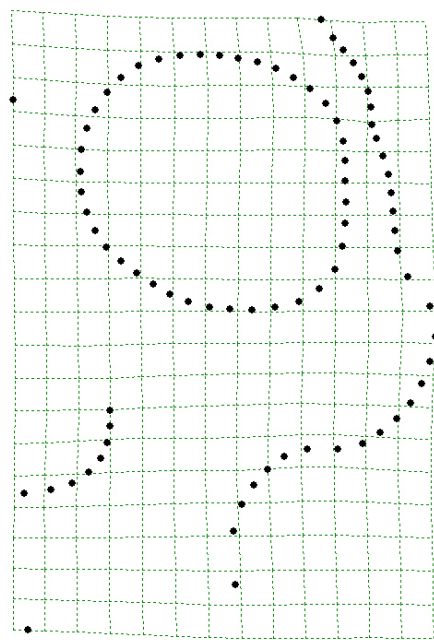


Figura 8.2.2.2b. Grillas de deformación del *relative warps* 2 para los consensos de los individuos masculinos.

El resultado del análisis de *relative warps* efectuado sobre los consensos de los individuos femeninos está graficado en las Figuras 8.2.2.3 y 8.2.2.4. En la Figura 8.2.2.3a se observa en los valores negativos de los RW 1 y 2 dos muestras del Holoceno medio/tardío del Noreste de Patagonia (RN Hm/t, LJ), y la muestra del Delta del Paraná. En los valores negativos del RW1 y los positivos del RW2 está la

muestra del Holoceno tardío inicial del Noreste de Patagonia (RN Htai), la muestra del Holoceno tardío inicial del Centro de Patagonia (CH Htai), así como las dos del Holoceno tardío final de esta área (CH Htaf, SOCH). En el centro de la distribución para el RW1 y hacia los valores positivos del RW2 se encuentran los consensos de las muestras del Holoceno tardío final del Noreste de Patagonia (SB,

IG, RN Htaf), del Sudeste de la Región Pampeana (SEP Htaf) y de Cuyo (SJ, SM Htaf), junto con la muestra del Noroeste Argentino (An). Finalmente en el extremo de los valores positivos del RW2 se encuentra la muestra del Holoceno temprano/medio del Sudeste de la Región Pampeana. En la Figura 8.2.2.3b se grafica también el RW3, a lo largo de este eje se diferencian principalmente dos muestras, la del Holoceno temprano/medio del Sudeste de la Región Pampeana (SEP Htai) y la del Delta del Paraná. Como en el análisis de los individuos masculinos se puede observar que la muestra del Holoceno tardío final del Sudeste de la Región Pampeana esta cerca de las muestras del mismo período del Noreste de Patagonia (desembocadura del Río Negro y San Blas). Del mismo modo la muestra del Holoceno temprano/medio esta diferenciada del resto de las muestras analizadas,

principalmente a lo largo de los ejes 2 y 3 del análisis de *relative warps*.

En la Figura 8.2.2.4a se encuentran graficadas las grillas de deformación para el primer RW del análisis efectuado sobre los consensos de las muestras femeninas. Como en el análisis de las muestras masculinas se puede observar variación principalmente en la región del hueso malar y en la órbita. En los valores positivos del RW1 se observa, en relación a los negativos, un pómulo más prominente y un proceso frontal más robusto; a su vez, la órbita es más elíptica y ocupa una menor superficie relativa en la cara. En la Figura 8.2.2.4b se encuentran graficadas las grillas de deformación para el segundo RW. Entre ellas se puede observar diferencias sutiles en la forma de la orbita y del pómulo.

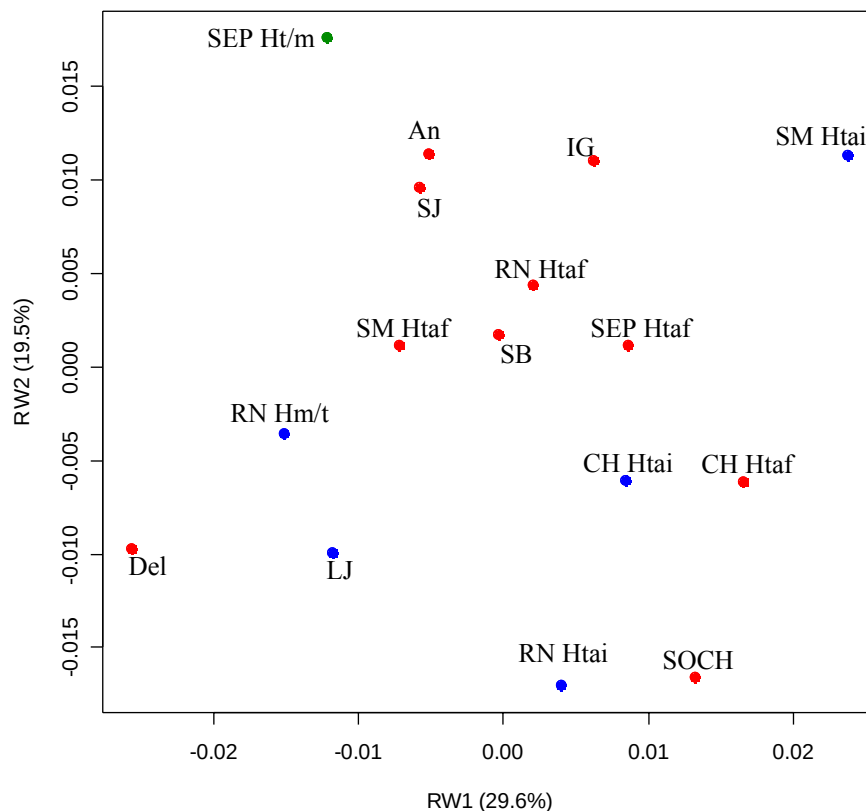


Figura 8.2.2.3a. Scatterplot de los dos primeros *relative warps* para los centroides de los individuos femeninos. Rojo: Holoceno tardío final; azul: Holoceno tardío inicial y medio/tardío; verde: Holoceno temprano/medio.

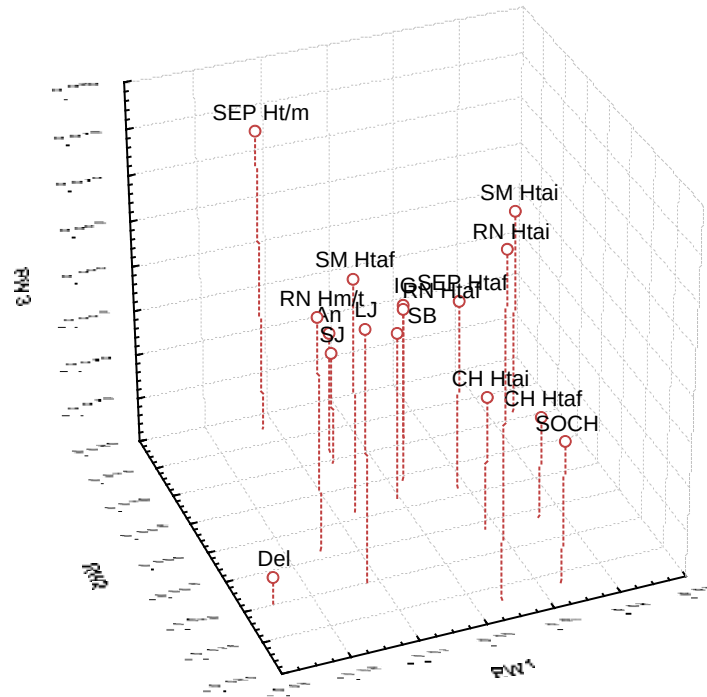
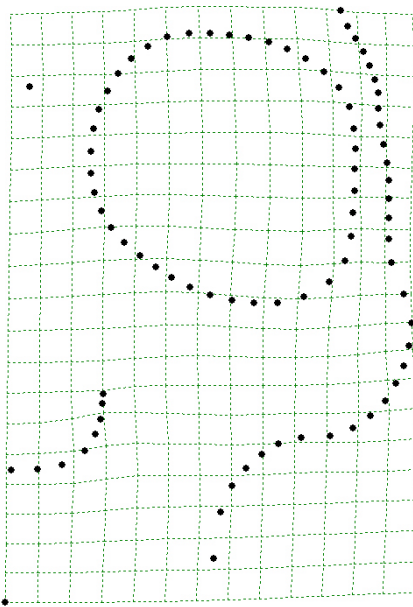


Figura 8.2.2.3b. Scatterplot de los tres primeros *relative warps* para los centroides de los individuos femeninos.

RW 1-



RW 1+

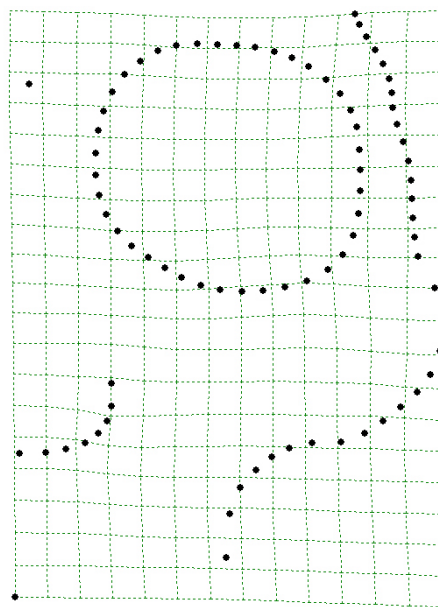


Figura 8.2.2.4a. Grillas de deformación del *relative warps* 1 para los centroides de los individuos femeninos.

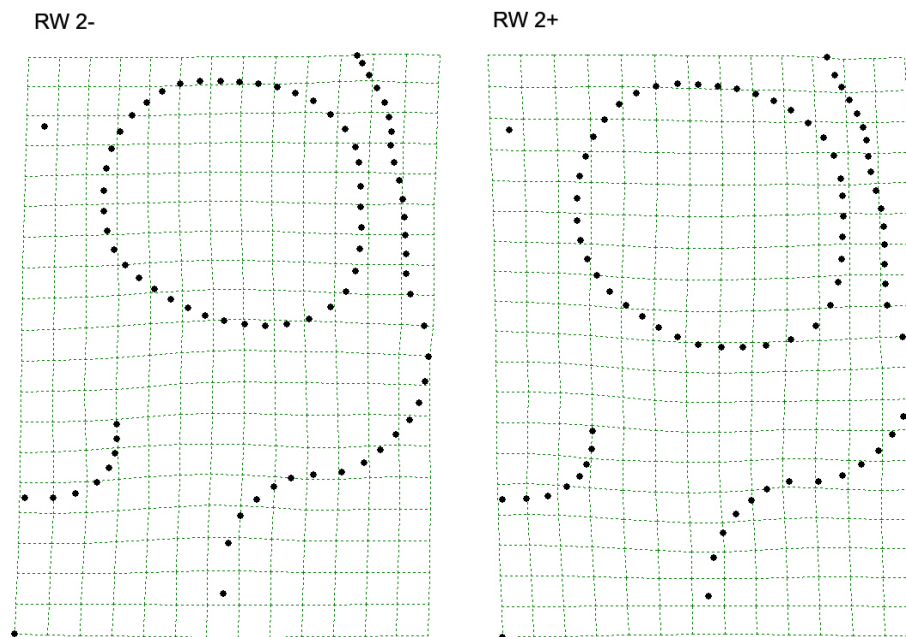


Figura 8.2.2.4b. Grillas de deformación del *relative warps* 2 para los centroides de los individuos femeninos.

En la Figura 8.2.2.5 está graficada la posición en los scores del RW 1 y 2 de los consensos, para los individuos masculinos, de las muestras del Holoceno tardío final. En este grafico se observa que las muestras del Chaco (Ch), norte de Córdoba (Cor) y el Noroeste Argentino (An) están diferenciadas a lo largo del RW1 del grupo de muestras conformado por los consensos de Cuyo (SJ, SM Htaf y NM), Sudoeste de Chubut (SOCH) y San Antonio Este (SAE). A su vez todas las muestras anteriores están diferenciadas a lo largo del RW2 de las muestras del Noreste y Centroeste de Patagonia (SB, IG, RN Htaf y CH Htaf) así como también del Sudeste de la Región Pampeana (SEP Htaf). La muestra del Delta (Del) ocupa una posición intermedia entre estas últimas y aquellas del Noroeste Argentino. Estos resultados muestran una clara estructuración geográfica de las muestras

analizadas durante el Holoceno tardío final, con excepción de dos muestras de Patagonia (SOCH y SAE) que están agrupadas con aquellas provenientes de Cuyo.

En la Figura 8.2.2.6a se presentan las grillas de deformación para el primer RW del análisis efectuado sobre los consensos de las muestras masculinas del Holoceno tardío final. En los valores positivos del RW1 se observa, en relación con los negativos un pómulo más prominente y un proceso frontal más robusto; a su vez, la órbita es más circular. En la Figura 8.2.2.6b se encuentran graficadas las grillas de deformación para el segundo RW. En ellas se pueden observar pequeñas variaciones en la región del pómulo y en el proceso frontal.

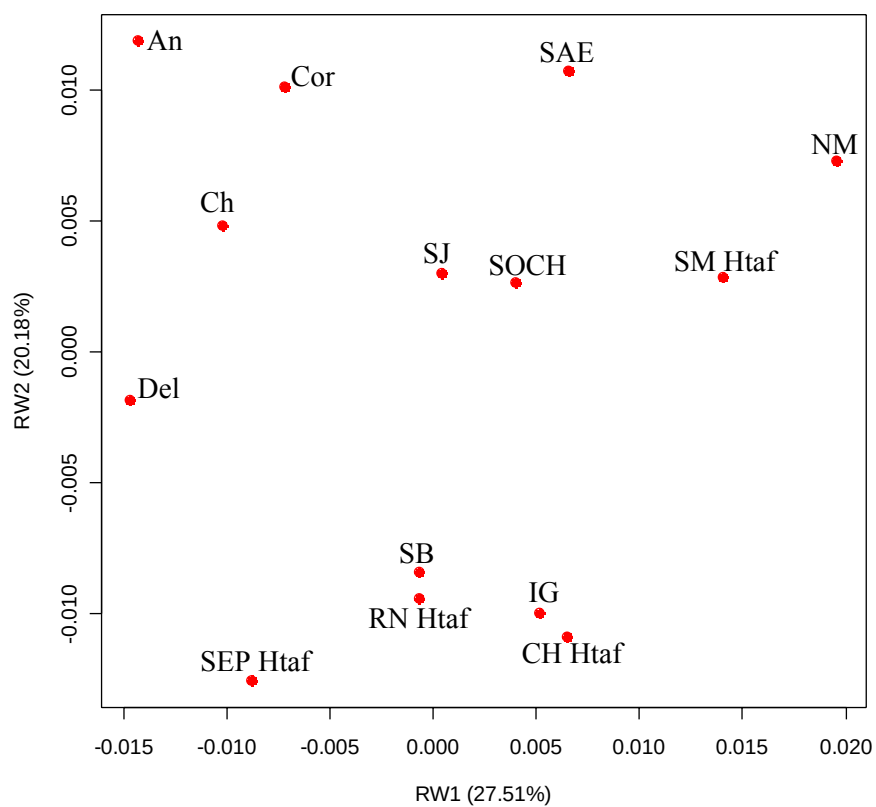


Figura 8.2.2.5. Scatterplot de los dos primeros *relative warps* para los consensos de los individuos masculinos del Holoceno tardío final.

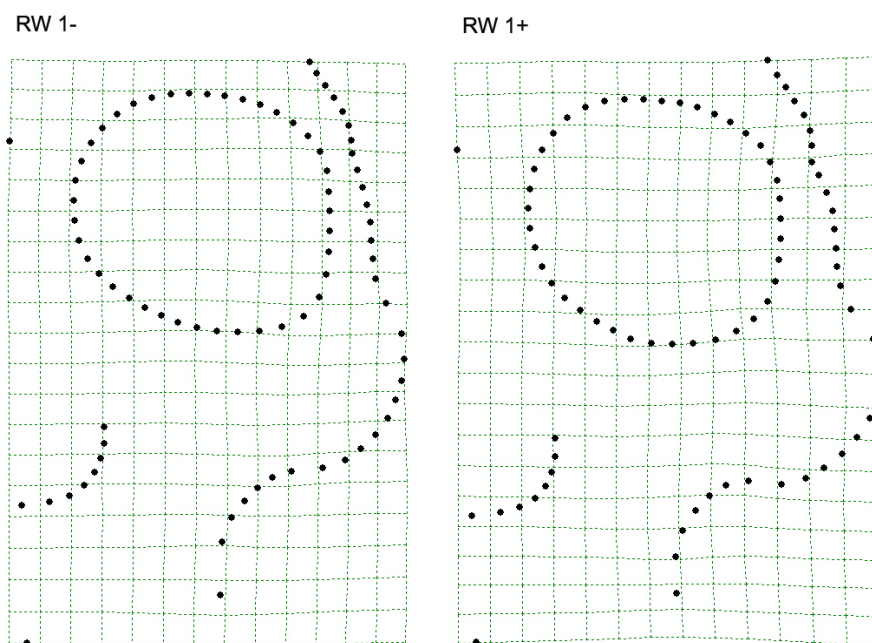


Figura 8.2.2.6a. Grillas de deformación del *relative warps* 1 para los consensos de los individuos masculinos del Holoceno tardío final.

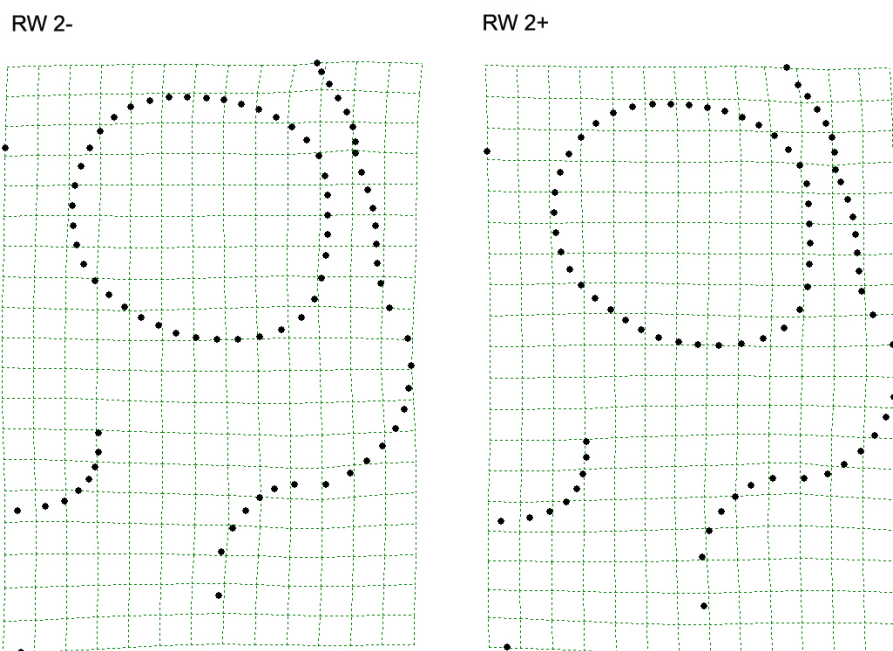


Figura 8.2.2.6b. Grillas de deformación del *relative warps* 2 para los consensos de los individuos masculinos del Holoceno tardío final.

En la Figura 8.2.2.7 está graficada la posición en los scores del RW 1 y 2 de los consensos, para los individuos masculinos, de las muestras del Holoceno medio/tardío y tardío inicial. Las dos muestras del centro de Patagonia (SAO y CH Htai) están diferenciadas a lo largo del RW1 de las muestras del Noreste de Patagonia (RN Htai, LJ y RN Hm/t), así como también de las muestras del Sudeste (SEP Htai). Todas estas muestras se diferencian a lo largo del RW2 de la muestra del sur de Mendoza (SM Htai). Así como para el Holoceno tardío final, las muestras del Holoceno tardío inicial muestran una estructuración geográfica.

En la Figura 8.2.2.8a se encuentran graficadas las grillas de deformación para el primer RW del análisis efectuado sobre los consensos de las muestras masculinas del Holoceno tardío inicial. En los valores negativos del RW1 se observa que el pómulo es mas prominente y el proceso frontal mas robusto; a su vez, la órbita es más elíptica y ocupa una menor superficie relativa en la cara. En la Figura 8.2.2.8b se encuentran graficadas las grillas de deformación para el segundo RW. Entre ellas se puede observar diferencias en la superficie que ocupa la órbita en la cara.

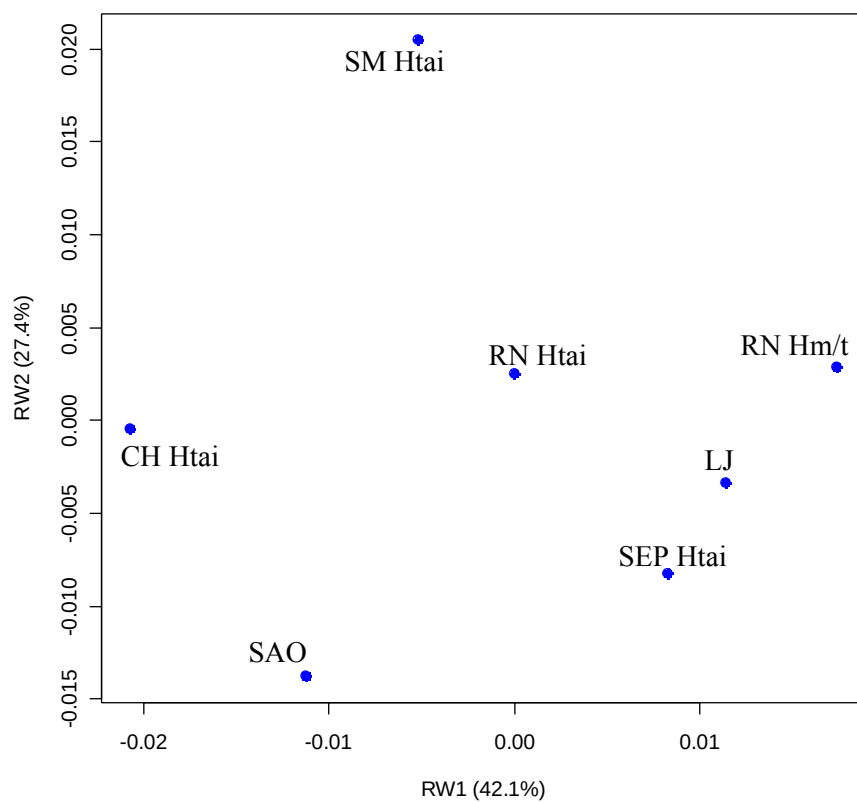


Figura 8.2.2.7. Scatterplot de los dos primeros *relative warps* para los consensos de los individuos masculinos del Holoceno tardío inicial.

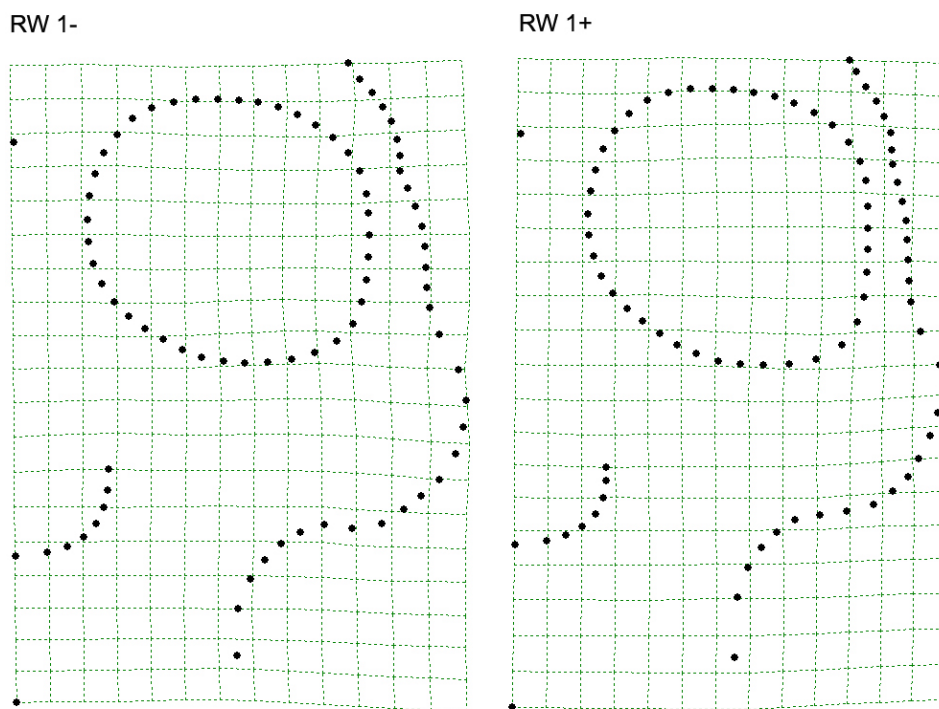


Figura 8.2.2.8a. Grillas de deformación del *relative warps* 1 para los consensos de los individuos masculinos del Holoceno tardío inicial.

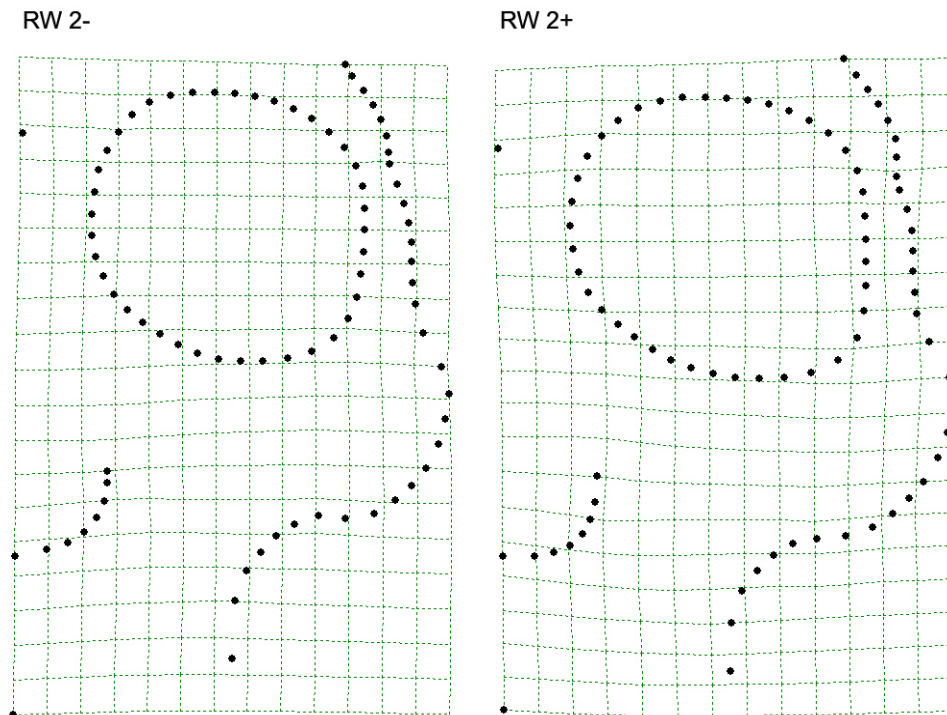


Figura 8.2.2.8b. Grillas de deformación del *relative warps* 2 para los consensos de los individuos masculinos del Holoceno tardío inicial.

En la Figura 8.2.2.9 está graficada la posición en los scores del RW 1 y 2 de los consensos, para los individuos femeninos, de las muestras del Holoceno tardío final. Se puede observar un ordenamiento latitudinal a lo largo del RW1 para la mayoría de las muestras. La muestra del Noroeste Argentino (An) está localizada en los valores negativos del RW1, siguen los consensos de las muestras de Cuyo (SJ y SM Htaf), las del Noreste de Patagonia (IG, SB y RN Htaf) y el Sudeste de la Región Pampeana (SEP Htaf), y finalmente las muestras de Chubut (CH Htaf y SOCH). La muestra del Delta del Paraná se separa de las otras analizadas.

