Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Procesos de Diferenciación Biológica entre Poblaciones Humanas del Holoceno Tardío de Patagonia. Una Aproximación desde la Variación Métrica Dental

Valeria Bernal

Trabajo de Tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

PROCESOS DE DIFERENCIACION BIOLOGICA ENTRE POBLACIONES HUMANAS DEL HOLOCENO TARDIO DE PATAGONIA. UNA APROXIMACION DESDE LA VARIACION MORFOMETRICA DENTAL

Valeria Bernal

Héctor M. Pucciarelli
Director

Marina L. Sardi
Co-Director

TRABAJO DE TESIS PARA OPTAR POR EL TITULO DE
DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES
2008

A Nené Mateu y Marianita Bernal

Agradecimientos

Este trabajo fue posible gracias al apoyo brindado por la Universidad Nacional de La Plata, la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, mediante el otorgamiento de Becas y Subsidios de investigación.

A Héctor Pucciarelli y Marina Sardi por su confianza y permanente apoyo durante la realización de este trabajo.

A Sergio Furtado dos Reis por su generosidad al compartir sus conocimientos y por ayudarme a comprender la dimensión del tema de investigación que desarrollé.

Inés Baffi y Leandro Luna (Sección Antropología del Museo Etnográfico “Juan Bautista Ambrosetti” de la Facultad de Filosofía y Letras de la Universidad Nacional de Buenos Aires), Héctor Pucciarelli y Andrés Di Bastiano (División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata), Paula Novellino (Museo de Historia Natural de San Rafael, Mendoza), Claudia Della Negra y Estela Cúneo (Secretaria de Estado de Cultura, Neuquén), Fernando Oliva (División Arqueología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata), Nora Cinquini (Museo Regional de Chasicó), Rafael Goñi y Solana García Guraieb (Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano), Mateo Martinic y Pedro Cárdenas (Instituto de la Patagonia Austral de la Universidad de Magallanes, Punta Arenas), Salvatore Cirillo (Museo Saleciano Maggiorino Borgatello, Punta Arenas), Tamara Torres (Museo del Porvenir, Chile), Eliana Ramírez, Nieves Acevedo y Eliana Durán (Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile), Silvana Hevia (Museo Regional Provincial "Padre Molina", Río Gallegos) y el personal del Museo del Fin del Mundo (Ushuaia, Tierra del Fuego), facilitaron el acceso a las colecciones osteológicas bajo su cuidado y brindaron su colaboración durante la recolección de datos.

A Sergio Avena, Sonia Colantonio y Evelia Oyhenart por sus comentarios, porque impulsan a seguir trabajando.

A Jim Kondrat de *Paleo-tech concepts* por su amabilidad en responder a todas mis consultas. A Darío por la paciencia y los prototipos.

A Mitzi de Martino del Arizona AMSL (Universidad de Arizona) por su colaboración y por la celeridad con la que procesaron las muestras para realizar las dataciones radiocarbónicas incluidas en este trabajo. Más vale tarde que nunca.

Lorena L`Heureux me brindó su valiosa ayuda en mis primeros pasos en los estudios dentales.

A Gonzalo Iparraguirre por su predisposición para la búsqueda de información en el Archivo Fotográfico y Documental del Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires.

Juan David Ávila, Mariana Fabra, Javier Gelfo, Adolfo Gil, Adi Gilli, Marco Giovannetti, Ricardo Guichón, Edward Harris, Leandro Luna, Osvaldo Mendonça, Cecilia Morgan, Gustavo Neme, Paola Ponce y Augusto Tessone me brindaron su ayuda desinteresada en distintos aspectos vinculados al desarrollo de esta investigación.

A Paula Novellino y Claudia Della Negra por la información inédita sobre las muestras de diversos sitios arqueológicos de Mendoza y Neuquén.

A Jules Kieser y Annette Aguerre por su constante estímulo.

A Paula Gonzalez por su permanente apoyo durante todos estos largos años, sobre todo en esos momentos en los que este proyecto parecía improbable. A Ivan Perez por su paciencia, por su ayuda de todas las formas posibles y las imposibles. Y a los dos por el compromiso de asumir este trabajo como si fuese el propio.

A Marta Crivos, Laura Teves y Fernando Oliva con quienes compartimos “Orientaciones en la Teoría Antropológica” y me brindaron su apoyo aún cuando llegó el momento de restar espacio a la docencia para dedicarme a la investigación.

A Mariano Del Papa, Marien Béguelin, Florencia Gordón y Gabriela Ghidini por los ratos de laboratorio y mate compartidos.

A María Andolfo, Ana Carlotto, Fabia Leoz y Vero Trevisán por su amistad y sus habilidades en las artes de la domesticación.

A Pablo Sardi por la portada. A Cristina Muñe por su apoyo permanente.

A mi familia extendida por estar siempre pendientes de mi trabajo y comprender mis reiteradas ausencias.

RESUMEN

El objetivo de este trabajo es analizar los patrones de variación morfológica dental de las poblaciones humanas del Holoceno tardío final de Patagonia (34º a 56º de Lat. Sur) con el fin de discutir diversas hipótesis acerca de los procesos y eventos que actuaron modelando las relaciones evolutivas entre las mismas. Las hipótesis formuladas plantean que la variación observada en la región sería atribuible a la presencia de poblaciones con diferente origen filogenético, a la acción diferencial del flujo y la deriva génica, o al efecto de la selección natural.

El diseño de esta investigación se basa en el análisis de evidencia dental. Esta elección se fundamenta en las ventajas que presenta con relación a otras estructuras anatómicas comúnmente utilizadas en este tipo de estudios (v.g. cráneo). Entre estas se destaca el fuerte componente genético involucrado en su desarrollo, la menor influencia de la plasticidad fenotípica y la mayor probabilidad de preservación en condiciones postdepositacionales desfavorables. El análisis de la morfología dental se efectuó mediante el empleo de los diámetros mesiodistal y bucolingual obtenidos a la altura del margen cervical. Estas variables constituyen una alternativa adecuada a las medidas tradicionales, relevadas sobre la corona, para el análisis de muestras de poblaciones prehistóricas caracterizadas por la presencia de severos grados de desgaste dental. Las muestras empleadas presentan una cobertura espacial amplia y una distribución temporal acotada. Las mismas corresponden al Holoceno tardío final y proceden de diferentes áreas de Patagonia, desde el norte del río Colorado hasta Tierra del Fuego, y de las regiones Pampeana, Chaqueña, Noroeste, Cuyo y el área centro-sur de Chile.

Con el objetivo de estudiar los patrones de variación intra e interpoblacional se empleó un conjunto de aproximaciones multivariadas libres de un modelo evolutivo (componentes principales, coordenadas principales y *neighbor joining*) y aproximaciones dependientes de modelos genético-poblacionales (Modelo Relethford-Blangero). Asimismo, se evaluaron las diferentes hipótesis planteadas mediante un análisis de regresión múltiple de matrices, que permite evaluar simultáneamente diversas evidencias para las hipótesis alternativas, identificar niveles de apoyo para cada una y seleccionar el modelo que presenta un mejor ajuste a los datos.

Los resultados de los análisis de componentes y coordenadas principales, efectuados a partir de las distancias Euclideanas y D^2 de Mahalanobis, respectivamente, indicaron la existencia de tres agrupamientos formados por: a) las muestras procedentes

del noreste y centro de Patagonia, del sudeste de la región Pampeana y del Delta; b) las muestras del extremo sur de Patagonia; c) las muestras del noroeste de Patagonia, del centro-sur de Chile y de la Región Pampeana de tiempos históricos. Finalmente, las muestras procedentes del Noroeste y Chaco se encuentran alejadas de las restantes muestras. El análisis de regresión múltiple indicó que el modelo de *Estructuración espacial* presentó el mayor ajuste a la distancia D^2 de Mahalanobis entre las muestras, es decir, la distancia biológica entre las mismas se incrementó con el aumento de la distancia geográfica. Asimismo, a partir del análisis de la variación intra-poblacional, se observó la existencia de una estructuración geográfica caracterizada por la reducción de la variación en dirección norte-sur.

En conjunto, los resultados obtenidos indican que a una escala supraregional la variación dental es consistente con la esperada como resultado del efecto fundador asociado a un modelo de expansión de rango. La estructuración espacial, tanto de las distancias biológicas como de la variación interna de las muestras, así como la evidencia proveniente de datos arqueológicos y moleculares sugieren que este patrón se habría establecido durante el poblamiento inicial de la región. Las condiciones ambientales establecidas a lo largo del Holoceno y las características demográficas de las poblaciones cazadoras-recolectoras habrían contribuido al mantenimiento de este patrón y limitado el establecimiento del equilibrio por flujo y deriva génica a una escala espacial amplia. A una escala geográfica más reducida, la acción del flujo génico mantenido entre poblaciones ubicadas a cortas distancias habría resultado en la gran similitud morfológica entre las mismas.

El conjunto de datos generado en el marco de este trabajo constituye una fuente significativa de información en el contexto de un área de investigación, la variación métrica dental en Sudamérica, que hasta el presente ha sido escasamente explorada. En este sentido, el análisis morfométrico dental ha constituido una vía útil para la comprensión de los procesos de diferenciación evolutiva de las poblaciones humanas de Patagonia. La integración de estos datos con la evidencia genética, ambiental, arqueológica y bioarqueológica ha permitido formular un modelo robusto acerca de la historia evolutiva de estas poblaciones a la luz del cual podrán ser interpretadas las fuerzas que habrían dado forma a los patrones de variación biológica en las poblaciones del cono sur de América.

ABSTRACT

The goal of this work is to analyze the patterns of dental morphological variation of latest late Holocene human populations from Patagonia (34º to 56º South Lat.), to discuss diverse hypotheses about the evolutionary processes and events that acted to model the evolutionary relationships among them. The hypotheses advanced here posit that the variation observed in this region would be explained by existence of populations with different phylogenetic origin, differential action of gene flow and genetic drift, or action of natural selection.

This research was focused on the analysis of dental evidence. This decision was based on the advantages of teeth compared to other anatomical structures that are commonly used in this type of studies (e.g. skull); these advantages include the strong genetic component of dental development, less influence of phenotypic plasticity, and higher probability of preservation under unfavorable postdeposition conditions. Dental morphology was analyzed using the mesiodistal and buccolingual diameters, measured at cervical margin level. These variables represent an adequate alternative to traditional measurements, taken on the tooth crown, for the analysis of samples from prehistorical populations characterized by occurrence of severe dental wear. The samples studied comprise a wide geographical area and a narrow temporal lapse; they correspond to the latest late Holocene and come from different areas of Patagonia, from north of the Colorado river to Tierra del Fuego, as well as from the Pampean, Chacoan, Northwestern and Cuyo regions, and south-central Chile.

To study the patterns of intra- and interpopulation variation, several multivariate approaches independent from evolutionary models (principal components, principal coordinates, *neighbor joining*), as well as other methods dependent on genetic-population models (Relethford-Blangero Model), were used. Likewise, the different hypotheses advanced were evaluated through multiple regression analyses of matrices, which simultaneously allow evaluating different evidences for alternative hypotheses, identifying the degree of support for each of them, and selecting the model that best fits the data.

The results of the principal components and principal coordinates analyses, performed on both Euclidean and Mahalanobis D^2 distances respectively, indicated three clusters formed by: a) samples from northeastern and central Patagonia, southeastern Pampean region and Delta; b) samples from southernmost Patagonia; c) samples from

northwestern Patagonia, south-central Chile and the Pampean region in historic times. Finally, the samples from Northwest and Chaco were positioned far from the remaining samples. The multiple regression analysis indicated that the *Spatial Structuration* model represented the best fit to the Mahalanobis D^2 distance among the samples, i.e., the biological distance among samples increased with greater geographical distance. Similarly, the analysis of intrapopulational variation showed geographical structuration characterized by decreasing variation in north-south direction.

As a whole, these results indicate that at supraregional scale, the dental variation detected is consistent with what would be expected as the result of founder effect associated with a model of range expansion. The spatial structuration observed in biological distances and within-sample variation, as well as the evidence from archaeological and molecular data, suggests that this pattern would have been established during the initial peopling of the region. The environmental conditions established during the Holocene and the demographic characteristics of hunter-gatherer populations, would have contributed to the maintenance of this pattern and limited the establishment of genetic flow and drift at a large spatial scale. At a smaller geographical scale, the action of gene flow between populations situated at short distances would have resulted in the great morphological similarity between them.

The data sets generated by this study represent a significant source of information for the novel research field of metric dental variation in South America, which has been little explored until the present. In this sense, the analysis of dental morphometry has been a useful tool to understand the processes of biological differentiation of human populations in Patagonia. The integration of these data with genetic, environmental and bioarchaeological evidences has allowed to formulate a model for the evolution of these populations, which will be a framework to assess the factors that shaped the patterns of biological variation in the populations from southern South America.

INDI CE

PRESENTACIÓN…….. …….. 1

CAPÍTULO 1
LA OCUPACIÓN HUMANA DE LA PATAGONIA: EVIDENCIAS ARQUEOLÓGICAS Y CONTEXTO PALEOCLIMÁTICO……... 4
1.1 Pleistoceno final-Holoceno temprano (*ca*. 13000 AP- 8000 AP)…….. 6
1.2 Holoceno medio (*ca*. 8000-4000 AP)…… 13
1.3 Holoceno tardío (*ca*. 4000-100 años AP) ……. 17

CAPÍTULO 2
ANTECEDENTES DE LAS INVESTIGACIONES BIOANTROPOLÓGICAS EN PATAGONIA……. 29
2.1 Investigaciones sobre la diversidad biológica de las poblaciones humanas de Patagonia……. 30
2.2 Estado actual de las investigaciones sobre las características dentales de las poblaciones humanas de Patagonia…….. 42

CAPÍTULO 3
MARCO CONCEPTUAL…….…… 46
3.1 Regulación de la morfogénesis dental……... 47
3.2 Heredabilidad de la morfología dental y el empleo de caracteres cuantitativos en estudios evolutivos…….. 54
3.3 Procesos de diferenciación poblacional…… 58

CAPÍTULO 4
OBJETIVOS E HIPÓTESIS …….…….. 67

CAPÍTULO 5
MATERIALES…….. 70
5.1 Cronología de las muestras…… 72
5.2 Conformación de las muestras…….. 76
5.3 Descripción de las muestras osteológicas analizadas…… 79
5.4 Estimación de la edad y el sexo……. 96

CAPÍTULO 6

OBTENCION DE DATOS Y ANALISIS PRELIMINARES…… 98

6.1 Obtención de datos……. 101

6.1.1 Nomenclatura dental……... 101

6.1.2 Medidas lineales empleadas en los estudios dentales en antropología……... 103

6.1.2.1 Definición de las variables empleadas……. 106

6.1.3 Análisis de la variación en el tamaño y la forma…… 108

6.2 Análisis y resultados preliminares……. 111

6.2.1 Error de medición en estudios morfométricos…… 111

6.2.1.1 Análisis del error intraobservador en las medidas dentales……. 112

6.2.2 Asociación entre las medidas del margen cervical y de la corona dental……... 116

6.2.3 Pérdida pre y postmortem de piezas dentales. Tratamiento de datos perdidos…….... 118

6.2.4 Detección de casos atípicos multivariados……. 124

6.2.5 Influencia del tamaño de las muestras en la estimación de los valores medios poblacionales…… 125

6.2.6 Influencia del dimorfismo sexual en el análisis de relaciones evolutivas…….. 127

6.2.7 Síntesis de los resultados obtenidos…… 132

CAPÍTULO 7

MÉTODOS EMPLEADOS EN EL ESTUDIO DE LOS PROCESOS DE DIFERENCIACIÓN POBLACIONAL…….... 135

7.1 Análisis estadísticos multivariados independientes de un modelo evolutivo…… 136

7.1.1 Análisis de componentes principales……. 137

7.1.2 Análisis de *neighbor joining*……... 137

7.2 Análisis dependientes de un modelo evolutivo neutral…….. 138

7.2.1 Análisis Relethford- Blangero ……... 138

7.3 Selección de hipótesis…… 142

7.3.1 Modelos de variación interpoblacional…….. 142

7.3.2 Regresión múltiple de matrices……. 148

7.4 Análisis del patrón espacial de variación…….. 150

7.4.1 Correlograma de Mantel……. 150

7.4.2 Pruebas de Mantel y correlación……. 151

CAPÍTULO 8

RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE LOS PROCESOS DE DIFERENCIACIÓN POBLACIONAL…… 153

8.1 Análisis estadísticos multivariados independientes de un modelo evolutivo…… 154

8.2 Análisis dependientes de un modelo evolutivo neutral……. 158

8.3 Regresión múltiple de matrices……. 168

8.4 Análisis del patrón espacial de variación…….. 170

CAPÍTULO 9

DISCUSIÓN……... 174

9.1 La información métrica dental de las muestras de Patagonia…… 175

9.2 Procesos de diferenciación biológica entre poblaciones humanas del Holoceno tardío de Patagonia…… 179

CAPÍTULO 10

CONSIDERACIONES FINALES…… 194

BIBLIOGRAFÍA…… 197

ANEXO 1- Evaluación del estado de conservación de las piezas dentales en las colecciones de museos…… 237

ANEXO 2- Análisis dependientes de un modelo evolutivo neutral…… 240

2.1 Análisis Relethford- Blangero……... 241

2.2 Estimaciones del tamaño poblacional efectivo……. 244

PRESENTACIÓN

El comienzo del estudio científico de las poblaciones que habitaron Patagonia puede situarse cronológicamente a mediados del siglo XIX (ver Bórmida 1953-1954). Sin embargo, existen numerosas descripciones del territorio y sus habitantes realizadas por viajeros y naturalistas que recorrieron el extremo sur de América desde el siglo XVI (Bougainville 1771; de Areizaga 1535; d´Orbigny 1839; Falkner 1750; Musters 1911; Pigafetta 1520; entre otros). Desde el inicio de las exploraciones, esta región, considerada "*finis terrae*", resultó un foco de atención debido a la singularidad ambiental, caracterizada por la severidad climática, y a las particularidades de las poblaciones humanas que la habitaban. Los primeros exploradores europeos que arribaron a las costas de Santa Cruz destacaron las características físicas de los habitantes de esos territorios, especialmente su elevada estatura y su fuerte contextura corporal (Pigafetta 1520). Asimismo, remarcaron el hecho de que los grupos de Tierra del Fuego pudieran subsistir en un clima tan inhóspito cubiertos sólo con pieles. Estas observaciones acerca de las condiciones de vida y las costumbres de los habitantes del extremo sur de Patagonia condujeron a plantear que estos representarían los estadios más primitivos e inferiores de la historia evolutiva humana, y por lo tanto, a partir de su estudio se podría conocer la forma de vida característica de las primeras etapas de la humanidad (v.g. Darwin 1854).

Este rasgo de "primitivismo" fue también atribuido a la anatomía del cráneo, caracterizada por una gran robustez y una forma general marcadamente alargada. Basándose en estas particularidades, numerosos investigadores consideraron, durante la primera mitad del siglo XX, que los grupos humanos del extremo sur serían representantes de los primeros habitantes que habrían arribado al continente americano. Más aún, las diferencias morfológicas encontradas entre los grupos fueron atribuidas a la existencia de distintos tipos raciales que habrían poblado la Patagonia en sucesivas oleadas. Recientemente, se han retomado los estudios de variación biológica desde una perspectiva evolutiva proponiéndose diferentes hipótesis para dar cuenta del poblamiento de la región y de los mecanismos evolutivos que habrían conducido a la diferenciación de las poblaciones que la habitaron. Sin embargo, transcurridos más de cien años de estudios, aún persisten numerosas controversias con respecto a las causas de la variación que exhiben estas poblaciones. En este sentido, el presente trabajo intenta contribuir a la discusión de los procesos que determinaron su historia evolutiva, mediante el análisis de evidencia morfométrica dental. El empleo de esta evidencia, que aún no ha sido

incorporada a la discusión de esta problemática, presenta algunas ventajas con relación a otras estructuras anatómicas comúnmente utilizadas en este tipo de estudios (v.g. cráneo), tales como el fuerte componente genético en su desarrollo, la menor influencia de la plasticidad fenotípica y la mayor probabilidad de preservación en condiciones postdepositacionales desfavorables. En consecuencia, permitirá aportar una perspectiva renovada a estos estudios. El objetivo general de este trabajo es analizar los patrones de variación morfológica dental de las poblaciones humanas del Holoceno tardío final (ca. 1500-100 años AP) de Patagonia con el fin de discutir las diversas hipótesis propuestas acerca de los procesos y eventos evolutivos que actuaron modelando las afinidades biológicas entre las mismas.

CAPÍTULO 1

LA OCUPACIÓN HUMANA DE LA PATAGONIA

La ocupación humana de la Patagonia: evidencias arqueológicas y contexto paleoclimático…… 5
1.1 Pleistoceno final-Holoceno temprano…….. 6
Pleistoceno final y transición Pleistoceno-Holoceno… 6
Holoceno Temprano…….. 10
1.2 Holoceno medio…… 13
1.3 Holoceno tardío…… 17
Norte de Patagonia..... 20
Patagonia Central..... 23
Sur de Patagonia continental..... 23
Costa de Patagonia continental..... 25
Patagonia insular..... 27

La ocupación humana de la Patagonia: evidencias arqueológicas y contexto paleoclimático

Patagonia constituye la porción más austral del continente americano, extendiéndose desde el océano Atlántico hasta el Pacífico, y desde el norte del río Colorado hasta Tierra del Fuego, entre los paralelos 34º y 56º de latitud sur, en los actuales territorios de Chile y Argentina. La porción continental constituye la mayor parte de esta región, mientras que la insular se encuentra limitada al extremo sur. Desde un punto de vista topográfico, la Patagonia argentina incluye a la cordillera de Los Andes, ubicada en dirección N-S en el continente y en dirección O-E en Tierra del Fuego, y las mesetas, planicies y serranías ubicadas entre los Andes y el océano Atlántico, al este de la misma (León et al. 1998; McCulloch et al. 1997). La Patagonia extra andina presenta grandes extensiones basálticas como la meseta de Somuncurá y la del Deseado. Estos relieves volcánicos se localizan desde el norte del río Colorado, en el límite con Mendoza y La Pampa, hasta el sur de Santa Cruz donde son reemplazados por formas glaciares (Codignoto y Malumian 1981). El conjunto de mesetas interconectadas, sólo es interrumpido por los estuarios de grandes ríos como Colorado, Negro, Chubut, Deseado, Coyle y Gallegos, que constituyen fuentes permanentes de agua dulce, y por la presencia de serranías extra andinas como la Sierra de Tecka o las Sierras de San Bernardo (Gómez Otero et al. 1998; León et al. 1998).

La ocupación humana de esta región se habría producido en el transcurso del Pleistoceno final, alrededor de 13000-12000 años AP (Borrero 1999b; Dejean et al. 2007; Dillehay 2000; Lanata y García 2005; Miotti y Salemme 2004). En líneas generales, el poblamiento de Patagonia es descrito como un proceso caracterizado por la ocurrencia de expansiones y contracciones de las poblaciones humanas, vinculadas con las fluctuaciones climáticas y la consecuente disponibilidad y distribución de recursos (Borrero 2001a). Asimismo, como consecuencia de las características ambientales de la región y de la accesibilidad de los espacios, se ha planteado que las poblaciones habrían establecido un uso jerárquico y discontinuo del espacio patagónico. En este sentido, los sitios cercanos a ríos, lagos y cuencas bajas habrían funcionado como atractores para la instalación de las poblaciones, mientras las mesetas, la cordillera y los bosques habrían sido utilizados como lugares de actividades extractivas de uso generalmente estacional (Borrero 2001b; Goñi et al. 2000-2002; Neme et al. 2005). Por lo tanto, aún hacia fines

del Holoceno habrían existido espacios no explorados o marginales con demografías muy bajas.

En este capítulo se presenta la información arqueológica disponible sobre el poblamiento humano de Patagonia desde finales del Pleistoceno hasta el Holoceno tardío, y se describe conjuntamente el contexto paleoambiental en el cual tuvo lugar este proceso. En particular, se enfatizará en aspectos relacionados con la movilidad, densidad demográfica y distribución espacial de las poblaciones humanas, dado que resultan relevantes para abordar el problema de la diferenciación biológica de las mismas. Con el fin de ordenar la información se consideró la siguiente división en periodos temporales: 1) Pleistoceno final-Holoceno temprano, ca. 13000-8000 años AP; 2) Holoceno medio, ca. 8000-4000 años AP; y 3) Holoceno tardío, ca. 4000-100 años AP. Es importante señalar que las diferencias en la información presentada aquí para cada uno de los periodos refleja la disparidad en la cantidad y calidad de datos disponibles. Los mismos son sustancialmente más abundantes en el caso del Holoceno tardío.

1.1 Pleistoceno final-Holoceno temprano (ca. 13000-8000 años AP)

Pleistoceno final y transición Pleistoceno-Holoceno

Las primeras evidencias de la presencia humana en Patagonia datan del Pleistoceno final y comienzos del Holoceno temprano (ca. 12500-10000 años AP). Este periodo ha sido caracterizado por importantes cambios climáticos y geológicos que afectaron intensamente la composición y distribución de la flora y la fauna de la región, y configuraron un escenario marcado por una fuerte inestabilidad ambiental (Borrero 1999a; Civalero y Franco 2003; Miotti y Salemme 2004).

Los estudios paleoclimáticos desarrollados a partir de múltiples líneas de evidencia (i.e. sedimentológica, palinológica, geomorfológica) indican que a partir de 14000 años AP comenzó a registrarse una tendencia general hacia un incremento de la temperatura y la retracción de los glaciares (Clapperton et al. 1995; Heusser 1993; Hoganson y Ashworth 1993; McCulloch et al. 2000). Sin embargo, dentro de este periodo se habrían producido breves episodios puntuales de enfriamiento que involucraron eventos de avance de los frentes glaciares (Hajdas et al. 2003; Heusser 1987; McCulloch et al. 2000; Rabassa et al. 2000) como lo indican las evidencias de reavances hacia los 11000-10000 años AP en áreas cordilleranas y pericordilleranas de los lagos Mascardi y Viedma, en el Estrecho de Magallanes, en el Canal Beagle, y en

glaciares localizados en el valle superior del río Mendoza y sus tributarios (Ariztegui et al. 1997; Espizúa 2000, 2002; McCulloch et al. 2000; Rabassa et al. 2000). La información palinológica procedente de registros de latitudes medias y altas de Patagonia indica la presencia de vegetación característica de climas más fríos (Bianchi 1999; Heusser 1993; Heusser et al. 1999). El conjunto de evidencias disponibles permite afirmar la existencia de un episodio de enfriamiento, aunque el mismo habría sido de poca magnitud y sus efectos se habrían expresado diferencialmente a lo largo de Patagonia[1] (Ashworth et al. 1991; Clapperton 1990; Markgraf 1988, 1989, 1991; McCulloch et al. 2000).

Los estudios palinológicos indican que el mejoramiento de las condiciones climáticas del Pleistoceno final permitió la expansión de los bosques subantárticos de *Nothofagus* en las áreas cordilleranas y pericordilleranas (Bianchi 1999; Markgraf 1983, 1984; Villagrán 1991). En el área extracordillerana oriental la vegetación dominante presentó una alternancia entre el desarrollo de estepas arbustivas, graminosas o herbáceas de acuerdo con las fluctuaciones en la temperatura y la humedad (Mancini 1998, 2002, 2003; Paez et al. 1999, 2004).