En la Figura 8.2.2.10a se presentan las grillas de deformación para el primer RW del análisis efectuado sobre los consensos de las muestras femeninas del Holoceno tardío final. En los valores positivos del RW1 se observa, en relación a los positivos, un pómulo más prominente y un proceso frontal más robusto; a su vez, la órbita es más elíptica y ocupa una menor superficie relativa en la cara. En la Figura 8.2.2.10b se encuentran graficadas las grillas de deformación para el segundo RW. Entre ellas se puede observar diferencias sutiles en la forma del pómulo.

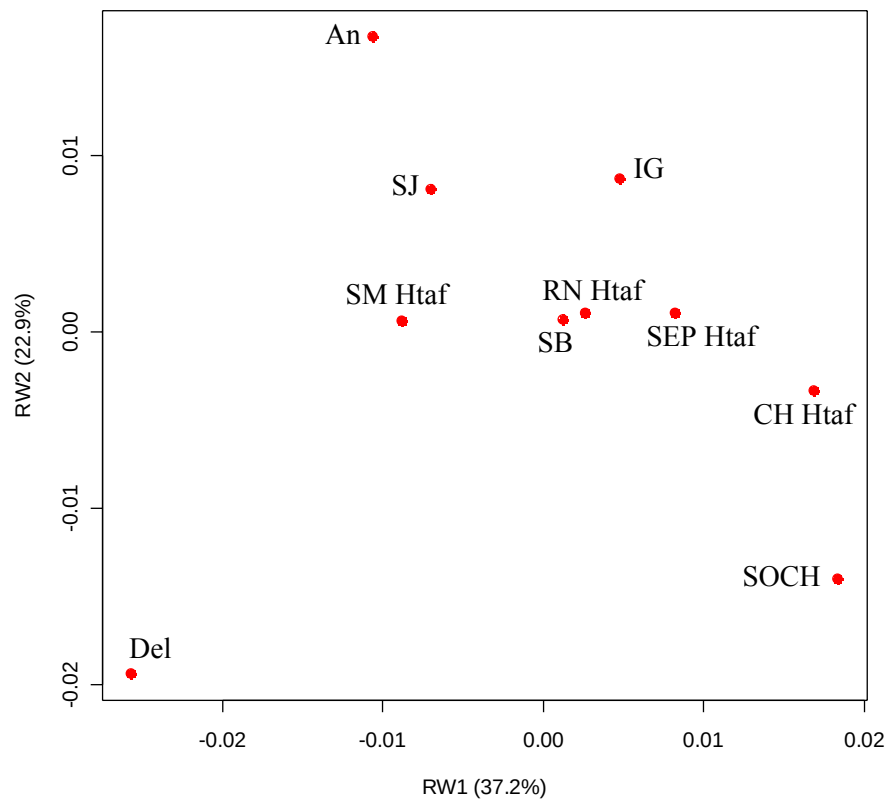


Figura 8.2.2.9. *Scatterplot* de los dos primeros *relative warps* para los consensos de los individuos femeninos del Holoceno tardío final.

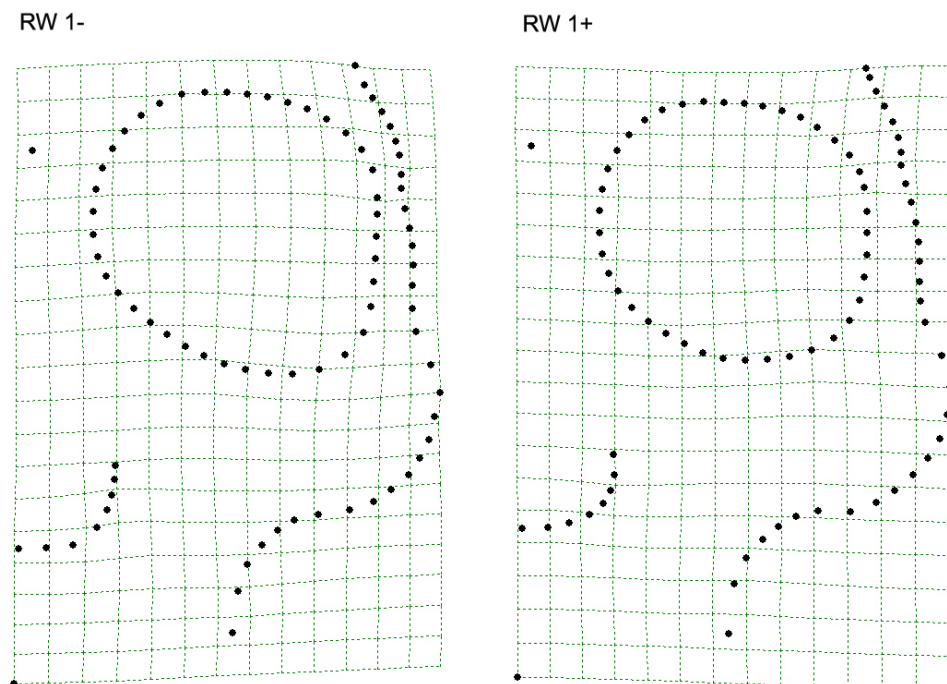


Figura 8.2.2.10a. Grillas de deformación del *relative warps* 1 para los consensos de los individuos femeninos del Holoceno tardío final.

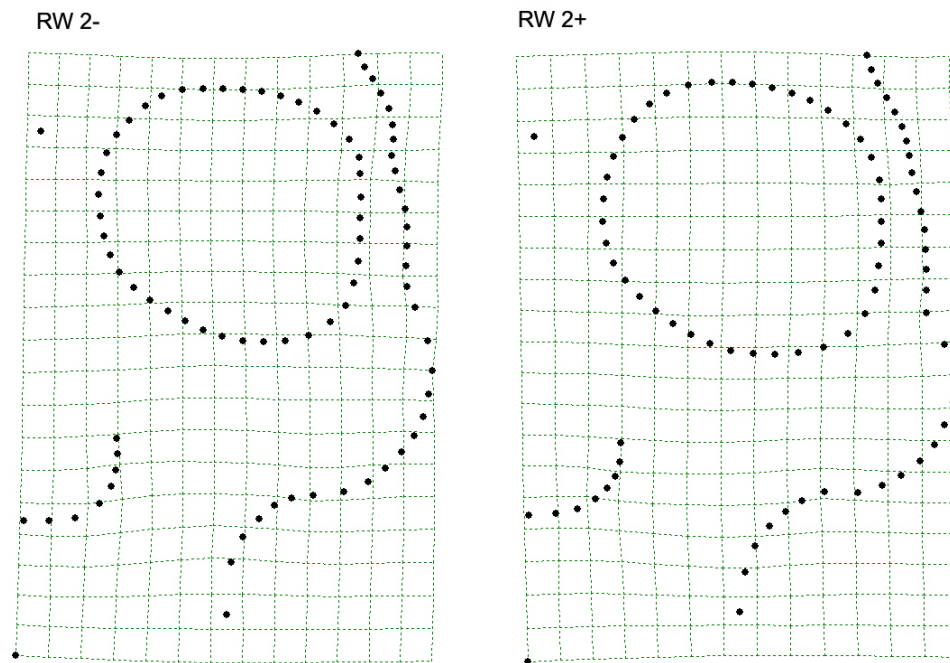


Figura 8.2.2.10b. Grillas de deformación del *relative warps* 2 para los consensos de los individuos femeninos del Holoceno tardío final.

En las Figuras 8.2.2.11 y 8.2.2.12 se encuentran graficados los valores medios del tamaño centroide para los individuos masculinos y femeninos respectivamente. En la Figura 8.2.2.11 se puede observar que las muestras del Delta, Isla Gama, Río Negro Htaf y del Sudoeste de Chubut presentan un valor medio de tamaño centroide mayor a 30 unidades. La muestra del Holoceno temprano/medio del Sudeste de la Región Pampeana y la de San Blas son las que presentan valores más bajos de tamaño centroide. A su vez, puede observarse un incremento en el tamaño en los centroides del Sudeste de la Región Pampeana desde el Holoceno temprano/medio al Holoceno tardío final. En la Figura 8.2.2.12 puede observarse que las

muestras femeninas de Patagonia presentan menor variación en la media del tamaño centroide. La muestra del Holoceno temprano/medio del Sudeste de la Región Pampeana es también la que presenta el menor tamaño centroide. A nivel macro-regional puede observarse un incremento gradual con la latitud en el tamaño centroide de las muestras de individuos femeninos (Figura 8.2.2.12), mientras que en los individuos masculinos puede observarse una disminución en el tamaño centroide en las muestras de la cordillera (hasta las muestras de Mendoza) con un posterior incremento en el tamaño con la latitud en el resto de las muestras (Figura 8.2.2.11).

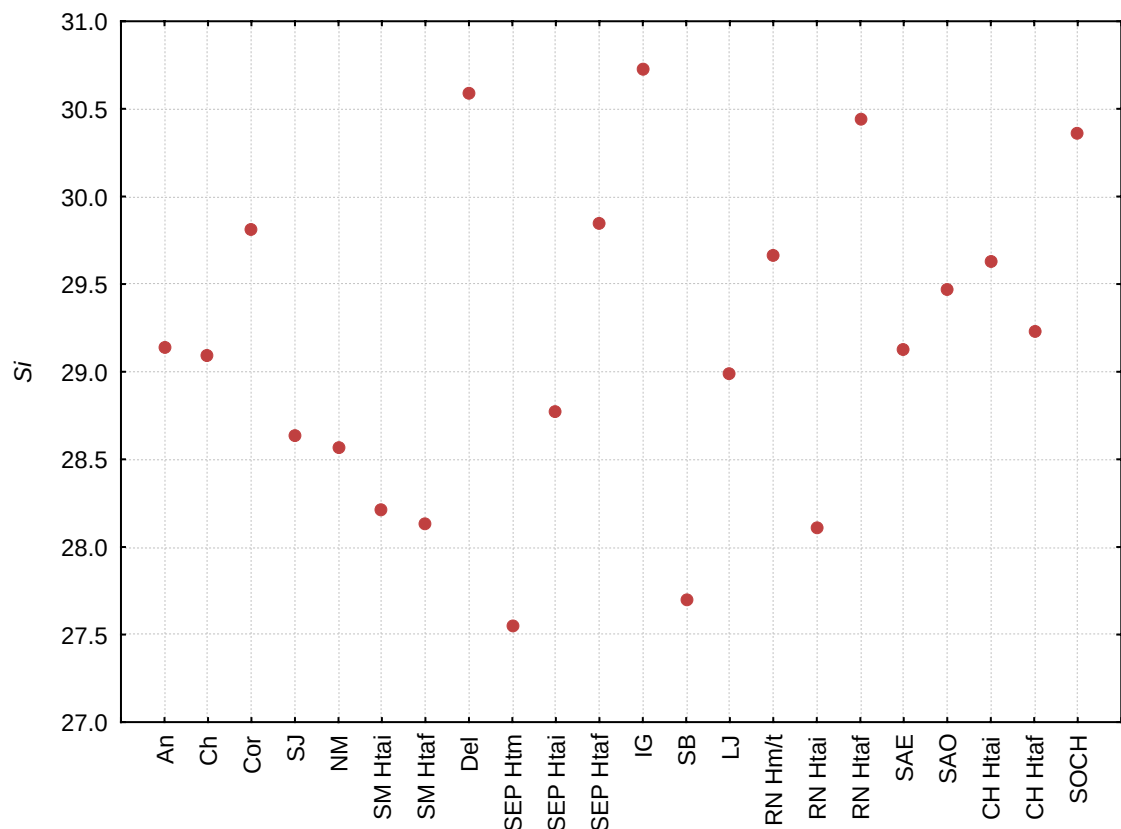


Figura 8.2.2.11. Grafico del tamaño centroides (S_i) de los individuos masculinos.

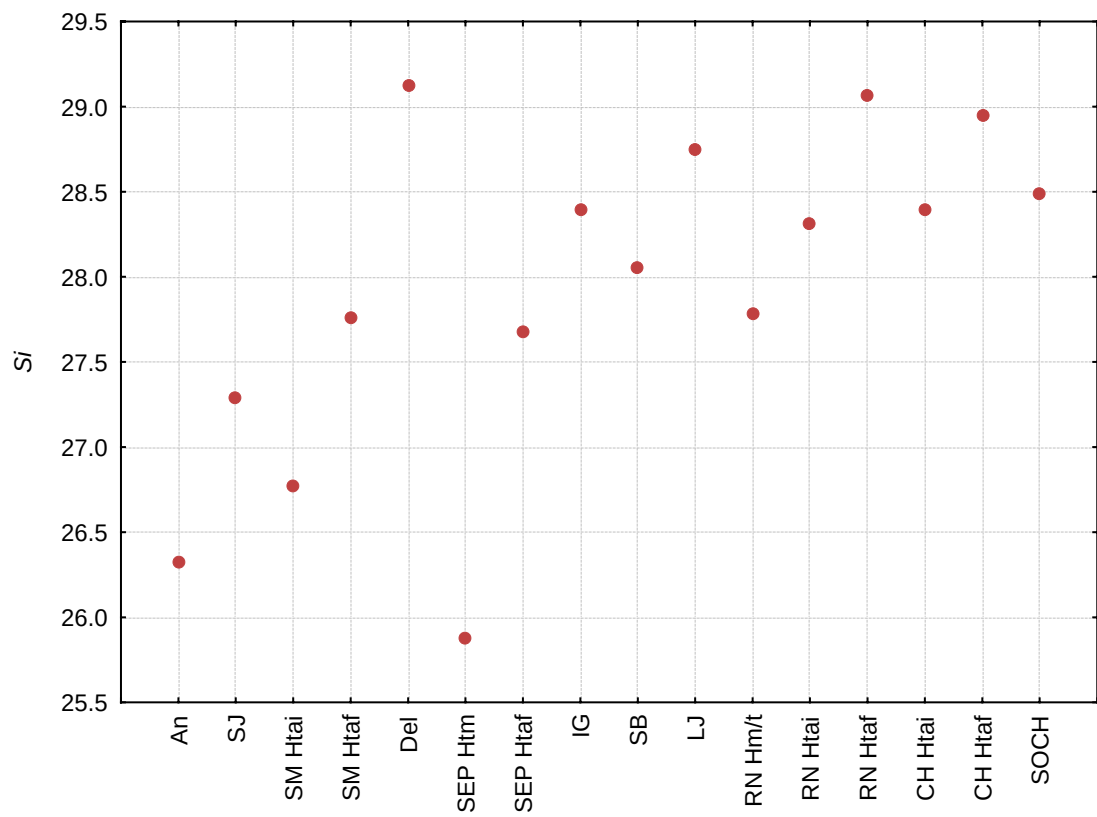


Figura 8.2.2.12. Grafico del tamaño centroides (S_i) de los individuos femeninos.

En las Figuras 8.2.2.13 a 8.2.2.15 se encuentra graficada la superposición de los dos primeros ejes del análisis de *relative warps* de los individuos masculinos y femeninos del Holoceno tardío inicial y final sobre las coordenadas geográficas de las muestras analizadas. Basado en los dos primeros RW el análisis de PROTEST revela una concordancia alta y significativa para los dos conjuntos de datos en el Holoceno tardío final (individuos masculinos del Holoceno tardío final: $m_{12}=0.69$, $p=0.0008$; individuos femeninos del Holoceno tardío final: $m_{12}=0.72$, $p=0.0055$), y no significativa (probablemente debido al tamaño de la muestra) para los individuos masculinos del Holoceno tardío inicial ($m_{12}=0.70$, $p=$

0.0654). Estos resultados se mantienen cuando se emplean todos los RW en la comparación con las coordenadas geográficas (individuos masculinos del Holoceno tardío final: $m_{12}=0.54$, $p=0.0009$; individuos femeninos del Holoceno tardío final: $m_{12}=0.63$, $p=0.0035$; individuos masculinos del Holoceno tardío inicial: $m_{12}=0.66$, $p=0.0581$). Estos resultados apoyan la existencia de una estructuración geográfica para el Holoceno tardío de la variación entre las muestras analizadas. En particular, la distancia geográfica entre las muestras puede explicar su diferencia en forma, como es esperado en función del modelo de aislamiento por distancia.

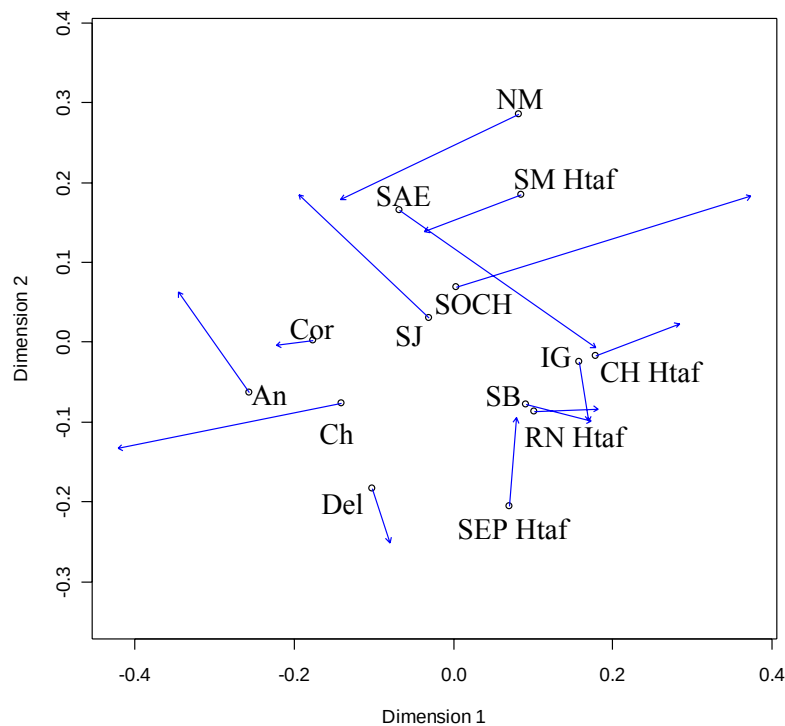


Figura 8.2.2.13. Residuos *Procrustes* de la superposición de los dos primeros *relative warps* para los consensos de los individuos masculinos del Holoceno tardío final sobre las coordenadas geográficas de las muestras. Los círculos vacíos indican la posición a lo largo de los dos primeros RW de las muestras analizadas y el extremo de cada flecha señala la posición en los ejes de latitud y longitud geográfica de la muestra correspondiente.

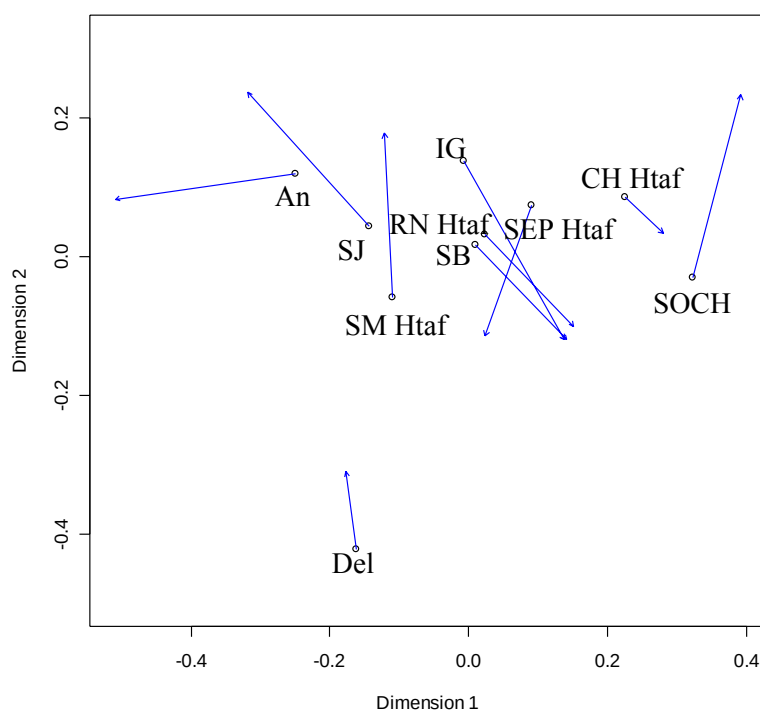


Figura 8.2.2.14. Residuos *Procrustes* de la superposición de los dos primeros *relative warps* para los consensos de los individuos femeninos del Holoceno tardío final sobre las coordenadas geográficas de las muestras. Círculos vacíos y flechas, idem. Figura 8.2.2.13.

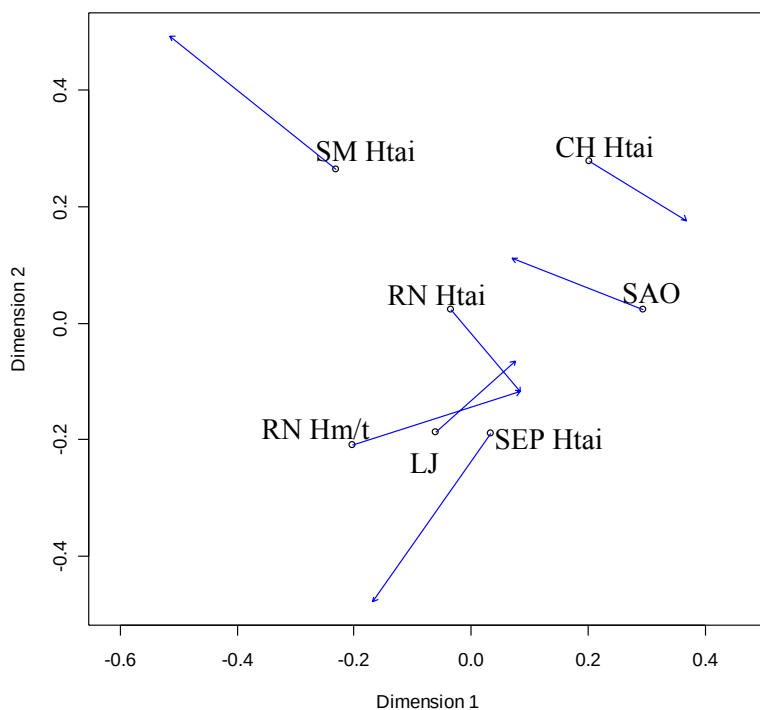


Figura 8.2.2.15. Residuos *Procrustes* de la superposición de los dos primeros *relative warps* para los consensos de los individuos masculinos del Holoceno tardío inicial sobre las coordenadas geográficas de las muestras. Círculos vacíos y flechas, idem. Figura 8.2.2.13.

8.2.3. Resumen de los resultados obtenidos

De las diferencias observadas a nivel regional entre las tres muestras del Holoceno del Sudeste de la Región Pampeana, aquellas entre las muestras del Holoceno tardío inicial con respecto a las otras dos muestras son las más importantes (Figuras 8.2.1.1). Este resultado concuerda con las expectativas para la variación biológica en el Sudeste de la Región Pampeana derivas del modelo propuesto para esta área.

Asimismo, a nivel supra-regional se puede observar que las dos muestras del Holoceno tardío del Sudeste de la Región Pampeana presentan variación asociada con aquella del Noreste de Patagonia (desembocadura del Río Negro y San Blas), conformando un grupo naturalmente diferenciado de las otras muestras analizadas, tanto para el Holoceno tardío final como para el Holoceno medio/tardío-tardío inicial. A su vez, existen diferencias en forma para

estos dos conjuntos de muestras (i.e. Sudeste de la Región Pampeana y Noreste de Patagonia) entre el Holoceno medio/tardío-tardío inicial y el Holoceno tardío final (Figuras 8.2.2.1 y 8.2.2.3). Únicamente las dos muestras de la desembocadura del Río Chubut presentan similitudes en forma, indicando continuidad evolutiva en el poblamiento de esta área. En el Holoceno tardío final, así como en menor medida en el Holoceno tardío inicial, las muestras analizadas están diferenciadas en función de su distancia geográfica (Figuras 8.2.2.13 a 8.2.2.15), ajustándose al modelo de aislamiento por distancia. Finalmente la muestra del Holoceno temprano/medio está diferenciada del resto de las muestras analizadas (Figuras 8.2.2.1 y 8.2.2.3), estando cercana a las muestras del Holoceno tardío final del Sudeste de la Pampa en los análisis efectuados sobre los individuos masculinos y a los de la región Noroeste en los análisis de los individuos femeninos.

9. DISCUSIÓN

9.1. El poblamiento del Sudeste de la Región Pampeana durante el Holoceno

Los resultados del análisis de la forma facial de las muestras procedentes del Sudeste de la Región Pampeana indican que la muestra del Holoceno temprano/medio se diferencia de aquellas del Holoceno tardío, particularmente de la correspondiente al Holoceno tardío inicial (Figuras 8.2.1.1, 8.2.1.3, 8.2.2.1 y 8.2.2.3). Estas diferencias son comparativamente muy importantes al analizar la variación morfológica durante el Holoceno a nivel macro-regional (Figuras 8.2.2.1 y 8.2.2.3) y pueden ser explicadas en parte por la variación temporal existente entre las muestras (Figura 8.2.1.1). Estos resultados son concordantes con los análisis previos efectuados mediante el empleo de técnicas de la morfometría tradicional (i.e. análisis multivariados sobre distancias lineales entre puntos) sobre las muestras del Sudeste de la Región Pampeana (Barrientos y Perez 2002, 2005; Barrientos *et al.* 2005; Perez 2002a). En particular en los trabajos previos se remarcó que a nivel regional existían diferencias significativas en la forma del esqueleto craneofacial entre las muestras del Holoceno temprano/medio y del Holoceno tardío inicial. A diferencia de estos trabajos, basados en variables lineales, los análisis efectuados con técnicas de la morfometría geométrica pueden ser interpretados en términos morfológicos de una manera más satisfactoria, y de este modo las diferencias observadas pueden ser consideradas en términos de factores funcionales, heredables, entre otros. En este estudio pudo observarse que la variación principal en el esqueleto facial involucra su configuración general, así como diferencias más localizadas en la órbita y en la región del hueso malar. En base a lo discutido previamente, esta variación puede ser atribuida a las relaciones evolutivas entre las poblaciones locales analizadas.

Las diferencias observadas entre las muestras del Holoceno temprano/medio y del Holoceno tardío inicial del Sudeste de la Región Pampeana podrían estar relacionadas con la ocurrencia de una reducción demográfica debida a una contracción poblacional o a un evento de extinción local entre ca. 6000 y 3500 años C¹⁴AP, como fue propuesto en el modelo de poblamiento planteado para el área (Barrientos 1997, 2001). La evidencia radiocarbónica para el Sudeste de la Región Pampeana indica que para el periodo comprendido entre el 5960 y 5060 años C¹⁴AP hay una reducción significativa en la visibilidad arqueológica de las poblaciones humanas del área, sugiriendo la ocurrencia de alguno de estos fenómenos (Figura 5.1; Barrientos 1997; Barrientos y Perez 2005). Diferentes mecanismos pueden estar involucrados en la explicación de estas diferencias morfológicas en relación a la información radiocarbónica disponible. Si ocurrió una contracción poblacional las diferencias morfológicas temporales observadas entre las muestras

del área podrían ser explicadas por un cuello de botella (i.e. estructura poblacional) y/o por el ingreso de una nueva población al área (i.e. un evento histórico). En cambio, si hubo un evento de extinción local las diferencias únicamente pueden explicarse por el ingreso de individuos de una nueva población al área. Ambos mecanismos generan mayor variación a la esperada por las diferencias temporales entre los periodos comparados. Estos mecanismos pueden ser estudiados en análisis que involucran muestras de diferentes periodos y a escalas macro-regionales (ver discusión en Relethford y Crawford 1995). En este trabajo, la existencia de un ingreso poblacional al área estaría apoyado por la presencia de importantes similitudes morfológicas entre las muestras del Holoceno tardío inicial del Sudeste de la Región Pampeana y del Holoceno medio/tardío y tardío inicial de la desembocadura del río Negro con aquellas morfologías encontradas en el Noreste de la Pampa (Delta) (Figura 8.2.2.1). Sin embargo, la cronología de estas muestras necesita ser establecida con mayor precisión mediante fechados radiocarbónicos ya que en algunos trabajos han sido asignadas a ca. 2000 años AP -correspondiente al Holoceno tardío inicial (v.g. Sardi *et al.* 2005)- mientras que en otros casos han sido asignadas al Holoceno tardío final (v.g. Barrientos y Perez 2005). Las diferencias existentes entre la muestra del Delta y otras del Holoceno tardío de Pampa y Patagonia han sido remarcadas recientemente (Bernal 2005; Sardi *et al.* 2005). Asimismo, la existencia de similitudes morfológicas entre las muestras del Holoceno medio/tardío y tardío inicial de la desembocadura del río Negro y muestras fechadas en el Holoceno tardío inicial del Noreste de la Región Pampeana (provenientes de la región de Villa Cañas, Santa Fe) han sido demostradas previamente (Perez 2005). En este contexto, también es de particular interés analizar la relación entre las muestras de la desembocadura del río Negro, las del Noreste de la Región Pampeana y las del Sur de Brasil (ver Cocilovo y Neves 1988-89). En el trabajo de Cocilovo y Neves (1988-89) fue demostrada la existencia de similitudes morfométricas entre muestras del Holoceno tardío de la desembocadura del río Negro, del Delta del Paraná y de Sambaquies de la costa de Brasil. Sin embargo, la información presentada en mi trabajo no permite resolver este problema.

Las causas de una hipotética contracción en la población del Sudeste de la Región Pampeana entre ca. 6000 y 3500 años C¹⁴AP fueron abordadas previamente desde una perspectiva paleoecológica -aunque debido al estado actual de nuestro conocimiento sobre este tema no es posible establecer ningún tipo de vínculo causal específico- (ver Barrientos y Perez 2005). Uno de los cambios climáticos más importantes durante el Holoceno es el ocurrido durante el lapso del Hypsithermal (Tonni *et al.* 1999), que parece haber sido más cálido que el

clima actual. Un máximo de temperatura ocurrió tanto global como localmente alrededor de 7000 a 6000 años AP (Aguirre *et al.* 2006; COHMAP 1988; Tonni *et al.* 1999). Las estimaciones cuantitativas de la temperatura durante el Holoceno medio (COHMAP 1988) sugieren que la Tierra fue quizás 1° o 2° C más cálida que en la actualidad (Aguirre *et al.* 2006). A nivel regional, se ha establecido una relación muy estrecha entre la densidad poblacional de los humanos y de los guanacos, el recurso principal desde el Pleistoceno tardío hasta el Holoceno tardío (Tonni y Politis 1980; Politis 1984). En general, se ha postulado que el guanaco fue muy sensible a las variaciones climáticas que involucraron un incremento en la humedad ambiental (Tonni y Politis 1980: 56; cf. Loponte 1996-98: 52-54). De acuerdo con Politis (1984: 39-40), la densidad poblacional humana de la región Interserrana pudo descender durante los ciclos climáticos húmedos y subir durante los áridos-semiáridos en respuesta a la ausencia y presencia alternante del guanaco y otros recursos secundarios en el área. Sin embargo, como fue señalado en este trabajo, es escasa la base empírica disponible para sostener que el clima durante el lapso del Hypsithermal fue húmedo (Tonni *et al.* 1999; cf. Iriondo 1999, e Iriondo y García 1993). Considerando que el calentamiento y enfriamiento climático puede reducir la fertilidad de los mamíferos, provocando una reducción en el número poblacional (McLean 1991), Barrientos y Perez (2005) propusieron que es posible que los guanacos hayan sido sensibles a los cambios en la temperatura posteriores al Pleistoceno. Las condiciones climáticas post Hypsithermal, que comienza después de los 5000-4500 años AP, podrían haber creado las condiciones para un incremento en la capacidad de carga local y para la dispersión de una nueva población humana en el área (Barrientos y Perez 2005). Sin embargo, es necesario señalar que existen otros factores que pueden explicar la disminución en la visibilidad arqueológica entre ca. 6000 y 5000 años C¹⁴AP, vinculados con la demografía (factores estocásticos vinculados al tamaño de los grupos), la movilidad, y la organización económica y social de los grupos que poblaron el área durante este período. Estos factores pueden haber actuado aisladamente o en forma conjunta con los cambios climáticos sobre la dinámica de las poblaciones humanas del área. Las causas de este evento en la historia del poblamiento del área necesitan de una mayor discusión en estudios futuros.

En el Sudeste de la Región Pampeana también se observan diferencias entre las muestras del Holoceno tardío inicial y final. Las variaciones morfométricas observadas en el Holoceno tardío en el Sudeste de la Región Pampeana (así como en el Noreste de Patagonia) no estarían relacionadas con una reducción poblacional como es el caso para el Holoceno medio, ya que en los últimos 4000 años existe un registro radiocarbónico continuo para el Sudeste de la Región Pampeana, lo que permite inferir un poblamiento

efectivo del área a partir de ese momento (Barrientos 1997, 2001; Barrientos y Perez 2004, 2005). La evidencia morfométrica presentada en este trabajo (Figuras 8.2.2.1 a 8.2.2.10) puede ser interpretada como consecuencia de la existencia de flujo génico mantenido a lo largo de varias generaciones con el Noreste de Patagonia o por la existencia de una expansión poblacional desde esta zona. La ocurrencia de alguno de estos fenómenos a partir del área de la desembocadura del río Chubut estaría apoyada por la existencia de importantes similitudes morfométricas entre las muestras del Holoceno tardío final del Sudeste de la Región Pampeana y el Noreste de Patagonia con aquella del Holoceno tardío inicial de la desembocadura del río Chubut (Figuras 8.2.2.1 y 8.2.2.3). Alguno de estos fenómenos parece haber afectado al Sudeste de la Región Pampeana y a la región de la desembocadura del río Negro con posterioridad a ca. 1500-1000 años AP. Sin embargo, como fue señalado, la expansión de una población desde el Centro de Patagonia (un fenómeno relativamente rápido) o el flujo génico mantenido a lo largo de muchas generaciones desde esta región hacia la desembocadura del río Negro y el Sudeste de la Región Pampeana podrían explicar el patrón de variación observado en el Holoceno tardío. Por lo tanto, la diferenciación de los mismos requiere un mayor conocimiento del registro arqueológico del área.

Recientemente, Barrientos y Perez (2004) discutieron distintas evidencias arqueológicas que estarían asociadas a la expansión de una población local del Noreste de Patagonia durante el Holoceno tardío final hacia el Sudeste de la Región Pampeana. Entre ellas se destaca principalmente: a) la existencia en frecuencias bajas de artefactos (Aparicio 1932; Barrientos 1997; Barrientos *et al.* 1997; Conlazo 1983; Crivelli Montero 1991; Kiehr y Medina Zambelli 1973; Martínez y Figuerero Torres 2000) y representaciones rupestres (Madrid *et al.* 2000) encontrados con mayor frecuencia en el norte de Patagonia; b) entierros secundarios, registrados en sitios tales como Laguna los Chilenos 1, Campo Brochetto, Napostá, La Petrona y Paso Alsina 1 (Barrientos 1997; Barrientos y Leipus 1997; Barrientos *et al.* 1997; Martínez y Figuerero Torres 2000; Martínez *et al.* 2004), cuya estructura general y composición son similares a los recuperados en el área de San Blas, en el litoral atlántico norpatagónico situado entre los ríos Colorado y Negro (Vignati 1938); y c) deformación plano-lámbdica - frecuentemente asociada a los entierros secundarios arriba mencionados (Barrientos *et al.* 1997; Martínez y Figuerero Torres 2000). En efecto, esta deformación presenta una alta frecuencia en los sitios tardíos del Noreste de Patagonia y Sudeste de la Región Pampeana, en particular en aquellos posteriores a 1300 años calendáricos AP (Berón y Baffi 2003; Bórmida 1953/1954; Gómez Otero y Dahinten 1997-1998; Tabla 7.2.3.1). Esta evidencia

sugiere que los procesos ocurridos en el área no involucraron únicamente cambios biológicos de las poblaciones del área sino que probablemente los mismos estuvieron acompañados por variaciones en rasgos culturales. Sin embargo, en el presente es difícil discutir el registro arqueológico a nivel macro-regional de la misma manera que fueron discutidas las relaciones morfológicas entre las muestras del área debido a la falta de trabajos comparativos exhaustivos tanto a nivel de rasgos aislados (v.g. variación en la morfología de puntas, decoración de la cerámica, etc.) como en las características generales de los registros arqueológicos regionales.

El proceso de expansión poblacional en el Holoceno tardío fue vinculado recientemente (Barrientos y Perez 2004) con uno de los eventos climáticos más significativos ocurridos durante el Holoceno tardío, la denominada Anomalía Climática Medieval o ACM (Stine 1994, 2000). Este período está ubicado cronológicamente entre ca. 1150 y 600 años calendarios AP (800-1350 AD) y fue caracterizado por anomalías hidrológicas a escala global acompañadas, en algunas regiones, por aumentos en la temperatura y sequías prolongadas (Bradley 2000). Este fue el caso de Patagonia, al menos en su extremo meridional, tal como lo indican los registros obtenidos en el lago Cardiel para el período comprendido entre 930 y 720 años calendarios AP (i.e. 1020-1230 AD) (Stine y Stine 1990; Stine 1994). Para el Noreste de Patagonia no existen registros detallados correspondientes a este período (Garleff *et al.* 1994; Schäbitz 1994). Sin embargo, para el Sudeste de la Región Pampeana, en base a evidencia faunística, se ha señalado un aumento medieval de la temperatura (Tonni *et al.* 1999). Esto permitiría sugerir que los efectos de la ACM podrían haber afectado, seguramente con variantes locales o regionales, al cono sur de Sudamérica (Barrientos y Perez 2004). En áreas de condiciones predominantemente áridas o semiáridas, como la mayor parte de Patagonia continental extraandina, tales efectos podrían traducirse en una mayor aridez, producto de sequías de larga duración (Goñi 2000; Goñi *et al.* 2002). Bajo estas condiciones, el atractivo de los lugares con disponibilidad de agua superficial (v.g. valles fluviales) y con mayor productividad (v.g. litoral marítimo), aumentaría respecto de otros ambientes (v.g. mesetas). Esta situación podría haber creado las condiciones necesarias para un aumento regional y local de la densidad demográfica y un aumento de la circunscripción espacial de los grupos, una de las causas más eficaces de dispersión poblacional (Metz y Gyllenberg 2001; ver discusión en Barrientos y Perez 2004).

La hipótesis de la existencia de una expansión poblacional desde el centro de Patagonia hacia la región de la desembocadura del río Negro fue mantenida anteriormente en base a evidencia morfológica (Bórmida 1953-54). Asimismo, la existencia de una relación estrecha entre los grupos del

Holoceno tardío del Sudeste de la Región Pampeana y el Noreste de Patagonia había sido observada anteriormente por diferentes autores (v.g. Bórmida 1953-54; Casamiquela y Moldes 1980; Casamiquela y Nosedá 1970; Menghin 1952). Particularmente, a partir de la renovación de los estudios antropobiológicos en Pampa y Patagonia durante la segunda mitad del siglo XX se mantuvo la hipótesis de que Patagonia y Pampa estuvieron pobladas por cuatro grupos diferenciados “racialmente” [*Fuéquidos*, *Láquidos*, *Pámpidos* (en tiempos prehistóricos) y *Andidos* (en momentos históricos); Bórmida 1953-54; para una discusión de la aproximación tipologista que caracterizó a este momento de la antropología física ver Baker 1988, Hunt 1981, y Washburn 1951, 1953]. Varios autores plantearon que en diferentes momentos del Holoceno tardío los grupos establecidos en el Noreste de Patagonia (al norte de la desembocadura del Río Negro) estaban extendidos en la Región Pampeana. Para el siglo XVII, y probablemente en momentos previos a la llegada de los españoles a América, se planteó que el grupo conocido como Guéénakene (clasificado por estos autores como *Pámpido*) en tiempos históricos se encontraba extendido en el Noreste de Patagonia y el Sudeste de la Región Pampeana (Casamiquela y Moldes 1980; Casamiquela y Nosedá 1970; Fortich Baca 1976; Menghin 1952). Asimismo, para momentos previos (coincidentes con el Holoceno medio/tardío y tardío inicial planteados en este trabajo) Bórmida (1953-54) planteó que un grupo con caracteres *Láquidos* y *Fuéquidos* (entre ellos los grupos cuyos restos fueron excavados en la Laguna del Juncal) ingresó desde el Noreste Argentino o el sur de Brasil, ocupando la Pampa y el Noreste de Patagonia (hasta la desembocadura del río Negro). A partir de estos trabajos se estableció la hipótesis de la existencia de tres grupos raciales en la Región Pampeana y el Noreste de Patagonia (los dos anteriores más los *Andidos* de tiempos históricos). Esta idea fue mantenida hasta comienzos de la década de 1980 por diferentes autores (v.g. Colantonio 1981; Fortich Baca 1976), y discutida más recientemente por Méndez y Salceda (1989), quienes plantearon que la provincia de Buenos Aires estuvo poblada por una única entidad biológica en base al análisis de datos morfométricos craneofaciales (Méndez y Salceda 1989: 93).

9.2. La dinámica poblacional a escala macro-regional

La estructura y la historia poblacional en el Sudeste de la Región Pampeana han sido ampliamente discutidas en trabajos previos (Barrientos 1997, 2001; Barrientos y Perez 2002, 2005; Barrientos *et al.* 2005; Perez 2002a), y fueron retomadas en el apartado anterior. Sin embargo, la dinámica evolutiva de esta área depende de la dinámica evolutiva de la (meta) población de la cual

formaría parte como una población local. Si bien a una escala regional el modelo planteado para el Sudeste de la Región Pampeana por Barrientos (1997, 2001) señaló la existencia de discontinuidades poblacionales y eventos como la expansión poblacional desde áreas vecinas como las causas principales de la variación morfológica observada en el área, en trabajos recientes (Barrientos y Perez 2002, 2005; Barrientos *et al.* 2005) se propuso para una escala macro-regional que los individuos que habitaron el Sudeste de la Región Pampeana durante el Holoceno fueron miembros de una población local perteneciente a una metapoblación más extendida. Originalmente se señaló que esta metapoblación hipotética tendría un rango geográfico que incluiría el Sudeste de la Región Pampeana, el Noreste y el Noroeste de Patagonia, la Pampa Seca, Sur de Cuyo, el Noreste de la Pampa y las Sierras Centrales (Barrientos y Perez 2002). Asimismo, Barrientos y Perez (2002) señalaron que probablemente todas las poblaciones locales de esta metapoblación tendrían bajos niveles de diferenciación interpoblacional, como indica el modelo de islas. Esta hipótesis de una relación estrecha entre el área de la desembocadura del Río Negro, San Blas, el Sudeste de la Región Pampeana y el Sur de Cuyo fue mantenida anteriormente por diferentes investigadores en base a evidencia morfológica (v.g. Colantonio 1981; Colantonio y Marcellino 1983a; Patti de Martínez Soler 1967), arqueológica y etnohistórica (v.g. Vignati 1937, 1938, 1960).

La evidencia morfométrica analizada en este trabajo permite apoyar la existencia de una relación estrecha entre el Sudeste de la Región Pampeana y el Noreste de Patagonia, pero no así con el Sur de Cuyo, el Noreste de la Pampa y las Sierras Centrales. Los resultados de este trabajo señalan que para el Holoceno tardío, a una escala macro-regional, la variación entre las muestras puede ser explicada principalmente por la separación geográfica entre las mismas (resultados de PROTEST; Figuras 8.2.2.13 a 8.2.2.15). Como fue señalado anteriormente, este patrón de variación, denominado aislamiento por distancia, es el patrón comúnmente observado en la variación entre poblaciones locales de *Homo sapiens* (Relethford 2004). Para el Holoceno tardío final estos resultados son en general concordantes con aquellos obtenidos recientemente para el cono sur de Sudamérica por otros autores (Cocilovo y Marcellino 1973; Cocilovo y Di Rienzo 1984/85; González-José 2003; Rothhammer y Silva 1990).

La causa de este patrón ha sido ampliamente discutida para diversas regiones geográficas (ver Cavalli-Sforza *et al.* 1994) y reside en las pautas de reproducción de las poblaciones humanas, así como de respuesta de las mismas al *stress* ambiental. Estas pautas y respuestas difieren de aquellas que son más comunes en las especies de insectos, en las cuales han sido halladas dinámicas de tipo metapoblacional (Baguette 2004; Elmhagen y Angerbjörn 2001). Estas últimas están comúnmente estructuradas en parches

con distinto grado de aislamiento -en general por la acción del hombre- en los cuales es frecuente que las poblaciones locales se extingan (después de algunas decenas de generaciones) por cambios ambientales locales, por lo cual el mantenimiento de la población depende de la dinámica de extinción y recolonización de las poblaciones locales. Las poblaciones de *Homo sapiens* durante el Holoceno probablemente no han tenido valores tan altos de aislamiento, y por lo tanto el flujo génico es un factor importante de estructuración de la variación. Asimismo, las poblaciones humanas, como las de otras especies de grandes mamíferos (Elmhagen y Angerbjörn 2001), disponen de un conjunto mayor de mecanismos -principalmente culturales y sociales en el caso del hombre- para reaccionar frente a cambios ambientales locales, y por lo tanto las extinciones no son tan frecuentes e importantes como en las especies de insectos. En el caso de los humanos es probable que sean más frecuentes los fenómenos denominados pseudo-extinciones, causadas por emigración más que por mortalidad (Elmhagen y Angerbjörn 2001; Harrison 1991). Claramente, las consecuencias de ambos tipos de eventos no son las mismas para el mantenimiento de la variación genética, y parcialmente fenotípica, de las metapoblaciones.

Muchos autores han planteado que con el fin de dotar de un poder explicativo y predictivo a los modelos de metapoblaciones la dinámica de las mismas debe estar caracterizada por una dinámica a escala de las poblaciones locales (i.e. natalidad y mortalidad), y otra a escala metapoblacional (i.e. extinción y recolonización), la cual es fundamental para su mantenimiento (i.e. no extinción) (Elmhagen y Angerbjörn 2001; Freckleton y Watkinson 2002, 2003; Hanski 1999; Harrison y Taylor 1997; Smedbol *et al.* 2002; entre otros). Los recambios poblacionales ocurridos en el área estudiada en este trabajo son poco frecuentes -en relación a lo esperado en dinámicas en las cuales la extinción tiene un rol importante en el mantenimiento de una metapoblación- y por lo tanto no parecen influir en el mantenimiento de la (meta)población de la cual formaría parte la población local del Sudeste de la Región Pampeana. La ausencia de una dinámica metapoblacional en el área podría deberse a que las metapoblaciones generalmente son definidas a una escala espacial más amplia a la analizada en este trabajo y están conformadas por cientos y miles de poblaciones locales (Wakeley 2004). Por lo tanto es probable que la población local del Sudeste de la Región Pampeana sea parte de una metapoblación con una extensión mayor a la planteada en este trabajo (Bernal 2006), probablemente a escala continental.

Una dinámica poblacional que involucre el flujo génico entre poblaciones locales (principalmente entre poblaciones locales geográficamente contiguas), con eventos de expansión poblacional sobre áreas pobladas, y de reducción demográfica y/o

extinción de poblaciones locales seguida de recolonización con una frecuencia baja (de uno de estos eventos cada 100 o 150 generaciones), parece ser la más adecuada para explicar la variación morfológica observada en el área de estudio. Entonces, la dinámica del área puede ser descrita principalmente como poblaciones locales dispuestas en poblaciones en parches con significativo flujo génico que estructuró la variación heredable en función de la distancia geográfica que separa a las poblaciones locales, con eventos esporádicos de expansión poblacional sobre y desde algunos de los parches. Si esta disposición de poblaciones locales formó parte de una metapoblación con una extensión mayor a la estudiada en el presente trabajo es un tema que necesita ser abordado en futuros estudios. Del mismo modo necesita una mayor discusión la utilidad de modelos como el metapoblacional que requieren una dinámica más frecuente de extinciones y recolonizaciones de las poblaciones locales que la observada en poblaciones de *Homo sapiens*.

10. CONSIDERACIONES FINALES

Los estudios efectuados previamente mediante el empleo de técnicas de la morfometría tradicional (Barrientos y Perez 2002, 2005; Barrientos *et al.* 2005; Perez 2002a) permitieron realizar una descripción general de las diferencias en forma entre las muestras del Sudeste de la Región Pampeana. Sin embargo, muchos rasgos de la variación en el esqueleto facial, con información acerca de las relaciones evolutivas entre los grupos (Perez *et al.* 2006), no pueden ser analizados mediante estas técnicas (Apéndice 2). La representación incompleta de las diferencias en forma fue una de las críticas más frecuentemente realizadas a las aproximaciones morfométricas desarrolladas durante el siglo XX (v.g. Imbelloni 1923a; Oxnard 1978; Bookstein 1982). La descripción de la variación en el esqueleto facial lograda en este trabajo mediante la aplicación de técnicas de la morfometría geométrica permitió conocer con mayor detalle las diferencias en forma existentes entre las muestras de restos óseos humanos analizadas en la región de estudio a lo largo del Holoceno.

Si bien la ausencia de un patrón de continuidad en la variación en forma en el Sudeste de la Región Pampeana fue mostrado anteriormente (Barrientos y Perez 2002, 2005; Barrientos *et al.* 2005; Perez 2002a), en el presente trabajo se abordó el patrón de variación a una escala macro-regional. Debido a su escala geográfica restringida, los análisis previos no permitieron estudiar el poblamiento de la región de una manera comprehensiva. En este sentido, la comparación de las similitudes y diferencias en el esqueleto facial a una escala macro-regional permite conocer con claridad las características del poblamiento biológico de la misma a lo largo del Holoceno. En particular, los resultados alcanzados pueden ser interpretados principalmente en términos de un modelo de aislamiento por distancia geográfica para los momentos del Holoceno comparados, puntuados por probables eventos de expansión poblacional. Estas expansiones son relevantes para explicar la historia poblacional del área, pero su frecuencia no es lo suficientemente elevada para ser consideradas fundamentales en el mantenimiento de la población de la cual formaron parte estas poblaciones locales. Por lo tanto, una dinámica poblacional que considere el flujo génico entre poblaciones locales (principalmente entre poblaciones locales geográficamente contiguas), con eventos de expansión poblacional sobre áreas pobladas, y de reducción demográfica y/o extinción de poblaciones locales seguida de recolonización con una frecuencia relativamente baja (de uno de estos eventos cada 100 o 150 generaciones), parece ser la más adecuada para dar cuenta de la variación observada en el área de estudio en la última parte del Holoceno. Establecer en qué medida estos resultados pueden ser asimilados a la dinámica a escala macro-regional durante el Pleistoceno final y el Holoceno temprano requiere un

análisis que por el momento no puede ser abordado debido a la ausencia de muestras comparativas. Sin embargo, es importante señalar que probablemente la fragmentación poblacional haya sido mayor para estos momentos en relación a lo observado en el Holoceno tardío (Borrero 2001).

Debido a que es difícil diferenciar eventos históricos respecto de patrones de estructura poblacional cuando contamos únicamente con muestras contemporáneas (ver Relethford y Crawford 1995), la perspectiva histórica y la escala espacial empleadas en este trabajo han permitido una aproximación renovada a la dinámica del poblamiento humano del Sudeste de la Región Pampeana y de áreas vecinas durante el Holoceno. Esta es una de las ventajas de los análisis de relaciones evolutivas basados en muestras de contextos arqueológicos con variación espacial y temporal con respecto a los análisis de muestras sincrónicas. Estos análisis permitieron diferenciar el patrón de variación surgido en el Holoceno tardío final por aislamiento por distancia de las expansiones poblacionales que afectaron esta área en diferentes momentos del Holoceno.

El marco evolutivo dentro del cual se analizó la variación morfológica en estas regiones permitió abordar sus factores causales. Estos factores fueron discutidos integrando distintas líneas de evidencia (i.e. paleoecológica y arqueológica). La profundización en la dinámica de poblamiento de la región requiere de una mayor discusión en función de otras líneas de evidencia. En particular, es necesario contar con un conjunto mayor de fechados radiocarbónicos sobre muestras de restos óseos humanos, principalmente aquellas depositadas en las colecciones de los grandes museos de nuestro país. Esto permitiría contar con un marco temporal más preciso que el utilizado en este trabajo. A su vez es necesario contar con información paleoecológica de grano más fino, con el fin de establecer de manera más precisa la influencia de las fluctuaciones climáticas ocurridas durante el Holoceno en el poblamiento humano del área. La combinación de evidencia climatológica, arqueológica, morfológica, así como aquella proveniente del estudio de datos moleculares obtenidos tanto de poblaciones recientes como antiguas, promete ser la vía más útil para una mayor comprensión de una dinámica que hasta el presente sólo puede ser abordada de manera parcial. Asimismo, es necesario plantear análisis a escalas espaciales más amplias que la presente (v.g. subcontinental) con el fin de contar con un marco adecuado para comprender la dinámica de estas poblaciones. En particular, la comprensión de las relaciones entre las poblaciones locales analizadas aquí, las del extremo sur del continente, aquellas de la región andina central y amazónica posiblemente permitan la comprensión de un fenómeno cuya dimensión probablemente es mayor a la estudiada en este trabajo.

APÉNDICE 1. Métodos morfométricos

a. Métodos de morfometría geométrica empleados en este trabajo (extendido)

La definición de forma utilizada en morfometría geométrica es aquella propuesta por Mosimann, la cual hace referencia a la invariabilidad en diferentes escalas físicas, y que fue reformulada para datos de coordenadas cartesianas por David Kendall (1984). Un conjunto de coordenadas cartesianas, a diferencia de las variables lineales, no solo tiene información sobre el tamaño y la forma de los objetos, sino también sobre la posición y orientación original de las mismas. En este sentido, dos estructuras tienen la misma forma cuando de un conjunto de *landmarks* se remueve la información que describe las diferencias debidas a traslación, tamaño y rotación. Así, la forma puede ser definida como la información que resta en un conjunto de coordenadas después que la localización, la escala y la orientación son excluidas (Bookstein 1991, 1996a), generalmente por medio del método de Superposición *Procrustes* Generalizado (Gower 1975; Rohlf 1990; Rohlf y Slice 1990).