Simultáneamente, se produjeron modificaciones en la composición de la fauna. A partir de los restos recuperados en diversos sitios arqueológicos, se ha planteado que durante el Pleistoceno tardío la diversidad de especies habría sido mayor que la encontrada con posterioridad al 10000 AP, hallándose evidencias de especies que aún hoy se encuentran en la región (guanaco, huemul, puma, zorro, mamíferos y aves marinoa), así como de diversos taxa extinguidos hacia fines del Pleistoceno y comienzos del Holoceno (v.g. *Macrauchenia patachonica, Mylodon darwinii, Lama gracilis, Haplomastodon sp., Hippidion sp., Panthera onca mesembrina*) (Borrero 2001a; Miotti y Salemme 1999). Los restos de algunas de estas especies, hoy extintas, han sido encontrados en asociación con materiales culturales (ver revisión en Miotti y Salemme 1999). Esta evidencia sugiere que los grupos humanos que colonizaron la región habrían tenido una dieta generalizada, caracterizada por el consumo oportunista de mamíferos pleistocénicos y otras especies actuales (v.g. *Pterocnemia pennata, Rhea americana,*

[1] Se ha propuesto que este evento reflejaría procesos ocurridos a escala mundial como los denominados *Younger Dryas* o el *Antarctic Cold Reversal*, sin embargo, las evidencias para apoyar tal correspondencia aún no son concluyentes (Ariztegui et al. 1997; Hajdas et al. 2003; Heusser 1987, 1993; Rabassa et al. 2000).

moluscos y pinnípedos), conjuntamente con la explotación más sistemática del guanaco (*Lama guanicoe*) (Borrero y Franco 1997; Miotti y Salemme 1999).

En este contexto marcado por la inestabilidad ambiental, se ha planteado que la exploración[2] y colonización de Patagonia habría sido un proceso lento y caracterizado por una demografía muy baja (Borrero 1994-1995; Lanata y García 2005). En este sentido, el evento de descenso en la temperatura ocurrido entre 11000-10000 años AP podría haber afectado levemente a las poblaciones humanas retrasando el proceso de ocupación de la región (Borrero 1999b; Borrero y Franco 1997). El momento de inicio de este proceso es difícil de establecer, dado que los sitios más antiguos conocidos no corresponderían a la fase de exploración sino a la fase colonizadora. Esto resulta del escaso potencial de acumulación del registro durante la primera fase, producto de la baja densidad poblacional y de la baja tasa de reocupación de los espacios (Borrero 1989-1990, 1999a). Por lo tanto, puede postularse que el poblamiento inicial de Patagonia sería anterior al 11000 AP. El registro arqueológico de sitios datados alrededor de esta fecha presenta las evidencias más firmes y confiables de las ocupaciones de mayor antigüedad conocidas. A partir del patrón de distribución de los sitios arqueológicos con fechados más antiguos se ha planteado que la ocupación humana habría sido discontinua en el espacio, sugiriendo que durante la transición Pleistoceno-Holoceno la colonización de los distintos ambientes habría estado vinculada a un proceso de selección jerárquica de los mismos (Borrero 1999a, 2001b; Miotti y Salemme 2003, 2004).

Los registros de ocupación más antiguos se concentran al oeste de la cordillera de Los Andes, como lo demuestran los sitios de Monte Verde y Chinchihuapi, ambos datados en alrededor de 12500 años AP (Borrero 2005; Dillehay 1997). Tanto estos sitios, como los ubicados en Magallanes y Tierra del Fuego, entre los que se encuentran Cueva del Medio (10930 ± 230 años AP; Borrero 1999), Cueva Lago Sofía I (11570 ± 60 años AP; Borrero 1999), Fell I (11000 ± 170-10720 años AP; Borrero 1999), Tres Arroyos (11880 ± 250 años AP; Massone 2003) y Alero Marazzi (9590 ± 210 años AP;

[2] Borrero (1989-1990, 1994-1995) propuso un modelo ecológico basado en 3 fases para dar cuenta del poblamiento de Patagonia. La primera fase, de **exploración**, corresponde a la dispersión inicial de las poblaciones en un espacio inhabitado e implica el movimiento de los individuos y los grupos siguiendo rutas naturales de menor resistencia. Para esta fase se esperan bajas densidades poblacionales y una baja expectativa en la localización de sitios, debido a la baja redundancia en la ocupación de los mismos. La segunda fase, de **colonización**, se refiere a la consolidación inicial de los grupos en sectores delimitados del espacio con rangos de acción especificados. En esta fase se espera un uso mas repetitivo de sitios debido a la superposición de rangos de acción, que serían mas restringidos que en la fase previa. Finalmente, la **ocupación efectiva** refiere al momento en que todo el espacio "deseable" está siendo ocupado.

Laming Emperaire et al. 1972), indicarían un poblamiento temprano por la vertiente pacífica. Dado que estos últimos presentan fechados más modernos que los del sitio Monte Verde, el poblamiento del sur de Patagonia se habría producido más tardíamente, durante el Pleistoceno final (Borrero 1999a). Asimismo, existen evidencias de ocupaciones tempranas en el interior de la Meseta Central del Deseado donde se encuentran sitios como Los Toldos (12600 ± 650; Cardich et al. 1973), Piedra Museo (11000-9000 años AP; Miotti et al. 1999) y Cerro Tres Tetas (11560 ± 140 años AP; Paunero 2000). Estas evidencias, en conjunto con la presencia de sitios en el sudeste de la Región Pampeana datados alrededor del 12000 AP (Arroyo Seco 2; Politis y Madrid 2001) sugieren la posible entrada temprana de poblaciones a través de la vertiente atlántica (Miotti y Salemme 2003).

En resumen, los sitios más tempranos se encuentran concentrados principalmente en tres áreas: la estepa patagónica al este de los Andes, en la meseta central del Deseado; el área Magallánica al sur de Patagonia; y la región al oeste de los Andes en la Patagonia central chilena (Figura 1.1A). La ausencia de evidencias arqueológicas en las áreas pericordilleranas indicaría que las condiciones del ambiente periglacial habrían sido desfavorables para la ocupación humana (Borrero 1999a, b). Asimismo, la discontinuidad espacial en la ocupación a nivel regional podría ser resultado del mismo proceso de exploración y colonización de un hábitat desconocido en el que grupos con una elevada movilidad, rangos de acción amplios y baja densidad demográfica, se habrían distribuido a lo largo de extensos territorios (Borrero 1989-1990).

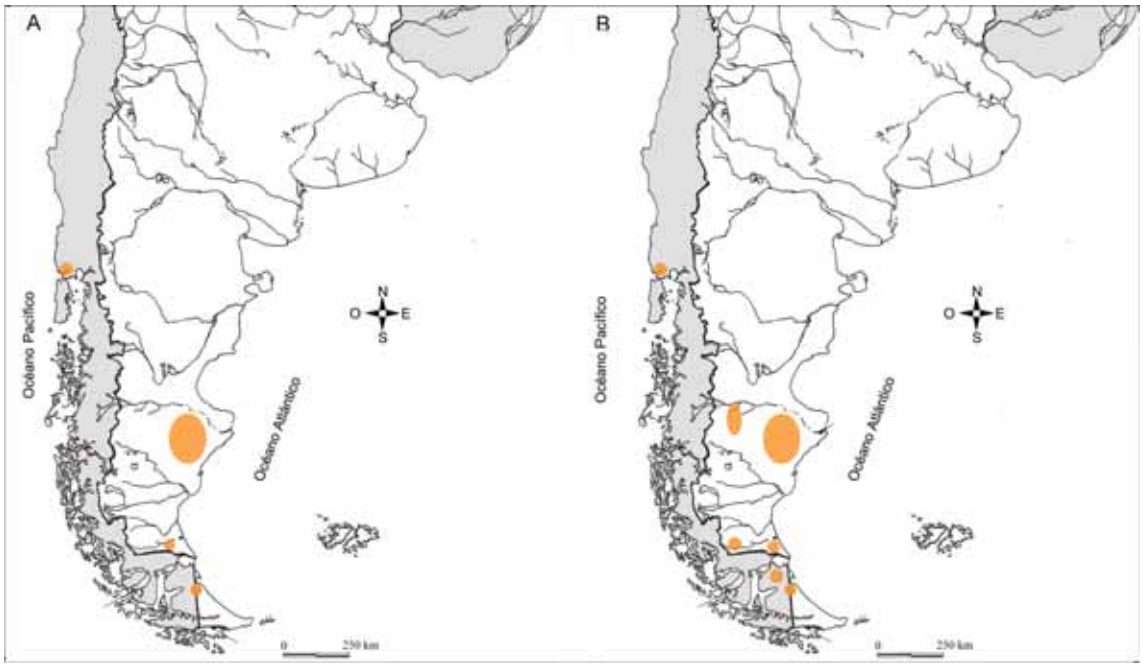


Figura 1.1. Áreas de Patagonia con los sitios arqueológicos más antiguos, asignables a la transición Pleistoceno-Holoceno (A) y al Holoceno temprano (B).

Holoceno temprano

Con posterioridad al límite Pleistoceno-Holoceno, entre 10000-8000 años AP, se observa un periodo de cambios climáticos importantes, con un aumento de la temperatura y el establecimiento de condiciones más favorables (Bianchi 1999; Markgraf 1983). La retracción de los glaciares producida a fines del Pleistoceno, condujo a la conformación de campos continentales de hielo discretos, a la habilitación de vías de circulación entre ambos lados de la cordillera y al incremento del nivel del mar (Rabassa y Clapperton 1990). Como consecuencia se produjeron modificaciones geográficas como la formación del Estrecho de Magallanes[3] entre el 9000- 8000 años AP, dando origen a la actual Isla Grande de Tierra del Fuego (Clapperton 1992; McCulloch et al. 1997; Rabassa et al. 2000). Asimismo, alrededor de 10000-9400 años AP, en el valle tectónico que actualmente constituye el Canal Beagle se produjo la formación de un lago al retraerse el glaciar que lo ocupaba (Bujalesky 2007; Rabassa et al. 2000). Hacia los 8200

[3] En la región de Tierra del Fuego, la glaciación del Plio-Pleistoceno estuvo ampliamente extendida, con la presencia de grandes glaciares originados en la cordillera de Darwin (al oeste de Tierra del Fuego) que se extendían hacia el este en diversos lóbulos (v.g. Estrecho de Magallanes, Bahía Inútil, Lago Fagnano, Canal Beagle). El correspondiente al lóbulo del Estrecho de Magallanes fue el más grande que cubrió la región, extendiéndose desde la cordillera de Darwin hacia el noreste hasta alcanzar el Océano Atlántico (Rabassa et al. 2000). La costa este de la Isla permaneció libre de hielos durante la ultima glaciación (Rabassa et al. 2000; Salemme y Bujalesky 2000).

años AP el mar inundó el Canal produciéndose el reemplazo del ambiente lacustre y el establecimiento de un ambiente totalmente marino hacia los 7900 años AP (Rabassa et al. 1986).

Los análisis de perfiles polínicos indican diferencias en la vegetación a nivel regional y macro regional, con variaciones en la latitud y el gradiente este-oeste. En las regiones áridas del área extracordillerana del norte de Patagonia (Río Negro), el clima entre los 10000-6500 años AP habría sido cálido y árido a semiárido con predominancia de arbustos y vegetación de monte (Schäbitz 2003). En el área cordillerana del norte de Patagonia los registros de los lagos Mascardi, El Trébol, Lago Escondido y Nahuel Huapi, indican que el bosque de *Nothofagus* adquirió mayor densidad y diversidad entre 10000-8000 años junto con la presencia de gramíneas, luego de la inversión climática durante la cual el bosque se había reducido (Bianchi 2007; Markgraf 1983). En el norte de la provincia de Neuquén, los datos procedentes de la Laguna Epulauquén señalan una reducción en la proporción de especies arbóreas en relación con el periodo previo y la dominancia de las gramíneas. En el área cordillerana sur de la región Patagónica continental (v.g. Cerro Frías, Meseta Latorre en la Provincia de Santa Cruz) se produjo la expansión de los bosques de *Nothofagus* (Mancini 2003; Schäbitz 1991). En el sector extracordillerano, ubicado al noreste de la provincia de Santa Cruz, comienza a dominar la estepa arbustiva debido al aumento de temperatura y la reducción en la disponibilidad de agua (Borromei 2000; Mancini 2003; Paez et al. 1999). En Tierra del Fuego, también comienza a formarse el bosque de *Nothofagus* en el área cordillerana (Borromei et al. 2007). En esta área la vegetación se caracterizó por el ecotono bosque-estepa en tierras bajas sobre el Canal Beagle, mientras en los valles interiores se extendía una vegetación abierta de pastizal y arbustos.

En relación con las poblaciones humanas, el Holoceno temprano se caracterizaría por la expansión de las mismas, por el aumento demográfico y la reducción de los rangos de acción (Borrero 1999a, 2001a). La expansión geográfica y demográfica de las poblaciones se ha inferido a partir del aumento en el número de sitios y de la tasa de depositación de artefactos, resultantes de una mayor redundancia en las ocupaciones, así como de la evidencia arqueológica presente en regiones que no habían sido ocupadas previamente (Figura 1.1 B). Durante este periodo se registra la presencia de poblaciones humanas en el sector pericordillerano del noroeste de Patagonia: Traful I, 9430 ± 230 años AP; Cuyín Manzano, 9320 ± 240 años AP; Epullán Grande, 9970 ± 100 años AP; El Trébol, ca. 8000-10000 años AP (Crivelli Montero et al. 1993, 1996; Gonzalez y

Lagiglia 1973; Hajduk et al. 2002). La ocupación más tardía de esta área desértica con relación al área boscosa ubicada a la misma latitud al oeste de la cordillera, ha sido atribuida al mayor costo requerido para la explotación de sus recursos (Borrero 2005). Asimismo, se encuentran numerosas evidencias arqueológicas en áreas periglaciares, en el piedemonte y cuencas de los Andes del centro-oeste y sur de Patagonia: Cueva de Las Manos, 9320 ± 90 años AP, Arroyo Feo, 9410 ± 70 años AP, Chorrillo Malo, 9740 ± 50 años AP, Cerro Casa de Piedra 7, 9730 ± 100 años AP (Aschero 1996; Franco y Borrero 2003; Gradín y Aguerre 1994).

La formación del Estrecho de Magallanes, ocurrida durante este lapso temporal, constituyó un evento relevante en la evolución de las poblaciones humanas. Esta barrera biogeográfica habría restringido la dispersión y la circulación, limitando el flujo entre las poblaciones y favoreciendo la evolución relativamente independiente, tanto en aspectos biológicos como culturales, de los grupos ubicados al norte y al sur del Estrecho (Borrero 2001a).

Durante este periodo se ha observado también un énfasis en la explotación de guanacos y la mayor selección de las materias primas para la realización de artefactos líticos, implicando un conocimiento más profundo de los ambientes y de la distribución de los recursos (Borrero 2001a; Miotti y Salemme 2004). En general, el análisis de los conjuntos líticos indica que los artefactos fueron realizados expeditivamente sobre rocas disponibles en las inmediaciones de los sitios, con un énfasis en el transporte de artefactos bifaciales y/o preformas, característico de situaciones de elevada movilidad (Borrero 1999a). Sin embargo, se han detectado artefactos realizados sobre materias primas exóticas que habrían sido transportadas desde fuentes de aprovisionamiento ubicadas a más de 200 km. Este es el caso de la obsidiana negra procedente de Pampa del Asador, ubicada al NO de la provincia de Santa Cruz, que ha sido encontrada en sitios del extremo sur de Patagonia como Chorrillo Malo, Cueva Fell, Pali Aike y Alero Marazzi (Franco 2004; Stern 2004). Las valvas procedentes del Pacífico y del Atlántico encontradas en sitios del interior, por ejemplo en el sitio Cueva de las Manos hacia 9000 años AP (Gradin et al. 1976), también constituyen evidencia de contactos a grandes distancias o de una elevada movilidad.

Una de las características remarcables del Pleistoceno final y Holoceno temprano es la escasez de restos óseos humanos (ver discusión en Barrientos 2002; Borrero 2001a, 2005). Hasta el presente los restos disponibles provienen solo de dos sitios: Cueva Epullán Grande ubicada en el noroeste de la Patagonia argentina (9900-7500 años AP, a

partir de la datación de material asociado; Crivelli et al. 1996) y Baño Nuevo, ubicado en la región andino patagónica central de Chile (ca. 8900 años AP; Mena et al. 2003). Por lo tanto, la evaluación de los patrones de variación biológica de los habitantes más antiguos del continente, así como de los procesos evolutivos que los habrían originado, resulta problemática.

1.2 Holoceno medio (ca. 8000-4000 años AP)

El Holoceno medio de Sudamérica ha sido caracterizado, a partir de diversos indicadores, como un periodo de aridez y temperatura creciente que habría alcanzado un máximo entre 6500-4500 años AP (Grimm et al. 2001). Recientemente, Mancini y colaboradores (2005) realizaron una revisión de los registros de polen entre 8000-4000 años AP para la región patagónica, desde el sur de Mendoza hasta el sur de Santa Cruz. En líneas generales plantean que en la Patagonia extraandina, alrededor del 6000 AP se establecieron condiciones áridas-semiáridas, con el desarrollo de una estepa arbustiva y arbustiva-graminosa desde el sur del río Negro hasta el sur de Santa Cruz (D´Antoni 1983; Garleff et al. 1994; Mancini 2002, 2003; Paez 1991; Schäbitz 2003). En la mayor parte de Tierra del Fuego dominó la estepa arbustiva con condiciones climáticas más secas y frías que las actuales. Coincidiendo con esta tendencia a la aridez se habría ampliado la extensión del área denominada Diagonal Árida[4]. En las altas montañas de la cordillera, por el contrario, las fuertes nevadas causaron reavances glaciares entre 6000-4000 años AP, que fueron registrados en diversos valles y circos glaciares (v.g. río Atuel, río Valenzuela y Circos glaciares de la Cordillera de Darwin) y en los campos de hielo patagónicos norte y sur (Espizúa 2000; Glasser et al. 2004; Rabassa et al. 2000; Wenzens 1999). La mayor humedad en el área andina se evidencia también por la presencia de bosques de *Nothofagus* desde el río Colorado hasta el extremo sur de Patagonia continental (Mancini 2003; Mancini et al. 2005; Markgraf 1987). Los datos polínicos indican que en Tierra del Fuego el bosque de *Nothofagus* se expandió hacia el centro-norte alrededor de 5000 años atrás, colonizando la zona de ecotono bosque-estepa (sitio Onamonte; Heusser 1993). En el sector sur y oeste de la Isla el bosque abierto, establecido a comienzos del Holoceno, se transformó en un bosque cerrado hacia el 5000

[4] La diagonal árida corresponde a una amplia región con condiciones climáticas de máxima aridez, que se extiende entre 27º y 44º S, desde Los Andes en su límite norte hasta el Atlántico en el límite sur (Bruniard 1982).

AP, indicando condiciones relativamente más húmedas y cálidas (registros de los sitios Caleta Róbalo y Bahía Lapataia; Borromei y Quattrocchio 2001; Heusser 1993; Pendall et al. 2001). El incremento en el gradiente de temperatura está documentado también a partir de evidencias sedimentológicas procedentes del Lago Cardiel, provincia de Santa Cruz (Gilli et al. 2005).

Vinculados a estos cambios climáticos se produjeron transgresiones marinas que resultaron en el desplazamiento de la línea de costa hacia el interior. La presencia de diversas terrazas marinas a lo largo de la costa pampeana y patagónica ha permitido inferir los cambios en el nivel del mar -que se habría ubicado entre 7 y 2 m por encima de la media del nivel actual- durante el Holoceno temprano y medio (Coronato et al. 2007; Feruglio 1950; Rostami et al. 2000; Schnack et al. 2002). El nivel más elevado se habría alcanzado entre 8000-7000 años AP y estaría relacionado con el máximo de la transgresión postglacial holocénica durante el Optimo Climático (Rostami et al. 2000). Posteriormente, se habrían iniciado sucesivas fases regresivas hasta alcanzar los niveles actuales (Coronato et al. 2007). Estos cambios en la línea de costa tuvieron una influencia importante en el uso del espacio durante el Holoceno y en el registro arqueológico asociado al mismo. En este sentido, es esperable que las ocupaciones costeras previas al 7000 AP presenten una baja visibilidad debido a que es altamente probable que su evidencia se haya perdido como resultado de las transgresiones marinas.

Los datos acerca de la ocupación humana durante el Holoceno medio resultan más escasos con relación al periodo inicial de colonización y al Holoceno tardío. La menor visibilidad arqueológica durante este periodo en el norte de Patagonia y la región Pampeana ha sido atribuida a fenómenos de despoblamiento regional, contracción demográfica e incluso extinciones locales de las poblaciones, que habrían ocurrido entre 8000-4000 años AP en estrecha relación con los cambios climáticos sucedidos en ese periodo (Barrientos y Perez 2005; Neme y Gil 2001). En este sentido, en el sur y noroeste de Mendoza, el análisis de fechados radiocarbónicos sugiere una disminución en la ocupación humana durante el Holoceno medio, con dos hiatos temporales entre 5900-5137/5046-4808 años AP (Cortegoso 2005; Gil et al. 2005). Estos resultados han conducido ha postular la hipótesis de una discontinuidad en el poblamiento de la región (Gil et al. 2005). La misma sugiere que en regiones semiáridas como el sur de Mendoza, la creciente aridización registrada en el Holoceno medio habría conducido a una reducción en la biomasa, y a cambios en la “geografía humana” como consecuencia de la escasa disponibilidad de agua.

Contrariamente, García (2005) señala que de acuerdo con el registro arqueológico de las planicies y áreas montañosas del centro-norte de Mendoza, la ocupación habría sido continua a lo largo de todo el Holoceno medio dado que no se observa un hiato importante en los datos de fechados radiocarbónicos. Según este autor la reducción en el número de sitios arqueológicos en las áreas mencionadas sería producto de sesgos de muestreo. Estos resultados indican que en ciertas áreas con condiciones muy desfavorables, como las porciones áridas-semiáridas del sur de Mendoza, se podría haber producido una discontinuidad en la ocupación humana. Sin embargo, a una escala espacial más amplia habría continuidad debido a ajustes en los sistemas de asentamiento; sugiriendo que la ausencia de habitantes en una determinada área podría ser reflejo de una reorganización de la ocupación en un territorio más amplio (García 2005). Perez (2006) también ha planteado que la menor visibilidad arqueológica durante el Holoceno medio en el norte de Patagonia y sur de la región pampeana podría ser explicada por fenómenos de seudo extinción, frecuentes en especies de grandes mamíferos, causados por la emigración antes que por la mortalidad de la población. En el mismo sentido, Miotti (2006) ha planteado que la información arqueológica procedente de la estepa patagónica central, particularmente en el área del Macizo del Deseado, indicaría que el despoblamiento de ciertas regiones podría ser consecuencia de cambios en el uso diferencial del espacio que los cazadores recolectores habrían comenzado a expresar durante el Holoceno medio y que se acentuaría durante el tardío. Esta tendencia involucraría modificaciones en la estructuración del espacio, con una mayor diferenciación de espacios para actividades especificas, domésticas y sagradas. Asimismo, en este periodo se habría producido un aumento en la territorialidad de los grupos que se expresará más claramente en el tardío a través de diversas formas de señalamiento de los territorios (v.g. localización de entierros).

Hacia el oeste del Macizo del Deseado, en el área del Lago Cardiel y del Parque Nacional Perito Moreno (PNPM) se han registrado ocupaciones asignables cronológicamente al Holoceno medio, aunque las mismas no habrían sido continuas ya que se observaron algunos hiatos durante este periodo (Goñi et al. 2004a).

Al Holoceno medio corresponden los primeros registros de la ocupación humana de la costa. Las características de la ocupación parecen haber sido diferentes en las distintas áreas. En la costa atlántica de Patagonia continental los fechados asignables a este momento son muy escasos y corresponden únicamente a sitios ubicados en el Parque Nacional Monte León (5150 ± 90 años AP; Caracotche et al. 2005), en la costa norte de

Santa Cruz (Cabo Tres Puntas, 6060 ± 70 años AP; Punta Medanosa, 6300 ± 90 años AP e Isla Lobos, 5790 ± 80 años AP; Castro y Moreno 1996-1998; Castro et al. 2005), en la costa del Golfo Nuevo y el valle inferior del río Chubut (Punta Pardelas 1 C2, 5580 ± 90 años AP; Punta Cormoranes 3, 4340 ± 70 años AP; Chacra 375, 6000±50 años AP; Gómez Otero 2006).

En la región de los canales e islas Magallánico-Fueguinos las ocupaciones más antiguas corresponderían a sitios localizados en la costa norte del Canal Beagle datados entre 6900-6000 años AP (v.g. Túnel I-II e Imiwuaia; Orquera y Piana 1988, 1999a, 2000), aunque Salemme y Bujalesky (2000) han planteado que la costa habría sido ocupada previamente, alrededor de 9000 años atrás. Los registros ponen en evidencia una adaptación al uso intensivo de la costa, a partir del hallazgo de anzuelos, arpones, valvas, restos de peces y pinnípedos en sitios como Mischihuen I (4900 años AP) y Lancha Packewaia (4900±70 años AP) (Orquera y Piana 1999a; Piana et al. 2004). A partir de la densa acumulación de moluscos marinos observada en la región del Canal se ha sugerido la existencia de una demografía elevada en esta área (Orquera y Piana 1999b). Sin embargo estas evidencias podrían reflejar una alta tasa de reocupación dado que los sitios no están uniformemente distribuidos en la costa, sino concentrados en sectores muy delimitados del paisaje (Borrero 2001a). Sitios con características muy similares fueron hallados en Chile por ejemplo Englefield y Bahía Colorada en el seno Otway (Emperaire y Laming 1961; Legoupil 1985-1986), y Bahía Buena y Punta Santa Ana (con restos humanos) en la costa norte del Estrecho de Magallanes (Ortiz Troncoso 1975). Todos ellos presentan semejanzas en la forma de asentamiento, en la presencia de grandes cantidades de instrumental óseo y en la tipología de los instrumentos líticos (Orquera y Piana 1999a). La temprana adaptación litoral ha quedado también confirmada por dos fechados de la Isla Navarino (6160 ± 110 años AP/6120 ± 80 años AP; Legoupil 1994) que indican la existencia de medios de navegación en el Holoceno medio.

En la costa atlántica norte de Tierra del Fuego, los primeros sitios arqueológicos también datan del Holoceno medio (Laguna Arcillosa I-II 5410 ± 70 años AP- 4440 ± 60 años AP, Salemme y Bujalesky 2000), caracterizándose por ocupaciones breves con economías mixtas, no dependientes con exclusividad de la costa. Por lo tanto, el uso de la costa en esta área presenta características marcadamente diferentes al Canal Beagle ya que nunca se alcanzó el grado de especialización observado en el mismo. De acuerdo con Orquera (2005) esta diferencia sería atribuible a variaciones en la disponibilidad de

recursos terrestres entre ambas costas, ya que estos abundan en el norte y este de la isla, mientras son muy escasos en las áreas boscosas que rodean al Canal Beagle.