El método de superposición *Procrustes*, si bien fue desarrollado originalmente para el análisis de datos de *landmarks*, ha sido utilizado también para el análisis morfométrico de contornos (Bookstein *et al.* 2002; Sheets *et al.* 2004). Cuando los contornos son digitalizados como puntos discretos, se le suma un paso al método de *Procrustes* generalizado con el objeto de minimizar la variación tangente a la curva, y de este modo obtener un conjunto de puntos denominados *semilandmarks*. En este caso, los puntos individuales no son considerados homólogos de estructura a estructura, y solo la variación perpendicular al contorno tiene información acerca de las diferencias entre especímenes y grupos (Bookstein 1997; Bookstein *et al.* 2002). La *bending energy* y la distancia *Procrustes* son usados comúnmente como criterio para minimizar la variación tangente al contorno. En este trabajo los puntos fueron alineados por medio de este último criterio denominado proyección perpendicular o distancia *Procrustes* mínima (Andresen *et al.* 2000; Bookstein *et al.* 2002; Sheets *et al.* 2004).

a.1. Superposición *Procrustes*

En primer lugar consideraremos la superposición *Procrustes* de un conjunto de puntos, asumiendo que los p puntos que representan los dos objetos son fijos y correspondientes. Sea X e Y , las cuales denotan las $p \times 2$ matrices de coordenadas que representan los dos conjuntos de puntos (*landmarks* o *semilandmarks*), la traslación, escalado y rotación de las coordenadas puede ser efectuada minimizando la suma de los cuadrados de los errores (distancia *Procrustes*), mediante el siguiente procedimiento (Gower 1975; Rohlf 1990; Rohlf y Slice 1990):

1. centrar ambos X e Y en el origen por substraer sus centroides; esto puede ser efectuado

premultiplicando X por $(I - P)$, donde I es una matriz identidad $p \times p$ y P es una matriz $p \times p$ con todos los elementos iguales a $1/p$

$$X'_i = (I - P)X_i$$

2. escalar X e Y a tamaño uno, mediante la división de todas las coordenadas por la raíz cuadrada de la suma de las desviaciones al cuadrado desde el centroide (Gower 1971). Esto es denominado tamaño centroide (s_i) por Bookstein (1991). Entonces

$$X'_i = (I - P)X_i / s_i \quad ; y$$

3. calcular la matriz de coordenadas rotadas $X^* = XH$, donde la matriz ortonormal (matriz de rotación) H es calculada como $H = VU'$, donde V y U son las matrices de vectores singulares derecha e izquierda de la SVD (descomposición del valor singular) $Y'X = UDV'$. Para $p = 2$ dimensiones la matriz H tiene la forma

$$\begin{pmatrix} \cos \theta & -\sin \theta \\ \sin \theta & \cos \theta \end{pmatrix}$$

De este modo la nueva localización de las coordenadas de los puntos en una estructura tiene la suma mínima de las desviaciones cuadradas con respecto a la localización de las coordenadas correspondientes en la otra estructura.

a.2. Superposición *Procrustes* y *semilandmarks*

Si bien para las coordenadas de los contornos la superposición *Procrustes* puede corregir parcialmente la falta de orientación -la suma de los cuadrados de las distancias entre los puntos correspondientes en los dos contornos es mínima en esta primera rotación-, estos pueden alinearse mejor con la referencia por medio de rotaciones subsiguientes (Sampson *et al.* 1996). Una medida natural de distancia entre las curvas es la suma de distancias al cuadrado (distancias *Procrustes*) medidas en forma normal a una u otra de las curvas. Luego de la primera superposición el siguiente paso consiste en computar puntos sobre Y que correspondan “mejor” a los puntos igualmente espaciados de X^* proyectando estos puntos ortogonalmente sobre Y . Luego la superposición *Procrustes* es calculada nuevamente sobre estos nuevos puntos con el fin de igualar X^* a Y . Este cálculo es iterativo. Este algoritmo es el de punto cerrado iterativo (ICP) propuesto por Besl y McKay (1992). La convergencia del algoritmo puede probarse fácilmente ya que la suma de cuadrados de las distancias entre los puntos correspondientes de X^* e Y decrece en cada paso del algoritmo (Sampson *et*

al. 1996). Asumiendo ahora n contornos, $X_i, i = 1, \dots, n$ el algoritmo puede ser presentado de la siguiente manera (Gower 1975; Rohlf 1990):

1. tomar una estimación original de la curva media, $\bar{Y}$, que puede ser uno de los contornos originales, digase X_i , o un promedio inicial (*pointwise average*) del contorno X_i ;
2. trasladar, escalar, y rotar cada uno de los contornos X_i in una superposición *Procrustes* sobre $\bar{Y}$ usando el algoritmo ICP descrito arriba;
3. computar nuevos puntos correspondientes sobre cada uno de los contornos X_i por proyectar puntos sobre ellos que están igualmente espaciados en $\bar{Y}$ y son normales a este contorno;
4. computar una nueva estimación de la curva media $\bar{Y}$ como el promedio de los puntos en X_i ; y
5. retornar al paso 2 y continuar iterativamente hasta que $\bar{Y}$ haya convergido.

Siguiendo el algoritmo ICP cada uno de los contornos X_i es registrado sobre $\bar{Y}$ de acuerdo a los puntos originales que definieron estos contornos. Por lo tanto, antes de promediar es necesario identificar puntos correspondientes a través de todos los X_i , lo cual puede ser efectuado mediante un conjunto de puntos igualmente espaciados sobre la estimación de $\bar{Y}$ (Sampson *et al.* 1996).

La utilización de la superposición *Procrustes* (igualando a 1 el tamaño centroide de los objetos analizados) como función de ajuste de las coordenadas originales (espacio-figura) define un espacio de forma (denominado *Partial Procrustes*) que se aproxima a un espacio no euclidiano denominado espacio de forma de Kendall (*Full Procrustes*, ver discusión en Rohlf 1999 y Slice 2001). Las propiedades matemáticas de este espacio de forma son sumamente complejas, por lo que una alternativa al estudio de la forma es aproximarse al espacio de forma de Kendall por el denominado espacio tangente usado en los análisis estadísticos, el cual tiene una geometría euclidiana. Este espacio se obtiene de la proyección ortogonal de las coordenadas en un espacio de forma de Kendall sobre un vector lineal tangente al mismo. La intersección de los dos espacios corresponde al consenso o configuración de referencia -también es definida como la configuración media de *landmarks* después del alineamiento de los especímenes (Rohlf 1996)-. Resulta importante señalar que, al analizar muestras con relativamente poca variación, las diferencias entre ambos espacios es escasa o nula (Rohlf 1996; Slice 2001), por lo que los análisis basados en esta transformación son particularmente aptos para el estudio de la variación a nivel intraespecífico o interpoblacional.

Una vez eliminada la información sin interés morfométrico (posición, escala -en algunos casos-, orientación y variación tangente a un contorno) lo que resta es la variación en forma, la cual puede ser

dividida en un *componente uniforme* y un *componente no-uniforme*. Las diferencias en el componente uniforme son aquellas correspondientes a los efectos de un estiramiento o compresión de un objeto en una dirección particular, mientras que el componente no-uniforme corresponde a todo cambio localizado (Rohlf *et al.* 1996).

a.3. Métodos de deformaciones

Una manera eficiente de analizar la variación en forma es mediante el método de deformaciones (*thin-plate spline*, Bookstein 1989a, 1991; Rohlf 1993). Metafóricamente, la función *thin-plate spline* modela el comportamiento de una placa de metal infinitamente fina -de proporciones lineales infinitas- cuando la misma es deformada para ajustar una configuración de puntos ubicados sobre ella a otra configuración superpuesta (Bookstein 1989a). Si sobre una placa como esta se fijan los *landmarks* de una configuración de referencia, y a su vez tenemos la configuración de *landmarks* sobre la cual se pretende deformar la configuración de referencia, entonces el proceso de transformación de la configuración de referencia para lograr que todos los *landmarks* se encuentren superpuestos a los de la configuración blanco involucra una deformación de la placa de metal con consecuente gasto de energía. Una excepción son las transformaciones uniformes que involucran únicamente movimientos de inclinación y cambio de dirección de la placa, resultando en energía de deformación igual a 0. Al igual que ocurriría en una placa real, la energía necesaria para deformar un grupo de *landmarks* es inversamente proporcional a la distancia entre los mismos (Monteiro y Furtado dos Reis 1999).

La descripción de *thin-plate spline* que se muestra a continuación sigue en lo fundamental aquella de Bookstein (1991), Rohlf (1993) y Monteiro y Furtado dos Reis (1999). La función que mide la proximidad de los puntos es

$$z(x, y) = -U(r) = -r^2 \log r^2$$

donde r^2 es la raíz cuadrada de la distancia entre los *landmarks* (o *semilandmarks*) i y j en la referencia.

La función *thin-plate spline* para figuras planas modela la deformación de dos placas de metal: una deformándose a lo largo del eje x y otra a lo largo del eje y . Si unimos los dos modelos en una misma función, tenemos

$$f(x, y) = A_0 + A_1 \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} + \sum n_i U(x, y),$$

La parte lineal de la función *thin-plate spline* está contenida en las matrices **A**, que son definidas como:

$$A_0 = \begin{pmatrix} \Delta x \\ \Delta y \end{pmatrix},$$

que es un vector de traslación, y

$$A_1 = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} = s \begin{pmatrix} a_{11} & 0 \\ 0 & a_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \cos \theta & -\sin \theta \\ \sin \theta & \cos \theta \end{pmatrix},$$

donde s es un escalar responsable de la proporcionalización de las configuraciones, la matriz diagonal contiene las transformaciones uniformes y la matriz de senos y cosenos rota la configuración. Los términos $U(x,y)$ son definidos por la función $U(r)$ -descrita anteriormente- y los términos n_i definen la parte de cambio de forma localizado en la configuración. Los parámetros A y n_i son calculados de la siguiente manera:

$$N = XL_p^{-1}$$

$$A = XL_q^{-1}$$

donde X es la matriz con las coordenadas del espécimen sobre la cual la referencia será transformada. Para computar L_p^{-1} , denominada matriz *bending energy*, para el consenso debemos primero juntar la matriz particionada

$$L = \begin{pmatrix} P & Q \\ Q^t & 0 \end{pmatrix}$$

donde

$$P = \begin{pmatrix} 0 & U_{(r12)} & U_{(r13)} & \cdots & U_{(r2k)} \\ U_{(r21)} & 0 & U_{(r23)} & \cdots & U_{(r2k)} \\ U_{(r31)} & U_{(r32)} & 0 & \cdots & U_{(r3k)} \\ \cdots & \cdots & \cdots & \ddots & \cdots \\ U_{(rk1)} & U_{(rk2)} & U_{(rk3)} & \cdots & 0 \end{pmatrix}$$

La función U como fue definida es

$$U(r_{ij}) = r_{ij}^2 \ln r_{ij}^2$$

donde, como ya señalamos, r_{ij}^2 es la raíz cuadrada de la distancia entre los *landmarks* (o *semilandmarks*) i y j en la referencia. Los signos están invertidos en esta siguiendo a Rohlf (1993). La matriz

$$Q = \begin{pmatrix} 1 & x_1 & y_1 \\ 1 & x_2 & y_2 \\ \cdots & \cdots & \cdots \\ 1 & x_k & y_k \end{pmatrix}$$

consistente de un vector columna de todos 1 seguido por las coordenadas x,y de la referencia y 0 es una matriz 3×3 de todos 0.

La matriz *bending energy*, L_p^{-1} , es el bloque superior izquierdo $p \times p$ de la inversa de la matriz L . El producto XL_p^{-1} produce los coeficientes para la parte no-afín del *thin-plate spline* que transforma las coordenadas de *landmarks* y *semilandmarks* de la configuración de referencia en estas de cada espécimen (en el caso de una muestra de más de dos especímenes). Los coeficientes afín son dados por el producto XL_q^{-1} , donde L_q^{-1} es el bloque superior derecho $p \times 3$ de la inversa de la matriz L .

La elección de la configuración de referencia (o consenso) de *landmarks* y *semilandmarks* es muy importante ya que los análisis morfométricos serán efectuados en base a los autovectores de la matriz *bending energy* la cual es calculada usando esta configuración. La aproximación utilizada [que forma parte de lo que Bookstein (1996) denomina *síntesis morfométrica*] para construir una configuración de referencia es el método de *Procrustes Generalizado* (Rohlf y Slice 1990), ya que de este modo la configuración de referencia esta cercana a la mayoría de los especímenes de la muestra.

El nombre *bending energy* hace referencia a la energía necesaria para deformar una cierta región de la placa de metal. La función f minimiza la cantidad no negativa

$$I_f = \iint_{R^2} \left[\left(\frac{\partial^2 f}{\partial x^2} \right)^2 + 2 \left(\frac{\partial^2 f}{\partial x \partial y} \right)^2 + \left(\frac{\partial^2 f}{\partial y^2} \right)^2 \right],$$

que es la integral doble de la segunda derivada de la función *thin-plate spline* y es la denominada *bending energy*. Este valor es proporcional a $VL_p^{-1}V'$, donde V es un vector de desplazamiento de las coordenadas de *landmarks* (Bookstein 1991).

Luego la matriz *bending energy* es descompuesta como $L_p^{-1} = E\Lambda E'$, donde Λ es una matriz diagonal $p \times p$ de autovalores y E es la matriz $p \times p$ de autovectores (las columnas corresponden a los autovectores normalizados y las filas a los *landmarks* y *semilandmarks*). Bookstein (1989) llama a estos autovectores *principal warps*. Las magnitudes de los autovalores están inversamente relacionadas con la escala. Autovalores grandes corresponden a autovectores que describen rasgos de pequeña escala (deformaciones de *landmarks* y *semilandmarks* que están cerca de otros). Autovalores pequeños corresponden a autovectores que describen rasgos de gran escala. Al menos tres de los autovalores serán iguales a 0 ya que ellos corresponden a los componentes afín que son de escala infinita (traslación, rotación y dilatación). Estos autovalores 0

y sus correspondientes autovectores pueden ser eliminados para reducir Λ a una matriz $p-3 \times p-3$ y E a una matriz $p \times p-3$. Esta descomposición de la matriz *bending energy* permite la creación de una base vectorial que describe un subespacio tangente lineal (Monteiro y Furtado dos Reis 1999).

Es importante señalar que los *principal warps* describen cambios en forma posibles en las configuraciones de referencia. La modificación de una forma dada, si quisiéramos transformar la configuración de referencia en una configuración blanco, es dada por las proyecciones de las coordenadas de la configuración blanco en los *principal warps*. Estos *scores* indican que proporción de cada *principal warps* es necesaria para realizar la deformación deseada. Los vectores de *scores* son llamados *partial warps* (deformaciones parciales) o pesos, porque cada uno describe una porción de la variación total (Bookstein 1991; Monteiro y Furtado dos Reis 1999). La matriz de pesos (*weight matrix*) W (o *partial warps*) es entonces la proyección escalada de las coordenadas x e y de las desviaciones de los n objetos desde la referencia sobre los *principal warps*,

$$W = \begin{bmatrix} W_x | W_y \end{bmatrix},$$

donde

$$W = \frac{1}{\sqrt{n}} V (I_2 \otimes E \Lambda^{-\alpha/2}), \quad (6, \text{Rohlf 1993})$$

$$V = \begin{bmatrix} V_x | V_y \end{bmatrix},$$

y

$$\begin{aligned} V_x &= V_x - 1_n \otimes [1/0] X_c. \\ V_y &= V_y - 1_n \otimes [0/1] X_c. \end{aligned}$$

El símbolo $\otimes$ es usado para denotar el producto directo de dos matrices. La matriz V_x es una matriz $n \times p$ de las coordenadas x de la diferencia entre las n objetos y la referencia (1_n es un vector columna de n unos). La matriz V_y es la correspondiente matriz y . El coeficiente es empleado $1/\sqrt{n}$ ya que una matriz de varianza-covarianza fue usada (Rohlf 1993).

Los elementos de la $n \times 2(p-3)$ matriz W describen cada espécimen como una combinación lineal de los *principal warps*. Desde que la matriz Λ es de rango $p-3$, la ecuación 6 representa una proyección del espacio p -dimensional de variación en cada *landmark* y *semilandmark* (en forma separada para cada coordenada) sobre un subespacio de dimensión $p-3$. Lo que esta proyección deja atrás es la variación entre especímenes con respecto a traslación, rotación y cambio uniforme en forma (*shape*).

Bookstein (1991) ha sugerido la introducción del parámetro α en la ecuación 6. Si $\alpha > 0$ sólo los *principal warps* que tienen autovalores mayores que 0 pueden ser usados (para evitarlos tenemos que dividir

por 0). Esto es porque estas dimensiones fueron borradas en pasos previos. Un valor de $\alpha = 1$ genera un análisis como el descrito por Bookstein (1989) en el que los *principal warps* son pesados inversamente por la raíz cuadrada de sus autovalores. Esto significa que a la variación a gran escala (la variación entre los especímenes en la posición relativa de los *landmarks* y *semilandmarks* separados ampliamente) se le da más peso que a la variación a pequeña escala (variación en la posición relativa de los *landmarks* y *semilandmarks* que están cercanos entre sí). Así, con un valor de $\alpha = -1$ se le da mayor peso a esta última variación.

Las i th filas de W corresponden a la combinación lineal de los *principal warps* normalizados que pueden generar el componente no lineal del *thin-plate spline* que transforma la configuración de *landmarks* y *semilandmarks* de referencia en los del los i th objetos. Los coeficientes para este *thin-plate spline* son dados como las filas de:

$$N = W \sqrt{n} (I_2 \otimes \Lambda^{1+\alpha/2} E^t)$$

simplificando a partir de la ecuación 6:

$$N = V (I_2 \otimes E \Lambda E^t) = V (I_2 \otimes L_p^{-1}) \quad (11, \text{Rohlf 1993})$$

La generalización a tres dimensiones se puede efectuar cambiando la dimensión de la función U y de algunas otras matrices (ver Bookstein 1991 y Rohlf 1993, 1996).

El alineamiento *Procrustes* de cada espécimen a la forma media remueve cualquier variación no ligada a la forma entre los especímenes. La variación no uniforme entre los especímenes alineados puede ser removida del conjunto de datos multiplicando por una matriz proyectada sobre el espacio ortogonal de los *partial warps*. Cualquier variación que reste en las coordenadas debe representar la variación uniforme, ya que el componente uniforme sumado al no uniforme describe toda la variación existente relativa a la forma. Una descomposición del valor singular (SVD) puede ser usada para extraer las dimensiones correspondientes del componente uniforme ya que ésta es la única variación restante en los datos (esta técnica es denominada del complemento por Rohlf y Bookstein 2003).

La matriz de *partial warps* y los vectores de variación uniforme (dos para 2 dimensiones) son utilizados luego en análisis multivariados con el fin conocer las diferencias de forma entre estructuras.

a.4. Análisis de relative warps

Las deformaciones relativas o *relative warps* son los componentes principales calculados a partir de las deformaciones parciales (*partial warps*), aunque en el cálculo de los mismos también se puede incluir a los vectores de variación uniforme. Para obtenerlos se

calcula una descomposición del valor singular (Eckart e Young 1936; Jöreskog *et al.* 1976), generando la siguiente factorización de la matriz W :

$$W = SDR^t$$

donde S es una matriz de *scores* normalizados con sus filas correspondiendo a los n objetos y las columnas correspondiendo a los *relative warps* menores ($n-1$, 2 ($p-3$)) con un valor singular > 0 , D es una matriz diagonal de valores singulares (de la misma dimensión que las columnas de S), y R es una matriz cuyas columnas corresponden a los *relative warps* y las filas a los *principal warps* pesados. Las primeras $p-3$ filas de R pertenecen a las coordenadas x y el resto pertenece a las coordenadas y de cada *landmark* y *semilandmark*. Las columnas de S y R están normalizadas a un largo de 1. Se retienen los *relative warps* con una proporción apreciable de varianza entre los especímenes (energía normalizada si $\alpha > 0$). Los *scores* de *relative warps* no están correlacionados ya que las columnas de S son ortogonales.

La matriz de *relative warps* será expresada en términos del sistema original de coordenadas x,y más que en términos de los *principal warps*. Estos *relative warps loadings* (Bookstein 1991) pueden ser computados como:

$$R^l = (I_2 \otimes EA^{-\alpha/2})R$$

Cada columna de R^l puede ser representada como un vector de desplazamiento en cada *landmark* y *semilandmark* de la referencia (ver luego). Las filas corresponden a los p pares de x,y coordenadas y las columnas a los *relative warps*. Los *relative warps* pueden ser modelados también como *thin-plate spline* (ver luego).

a.4.1. Visualización de los resultados

Si bien la interpretación numérica de los resultados es compleja, uno de los cambios fundamentales en los métodos de la morfometría geométrica es su soporte gráfico. Tres son las formas más útiles y usadas para observar las variaciones en los *landmarks* y *semilandmarks* de los especímenes analizados:

1. La carga (*loading*) de los *relative warps* puede mostrarse como el desplazamiento de vectores en cada *landmark* y *semilandmark* sobre la referencia. Bookstein (1991) usa los elementos de la matriz de *relative warps loadings* normalizada, R^l , los cuales no están en las unidades de las coordenadas x,y . Se puede usar la matriz de carga escalada, $R^l D$. Los vectores obtenidos no indican el desplazamiento de los *landmarks* y *semilandmarks*, sino que están relacionados a los coeficientes de *thin-plate spline*.

2. Se pueden mostrar todos los especímenes originales superpuestos a la referencia como en los análisis de *Procrustes*. Los desplazamientos de cada

landmark y *semilandmark* pueden mostrarse como vectores. Como el componente afín del *thin-plate spline* no es provisto en la ecuación 11 una transformación inversa basada en el componente afín del *thin-plate spline* puede ser usada. La transformación inversa es computada como sigue para el i espécimen:

$$\begin{bmatrix} A_0 & A_i \end{bmatrix} = X_i L_q^{-1}$$

donde L_q^{-1} es el bloque superior derecho de la inversa de la matriz L , A_0 es un vector columna de dimensión 2 conteniendo los desplazamientos de x e y , y A_i es una matriz “esquilada” 2×2 . El i espécimen puede ser superpuesto a la referencia transformando sus coordenadas para cada *landmark* como:

$$X_i' = A_i^{-1}(XA_0 1_k^t)$$

donde 1_k es un vector columna de k unos.

3. Cada *relative warps* puede ser plotado como una deformación del espacio de la configuración de referencia de *landmarks* y *semilandmarks*. Esto puede ser mostrado calculando un *thin-plate spline* para cada *relative warps*. El coeficiente no afín para este *thin-plate spline* puede ser calculado como:

$$N^l = \sqrt{n}(I_2 \otimes EA^{1+\alpha/2})RD$$

Esto da los coeficientes para una unidad de cambio en un *score* de *relative warps* a partir de la referencia. Estas deformaciones son muy útiles para visualizar un cambio general integrado en forma y fueron inspirados por los trabajos originales de D'Arcy Thompson (ver Bookstein 1991).

b. Distancias de forma

En el cálculo de medidas de similitud morfológica, de las cuales la distancia entre dos especímenes o grupos en un n -dimensional espacio es un tipo, se deben considerar dos asunciones: a) la evaluación de las similitudes entre especímenes esta basada sobre los valores observados de las variables de forma, y b) las similitudes son evaluadas en base a muchas variables y todas tienen el mismo peso en los análisis. No hay especulación o interpretación filogenética, ni variables con más peso que otras (Sokal 1961).

b.1. Distancia Euclidiana

Una medida natural (Sokal 1961) de similitud entre los objetos 1 y 2 basada en dos caracteres, X e Y , es la distancia en el espacio de dos dimensiones (i.e. sobre el plano) entre los dos objetos. Esta distancia puede ser calculada por medio de la formula de la geometría analítica (Manly 1994; Sokal 1961):

$$d_{1,2} = \sqrt{(X_1 - X_2)^2 + (Y_1 - Y_2)^2}$$

donde X , Y son las coordenadas de los objetos. Esta distancia es denominada **distancia Euclidiana** y es igualmente válida en un espacio n -dimensional (i.e. un hiperespacio). La distancia entre dos objetos en un hiperespacio de n variables puede ser calculada sumando el cuadrado de la distancia a lo largo de cada uno de los n ejes o variables (Manly 1994; Sokal 1961):

$$d_{i,j} = \sqrt{\sum_{k=1}^n (X_{ik} - X_{jk})^2}$$

Esta fórmula puede ser presentada en su forma cuadrática para eliminar la raíz cuadrada. De este modo obtenemos la formula de la **distancia Euclidiana al cuadrado**:

$$d_{i,j}^2 = \sum_{k=1}^n (X_{ik} - X_{jk})^2$$

Esta distancia es simplemente la *suma de cuadrados* de las diferencias existentes entre las variables de los objetos que están siendo comparados. Si dividimos la *suma de cuadrados* de las diferencias por n (las variables usadas en el análisis), obtenemos la *media de cuadrados* de las diferencias:

$$d_{i,j}^2 = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n (X_{ik} - X_{jk})^2$$

que es la medida general de **distancia taxonómica** (Sokal 1961). Esta medida es la *varianza* de las diferencias entre las variables de dichos objetos. Si a este valor se le saca la raíz cuadrada se obtiene el *desvío estándar* de las diferencias entre las variables de los objetos comparados:

$$d_{i,j} = \frac{1}{n} \sqrt{\sum_{k=1}^n (X_{ik} - X_{jk})^2}$$

b.2. Distancia D^2 de Mahalanobis

Una medida usada frecuentemente en la comparación de grupos, debido a que incorpora información acerca de la varianza de cada grupo y además toma en cuenta la asociación entre las variables analizadas, es la **D^2 de Mahalanobis** (Mahalanobis 1925, 1930, 1936; Manly 1994):

$$D_{i,j}^2 = (u_i - u_j)' V^{-1} (u_i - u_j)$$

donde

$$u_i = \begin{pmatrix} u_{1i} \\ u_{2i} \\ \vdots \\ u_{pi} \end{pmatrix}$$

es el vector de medias para el grupo i th y V es la matriz de covarianza (común a todos los grupos).

b.3. Distancia Procrustes

En adición a la superposición *Procrustes* se ha desarrollado, en el marco de la morfometría geométrica, una medida cuantitativa del grado de ajuste entre dos especímenes o grupos denominada **distancia Procrustes**. Esta distancia se calcula con dos objetivos principales: a) probar si las diferencias observadas son mayores que aquellas esperadas sólo por error de digitalización, y b) buscar patrones en el grado de diferencia relativa entre tres o más especímenes (Rohlf 1990).

Goodall (1991) propuso el estadístico *Procrustes* multivariado:

$$S = E^t (X_1 - X_2^*) TH$$

donde X_1 es la matriz de coordenadas de la referencia, X_2^* es la estimación de un segundo espécimen trasladado, rotado y escalado, T es la matriz ortonormal necesaria para rotar el espécimen de referencia con respecto al segundo espécimen, y las matrices E y H provienen de la descomposición del valor singular de X_2 . De este modo S es simplemente una matriz $p \times k$ (p : landmarks y semilandmarks y k : dimensiones) de las diferencias entre la referencia y el

segundo espécimen, pero con sus filas y columnas alineadas con los autovectores filas y columnas del segundo espécimen (Rohlf 1990).

Debido a la gran complejidad del espacio de forma de esta métrica, se sugiere (Goodall 1991; Rohlf 1999; Slice 2001) que las técnicas para la comparación de formas y los análisis estadísticos relacionados a las mismas deben ser hechos en un espacio Euclidiano. Basado en el estadístico S Goodall y Bose (1987) y Goodall (1991) desarrollaron una serie de estadísticos basados en pruebas T^2 , ANOVA (F) y regresión múltiple.

c. Influencia del tamaño de las muestras en los análisis morfométricos descriptivos

En análisis morfométrico efectuados en base a muestras bioarqueológicas el tamaño de las muestras presenta problemas relacionados con el aumento en la varianza, en los límites de confianza de estas y de la media, cuando el n de las mismas disminuye. Como puede observarse en la Tabla 1.c.1, al obtener muestras aleatorias de diferentes tamaños de una misma muestra (la cual esta compuesta en este ejemplo por landmarks y semilandmarks faciales de

	Número de individuos en la muestra	Disparidad en cada muestreo	Disparidad entre los muestreos
Valle del Río Chubut	112	0.0017 (0.0015 - 0.0020)	0.0000 (0.0001 - 0.0002)
	56	0.0016 (0.0014 - 0.0018)	
	28	0.0017 (0.0014 - 0.0019)	
	14	0.0015 (0.0010 - 0.0018)	
	7	0.0021 (0.0011 - 0.0022)	

Tabla 1.c.1. Medida de disparidad de Foote calculadas a partir de muestras aleatorias de diferentes tamaños obtenidas a partir de la muestra del Valle del Río Chubut (*landmarks* y *semi-landmarks* faciales). Entre paréntesis se muestra el intervalo de 95% de confianza en base a 900 *bootstraps*.

	112	56	28	14	7
112	0	0.22	0.52	0.44	0.34
56	0.0032	0	0.41	0.38	0.32
28	0.0063	0.0060	0	0.32	0.15
14	0.0078	0.0073	0.0075	0	0.12
7	0.0095	0.0092	0.0068	0.0066	0

Tabla 1.c.2. F de Goodall (900 *bootstraps*) calculada entre muestras aleatorias de diferentes tamaños obtenidas a partir de la muestra del Valle del Río Chubut (*landmarks* y *semi-landmarks* faciales). Valores de F en la mitad superior; distancia Procrustes parcial en la mitad inferior.

Todos los valores de *p* cercanos a 1

individuos del Valle del Río Chubut) las mismas no difieren en sus valores medios (Figura 1.c.1) pero sí en su varianza. Por lo tanto, en muestras de tamaño pequeño (7 casos en nuestro ejemplo) se incrementan las varianzas así como también los límites de confianza (14 y 7 casos en nuestro ejemplo). Este incremento en la varianza puede afectar los resultados de los análisis tendientes a establecer la significación de las diferencias entre las medias. Por esto el tamaño de las muestras representa un factor importante en la estadística paramétrica, debido a que la potencia de las pruebas está relacionada con el mismo (Zar 1999). En este ejemplo el efecto sobre el estadístico F de Goodall es mínimo, reduciendo los valores de F, pero no modificando la interpretación de los mismos (Tabla 1.c.2)

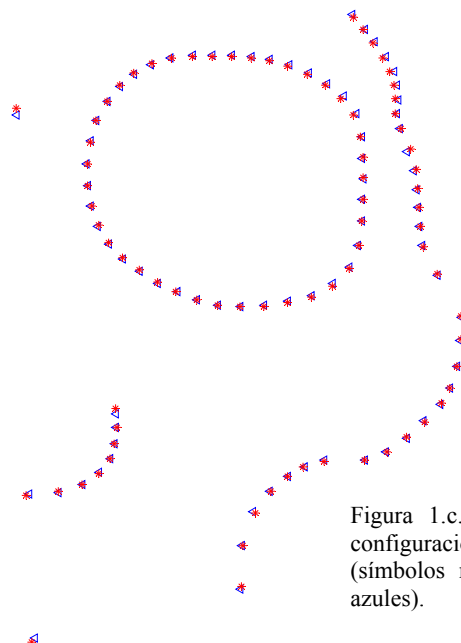


Figura 1.c.1. Superposición Procrustes Parcial de las configuraciones consenso de la muestra de 112 individuos (símbolos rojos) y aquella de 7 individuos (símbolos azules).

APÉNDICE 2. Comparación entre técnicas de morfometría tradicional y geométrica (basadas en *landmarks* y *semilandmarks*)

Como ya fue señalado, existe una serie de razones surgidas de la teoría del análisis de la forma (Bookstein 1991; Kendall 1984; Rohlf 1999; Slice 2001) a favor del empleo de coordenadas cartesianas, en lugar de distancias entre puntos para medir la forma y el tamaño de un grupo de individuos (Monteiro *et al.* 2002). Sin embargo, existe actualmente un debate acerca de la medida en que las técnicas de la morfometría geométrica proveen resultados sustancialmente diferentes de aquellos generados por las técnicas de la morfometría tradicional en análisis empíricos de los patrones de variación morfológica (Adams y Funk 1997; Bernal 2005; Jungers *et al.* 1995; Lynch *et al.* 1996; Monteiro *et al.* 2002; Perez 2003). En este sentido, algunos trabajos efectuados a mediados de la década de 1990 han señalado que las distancias entre puntos siguen siendo fuentes importantes de información en el estudio del tamaño y la forma (Jungers *et al.* 1995; Lynch *et al.* 1996). No obstante, en la última década se ha acumulado evidencia empírica que muestra la capacidad de las técnicas de la morfometría geométrica para proveer un nuevo *insight* en patrones de variación en forma que no podrían ser evaluados por métodos tradicionales (Monteiro *et al.* 2002). En particular, las técnicas de morfometría geométrica basadas en *landmarks*, que incorporan a los análisis la variación en la localización de los puntos estudiados, fueron capaces de discriminar grupos de organismos con escasas diferencias en forma, mientras que las técnicas de la morfometría tradicional no lo lograron (Adams y Funk 1997; Monteiro-Filho *et al.* 2002; entre otros). Asimismo, la utilización de las técnicas de la morfometría geométrica permitió encontrar patrones de variación en forma que no fueron observados en análisis previos basados en técnicas de la morfometría tradicional (Bernal 2005; Gonzalez *et al.* 2005a; Monteiro y Abe 1999; Reis *et al.* 2002; entre otros). Si bien estos trabajos han permitido comenzar a discutir, a partir de análisis empíricos, las ventajas de las técnicas de la morfometría geométrica, los resultados

obtenidos dependen del problema y la estructura que se este analizando, por lo cual no son generalizables a *n* situaciones. Debido a esto, en este apartado se compararán resultados de técnicas de la morfometría tradicional y geométrica, y se discutirán sus diferencias en el nivel del análisis de patrones de variación y discriminación en la forma y tamaño del esqueleto facial en muestras de restos óseos humanos.

En un trabajo previo (Perez 2003) se compararon los patrones de variación en el esqueleto facial de muestras óseas humanas obtenidos con técnicas tradicionales y geométricas basadas en *landmarks*. Los resultados obtenidos permiten señalar que los análisis efectuados en base a *partial warps* (los cuales describían una parte del componente no-uniforme de variación) fueron los que permitieron una mejor discriminación entre grupos (Perez 2003). Sin embargo, en ese trabajo no se estudiaron las diferencias en patrones de variación descriptos en base a las diferentes técnicas, así como tampoco las relaciones entre esas técnicas y aquellas basadas en *semilandmarks*. Los patrones de variación son muy similares al analizar variables de tamaño y forma - medidas en muestras provenientes del Holoceno tardío del Noreste de Patagonia, el Sudeste de la Región Pampeana y Cuyo (ver 7. Materiales)-provenientes de la morfometría tradicional y geométrica. En particular, en la Tabla A2.1 se presentan los resultados de los análisis de correlación entre el primer eje de los análisis de componentes principales (realizado a partir de una matriz de covariación) calculados en base a: a) proporciones obtenidas a partir de distancias lineales entre puntos (Tabla A2.2), b) *partial warps* y ejes de variación uniforme obtenidos a partir de *landmarks* (Figura A2.1a), y c) *partial warps* y ejes de variación uniforme obtenidos a partir de *landmarks* y *semilandmarks* (Figura A2.1b). Los resultados del análisis de correlación muestran que los ejes de mayor variación en forma entre muestras son muy similares al analizar estos conjuntos de datos.

	Calibre	Semilandmark	Landmark
Calibre	1.00		
Semilandmark	0.90	1.00	
Landmark	0.65	0.77	1.00

Tabla A2.1. Correlación del primer componente principal calculado sobre los consensos de las muestras analizadas.

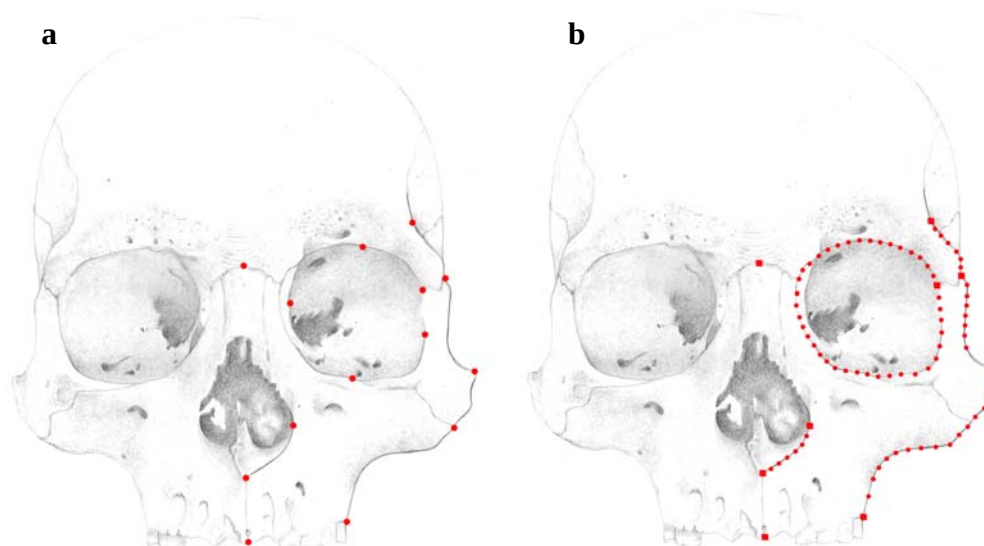


Figura A2.1. Coordenadas de a) landmarks y b) semilandmarks registradas sobre el esqueleto facial.

Variable

OBB (altura orbital)
 OBH (ancho orbital)
 DKB (ancho interorbital)
 NLH (altura nasal)
 NLB (ancho nasal)
 NPH (altura nasion-prostion)
 MAB (ancho del paladar)
 FMB (ancho bifrontal)
 ZMB (ancho bizigomaxilar)
 ZYB (ancho bizigomático)
 WMB (altura del pómulo)

Tabla A2.2. Variables lineales (Howells 1973b) analizados en este apartado.

La similitud entre los ejes de mayor variación puede ser atribuida a que en estas muestras la variación más importante (el primer eje de un análisis de componentes principales) consiste en compresiones y elongaciones uniformes en las estructuras (Tabla A2.3, Figura A2.2), lo cual puede ser descrito satisfactoriamente con todas las técnicas morfométricas discutidas en este apartado. Los patrones de variación son también muy similares al comparar los dos primeros ejes de un análisis de componentes principales (Tabla A2.4), y las variables que describen el tamaño geométrico (Tabla A2.5).

<i>Carga de los Componentes</i>	
Variables	CP 1
OBB	0.004
OBH	-0.006
DKB	0.012
NLH	-0.037
NLB	0.002
MAB	-0.007
NPH	-0.04
FMB	0.032
ZMB	0.029
ZYB	0.078
WMH	-0.001

Tabla A2.3. Carga de las variables en el primer componente principal calculado sobre los centroides de las muestras analizadas.

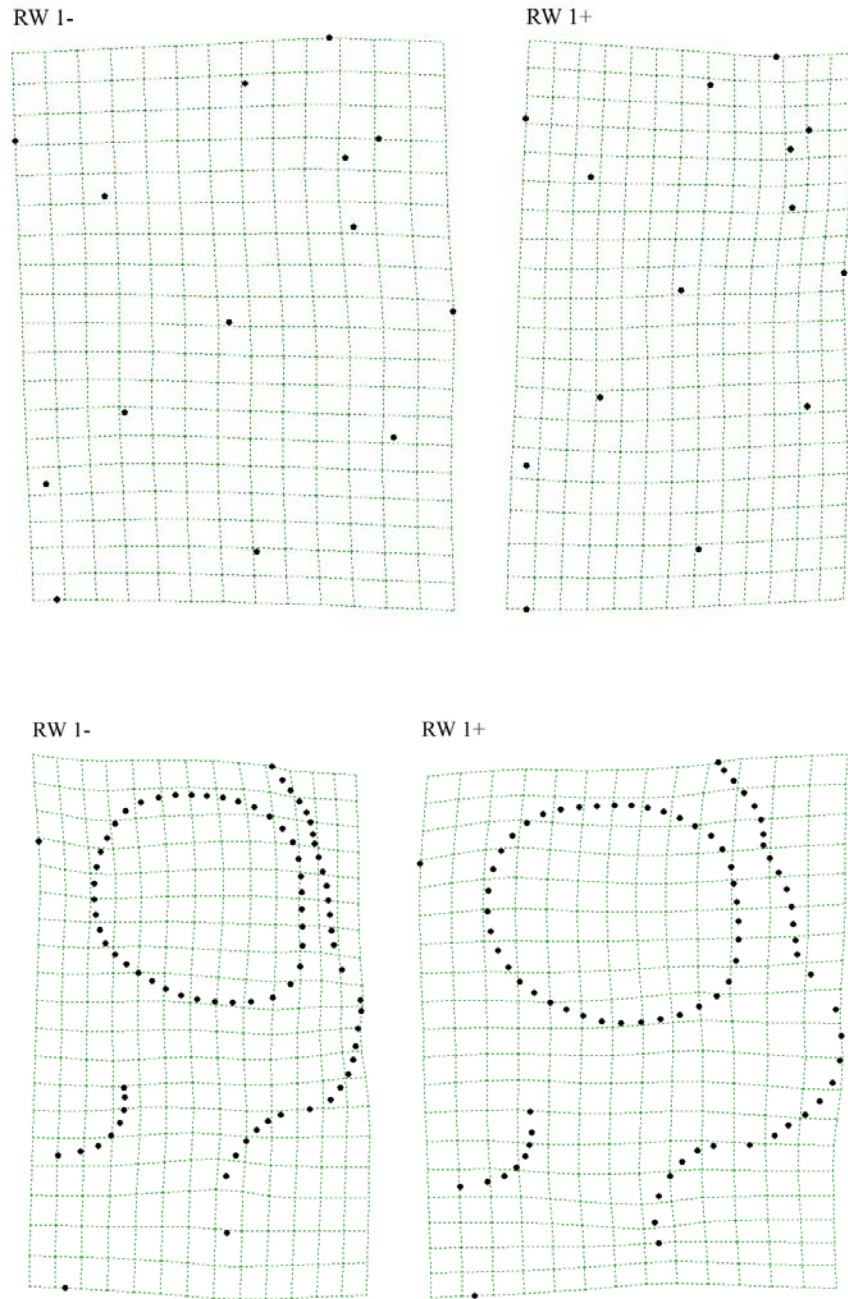


Figura A2.2. Grillas de deformación del esqueleto facial para a) *landmarks* y b) *semilandmarks*.

	Calibre	Semilandmark	Landmark
Calibre	0		
Semilandmark	0.79	0	
Landmark	0.69	0.80	0

Tabla A2.4. Valor de pseudo-correlación (m_{12}) del análisis *Procrustes* de los dos primeros componentes principales (y *relative warps*) para los consensos de las muestras analizadas. Todos los valores significativos al 0.01

	MG Calibre	s_i Semilandmark	s_i Landmark
G Calibre	1.00		
s_i Semilandmark	0.84	1.00	
s_i Landmark	0.78	0.95	1.00

Tabla A2.5. Correlación de las variables de tamaño de los centroides de las muestras analizadas.

Es destacable que el primer componente principal calculado a partir de los diferentes conjuntos de datos explica diferentes porcentajes de la variación total (Tabla A2.6), siendo el primer componente principal del conjunto de *semilandmarks* el que explica el menor porcentaje.

	% variación
Calibre	54.83
Semilandmark	35.98
Landmark	36.69

Tabla A2.6. Porcentaje de variación explicado por el primer componente principal calculado sobre los consensos de las muestras analizadas.

En relación con la variación total contenida en los diferentes tipos de variables, se encontraron diferencias al comparar los ejes de mayor discriminación entre las muestras (un espacio con propiedades diferentes al generado por los componentes principales; Albrecht 1980; Campbell y Atchley 1981; Manly 1994), calculados a partir de conjuntos de componentes principales que explican porcentajes diferentes de la variación total. Las mayores diferencias se observan cuando aumenta el porcentaje de la variación total que se utiliza para efectuar el análisis discriminante (Tabla A2.7). Esto puede deberse

a que en los análisis basados en *landmarks*, la localización de las coordenadas se incorpora en los análisis y el componente no-uniforme de la variación en forma puede tener más peso (Rohlf *et al.* 1996). Esto puede tener una influencia particularmente importante en los análisis discriminantes, donde las ordenaciones se generan maximizando las diferencias entre los grupos (Manly 1994). Particularmente, en el caso de los *semilandmarks*, se incorpora en los análisis mayor cantidad de información que potencialmente puede diferir entre los grupos. Sin embargo, es importante remarcar que la gran cantidad de variables incorporada con los datos de *semilandmarks*, en relación a los casos que forman cada grupo en nuestro ejemplo, puede en parte explicar las diferencias observadas entre los datos en este análisis.

50 %	Calibre	Semilandmark	Landmark
Calibre	1.00		
Semilandmark	0.85	1.00	
Landmark	-0.56	-0.54	1.00

60%	Calibre	Semilandmark	Landmark
Calibre	1.00		
Semilandmark	0.82	1.00	
Landmark	-0.46	-0.57	1.00

80%	Calibre	Semilandmark	Landmark
Calibre	1.00		
Semilandmark	0.02	1.00	
Landmark	-0.49	-0.64	1.00

Tabla A2.7. Correlación de las medias del primer score discriminante calculado a partir de diferentes porcentajes de la variación original resumida en los componentes principales.

Finalmente, es importante señalar que en una comparación entre las muestras provenientes de Cuyo y el Noreste de Patagonia, los datos de *semilandmarks* permitieron encontrar una mayor proporción de varianza en forma entre estos grupos, que los datos de *landmarks* y de las variables lineales (Tabla A2.8). En especial, no existieron diferencias significativas entre grupos en el último conjunto de variables (Tabla A2.8). El tamaño no se comporta del mismo modo que la forma, teniendo todas las variables un buen poder discriminatorio (Tabla A2.9).

	Bootstrap F-test: F / p	Lambda de Wilk / F / p
Calibre	-	0.752 / 1.556 / 0.140
Semilandmark	10.47 / 0.0011	-
Landmark	5.62 / 0.0011	-

Tabla A2.8. Análisis multivariado de varianza (MANOVA) entre dos grupos de la muestra analizada (Holoceno tardío final de Cuyo y el Noreste de Patagonia) efectuado sobre el total de los componentes principales.

Como fue señalado anteriormente, el análisis estadístico multivariado utilizado como una aproximación al estudio de la morfología (ver Albrecht 1980 y Howells 1969) tiene su principal uso como un procedimiento para ordenar y describir observaciones multivariadas (Albrecht 1980). Cuando se emplean varias medidas, el poder descriptivo de las mismas se incrementa debido a que en su análisis no sólo se

	F	p
MG Calibre	19.34	0.000
s_i Semilandmark	10.08	0.002
s_i Landmark	12.29	0.001

Tabla A2.9. Análisis de varianza (ANOVA) entre dos grupos de la muestra analizada (Holoceno tardío final de Cuyo y el Noreste de Patagonia) efectuado sobre las variables de tamaño.

considera la varianza de cada una sino también la covarianza entre las mismas (Oxnard 1978). Este es el aporte más importante del análisis estadístico multivariado a la morfometría (Blackith y Reyment 1971; Howells 1969; Oxnard 1978; Marcus 1990). El análisis multivariado posibilita hacer una descripción más exhaustiva y biológicamente útil de la forma. Cuando se incrementa el número de medidas, la dificultad de tomarlas también aumenta (Monteiro *et al.* 2002), por lo que una alternativa, como se mostró en este apartado, es el registro de coordenadas en 2 y 3 dimensiones (Adams *et al.* 2004; Bookstein 1982, 1991; Oxnard 1978; Rohlf y Marcus 1993). Esta aproximación permite sumar la variación sobre la localización del punto y obtener nueva información, registrando puntos entre *landmarks* morfológicos (i.e. *semilandmarks*; Adams *et al.* 2004; Bookstein 1997; Gunz *et al.* 2004; Oxnard 1978). Esto es posible debido a que la noción de homología utilizada en morfometría geométrica es distinta a la noción clásica de la biología, ya que se centra en la variación en la localización de las estructuras a través de las muestras.

Esta noción de homología es llamada *homología geométrica* (Gunz *et al.* 2004).

En cuanto a la información morfológica incorporada en un estudio, es importante preguntar ¿cuántas variables son necesarias en un análisis morfométrico multivariado? (Oxnard 1978). Y más importante aún es preguntarse ¿para qué son necesarias esas variables? Como puede observarse a partir de los resultados presentados en este apartado, si se busca obtener una ordenación de individuos o de grupos, en base a datos del esqueleto facial de nuestra área de estudio, a lo largo del eje de mayor variación

en la muestra (i.e. el primer componente principal), unas pocas variables lineales que describan la estructura de interés pueden emplearse. Esto es explicable fácilmente al considerar la naturaleza de la variación en la forma biológica y la de los análisis multivariados que son usados para estudiarla. Las variables que son utilizadas en estos análisis están altamente correlacionadas entre sí, por lo que mucha de la información incorporada es redundante y por lo tanto es descartada en análisis multivariados como el de componentes principales. En cambio, si el análisis se centra en las mayores diferencias entre grupos (v.g. el valor de la F de Goodall) los resultados difieren, debido a la naturaleza del espacio generado por estas variables, donde la incorporación de nueva información morfométrica puede resultar en nuevas diferencias entre los grupos. Estas conclusiones son concordantes con las presentadas en trabajos anteriores que han mostrado el mayor poder discriminante de las técnicas de la morfometría geométrica (Adams y Funk 1997; Monteiro-Filho *et al.* 2002; Perez 2003). Otras técnicas morfométricas, como el análisis craneofuncional, han permitido también resolver estos problemas de las técnicas tradicionales desde una perspectiva más analítica que la presentada en este trabajo (Sardi 2002).

En cualquier caso, si se busca resolver problemas biológicos (y no meramente estadísticos) las medidas lineales entre puntos usadas en las aproximaciones tradicionales (i.e. Howells 1973b) raramente permiten abordarlos, ya que con ellas no puede describirse adecuadamente la forma biológica (por ejemplo, como es señalado por Oxnard (1978) cercano a como lo hace el ojo humano), sino que se analiza un conjunto desarticulado de medidas lineales (Adams *et al.* 2004; Rohlf y Marcus 1993). Para resolver problemas biológicos es importante tener

una buena cobertura de la forma (Oxnard 1978) y preservar las relaciones geométricas entre las estructuras de interés (Adams *et al.* 2004; Oxnard 1978; Rohlf y Marcus 1993). En el mismo sentido, el mantenimiento de las relaciones geométricas entre los puntos es de vital importancia, ya que no sólo la misma es empleada en los análisis, sino que también es posible lograr una buena visualización del cambio en forma. Estas diferencias pueden ser observadas en las Figura A2.2 y en la Tabla A2.3. En este sentido, el análisis de *semilandmarks* es superior a cualquier a las aproximación tradicionales a la variación morfológica, ya que combina las ventajas de la evaluación visual con los análisis multivariados permitiendo una mejor descripción e interpretación de las variaciones en forma (Adams *et al.* 2004; Oxnard 1978; Rohlf y Marcus 1993).

BIBLIOGRAFÍA

- Ackermann, R. R. 2005. Variation in Neandertals: a response to Harvati (2003). *Journals of Human Evolution* 44: 107-132.
- Ackermann, R. R. y J. M. Cheverud. 2000. Phenotypic covariance structure in tamarins (genus *Saguinus*): A comparison of variation patterns using matrix correlation and common principal component analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 111: 489-501.
- Adams, D. C. y Funk D. J. 1997. Morphometric inferences on sibling species and sexual dimorphism in *Neochlamisus bebbianae* leaf beetles: multivariate applications of the thin-plate spline. *Syst. Biol.* 46: 180-194.
- Adams, D. C., F. J. Rohlf y DE Slice. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Ital. J. Zool.* 71: 5-16.
- Aguirre, M. 1993. Palaeogeography of the Holocene molluscan fauna from northeastern Buenos Aires Province, Argentina: its relation to coastal evolution and sea level changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 102: 1-26.
- Aguirre, M. y R. Whatley. 1995. Late Quaternary marginal marine deposits and paleoenvironments from Northeastern Buenos Aires Province, Argentina: a review. *Quaternary Science Review* 14: 223-254.
- Aguirre, M., S. Richiano e Y. Negro Sirch. 2006. Palaeoenvironments and palaeoclimates of the Quaternary molluscan faunas from the coastal area of Bahía Vera-Camarones (Chubut, -Patagonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 229: 251-286.
- Ameghino, F. 1876. *El hombre cuaternario en la Pampa*. Memoria presentada en la Sociedad Científica.
- Ameghino, F. 1880. *La antigüedad del hombre en el Plata*. Masson. París y Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1884. *Filogenia. Principios de clasificación transformista basados sobre leyes naturales y proporciones matemáticas*. Buenos Aires y París.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias* Tomo VI.
- Ameghino, F. 1891. Los monos fósiles del eoceno de la República Argentina. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 383-432.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du crétacé supérieur et du tertiaire de Patagonia. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* XV (ser. 3, VIII): 1-508.
- Ameghino, F. 1909. *Le Diprothomo platensis*. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* XIX: 107-209.
- Anderson, C. R., F. G. Lindzey, y D. B. McDonald. 2004. Genetic structure of cougar populations across the wyoming basin: metapopulation or megapopulation. *Journal of Mammalogy* 85: 1207-1214.
- Andresen, P. R., F. L. Bookstein, K. Conradsen, B. Ersbøll, J. Marsh, y S. Kreiborg. 2000. Surface-bounded growth modeling applied to human mandibles. *IEEE Trans. Med. Imag.* 19: 1053-1063.
- Antón, S. C. 1989. Intentional cranial vault deformation and induced changes of the cranial base and face. *American Journal of Physical Anthropology* 79: 253-267.
- Antón, S. C. y K. J. Weinstein. 1999. Artificial cranial deformation and fossil Australians revisited. *Journal of Human Evolution* 36: 195-209.
- Albrecht, G. H. 1978. Some comments on the use of ratios. *Syst. Zool.* 27: 67-71.
- Albrecht, G. H. 1980. Multivariate analysis and the study of form, with special reference to canonical variate analysis. *Amer. Zool.* 20: 679-693.
- Albrecht, G. H., S. J. Gould, G. F. Oster y D. B. Wake. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5: 296-317.
- Albrecht, G. H., B. R. Gelvin y S. E. Hartman. 1993. Ratios as a size adjustment in morphometrics. *Am. J. Phys. Anthropol.* 91:441-468.
- Albrecht, G. H., B. R. Gelvin y S. E. Hartman. 1995. Ratios adjustment in morphometrics: a reply to Dr. Corruccini. *Am. J. Phys. Anthropol.* 96:189-191.
- Aparicio, F. De. 1932. Contribución al estudio de la arqueología del litoral atlántico de la provincia de Buenos Aires. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 32: 1-180.
- Arnqvist, G. y T. Måtersson. 1998. Measurement error in geometric morphometrics: empirical strategies to assess and reduce its impact on measures of shape. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 44: 73-96.
- Arthur, W. 1997. *The origin of animal body plans: a study in evolutionary developmental biology*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Atchley, W. R. 1978a. Ratios and the statistical analysis of biological data. *Syst. Zool.* 27:71-78.
- Atchley, W. R. 1978b. Ratios, regression intercepts, and the scaling of data. *Syst. Zool.* 27:78-83.
- Atchley, W. R. 1982. Some genetic aspect of morphometrics variation. En: *Numerical Taxonomy*, NATO ASI Series Vol. G1, editado por J. Felsenstein, pp. 346-363. Bad Windsheim. Germany.
- Atchley, W. R. 1993. Genetic and developmental aspects of variability in the mammalian mandible. En: *The Skull, Volume 1.*, editado por J. Hanken y B. K. Hall, pp. 207-247. University of Chicago Press. Chicago.
- Atchley, W. R. y B. K. Hall. 1991. A model for development and evolution of complex morphological structures. *Biological Reviews* 66: 101-157.