1.3 Holoceno tardío (ca. 4000-100 años AP)

El Holoceno tardío se caracteriza por el incremento en la variabilidad climática a corto plazo, especialmente en la disponibilidad hídrica relacionada con fluctuaciones en la temperatura y la precipitación. Luego de un periodo de mayor humedad, se observa una tendencia hacia el incremento de la aridez que alcanza su máximo entre 1150-600 años AP, durante la denominada Anomalía Climática Medieval (ACM) (Stine y Stine 1990). Este fenómeno de reducción de la humedad, acompañado de altas temperaturas, se habría producido tanto en el hemisferio norte como en el sur. En la región patagónica se ve reflejado en el descenso del nivel de diversos lagos como Cardiel, Belgrano y Burmesteir (Gonzalez 1992; Stine 1994; Stine y Stine 1990). Los estudios realizados en el Lago Cardiel indican que hacia el 1000 AP se produjo una fuerte sequía, que se extendió aproximadamente por 100 años (Stine 1994). Este evento ha sido registrado a partir de estudios dendrológicos los cuales indican que al bajar el nivel del lago se establecieron árboles (*Nothofagus*) en sus orillas, posteriormente la humedad se incrementó alrededor de 900-700 años AP, resultando en el ascenso del nivel del agua y la consecuente muerte de los árboles (Stine 1994). Los datos polínicos, isotópicos y pedológicos del sur de Santa Cruz registrados en Potrok Aike, Río Chico y Lago Argentino, y de Tierra del Fuego también indican la existencia de un periodo de mayor humedad alrededor del 900 AP (Borromei y Nami 2000; Favier Dubois 2003; Haberzttl et al. 2005; Heusser y Rabassa 1991; Mancini 1998). Los cambios climáticos sucedidos al sur de Patagonia parecen ser diferentes a los registrados en el norte de la región (Agosta 2006; Favier Dubois 2003). En el noreste de Patagonia (Río Negro), la secuencia de cambios climáticos establecida a partir de evidencia dendrocronológica indica un periodo húmedo y frío entre 1000-900 años AP, cálido y seco entre 900-700 años AP -coincidente con la ACM- y finalmente, frío y húmedo entre 700-300 años AP- con picos similares a los de la pequeña edad de hielo en Europa- (Villalba 1990, 1994).

En la región cordillerana del norte de Patagonia, en los lagos Mascardi, El Trébol, Escondido y en Cholila, las secuencias polínicas indican que en el inicio del Holoceno tardío se produjo la expansión de especies arbóreas sobre la estepa, indicando

condiciones más frías y húmedas. Asimismo, en los dos últimos milenios se incrementó la proporción de *Nothofagus*, indicando condiciones aún de mayor humedad (Whitlock et al. 2006). Contrariamente, las condiciones climáticas en el sector extra-cordillerano del norte de Patagonia durante los últimos 1500 años se caracterizan por la elevada aridez, aunque es posible diferenciar un área en el centro y oeste donde las precipitaciones no habrían superado los 280 mm/a (con un marcado decrecimiento en algunas localidades, v.g. Tres Picos, en el noroeste de la provincia de Río Negro), y un área en el este de la región donde las precipitaciones habrían alcanzado máximos de alrededor de 380 mm/a. (Schäbitz 2003). De acuerdo con los estudios palinológicos, a partir del 2500 AP, la región central de Patagonia (sitios relevados en las cercanías del río Senguer, río Mayo y los lagos Colhué Huapi y Musters, río Pinturas) se habría caracterizado por la alternancia de estepa graminosa, arbustiva y arbustiva halófila, con una predominancia de las dos últimas (Burry y D´Antoni 2001; Mancini 2003; Mancini y Trivi de Mandri 1994). Estos datos indican niveles de precipitaciones inferiores a los 400 mm/a durante los momentos en que predominó la estepa graminosa, y menores a 200 mm/a en los periodos de estepa arbustiva (Burry y D´Antoni 2001). Los periodos secos y calurosos habrían provocado la retracción de los glaciares y el aumento en el caudal de los ríos, resultando en un incremento de la humedad y como consecuencia, en el establecimiento de vegetación asociada a mayor humedad del suelo. En la zona cordillerana de Patagonia sur se observa desde hace 2000 años una tendencia hacia la reducción del bosque de *Nothofagus* y la expansión de la estepa herbácea y arbustiva, señalando condiciones de menor humedad, producto de un incremento en la temperatura y la reducción en las precipitaciones (Mancini 2003).

Los datos disponibles para Tierra del Fuego, indican que el clima experimentó importantes fluctuaciones durante los últimos 1000 años. En el oeste, los estudios geomorfológicos y sedimentológicos permitieron establecer tres avances glaciarios: antes del 3000 AP, antes del 940 AP y entre 940-675 años AP (Coronato et al. 2007). Durante el último tramo del Holoceno tardío, se observa en Tierra del Fuego el establecimiento definitivo y la expansión del bosque de *Nothofagus*, especialmente a partir de 1000-900 años AP (Heusser 1993; Heusser y Rabassa 1995). En este momento el bosque se estableció en los alrededores de Onamonte, ca. 1500 años AP y en San Pablo hacia el 1000 AP (en las áreas más cercanas a la cordillera y en la región del Canal Beagle se había establecido previamente). Sin embargo, el análisis palinológico evidencia una retracción en la línea de bosque entre 780-400 años AP, indicando condiciones más frías

que las actuales, probablemente en relación con el evento denominado Pequeña Edad de Hielo (Coronato et al. 2007).

El registro arqueológico de la región patagónica durante el Holoceno tardío se caracteriza no sólo por la mayor cantidad de sitios respecto a periodos precedentes, sino también por la mayor redundancia de las ocupaciones y por el poblamiento de nuevos ambientes (Borrero 1994-1995; Miotti 1993; Orquera 1987). Entre estos, el bosque cordillerano (Arrigoni 1991; Bellelli et al. 2003) y las altas mesetas en el centro-norte de la región (Belardi 1996). La mayor visibilidad podría ser el resultado, probablemente, de un aumento en la densidad demográfica, aunque debe tenerse en cuenta que esto no implica la saturación del espacio, excepto en ciertos sectores muy acotados del paisaje. Desde el punto de vista de la distribución espacial, si bien es apreciable una tendencia general hacia el aumento de la densidad poblacional, la ocupación del espacio regional no habría sido continua (Borrero 2001b; Goñi et al. 2000-2002; Neme et al. 2005). Bajo las condiciones de aridez imperantes en grandes extensiones de esta región, los lugares cercanos a ríos, lagos y cuencas bajas habrían funcionado como atractores para la instalación humana, y por lo tanto, es esperable que las poblaciones se hayan concentrado en sus alrededores (Goñi et al. 2000-2002). Por el contrario, otras áreas como las mesetas, la cordillera y los bosques habrían sido lugares de actividades extractivas de uso generalmente estacional y, por lo tanto, su densidad poblacional a escala regional fue muy baja o incluso habrían permanecido deshabitadas (Borrero 2001a; Franco y Borrero 1996). Finalmente, es importante destacar que en este periodo se establecieron amplias redes de intercambio a escala regional y supraregional, las cuales habrían extendido su rango de acción en tiempos históricos con la adquisición del caballo en el siglo XVII.

Con respecto al registro bioarqueológico del Holoceno tardío, a diferencia de los momentos previos, existe una alta densidad de entierros humanos, generalmente concentrados en sectores particulares del paisaje y con alta visibilidad. Estas concentraciones de entierros han sido detectadas en el noreste de Patagonia, en particular, en los valles inferiores de los ríos Negro (Bórmida 1953-1954) y Colorado (Martínez et al. 2004). Estos entierros se caracterizan por una alta frecuencia de inhumaciones de tipo múltiple y secundarias, y por la presencia de abundante pigmento mineral cubriendo los esqueletos (Barrientos 2001; Martínez et al. 2006). Asimismo, en el valle inferior del río Chubut (Gómez Otero y Dahinten 1997-1998), en la costa norte de Santa Cruz (Castro y Moreno 2000), y en cuencas bajas como las de los lagos Buenos

Aires (Imbelloni 1923), Colhué Huapi (Vignati 1950) y Lago Salitroso (Bernal et al. 2004a; Goñi et al 2000-2002) han sido hallados numerosos entierros correspondientes a estructuras funerarias de tipo "chenque"[5]. El incremento notable de sitios enterratorio, especialmente a partir del Holoceno tardío final (ca. 2000 años AP) ha sido considerado evidencia a favor de la hipótesis de un aumento en la densidad demográfica local (Barrientos 2002; Gómez Otero 2006).

Dada la gran cantidad de datos arqueológicos disponibles para el Holoceno tardío, se estableció una división general en grandes áreas con el fin de facilitar la presentación de la información. Las áreas comprenden: *Norte de Patagonia*, desde el sur de la provincia de Mendoza hasta el sur de la provincia de Río Negro; *Patagonia central*, que abarca la actual provincia de Chubut; *Sur de Patagonia continental*, que incluye la actual provincia de Santa Cruz; *Costa de Patagonia continental*, desde el río Colorado hasta el Estrecho de Magallanes; y *Patagonia insular*, que incluye los archipiélagos fueguinos. Debido a las particularidades que presenta la ocupación de la costa, esta ha sido considerada por separado a los fines de simplificar la discusión de las problemáticas específicas de esta área.

Norte de Patagonia

Para el área **noreste de Patagonia,** Barrientos y colaboradores han planteado que durante la fase final del Holoceno tardío (1000-400 años AP) se produjo un aumento regional de la densidad demográfica y un aumento de la circunscripción espacial de los grupos que habitaron los valles inferiores de los ríos Colorado, Negro y Chubut (Barrientos y Perez 2004; Béguelin et al. 2006; Novellino et al. 2003). Este proceso sería resultado de las condiciones climáticas de mayor aridez durante la ACM, dado que, como consecuencia de la reducción de la humedad habría aumentado el atractivo de lugares con disponibilidad de agua superficial (v.g. valles fluviales) y con mayor productividad (v.g. litoral marítimo) respecto de otros ambientes (v.g. mesetas altas). El modelo planteado se basa en distintas evidencias arqueológicas y bioarqueológicas: a) el incremento del número de sitios con entierros humanos, b) la presencia de material cultural no vinculado directamente con la subsistencia (v.g. hachas pulidas, placas grabadas), y c) la cantidad de artefactos de molienda recuperados en los sitios arqueológicos que sugiere la ampliación de la dieta con el uso más intensivo de recursos

[5] Esta denominación se emplea para designar una modalidad de entierro, tanto individual como colectivo, caracterizada por el apilamiento de rocas sobre los cuerpos de los individuos.

vegetales con bajo retorno energético. Finalmente, los autores proponen que a partir de las áreas de mayor concentración poblacional, en las cuales se produjo un efecto de saturación local del espacio, se habría producido un proceso de expansión geográfica hacia áreas vecinas como el sudeste de la región pampeana, el sur de Cuyo y Sierras Centrales (Barrientos 1997, 2001; Barrientos y Perez 2002, 2004; Béguelin et al. 2006).

En el **sur de Mendoza**[6], la información de los fechados radiocarbónicos indica que las ocupaciones tempranas del Holoceno tardío (4000-3000 años AP) se registraron en sitios arqueológicos ubicados en los valles intermontanos y el piedemonte. En los valles fluviales extracordilleranos los sitios asignables a este momento corresponden principalmente a entierros humanos (i.e. Jaime Prats; Neme et al. 2005). Las primeras evidencias de recolonización durante el Holoceno tardío, posteriores al hiato identificado en el Holoceno medio, son escasas y probablemente consecuencia de pequeños grupos o de cortos periodos de uso que pueden ser relacionados a sociedades altamente móviles. Esos sitios están cercanos a cursos de agua permanentes y en general su registro refleja una fase de colonización. En el resto de las tierras bajas y áreas marginales como la alta cordillera y la Payunia, el uso humano fue establecido hacia finales del Holoceno tardío con posterioridad al 2000 AP. En el área de la Payunia el agua es muy escasa y está desigualmente distribuida en el espacio. Después del 1000 AP se puede identificar una tercera fase con el establecimiento del uso de todos los ambientes. En síntesis, las tendencias radiocarbónicas indican diferencias significativas entre las áreas, sugiriendo que la región completa no fue ocupada al mismo tiempo, y que el proceso de colonización fue heterogéneo (Neme et al. 2005).

En esta área se ha documentado, a lo largo del Holoceno tardío, el contacto con grupos de Chile central, Chile centro-sur, sur de Neuquén, norte de Cuyo, Noroeste Argentino y región pampeana (Durán 2002; Lagiglia 1977; Neme y Gil 2005). Estos contactos se han inferido a partir de la presencia de tiestos asignados a tipos cerámicos procedentes de Chile (v.g. Lolleo, Diaguita chilena), cañas de colihue de bosques chilenos, valvas de moluscos y cuentas de collar de las costas pacifica y atlántica (Neme y Gil 2005). Varios investigadores (Durán 2002; Neme 2002; Neme y Gil 2005) han señalado que los indicadores de bienes no locales ocurren principalmente con posterioridad a los 2000 AP, aunque en dos sitios hay evidencias de contactos en momentos más tempranos (i.e. cuentas de moluscos halladas en Gruta del Manzano

[6] El sur de la provincia de Mendoza es incluido dentro de la región patagónica ya que comparte con esta las características ambientales, geomorfológicas y la historia cultural (Neme et al. 2005).

datado en 7000 años AP y en Cañada de Cachi, 3000-2000 años AP). Hacia el 1000 AP se registra una elevada frecuencia de restos de maíz en los sitios, la cual es interpretada como resultado del contacto con grupos agricultores (Gil 2003; Gil et al. 2006). Esto es esperable dado que esta área es considerada como una región de transición entre los grupos agricultores ubicados al norte y los cazadores-recolectores de Patagonia (Gil et al. 2006). Finalmente, en los últimos siglos debe considerarse la influencia de la entrada de grupos araucanos que se dispersaron desde Chile por el norte de Patagonia alcanzando la región Pampeana (Casamiquela 1990; Mandrini y Ortelli 1992; Mazzanti 2003).

Las investigaciones desarrolladas en la **cuenca superior del río Limay,** en el límite entre las provincias de Neuquén y Río Negro, indican una mayor densidad de sitios arqueológicos correspondientes al Holoceno tardío con relación a periodos previos (Crivelli Montero y Fernández 2004; Sanguinetti de Bórmida 1981, 1997). La evidencia arqueológica indica un aumento demográfico a nivel regional que habría influido sobre la movilidad de los grupos humanos (Crivelli Montero y Fernández 2004). A partir del análisis de la procedencia de las materias primas, en su mayoría de origen local (Fernández 2001), y de las actividades desarrolladas en los sitios se ha propuesto una movilidad residencial restringida y un uso logístico de ciertos espacios vinculados a la caza (v.g. Alero Nestares, Achico 1/97; Chauvín 2000) o al procesamiento de material orgánico (v.g. Alero Las Coloradas; Chauvín 2000). Asimismo, el hallazgo de macrorestos vegetales ha sido interpretado como una evidencia de almacenamiento vinculado a la intensificación y diversificación en el uso de recursos locales (Crivelli Montero et al. 1996; Sanguinetti de Bórmida 1996). La evidencia de contacto directo o indirecto con poblaciones transcordilleranas desde tiempos prehispánicos tempranos se ve reflejada en la presencia de cerámica tipo Pitren fechada entre los siglos X-XI de la era, y de valvas de moluscos del Pacífico (Alero Los Cipreses) con dataciones entre los siglos IX-XVI de la era (Silveira 1996). Asimismo, cerámica de tipo Valdivia, procedente de la Araucania chilena y asignada a momentos post-contacto, fue hallada en sitios de la región de los lagos Aluminé y Moquehue, y en Cueva Haichol, entre otros (ver revisión en Hajduk y Cúneo 1997-1998).

Patagonia central

Las investigaciones arqueológicas realizadas en la **Comarca Andina del Paralelo 42º** (sudoeste de Río Negro y noroeste de Chubut) señalan la ocupación relativamente tardía del área, principalmente con posterioridad al 3000 AP (Bellelli et al. 2004). Estos estudios han permitido evaluar la utilización de los ambientes disímiles que presenta la región, es decir, los ambientes ecotonales de bosque-estepa (alrededores de la localidad de Cholila) y los de estepa (Piedra Parada). Se ha establecido que la movilidad entre bosque y estepa, y dentro de ésta misma, era muy fluida y por lo tanto las barreras biogeográficas entre Piedra Parada, meseta de Somuncurá y Cholila no habrían sido infranqueables. En este sentido, los análisis geoquímicos de obsidiana han permitido identificar las fuentes de aprovisionamiento de las materias primas utilizadas para la realización de artefactos hallados en sitios de la región, determinando la presencia de obsidiana procedente de la meseta de Somuncurá (Bellelli y Pereyra 2002; Pérez de Micou et al. 1992). Asimismo, se ha establecido que los espacios ecotonales y de bosque probablemente habrían sido ocupados debido al atractivo que ofrecían los recursos vegetales de estos ambientes (Marconetto 2002; Pérez de Micou et al. 1992). En resumen, para este periodo se propone la utilización intensa y continua, con mayor densidad, diversidad y variabilidad de artefactos, mayor cantidad de sitios, probabilidad de redundancia ocupacional y frecuencias más altas de restos faunísticos (Bellelli et al. 2000a, b).

Sur de Patagonia

Para el n**oroeste de la provincia de Santa Cruz** se ha sugerido que la tendencia climática hacia condiciones de mayor aridez establecidas durante el Holoceno tardío, y que se intensificó a partir de la ACM, habría tenido como consecuencia una mayor fragmentación de los hábitat (Goñi 2000; Goñi et al. 2000-2002). El decrecimiento en el nivel de humedad ambiental con la consecuente reducción de los espacios con disponibilidad de agua habría conducido a la reducción de la movilidad residencial y al nucleamiento de los grupos en áreas más favorables para el poblamiento humano (Goñi 2000; Goñi y Barrientos 2004; Goñi et al. 2000-2002). Dentro de este modelo las cuencas lacustres bajas pericordilleranas con disponibilidad de recursos como agua, leña y reparo habrían sido el lugar elegido por grupos cazadores recolectores para el establecimiento de campamentos residenciales permanentes o semipermanentes. Este proceso podría haber conducido a un aumento en la densidad local de las poblaciones,

aunque la densidad a nivel regional continuaría siendo baja. Por lo tanto, es probable que esta situación haya incrementado el aislamiento entre las poblaciones. La evidencia arqueológica y bioarqueológica recuperada en las cuencas bajas de los lagos Posadas-Salitroso y Cardiel-Strobel señala la presencia de campamentos residenciales, y en el caso del Salitroso, una gran concentración de entierros tipo "chenque". Este tipo de sitios con entierros concentrados en el espacio y aislados de las áreas de actividad se asocia, generalmente, con grupos de movilidad residencial restringida y asentamientos de larga duración (Goñi 2000; Goñi y Barrientos 2000). Contrariamente, se observa la ausencia de chenques en el sector de tierras altas de Río Chacabuco/Baker, en el área del PNPM y en las mesetas del Águila y Asador (Goñi et al. 2004b). La reducción de la movilidad residencial también esta documentada a partir de los análisis de isótopos estables del Nitrógeno y el Carbono, cuyos valores son concordantes con una dieta continental terrestre con baja proporción de recursos marinos (Tessone et al. 2005). No obstante, se evidencia hacia fines del Holoceno tardío una incorporación en bajas proporciones de recursos marinos, ya sea por aprovisionamiento directo o por intercambio, es decir, que los rangos de movilidad podrían haber incluido ocasionalmente la costa atlántica y/o pacífica (Tessone et al. 2005). La presencia de valvas de molusco de origen marino como materia prima usada en cuentas de collar, encontradas en asociación con los entierros, apoya esta hipótesis (Cassiodoro 2005).

Conjuntamente con la reducción en la movilidad residencial, habría ocurrido un proceso de extensificación de los rangos de acción logística a partir de los lugares de uso residencial (Goñi 2000). En este sentido, las mesetas, el PNPM y los bosques del oeste en Chile presentan evidencias arqueológicas de actividades específicas vinculadas a la subsistencia (Belardi et al. 2005). Particularmente, para mesetas como las del Strobel y Pampa del Asador se ha propuesto el uso estacional del espacio centrado en actividades vinculadas a la caza de guanaco, debido a que en sus lagunas se encuentran artefactos -v.g. puntas de proyectil- y estructuras asociados a la caza -parapetos- en frecuencias elevadas (Belardi et al. 2005; Espinosa y Goñi 1999).

Como se mencionó previamente, no todas las áreas de Patagonia fueron ocupadas intensamente durante el Holoceno tardío, diversas zonas del **extremo sur de Patagonia continental** habrían sido pobladas tardía y discontinuamente (Franco y Borrero 1996, 1997). Los estudios realizados por Franco y Borrero (1996, 1997) sugieren que las áreas de Cordón Baguales, al sur del lago Argentino, y los campos altos entre los lagos Argentino y Viedma, en la cuenca superior del río Santa Cruz, habrían sido pobladas en

momentos tardíos, permaneciendo como áreas marginales sin ocupación continua y estable.

Una situación similar se registra en la zona del PNPM, al noroeste de Santa Cruz, donde las características climáticas del área habrían limitado el establecimiento de ocupaciones permanentes. Las evidencias de las ocupaciones se han encontrado distribuidas a lo largo de amplios espacios, tanto en cotas altas como bajas, que quedaron disponibles como consecuencia de la retracción de los grandes cuerpos de agua que cubrían extensas áreas (v.g. el paleolago que unificó las actuales cuencas del Belgrano, Burmesteir y Azzara) (Aschero et al. 2005). A lo largo del Holoceno tardío se ha podido determinar la vinculación con áreas cercanas a partir del análisis de los materiales líticos realizados con materias primas procedentes de Pampa del Asador y meseta del Águila, ambas distantes a 40 km del PNPM, así como por el estudio de las pinturas rupestres que indica representaciones similares a las halladas en las áreas de río Pinturas y lago Posadas, al norte de esta área (Aschero et al. 2005).

Costa de Patagonia continental

En este sector la mayor parte de los fechados radiocarbónicos se ubican dentro del rango temporal del Holoceno tardío. Aunque se han detectado cronologías anteriores en la costa norte de Santa Cruz y Chubut, en comparación con la historia ocupacional del resto de Patagonia la explotación intensiva de la costa es, en general, tardía (Castro et al. 2001, 2003; Gómez Otero 2006). Durante este periodo se observa un incremento notable en el registro arqueológico en diversos sectores de la costa patagónica atlántica (Borrero 1994-1995; Gómez Otero 2006; Gómez Otero et al. 1998; Miotti y Salemme 2004), probablemente como resultado de un aumento poblacional gradual. No obstante, como se discutió más arriba debe considerarse la posible influencia de las transgresiones marinas sobre la preservación del registro a lo largo de la costa.

Los datos de la **costa centro-septentrional** de Patagonia indican un uso más intensivo durante el Holoceno tardío. La información zooarqueológica y los análisis isotópicos sugieren distintos tipos de relación de las poblaciones humanas con el ambiente litoral. Algunos grupos habrían consumido de manera intensiva recursos marinos, otros habrían tenido dietas mixtas, aunque basadas fundamentalmente en recursos terrestres, mientras otros parecen haber consumido una muy baja proporción de recursos marinos (Gómez Otero 2006; Gómez Otero et al. 2000). Aunque el litoral fue explotado intensamente no se desarrollaron adaptaciones canoeras como aquellas

presentes en el extremo sur. Para la segunda mitad del Holoceno tardío, se registraron diversos rasgos nuevos, entre ellos el consumo más regular de pinnípedos, el desarrollo de cerámica y de tecnologías relacionadas con la intensificación en el aprovechamiento de plantas (i.e. instrumentos de molienda) y otros productos alimenticios. Sobre la base de estas evidencias, Gómez Otero (2006) propuso que durante este periodo se habría producido una reducción de la movilidad residencial, que estaría también sustentada por la aparición de áreas formales de entierro utilizadas recurrentemente desde 750 años AP. Estos rasgos en conjunto, indicarían según la autora, el desarrollo de estrategias de procesamiento como resultado de un incremento demográfico observable en los sitios del área desde el 1000 AP. Estos procesos se produjeron hacia el final de la ACM; sin embargo, no es posible afirmar que los cambios sucedidos al interior de las sociedades cazadoras-recolectoras de esta área hayan sido el producto de situaciones de estrés ambiental (Gómez Otero 2006).

Otro aspecto relevante de la evidencia arqueológica proveniente de la costa centro-norte de Patagonia, está constituido por los materiales típicos de grupos agroalfareros del Noroeste argentino y/o de Chile central obtenidos de enterratorios de la costa y el valle inferior del río Chubut datados en fechas posteriores a 750 años AP (Gómez Otero 2003; Gómez Otero y Dahinen 1997-1998). Entre los elementos se encontraron cuentas de rocas ornamentales (turquesa, serpentina, malaquita) procedentes de Neuquén, Mendoza, La Pampa y Córdoba, y objetos ornamentales de bronce procedentes del NOA. Estos ítems habrían llegado ya elaborados, por intercambio. Asimismo, a partir de estudios químicos realizados sobre artefactos de obsidiana procedente de sitios arqueológicos del área se pudo determinar la circulación de seis tipos diferentes de obsidianas en los últimos 3000 años, tres de los cuales proceden de fuentes ubicadas a 900 km -Pampa del Asador y la meseta del Somuncurá- (Gómez Otero y Stern 2005). Esto indica que durante el Holoceno tardío, especialmente en la segunda mitad, los grupos cazadores pre-ecuestres del área presentaban amplios rangos de movilidad y mantenían extensas redes de intercambio con grupos ubicados a distancias variables.

Los resultados de los estudios realizados en la costa **norte de la provincia de Santa Cruz**, comprendida entre el límite con Chubut al norte y Bahía Laura al sur, han permitido inferir la ocupación intensiva y estructurada espacialmente de este sector de la costa patagónica durante el Holoceno tardío (Castro et al. 2001, 2003). Aunque este espacio habría estado dentro de los rangos de los cazadores recolectores desde el

Holoceno medio, su uso se intensificó a lo largo del tardío. Se ha observado que los sitios se concentran en determinados sectores del paisaje, en relación con los distintos tipos de costa y la disponibilidad de recursos como moluscos, pinnípedos, afloramientos rocosos y agua dulce (Castro et al. 2000, 2001). En este sentido, la intensidad de uso habría sido distinta a lo largo de la costa, pudiendo identificarse sectores con muy escasas evidencias de uso (v.g. entre Cabo Blanco y Puerto Deseado) y otros con abundantes evidencias de ocupación continua y recurrente (v.g. golfo San Jorge y ría del Deseado) (Castro et al. 2003). En estos últimos sectores se han encontrado grandes acumulaciones de moluscos[7] -denominadas concheros- y diversos artefactos que permiten inferir una mayor intensificación en el uso de los recursos marinos, así como el conocimiento y la planificación en el uso de la costa (Castro et al. 2001; Moreno et al. 2000; Zubimendi et al. 2005). Castro y colaboradores señalan que el uso de la costa no habría constituido una estrategia de ajuste circunstancial y que, al menos para el Holoceno tardío, fue un ambiente intensamente aprovechado, ocupando un lugar importante en la elección de los ambientes entre los grupos del área (Castro et al. 2001; Moreno y Castro 2001). Finalmente, es importante destacar la gran concentración de entierros humanos en estructuras tipo "chenque" localizados al sur de la ría del Deseado, donde se hallaron más de 100 de estas estructuras (Castro y Moreno 2000). La presencia de estas áreas formales de entierro sería un indicador de la reducción en la movilidad residencial y/o del aumento demográfico en las poblaciones costeras (Castro et al. 2001).

Contrariamente a la costa norte de Santa Cruz, los estudios realizados en los alrededores del estuario de río Gallegos indican que la costa sur habría sido un espacio ocupado tardíamente y de uso marginal (Ercolano y Carballo 2005).

Patagonia insular

En esta área se observa continuidad en el patrón de ocupación del espacio establecido a lo largo del Holoceno medio. Por un lado, se encuentran evidencias de poblaciones adaptadas al litoral en el sector del Canal Beagle y en los canales e islas Magallánico-Fueguinos (Orquera y Piana 1999b; Piana 1984). Por otro lado, en la Isla Grande de Tierra del Fuego las evidencias indican la presencia de cazadores recolectores terrestres, que basaban su subsistencia, principalmente, en la caza del guanaco y que

[7] Esto podría indicar la importancia de los moluscos en las dietas de los cazadores recolectores, tal vez no como recurso principal sino complementario (Gómez Otero et al. 1998).

explotaban los recursos marinos de manera complementaria y ocasional (Barberena 2004).

Los rasgos que han sido considerados característicos del sistema adaptativo de los cazadores recolectores litorales incluyen la presencia de puntas de arpón fabricadas en hueso, los punzones huecos de huesos de aves marinas, cuchillos y adornos confeccionados con valvas, grandes acumulaciones de valvas denominadas "concheros", y restos óseos de aves y mamíferos marinos. Estos elementos han sido hallados en todos los conjuntos excavados en la costa del Canal Beagle y en todos los momentos desde la ocupación del área, indicando que estas poblaciones dependían intensamente del aprovechamiento de recursos litorales (Orquera y Piana 1999b). La dependencia marcada respecto de los recursos litorales se expresa no solamente en el consumo cuantitativamente dominante de ellos en relación con los recursos terrestres (Guichón et al. 2001; Tessone et al. 2003), sino también en la fabricación de instrumentos especialmente diseñados para la obtención de esos recursos y de las materias primas que proporcionan. Esa situación se diferencia de la observada en el Estrecho de Magallanes y la costa atlántica de Tierra del Fuego, donde el aprovechamiento de recursos litorales habría tenido un carácter complementario y no implicó el desarrollo de tecnologías específicas (Orquera y Piana 1999b).

CAPÍTULO 2

ANTECEDENTES DE LAS INVESTIGACIONES BIOANTROPOLÓGICAS EN PATAGONIA

2.1 Investigaciones sobre la diversidad biológica de las poblaciones humanas de Patagonia……. 30

Primera etapa de las investigaciones: enfoques tipológico-raciales…….. 30

Segunda etapa de las investigaciones: la perspectiva evolutiva…… 38

2.2 Estado actual de las investigaciones sobre las características dentales de las poblaciones humanas de Patagonia……. 42

2.1 Investigaciones sobre la diversidad biológica de las poblaciones humanas de Patagonia

El origen y la evolución de las poblaciones humanas prehistóricas de Patagonia continental y Tierra del Fuego han sido problemáticas intensamente estudiadas desde mediados del siglo XIX, principalmente, a partir de la morfología craneofacial. Recientemente, estos estudios se han visto renovados con la incorporación de datos moleculares, tanto de poblaciones actuales como prehistóricas, brindando la posibilidad de comparar y discutir evidencias que contienen distinto tipo de información biológica.

Primera etapa de las investigaciones: enfoques tipológico-raciales.

A comienzos del siglo XIX los estudios sobre los grupos prehistóricos de Patagonia fueron abordados desde una perspectiva tipológica-racial, característica de lo que Washburn (1951, 1953) ha denominado "vieja antropología física". Ejemplo de ello son los trabajos realizados por Blumenbach (s/f) y Morton (1839), los cuales incluían sólo unos pocos cráneos de procedencia poco precisa debido a que no se disponía aún de grandes series esqueletales para la región. Desde un punto de vista metodológico, estos estudios fueron de naturaleza puramente descriptiva, aún cuando empleaban una aproximación basada en la cuantificación de rasgos morfológicos.

Hacia finales del siglo XIX y principios del XX, las investigaciones se centraron en la determinación del número de tipos raciales presentes y el número de oleadas de poblamiento en la región, dentro de un contexto geográfico amplio, con el objetivo de establecer relaciones con otras poblaciones americanas y extra americanas (v.g. De Quatrefages y Hamy 1882; Hrdlika 1912; Huxley 1868). Asimismo, la asignación cronológica de las muestras realizada mediante el análisis de las características morfológicas generales y de las deformaciones artificiales del cráneo, constituyó un tema de interés en estos estudios. Esta etapa se enmarca dentro de un enfoque esencialista, en el sentido de que los individuos eran clasificados dentro de un tipo de acuerdo con características morfológicas que se suponía eran compartidas por todos los miembros del tipo en todo tiempo y espacio (Hunt 1981; Mayr 1968; Sober 1992). En este contexto, las poblaciones humanas eran vistas como unidades evolutivamente estáticas y sujetas al cambio sólo por fuerzas como la migración y la subsiguiente mezcla. Como consecuencia, la variación intrapoblacional fue generalmente ignorada.

A partir de la observación morfoscópica y métrica, los cráneos de las poblaciones americanas, incluyendo las de Patagonia, fueron clasificados en dos grandes tipos de acuerdo con su forma: braquicéfalos o cráneos redondeados, y dolicocéfalos o cráneos alargados. Los cráneos dolicocéfalos eran considerados de mayor antigüedad que los braquicéfalos, correspondiendo los primeros a las poblaciones del paleolítico (v.g. Hombre de Cromagnon), mientras que estos últimos corresponderían al neolítico. Huxley (1868) fue el primero en aplicar esta clasificación a los cráneos de América, y concluyó que los Patagones pertenecerían al tipo braquicéfalo, mientras los Fueguinos corresponderían al tipo dolicocéfalo. Esta clasificación perduró en las décadas siguientes, constituyendo la base para la determinación de aspectos cronológicos con implicancias para las hipótesis acerca del poblamiento de la región.

El interés por el estudio de muestras esqueletales patagónicas se incrementó a partir de la década de 1870 como consecuencia de los importantes hallazgos realizados por numerosas expediciones y excavaciones arqueológicas en la región. En su trabajo publicado en 1874, Moreno describió los materiales recuperados en las excavaciones de los cementerios y paraderos prehistóricos ubicados en el curso inferior del río Negro. Si bien el trabajo se inscribe dentro de aquellos de finalidad descriptivo-clasificatoria, se diferencia de los anteriores (v.g. trabajos de Blumembach, Morton, Retzius y Davis, citados en Bórmida 1953-1954) por el análisis métrico de una serie numerosa de cráneos deformados y no deformados. Los cráneos recuperados fueron agrupados bajo la denominación Tehuelche, la cual era empleada para denominar a los grupos etnográficos que habitaban la región en tiempos históricos[1]. A partir de estos datos estableció que los Tehuelches presentaban un cráneo de tipo braquicéfalo y, por lo tanto, no tendrían demasiada antigüedad. Sobre la base de información aportada por cronistas, estableció que la distribución geográfica de este grupo se habría extendido desde la ribera del río Negro hasta el Estrecho de Magallanes. Posteriormente, planteó que en la región del valle inferior del río Negro se habían sucedido seis oleadas humanas que permitirían dar cuenta de la heterogeneidad observada en los cráneos de la región, la última de las cuales correspondería a los denominados Tehuelches y Pampas (Moreno 1880).

[1] Un gran número de los trabajos citados en este capítulo utilizan las denominaciones dadas a los grupos históricos para referirse a muestras de restos óseos cuya procedencia corresponde geográficamente con la localización conocida para los grupos que habitaban la región al momento del contacto con los europeos, independientemente de la posible antigüedad de las muestras. Dado que el capítulo realiza una revisión de los antecedentes se mantienen estas denominaciones, sin embargo, a lo largo del trabajo las muestras incluidas son denominadas empleando criterios geográficos debido a la dificultad de establecer asignaciones étnicas a partir del análisis de restos óseos.

En 1882 de Quatrefages y Hammy asignaron los cráneos procedentes de la región a los tipos braqui y dolicocéfalos, y propusieron diferentes cronologías y posibles relaciones de parentesco para ambos tipos. De acuerdo con los autores, los Patagones, de tipo braquicéfalo, estarían emparentados con los Puelches, Charrúas y Araucanos, mientras que los cráneos de tipo dolicocéfalo habrían poblado la región del río Negro con anterioridad. Dentro de este último grupo se incluyeron también a los Yámanas y a otros grupos etnográficos tales como los Botocudos de Brasil y Pericú de Baja California, así como a los cráneos procedentes de Lagoa Santa (Hansen 1888; Hyades y Deniker 1891; Sergi 1911; ten Kate 1884, 1885, 1892; von Eickstedt 1934). Este grupo fue denominado por de Quatrefages (1879) como raza Lagoa Santa, cuyo nombre deriva del sitio Lagoa Santa en Minas Gerais (Brasil), que representaría a los primeros habitantes de América. Esta raza recibió también la denominación de Paleoamericana, dado que fue considerado el primer grupo que había arribado al continente (Deniker 1900).

ten Kate (1892) realizó un extenso trabajo métrico y descriptivo sobre un conjunto de cráneos araucanos recuperados del sur y suroeste de la provincia de Buenos Aires y del área de Salinas Grandes, provincia de La Pampa. Cronológicamente, los individuos incluidos en esta muestra corresponderían a momentos posteriores al contacto europeo y estarían relacionados con grupos araucanos de Chile, distinguiéndose de los Puelches, Gena Ken y Patagones o Tehuelches. Los resultados de sus análisis indican que la mayor parte de los cráneos pudo ser clasificada como braquicéfalos, aunque un número menor pertenecería al tipo dolicocéfalo. Estos últimos presentarían características similares a los cráneos de Lagoa Santa, Pontimelo, indios de península de California, Botocudos y Fueguinos. Dentro del marco teórico de la época, la existencia de tipos completamente diferentes a la mayoría de los araucanos resultaba difícil de explicar, y fueron atribuidos por el autor a posibles contactos con grupos fueguinos.

El problema de la mayor antigüedad de las poblaciones con cráneos de tipo dolicocéfalo es retomado por Moreno (1901) en un trabajo de síntesis en el cual se refiere a las oleadas humanas que se superpusieron en Patagonia. Plantea que en la región del río Negro se encuentran representados diferentes tipos raciales: tipo dolicocéfalo relacionado a los Botocudos de Brasil y a los habitantes de los montículos de Uruguay, tipo mesocéfalo representaría a los fueguinos (Yámana y Alakaluf), tipo Selknam, tipo Tehuelche antiguo y moderno, y Huarpe-Calchaquí del Noroeste

Argentino. El tipo más antiguo, representativo de la población primitiva del continente, sería el dolicocéfalo.

En 1905 Outes planteó la presencia de dos tipos humanos en la región, uno dolicocéfalo localizado al norte de la Patagonia, desde el norte del río Negro hasta el paralelo 41º, y otro braquicéfalo localizado al sur del territorio, que habría alcanzado el Estrecho de Magallanes y Tierra del Fuego. Estos dos tipos principales representarían dos corrientes de poblamiento, una procedente del noreste (dolicocéfala) y otra del noroeste (braquicéfala). Asimismo, reconoce otros dos tipos, denominados sub-dolicocéfalos y mesaticéfalos, originados por la mezcla de los individuos del tipo braquicéfalo con pueblos que presentaban otras morfologías. Por otro lado, propuso que la fracción patagónica actualmente llamada Selknam sería representante de la mezcla de los patagones braquicéfalos que habrían llegado por vía marítima valiéndose de sus vecinos los Yámanas. La larga e ininterrumpida relación entre ambos habría tenido como consecuencia que los Selknam, cuyos antepasados eran braquicéfalos, adquiriesen una morfología dolicoide a través del mestizaje con los Yámana.

Entre los trabajos de la época es destacable el estudio realizado por Marelli (1913) dado que fue el primero en aplicar una perspectiva morfobiométrica a los cráneos de Patagonia. Este autor analizó extensas series craneanas procedentes de las cercanías de Trelew en Chubut, Laguna del Juncal en Río Negro y un conjunto de cráneos araucanos provenientes de Azul en la provincia de Buenos Aires. El principal aporte de su trabajo consistió en la generación de un gran conjunto de datos, aunque su alcance es limitado dado que es de carácter descriptivo y presenta problemas metodológicos (v.g. analiza conjuntamente cráneos deformados y no-deformados) (Bórmida 1953-1954).

Como se observa, hasta comienzos de 1900 existía un esquema bipolar de las razas humanas basado en la distinción entre cráneos dolicocéfalos y braquicéfalos, que correspondía al esquema binario clásico de de Quatrefages, Topinard, Brinton y Deniker. Alrededor de esa fecha se produjo una renovación importante en estos estudios, caracterizada por el empleo de nuevos datos y de un mayor número de variables para definir los tipos raciales. En este periodo es de destacar la influencia de la escuela histórico-cultural en nuestro país, cuyos postulados hiperdifusionistas predominaron desde la década de 1920 hasta finales de 1960 (Carnese 1998; Carnese et al. 1991-1992). Este enfoque reducía la variabilidad biológica a entidades ideales, estables en tiempo y espacio. El objetivo principal de estos investigadores fue la sistematización racial a través de tipologías construidas en base a variables morfoscópicas y métricas. A nivel

local, uno de los representantes de estas ideas fue Imbelloni, quien tendría una fuerte influencia sobre varias generaciones de investigadores (v.g. Bórmida, Fortich Baca, Canals Frau, entre otros).

Una de las contribuciones más importantes de Imbelloni fue la aplicación de una nueva metodología, denominada craneotrigonometría, basada en el cálculo de índices craneanos y deformatorios (Imbelloni 1923). Este autor incorporó una muestra compuesta por cráneos procedentes de lago Buenos Aires (provincia de Santa Cruz), y sugirió que durante el neolítico el área habría sido habitada por un grupo humano braqui platicéfalo. Estos resultados indicarían la existencia de un nuevo componente racial en Patagonia. El autor propone que este componente podría haber arribado a la region desde las costas de Chile a través de los Andes hacia Santa Cruz.

Posteriormente, Imbelloni (1937) realizó un esquema taxonómico de los aborígenes americanos y propuso subdvidir a la raza Láguida, propuesta por von Eickstedt (1934), en dos razas distintas denominadas Láguida y Fuéguida. Los caracteres diagnósticos de la última serían baja estatura, cráneo dolicocéfalo, bóveda craneana baja, frente angosta, cara no muy ancha y alargada, y nariz angosta. Los grupos representativos incluirían a los pueblos etnográficos Botocudo, Yámana, Alakaluf, y a los cráneos de Valdivia, Coquimbo y Sambaquí, los cuales corresponderían a una primera capa más arcaica de naturaleza tasmanio-australoide. Por otro lado, los Láguidos se caracterizarían por baja estatura, cráneo angosto, bóveda elevada, frente ancha, cara ancha y baja, órbitas altas y paladar corto. Dentro de esta raza incluye a los cráneos de naturaleza melanesoide de Lagoa Santa, Fontezuelas, Paltacalo, Punin, Pericú, Tunebo y Tapuya. Entre los Láguidos y los Fuéguidos existiría una vinculación profunda evidenciada por un conjunto de rasgos físicos compartidos. A pesar de la similitud y mezcla recíproca es posible discernir diferentes variedades morfológicas, que en América del sur estarían representadas por los Fuéguidos, Láguidos y Pámpidos. De acuerdo con el autor, la amplia distribución por todo el continente de los yacimientos y de las poblaciones sobrevivientes de Fuéguidos y Láguidos indicaría que se trata de dos capas profundas y antiguas, a las cuales se habrían superpuesto las capas más recientes de Amazónidos en la región del bosque y la de los Ándidos en la cordillera. La fusión con los Pámpidos habría tenido lugar, según lo planteado por Imbelloni, principalmente en la región del Chaco y del Mato Groso.

En 1938 Imbelloni publicó *La tabla clasificatoria de los indios*, donde sintetizó los resultados de sus investigaciones acerca de las poblaciones americanas. En ese

estudio construyó un esquema taxonómico ensamblando los pensamientos de de Quatrefages, D´orbigny y los esquemas de Deniker, Sergi, Biassuti, Pittard y von Eickstedt. Plantea la existencia de diez grupos humanos en América (i.e. Subártidos, Colúmbidos, Plánidos, Sonóridos, Ándidos, Istmidos, Amazónidos, Pámpidos, Láguidos y Fuéguidos) para los que describe sus características diagnósticas. En la región patagónica estarían representados únicamente los grupos Fuéguido, Pámpido y Ándido.

El esquema clasificatorio desarrollado por Imbelloni (1938) fue modificado posteriormente por Canals Frau (1944). Este autor propuso incorporar un nuevo grupo denominado Huárpido-Comechingón que se distribuiría en las actuales provincias de San Juan y Mendoza. A partir de la información disponible acerca de las familias lingüísticas y de datos somatológicos, distinguió ocho grupos Huarpes. El grupo Huarpe-Comechingón se caracteriza por cráneos dolicoides, estatura relativamente alta, complexión leptosoma, fuerte pilosidad y color oscuro. Asimismo, plantea que los Huarpes presentarían relaciones con los Uros del altiplano boliviano, los Láguidos y con grupos dispersos del oriente de los Andes, y considera que todos ellos serían vestigios de una unidad mayor disuelta que habría pertenecido a la primera capa americana. Este autor sugiere que los primeros inmigrantes del subcontinente se habrían dividido en dos grandes corrientes luego de atravesar el istmo centroamericano, una se habría desplazado por el noreste y luego hacia el sur (i.e. los grupos del Planalto septentrional y central de Brasil, y los Láguidos) y la otra por la parte occidental de Sudamérica a través de laderas y penillanuras orientales de la cordillera andina, correspondiente a los Huárpidos. Ambos grupos tendrían un estrecho parentesco racial en sus orígenes. Además, este autor denominó a los Pámpidos como Patagónidos. Imbelloni (1950) cuestionó la existencia del grupo Huárpido como una entidad independiente, ya que había sido formulado sobre la base de rasgos somáticos característicos de los Pámpidos.

El trabajo de Menghin (1952) contribuyó al encuadre teórico conceptual dando un marco amplio a la prehistoria sudamericana. Con relación a las poblaciones de Patagonia, retoma ideas elaboradas por otros autores. Consideró que en tiempos históricos la región estuvo poblada por tres grupos raciales, que se corresponderían con tres etnías y grupos lingüísticos: 1- los Alakaluf y Yámanas; 2- los Tehuelches insulares (Selknam y Haush) y continentales (Aonikenk, Metcharnue, Chehuachekenk y Gününa Küna); y 3- los Araucanos. Estos tres grupos corresponden, respectivamente, a los tipos raciales Fuéguido, Pámpido y Ándido de la clasificación de Imbelloni (1938).

Dentro de los estudios que abordaron el poblamiento de Patagonia desde perspectivas raciales, el trabajo de Bórmida (1953-1954) resulta particularmente relevante debido a la fuerte influencia que ejerció sobre los autores que trabajaron posteriormente en esta problemática. El trabajo incluye muestras de gran tamaño que cubren espacialmente toda la región patagónica y cuya procedencia geográfica es conocida con precisión. A partir del análisis de los tipos de deformación craneana establece que las capas humanas más antiguas que poblaron la Patagonia no presentaban deformación artificial, que la deformación tabular erecta (tipos pseudocircular, planofrontal y planolámbdica) contiene valor étnico y que dentro de esta el tipo planolámbdico sería el más reciente de los tipos presentes en la región.

La variación morfológica craneofacial observada en los restos óseos humanos recuperados en la región fue explicada por Bórmida (1953-1954) en términos de sucesivas oleadas migratorias provenientes de diversas áreas (v.g. Amazonas, Andes). A partir del estudio basado en métodos craneométricos y craneoscópicos plantea la existencia de cuatro tipos craneanos, tres de los cuales serían puros de Patagonia. El *Ellipsoides patagonicus*, de mayor antigüedad por su gran dispersión geográfica, el *Platistegoides onensis*, considerado metamórfico con intervención de grupos Fuéguidos, el *Hipsistegoides lagoides* y el *Ooides fueguinus*. Plantea también la presencia de un quinto tipo, el araucano, de procedencia extra patagónica. Por otro lado, describe tres tipos faciales que corresponderían a la cara pámpida, araucana y fuegoide. Considerando estos tipos raciales reconstruyó el proceso de poblamiento de Patagonia, así como las relaciones entre los grupos raciales. En síntesis, este autor propuso que a finales del Pleistoceno y comienzos del Holoceno habría llegado a las llanuras del sur una oleada de grupos cazadores caracterizados por una cultura miolítica, que previamente se habría extendido por todo Sudamérica. Estos individuos pertenecían a la raza Pámpida, con una forma craneana del tipo *Ellipsoides patagonicus*. Esta oleada ocupó toda la región patagónica y atravesó el Estrecho de Magallanes llegando hasta Tierra del Fuego. En su desplazamiento los grupos Pámpidos encontraron ya establecidos en la costa a los grupos Fuéguidos, de economía cazadora. El contacto entre las razas resultó en la asimilación o el arrinconamiento definitivo de los Fuéguidos sobre la zona atlántica en el extremo meridional del continente. Con posterioridad a la llegada de los Pámpidos, una segunda oleada humana de Láguidos, provenientes posiblemente del litoral de Brasil, penetró en las llanuras del sur y siguió el sistema de los grandes ríos argentinos. Luego de haber provocado la separación de los cazadores del Chaco de los charrúas se extendió por las

llanuras pampeanas desplazando y asimilando a los Pámpidos que las habitaban o infiltrándose entre ellos. Quizás siguiendo la costa atlántica llegaron a las zonas meridionales del norte de Patagonia hasta la latitud máxima de su desplazamiento que parece haber sido la correspondiente al bajo río Negro. Sus influencias culturales irradiaron toda la Patagonia. La población Láguida de las llanuras del sur debió sobrevivir durante un periodo suficiente como para recibir la fuerte influencia cultural andina que ya se insinuaba sobre el área, uno de cuyos elementos característicos sería la deformación circular presente en sitios de Río Negro. Los Láguidos se diluyeron en los Pámpidos que los rodeaban. Posteriormente, se observan influencias culturales de los pueblos andinos sobre los Pámpidos, evidenciadas, entre otras cosas, por la adopción de la deformación cefálica planofrontal. Finalmente, sobre las poblaciones Pámpidas puras del centro y norte de Patagonia y sobre los núcleos residuales mestizos de Pámpidos-Láguidos se observa el impacto de las invasiones araucanas en momentos cercanos al contacto hispano-indígena.

Patti de Martínez Soler (1967) estudió una muestra de cráneos provenientes de San Blas y asignó los cráneos dolicoides altos y de cara larga al grupo *Hispsistegoides lagoides* propuesto por Bórmida (1953-1954). La autora comparó esta muestra con la serie de Canals Frau del grupo Huarpe-Comechingón y postuló la existencia de una conexión entre los paraderos de San Blas y los grupos de Cuyo (de tipo Huárpido) basándose en la afinidad morfológica entre ambas series y en la presencia de un mismo rasgo cultural andino, la deformación craneana tabular erecta. Estos restos formarían parte de un *substratum* dolicocéfalo Láguido aculturado por los Ándidos y cuya difusión se produjo diacrónicamente por dos vías, en dirección sur-suroeste por la mesopotamia y provincia de Buenos Aires hasta nordpatagonia, y por un proceso de flujo y reflujo por vía hidrográfica hacia la cordillera deslizándose por los valles longitudinales y posteriormente hacia el mar. Asimismo, plantea la existencia de un grupo racial homogéneo en Cuyo y Pampa. Fortich Baca (1976) realizó una revisión de los trabajos sobre Patagonia y concluyó que el área de nordpatagonia puede ser considerada como la más compleja en cuanto a la composición étnica. Se encontrarían allí cuatro etnias que en orden cronológico de llegada al área corresponderían a la raza Fuéguida, Pámpida, Láguida y Ándida, a las que se agregarían las formas mestizas. Más recientemente, algunos cráneos procedentes de los sitios Cueva Haichol y Mata Molle, en la provincia de Neuquén, fueron también asignados al tipo Láguido propuesto por Imbelloni (Marcellino 1992; Marcellino y Colantonio 2000).

Considerando los trabajos discutidos en los párrafos anteriores, el esquema general acerca del poblamiento de Patagonia hacia mediados del siglo XX puede sintetizarse de la siguiente manera: los primeros grupos que habitaron la Patagonia corresponderían a la raza Fuéguida. Posteriormente, habrían ingresado al territorio grupos Pámpidos que ocuparon las llanuras de Patagonia continental e Isla Grande de Tierra del Fuego desplazando a los Fuéguidos hacia el extremo sur donde sobrevivieron los grupos Yámana y Alakaluf. En el noreste de Patagonia se evidenciaría el ingreso de poblaciones Láguidas procedentes del litoral atlántico desde el Norte. Finalmente, en momentos tardíos ingresaron a la región grupos Ándidos desde Chile.

Segunda etapa de las investigaciones: la perspectiva evolutiva.

A partir de la década de 1950, dentro de la antropología biológica se produjo una renovación teórico-metodológica que implicó el progresivo abandono de la clasificación y un interés creciente por establecer las causas de la variación en el marco de una teoría formal (Hunt 1981; Washburn 1951, 1953). Los nuevos estudios adoptan un enfoque poblacional para el estudio de la variación morfológica y enfatizan en el análisis de los procesos en lugar de la descripción. En Argentina el cambio de una orientación morfológica clasificatoria a una explicativa se produjo recién hacia mediados de la década de 1970 (Marcellino 1985).

En este nuevo contexto, la diferenciación biológica de las poblaciones humanas que habitaron la región patagónica ha sido abordada desde una perspectiva evolutiva (Barrientos y Perez 2004; Cocilovo 1981; Cocilovo y Di Rienzo 1984-1985; Cocilovo y Guichón 1985-1986; González-José 2003; Lahr 1995; Mendez y Salceda 1995; Mendez et al. 1997; Pucciarelli et al. 2003; Rothhammer y Silva 1990; Sardi 2002; entre otros). Estas investigaciones se han orientado, principalmente, al estudio de la variación morfológica craneofacial en muestras de restos óseos, mediante una aproximación métrica multivariada, con el objetivo de discutir relaciones evolutivas entre las poblaciones y estudiar el poblamiento del área a distintas escalas espaciales (v.g. regional, continental y extracontinental). Los patrones de variación espacial encontrados a partir del análisis craneofacial han sido atribuidos a la acción de diferentes procesos y eventos evolutivos que modelaron la estructura e historia de las poblaciones humanas patagónicas tardías.

A una escala supraregional, los resultados obtenidos han señalado la existencia de gran variación morfológica y una correspondencia general de la misma con la ubicación

geográfica de las muestras analizadas (Cocilovo y Di Rienzo 1984-1985; González-José 2003; Mendez y Salceda 1995; Perez 2006; Rothhammer y Silva 1990; Sardi et al. 2004, 2005). Asimismo, dentro de este ordenamiento espacial se han identificado conglomerados de muestras correspondientes a la región cordillerana norte de Argentina, al noreste de Patagonia y a Patagonia insular (Cocilovo 1981; Cocilovo y Di Rienzo 1984-1985; Colantonio y Marcellino 2000; González-José 2003; Guichón 2002; Perez 2006). A partir de estos resultados se ha sugerido una mayor relación, por un lado, entre los grupos del litoral patagónico (desde el río Colorado hasta Tierra del Fuego) con poblaciones del noreste de Argentina y, por otro lado, entre los grupos cordilleranos y precordilleranos (i.e. Noroeste Argentino, Cuyo y Sierras Centrales) (Cocilovo 1981, Cocilovo y Di Rienzo 1984-1985; Cocilovo y Neves 1988-1989).