- Atchley, W. R., C. T. Gaskins y D. Anderson. 1976. Statistical properties of ratios. I. Empirical results. *Syst. Zool.* 25: 137-148.
- Atchley, W. R., J. J. Rutledge y D. E. Cowley. 1981. Genetic components of size and shape. II. Multivariate covariance patterns in the rats and mouse skull. *Evolution* 35: 1037-1055.
- Austral, A. 1994. Arqueología en el Sudoeste de Buenos Aires. *Resúmenes XI Congreso Nacional de Arqueología Argentina*. San Rafael, Mendoza. pp. 201-203.
- Austral, A. y J. García Cano. 1999. Un caso de arqueología en lagunas pampeanas. El sitio SA 29 LE, Las Encadenadas en el Partido de Saavedra, Provincia de Buenos Aires. Aplicación de técnicas de prospección subacuática. En: *Actas XII Congreso Nacional de Arqueología Argentina III*, editadas por C. Diez Marín, pp. 87-94. Editorial de la UNLP. La Plata.
- Baffi, I. y M. Berón. 1992. Los restos óseos humanos de Tapera Moreira (La Pampa), y la deformación artificial en la Región Pampeana. Análisis tentativo. *Palimpsesto* 1: 25-36.
- Baguette, M. 2004. The classical metapopulation theory and the real, natural world: a critical appraisal. *Basic and Applied Ecology* 5: 213-224.
- Baguette, M. y V. M. Stevens. 2003. Local populations and metapopulations are both natural and operational categories. *OIKOS* 101: 661-663.
- Bailey, R. C. y J. Byrnes. 1990. A new, old method for assessing measurement error in both univariate and multivariate morphometrics studies. *Syst. Zool.* 39: 124-130.
- Baker, P. T. 1988. Human population biology: a developing paradigm for biological anthropology. *ISSJ* 116: 254-263.
- Ballard, J. W., B. Chernoff y A. C. James. 2002. Divergence of mitochondrial DNA is not corroborated by nuclear DNA, morphology, or behavior in *Drosophila simulans*. *Evolution* 56: 527-545.
- Barbujani, G. 1987. Autocorrelation of Gene Frequencies under Isolation by Distance. *Genetics* 117: 777-782.
- Barrientos, G. 1997. *Nutrición y dieta de las poblaciones aborígenes prehispánicas del Sudeste de la Región Pampeana*. Tesis doctoral inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, La Plata.
- Barrientos, G. 2001. Una aproximación bioarqueológica al estudio del poblamiento prehispánico tardío del Sudeste de la Región Pampeana. *Intersecciones en Antropología* 2: 3-18.
- Barrientos, G. 2002. The archaeological analysis of death-related behaviors from an evolutionary perspective: Exploring the bioarchaeological record of early American hunter-gatherers. En: *Perspectivas Integradoras entre Arqueología y Evolución. Teoría, Método y Casos de Aplicación*, editado por G. Martínez y J. L. Lanata, pp. 221-253. INCUAPA, UNCPBA. Olavarría.
- Barrientos, G. y M. Gutierrez. 1996. Taphonomic and diagenetic processes of human bone remains in the Arroyo Seco 2 site, Pampean Region, Argentina. Trabajo presentado al 61st Annual Meeting, Society for American Archaeology. New Orleans.
- Barrientos, G. y G. L. L'Heureux. 2001. Determinación de la edad de muerte a través del análisis de la altura total de la corona dental en muestras del Holoceno temprano del sudeste de la Región Pampeana. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 3: 7-21.
- Barrientos, G. y M. Leipus. 1997. Recientes investigaciones en el sitio Campo Brochetto (Pdo. de Tres Arroyos, Pcia. de Buenos Aires). En: *Arqueología Pampeana en la Década de los '90*, editado por M. Berón y G. Politis, pp. 35-46. Museo Municipal de Historia Natural de San Rafael e INCUAPA. San Rafael, Mendoza.
- Barrientos, G. y S. I. Perez. 2002. La dinámica del poblamiento humano del Sudeste de la Región Pampeana durante el Holoceno. *Intersecciones en Antropología* 3: 41-54.
- Barrientos, G. y S. I. Perez. 2004. La expansión y dispersión de poblaciones del norte de Patagonia durante el Holoceno tardío: evidencia arqueológica y modelo explicativo. En: *Contra viento y marea. Arqueología de Patagonia*, editado por M. T. Civalero, P. Fernández y A. G. Guraieb., pp. 179-195. Buenos Aires.
- Barrientos, G. y S. I. Perez. 2005. Was there a population replacement during the late middle Holocene in the Southeastern Pampas of Argentina? Archaeological evidence and its paleoecological basis. *Quaternary International* 132: 95-105.
- Barrientos, G., M. Leipus y F. Oliva. 1997. Investigaciones arqueológicas en la Laguna Los Chilenos (Provincia de Buenos Aires). En: *Arqueología Pampeana en la Década de los '90*, editado por M. Berón y G. Politis, pp. 115-125. Museo Municipal de Historia Natural de San Rafael e INCUAPA. San Rafael, Mendoza.
- Barrientos, G., J. Moirano, A. Gil y M. Saghessi. 1996. Bibliografía arqueológica de la Provincia de Buenos Aires. *Boletín del Centro* 4: 27-78. La Plata.
- Barrientos, G., F. W. Oliva y M. C. Del Papa. 2002. Historia pre y postdeposicional del entierro secundario del sitio Laguna Los Chilenos 1 (Provincia de Buenos Aires). *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 27: 303-325.
- Barrientos G., S. I. Perez, V. Bernal, P. González, M. Béguelin y M. Del Papa. 2005. Changing Views about the local evolution of human populations in the southeastern pampas of Argentina during the Holocene. En: *Proceedings of the 5th Annual BABAO Conference*, editado por S. Zakrzewski y M. Clegg. BAR International Series 1383. Oxford.

- Barton, N. H. y M. C. Withlock. 1997. The evolution of metapopulations. En: *Metapopulation Biology, Ecology, Genetics, and Evolution*, editado por I. Hanski y M. Gilpin, pp. 183-210. Academic Press. San Diego.
- Bass, W. 1987. *Human Osteology: A Laboratory and Field Manual of the Human Skeleton*. Special Publication, Missouri Archaeological Society, Columbia.
- Bayón, C. y G. Politis. 1996. Estado actual de las investigaciones en el sitio Monte Hermoso 1 (Prov. de Buenos Aires). *Arqueología* (Instituto de Ciencias Antropológicas, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires) 6: 83-116.
- Bernal, V. 2005. Size and shape analysis of Human molars: comparing traditional and geometric morphometric techniques. Ms.
- Bernal, V. 2006. Morfología dental aplicada al estudio de los procesos de diferenciación poblacional en Pampa y Patagonia durante el Holoceno tardío. Trabajo de Tesis. Ms. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, La Plata.
- Bernal, V. García Guraieb, S. y P. Gonzalez. 2003. Perfiles de mortalidad de las muestras de restos óseos humanos procedentes del área del Lago Salitroso (Provincia de Santa Cruz). En: *Contra viento y marea. Arqueología de Patagonia*, editado por M. T. Civalero, P. Fernández y A. G. Guraieb., pp. 361-373. Buenos Aires.
- Bernal, V., P. Gonzalez, S. I. Perez, M. Del Papa. 2004. Evaluación del error intraobservador en bioarqueología. *Intersecciones en Antropología* 5: 129-140.
- Berón, M. 1995. Cronología radiocarbónica de eventos culturales, y algo más... Localidad Tapera Moreira, área del Curacó, La Pampa. *Cuadernos del INAPL* 16: 261-282.
- Berón, M. A. y E. I. Baffi. 2003. Procesos de cambio cultural en los cazadores-recolectores de la provincia de La Pampa, Argentina. *Intersecciones en Antropología* 4: 29-43.
- Berón, M. y G. Politis. 1997. Arqueología Pampeana en la Década de los '90. Análisis y perspectivas. En: *Arqueología Pampeana en la Década de los '90*, editado por M. Berón y G. Politis, pp. 7-32. Museo Municipal de Historia Natural de San Rafael e INCUAPA. San Rafael, Mendoza.
- Besl, P. J. y N. D. McKay. 1992. A method for registration of 3-D shapes. *IEEE Trans on Patt Anal and Mach Intell* 14: 239-256.
- Blackith, R. E. y R. A. Reyment. 1971. *Multivariate morphometrics*. Academic Press. New York.
- Bocquet-Appel, J. y P. Y. Demars. 2000. Neanderthal contraction and modern human colonization of Europe. *Antiquity* 74: 544-552.
- Bocquet-Appel, J., P. Y. Demars, L. Noiret y D. Dobrowsky. 2005. Estimates of upper Palaeolithic meta-population size in Europe from archaeological data. *Journal of Archaeological Science* 32: 1656-1668.
- Bonadonna, F., G. Leone y G. Zanchetta. 1995. Composición isotópica de los fósiles de gasterópodos continentales de la provincia de Buenos Aires. Indicaciones paleoclimáticas. En: *Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana Durante los Últimos Cinco Millones de Años. Un Ensayo de Correlación con el Mediterráneo Occidental*, editado por M. Alberdi, G. Leone y E. Tonni, pp. 77-104. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid.
- Bookstein, F. L. 1982. Foundations of morphometrics. *Annual Review in Ecology and Systematic* 13: 451-470.
- Bookstein, F. L. 1989a. Principal warps: thin-plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Trans on Patt Anal and Mach Intell* 11: 567-585.
- Bookstein, F. L. 1989b. "Size and shape": a comment on semantic. *Systematic Zoology* 38: 173-180.
- Bookstein, F. L. 1991. *Morphometric Tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Bookstein, F. L. 1996a. Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis. *Bull. Math. Biol.* 58: 313-365.
- Bookstein, F. L. 1996b. Combining the tools of geometric morphometrics. En: *Advances in Morphometrics*, editado por L. F., Marcus, M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor, y D. E. Slice, pp. 131-152. Nato ASI Series, Series A: Life Science Vol. 284. Plenum. New York.
- Bookstein, F. L. 1997. Landmark methods for forms without landmarks: Localizing group differences in outline shape. *Med. Image. Anal.* 1: 225-243.
- Bookstein, F. L. 1998. A hundred years of morphometrics. *Acta Zool. Hung.* 44: 7-59.
- Bookstein, F. L., A. P. Streissguth, P. D. Sampson, P. D. Connor, y H. M. Barr. 2002. Corpus callosum shape and neuropsychological deficits in adult males with heavy fetal alcohol exposure. *NeuroImage* 15: 233-251.
- Bordach, M., O. Mendonca y L. Garro. 1985. Antropología física del sitio prehistórico de Potrero de Garay (Prov. de Córdoba). *Comechingonia* 3: 89-121.
- Bórmida, M. 1950. Cementerios indígenas prehispánicos en la zona de la Laguna del Juncal. *Anales del Museo Nahuel Huapi* 2: 101-108.
- Bórmida, M. 1953-54. Los antiguos Patagones. Estudio de craneología. *Runa* VI (1-2): 55-96.
- Borrero, L. A. 1989-1990. Evolución cultural divergente en la Patagonia austral. *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Ciencias Sociales)* 19: 133-139.
- Borrero, L. A. 1994-1995. Arqueología de la Patagonia. *Palimpsesto* 4: 9-69.
- Borrero, L. A. 2001. Cambios, continuidades, discontinuidades: discusiones sobre arqueología Fuego-Patagónica. En: *Historia argentina*

- prehispánica T. 2., editado por E. E. Berberían y A. E. Nielsen, pp. 815-838. Córdoba: Brujas.
- Bradley, R. S. 2000. Climate paradigms for the last Millenium. *Exchange* 15: 1-2. <http://www.clivar.org/publications/exchanges/ex15/s1501>.
- Broca, P. 1875. Instructions craniologiques et craniométriques. *Mémoires de la société d'anthropologie de Paris*. TII 2.
- Broca, P. 1878. Sur des crânes et des objets d'industrie provenant des fouilles de M. Ber à Tiahuanaco (Pérou). *B. S. A. P.* 3-1: 230-235.
- Broca, P. 1879. Sur un mode peu connu de déformation toulousaine. *B. S. A. P.* 3-2: 699-701.
- Buikstra J. y D. Ubelaker. 1994. *Standards for data collection from human skeletal remains*. Arkansas Archaeological Survey Research Series 44.
- Cabrera, A. 1968. Vegetación de la Provincia de Buenos Aires. En: *Flora de la Provincia de Buenos Aires*, editado por A. Cabrera, pp. 101-123. Colección Científica, INTA. Buenos Aires.
- Cabrera, A. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, T II (1). Editorial Acme. Buenos Aires.
- Cadien J., E. Harris, W. Jones y L. Mandarino. 1976. Biological lineages, skeletal populations and microevolution. *Yearbook of Physical Anthropology* 18: 194-201.
- Campbell, N. A. y W. R. Atchley. 1981. The geometry of canonical variate analysis. *Syst. Zool.* 30: 268-280.
- Canals Frau, S. 1944. El grupo Huarpe-Comechingón. *Anales del Instituto de Etnografía Americana*: 46. Universidad Nacional de Cuyo.
- Carnese, F., J. Cocilovo y A. Goicoechea. 1991-1992. Análisis histórico y estado actual de la antropología biológica en Argentina. *Runa* 20: 35-67.
- Casamiquela, R y B. Moldes. 1980. Revalorización de los Querandíes. *Etnología y Paletnología de la Provincia de Buenos Aires*. *Sapiens* 4: 25-44.
- Casamiquela, R y G. Nosedá. 1970. Diagnósis de restos humanos exhumados de una sepultura indígena bonaerense (Partido de Lobería, SE de Buenos Aires). Consideraciones sobre el poblamiento del área pampeana. *Etnia* 11: 16-23.
- Catálogo del MCN. Catálogo del Museo de Ciencias Naturales de Buenos Aires.
- Catálogo del ME. 1988. Catálogo del Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" de la Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Buenos Aires.
- Catálogo del IPA. Catálogo del Instituto de la Patagonia Austral. Chile.
- Catálogo del MLP. Catálogo del Museo de Ciencias Naturales de La Plata, División Antropología.
- Catálogo del MRG. Catálogo del Museo Regional Provincial "Padre Manuel Jesús Molina", Río Gallegos.
- Catálogo del MSR. Catálogo del Museo Municipal de Historia Natural de San Rafael, Mendoza.
- Cavalli-Sforza, L. L. 2000. *Genes, peoples, and languages*. University of California Press. London.
- Cavalli-Sforza, L. L., P. Menozzi y A. Piazza. 1994. *The history and geography of human genes*. Princeton University Press. Princeton.
- Chamberlin, T.C. 1897. The method of multiple working hypotheses. *Journal of Geology* 5: 837-848.
- Chernoff, B. y P. M. Magwene. 1999. Morphological integration: forty years later. En: *Morphological integration*, editado por E. C. Olson y R. C. Millar, pp. 319-353. University of Chicago Press. Chicago.
- Cheverud, J. M. 1982. Phenotypic, genetic and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution* 36: 499-516.
- Cheverud, J. M. 1988. A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution* 42: 958-968.
- Cheverud, J. M. 1996. Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *Am. Zool.* 36: 44-50.
- Cheverud J. M. y J. E. Buikstra. 1981. Quantitative genetics of skeletal nonmetric traits in the rhesus macaques of Cayo Santiago. I. Single trait heritabilities. *American Journal of Physical Anthropology* 54: 43-49.
- Cheverud, J. M., L. P. Kohn, L. W. Konigsberg y S. R. Leigh. 1992. Effects of fronto-occipital artificial cranial vault deformation on cranial base and face. *American Journal of Physical Anthropology* 88: 323-345.
- Cheverud, J. M., E. J. Routman y D. J. Irschick. 1997. Pleiotropic effects of individual gene loci on mandibular morphology. *Evolution* 51: 2006-2016.
- Clapperton, C. 1993. *Quaternary Geology and Geomorphology of South America*. Elsevier. Amsterdam.
- Cleland, C. E. 2001. Historical science, experimental science, and the scientific method. *Geology* 29: 987-990.
- Cleland, C. E. 2002. Methodological and epistemic differences between historical science and experimental science. *Philosophy of Science* 69: 474-496.
- Cocilovo, J. A. 1973. Dimorfismo sexual y deformación craneana artificial en patagones de Chubut. *Actas II Simposio Internacional de Ciencias Morfológicas*, pp. 632-644. Córdoba.
- Cocilovo, J. A. 1975. Estudio de dos factores que influncian la morfología craneana en una colección andina: el sexo y la deformación artificial. *Revista del Instituto de Antropología, UNT*, Serie 3, 2: 197-212.
- Cocilovo, J. A. 1981. Estudio sobre discriminación y clasificación de poblaciones prehispanicas del N.O. argentino. *Publicaciones Ocasionales del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago* 36: 1-60.

- Cocilovo, J. A. 1984. Una nueva aproximación al conocimiento de la población prehistórica de la prov. de Córdoba. *Comechingonia* 2: 91-111.
- Cocilovo, J. A. y I. Baffi. 1985. Contribución al conocimiento de las características biológicas de la población prehistórica de Puerta de la Paya, Salta. *Runa* 15: 153-178.
- Cocilovo, J. A. y J. Di Rienzo. 1984-1985. Un modelo biológico para el estudio del poblamiento prehispánico del territorio argentino. Correlación fenético-espacial. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 16 (N.S.): 119-135.
- Cocilovo, J. A. y R. A. Guichón. 1985-86. Propuesta para el estudio de las poblaciones aborígenes del extremo austral de Patagonia. *Anales del Instituto de la Patagonia. Serie Ciencias Sociales* 6: 111-123.
- Cocilovo, J. A. y R. A. Guichon. 1994. La deformación craneana "pseudocircular" en el grupo prehistórico de Laguna del Juncal. *Antropología Biológica* 2 (2): 13-27.
- Cocilovo, J. A. y A. J. Marcellino. 1973. Hacia una moderna taxonomía aborígen: el análisis estadístico en un espacio multidimensional. *Notas de Antropología Biológica*, SC, 10: 1-5.
- Cocilovo, J. A. y W. A. Neves. 1988-89. Afinidades biológicas entre las poblaciones del litoral del Brasil y de Argentina. Primera aproximación. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 17, 2: 31-56.
- Cocilovo, J. A., F. Rothhammer, S. Quevedo y E. Llop. 1982. Microevolución en poblaciones prehistóricas del área andina. III. La población del Morro de Arica. Craneometría. *Revista de la Universidad Nacional de Río Cuarto* 2: 91-111.
- Cocilovo, J. A., F. Rothhammer y S. Quevedo. 1987-1988. La aplicación de distancias biológicas para el estudio de poblaciones prehistóricas. *Runa* 17-18: 83-109.
- COHMAP Members. 1988. Climatic change of the last 18,000 years: Observations and model simulations. *Science* 241: 1043-1052.
- Colantonio, S. 1981. Craneología indígena de San Blas e Isla Gama (Prov. de Bs. As.). *Publicaciones del Instituto de Antropología, Universidad Nacional de Córdoba* 37: 31-48.
- Colantonio, S. 1986. Sobre dos cráneos aborígenes del Sur Bonaerense. *Publicaciones del Instituto de Antropología, Universidad Nacional de Córdoba* 43: 69-83.
- Colantonio, S. y A. Marcellino. 1982. Nueva contribución al conocimiento antropológico de los restos aborígenes de San Blas e Isla Gama (Pcia. de Buenos Aires). *Publicaciones del Instituto de Antropología, Universidad Nacional de Córdoba* 38-39: 97-153.
- Colantonio, S. y A. Marcellino. 1983a. Relaciones morfológicas de los aborígenes prehispánicos del territorio argentino. V: San Blas e Isla Gama. *Publicaciones del Instituto de Antropología, Universidad Nacional de Córdoba* 41: 51-66.
- Colantonio, S. y A. Marcellino. 1983b. Relaciones morfológicas de los aborígenes prehispánicos del territorio argentino. IV: Patagones de Río Negro y Chubut. *Publicaciones del Instituto de Antropología, Universidad Nacional de Córdoba* 41: 31-49.
- Colantonio, S. y A. Marcellino. 1996. Influencia del tamaño y la deformación artificial en las comparaciones morfológicas de cráneos de aborígenes. *Resúmenes de las 2das Jornadas Nacionales de Antropología Biológica*. Buenos Aires. pp. 132.
- Cole, T. M. 1996. Historical note: early anthropological contributions to "Geometric morphometrics". *American Journal of Physical Anthropology* 101: 291-296.
- Collard, M. y B. Wood. 2000. How reliable are human phylogenetic hypotheses? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 5003-5006.
- Conlazo, D. 1983. Resultados de una prospección en la zona medanosa de la costa sur de la Pcia. de Buenos Aires. *ADEHA* 2: 33-51.
- Constandse-Westermann, T. S. 1972. Coefficients of biological distance. *The Netherlands. Oosterhout* N. B.
- Corruccini, R. S. 1987. Shapes in morphometrics: comparative analyses. *American Journal of Physical Anthropology* 73: 289-303.
- Corruccini, R. S. 1995. Of ratios and rationality. *American Journal of Physical Anthropology* 96: 189-191.
- Crivelli Montero, E. 1991. Laguna del Trompa (Estancia La Herminia), Laprida, Pcia. de Bs. As. Excavaciones 1989-1991. Artefactos y estructuras. *Boletín del Centro* 3: 18-29.
- Cowley, D. E. y W. R. Atchley. 1992. Quantitative genetic models for development, epigenetic selection and phenotypic evolution. *Evolution* 46: 495-518.
- Darroch J. N. y J. E. Mosimann. 1985. Canonical and principal component of shape. *Biométrie* 72: 241-252.
- Della Negra, C. E y P. S. Novellino. 2005. "Aquihuecó": un cementerio arqueológico, en el Norte de la Patagonia, Valle del Curi Leuvú - Neuquén, Argentina. *Magallania* 33(2): 165-172.
- Dembo, A. y J. Imbelloni. 1938. *Deformaciones intencionales del cráneo de carácter étnico*. J. Anesi. Buenos Aires.
- Dempsey, P. J. y G. C. Townsend. 2001. Genetic and environmental contributions to variations in human tooth size. *Heredity* 86: 685-693.
- Devor, E. J. 1987. Transmission of human craniofacial dimensions. *J. Craniofacial Genet. Dev. Biol.* 7: 95-106.
- Diaconis, P. y B. Efron. 1983. Computer-intensive methods in statistics. *Scientific American* May: 116-130.

- Digby, P. G. N. y R. A. Kempton. 1987. *Multivariate analysis of ecological communities*. Chapman & Hall. London.
- Doran, J. E. y F. R. Hodson. 1975. *Mathematics and computers in archaeology*. Harvard University Press. Cambridge, MA.
- Dryden I. L. y K. V. Mardia. 1998. *Statistical shape analysis*. John Wiley & Sons. New York.
- Duarte, L. C., L. R. Monteiro, F. J. Von Zuben y S. F. Reis. 2000. Variation in mandible shape in *Thrichomys apereoides* (Mammalia: Rodentia): geometric analysis of a complex morphological structure. *Syst. Biol.* 49: 563-578.
- Eckart, C. y G. Young. 1936. The approximation of one matrix by another of lower rank. *Psychometrika* 1: 211-318.
- Edgington, E. S. 1995. *Randomization tests*. Marcel Dekker.
- Efron, B. 1979. Bootstrap methods: Another look at the jackknife. *The Annals of Statistics* 7: 1-2.
- Efron, B. y R. J. Tibshirani. 1993. *An Introduction to the Bootstrap*. Chapman & Hall. Nueva York.
- Elmhagen, B. y A. Angerbjörn 2001. The applicability of metapopulation theory to large mammals. *OIKOS* 94: 89-100.
- Eller, E. 2002. Population extinction and recolonization in human demographic history. *Mathematical Biosciences* 177-178: 1-10.
- Falkenburger, F. 1913. Diagraphische untersuchungen an normalen und deformierten Rassenschadeln. *Archiv für Anthropologie* N.F. 12: 81-95.
- Falconer, D. S. 1989. *Introduction to quantitative genetics*, 3^{er} ed. Longman. Brunt Hill.
- Fidalgo, F. 1979. Upper Pleistocene-Recent marine deposits in northeastern Buenos Aires province (Argentina). *Proceedings International Symposium Coastal Evolution in the Quaternary*, pp. 384-404. San Pablo, Brasil.
- Fidalgo, F. 1992. Provincia de Buenos Aires. Continental. En: *El Holoceno en la Argentina*, editado por M. Iriondo, pp. 33-39. Cadinqua. Buenos Aires.
- Fidalgo, F. y E. Tonni. 1981. Sedimentos eólicos del Pleistoceno tardío y Reciente en el área interserrana bonaerense. *Actas VIII Congreso de Geología Argentina*, pp. 33-39.
- Fidalgo, F., L. Meo Guzman, G. Politis, M. Salemme y E. Tonni. 1986. Investigaciones arqueológicas en el sitio 2 de Arroyo Seco (Pdo. de Tres Arroyos, Pcia. de Buenos Aires, República Argentina). En: *New Evidence for the Pleistocene Peopling of the Americas*, editado por A. Bryan, pp. 221-269. Center for the study of Early Man. University of Maine, Orono.
- Finlayson, C. 2004. *Neanderthals and Modern Humans. An ecological and evolutionary perspective*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Fisher, R. A. 1935. *The design of experiments*. Oliver and Boyd. Edinburgh.
- Fisher, A. y L. Nacuzzi. 1992. La destrucción sistemática del paisaje y de los sitios arqueológicos. El caso del Valle de Viedma. *Arqueología* 2: 189-229.
- Flegenheimer, N. 1995. The hill top of Cerro El Sombrero, Argentina. *Current Research in the Pleistocene* 12: 11-13.
- Flegenheimer, N., C. Bayón, M. Balente, J. Baeza y J. Femenías. 2000. Traslado de rocas a grandes distancias. Trabajo presentado en *Taller Internacional de INQUA. La colonización del sur de América durante la transición Pleistoceno/Holoceno*. La Plata.
- Fleiss, J. L. 1981. *Statistical methods for rates and proportions*. 2da edición. John Willey. New York.
- Foote, M. 1993. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity. *Paleobiology* 19: 403-419.
- Fortich Baca, V. 1976. Antecedentes antropológicos-físicos de Nordpatagonia. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 10: 173-183.
- Freckleton, R. P. y A. R. Watkinson. 2002. The large scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations. *Journal of Ecology* 90: 419-434.
- Freckleton, R. P. y A. R. Watkinson. 2003. Are all plant populations metapopulations? *Journal of Ecology* 91: 321-324.
- Freeman, S. y J. C. Herron. 2001. *Evolutionary analysis*. Prentice Hall.
- Frenguelli, J. 1950. Rasgos Generales de la Morfología y Geología de la Provincia de Buenos Aires. *LEMIT serie II* 33. La Plata.
- Frieß, M. y M. Baylac. 2003. Exploring artificial cranial deformation using Elliptic Fourier analysis of Procrustes aligned outlines. *American Journal of Physical Anthropology* 122: 11-22.
- Garleff, K., T. Reichert, M. Sage, F. Schäbitz y B. Stein. 1994. Períodos morfodinámicos y el paleoclima en el norte de la Patagonia durante los últimos 13.000 años. *Revista del Museo de Historia Natural de San Rafael* 12: 179-180.
- Gerber, M. 1966. Diagnóstico racial de los antiguos habitantes de la costa patagónica, en base a la medición de los huesos largos. *XXXVI Congreso Internacional de Americanistas* 2, Sevilla.
- Gil, A. F. 2000. *Arqueología de la Payunia, Provincia de Mendoza*. Tesis Doctoral no publicada. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, La Plata.
- Gil, A. F., R. H. Tykot, G. Neme y N. Shelnut. 2006. Maize on the Frontier: Isotopic and Macrobotanical Data from Central-Western Argentina. En: *Histories of Maize*, editado por J. Staller, R. Tykot y B. Benz, pp. 199-214.
- Giles, E. 1964. Sex determination by discriminant function analysis of the mandible. *American Journal of Physical Anthropology* 22: 129-136.
- Giles, E. y O. Elliot. 1963. Sex determination by discriminant function analysis of the crania.