Para explicar este patrón geográfico se ha formulado la hipótesis de dos posibles vías de poblamiento en la región, una litoral y otra andina (ver Fabra et al. 2007; González-José et al. 2001a; Guichón 2002). Tal hipótesis supone que la diferenciación se habría mantenido hasta momentos tardíos debido al flujo génico restringido entre ambas zonas. Sin embargo, algunos estudios realizados a partir de muestras procedentes de la región cordillerana y precordillerana central (i.e. Neuquén, Mendoza y San Juan) encontraron similitudes morfológicas craneofaciales entre estas poblaciones y las del noreste de Patagonia. Estos resultados han conducido a plantear la existencia de un alto nivel de flujo génico entre ambas áreas, atribuible tanto a migraciones a lo largo de los ríos Negro y Colorado (Colantonio y Marcellino 1985), como a la formación de una metapoblación extendida en el norte de Patagonia durante la última parte del Holoceno tardío (Barrientos y Perez 2002; Barrientos et al. 2006).

Una alternativa planteada para dar cuenta de la estructuración geográfica entre las muestras sugiere que el aislamiento por distancia sostenido a lo largo de un período temporal extenso podría haber sido un factor relevante involucrado ya sea en la diferenciación entre las poblaciones, como en el mantenimiento a través del tiempo del patrón inicial generado por efecto fundador (González-José 2003; Perez 2006; Rothhammer y Silva 1990). En este sentido, se ha planteado que la diferenciación entre las muestras procedentes del litoral atlántico y la región precordillerana podría ser resultado de la distancia geográfica entre ellas (Perez 2006).

Por otro lado, se ha señalado que el patrón de variación morfológica coincidente con la distribución geográfica de las muestras, podría estar en parte relacionado con factores ambientales ya que corresponde también con la variación latitudinal y climática

(Bernal et al. 2006; González-José 2003; Mendez et al. 1997*;* Rothhammer y Silva 1990). En este sentido, se ha sugerido que la forma de la apertura nasal, las proporciones corporales y la robustez ósea podrían constituir una respuesta adaptativa a las bajas temperaturas características del extremo sur de Patagonia (Bernal et al. 2006; González-José 2003; Hernández et al. 1997; Pearson y Millones 2005; Perez et al. 2007).

Los rasgos morfológicos singulares que distinguen a las poblaciones del sur de Patagonia, presentes especialmente en las muestras de Tierra del Fuego e islas circundantes, también han sido atribuidos a la presencia de poblaciones con un origen filogenético diferente al resto de los amerindios (González-José et al. 2001a, 2003; Lahr 1995). Desde esta perspectiva, se ha considerado que las particularidades de estas poblaciones serían el resultado de la retención de caracteres ancestrales, presentes en los primeros pobladores del continente. Lalueza y colaboradores (1997) apoyaron esta hipótesis de un origen diferente de las poblaciones de Patagonia continental y Tierra del Fuego a partir del análisis de ADN mitocondrial realizado sobre restos óseos y dentales de individuos asignados a las etnias Selknam, Yámana, Alakaluf y Aonikenk. Los autores encontraron ausencia total de los haplogrupos A y B en estos grupos. Tales resultados, junto con la frecuencia decreciente del haplogrupo A en las latitudes del sur y la ausencia del B más allá de los 55º en América y Asia, apoyarían la idea de que los primeros pobladores de América no presentaban ninguno de estos dos haplogrupos.

Contrariamente, los análisis filogenéticos del ADN mitocondrial (Moraga et al. 2000) y el estudio de las secuencias del cromosoma Y (García-Bour et al. 2004) señalan un origen común para todas las poblaciones de Sudamérica. El análisis filogenético de la secuencia D-Loop del ADNmt de Tierra del Fuego y de otras poblaciones de Sudamérica demuestra que los haplogrupos C y D presentes en el extremo sur se agrupan con las secuencias correspondientes al resto de las poblaciones del continente (Moraga et al. 2000). De manera similar el análisis, de la región hipervariable (HVRI) de una muestra esqueletal de Tierra del Fuego indica que todas las secuencias pueden ser adscriptas a los haplogrupos amerindios C y D (García-Bour et al. 2004). A partir del estudio de las secuencias del cromosoma Y se ha arribado a resultados similares. Los mismos señalan que la existencia de diferencias en las frecuencias de los haplogrupos sería un fenómeno local producido por la pérdida de los haplogrupos A y B en Tierra del Fuego y en las poblaciones del sur de Patagonia continental. De acuerdo con Moraga y colaboradores (2000) esta tendencia sería el resultado del efecto fundador ocurrido durante el

poblamiento inicial del cono sur del continente por pequeños grupos de cazadores recolectores durante el Pleistoceno.

A una escala local, en el sur de Patagonia y Tierra del Fuego se han encontrado diferencias craneofaciales entre cazadores recolectores terrestres y marinos de Tierra del Fuego (Cocilovo y Guichón 1985-1986; Hernández 1992). Este patrón ha sido explicado tanto por un origen diferente, como por un proceso de diferenciación local resultante de la adaptación a las diferentes formas de subsistencia (González José 2003; Guichón 2001; Hernández 1992; Hernández et al. 1997).

De un modo más general, sobre la base de evidencia craneofacial (González-José 2003) así como a evidencia arqueológica (Barrientos y Perez 2004; Belardi 2004; ver también Borrero 2001b), se ha postulado para el Holoceno tardío la existencia de dinámicas poblacionales distintas al norte y al sur del río Chubut, posiblemente relacionadas con diferencias en la densidad demográfica, en la organización cultural y en la variación ambiental (Barrientos y Perez 2004; Borrero 1994-1995, 2001b; Goñi et al. 2000-2002). Mientras que aproximadamente al sur de la cuenca del río Chubut serían esperables densidades muy bajas y un mayor aislamiento poblacional, en particular antes de la introducción del caballo en momentos históricos, al norte de esta cuenca se habría producido un proceso de expansión geográfica desde áreas de mayor concentración poblacional, tales como los valles inferiores de los grandes ríos norpatagónicos (i.e. Chubut, Negro y Colorado) y el litoral Atlántico. A una escala supraregional, el aislamiento geográfico y genético permitiría dar cuenta de la mayor diferenciación morfológica de las poblaciones del sur respecto de las del norte (Béguelin y Barrientos 2006).

2.2. Estado actual de las investigaciones sobre las características dentales de las poblaciones humanas de Patagonia.

Los primeros trabajos sobre las características dentales de las poblaciones humanas de Patagonia se centraron en la descripción de los tipos de modificaciones intencionales (i.e. mutilaciones dentarias), de aspectos morfológicos y morfométricos de la corona y la raíz, y del desgaste dental.

La presencia de mutilaciones dentarias fue establecida en muestras osteológicas de diversas áreas de la región patagónica (v.g. río Deseado, río Chubut, lago Buenos Aires) (Delfino 1948; Dembo 1937, 1939; Dembo e Imbelloni 1938; Vignati 1939, 1948). Los principales objetivos de estos estudios fueron construir esquemas clasificatorios a partir de la descripción de diferentes tipos de mutilaciones, establecer su distribución geográfica, generar hipótesis sobre las técnicas empleada para obtenerlas (i.e. fractura, limado, extracción), así como dilucidar la causa, intención y fines de tales prácticas (v.g. estético, identificación grupal, evitar patologías, indicación del pasaje de etapas como el comienzo de la edad adulta). El interés en este tema fue disminuyendo hasta ser abandonado hacia la década de 1960.

Por otro lado, Vignati (1941) realizó, desde una perspectiva taxonómica, un estudio comparativo que incluyó muestras de poblaciones de las regiones patagónica (Río Negro y Tierra del Fuego), pampeana (Miramar, fósiles hallados en el Túmulo de Malacara y Chocorí) y chaqueña, entre otras. El análisis consistió en la descripción morfológica y morfométrica de las coronas y raíces, y del desgaste oclusal e interproximal. Asimismo, efectuó análisis a nivel interespecífico basados en la descripción de molares de fósiles europeos (*Palaeoantropus heidelbergensis, Eoanthropus dawsoni, Sianantropus pekinensis, Homo neanderthalensis*, entre otros) y de otras especies de primates (Gorila, Pongo y Chimpancé). Las comparaciones se basaron, específicamente, en la distribución de rasgos de variación discontinua (v.g. número de cúspides), en las características de la cavidad pulparia y de la implantación de las raíces mediante el empleo de imágenes radiográficas, y en el tamaño descripto a través de los diámetros mesiodistal y bucolingual de estos dientes.

Los estudios que abordaron el análisis del desgaste y de las caries dentales fueron fundamentalmente descriptivos y se basaron, en general, en un reducido número de casos (Abella 1910; Dobrovsky 1946; Vignati 1941). Dentro de estos estudios se destaca el

trabajo de Dobrovsky (1946), tanto por el tamaño muestral empleado como por la metodología aplicada. Este autor relevó detalladamente el grado de desgaste de las piezas dentales de 18 cráneos de individuos provenientes del valle del río Chubut y discutió la relación de la alimentación con la abrasión, el empleo de diversas clasificaciones atinentes a forma y grado de desgaste y los mecanismos responsables de la abrasión.

En los últimos veinte años, las investigaciones que incluyen evidencia dental se han incrementado notablemente. En este sentido, una de las principales líneas en desarrollo se orienta al análisis de indicadores de salud y nutrición con el fin de estudiar la adaptación de las poblaciones patagónicas. Particularmente, se ha evaluado: a) la presencia de indicadores paleopatológicos, tales como caries, abscesos y enfermedad periodontal, con el fin de establecer el estado de salud bucal de estas poblaciones; b) la presencia de hipoplasias del esmalte dental, con el objetivo de estimar el grado de estrés metabólico-sistémico al que podrían haber estado sometidas; y c) el grado y patrón de desgaste macro y microscópico con el fin de aportar al conocimiento de la dieta y de los usos paramasticatorios de la dentición en las poblaciones cazadoras recolectoras prehispánicas (Bernal et al. 2006, 2007; Bollini y Pérez 2001; Constantinescu 1997, 1999; Della Negra y Novellino 2005; Gaete et al. 2004; García Guraieb 2006; García Guraieb y Maldonado 2005; Guichón 1993, 1995; Kozameh 1993, 2004; Kozameh y Barbosa 1992; Kozameh y Benítez 2005; Mendonça 1993; Miranda 1986; Novellino 2002; Novellino y Guichón 1997-1998; Pérez-Pérez y Lalueza 1992; Prates et al. 2006; Restelli et al. 2002; entre otros). En conjunto, los resultados obtenidos por estos estudios señalan que las poblaciones cazadoras recolectoras de Patagonia presentaban una baja frecuencia de caries y de hipoplasias del esmalte, y un elevado grado de desgaste dental. Sin embargo, se han registrado variaciones geográficas y temporales en estas variables, observándose una reducción en la tasa de desgaste en diversas áreas desde el Holoceno tardío inicial al final (Bernal et al. 2006, 2007). Asimismo, la proporción de caries presentó variaciones entre las áreas, encontrándose los valores mas bajos entre las poblaciones de Tierra del Fuego (de 0 a 1,2 %; Guichón 1993, 1995; Kozameh 1993; Pérez-Pérez y Lalueza 1992) y del norte y centro de Patagonia (entre 0% y 5%; Bernal et al. 2007). Los valores más elevados fueron registrados en muestras de Neuquén, con porcentajes que se acercan a los observados en agricultores (30 %; Kozameh y Barbosa 1992).

Mendonça (1993) realizó una importante contribución a la caracterización de la dieta de poblaciones de agricultores, pastores -procedentes de Quebrada de Humahuaca,

Pucará de Tilcara y Puna, provincia de Jujuy- y cazadores-recolectores -procedentes de Lago Buenos Aires, provincia de Santa Cruz-, mediante el análisis de micro-desgaste dental. Los principales resultados indican diferencias entre los grupos como podría ser esperado por sus diferencias en cuanto a la subsistencia. Las evidencias de pulido y la relación entre estrías, pulidos y hoyos señalan que las dietas de las poblaciones patagónicas habrían incluido un porcentaje elevado de fibras y alimentos con un moderado a marcado poder abrasivo.

Otro tema abordado en los últimos años ha sido la estimación de la edad de muerte en individuos adultos mediante el cálculo de la altura de la corona como una medida de desgaste dental (Barrientos et al. 2001). Esto se basa en la correlación que presenta el desgaste con la edad de muerte de los individuos en aquellas muestras que exhiben elevados grados de desgaste. Los resultados preliminares obtenidos para muestras arqueológicas de cazadores recolectores del sudeste de Pampa y de Patagonia centro-meridional sugieren que esta metodología resulta un medio confiable y eficiente de derivar edades de los individuos adultos a partir de los subadultos. Esta propuesta metodológica permitiría ampliar el espectro de técnicas disponibles para estimar la edad en muestras para las que no se cuenta con elementos del esqueleto postcraneal.

Recientemente, se han desarrollado estudios de rasgos de variación discontinua en poblaciones de Argentina, entre las que se incluyen muestras de Patagonia, con el objetivo de evaluar el grado de relación biológica entre estas y otras poblaciones extra-americanas (i.e. mongoloides, caucasoides y negroides) en el contexto de la problemática del poblamiento americano (Bollini et al. 2005, 2006). Los resultados de estos análisis sugieren una mayor semejanza entre las poblaciones de Argentina con las mongoloides (particularmente las sinodontes de Asia y Australia) y un alejamiento respecto a poblaciones negroides y caucasoides. Desde una perspectiva regional, Luna y Bernal (2005) analizaron variables no métricas dentales con el fin de estudiar las relaciones evolutivas entre poblaciones del Holoceno tardío de Pampa y Patagonia. Los resultados obtenidos indican una relación más estrecha entre las muestras del norte y centro de Patagonia con una muestra procedente de Pampa Seca, y una mayor distancia de estas respecto de una muestra de San Blas.

Los estudios basados en medidas dentales de la corona que incluyen muestras de Patagonia se limitan a los trabajos de Lahr y Wrigth (1996) y Hanihara e Ishida (2005). El primero evalúa la relación entre el tamaño dental, mediante las dimensiones bucolinguales de la corona de los molares, y el grado de robustez craneofacial en

poblaciones de Patagonia continental e insular. Ambas variables parecen estar correlacionadas debido a la acción de fuertes restricciones en el tamaño que actúan durante el desarrollo. El trabajo de Hanihara e Ishida (2005) evalúa la variación métrica dental a una escala mundial incluyendo un total de 72 poblaciones entre las que se encuentra una muestra de individuos procedentes de Tierra del Fuego. Analizan diferencias en tamaño y forma en individuos femeninos y masculinos con el fin de evaluar la variación geográfica y las relaciones interpoblacionales. En un contexto de variación mundial, la muestra de Tierra del Fuego presenta mayor similitud con aquellas procedentes de Norte y Sudamérica.

En síntesis, a partir de la revisión realizada, surge claramente la escasa cantidad de información dental generada para la región patagónica. Esto presenta una estrecha vinculación con el reducido número de líneas de investigación que se han desarrollado de modo sistemático a través del tiempo. En este sentido, el estudio de las modificaciones intencionales del cuerpo desde un enfoque Histórico-cultural, fue tempranamente abandonado. A comienzos del siglo XX se realizaron los primeros análisis del desgaste y de las patologías dentales caracterizados por un fuerte énfasis descriptivo. Estos estudios lograron consolidarse recién en la década de 1980 con la adopción de un enfoque biocultural (Goodman et al. 1988), cuyo objetivo es la evaluación de aspectos adaptativos de las poblaciones humanas. Finalmente, el análisis de la variación en forma y tamaño dental para la discusión de la evolución de las poblaciones humanas que habitaron la región patagónica durante el Holoceno, se encuentra aún en una fase inicial de desarrollo.

CAPÍTULO 3

MARCO CONCEPTUAL

3.1 Regulación de la morfogénesis dental……. 47
Patrones temporales de la formación dental en *Homo sapiens*…….. 53
3.2 Heredabilidad de la morfología dental y el empleo de caracteres cuantitativos en estudios evolutivos…….. 54
3.3 Procesos de diferenciación poblacional……... 58
Modelo de aislamiento por distancia…… 60
Expansiones, fragmentaciones y extinciones poblacionales…… 63

En este capítulo se desarrollan las bases genético-moleculares e histológicas del desarrollo dental con especial énfasis en aquellos procesos que afectan el tamaño y la forma dental. Asimismo, se delinean los procesos evolutivos responsables de la variación dental y se discute la relevancia de este tipo de información morfológica para el estudio de relaciones evolutivas entre poblaciones humanas.

3.1 Regulación de la morfogénesis dental

En la especie humana, la dentición está diferenciada en la arcada dental con regiones específicas de dientes unicúspides (incisivos y caninos) y multicúspides (premolares y molares), es decir, presenta un patrón de tipo heterodonte[1] (Butler 1937, 1939; Dahlberg 1945; Hillson 1996; Osborn 1978). Esta diferenciación se repite en cada mitad de las arcadas inferior y superior, observándose un incremento de la complejidad morfológica de la corona y de la raíz en sentido mesio-distal (Zhao et al. 2000). Otra de las características es el desarrollo de una dentición temporaria o decidua que es reemplazada por la permanente a lo largo de la vida del individuo; esta condición se conoce con el nombre de difiodontia. La dentición decidua está formada por 20 piezas dentales -2 incisivos, 1 canino y 2 molares en cada hemiarcada- que erupcionan durante la infancia, mientras la permanente está compuesta por 32 piezas -2 incisivos, 1 canino, 2 premolares y 3 molares en cada hemiarcada- (Figura 3.1).

La presencia de distintas clases de dientes, que se repiten a lo largo de las arcadas, ha conducido a postular la existencia de distintos campos morfogenéticos (Butler 1937, 1939). Los dientes ubicados dentro de un campo presentan numerosos atributos comunes, por lo tanto, es esperable que las medidas de la corona de estos dientes estén positiva y significativamente intercorrelacionadas (Harris y Bailit 1988).

[1] Existen varias hipótesis que intentan dar cuenta de los mecanismos responsables de la heterodoncia. Butler (1937, 1939) adaptó una versión de la **teoría del campo morfogenético**. Propuso que los primordios dentales serían idénticos en los estadios iniciales de desarrollo (i.e. equipotentes), y que la clase de diente estaría determinada por sustancias morfogenéticas presentes en el mesénquima en un gradiente de concentración a lo largo del eje mesio-distal. Es decir, los gérmenes dentales desarrollan distintas morfologías por su diferente localización en un campo, en el cual están presentes determinadas concentraciones de morfogenes. Una explicación diferente, denominada **teoría del clon**, fue desarrollada por Osborn (1978). Esta teoría propone la presencia de tres primordios en un estadio temprano de odontogénesis, asociados con clases específicas de dientes, un primordio anterior, un primordio canino, y un primordio posterior. Esos primordios no serían equipotentes, es decir, a diferencia del modelo de Butler, están determinados desde su formación.

Sin embargo, los campos no son completamente independientes, encontrándose una elevada correlación entre las variables métricas de toda la dentición (Harris 1998).

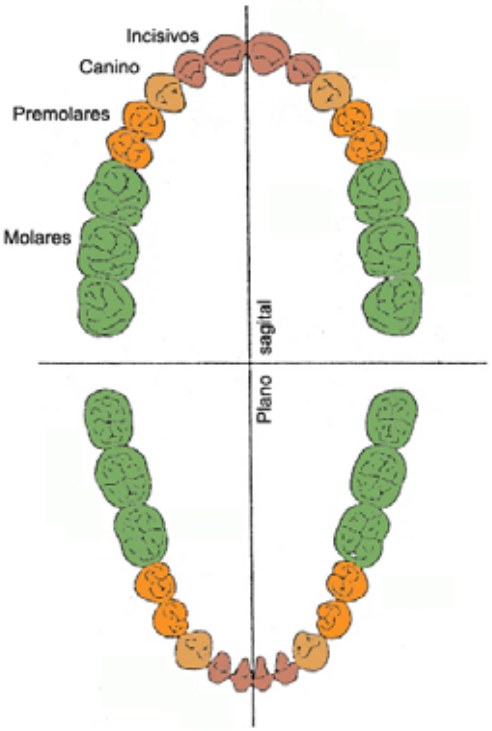


Figura 3.1: Ubicación de la dentición permanente en el maxilar superior (parte superior del gráfico) y en la mandíbula (parte inferior del gráfico).

El tipo y localización de las diferentes clases dentales está determinado por la expresión de numerosos genes *homeobox* presentes en el ectomesénquima derivado de las crestas neurales (McCollum y Sharpe 2001; Ohazama y Sharpe 2004; Sharpe 1995, 2000; Thesleff y Sharpe 1997; Thomas et al. 1997; Tucker et al. 1998; Figura 3.2). Estos genes se expresan en distintos dominios espaciales en el mesénquima de los maxilares en etapas tempranas del desarrollo. Mientras los genes Barx1, Dlx1, Dlx2 dirigen la formación de dientes multicúspides a partir de las células mesénquimaticas, genes como Msx1, Msx2 y miembros de la familia Alx dirigen la formación de los dientes monocúspides (McCollum y Sharpe 2001; Sharpe 1995; Tucker y Sharpe 1998).

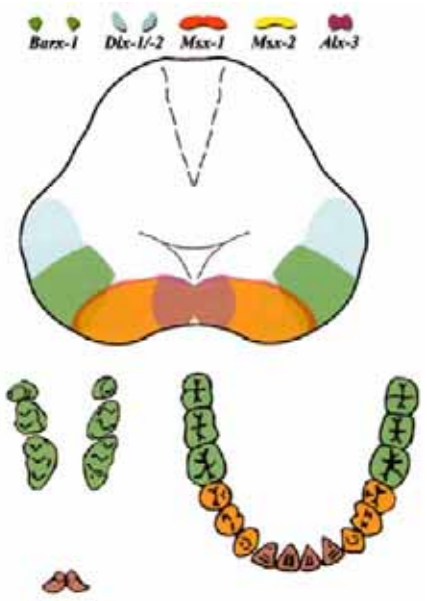


Figura 3.2: Representación esquemática del modelo Código odontogenético *homeobox* del patrón dental. Se presenta la vista oral de los primordios mandibulares mostrando los dominios de varios genes *homeobox*. Los mismos son representados por diferentes colores, donde se superponen los dominios los colores son combinados, por ejemplo el dominio donde Msx1 (rojo) y Msx2 (amarillo) se superponen, se colorea en naranja. Reproducido de McCollum y Sharpe (2001)

Los procesos histológicos que dan lugar a la morfogénesis dental están bien documentados y sus principios fundamentales fueron delineados desde fines del siglo XIX (Cohn 1957). El desarrollo dental es controlado por la acción e interacción de tejidos mesenquimáticos derivados de las crestas neurales y tejidos epiteliales derivados del ectodermo (Jernvall y Thesleff 2000; Keranen et al. 1999; Thesleff y Sharpe 1997). Es decir, los distintos tejidos dentales tienen un origen embriológico diferente. El esmalte deriva de células del ectodermo, específicamente, de una capa de células epiteliales que recubre los procesos maxilar y mandibular en el embrión. La dentina, la pulpa, el cemento y las fibras periodontales derivan de células mesénquimaticas originadas a partir de las crestas neurales.

La primera evidencia del desarrollo dental es la formación de un engrosamiento en el epitelio oral que crece dando origen a un proceso externo o lámina vestibular y a uno interno, conocido como lámina dental (Butler 1956; Cohn 1957). Las células del epitelio se diferencian en ameloblastos –i.e. células formadoras de esmalte- mientras el mesénquima, ubicado por debajo del mismo, da lugar a los odontoblastos –i.e. células formadoras de dentina- (Jernvall y Teshleff 2000). A partir de la lámina dental cada diente individual atraviesa una serie de estadios cuya denominación corresponde a la

forma que adoptan estas estructuras (i.e. estadio yema, casquillo y campana, Figura 3.3). Durante este proceso el epitelio interno se pliega para dar origen a los órganos del esmalte, y el ectomesénquima ubicado por debajo del mismo se condensa formando la papila dental (Zhao et al. 2000). Más externamente, las células mesenquimáticas se extienden alrededor del órgano del esmalte formando el folículo dental. Recientemente, ha sido sugerido que el epitelio tendría la función de regular el tamaño de las cúspides, mientras el mesénquima regularía el tamaño dental. En consecuencia, el número de cúspides sería regulado conjuntamente por el tamaño dental y el de las cúspides (Cai et al. 2007).

A partir del estudio de los patrones de expresión de genes reguladores del desarrollo se determinó el rol fundamental en el control del desarrollo dental de un conjunto de células epiteliales densamente agrupadas e indivisibles, denominadas nudos o centros del esmalte, que interactúan con el tejido circundante secretando moléculas necesarias para la morfogénesis -Figura 3.3- (Vaahtokari et al. 1996). En esta región se expresan una serie de genes que codifican moléculas de señalamiento que han sido detectadas en numerosos centros de señalamiento en el embrión (Vaahtokari et al. 1996). La expresión de estos genes en el centro del esmalte implica que este conjunto de células es un centro de señalamiento que organiza y controla el crecimiento y desarrollo dental (Tucker y Sharpe 1999). Recientemente, se ha establecido la importancia de la proteína denominada ectodin, inhibidor de las proteínas morfogenéticas del hueso (BMPs, proteínas morfogenéticas óseas; Laurikkala et al. 2003), en la correcta delineación espacial de los centros del esmalte y las cúspides. Esta proteína se expresa alrededor del centro del esmalte, señalando las regiones en las que se desarrollarán cúspides y valles dentro de cada diente individual (Kassai et al. 2005). Dado que también se encuentra entre las áreas correspondientes a cada diente, estaría involucrada en la separación de los dominios de expresión de los mismos. La confirmación de la existencia del inhibidor sugiere que la selección ha favorecido intrincados mecanismos regulatorios que canalizan el desarrollo dental para prevenir posibles perturbaciones que podrían afectar el patrón de oclusión (Kassai et al. 2005).

El estadio casquillo que determina la futura base de la corona, comienza con la formación del centro primario del esmalte en el extremo de la yema dental (Jernvall y Jung 2000). El rol embriológico del centro del esmalte parece estar relacionado con el plegamiento del epitelio promoviendo el crecimiento del germen dental en los tejidos circundantes mediante la liberación de varias familias de moléculas de activación y

factores de crecimiento (v.g. BMPs, FGFs factores de crecimiento de los fibroblastos, SHH proteínas *Sonic hedgehog* y WNT homólogos de *wingless*). En los dientes unicúspides, la formación del casquillo representa básicamente todo el epitelio plegado necesario para su desarrollo. El extremo del mismo conformará el extremo de la corona del futuro diente, mientras los lados continúan creciendo hacia abajo para formar el margen cervical y eventualmente la raíz (Jernvall y Jung 2000). Una vez formado el casquillo, el centro primario desaparece rápidamente, vía apoptosis[2] (Matalova et al. 2006).

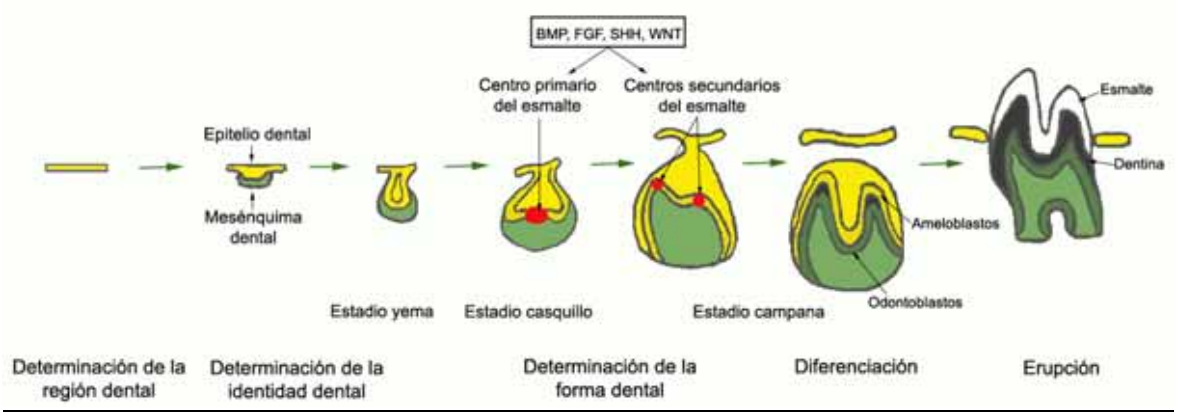


Figura 3.3: Representación de los factores de señalamiento y trascripción que median la interacción entre el epitelio y el mesénquima. Las cascadas moleculares se presentan en la parte superior y los estadios morfológicos correspondientes en la parte inferior. Amarillo: epitelio dental; rojo: centros del esmalte; verde: mesénquima dental. Modificado de Jernvall y Jung (2000).

[2] La apoptosis o muerte celular programada es un proceso esencial en múltiples estadios del desarrollo dental (v.g. en la formación del estadio yema, en la reducción de la lámina dental y en la eliminación de los centros del esmalte), determinado por la acción de diversas moléculas tales como la familia de proteasas denominada caspasas (Matalova et al. 2006).

En los dientes multicúspides aparecen nuevos centros del esmalte en el extremo de las futuras cúspides, denominados centros secundarios (Jernvall et al. 1994; Figura 3.3). Estos centros tampoco proliferan y son removidos vía apoptosis del mismo modo que los primarios. Los centros secundarios son genéticamente idénticos, es decir, no hay genes que individualmente o combinados puedan marcar la identidad de una cúspide; por lo tanto, el desarrollo de las diferentes cúspides requiere el control espacial y temporal de los centros (Jernvall y Jung 2000; Zhao et al. 2000). En este sentido, el patrón espacial de los centros influye en la posición relativa de las cúspides, mientras que su espaciamiento temporal determinaría su tamaño. Las cúspides de mayor tamaño comienzan su formación con anterioridad a las de menor tamaño, por ejemplo, el desarrollo del metacono[3] es anterior al del paracono[3] cuyo tamaño es menor. Dentro de un diente la presencia y el tamaño de las cúspides que se forman tardíamente dependen de aquellas que se han desarrollado con anterioridad. Esto sugiere que la formación de nuevos centros y el señalamiento molecular depende de y esta recíprocamente unido a la morfología precedente (Jernvall y Jung 2000; Salazar Ciudad y Jernvall 2002). Basándose en estas evidencias, Jernvall (2000) propuso un patrón de cascada de espaciamiento de las cúspides que podría promover la evolución de nuevas cúspides. De acuerdo con este modelo, la posición de un centro secundario dependería de los anteriores y la evolución de nuevas cúspides no requeriría la evolución de nueva información sobre el desarrollo. Un cambio en los parámetros heredables en el programa de los centros (i.e. tiempo y localización) que afecte los procesos de reacción-difusión podría alterar el patrón de cúspides resultante (Jernvall 2000; Zhao et al. 2000). Esto implica que el patrón general es producto de un proceso morfodinámico, es decir, los mecanismos inductivos (secreción de sustancias de una célula a la otra) y morfogenéticos (aquellos que cambian la distribución espacial o patrón de las células como apoptosis, migración y crecimiento diferencial) se suceden alternadamente (Salazar Ciudad y Jernvall 2002; Salazar Ciudad et al. 2003). Es importante señalar que el estudio de dientes multicúspides se encuentra limitado casi exclusivamente a los molares debido a que los modelos empleados, generalmente, son animales que no poseen premolares (v.g. ratones).

[3] Las cúspides de los molares superiores son denominadas: metacono (cúspide distobucal); paracono (cúspide mesiobucal); protocono (cúspide mesiolingual); y hipocono (cúspide distolingual).

Patrones temporales de la formación dental en Homo sapiens

La iniciación del crecimiento de la dentición decidua en humanos se produce a partir de la sexta semana después de la concepción, cuando las células mesequimáticas proliferan dentro de regiones de los procesos maxilar y mandibular en desarrollo (Hillson 1996). La forma de herradura de la lámina dental es observable durante el segundo mes de vida intrauterina y exhibe 10 sitios de engrosamiento epitelial en cada maxilar que corresponden a cada diente de la dentición decidua. La dentición anterior comienza a desarrollarse entre las 14 y 18 semanas, mientras los molares deciduos lo hacen alrededor de las 15 a 19 semanas (Kraus y Jordan 1965). Entre la quinta y la décima semana intrauterina el extremo libre de la lámina asociada con cada germen dental desarrolla la lámina que dará origen a la dentición permanente. Los órganos del esmalte de la dentición permanente comienzan a formarse alrededor de la décimoséptima semana de gestación, el más tardío de ellos aparece recién después del nacimiento.

La dentición permanente inicia su desarrollo con la formación del primer molar alrededor de la semana 30 de gestación (Christensen y Kraus 1965; Kraus y Jordan 1965). La formación continúa en el transcurso de la vida postnatal siguiendo una secuencia temporal que incluye los incisivos permanentes, los premolares, los segundos y terceros molares (Hillson 1996; Moorrees et al. 1963). La corona de los dientes permanentes completa su formación en un periodo de 4 a 6 años (Harris y McKee 1990; Liversidge et al. 1993; Reid y Dean 2005; Reid et al. 1998; Schour y Massler 1940). Con relación a otros componentes esqueletales, los estadios de mineralización dental de los dientes permanentes -desde el comienzo de la calcificación hasta la formación completa de la corona- se suceden en un lapso temporal breve (Humphrey 1998; Sardi y Ramirez Rozzi 2007).

A nivel intrapoblacional se ha documentado la existencia de leves diferencias entre los sexos en la edad de inicio y finalización de los diferentes estadios de la dentición permanente. Estos eventos se producen más temprano en las mujeres que en los varones (Garn et al. 1958, 1959; Gleiser y Hunt 1955). Asimismo, a nivel interpoblacional se ha establecido que el tiempo de formación de la corona dental de los dientes permanentes presenta un bajo grado de variación en poblaciones de distinto origen (Harris y McKee 1990; Liversidge 2003; Reid y Dean 2005).

3.2 Heredabilidad de la morfología dental y el empleo de caracteres cuantitativos en estudios evolutivos

El grado de asociación y variación de caracteres cuantitativos en poblaciones naturales puede ser estudiado con el fin de comprender los procesos responsables del cambio a escala evolutiva (Ackermann y Cheverud 2004; Lande 1979; Marroig y Cheverud 2001). En tales estudios se requiere considerar de manera exclusiva la variación que es transmitida de generación en generación, es decir, la variación heredable. Sin embargo, la varianza total de un fenotipo dado (V_f) está determinada por la sumatoria de la varianza genética y la ambiental. Esta última incluye toda la varianza de origen no genético (V_{am}) causada por factores externos, tales como nutrición y clima, así como por el efecto materno (Falconer y Mackay 1996). La varianza genética puede dividirse, asimismo, en varianza aditiva o alélica (V_a), dominante (V_d) y epistasis (V_e). En síntesis, la varianza fenotípica puede expresarse en términos matemáticos como:

$$V_f = V_a + V_e + V_d + V_{am}$$

El valor específico de la variación morfológica asociada a la variación genética es definido como la heredabiliad de un rasgo. El cálculo de la heredabilidad en un sentido amplio (H^2) considera la varianza debida al genotipo (V_g) sin discriminar entre los componentes aditivo, dominante y epistático. Entonces la heredabilidad es estimada como:

$$H^2 = V_g \text{ (Varianza genética)} / V_f \text{ (Varianza fenotípica)}$$

En sentido estricto la heredabilidad (h^2) de un rasgo es definida como una estimación de la proporción de varianza fenotípica total en una población que es atribuible a la varianza genética aditiva (Falconer y Mackay 1996). Este valor es frecuentemente empleado en estudios evolutivos y puede expresarse mediante la siguiente relación:

$$h^2 = V_a \text{ (Varianza aditiva)} / V_f \text{ (Varianza fenotípica)}$$

Los valores de heredebilidad estimados resultan válidos para una población con una composición genética y un contexto ambiental específicos, y en un momento determinado; por lo tanto, no es posible establecer un valor único aplicable a todas las poblaciones (Crow 1986; Vitzthum 2003).

El análisis de rasgos fenotípicos multivariados implica considerar no sólo la variación sino también la asociación entre rasgos (Cheverud 1988; Lande 1979; Lande y Arnold 1983). Estas relaciones de asociación entre rasgos y varianzas de los rasgos surgidas por factores funcionales, del desarrollo y genéticos, que es influenciada por los factores evolutivos a una escala interpoblacional, son expresadas mediante la matriz de covarianza fenotípica (Roff 2000; Steppan et al. 2002). En estudios evolutivos, esta matriz puede ser considerada como una estimación de la matriz de covarianza genotípica, asumiendo la proporcionalidad entre ambas (Ackermann y Cheverud 2000, 2004; Marroig y Cheverud 2001; Steppan et al. 2002). El empleo de la matriz de covarianza fenotípica resulta de gran utilidad dada la dificultad de estimar las correlaciones y varianzas genéticas, porque aún en lo casos en que es posible estimar la matriz de covarianza genotípica, ésta suele ser poco confiable debido a la existencia de errores de muestreo, y porque no es posible su medición a partir de muestras arqueológicas o paleontológicas (Ackermann y Cheverud 2000; Cheverud 1988; Roff 1996). Contrariamente, las matrices fenotípicas de poblaciones extintas pueden ser fácil y confiablemente estimadas a partir de grandes colecciones osteológicas (Ackermann y Cheverud 2000; Cheverud 1988; Roff 1996; Steppan et al. 2002).

Los modelos desarrollados en el campo de la genética cuantitativa señalan que las causas ambientales y genéticas de correlación se combinan para producir la correlación fenotípica (Cheverud 1988; Wait y Levin 1988):

$$r_f = h_X h_Y r_a + e_X e_Y r_{am},$$

donde *h* es la raíz cuadrada de la heredabilidad, *e* representa la raíz cuadrada de la varianza ambiental, *r* expresa la correlación ambiental (am), fenotípica (f) y genética aditiva (a) para los rasgos X e Y. Por lo tanto, las matrices de correlación genotípicas y fenotípicas pueden ser similares si las heredabilidades de los rasgos se aproximan a 1 (como se deduce de la fórmula anterior) o si los factores ambientales y genéticos son canalizados a través de un sistema de desarrollo común, ya que el patrón de relaciones entre rasgos durante el desarrollo estructura el patrón de correlaciones (Cheverud 1988). Cheverud (1988) y Roff (1995, 1996) compararon la magnitud y el patrón de correlación genética y fenotípica para rasgos morfológicos cuantitativos con el fin de determinar si estos últimos pueden ser empleados en estudios evolutivos. Los análisis mostraron que las matrices de correlación genética y fenotípica para rasgos morfométricos son significativamente similares (Cheverud 1988; Roff 1995, 1996), aún cuando las heredabilidades sean bajas (ver Cheverud 1988). Cheverud (1988) señala que cuando los patrones de correlación genética y fenotípica son similares, y las varianzas genéticas y fenotípicas son proporcionales ($V_a V_a' = h^2 V_f V_f'$, donde h^2 es la heredabilidad) y hay poca o ninguna variación en heredabilidad de los rasgos, la matriz de covarianza genética puede ser estimada por h^2 F, donde h^2 es la heredabilidad de los rasgos morfométricos y F la matriz de covarianza fenotípica para esos rasgos.

Respecto del desarrollo de la morfología dental, se ha documentado una alta heredabilidad para el tamaño y la forma de la corona de dientes deciduos y permanentes (Alvesalo y Tigerstedt 1974; Dempsey y Townsend 2001; Dempsey et al. 1995; Harzer 1995; Sharma et al. 1985; Townsend 1979; Townsend y Brown 1978a,b; Townsend et al. 1994). Estos estudios, basados en aproximaciones matemáticas derivadas de la genética cuantitativa, han permitido establecer la contribución del ambiente y de los genes a la morfología dental. Los valores de heredabilidad estimados para el tamaño dental son de moderados a altos y varían entre 0,5 y 0,9 (Alvesalo y Tigerstedt 1974; Dempsey y Townsend 2001; Harzer 1995; Sharma et al. 1985). En un determinado diente, los diámetros mesiodistal y bucolingual presentan leves diferencias de heredabilidad, siendo

este último más heredable que el primero. Entre distintos dientes, aquellos que se forman más tempranamente están sujetos a un mayor control genético que los de desarrollo más tardío (Alvesalo y Tigerstedt 1974; Dempsey y Townsend 2001). En términos evolutivos, el alto control del desarrollo dental resulta importante para la supervivencia de los individuos ya que la forma y la correcta posición de los dientes son fundamentales para garantizar la alimentación (Kassai et al. 2005; Sharpe 2000).

Aunque la heredabilidad estimada para rasgos dentales es elevada, no puede descartarse la influencia de los factores ambientales que actúan durante el desarrollo y que pueden resultar en alteraciones de la expresión fenotípica (Townsed et al. 1994). Diversos estudios han demostrado que los individuos que comparten un ambiente similar tienden a presentar gran similitud en el tamaño dental, lo que indica que los factores ambientales (v.g. nutrición, comportamiento) podrían influir sobre el mismo (Garn et al. 1979; Potter et al. 1983). Los efectos ambientales pueden operar a un nivel local dentro de la dentición, en vinculación con restricciones espaciales, o pueden reflejar perturbaciones más generales en el desarrollo individual como, por ejemplo, el bajo peso al nacimiento o inmadurez (Townsend 1992). La influencia ambiental se encuentra limitada a etapas prenatales o muy tempranas del desarrollo debido a que una vez que la corona se ha formado no está sujeta a remodelación de su morfología, sólo pueden producirse modificaciones como resultado de influencias ambientales externas posteriores a la erupción, como caries, desgaste, etc. (Apps et al. 2004; Fearne y Brook 1993; Harila et al. 2003; Heikkinen et al. 1992, 1994; Jernvall y Jung 2000).

La existencia de un control genético más fuerte en la forma que en el tamaño dental ha sido establecida a partir de diversos estudios (Bitner-Matheâ et al. 1999; Cheverud et al. 1997; Leamy et al. 1999; Renaud 1999; Workman et al. 2002). Recientemente, en base al análisis del efecto de Locus de Rasgos Cuantitativos (Quantitative Trait Locus, QTL) sobre el tamaño y la forma de estructuras craneofaciales y dentales se ha determinado que la base genética para el tamaño es más simple que la de la forma (Cheverud et al. 1997; Leamy et al. 1999; Workman et al. 2002). Los estudios realizados por Workman y colaboradores (2002) sobre molares mandibulares de ratones indican que un total de 18 QTL se encuentran involucrados en el control de la forma de estos dientes mientras que sólo tres lo están en el control del tamaño.

En síntesis, la existencia de numerosos genes involucrados en el control del desarrollo dental mediante la acción de moléculas de señalamiento, receptores celulares y factores intracelulares y nucleares (Jernvall y Thesleff 2000; Sharpe 2000), el ambiente

altamente protegido en que se desarrollan los dientes -sumergidos en los folículos dentales hasta su madurez morfológica completa -, el breve lapso de desarrollo con relación a otras unidades anatómicas y la limitada influencia de los factores ambientales externos en etapas posteriores a la formación, permiten sugerir que los dientes representan sus patrones de herencia genética y su historia evolutiva con mayor precisión que otras estructuras esqueletales (Sperber 2004). Asimismo, desde un punto de vista estrictamente morfológico, la forma dental resulta más adecuada que el tamaño para el análisis de las relaciones evolutivas interpoblacionales, debido a la mayor complejidad de su control genético y la menor influencia ambiental.

3.3 Procesos de diferenciación poblacional

El patrón[4] y magnitud de variación entre poblaciones humanas, o variación evolutiva, es el resultado de la acción de procesos recurrentes que actúan en cada generación (i.e. mutación, deriva, flujo génico y selección natural) y eventos históricos no recurrentes, cuya frecuencia es relativamente baja (i.e. expansión, contracción, extinción, efecto fundador). Estos procesos operan diferencialmente sobre la variación heredable dentro y entre las poblaciones en función de ciertos factores tales como aspectos demográficos de las poblaciones (v.g. densidad, tamaño efectivo), las estrategias de movilidad de los individuos, la estructuración de las poblaciones en el espacio geográfico, el tiempo transcurrido desde la divergencia entre poblaciones, las características de las matrices de covarianza genética intrapoblacional y las diferencias en el *fitness* de los rasgos (Arnold et al. 2001; Epperson 2003; Relethford 1997; Roff 2000; Templeton 2006; Templeton et al. 1995). El establecimiento de diferentes patrones de variación, resultantes de la acción recíproca de los procesos evolutivos y los factores enumerados, permite realizar inferencias acerca de los posibles mecanismos a partir de los cuales han emergido dichos patrones (Ackermann y Cheverud 2000, 2004; Grimm et al. 2005; Levin 1992; Lynch 1990).

Los patrones de variación intra e interpoblacional en rasgos cuantitativos comunmente han sido atribuidos a la acción de la selección direccional -que actúa reduciendo las varianzas internas e incrementando las interpoblacionales-, la selección estabilizante -que actúa reduciendo las varianzas internas y tiene importancia a grandes

[4] El concepto de patrón se refiere a observaciones que tienen una estructura significativamente diferente del azar (Schroder y Seppelt 2005).

escalas evolutivas - o a la mutación -que actúa aumentando las varianzas intra e interpoblacionales- (Arnold et al. 2001; Lande 1977, 1979; Lynch 1990; Roff 2000). Sin embargo, debido a que numerosos caracteres dentales empleados en los análisis de variación interpoblacional presentan escasas diferencias en cuanto a su valor adaptativo (v.g. el número de cúspides que determinan variaciones menores en la forma de los dientes; Scott y Turner 1997), y a que la escala temporal de divergencia entre las poblaciones humanas es reducida, es esperable que la selección tenga una influencia limitada en la diversificación de los mismos (Cavalli Sforza y Feldman 2003; Hanihara e Ishida 2005; Scott y Turner 1997). Por lo tanto, dentro de nuestra especie, procesos como la deriva y el flujo génico, probablemente tengan una mayor importancia en la divergencia morfológica de las características dentales. Recientemente, Hanihara e Ishida (2005) analizaron datos morfométricos dentales y mostraron que a nivel mundial los patrones de variación en la forma son similares a los patrones observados en marcadores moleculares neutrales, apoyando la hipótesis de la importancia de estos mecanismos para explicar la variación morfométrica dental. Estos resultados son coincidentes con diversos estudios de variación métrica craneofacial que han señalado una elevada similitud entre los patrones de variación en forma y los correspondientes a los marcadores moleculares neutrales (Gonzalez-José 2003; Harvati y Weaver 2006; Relethford 1994; Roseman 2004).

En los siguientes apartados se discutirán diferentes procesos, así como los patrones de variación intra e interpoblacional generados por los mismos.

Modelo de Aislamiento por Distancia

Las poblaciones humanas generalmente tienden a ocupar hábitat discretos de variadas dimensiones, caracterizados por una cierta concentración de recursos, resultando en distribuciones de naturaleza agregada y conformando poblaciones locales, subpoblaciones o demes[5] (Cavalli-Sforza et al. 1994). Como consecuencia de esta estructuración espacial, en las poblaciones humanas el flujo génico ocurrirá más frecuentemente entre poblaciones cercanas, conduciendo a una gran afinidad genética entre grupos geográficamente próximos y a la probable diferenciación genética por efecto de la deriva génica entre grupos alejados (Barbujani 1987; Cavalli-Sforza et al. 1994; Relethford 1994, 2004; Sokal 1988). Es decir, que la distancia genética entre las poblaciones humanas se incrementa con la distancia geográfica que las separa (Cavalli-Sforza 2000; Cavalli-Sforza et al. 1994; Manica et al. 2005; Ramachandran et al. 2005; Relethford 2004).

Esta tendencia a la acumulación de diferencias genéticas bajo condiciones de restricción geográfica en la dispersión de los individuos ha sido denominada **aislamiento por distancia** (Kimura y Weiss 1964; Malecot 1955; Wright 1943). El modelo postula un decrecimiento regular de la similitud genética con el incremento de la distancia geográfica (Kimura y Weiss 1964; Wright 1943). Hutchison y Templeton (1999) han señalado que en las poblaciones geográficamente más cercanas que mantienen algún grado de flujo génico entre ellas, el efecto homogeneizante del mismo tenderá a reducir la varianza de las distancias genéticas entre las poblaciones (Figura 3.4A). Por el contrario, a medida que aumenta la distancia geográfica el efecto homogeneizante del flujo tendrá menor influencia en relación con la deriva y las poblaciones se diferenciarán de manera aleatoria unas de otras, resultando en una mayor variación en las distancias interpoblacionales con el aumento de la distancia geográfica entre poblaciones (Figura 3.4A; Hutchison y Templeton 1999).

[5] La definición seguida aquí considera a las poblaciones locales como la comunidad de individuos potencialmente inter-fértiles en un parche de hábitat (i.e. *patch*) que comparten un único pool génico (Mayr 1970).

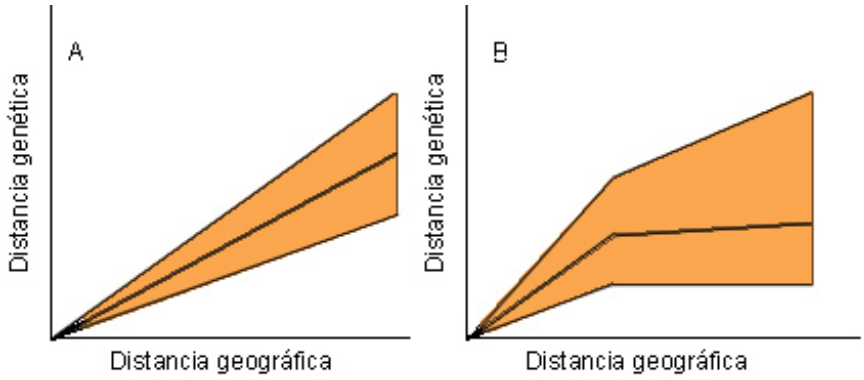


Figura 3.4: Representación gráfica de la relación esperada entre la distancia geográfica y genética bajo el equilibrio entre flujo y deriva (A), y transcurrido un periodo breve posteriormente a un evento de radiación (B). En el gráfico A se observa que la varianza de las distancias genéticas es reducida a distancias geográficas cortas, y se incrementa con el aumento de la distancia geográfica entre las muestras. En gráfico B se observa un patrón de aislamiento por distancia sólo a escala local, ya que no habría transcurrido un periodo suficiente de tiempo para alcanzar el equilibrio. Modificado de Hutchison y Templeton (1999).

Posteriormente a un evento de radiación o expansión rápida de una población sobre un área, el patrón de aislamiento por distancia será observable bajo condiciones de equilibrio regional entre flujo génico y deriva cuando las condiciones de flujo restringido por la distancia hayan permanecido estables por un periodo suficiente de tiempo (Figura 3.4B; Hey y Machado 2003; Hutchison y Templeton 1999). Sin embargo, y contrariamente a lo asumido por muchos autores, el equilibrio entre flujo y deriva no sería una condición necesaria para que las poblaciones exhiban un patrón regional de aislamiento por distancia (Slatkin 1993). Mediante el empleo de simulaciones, se ha demostrado que posteriormente a un evento de radiación el aislamiento por distancia será observable a una escala espacial amplia sólo después de transcurrido un número elevado de generaciones, aunque el mismo es distinguible transcurrido un breve periodo en las poblaciones que se encuentren geográficamente cercanas (Slatkin 1993). Otros factores deben considerarse además del tiempo transcurrido desde la colonización: la capacidad de dispersión de los individuos, la existencia de barreras que limitan el flujo génico, y los efectos de la escala espacial analizada (Castric y Bernatchez 2003; Crispo y Hendry 2005; Peterson y Denno 1998; Pogson et al. 2001).

Las formas de dispersión intraespecíficas influyen considerablemente sobre los patrones de variación poblacional (Peterson y Denno 1998; Slatkin 1993). En las especies que presentan niveles moderados de movilidad, y que probablemente se ajustan

a modelos de estructura poblacional del tipo *stepping-stone*[6], es esperable cierto grado de homogeneidad genética a escalas geográficas reducidas, mientras que a distancias mayores el flujo génico restringido conducirá a la diferenciación genética (Peterson y Denno 1998). Por lo tanto, en tales especies es esperable un patrón significativo de aislamiento por distancia. Contrariamente, en especies con un elevado potencial de dispersión a larga distancia el flujo génico a grandes escalas espaciales conducirá a la homogeneización a través de áreas geográficas amplias, mientras que en aquellas especies con grados de dispersión muy reducidos la acción predominante de la deriva resultará en la diferenciación interpoblacional independientemente de la distancia geográfica que las separa (Peterson y Denno 1998).

Particularmente, en las poblaciones humanas las estrategias de movilidad de los grupos cazadores recolectores y agricultores varían en un amplio rango -que se presenta como un continuo multidimensional[7] entre grupos altamente móviles y grupos sedentarios- en función de variables como la heterogeneidad y capacidad de carga del ambiente, y la subsistencia (Kelly 1983, 1992, 1995). Aún dentro de los cazadores recolectores se observan diferentes estrategias que involucran diversos grados de movilidad residencial (traslado de los campamentos residenciales), logística (movimiento de individuos o pequeños grupos fuera del campamento residencial), a largo plazo (movimientos cíclicos en un conjunto de territorios) y la migración permanente desde un territorio (Binford 1982, 1983, 1990; Kelly 1992, 1995; Surovell 2000). Recientemente, se señalado que la densidad poblacional influye fuertemente sobre la distancia recorrida por los individuos con fines reproductivos (McDonald y Hewlett 1999). Los grupos que presentan baja densidad poblacional como los cazadores recolectores, tenderán a recorrer distancias mayores para buscar pareja que los grupos horticultores que exhiben densidades más elevadas (McDonald y Hewlett 1999).

Asimismo, los patrones de movilidad presentan una estrecha relación con el grado de conectividad del ambiente, es decir, el grado en el que varios tipos de hábitat facilitan los movimientos a través del paisaje (Rockman 2003). En ciertos casos la movilidad se ve limitada por la existencia de filtros o barreras geográficas y ecológicas

[6] Debido a las características de las poblaciones humanas, los modelos más simples que resultan apropiados para describir su estructura poblacional serían los de *stepping-stone* (en una o múltiples dimensiones), donde las poblaciones locales intercambian genes con las poblaciones vecinas (Hey y Machado 2003).