- American Journal of Physical Anthropology* 21: 53-69.
- Gómez Otero, J. y S. Dahinten. 1997-1998. Costumbres funerarias y esqueletos humanos: variabilidad y poblamiento en la costa nordeste de la provincia de Chubut (Patagonia Argentina). *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* (N.S.) 22-23: 101-124.
- Gonzalez, P., V. Bernal, S. I. Perez, M. Del Papa, F. Gordon y G. Ghidini. 2004. El error de observación y su influencia en los análisis morfológicos de restos óseos humanos. Datos de variación discreta. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 6: 35-46.
- Gonzalez, P. N. V. Bernal, S. I. Perez y G. Barrientos. 2005a. Geometric morphometric analysis of sexually dimorphic structures of the human pelvis: implications to sex estimation. Ms.
- Gonzalez, P. N., V. Bernal y S. I. Perez. 2005b. Robustez craneofacial en cazadores-recolectores del Holoceno tardío de Patagonia: un análisis de morfometría geométrica. Ms.
- González-José, R. 2003. *El poblamiento de la Patagonia. Análisis de la variación craneofacial en el contexto del poblamiento Americano*. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona. España.
- González-José, R., S. Van Der Molen, S. González-Pérez, y M. Hernández. 2004. Patterns of phenotypic covariation and correlation in modern humans as viewed from morphological integration. *American Journal of Physical Anthropology* 123: 69-77.
- González-José, R., F. Ramírez-Rozzi, M. Sardi, N. Martínez-Abadías, M. Hernández y H. M. Pucciarelli. 2005. Functional-cranial approach to the influence of economic strategy on skull morphology. *American Journal of Physical Anthropology* 128: 757-771.
- Goñi, R. 2000. Arqueología de Momentos Históricos fuera de los centros de conquista y colonización: un análisis de caso en el sur de la Patagonia. En: *Desde el País de los Gigantes*, editado por J. B. Belardi, F. Carballo Marina y S. Espinoza, pp. 283-296. Universidad Nacional de la Patagonia Austral. Río Gallegos.
- Goñi, R. y G. Barrientos. 2004. Poblamiento tardío y movilidad en la cuenca del Salitroso. En: *Contra viento y marea. Arqueología de Patagonia*, editado por M. T. Civalero, P. Fernández y A. G. Guraieb., pp. 313-324. Buenos Aires.
- Goñi, R., G. Barrientos y G. Cassiodoro. 2002. Las condiciones previas a la extinción de las poblaciones humanas del sur de Patagonia: una discusión a partir del análisis de la estructura del registro arqueológico de la cuenca del Lago Salitroso. *Cuadernos del Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano* 19: 249-266.
- Goodall, C. R. 1983. The statistical analysis of growth in two dimensions. Tesis Doctoral. Universidad de Harvard. Cambridge, Massachusetts.
- Goodall, C. R. 1991. Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *J. R. Stat. Soc. Serie B* 53: 285-339.
- Goodall, C. R. y A. Bose. 1987. Procrustes techniques for the analysis of shape and shape change. En: *Computer science and statistics: proceedings of the 19th symposium on the interface*, editado por R. Heiberger, pp. 86-92. Amer. Stat. Assn. Virginia.
- Gosse, L. A. 1855. Essai sur les déformations artificielles du crâne. *Annales d'Hygiène Publique et de Médecine Légale* 2-3 : 317-393.
- Gosse, L. A. 1861. Questionnaire relatif aux déformations artificielles du crâne. *B. S. A. P.* 2: 101-104.
- Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Belknap Press. Cambridge, MA.
- Gower, J. C. 1971. Statistical methods of comparing different multivariate analyses of the same data. En: *Mathematics in the archaeological and historical sciences*, editado por F. R. Hodson, D. G. Kendall y P. Tautu, pp. 138-149. Edinburgh University Press. Edinburgh.
- Gower, J. C. 1975. Generalized Procrustes analysis. *Psychometrika* 40: 33-51.
- Graw, M. 2001. Significance of the classical morphological criteria for identifying gender using recent skulls. *Forensic Science Communications* Vol. 3, N°1.
- Graw, M., H. T. Haffner y A. Czarnetzki. 1997. Evaluation of the supraorbital margin in investigations for identification of sex: reliability and validity. *Rechtsmedizin* 7: 121-126.
- Graw, M., A. Czarnetzki y H. T. Haffner. 1999. The form of the supraorbital margin as a criterion in identification of sex from the skull: investigations based on modern human skulls. *American Journal of Physical Anthropology* 108: 91-96.
- Grill, S. 1995. Análisis palinológico de un perfil cuaternario en la cuenca del arroyo Napostá Grande (localidad: García del Río), provincia de Buenos Aires. *Actas IV Jornadas Geológicas Geofísicas Bonaerenses*, pp. 99-108.
- Guichón, R. 1993. *Antropología Física de Tierra del Fuego. Caracterización Biológica de las Poblaciones prehispánicas*. Tesis Doctoral inédita, Universidad de Buenos Aires.
- Guichón, R., S. Neder y L. Orellana. 1993. Algunas consideraciones sobre los diseños de experimentos y estudios observacionales en antropología biológica. *Palimpsesto. Revista de Arqueología* 3: 53-61.
- Guichón, R., F. Frascaroli y S. Muñoz. 1996. Diseños de experimentos para el estudio de la variación interobservador: una aplicación en antropología biológica. *Arqueología: Solo Patagonia. Ponencias de las II Jornadas de Arqueología de la Patagonia*, pp.207-213.
- Gunz, P., P. Mitteroecker y F. L. Bookstein. 2004. Semilandmarks in three dimensions. En: *Modern*

- Morphometrics in Physical Anthropology*, editado por D. E. Slice, pp. 73-98. Kluwer Academic/Plenum Publishers. New York.
- Hanna, B. L. 1962. The biological relationship among Indian groups of the Southwest. *American Journal of Physical Anthropology* 20: 499-508.
- Hall, B. K. 1992. *Evolutionary developmental biology*. Chapman & Hall. London.
- Hall, B. K. 2003. Unlocking the black box between genotype and phenotype: cell condensations as morphogenetic (modular units). *Biology and Philosophy* 18: 219-247.
- Hanken, J. y B. K. Hall. 1993. *The Skull*. University of Chicago Press. Chicago.
- Hanski, I. 1997. Metapopulation dynamics: From concepts and observations to predictive models. En: *Metapopulation Biology, Ecology, Genetics, and Evolution*, editado por I. Hanski y M. Gilpin, pp. 67-91. Academic Press. San Diego.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press. Oxford.
- Hanski, I. y M. Gilpin. 1991. Metapopulation dynamics: Brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 3-16.
- Hanski, I y M. Gilpin. 1997. *Metapopulation Biology, Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press. San Diego.
- Hanski, I. y D. Simberloff. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. En: *Metapopulation Biology, Ecology, Genetics, and Evolution*, editado por I. Hanski y M. Gilpin, pp. 5-26. Academic Press. San Diego.
- Harding, R. M. y G. McVean. 2004. A structured ancestral population for the evolution of modern humans. *Current Opinion in Genetics and Development* 14: 667-674.
- Harvati, K., S. R. Frost y K. P. McNulty. 2005. Neandertal variation and taxonomy - a reply to Ackermann (2005) and Ahern et al. (2005). *Journal of Human Evolution* 48: 653-660.
- Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 73-88.
- Harrison, S. y A. D. Taylor 1997. Empirical evidences for metapopulation dynamics. En: *Metapopulation Biology, Ecology, Genetics, and Evolution*, editado por I. Hanski y M. Gilpin, pp. 27-42. Academic Press. San Diego.
- Harti, D. L. y A. G. Clark. 1997. *Principles of population genetics*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts.
- Hendry, P. H. y T. Day. 2005. Population structure attributable to reproductive time: isolation by time and adaptation by time. *Molecular Ecology* 14: 901-916.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press.
- Herring, S. W. 1993. Epigenetic and functional influences on skull growth. En: *The Skull, Volume 1.*, editado por J. Hanken y B. K. Hall, pp. 153-206. University of Chicago Press. Chicago.
- Hernández, M., C. Lalueza y C. Garcia-Moro. 1997. Fueguian cranial morphology: the adaptation to a cold, harsh environment. *American Journal of Physical Anthropology* 103: 103-117.
- Heusser, C. s-f. Palinología de los sedimentos del sitio arqueológico de La Toma (Partido de Coronel Pringles, Provincia de Buenos Aires, República Argentina). Ms.
- Hill, M. 1978. On ratios - a response to Atchley, Gaskins, and Anderson. *Syst. Zool.* 27: 61-62.
- Holland, T. D. 1986. Sex determination of fragmentary crania by analysis of the cranial base. *American Journal of Physical Anthropology* 70: 203-208.
- Hollenberg, M. D. 1989. Growth factors, their receptors and development. *American Journal Medical Genetics* 34: 35-42.
- Howells, W. 1969. The use of multivariate techniques in the study of skeletal populations. *American Journal of Physical Anthropology* 31: 311-314.
- Howells, W. 1973a. Measures of population distance. En: *Methods and theories of Anthropological genetics*, editado por M. H. Crawford y P. L. Workman, pp. 159-176. University of New Mexico Press. Albuquerque.
- Howells, W. 1973b. *Cranial Variation in man. A study by multivariate analysis of patterns of difference among recent human populations*. Papers of Peabody Museum of Archaeology and Ethnology Harvard University Vol. 67.
- Hrdlicka, A. 1912a. *Early Man in South America*. Smithsonian Institution, Bureau of American Ethnology Bulletin 52.
- Hrdlicka, A. 1912b. Artificial deformations of the human skull, with especial reference to America. *Actas del Congreso Internacional de Americanistas*, pp. 147-149.
- Hull, D. 1992. The effects of the essentialism on taxonomy. Two thousand years of stasis. En: *The Units of Evolution. Essays on the Nature of Species*, editado por M. Ereshefsky, pp. 199-225. The MIT Press. Cambridge, Mass.
- Hunt, E. 1981. The Old Physical Anthropology. *American Journal of Physical Anthropology* 56: 339-346.
- Iglesias, A. 1981. Temperaturas. En: *Atlas total de la República Argentina*, editado por E. Chiozza y R. Figueira, pp. 204-208. Centro Editor de América Latina. Buenos Aires.
- Ihaka, R. y R. Gentleman. 1996. R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphics Statistics* 5: 299-314.
- Imbelloni, J. 1923a. Introducción a nuevos estudios de craneotrigonometría. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 31: 31-94.
- Imbelloni, J. 1923b. Habitantes neolíticos del Lago Buenos Aires. Documentos para la antropología

- física de la Patagonia Austral. *Revista del Museo de La Plata* 27: 85-160.
- Imbelloni, J. 1924-25. Deformaciones intencionales del cráneo en Sud América. *Revista del Museo de La Plata* 28: 329-407.
- Imbelloni, J. 1932. Sobre un ejemplar mimético de deformación craneana: el cráneo 3876 de la isla de Tilcara (Jujuy, Argentina). *Antropología, Etnología y Arqueología* 74: 193-209.
- Imbelloni, J. 1933a. América, cuartel general de las deformaciones. *Actas del XXV Congreso Internacional de Americanistas* 1: 59-68.
- Imbelloni, J. 1933b. Los pueblos deformadores de los Andes. La deformación intencional de la cabeza, como arte y como elemento diagnóstico de las culturas. *Anales del Museo de Historia Natural* 37: 209-254.
- Imbelloni, J. 1937. Fuéguidos y Láguídos. Posición actual de la raza paleo-americana o de Lagoa Santa. *Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 39: 6-103.
- Imbelloni, J. 1938. Tabla clasificatoria de los indios. Regiones biológicas y grupos raciales humanos de América. *Physis* 12: 228-248.
- Iriondo, M. 1993. Geomorphology of late Quaternary of the Chaco (South America). *Geomorphology* 7: 289-303.
- Iriondo, M. 1999. Climatic change in the South American plains: Records of a continental-scale oscillation. *Quaternary International* 57-58: 93-112.
- Iriondo, M. y N. García. 1993. Climatic variations in Argentine plains during the last 18,000 years. *Paleogeography, Paleoclimatology, Palaeocology* 101: 209-220.
- Isla, F. 1989. Holocene sea-level fluctuation in the Southern Hemisphere. *Quaternary Science Reviews* 8: 359-368.
- Işcan, M. Y. 2001. Global forensic anthropology in the 21st century. *Forensic Science International* 117: 1-6.
- Işcan, M. Y., M. Yoshino y S. Kato. 1995. Sexual dimorphism in modern Japanese crania. *Am. J. Hum. Biol.* 7: 459-464.
- Jacks, M. 2000. Building the bases for paleodemographic analysis: adult age determination. En: *Biological anthropology of human skeleton*, editado por M. A. Katzenberg y S. R. Saunders, pp. 417-466. Wiley-Liss. New York.
- Jackson, D. A. 1995. PROTEST: a Procrustean randomization test of community environment concordance. *Écoscience* 2: 297-303.
- Jöreskog, K. G., J. E. Klován y R. A. Reyment. 1976. Geological factor analysis. Elsevier. Amsterdam.
- Jamison, P. y S. L. Zegura. 1974. A univariate and multivariate examination of measurement error in anthropometry. *American Journal of Physical Anthropology* 40: 197-204.
- Jungers, W. L., A. B. Falsetti, y C. E. Wall. 1995. Shape, relative size, and size-adjustments in morphometrics. *Yearbook of Physical Anthropology* 38:137-161.
- Kendall, D. G. 1981. The statistics of shape. En: *Interpreting multivariate data*, editado por V. Bannet, pp. 75-80. Wiley. New York.
- Kendall, D. G. 1984. Shape-manifolds, Procrustean metrics and complex projective spaces. *Bulletin of the London Mathematical Society* 16: 81-121.
- Key, P. J. y R. L. Jantz. 1990. Statistical assessment of population variability: a methodological approach. *American Journal of Physical Anthropology* 82: 53-59.
- Kiehr, G. y E. Medina Zambelli. 1973. Interesante descubrimiento de un hacha ceremonial en la provincia de Buenos Aires. *Trabajo del Museo Regional de Tres Arroyos, Casa Scout "Tomás Santa Coloma"* 4.
- King, M. C. y A. C. Wilson. 1975. Evolution at two levels in human and chimpanzees. *Science* 188: 107-116.
- Kirkpatrick, M. y R. Lande. 1989. Selection, inheritance and evolution of maternal characters. *Evolution* 43: 485-503.
- Klaatsch, H. 1908. Das Gesichtsskelett der Neanderthalrasse und des Australier. *Anatomischer Anzeiger, Ergänzungsheft zum XXXII, Bd.*
- Klaatsch, H. 1913. Kraniomorphologie und Kraniotrigonometrie. *Archif. F. Anthropol.* Bd. VIII (neue-Folge).
- Klingenberg, C. P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews* 73: 79-123.
- Klingenberg, C. P. y L. Monteiro. 2005. Distances and directions in multidimensional shape spaces: implications for morphometric applications. *Systematic Biology* 54: 678-688.
- Klingenberg, C. P., L. J. Leamy, E. J. Routman y J. M. Cheverud. 2001. Genetic architecture of mandible shape in mice: effects of quantitative trait loci analyzed by geometric morphometrics. *Genetics* 157: 785-802.
- Kohn, L. P., S. R. Leigh, S. C. Jacobs y J. M. Cheverud. 1993. Effects of annular cranial vault modification on cranial base and face. *American Journal of Physical Anthropology* 90: 147-168.
- Konigsberg, L. W. 1990. Temporal aspect of biological distance: serial correlation and trend in a prehistoric skeletal lineage. *American Journal of Physical Anthropology* 82: 45-52.
- Krogman, W. M. y M. Y. Iscan. 1986. *The Human Skeleton in Forensic Medicine*. IL Charles C. Thomas. Springfield.
- Lahr, M. 1995. Patterns of modern human diversification: implications of Amerindian origins. *Yearbook of Physical Anthropology* 38: 163-198.
- Lahr, M. y R. Foley. 1998. Towards a theory of modern human origins: geography, demography, and diversity in recent human evolution. *Yearbook of Physical Anthropology* 41: 137-176.

- Lalueza, C., M. Hernández y C. García-Moro. 1996. Craniometric analysis in groups from Tierra del Fuego/Patagonia and the peopling of the south extreme of the Americas. *Human Evolution* 11 (3-4): 217-224.
- Lalueza, C., M. Hernández y C. García-Moro. 1997. La morfología facial de las poblaciones fueguinas: ¿reflejo de una adaptación al frío? *Anales del Instituto de la Patagonia. Serie Ciencias Humanas* 25: 45-58.
- Lanata, J. L. y A. García. 2001. Population dynamic and human dispersal in the Americas. <http://www.uweb.ucsb.edu/~aeg0/papers>. 26/03/02.
- Lande, R. 1976. Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution* 30: 314-334.
- Lande, R. 1979. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. *Evolution* 33: 402-416.
- Laría, S. C. 1961. Contribución al estudio de la arqueología de la región este de Río Negro. *Anales de Arqueología y Etnología* 16: 247-257.
- Larsen, C. S. 1997. *Bioarchaeology. Interpreting behavior from the human skeleton*. Cambridge University Press. Gran Bretaña.
- Leamy, L. J., E. J. Routman y J. M. Cheverud. 1999. Quantitative trait loci for early- and late developing skull characters in mice: a test of the genetic independence model of morphological integration. *Am. Nat.* 153: 201-214.
- Lehmann-Nitsche, R. 1907. Nouvelles recherches sur la Formation Pampeana et l'homme de la République Argentine. *Revista del Museo de La Plata* 1: 143-488.
- Lehmann-Nitsche, R. 1910. *Catálogo de la Sección Antropología del Museo de La Plata*. Imprenta Coni Hnos. Buenos Aires.
- Lehmann-Nitsche, R. 1930. Un cráneo patagón con pinturas geométricas en rojo y negro procedente de San Blas (costa atlántica). *Revista del Museo de La Plata* 32: 293-297.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240.
- Lewis, D. 1991. Counterfactual dependence and time's arrow. En: *Conditionals*, editado por F. Jackson, pp. 46-75. Oxford University Press. Oxford.
- L'Heureux, G. L. 1998. *Biología oral de las poblaciones prehispánicas del sudeste de la Región Pampeana*. Tesis de Licenciatura inédita. UNR.
- Lieberman, D. E. 1999. Homology and hominid phylogeny: problems and potential solutions. *Evolutionary Anthropology* 7: 142-151.
- Lieberman, D.E., O. M. Pearson y K. M. Mowbray. 2000. Basicranial influence on overall cranial shape. *Journal of Human Evolution* 38: 291-315.
- Lockwood, C. A., W. H. Kimbel y J. M. Lynch. 2004. Morphometrics and hominoid phylogeny: Support for a chimpanzee-human clade and differentiation among great ape subspecies. *PNAS* 101: 4356-4360.
- Loponte, D. 1996-98. Arqueología, etnohistoria y estado sanitario de *L. guanicoe* (Mammalia, Artiodactyla, Camelidae) en la Pampa Ondulada. *Palimpsesto* 5: 41-65.
- Luis, M. A., A. L. Lustig, M. L. Sardi, P. V. Ponce, y H. M. Pucciarelli. 1999. Posición de los araucanos en un contexto asiático-europeo. II: metodología howelliana. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 2: 187-200.
- Lynch, J. M., Ch. G. Wood y S. A. Luboga. 1996. Geometric morphometrics in primatology: craniofacial variation in *Homo sapiens* and *Pan troglodytes*. *Folia Primatologica* 67: 15-39.
- MacLeod, N. 2001. Landmarks, localization and the use of morphometrics in phylogenetic analysis. En: *Fossils, phylogeny and form: an analytical approach*, editado por G. Edgecombe, J. Adrain y B. Lieberman, pp. 197-273. Kluwer Academic/Plenum. New York.
- Madrid, P. y G. Barrientos. 2000. La estructura del registro arqueológico del sitio Laguna Tres Reyes 1 (Provincia de Buenos Aires): nuevos datos para la interpretación del poblamiento humano del Sudeste de la Región Pampeana a inicios del Holoceno tardío. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 25: 179-206.
- Madrid, P. y G. Politis. 1991. Estudios paleoambientales en la Región Pampeana: un enfoque multidisciplinario. *Actas del XI Congreso Nacional de Arqueología Chilena* 1, pp. 131-153.
- Madrid, P., G. Politis y D. Poire. 2000. Pinturas rupestres y estructuras de piedra en las sierras de Curicó (extremo Noroccidental de Tandilia, Región Pampeana). *Intersecciones en Antropología* 1: 35-53.
- Mahalanobis, P. C. 1925. Analysis of race mixture in Bengal. *J. Asiatic Soc. Bengal* 23: 301-333.
- Mahalanobis, P. C. 1930. On test and measures of group divergence. *J. Asiatic Soc. Bengal* 26: 541-588.
- Mahalanobis, P. C. 1936. On the generalized distance in statistics. *Proc. Nat. Inst. Sci. India* 2: 49-55.
- Manly, B. F. J. 1994. *Multivariate statistical methods. A primer*. Second edition. Chapman & Hall, London.
- Manly, B. F. J. 1997. *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. 2da edición. Chapman & Hall. London.
- Marcellino, A. J. 1985. La antropología física en Argentina. En: *La evolución de las ciencias en la República Argentina 1872-1972*. Tomo X: Antropología, pp. 105-151. Sociedad Científica Argentina, Buenos Aires.
- Marcellino, A. y S. Colantonio. 1983. Relaciones morfológicas de los aborígenes prehispánicos del territorio argentino. III: Litoral fluvial con grupos

- de Sierras Centrales, Región Andina Meridional y Sur de Brasil. *Publicaciones del Instituto de Antropología. Universidad Nacional de Córdoba* 41: 19-30.
- Marcus, L. F. 1990. Traditional morphometrics. En: *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*, editado por F. J. Rohlf y F. L. Bookstein, pp. 77-122. Special Publication Number 2. The University of Michigan Museum of Zoology. Ann Arbor, Michigan.
- Marcelli, C. 1914. Contribución a la craneología de las primitivas poblaciones de la Patagonia. Observaciones morfobiométricas. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 26: 31-91.
- Marcelli, C. 1919. Nuevas investigaciones biométricas sobre primitivas poblaciones de la Patagonia. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 30: 197-236.
- Marroig, G. y J. M. Cheverud. 2001. A comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of New World monkeys. *Evolution* 55: 2576-2600.
- Martínez, G. 1999. *Tecnología, Subsistencia y Asentamiento en el Curso Medio del Río Quequén Grande: Un Enfoque Arqueológico*. Tesis Doctoral no publicada. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, La Plata.
- Martínez, G. 2002. Cronología y análisis isotópicos de los entierros humanos del sitio La Petrona (Pdo. De Villarino, pcia. de Buenos Aires). *Libro de Resúmenes del Tercer Congreso de Arqueología de la Región Pampeana Argentina*. Olavarría. pp. 25.
- Martínez, G. 2004. Resultados preliminares de las investigaciones arqueológicas realizadas en el curso inferior del río Colorado (partidos de Villarino y Patagones, provincia de Buenos Aires). En: *Aproximaciones contemporáneas a la arqueología Pampeana. Perspectivas teóricas, metodológicas, analíticas y casos de estudio*, editado por G. Martínez, M. Gutiérrez, R. Curtoni, M. Berón y P. Madryd, pp. 275-292. UNCPBA.
- Martínez, G. y M. J. Figuerero Torres. 2000. Sitio arqueológico La Petrona (Partido de Villarino, provincia de Buenos Aires): análisis de las modalidades de entierro en el área sur pampeana. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* (N.S.) 25: 227-248.
- Martínez, G., G. Flensburg, R. López, A. Bonetti, L. Stoessel y M. C. Alvarez. Análisis preliminar de los entierros humanos del sitio Paso Alsina 1 (Pdo. de Patagones, Pcia. de Buenos Aires). *Resúmenes del XV Congreso Nacional de Arqueología Argentina*. Universidad Nacional de Río Cuarto. Río Cuarto. pp. 220-221.
- Maruyama, T. 1970. On the fixation probability of mutant genes in a subdivided population. *Genet. Res.* 15: 221-225.
- Maruyama, T. 1971. Analysis of population structure. II. Two dimensional stepping stone models of finite length and other geographically structured populations. *Ann. Hum. Genet.* 35: 179-196.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press. New York.
- Mayr, E. 1970. *Populations, Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge. Massachusetts.
- McKinney, M. L. y K. J. McNamara. 1991. *Heterochrony: the evolution of ontogeny*. Plenum Press. New York.
- McLean, D. 1991. A climate change mammalian population collapse mechanism. In: *Energy and Environment*, editado por E. Kainlahti, A. Johansson, I. Kurki-Suonio y M. Geshwiler, pp. 93-100. ASHRAE. Atlanta.
- Méndez, M. G. y S. A. Salceda. 1989. Provincia de Buenos Aires: Ensayo de clasificación de sus antiguos pobladores. *Revista del Museo de La Plata* (N.S.) Antropología IX, 68: 93-105.
- Méndez, M. G. y S. A. Salceda. 1990. Estudio bioantropológico de los restos óseos humanos procedentes del sitio Laguna de Puan (provincia de Buenos Aires). Primera etapa. *Archeion* 3: 3-39.
- Méndez, M. G. y S. A. Salceda. s-f a. *Estudio bioantropológico de los restos óseos humanos procedentes del sitio La Segovia, Partido de Puan (provincia de Buenos Aires)*. Ms.
- Méndez, M. G. y S. A. Salceda. s-f b. *Informe preliminar del estudio bioantropológico de los restos óseos humanos procedentes de Napostá (Bahía Blanca, Provincia de Buenos Aires)*. Ms.
- Méndez, M. G., S. A. Salceda y M. F. López Armengol. 1997a. A multivariate analysis of artificially deformed Patagonian skulls. *Anthropol. Sci.* 105 (2): 83-98.
- Méndez, M. G., S. A. Salceda, M. F. López Armengol. 1997b. Significado adaptativo de la morfología craneofacial humana. *Biogeographica* 73: 57-66.
- Mendonça, O. J. y J. Di Rienzo. 1981-82. La deformación craneana artificial de la serie masculina de Morro de Arica (Chile). Segunda parte. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* (NS) 14 (2): 49-66.
- Mendonça, O. J., J. Di Rienzo y M. A. Bordach. 1983. La deformación craneana artificial de la serie masculina de Morro de Arica (Chile). Primera parte. *Revista de la Universidad Nacional de Río Cuarto* 3 (1): 27-40.
- Mendonça, O. J., M. A. Bordach y J. Di Rienzo. 1986. La deformación craneana artificial de la serie femenina de Morro de Arica (Chile). Primera parte. *Runa* 16: 85-102.
- Mendonça, O. J., M. A. Bordach y A. N. Cignetti. 1988-89. La deformación craneana en las Lagunas (Neuquén). *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* (NS) 17 (2): 57-73.
- Menghin, O. F. A. 1952. Fundamentos cronológicos de la prehistoria de Patagonia. *Runa* 5: 23-43.