[7] La multidimensionalidad refiere a los múltiples aspectos de la movilidad, tales como frecuencia y distancia de los movimientos, tiempo de permanencia en un lugar, tamaño del grupo, movilidad de los individuos, etc. (Kelly 1992).

impuestas generalmente por rasgos topográficos del ambiente (v.g. montañas, glaciares, mesetas, redes hidrográficas). En los grupos humanos debe considerarse, además, la posible existencia de barreras de tipo cultural (Barbujani y Sokal 1991; Reddy y Reddy 2001; Serre y Pääbo 2004; entre otros). Estas restricciones en conjunto condicionan la existencia de niveles variables de flujo génico, los cuales adquieren especial relevancia en dar forma a la estructura genética de la población.

Expansiones, fragmentaciones y extinciones poblacionales

El incremento en la distancia genética con la distancia geográfica podría resultar no sólo del aislamiento por distancia, sino también de la colonización de un espacio a través de un proceso de **expansión de rango** (Slatkin 1993). Este modelo de colonización señala que la ocupación del espacio se produce a través de múltiples y sucesivos eventos de dispersión de grupos que presentan un número reducido de individuos (Slatkin 1993). Este proceso puede haber tenido una importante influencia sobre la diversidad humana dado que durante la historia de *Homo sapiens* se han producido frecuentes expansiones de rango, graduales y direccionales, que condujeron a la ocupación de diversos espacios (v.g. Europa, América) a lo largo del Pleistoceno y el Holoceno (Excoffier 2004; Handley et al. 2007; Manica et al. 2007; Moraga et al. 2000; Prugnolle et al. 2005; Ramachandran et al. 2005).

La expansión de rango conduce a una serie de eventos de muestreo al azar que inducen un gradiente de diferenciación desde el deme inicial, a menos que las tasas de migración sean extremadamente elevadas. En consecuencia, las expansiones de rango pueden ser vistas como una serie de sucesivos efectos fundadores, proceso conocido como efecto fundador serial (Austerlitz et al. 1997). La consecuencia de estos eventos fundadores sobre la variación intrapoblacional y sobre la diferenciación genética ha sido evaluada mediante la simulación de diversos tipos de modelos de estructura poblacional (v.g. *stepping-stone*, metapoblación; Excoffier 2004; Ramachandran et al. 2005; Ray et al. 2003; Wegmann et al. 2006). Los resultados de esos estudios indican que la diversidad genética decrece inicialmente debido a una serie de cuellos de botella locales causados por los subsecuentes eventos fundadores que ocurren durante la expansión de rango. Como consecuencia, se produce una reducción en la variación interna a medida que los grupos se alejan del centro de expansión (Figura 3.5; Le Corre y Kremer 1998; Wegmann et al. 2006). Asimismo, las expansiones de rango resultarían en un incremento de la diferenciación interpoblacional con la distancia geográfica. En estas situaciones, se

observan clines en las frecuencias génicas a lo largo del eje mayor en la dirección de la migración (Barbujani 2000). Por otro lado, se ha indicado que el alto grado de heterogeneidad ambiental y la baja densidad demográfica promedio también conducen a una pérdida de diversidad dentro de las poblaciones locales y a un incremento del grado de diferenciación entre las mismas (Wegmann et al. 2006).

El patrón descrito para la expansión de rango se aplica fundamentalmente en aquellas situaciones en que esta se produce sobre un espacio no ocupado por otras poblaciones. En el caso contrario, la migración de un grupo hacia una región geográfica previamente ocupada tiene importantes consecuencias en los patrones de variación intra e interpoblacional a través de la acción del flujo génico, principalmente mediante el incremento de la variación dentro de las poblaciones y la disminución de las diferencias entre ellas (Cavalli-Sforza 2000; Relethford y Lees 1982).

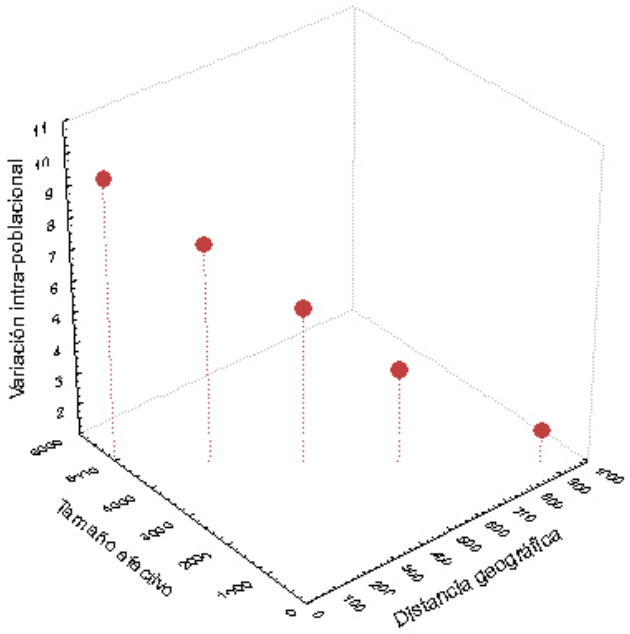


Figura 3.5: Representación gráfica del efecto fundador serial. Se observa una reducción secuencial de varianza interna de las poblaciones con la distancia geográfica al centro de dispersión debido a los cuellos de botella repetidos y a la reducción del tamaño efectivo de las poblaciones.

Los eventos de **fragmentación** tienen lugar cuando una población ancestral se ha subdividido en dos o más subpoblaciones que no exhiben flujo génico entre ellas (Hutchison y Templeton 1999; Templeton 1998). Inmediatamente después de la fragmentación las subpoblaciones reflejarán la estructura de la población pre fragmentada y serán, por lo tanto, indistinguibles de la población ancestral. Con el transcurso de las generaciones las subpoblaciones, con un elevado grado de aislamiento entre ellas, se diferenciarán debido al rol predominante de la deriva génica (Hutchison y Templeton 1999). En esta situación no es esperable un patrón de aislamiento por distancia debido a la ausencia de flujo génico entre demes vecinos.

Finalmente, otro evento no recurrente que puede producirse con una frecuencia variable es la **extinción** de poblaciones locales, especialmente en poblaciones de tamaño reducido. La influencia de las extinciones a nivel evolutivo, comenzó a ser fuertemente considerada a partir del desarrollo de los modelos de estructura de poblaciones de tipo metapoblacional (Hanski 1999; Levins 1969). Los estudios realizados en este marco han

permitido determinar que el riesgo de extinción de las poblaciones locales se encuentra altamente influido por la estocasticidad demográfica (i.e. variación aleatoria independiente de los nacimientos y muertes) y ambiental (i.e. efectos aleatorios externos que influyen a todos los individuos de la población), por la fragmentación del hábitat, y el tamaño y calidad de los "parches" (Gaggiotti y Hanski 2004). Se ha encontrado que todos aquellos factores que conducen a una reducción demográfica, como por ejemplo la reducción del tamaño de los hábitat, incrementarán el riesgo de extinción de las poblaciones (Hanski 1994a, b, 1999). Por el contrario, el riesgo decrecerá al aumentar la tasa de flujo génico desde poblaciones vecinas, proceso denominado efecto de rescate (Brown y Kodric-Brown 1977; Hanski 1999). Debido a que los eventos de extinción incrementan los efectos de la deriva, conducen a la pérdida de variación genética en las poblaciones locales y al incremento de la diferenciación interpoblacional (Wegmann et al. 2006).

CAPÍTULO 4
OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general del presente trabajo es analizar los patrones de variación biológica de las poblaciones humanas del Holoceno tardío final de Patagonia, mediante el empleo de información morfométrica dental, con el fin de discutir las diversas hipótesis propuestas acerca de los procesos y eventos que habrían actuado para modelar la historia evolutiva de las mismas. En particular, se plantea:

A) Generar información morfológica cuantitativa acerca de la variación en piezas dentales permanentes de muestras de restos humanos de Patagonia asignables al Holoceno tardío.

B) Evaluar el grado de similitud morfométrica dental entre muestras procedentes de diferentes áreas de Patagonia, así como de regiones geográficas adyacentes.

C) Analizar los patrones de variación morfométrica dental dentro y entre las poblaciones humanas de Patagonia durante el Holoceno tardío final.

D) Discutir la acción de procesos evolutivos recurrentes (i.e. estructura poblacional) y eventos no recurrentes (i.e. historia poblacional) sobre los patrones de variación dental resultantes.

E) Determinar cuáles son las hipótesis que permiten explicar mejor el patrón de variación biológica observado entre las poblaciones de Patagonia y regiones adyacentes durante el Holoceno tardío final.

A partir de la información biológica y arqueológica expuesta en los Capítulos 1 y 2 se han formulado las siguientes hipótesis acerca de las causas de la variación biológica observada en la región patagónica:

a- La variación biológica observada entre las poblaciones de la región durante el Holoceno tardío final es producto de dos rutas de poblamiento en Sudamérica, una litoral, que se habría extendido a lo largo del Atlántico, y una andina.

b- La variación biológica observada entre las poblaciones de la región durante el Holoceno tardío final es producto del poblamiento de dos *stocks* biológicos, uno más antiguo representante de los primeros habitantes del continente y otro más reciente que habría dado origen a la mayoría de los amerindios modernos.

c- La variación biológica observada entre las poblaciones de la región durante el Holoceno tardío final es resultado del establecimiento de un patrón de aislamiento por distancia, como producto del balance entre deriva y flujo génico, con el primero incrementando y el segundo disminuyendo la divergencia genética entre poblaciones.

d- La variación biológica observada entre las poblaciones de la región durante el Holoceno tardío final se estructuró como producto de múltiples eventos de expansión geográfica de pequeños grupos de cazadores recolectores ocurridos durante el poblamiento inicial de la región.

e- La variación biológica observada entre las poblaciones de la región durante el Holoceno tardío final es debe a la acción de la selección natural sobre las poblaciones patagónicas, donde el factor selectivo estaría vinculado a variables climáticas.

f- La variación biológica observada entre las poblaciones de la región durante el Holoceno tardío final es resultado de factores que actuaron diferencialmente en distintas áreas de Patagonia: los grupos de Tierra del Fuego se diferencian de las poblaciones continentales debido al aislamiento geográfico de las primeras, los grupos del sector litoral del norte de Patagonia presentan un patrón de variación producto del flujo génico limitado por aislamiento por distancia, y finalmente, en la región precordillerana del norte de Patagonia y en la región pampeana es observable el efecto de la migración araucana.

g- La variación biológica observada entre las poblaciones de la región durante el Holoceno tardío final es el resultado del establecimiento de dinámicas poblacionales diferentes al norte y al sur del río Chubut. Al sur de la cuenca del río Chubut son esperables densidades muy bajas y un mayor aislamiento poblacional, particularmente antes de la introducción del caballo en momentos históricos, mientras al norte de esta cuenca se evidencia un probable proceso de expansión geográfica a partir de áreas de mayor concentración poblacional, tales como los valles inferiores de los grandes ríos norpatagónicos (i.e. Chubut, Negro y Colorado) y el litoral Atlántico.

CAPÍTULO 5

MATERIALES

5.1 Cronología de las muestras……... 72
5.2 Conformación de las muestras…….. 76
5.3 Descripción de las muestras osteológicas analizadas... 79
5.4 Estimación de la edad y el sexo…… 96
Estimación de la edad…… 96
Estimación del sexo……... 96

Las muestras analizadas provienen de colecciones osteológicas conformadas a través de donaciones, compra, recolecciones superficiales, acciones de salvataje, excavaciones sistemáticas recientes, y excavaciones realizadas a fines del siglo XIX y principios del siglo XX. Esta diversidad en las formas de obtención resulta en una gran heterogeneidad de las muestras con relación a la calidad de los datos disponibles acerca de las condiciones de los hallazgos (v.g. localización geográfica de los entierros, características de los entierros, información contextual asociada, ubicación estratigráfica), así como de su preservación y conservación. En este sentido, las muestras obtenidas de excavaciones recientes cuentan con información más detallada y mejor estado de conservación que las obtenidas a fines del siglo XIX y principios del siglo XX[1]. Para el presente estudio se seleccionaron aquellas muestras para las cuales se contaba con información acerca de la ubicación geográfica de los hallazgos y con una asignación cronológica confiable. La selección de las muestras de museos se realizó sobre la base de un exhaustivo trabajo previo tanto de documentación inédita depositada en los archivos de las instituciones (cartas, informes, catálogos del Museo de La Plata y Etnográfico de Buenos Aires), como de material bibliográfico publicado, orientado a obtener información acerca de los siguientes ítems: datos de las expediciones, ubicación geográfica de los hallazgos, características de los entierros, entre otros. Estos datos

[1] Las grandes colecciones obtenidas desde fines del siglo XIX hasta mediados del XX se formaron como resultado de expediciones enviadas por grandes museos que se encontraban en una fase de consolidación (v.g. Museo de La Plata y Museo Etnográfico de Buenos Aires) y de viajes realizados por investigadores de distintas instituciones del país (Podgorny 2002). Como consecuencia de las prácticas de recolección de la época, de los medios de transporte disponibles y los temas de investigación dominantes se privilegió la recolección de cráneos de individuos adultos, mientras que los restos postcraneales y de individuos infantiles -caracterizados por una mayor fragilidad y menor tamaño- fueron, en general, relegados. Asimismo, las prácticas de curación desarrolladas en los museos durante el siglo XX resultaron frecuentemente en la pérdida de la unidad individual y, en consecuencia, los restos craneales se encuentran actualmente disociados de los postcraneales (Lehmann Nitsche 1910). Por lo tanto, las colecciones formadas durante este período son dispares respecto de la información disponible acerca de los hallazgos. En muchos casos existe un registro minucioso de las condiciones de los entierros, del número de individuos excavados, del material asociado así como de la forma de recolección (v.g. Bórmida 1950, 1953-1954; Moreno 1874; Torres 1911; Vignati 1931; Registros del ME de las expediciones de los hnos. Pozzi y Deodat), en tanto que para otras muestras sólo se cuenta con una indicación general de la procedencia geográfica. La escasa información disponible en algunos casos y el hecho de que las muestras no hayan sido obtenidas mediante la aplicación de métodos arqueológicos actuales, han sido empleados como argumentos en contra del estudio de colecciones de museo. Sin embargo, las colecciones de restos óseos humanos depositadas en museos proveen valiosa información acerca de la evolución y adaptación de las poblaciones humanas en el pasado y en algunos casos constituyen la única información disponible para determinado periodo temporal o lugar geográfico (Guichón y Suby 2006). En este sentido, es importante considerar que los hallazgos de Torres (1911), Moreno (1874) y Pozzi (excavaciones realizadas en 1913-1915) constituyen las colecciones más numerosas disponibles para las regiones del Delta y norte de Patagonia.

fueron obtenidos debido a que son necesarios para el estudio de las relaciones evolutivas en el contexto de la dinámica de las poblaciones del pasado en una escala regional.

5-1. Cronología de las muestras

Las muestras fueron asignadas a dos períodos: Holoceno tardío inicial (ca. 2500-1500 años AP) y Holoceno tardío final (ca. 1500 -100 años AP). La asignación cronológica de la mayoría de las muestras empleadas se realizó en base a fechados radiocarbónicos. En aquellos casos en los que no se contaba con estos datos se utilizó información contextual y el tipo de deformación craneana artificial.

Fechados radiocarbónicos

En el marco de este trabajo se realizaron fechados radiocarbónicos de muestras provenientes del noreste de Patagonia (San Blas y Laguna del Juncal) y del noreste Pampa (Delta). Las mismas fueron recuperadas a fines del siglo XIX y comienzos del XX y, actualmente, forman parte de las colecciones osteológicas depositadas en el Museo de La Plata. Hasta el presente, la asignación cronológica de estas muestras se ha realizado de acuerdo con la propuesta original de Bórmida (1953-1954), basada en una cronología relativa construida a partir de las deformaciones artificiales del cráneo (v.g. Baffi y Berón 1992; Barrientos 1997; Barrientos y Perez 2002; Berón y Baffi 2003; Perez 2006), o han empleado una cronología más amplia asignando estas muestras al Holoceno tardío (v.g. González-José 2003). La ausencia de cronologías basadas en fechados radiocarbónicos ha constituido una limitación importante para el estudio de la dinámica evolutiva de la región. Con el fin de superar esta limitación, en el presente trabajo se seleccionaron 10 individuos de las muestras mencionadas, provenientes de sitios que cuentan con información contextual detallada que ha sido presentada en diversas publicaciones e informes inéditos (Bórmida 1953-1954; Moreno 1874, 1876; Outes 1907; Torres 1922). Los fechados radiocarbónicos fueron realizados en el Laboratorio NSF-Arizona AMS, sobre el tercer molar de estos individuos (Tabla 5.1).

Muestra	Deformación	Fechado (años AP)	Código Laboratorio
San Blas	Plano-lámbdica	593 ± 40	AA72636
		1462 ± 46	AA72629
Laguna del Juncal	Pseudo-circular	3070 ± 49	AA72630
		3009 ± 48	AA72628
Laguna del Juncal	Tabular oblicua	2642 ± 47	AA72634
		2600 ± 47	AA72632
Laguna del Juncal	Plano-lámbdica	512 ± 41	AA72631
		404 ± 40	AA72627
Delta	-	752 ± 41	AA72635
		846 ± 41	AA72633

Tabla 5.1: Fechados radiocarbónicos obtenidos en este trabajo.

Deformación artificial del cráneo

La deformación artificial del cráneo ha sido un rasgo tradicionalmente empleado como indicador cronológico relativo para las muestras de la región de estudio (Bórmida 1953-1954). Recientemente, con el incremento en el número de fechados radiocarbónicos realizados sobre individuos que presentan deformaciones artificiales se ha podido construir un corpus de información que permite correlacionar los fechados con los tipos de deformación encontrados en el norte y centro de Patagonia y el sur de Pampa (Barrientos 1997, 2001; Berón y Baffi 2003; Della Negra y Novellino 2002, 2005; Gil et al. 2006; Gómez Otero y Dahinten 1997-1998; Madrid y Barrientos 2000; Martínez 2002; Martínez y Figuerero Torres 2000; Oliva et al. 1991; Perez 2006, 2007). Estos trabajos han confirmado que los distintos tipos de deformación presentes no serían, es decir no hay superposición temporal. En la Tabla 5.2 se detallan los fechados y el tipo de deformación correspondiente a varios sitios de Pampa y Patagonia. En la tabla se siguen las denominaciones de la clasificación de Dembo e Imbelloni (1938), que incluye los tipos tabular erecta plano-lámbdico, pseudocircular, plano-frontal, tabular oblicuo y no deformado.

La asignación del tipo de deformación craneana artificial en las muestras analizadas fue realizada previamente por Perez (2006, 2007) mediante el empleo de técnicas de morfometría geométrica. Las morfologías descriptas fueron agrupadas empleando análisis de clusters y los grupos generados fueron relacionados con la clasificación desarrollada por Dembo e Imbelloni (1938) (ver Perez 2006, 2007). Aquellas muestras que contaban con un bajo numero de casos y los individuos

presentaban un alto grado de fragmentación fueron clasificadas mediante técnicas visuales.

Este criterio fue empleado exclusivamente para las muestras procedentes de la desembocadura del río Chubut, San Antonio Oeste y algunos individuos correspondientes a la muestra del sudeste de Pampa.

Ubicación	Sitio	Años C14. AP	Deformación	Referencias
Sur de Mendoza	Cañada Seca	1790 ± 50	Plano-frontal	Novellino 2002
	La Matancilla	470 ± 50	Plano-lámbdica	Gil et al. 2006
Sur de Buenos Aires	Arroyo Seco 2	ca.7800-6300	Pseudo-circular	Barrientos 1997
	Laguna de Puan	3300 ± 100	Pseudo-circular	Oliva et al. 1991
	La Segovia	2500-1500	Pseudo-circular	Oliva com pers.
	Tres Reyes 1	2245 ± 55 y 2470 ± 60	Tabular oblicua	Madrid y Barrientos 2000
	La Toma	2075 ± 70	Tabular oblicua	Berón y Baffi 2003, Politis 1984
	La Petrona	ca. 500-300	Plano-lámbdica	Martínez y Figuerero Torres 2000, Martínez 2002
	Laguna los Chilenos 1	470 ± 40	Plano-lámbdica	Barrientos et al. 1997
	San Blas	593 ± 40	Plano-lámbdica	Este trabajo
Río Negro	Laguna del Juncal	3070 ± 49 3009 ± 48	Pseudo-circular	Este trabajo
	Laguna del Juncal	2642 ± 47 2600 ± 47	Tabular oblicua	Este trabajo
	Laguna del Juncal	572 ± 41 404 ± 40	Plano-lámbdica	Este trabajo
Sur de La Pampa	La Lomita	2960 ±50	Pseudo-circular	Berón y Baffi 2003
	Tapera Moreira	2630 ± 60	Pseudo-circular	Berón y Baffi 2003
	Chenque 1	370 ± 40	Plano-lámbdica	Berón y Baffi 2003
Neuquén	Aquihueco	3650 ± 70	Pseudo-circular	Della Negra y Novellino 2005
	Hermanos Lazcano	ca. 3500- 3000	Pseudo-circular	Della Negra com. pers.
	Sitio Grande	890 670 ± 40	Plano-lámbdica	Della Negra y Novellino 2002
	Caepe Malal	Contacto	Plano-lámbdica	Della Negra y Novellino 2005
	Retamal 1	Ca. 700	Plano-lámbdica	Della Negra com. pers.
Chubut	El Elsa	1990 ± 60	Plano-frontal	Gómez Otero y Dahinten 1997-1998
	Playa del Pozo	1540 ± 50	Plano-frontal	Gómez Otero y Dahinten 1997-1998
	Punta León	1050 ± 50	Plano-lámbdica	Gómez Otero y Dahinten 1997-1998
	La Azucena	880 ± 50	Plano-lámbdica	Gómez Otero y Dahinten 1997-1998
	El Golfito	770 ± 50	Plano-lámbdica	Gómez Otero y Dahinten 1997-1998
	Calle Villarino	550 ± 60	Plano-lámbdica	Gómez Otero y Dahinten 1997-1998
	Rawson	440 ± 50	Plano-lámbdica	Gómez Otero y Dahinten 1997-1998
Sur de Patagonia	Sierra Colorada	1147 ± 37	Plano-frontal	Goñi y Barrientos 2004

Tabla 5.2: Fechados radiocarbónicos y tipo de deformación artificial del cráneo en sitios de Pampa y Patagonia. Modificada de Barrientos y Perez (2004) y Perez (2006).

Información contextual

Para gran cantidad de los sitios analizados se cuenta con información contextual detallada. La presencia de ajuar y las características de los entierros permiten asignar los sitios a un rango cronológico. Muchos entierros contienen ajuar asociado o por el tipo de entierro. Esta información se obtuvo de publicaciones, libretas de campo, etc.

Este criterio fue empleado para la muestra de La Poma y las muestras de San Juan.

5-2. Conformación de las muestras

La inclusión de un individuo en una muestra se realizó, en primer lugar, siguiendo un criterio temporal y en segundo lugar por la proximidad geográfica y similitud ecológica del hábitat, tomando en consideración la localización del sitio del que fue recuperado[2]. En este sentido las muestras definidas en este trabajo constituyen el mejor balance entre tamaño muestral y proximidad temporal y geográfica. En aquellos casos en que fue posible se consideró como una muestra a individuos que provenían de una misma área de entierro y eran asignables a un mismo periodo temporal (v.g. NE río Negro, valle del río Chubut, Delta, San Antonio Oeste). Sin embargo, algunas de las muestras están constituidas por individuos que provienen de varias áreas de entierro dado que los tamaños muestrales de cada una eran muy reducidos.

En la Tabla 5.3 se resume la información acerca de las muestras conformadas siguiendo los criterios expuestos y en la Figura 5.1 se presenta su localización geográfica.

[2] Un aspecto importante a considerar en este tipo de estudios es la adecuación de la calidad del registro bioarqueológico para la evaluación de procesos evolutivos a escala poblacional (Kidwell y Holland 2002; Paul 1982). Es ampliamente aceptada la dificultad en los estudios de grupos humanos prehistóricos de delimitar poblaciones en sentido biológico. Por lo tanto, el concepto de población empleado en este trabajo enfatiza en la conexión temporal y espacial entre los individuos, esto hace referencia a individuos que habitaron un área geográfica específica durante un periodo temporal acotado, probablemente pertenecientes a diferentes poblaciones locales (Cavalli-Sforza et al. 1994). En este sentido, las muestras pueden ser consideradas unidades alocrónicas conformadas por individuos miembros de linajes poblacionales (i.e. secuencia de poblaciones que presentan continuidad genética y están ordenadas temporalmente) en evolución (Cadien et al. 1976; Hull 1992).

Muestra	**Cronología**	**Abreviatura**
Valles Calchaquíes	Htaf[1-4]	VC
San Juan	Htaf [4]	SJ
Región Chaqueña	Htaf [2]	Cha
Delta	Htaf [1]	Del
Centro- Sur de Mendoza	Htai [1]	MZ-I
	Htaf [1]	MZ-F
Neuquén	Htaf [1]	Nqn
Centro- Sur Chile	Htaf [2-4]	Ch-CS
Sudeste de la Región Pampeana	Htai [1-3-4]	SEP-I
Sudeste de la Región Pampeana	Htaf [1-3-4]	SEP-F
Región Pampeana-Históricos	Htaf [2]	RP-H
Península de San Blas e Isla Gama	Htaf [1]	SBIG
San Antonio Oeste	Hati [3]	SAO
Valle inferior del Río Negro	Htai-a [1]	RN-Ia
	Htai [1]	RN-I
	Htaf [1]	RN-F
Valle inferior del Río Chubut	Htai [3]	Ch-I
	Htaf [3]	Ch-F
Noroeste de Santa Cruz	Htaf [1-3]	NOSC
Sur de Patagonia Continental	Htaf [1-2-4]	SPC
Isla Grande de Tierra del Fuego	Htaf [4]	IGTF
Región de Magallanes	Htaf [2-4]	RM
Canal del Beagle	Htaf [4]	CB

Tabla 5.3: Muestras incluidas en este trabajo. Los números señalan el indicador usado para determinar la cronología: 1- fechados radiocarbónicos; 2- Registros escritos, datos etnohistóricos; 3- Tipo de deformación craneana artificial; 4- contexto de entierro. Htai-a: comienzos del Holoceno tardío inicial (4000-2500 AP); Htai: fines del Holoceno tardío inicial (2500-1500 AP); Htaf: Holoceno tardío final (1500 – 100 años AP).