- Metz, J. A. J. y M. Gyllenberg. 2001. How should we define fitness in structured metapopulation models? Including an application to the calculation of evolutionary stable dispersal strategies. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 268: 499-508.
- Milner, G. R., J. W. Wood y J. L. Boldsen. 2000. Paleodemography. En: *Biological anthropology of human skeleton*, editado por M. A. Katzenberg y S. R. Saunders, pp. 467-497. Wiley-Liss. New York.
- Mochi, A. 1910. Apuntes sulla Paleoantropologia Argentina. *Archivio per l'Antropologia e la Etnologia* 40: 203-254. Firenze.
- Monteiro-Filho E. L. A., L. R. Monteiro y S. F. dos Reis. 2002. Skull shape and size divergence in the genus *Sotalia* (Cetacea): a tridimensional morphometric analysis. *J. Mammal.* 83: 125-134.
- Monteiro, L. R. y A. S. Abe. 1999. Functional and historical determinants of shape in the scapula of xenarthran mammals: evolution of a complex morphological structure. *J. Morphol.* 241: 251-263.
- Monteiro, L. y S. Furtado dos Reis. 1999. Principios de morfometría geométrica. Holos Editora.
- Monteiro, L. R., J. A. F. Diniz-Filho, S. F. Reis y E. D. Araújo. 2002. Geometric estimates of heritability in biological shape. *Evolution* 56: 563-572.
- Moreno, F. 1874. Cementerios y paraderos prehistóricos de la Patagonia. *Anales Científicos Argentinos* 1: 2-13.
- Moreno, F. 1876. Viaje a la Patagonia septentrional. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 1: 182-197.
- Morton, N. E. y J. M. Lalouel. 1973. Topology of kinship in Micronesia. *American Journal of Human Genetic* 25: 422-432.
- Mosimann, J. E. 1970. Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *J. Am. Stat. Assoc.* 65: 930-945.
- Mosimann, J. E. 1988. Size and shape analysis. En: *Encyclopedia of statistical science*, editado por S. Kotz y N. L. Johnson, pp. 497-508. Wiley. New York.
- Mosimann, J. E. y F. C. James. 1979. New statistical methods for allometry with application to Florida red-winged blackbirds. *Evolution* 33: 444-459.
- Munizaga, J. R. 1976. Intentional cranial deformation in the pre-Columbian populations of Ecuador. *American Journal of Physical Anthropology* 45: 687-694.
- Munizaga, J. R. 1992. Antropología física de los Andes del Sur. En: *Prehistoria Sudamericana. Nuevas perspectivas*, editado por B. Meggers, pp. 65-75. Taraxacum. Washington.
- Murray, J. D. 1990. *Mathematical biology*. Springer-Verlag. New York.
- Neuman, G. K. 1942. Types of artificial cranial deformation in the eastern United States. *American Antiquity* 7: 306-310.
- Nieto, M. y A. Prieto. 1987. Análisis palinológico del Holoceno tardío del sitio fortín Necochea (Partido de Gral. La Madrid, Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Ameghiniana* 24: 271-276.
- Novellino, P. 2002. Bioarqueología del sur de Mendoza. En: *Entre montañas y desiertos: arqueología del sur de Mendoza*, editado por A. F. Gil y G. A. Neme, pp. 119-139. Sociedad Argentina de Antropología. Buenos Aires.
- Novellino, P., G. Barrientos, S. I. Perez, V. Bernal y M. Béguelin. 2003. Morfometría de las poblaciones humanas tardías del sur de Mendoza. Presentación en Sextas Jornadas Nacionales de Antropología Biológica. San Fernando del Valle de Catamarca.
- Novellino, P., A. Gil, G. Neme y V. Durán. 2004. El consumo de maíz en el Holoceno tardío del oeste Argentino: isótopos estables y caries. *Revista Española de Antropología Americana* 34: 85-110.
- Oliva, F. 1991. Investigaciones arqueológicas desarrolladas en el sector occidental del Sistema Serrano de Ventania y la llanura adyacente. 1987-1989. *Boletín del Centro* 1: 39-41.
- Oliva, F. y G. Barrientos. 1988. Laguna de Puán: un potencial sitio de aprovisionamiento de materia prima lítica. *Resúmenes IX Congreso Nacional de Arqueología Argentina*. Buenos Aires. pp. 47.
- Oliva, F., J. Moirano y M. Saghesi. 1991. Estado de las investigaciones en el sitio Laguna de Puán 1. *Boletín del Centro* 2. La Plata.
- Olson, E. C. y R. L. Miller. 1958. *Morphological integration*. The University of Chicago Press. Chicago.
- Orquera, L. 1987. Advances in the archaeology of the Pampa and Patagonia. *Journal of World Archaeology* 1: 333-413.
- O'Rourke, D. H., M. G. Hayes y S. W. Carlyle. 2000. Spatial and temporal stability of mtDNA Haplogroup frequencies in native North America. *Human Biology* 72: 15-34.
- Outes, F. 1907. Arqueología de San Blas (provincia de Buenos Aires). *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 16: 249-273.
- Outes, F. 1926. Noticias sobre el resultado de mis investigaciones antropológicas en la extremidad sudeste de la provincia de Buenos Aires. *Physis* 8: 387-390.
- Oyhenart, E. E., M. C. Muñe y H. M. Pucciarelli. 1996. Influencia de la malnutrición intrauterina tardía sobre el crecimiento corporal y el desarrollo craneofacial al nacimiento. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 1: 113-126.
- Ovaskainen, O. e I. Hanski 2004. From Individual Behavior to Metapopulation Dynamics: unifying the Patchy Population and Classic Metapopulation Models. *The American Naturalist* 164: 364-377.
- Oxnard, C. E. 1978. One biologist view of morphometrics. *Annual Review in Ecology and Systematic* 9: 219-241.
- Paez, M. y A. Prieto. 1993. Paleoambiental reconstruction by pollen analysis from loess

- sequences of the Southeast Buenos Aires (Argentina). *Quaternary International* 17: 21-26.
- Paigen, K. 1989. Experimental approaches to the study of regulatory evolution. *American Naturalist* 134: 440-458.
- Pardiñas, U. 1995. Novedosos cricétidos (Mamalia, Rodentia) en el Holoceno de la región pampeana. *Ameghiniana* 32: 197-203.
- Pardiñas, U. y E. P. Tonni. 1996. El primer vampiro fósil de la Argentina (Mammalia, Chiroptera). Significación paleoambiental. *Resúmenes XII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*. Santa Rosa. pp. 63-64.
- Patti de Martínez Soler, M. 1967. Probables correlaciones raciales y culturales de una serie de cráneos de San Blas, Prov. de Buenos Aires. *Runa* 10: 422-426.
- Patriquin, M., S. R. Loth y M. Steyn. 2003. Sexually dimorphic pelvic morphology in South African whites and blacks. *Homo* 53: 255-262.
- Perez, S. I. 2000. Reconstrucción del esqueleto craneofacial de restos óseos humanos del sitio Arroyo Seco 2 (Holoceno temprano del Sudeste de la Región Pampeana): Una aproximación mediante el manejo de imágenes. *Primer informe Beca de entrenamiento para alumnos universitarios*. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires.
- Perez, S. I. 2002a. Variabilidad temporal en la morfología craneofacial en muestras de restos humanos del Sudeste de la región Pampeana: Implicaciones para la discusión del poblamiento regional durante el Holoceno. En: *Del mar a los salitres. Diez mil años de historia pampeana en el umbral del tercer milenio*, editado por D. Mazzanti, M. Berón y F. Oliva, pp. 155-167. Universidad Nacional de Mar del Plata.
- Perez, S. I. 2002b. El poblamiento del Sudeste de la Región Pampeana: un análisis de morfometría geométrica. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 27: 133-176.
- Perez, S. I. 2002c. Evaluación del error intraobservador asociado a la reconstrucción digital del esqueleto facial de restos óseos humanos. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 4: 35-47.
- Perez, S. I. 2003. Morfometría de poblaciones humanas prehistóricas: una comparación de técnicas Tradicionales y Geométricas. *Intersecciones en Antropología* 4: 121-129.
- Perez, S. I. 2005. Análisis morfométrico de dos individuos provenientes de Villa Cañas, Santa Fe (Holoceno tardío inicial). *Informe inédito*.
- Perez, S. I. y G. Barrientos. 2003. Morfometría geométrica aplicada al estudio de las deformaciones craneanas artificiales. Presentación en Sextas Jornadas Nacionales de Antropología Biológica. San Fernando del Valle de Catamarca.
- Perez, S. I., P. Gonzalez, V. Bernal, M. Del Papa, A. Barreiro, C. Negro y L. Martínez. 2004. El error de observación y su influencia en los análisis morfológicos de restos óseos humanos. Datos de variación continua. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 6: 61-75.
- Perez, S. I., V. Bernal y P. Gonzalez. 2006. Evolutionary relationships among prehistoric human populations: An evaluation of facial morphometric data employing molecular based genealogies. Ms.
- Peres-Neto, P. R. y D. A. Jackson. 2001. How well do multivariate data sets match? The advantages of a Procrustean superimposition approach over the Mantel test. *Oecologia* 129: 169-178.
- Pigliucci, M. 2001. *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. Johns Hopkins University Press. Baltimore, MD.
- Pigliucci, M. 2003. Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. *Ecology Letters* 6: 265-272.
- Prieto, A. 1996. Late quaternary vegetational and climatic changes in the Pampa Grassland of Argentina. *Quaternary Research* 45: 73-88.
- Prieto, A. y M. Páez. 1990. Pollen analysis of discontinuous stratigraphical sequences: Holocene at Cerro La China locality (Buenos Aires, Argentina). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 7: 219-236.
- Politis, G. 1984. Investigaciones arqueológicas en el área Interserrana Bonaerense. *Etnia* 32: 7-52.
- Politis, G. 1988. Paradigmas, modelos y métodos en la arqueología de la Pampa Bonaerense. En: *Arqueología Argentina Contemporánea*, editado por H. Yacobaccio, pp. . Ediciones Búsqueda. Buenos Aires.
- Politis, G. y P. Madrid. 2001. Arqueología pampeana: estado actual y perspectivas. En: *Historia Argentina Prehispánica*, editado por E. Berberian y A. Nielsen, pp. 737-814. Córdoba.
- Politis, G., E. Tonni y F. Fidalgo. 1983. Cambios corológicos de algunos mamíferos en el área interserrana de la provincia de Buenos Aires durante el Holoceno. *Ameghiniana* 20: 72-80.
- Popper, K. 1963. *Conjectures and refutations*. Kegan Paul. London.
- Posada, D. y K. A. Crandall. 2001. Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks. *TRENDS in Ecology & Evolution* 16: 37-45.
- Potvin, C. y D. Roff. 1993. Distribution-free methods: Viable alternatives to parametric statistics. *Ecology* 74: 17-28.
- Powell, J. F. y W. A. Neves. 1999. Craniofacial morphology of the first americans: pattern and process in the peopling of the New World. *Yearbook of Physical Anthropology* 42: 153-188.
- Pucciarelli, H. M. 1978. The influence of experimental deformation on craniofacial development in rats. *American Journal of Physical Anthropology* 48: 455-461.
- Pucciarelli, H. M., M. L. Sardi, M. A. Luis, A. L. Lustig, P. V. Ponce, M. C. Zanini y W. A. Neves.

1999. Posición de los araucanos en un contexto asiático-europeo. I: metodología craneofuncional. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 2: 163-186.
- Quatrocchio, M., A. Borromei y S. Grill. 1995. Cambios vegetacionales y fluctuaciones paleoclimáticas en el Pleistoceno tardío, Holoceno del Sudoeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Actas del VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Trelew, pp. 221-229.
- Reis, S. F., L. C. Duarte, L. R. Monteiro y F. J. Von Zuben. 2002. Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). I. Geometric descriptors of shape and multivariate analysis of geographic variation in shape. *J. Mammal.* 83: 125-134.
- Relethford, J. H. 1984. Morphological size and shape variation among local human populations. *Journal of Human Evolution* 13: 191-194.
- Relethford, J. H. 1994. Craniometric variation among modern human populations. *American Journal of Physical Anthropology* 95: 53-62.
- Relethford, J. H. 2004. Boas and beyond: migration and craniometric variation. *American Journal of Human Biology* 16: 379-386.
- Relethford, J. H. y J. Blangero. 1990. Detection of differential gene flow from patterns of quantitative variation. *Human Biology* 62: 5-25.
- Relethford, J. H., y M. H. Crawford. 1995. Anthropometric variation and the population history of Ireland. *American Journal of Physical Anthropology* 96: 25-38.
- Relethford, J. H. y H. C. Harpending. 1994. Craniometric variation, genetic theory and modern human origins. *American Journal of Physical Anthropology* 95: 249-270.
- Relethford, J. H. y F. C. Lees. 1982. The use of quantitative traits in the study of human population structure. *Yearbook of Physical Anthropology* 25: 113-132.
- Reyment, R. A. 1985. Multivariate morphometrics and analysis of shape. *Mathematical Geology* 17: 591-609.
- Reyment, R. A., R. E. Blackith y N. A. Campbell. 1984. *Multivariate morphometrics*. Academic Press. London.
- Richtsmeier, J. T. y J. W. McGrath. 1986. Quantitative genetics of cranial nonmetric traits in randombred mice: heritability and etiology. *American Journal of Physical Anthropology* 69: 51-58.
- Richtsmeier, J. T., V. B. DeLeon y S. R. Lele. 2002. The promise of geometric morphometrics. *Yearbook of Physical Anthropology* 45: 63-91.
- Ringuelet, R. A. 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis* 22: 151-170.
- Rockman, M. y J. Steele. 2003. *Colonization of unfamiliar landscapes. The archaeology of adaptation*. Routledge. London y New York.
- Roff, D. A. 1996. The evolution of genetic correlations: an analysis of patterns. *Evolution* 50: 1392-1403.
- Rohlf, F. J. 1990. Rotational fit (Procrustes) methods. En: *Proceedings Michigan Morphometrics Workshop*, editado por F. J. Rohlf y F. L. Bookstein, pp. 227-236. Special publication n° 2. Museum of Zoology. University of Michigan. Michigan.
- Rohlf, F. J. 1993. Relative warps analysis and an example of its application to Mosquito wings. In *Contributions to Morphometrics*, editado por L. F. Marcus, E. Bello y A. García- Valdecasas, pp. 132-159. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid.
- Rohlf, F. J. 1996. Morphometric spaces, shape components and the effects of linear transformations. En: *Advances in Morphometrics*, editado por L. F. Marcus, M. Corti, A. Loy, D. Slice y G. Naylor, pp. 117-129. Plenum Press. New York.
- Rohlf, F. J. 1998. On application of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny. *Systematic Biology* 47: 147-158.
- Rohlf, F. J. 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *J. Class.* 16: 197-223.
- Rohlf, F. J. 2000a. Phylogenetic models and reticulations. *J. Classif.* 17: 185-189.
- Rohlf, F. J. 2000b. Statistical power comparisons among alternative morphometric methods. *American Journal of Physical Anthropology* 111: 463-478.
- Rohlf, F. J. 2004. tps serie softwares. Available at <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- Rohlf, F. J. y F. L. Bookstein. 2003. Computing the uniform component of shape variation. *Syst. Biol.* 52: 66-69.
- Rohlf F. J. y L. F. Marcus. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 129-132.
- Rohlf F. J. y D. E. Slice. 1990. Extensions of the Procrustes Method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst. Zool.* 39: 40-59.
- Rohlf, F. J., A. Loy y M. Corti. 1996. Morphometric analysis of Old World Talpidae (Mammalia, Insectivora) using partial-warp scores. *Systematic Biology* 45: 344-362.
- Roopnarine, P. D., G. Byars y P. Fitzgerald. 1999. Anagenetic evolution, stratophenetic patterns, and random walk models. *Paleobiology* 25: 41-57.
- Roseman, C. C. 2004. Detecting interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form by using matched molecular and morphometric data. *PNAS* 101: 12824-12829.
- Rothhammer F. y C. Silva 1990. Craniometrical variation among South American prehistoric populations: climatic, altitudinal, chronological and geographic contributions. *American Journal of Physical Anthropology* 82: 9-17.

- Rothhammer, F., J. A. Cocilovo y S. Quevedo. 1984. El poblamiento temprano de Sudamérica. *Chungará* 13: 99-108.
- Salceda, S., Méndez, G., Colángelo, S., Guardiola. I. R., y M. C. Valencia. 1997. Pueblos nativos bonaerenses: historia poblacional desde una perspectiva no-métrica. *II Jornadas Chivilcoyanas en Ciencias Sociales y Naturales*.
- Sampson, P. D., F. L. Bookstein, H. Sheehan y E. L. Bolson. 1996. Eigenshape analysis of left ventricular outlines from contrast ventriculograms. En: *Advances in Morphometrics*, editado por L. F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor y D. E. Slice, pp. 131-152. Nato ASI Series, Series A: Life Science Vol. 284. Plenum. New York.
- Sanguinetti de Bórmida, A. C. 1999. Proyecto nordpatagonia. Arqueología de la costa septentrional. Separata de *Anales de la Academia Nacional de Ciencias de Buenos Aires*: 1-35.
- Sanguinetti de Bórmida, A. y D. Curzio. 1996. Cronología regional, cultural y paleoambiental del área de investigación Piedra del Aguila. *Praehistoria* 2: 280-290.
- Sardi, M. L. 2002. *Diferenciación craneofacial en aborígenes de la Patagonia y su relación con grupos americanos y extraamericanos*. Tesis doctoral inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, La Plata.
- Sardi, M. L. y H. M. Pucciarelli. 2001. Influencia de la deformación artificial indeterminada en las comparaciones craneanas interpoblacionales. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 3: 23-34.
- Sardi, M. L., F. Ramirez Rozzi, R. González-José y H. M. Pucciarelli. 2005. South Amerindian craniofacial morphology: diversity and implications for Amerindian evolution. *American Journal of Physical Anthropology* 128: 747-756.
- Saunders, S. R. 1989. Nonmetric skeletal variation. En: *Reconstruction of life from the skeleton*, editado por M. Y. Iscan y K. A. R. Kennedy, pp. 95-108. Alan R Liss Inc. New York.
- Schäbitz, F. 1994. Holocene climatic variations in northern Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109: 287-294.
- Sharov, A. A. 1996. Quantitative Population Ecology. On-Line Lectures, Department of Entomology, Virginia Tech, Blacksburg, <http://www.ento.vt.edu/~sharov/PopEcol/popecol.html>. VA. 9/9/96. 19/7/01.
- Sheets, H. D. 2003. IMP-Integrated Morphometrics Package. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, New York.
- Sheets, H. D., K. Keonho y C. E. Mitchell. 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*, editado por A. Elewa, pp. 67-81. Springer. New York.
- Shrout, P. E. y J. L. Fleiss. 1979. Intraclass Correlations: Uses in Assessing Rater Reliability. *Psychological Bulletin* 2: 420-428.
- Slice, D. E. 2001. Landmark coordinates aligned by Procrustes analysis do not lie in Kendall's shape space. *Syst. Biol.* 50: 141-149.
- Smedbol R. K., A. McPherson, M. M. Hansen y E. Kenchington. 2002. Myths and moderation in marine 'metapopulations'? *Fish and Fisheries* 3: 20-35.
- Sneath, P. H. A. 1967. Trend-surface analysis of transformation grids. *Journal of Zoology, London* 151: 65-122.
- Sneath, P. H. A. y R. R. Sokal. 1973. *Numerical taxonomy*. Freeman. San Francisco.
- Sober, E. 1988. *Reconstructing the past. Parsimony, evolution, and inference*. The MIT Press. Cambridge, MA.
- Sober, E. 1992. Evolution, population thinking, and essentialism. En: *The Units of Evolution. Essays on the Nature of Species*, editado por M. Ereshefsky, pp. 247-278. The MIT Press. Cambridge, Mass.
- Sober, E. 1993. *Philosophy and biology*. Westview Press. Colorado.
- Sokal, R. R. 1961. Distance as a measure of taxonomic similarity. *Syst. Zool.* 10: 70-79.
- Sokal, R. R. 1965. Statistical methods in systematics. *Biol. Rev.* 40: 337-391.
- Sokal, R. 1988. Genetic, geographic, and linguistic distances in Europe. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 85: 1722-1726.
- Sokal, R. y T. Crovello. 1992. The biological species concept: A critical evaluation. En: *The units of evolution. Essays on the nature of species*, editado por M. Ereshefsky, pp. 27-55. The MIT Press. Cambridge.
- Sollas, W. J. 1908. On the cranial and facial characters of the Neanderthal race. *Philosophical Transactions, B.*, vol. 199. London
- Sorgentini, A. y E. Medina Zambelli. 1955. Homo caputinclinatus. *Trabajo del Museo Regional de Tres Arroyos, Casa Scout "Tomás Santa Coloma"* 3.
- Steyn, M. e M. Y. Işcan. 1998. Sexual dimorphism in the crania and mandibles of South African whites. *Forensic Science International* 98: 9-16.
- Steyn, M., E. Pretorius y L. Hutten. 2004. Geometric morphometric analysis of the greater sciatic notch in South Africans. *Homo* 54: 197-206.
- Stine, S. 1994. Extreme and persistent drought in California and Patagonia during mediaeval time. *Nature* 369: 546-549.
- Stine, S. 2000. On the Medieval Climatic Anomaly. *Current anthropology* 41: 627-628.
- Stine, S. y M. Stine. 1990. A record from Lake Cardiel of climate change in Southern America. *Nature* 345: 705-708.
- St. Hoyme, L. E. y M. Y. Iscan. 1989. Determination of sex and race: Accuracy and assumptions. En:

- Reconstruction of life from the skeleton*, editado por M. Y. Iscan y K. A. R. Kennedy, pp. 53-93. New York. Alan R. Liss.
- Tankersley, K. y B. Isaac. 1990. Concluding remarks on paleoecology and paleoeconomy. *Research in Economic Anthropology, Supplement* 5: 337-355.
- Templeton, A. R. 1998. Nested clade analyses of phylogeographic data: testing hypotheses about gene flow and population history. *Molecular Ecology* 7: 381-397.
- Templeton, A. R., E. Routman y C. A. Phillips. 1995. Separating population structure from population history: a cladistic analysis of the geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Genetics* 140: 767-782.
- ten Kate, H. 1893. Contribution a la craneologie des Araucans argentins. *Revista del Museo de La Plata* 4: 209-220.
- ten Kate, H. 1896. Anthropologie des anciens habitants de la région Calchaquie (République Argentine). *Anales del Museo de La Plata, Antropología*.
- Thompson, D. W. 1917. On growth and form. Cambridge. London.
- Thomson, A. y Randall-Maciver. 1905. *The ancient races of the Thebaid*. Oxford.
- Tonni, E. P. 1990. Mamíferos del Holoceno, en la provincia de Buenos Aires. *Paula-Coutiana* 4: 3-21.
- Tonni, E. P. 1992. Mamíferos y clima del Holoceno en la Provincia de Buenos Aires. En: *Holoceno*, editado por M. Iriondo, pp. 64-78. CADINQUA.
- Tonni, E. y A. L. Cione. 1995. Los mamíferos como indicadores de cambios climáticos en el Cuaternario de la región pampeana de la Argentina. En: *Climas Cuaternarios en América del Sur*, editado por J. Argollo y P. Mouguiart, pp.319-326. Orstom, La Paz.
- Tonni, E. P. y F. Fidalgo. 1978. Consideraciones sobre los cambios climáticos durante el Pleistoceno Tardío-Reciente en la Provincia de Buenos Aires. Aspectos ecológicos y zoogeográficos relacionados. *Ameghiniana* 15: 235-253.
- Tonni, E. y G. Politis. 1980. La distribución del guanaco (*Mammalia, Camelidae*) en la Pcia. de Buenos Aires durante el Pleistoceno Tardío y Holoceno. Los factores climáticos como causas de su retracción. *Ameghiniana* 17: 53-66.
- Tonni, E., A. Cione y A. Figini. 1999. Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the Late Pleistocene and Holocene. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 147: 257-281.
- Topinard, P. 1879. Des déformations ethniques du crâne. *R. d'A.* 2: 496-506.
- Torres, L. M. 1911. *Los Primitivos Habitantes del Delta del Paraná*. Universidad Nacional de La Plata, Biblioteca Centenaria, Buenos Aires.
- Torres, L. M. 1922. Arqueología de la Península San Blas (Provincia de Buenos Aires). *Revista del Museo de La Plata* 26: 473-532.
- Torres, L. M. y C. Ameghino. 1913. Informe preliminar sobre las investigaciones geológicas y antropológicas en el litoral Marítimo Sur de la provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo de La Plata* 20: 153-157.
- Torres-Rouff, C. 2002. Cranial vault modification and ethnicity in middle horizon San Pedro de Atacama, Chile, *Current Anthropology* 43-1: 163-171.
- Townsend, G. C. y T. Brown. 1978. Heritability of permanent tooth size. *American Journal of Physical Anthropology* 49: 497-504.
- Trinkaus, E. 1995. Comments to: Testing hypotheses about recent human evolution from skull. Integrating morphology, function, development, and phylogeny (D. E. Lieberman). *Current Anthropology* 36: 185-186.
- Ubelaker, D. 1984. *Human Skeletal Remains*. Taraxacum, Washington.
- Utermohle, C. J. y S. L. Zegura. 1982. Intra and interobserver error in craniometry: A cautionary tale. *American Journal of Physical Anthropology* 57: 303-310.
- Van Vark, G. N. y W. Schafsmma. 1992. Advances in the quantitative analysis of skeletal morphology. En: *Skeletal Biology of Past Peoples: Research Methods*, editado por S. R. Saunders y M. A. Katzenberg, pp. 225-257. Wiley Liss. New York.
- Varela, H. H. y J. A. Cocilovo. 1996. Los componentes de la variación intramuestral en la población prehistórica de San Pedro de Atacama, Chile. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 1: 219-231.
- Varela, H. H., M. F. González, M. F. Torres y J. A. Cocilovo. 2004. Estructura de la población prehistórica del noroeste argentino (sector septentrional). Distribución de características epigenéticas. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 6: 77-102.
- Via, S. y R. Lande. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 69: 505-522.
- Vignati, M. 1931. Investigaciones antropológicas en el litoral marítimo subatlántico bonaerense. *Notas Preliminares del Museo de La Plata* 1: 19-31.
- Vignati, M. 1937. Origen étnico de los cráneos pintados de San Blas. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología*, T. I: 52-57.
- Vignati, M. 1938. Cráneos pintados del cementerio indígena de San Blas. *Revista del Museo de La Plata* (N.S.) 1: 35-52.
- Vignati, M. 1960. El indigenado de la provincia de Buenos Aires. *Anales de la Comisión de Investigación Científica* 1: 95-182.
- Villagra Cobanera, M. A. 1937. Contribución a la craneología de los primitivos habitantes de la

- provincia de Buenos Aires. *Notas del Museo de La Plata, Antropología* (TII) 6: 147-154.
- Vitzthum, V. J. 2003. A number no greater than the sum of its parts: the use and abuse of heritability. *Human Biology* 75: 539-558.
- Vogl, C., W. R. Atchley, D. E. Cowley, P. Crenshaw, J. D. Murray y D. Pomp. 1993. The epigenetic influence of growth hormone on skeletal development. *Growth, Development & Aging* 57: 163-182.
- Wakeley, J. 2004. Metapopulation models for historical inference. *Molecular Ecology* 13: 865-875.
- Waldron, T. 1994. *Counting the Dead. The Epidemiology of Skeletal Populations*. John Wiley and Sons. Chichester.
- Walrath, D. E., P. Turner y J. Bruzek. 2004. Reliability test of the visual assessment of cranial traits for sex determination. *American Journal of Physical Anthropology* 125: 132-137.
- Washburn, S. 1951. The New Physical Anthropology. *Transactions of the New York Academy of Sciences* 13: 298-304.
- Washburn, S. 1953. The strategy of the Physical Anthropology. En: *Anthropology Today*, editado por A. Kroeber, pp. 714-727. Chicago University Press, Chicago.
- Weiss, K. M. 1973. On the systematic bias in skeletal sexing. *American Journal of Physical Anthropology* 37: 239-250.
- Wilson, E. C. 1992. *The diversity of life*. Penguin. London.
- Williams-Blangero, S. 1989. Phenotypic consequences of nonrandom migration in the Jirels of Nepal. *American Journal of Physical Anthropology* 80: 115-125.
- Williams-Blangero, S. y J. Blangero. 1989. Antropometric variation and the genetic structure of the Jirels of Nepal. *Human Biology* 61: 1-12.
- Witte, L. 1916. Estudios geológicos de la región de San Blas (partido de Patagones). *Revista del Museo de La Plata* 24 (66).
- Workman, M. S., L. J. Leamy, E. J. Routman y J. M. Cheverud. 2002. Analysis of quantitative trait locus effects on the size and shape of mandibular molars in mice. *Genetics* 160: 1573-1596.
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-169.
- Wright, S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. *Proc. Sixth Int. Cong. Genet.* 1: 365-366.
- Wright, S. 1943. Isolated by distance. *Genetics* 28: 114-138.
- Wright, S. 1946. Isolated by distance under diverse systems of mating. *Genetics* 31: 39-59.
- Yezerinac, S. M., S. Loughheed y P. Handford. 1992. Measurement error and morphometric studies: statistical power and observer experience. *Syst. Biol.* 41: 471-482.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall.
- Zárate, M. 1998. Late Pleistocene-Holocene history of Pampa Interserrana, Argentina. *Bamberger Geographische Schriften* 15: 101-108.
- Zárate, M. y A. Blassi. 1993. Late Pleistocene-Holocene Eolian deposits of the Southern Buenos Aires province, Argentina: A preliminary model. *Quaternary International* 17: 15-20.
- Zárate, M. y N. Flegenheimer. 1991. Geoarchaeology of the Cerro La China Locality (Buenos Aires, Argentina): Site 2 and Site 3. *Geoarchaeology: An International Journal* 6: 273-294.
- Zárate, M., M. Espinosa y L. Ferrero. 1998. Paleoenvironmental implications of a Holocene diatomite, Pampa Interserrana, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 13: 135-152.
- Zelditch, M. L., D. L. Swiderski, H. D. Sheets y W. L. Fink. 2004. Geometric morphometric for biologists: a primer. Academic Press. London.