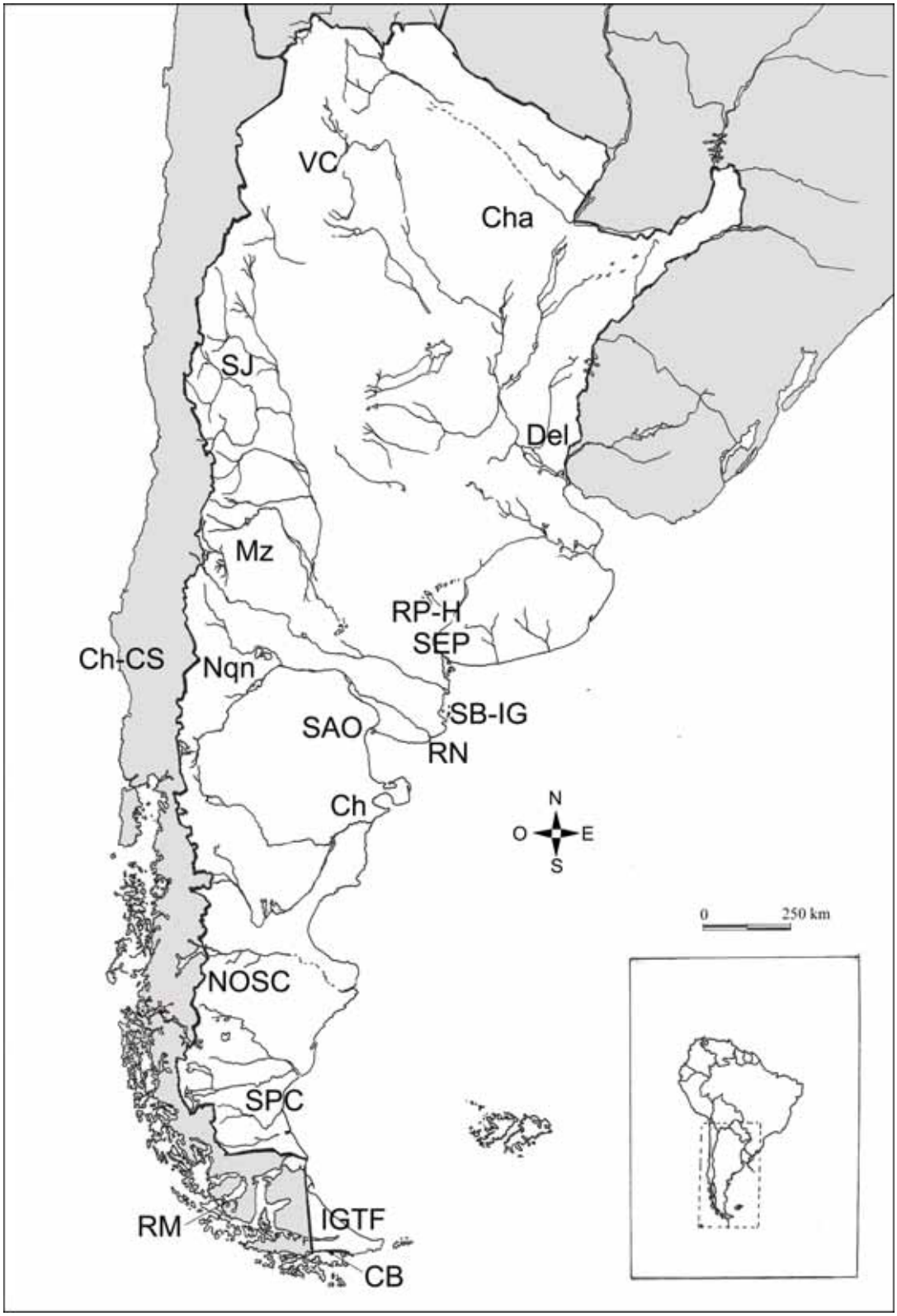


Figura 5.1: Ubicación geográfica de las muestras. Las abreviaturas corresponden a las que se presentan en la Tabla 5.3.

5-3. Descripción de las muestras osteológicas analizadas

Noreste de Patagonia

1-Valle inferior del río Negro (RN)

Los individuos analizados proceden de diversos sitios arqueológicos localizados en las márgenes de la antigua Laguna del Juncal (Bórmida 1950; Moreno 1874) ubicada al sur de la actual ciudad de Viedma en la provincia de Río Negro (Fisher y Nacuzzi 1992), así como de sitios ubicados en áreas próximas del valle inferior del río Negro (Moreno 1974). Los sitios localizados en los sectores norte y sur de la laguna fueron excavados por Francisco P. Moreno, Antonio y José Pozzi, y Marcelo Bórmida entre los años 1874 y 1950 (Bórmida 1950, 1953-1954; Laría 1961; Lehmann-Nitsche 1910; Moreno 1874). Las muestras se encuentran depositadas en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (MLP) y en el Museo Etnográfico “Juan B. Ambrosetti” de la Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional de Buenos Aires (ME).

La colección del MLP esta formada por 216 individuos recuperados en la expedición de Moreno (Lehmann-Nitsche 1910). Los cementerios excavados por Moreno (1874) se encontraban sobre la orilla derecha del río Negro y sobre pequeñas colinas en la orilla opuesta. En uno de los cementerios, localizado cerca de Mercedes (hoy Viedma), se encontraron restos humanos enterrados en grupos, de aproximadamente 10 individuos, ubicados cada 50 o 100 mts sobre pequeñas prominencias del terreno en los bordes de lagunas y arroyos. En este cementerio había más de 200 esqueletos, enterrados en posición flexionada. Debido al mal estado de preservación de los restos, se recuperaron pocos individuos (n = 45), privilegiándose aquellos que exhibían rasgos distintivos como deformación artificial del cráneo. Asociados a los esqueletos se encontraron puntas de flecha con y sin pedúnculo, alfarería lisa y con motivos geométricos y morteros de piedra. En otro cementerio, Potrero Cerrado, ubicado a 40 km al O de Mercedes, se encontraron esqueletos de individuos jóvenes, pintados de rojo de los cuales sólo se conservaron dos cráneos.

En este trabajo se efectuaron seis fechados radiocarbónicos sobre individuos prevenientes de esta colección: a) dos individuos con deformación pseudo-circular, probablemente provenientes del primer cementerio descrito aquí, excavado por Moreno cerca de Mercedes, arrojaron fechas C14 de 3009 ± 48 años AP (molar 3; AA72628) y

3070 ± 49 años AP (molar 3; AA72630); b) otros dos individuos con deformación tabular erecta plano-lámbdica (uno de ellos con pigmento rojo, probablemente proveniente del segundo cementerio descrito aquí) arrojaron una edad C14 de 404 ± 40 años AP (molar 3; AA72627) y 512 ± 41 años AP (molar 3; AA72631); y finalmente, c) dos individuos con deformación tabular oblicua proporcionaron fechas radiocarbónicas de 2600 ± 47 años AP (molar 3; AA72632) y 2642 ± 47 años AP (molar 3; AA72634).

La colección del ME está constituida por individuos recuperados por Antonio y José Pozzi (expediciones de 1913, 1914 y 1915) en los sitios Cementerio 1 y 2 localizados en la orilla sur de la Laguna y en otros sitios de la orilla norte[3] (Catálogo del ME 1988). En la primera expedición, los hermanos Pozzi excavaron entierros localizados al sur de la laguna. Los esqueletos estaban ubicados muy superficialmente y la mayoría se halló formando grupos de hasta 20 individuos. En numerosos entierros los cráneos estaban dispuestos formando círculos y los huesos largos se encontraban en el centro (Figuras 5-2 y 5-3; Notas del archivo del ME, manuscrito de A. y J. Pozzi). Otros esqueletos se encontraron en posición flexionada. En la superficie se hallaron escasos restos de puntas, morteros y bolas.

En la segunda expedición, en 1915, José Pozzi explora los cementerios ubicados en las lomadas entre el río Negro y la Laguna del Juncal. Los esqueletos se hallaron en grupos en distintas disposiciones, algunos con los cráneos dispuestos en círculo y el resto sin un ordenamiento particular, como los descriptos previamente. La disposición de los esqueletos parece indicar que se trataba de entierros secundarios (Notas del archivo del ME, manuscrito de J. Pozzi). Se encontró muy escasa cantidad de materiales arqueológicos representados por algunas puntas de flecha, morteros y huesos de animales.

[3] En 1948 Bórmida viajó a la zona acompañado por Antonio Pozzi con el objetivo de ampliar las descripciones de los yacimientos excavados previamente. En esa oportunidad Bórmida relevó nuevamente el Cementerio 1 y constató que los entierros estaban dispuestos a dos profundidades bien diferenciadas, un conjunto se encontraba entre 0–15 cm de la superficie, en tanto otro se localizaba entre 35 y 45 cm. Asimismo, observó que los restos mas superficiales presentaban una coloración amarillenta y se encontraban articulados, mientras que los más profundos tenían coloración negruzca y se hallaban mezclados.

Figura 5.2: Foto de un entierro en las cercanías de Laguna del Juncal. Debajo de la foto se ve la siguiente inscripción: “Hallazgo de doce esqueletos. Los cráneos colocados de a dos en círculo y los huesos en el centro”. La flecha señala uno de los grupos de dos cráneos. (Tomado de Notas del archivo del ME, manuscrito de J. Pozzi)

Figura 5.3: Foto de un entierro en las cercanías de Laguna del Juncal. Debajo de la foto se encuentra la siguiente inscripción: “Enterratorio en la orilla sur de la Laguna del Juncal mostrando la localización desordenada de los huesos”. (Tomado de Notas del archivo del ME, manuscrito de J. Pozzi)

2-Península de San Blas (SB)

La península de San Blas se encuentra ubicada a aproximadamente 70 km al noreste de Viedma. Los sitios excavados proceden de 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). Los individuos que componen la muestra fueron recuperados por Moreno en su expedición de 1875 (Moreno 1876; Outes 1907; Torres 1922), por Büchele a finales del siglo XIX (Torres 1922), por Vignati (1931), así como por las expediciones realizadas por el ME (Bórmida 1953-1954). Los esqueletos recuperados por Moreno, Büchele y Vignati forman parte de la colección del MLP (Catálogo del MLP).

Los esqueletos excavados por Moreno y Büchele provienen de tres sitios en médanos muy próximos al mar: Punta Rubia, Punta Rubia Falsa y Cementerio de los Indios (Moreno 1876; Outes 1907; Torres 1922). Además de los entierros, se encontró 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). La muestra obtenida por Vignati en 1931 procede de un sitio ubicado a 1 km del Cementerio de los Indios, que estaba constituido por entierros primarios y secundarios. Muchos de los esqueletos estaban pintados de rojo y asociados a los mismos se hallaron adornos labiales y auriculares, discos de piedra e instrumentos de confección tosca (Vignati 1931).

En el presente trabajo se realizaron fechados radiocarbónicos sobre dos individuos: a) uno con deformación tabular erecta plano-lámbdica, excavado por Moreno cerca de Punta Rubia (Moreno 1976), arrojó una edad C14 de 593 ± 40 años AP (molar 3; AA72636); y b) otro individuo sin deformación excavado por Büchele arrojó una edad C14 de 1461 ± 46 años AP (molar 3; AA72629).

Finalmente, la muestra depositada en el ME proviene del Cementerio de los Indios, y de otros dos sitios denominados Cementerio Nuevo y Cementerio Viejo (Bórmida 1953-1954; Catálogo del ME 1988).

3-Isla Gama (IG)

La Isla Gama se encuentra ubicada al noreste de la península de San Blas. La muestra de individuos analizados proviene de sitios excavados por Büchele y se encuentran depositados en el MLP. Los cráneos de esta muestra presentan deformación craneana artificial del tipo tabular erecta plano-lámbdica y, por lo tanto, fueron asignados al Holoceno tardío final (Colantonio 1981; Perez 2006).

4-San Antonio Oeste (SAO)

Los individuos incluidos provienen de entierros primarios y secundarios excavados por Deodat en 1941 en la localidad de San Antonio Oeste, al noroeste del Golfo de San Matías (Notas del Archivo del ME, manuscrito de Deodat). Deodat recorrió la costa noroeste del golfo y encontró varios sitios arqueológicos que agrupó en dos tipos: concheros o "comederos de mariscos" y paraderos. A este último tipo correspondería el sitio San Antonio Oeste. La muestra fue vendida en 1943 por el señor Deodat al ME, y desde entonces forma parte de sus colecciones (Notas del Archivo del ME, manuscrito de Deodat; Catálogo del ME 1988). Estos individuos presentan deformación artificial del cráneo de tipo tabular oblicua, correspondiendo cronológicamente al Holoceno tardío inicial (Perez 2006).

Noroeste de Patagonia

1- Neuquén (Nqn)

a- Caepe Malal: el sitio arqueológico Caepe Malal I se encuentra ubicado a los 37º 10´ latitud sur y 70º 24´ longitud oeste (Departamento de Chos Malal, norte de la provincia de Neuquén). En 1984 se produjo el hallazgo ocasional de un cementerio indígena que fue excavado por el Lic. Adam Hajduk y la Lic. Ana María Biset. Las primeras excavaciones sistemáticas se desarrollaron entre 1986 y 1991, relevándose 9 entierros humanos correspondientes a entierros primarios tanto individuales como colectivos. En asociación con los individuos se hallaron piezas metálicas (punzón, freno mulero, cuchillo) y cuentas vítreas, textiles, cueros pintados, torteros, raspadores, pulidores, elementos de madera, cerámica, una bola de boleadora y restos faunísticos de ovicápridos, cánidos, équidos y moluscos (Hajduk 1991; Hajduk y Biset 1991, 1996; Hajduk et al. 2000). Estos materiales fueron asignados cronológicamente al siglo XVIII. Posteriormente, en 1997 se recuperó un entierro secundario conformado por dos individuos (Hajduk et al. 2000).

b- Sitio Grande: el sitio fue excavado en 1997, se encuentra ubicado en una isla del curso medio del río Limay a 39º 55 de Latitud Sur y 69º 15´ de Longitud Oeste (Departamento de Picún Leufú, provincia de Neuquén). Se halló un entierro formado por un número mínimo de tres individuos (Della Negra y Novellino 2002). Asociado a los mismos se recuperó material cerámico decorado y no decorado así como material lítico, puntas de

proyectil pedunculadas y apedunculadas, instrumentos de doble filo, un fragmento de mano y una base de molino, un colgante de madera y cuentas de valva y hueso (Della Negra y Novellino 2002). Se realizaron dos fechados radiocarbónicos sobre colágeno humano, dando como resultado una antigüedad de 900-650 años AP (Della Negra ms.; Della Negra y Novellino 2002). Uno de los individuos presenta deformación artificial del cráneo de tipo plano-lámbdica (Perez com. pers.).

c- Pocaullo: este sitio se encuentra en San Martín de los Andes en el departamento Lacar (sur de la provincia de Neuquén). En 1994 se realizó un rescate de materiales arqueológicos asociados a restos humanos (Hajduk y Cúneo 1997-1998). Los restos óseos corresponden a cuatro individuos. Entre los materiales encontrados en asociación con los entierros se destaca la presencia de cerámica con decoración Valdivia, tiestos lisos y pintados y una pipa de piedra (Hajduk y Cúneo 1997-1998). A partir de los materiales asociados estos individuos fueron asignados a los siglos XVI- XVIII.

d- Sitio Retamal 1 (o Neuquén del medio): el sitio se encuentra ubicado en la confluencia de los ríos Limay, Neuquén y Negro. Se halló un individuo en posición flexionada asociado a una punta de proyectil bifacial apedunculada (Della Negra ms.). A partir de un fechado radiocarbónico, se estableció una antigüedad de 600 años AP para este individuo (Della Negra ms.). El mismo presentaba deformación artificial del cráneo de tipo plano-lámbdica (Perez com. pers.).

Los individuos pertenecientes a estos sitios se encuentran depositados en la Dirección de Estado de Cultura (Neuquén).

e- Muestra del ME: en este museo se encuentran depositados individuos procedentes de diversos sitios arqueológicos de la provincia de Neuquén. Los datos disponibles para los mismos son la ubicación geográfica y la forma y el año de ingreso al Museo. 1) Raigolil, 39º08´ S 71º28´ O; 2) Pampa India; 3) Ñorquinco, 41º50´ S 70º54´ O. Los individuos procedentes de estos sitios fueron obtenidos por el ME por donación del Sr. Artayeta en 1945; 4) Quila Quina, 40º12´ S 71º26´ O; Palavecino 1930; (Catálogo ME 1988).

2- Mendoza (MZ)

Todos los individuos correspondientes a la muestra de Mendoza se encuentran depositados en el Museo Municipal de Historia Natural de San Rafael (Mendoza).

a-Jaime Prats: en 1988, en la Estancia La Pratolina a orillas del río Atuel se produjo el hallazgo del cementerio prehistórico de Jaime Prats a 70 km de San Rafael (Lagiglia 1994; Novellino y Giuchón 1995; Novellino et al. 1996). Este sitio fue excavado por Humberto Lagiglia. Es un entierro colectivo de aproximadamente 130 individuos de los cuales 3 fueron hallados en posición primaria. El contexto cultural es escaso, se encontraron 5 puntas de proyectil triangulares alargadas, espesas, de base plana o ligeramente escotadas y dos cuentas de adorno. Los fechados radiocarbónicos obtenidos indican una antigüedad de C14 2040 ± 120 / 1880 ± 40 años AP (Lagiglia 1994).

b- Rincón del Atuel: el sitio Rincón del Atuel-1, previamente descripto y estudiado por Lagiglia (1956), se emplaza en el valle extra serrano del río Atuel, en la localidad Rincón del Atuel, (34º45´ S, 68º22´ O) a 747 msnm, a unos 20 km al sur de San Rafael. Allí se recuperaron una serie de esqueletos humanos sobre uno de los cuales se realizó un fechado radiocarbónico que indicó una antigüedad de C14 1760 ± 70 años AP (individuo AF500) (Dieguez et al. 2004; Lagiglia 1999).

c- La Matancilla: este sitio se ubica en Malargüe, corresponde a un hallazgo superficial en un médano (Novellino 2002). Se obtuvo un fechado radiocarbónico que ubica este sitio en 470 ± 50 años C14 AP (Gil et al. 2006). El individuo presenta deformación del cráneo de tipo tabular erecta plano-lámbdica (Perez 2006).

d- Cerro Negro: corresponde a un entierro hallado por lugareños debajo de rocas y fue excavado por Lagiglia. Asociado al entierro se hallaron cuentas de turquesas y de valvas. El fechado radiocarbónico obtenido indica una antigüedad de 600 años AP (Novellino com. pers.).

e- Cañada Seca: este sitio corresponde a un osario que fue hallado a partir de los trabajos realizados para la construcción de una ruta. Fue excavado por personal del Museo Municipal de Historia Natural de San Rafael (Mendoza). Los análisis realizados permitieron establecer un número mínimo de 23 individuos (Novellino 2002; Novellino com. pers). Los fechados radiocarbónicos indican una antigüedad de C14 1790 ± 50 / 1420 ± 60 años AP (Gil et al. 2006). Se observó la presencia de individuos con deformación craneana de tipo tabular erecta plano-frontal (Perez 2006).

f- Médano Puesto Díaz: este entierro, excavado por Lagiglia, se halló en un médano sobre el río Diamante. Se trata de un entierro múltiple compuesto por tres individuos. Asociado a los restos sólo se encontró un collar de valvas. A partir de fechados radiocarbónicos se estableció una antigüedad de C14 2865 ± 52 años AP (Gil et al. 2006).

g- Las Ramadas: corresponde a un entierro individual en un médano, excavado por Lagiglia. El individuo se encontraba en posición decúbito lateral flexionado. El fechado realizado indicó una antigüedad de C14 966 ± 36 años años AP (Shelnut 2006).

h- Loma del Eje: se trata de un entierro primario debajo de rocas en la zona del río Atuel, excavado por Lagiglia. El individuo se encontró en posición decúbito dorsal con las piernas flexionadas. No se halló material asociado a este individuo.

i- Otros: se incluyeron dos individuos procedentes de los sitios Agua del Zapallo y El Nihuil, ubicados en el área centro-sur de Mendoza (Novellino 2002). Ambos han sido asignados al Holoceno tardío final (Béguelin et al. 2006)

Centro de Patagonia

1-Valle inferior del río Chubut (Ch)

Los individuos procedentes de esta área fueron recuperados por Santiago Pozzi en 1893 en el valle del río Chubut, en las cercanías de Trelew, y por Cremonessi en la misma área (Lehmann-Nitsche 1910). Actualmente, esta muestra se halla depositada en el MLP. En esta muestra se encuentran representados dos tipos de deformación craneana artificial, tabular erecta plano-frontal y plano-lámbdica. A partir de fechados radiocarbónicos realizados sobre individuos recuperados en excavaciones recientes en la zona, se observó una tendencia temporal en la ocurrencia de los distintos tipos de deformación craneana (Gómez Otero y Dahinten 1997-1998). Se observa la ausencia de deformación hacia el 2500 AP, deformación plano-frontal entre 1900-1500 años AP y finalmente plano-lámbdica después del 1000 AP.

Sur de Patagonia

1- Noroeste de Santa Cruz (NOSC)

a- Sierra Colorada: la localidad arqueológica de Sierra Colorada (Departamento de Perito Moreno, provincia de Santa Cruz) se encuentra ubicada en la cuenca del Lago Salitroso a 47º 28´ de Latitud Sur y 71º 31´ de Longitud Oeste. Este sector se encuentra rodeado por cerros y mesetas, constituyendo un gran bajo con una altura de entre 100 y 300 msnm, que se continúa hacia el oeste en la cuenca de los lagos adyacentes Posadas y Pueyrredón (Goñi y Barrientos 2000). Las excavaciones arqueológicas en el área comenzaron en la década de 1990 bajo la dirección del Lic. Rafael Goñi. Hasta el momento se han detectado aproximadamente 15 sitios que presentan sólo entierros humanos, con muy baja densidad de artefactos. Los entierros se ubican en diferentes geoformas como cerros bajos, bordes de bardas y fondo de cuenca (Goñi y Barrientos 2004). Las modalidades funerarias presentes en la cuenca son de tres tipos, comprendidos en dos momentos cronológicos: el grupo más temprano (ca. 2800-2200 años AP) incluye nichos (entierros en oquedades naturales en las rocas) y entierros bajo bloques (los esqueletos se encuentran debajo de grandes bloques de roca), mientras que el grupo más tardío (ca. 1200 y 350 años AP) está conformado exclusivamente por chenques (estructuras de piedras acumuladas intencionalmente, generalmente de 3 a 5 m). La muestra total recuperada, hasta el momento, asciende a 79 individuos (García Guraieb et al. 2006). El ajuar asociado a los individuos es muy escaso y comprende cuentas de valva, metal y vidrio, artefactos líticos (puntas, raspadores), cerámica y una placa de cobre (Cassiodoro 2005; Cassiodoro et al. 2004). Las cuentas de vidrio han sido asignadas al siglo XVI, lo que evidencia la utilización de las estructuras de entierro tipo chenque hasta momentos de contacto europeo (Goñi y Barrientos 2004). En la cuenca también se han registrado concentraciones artefactuales en superficie, con cronologías que van desde 960 ± 125 hasta 750 ± 60 años AP y serían por lo tanto contemporáneas a los entierros tipo chenque (Goñi et al. 2000-2002). Los individuos se encuentran depositados en el Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano (Buenos Aires).

b- Lago Buenos Aires: en 1897, durante una expedición a la Patagonia austral, el Dr. Santiago Roth recuperó restos óseos correspondientes a 7 individuos de estructuras de entierro individual de tipo chenque, ubicadas en la orilla sudeste del lago Buenos Aires (provincia de Santa Cruz) (Imbelloni 1923a). No se halló ajuar asociado a los entierros. Imbelloni (1923a) realizó el análisis de esta muestra e indicó la presencia de

deformación craneana artificial de tipo tabular erecta plano-frontal. Los cráneos están depositados en el MLP (Lehmann-Nitsche 1910).

2-Sur de Patagonia continental (SPC)

Los individuos asignados a esta muestra provienen de dos áreas, la costa continental del Estrecho de Magallanes y la región que se extiende entre Puerto San Julián y Río Gallegos. La muestra correspondiente a esta última procede de sitios ubicados en Estancia La Fructuosa (50º 7´S 70º 37´O, Lago Argentino) y Estancia La Argentina (Sitio La Picana 1; 51º 53´S 70º1´O) y pertenecen a la colección formada por el Padre Manuel Jesús Molina. La muestra procedente de la primera región fue recuperada en los siguientes sitios arqueológicos: a- Posesión: se trata de un entierro ubicado sobre la costa norte del Estrecho de Magallanes (52º17´S 68º56´O; Ortiz Troncoso 1972); b- Cerro Johnny: corresponde a un individuo hallado en una pequeña cueva en un cerro volcánico, localizada en Brazo Norte, Región de Magallania, a 200 km al NE de Punta Arenas (53º03`S 70ºO; Martinic 1976). Se halló en muy buen estado de conservación y presentaba restos de tejido blando asociado a los huesos. El esqueleto estaba en posición fetal. Asociado al mismo se encontró una bolsa pequeña de cuero y cueros, probablemente de guanaco, pintados con diseños geométricos en color rojo, ocre, amarillo, negro, verdoso y blanco. Fue fechado entre 350 ± 90 y 480 ± 70 años AP (Martinic 1976); c- San Gregorio 11 y 12: corresponden a entierros simples en chenques. El primero se halló a los pies de una terraza a 40 mts del mar (52º35´S 70º09´O). Este esqueleto se encontraba en posición flexionada decúbito lateral izquierdo, cubierto por pigmento rojo y piedras, y asociado a lascas (Massone 1984). El entierro San Gregorio 12 se ubicaba en Punta Delgada (52º33´S, 70º03´O); d- Juni Aike 6: este sitio se encuentra ubicado en el curso inferior del río Gallegos Chico (52ºS 70º41´O). Corresponde a un entierro primario de tipo chenque ubicado en la base de un alero. El esqueleto se encontró en posición extendida, ventral y con restos de pigmento de coloración rojiza. En asociación directa con el esqueleto se encontraron dos raederas/cuchillos, un artefacto en forma de punta, una boleadora y una lasca de obsidiana negra (Aguilera y Grendi 1996); f- Bahía Santiago 4: se trata de un individuo hallado en un entierro de tipo chenque, ubicado en 59º29´S 69º52´0. Asociado el mismo se encontró obsidiana verde y restos de pigmentos; g- Bahía Laredo 1: el individuo correspondiente a este entierro se encontró en un sitio tipo conchero, ubicado en 52º56´S

70º48´O. Fue obtenido mediante un rescate arqueológico realizado en 1987 por Cardenas y Prieto (Prieto 1988).

Los individuos procedentes de esta área se encuentran depositados en el Instituto de la Patagonia, Universidad de Magallanes (Punta Arenas, Chile) y en el Museo Regional Provincial "Padre Manuel Jesús Molina" de Río Gallegos (MRG).

3- Isla Grande de Tierra del Fuego (IGTF)

Esta muestra está constituida por individuos procedentes de diversos sitios de la isla (excepto de la costa del Canal Beagle): a) Cabo domingo, 53º41´S 67º51´O; b) Estancia Spring Hill, 53º39´S 60º 22´O (Lehmann-Nitsche 1910); c) Tres Arroyos, 53º22´S, 68º47´O. El individuo analizado fue encontrado en 1986 (Constantinescu 1999); d) China Creek, 53º10´S 69º5´O. Este sitio se trata de un hallazgo en superficie, recibido en 1971 como donación al Instituto de la Patagonia (Constantinescu 1999); e) Rancho Esperanza, este sitio se encuentra en la localidad costera de Bahía Felipe (52º50´S 69º50´O) en el sector noroccidental de Tierra del Fuego. Uno de los dos individuos analizados se encontró asociado a elementos asignables a tiempos históricos (Constantinescu 1999; Ocampo et al. 2000); f) Bahía Gente Grande, 52º57´S 70º20´O. Se trata de un entierro individual con restos de pigmentos asociados; g) Lengua de Vaca, se trata de un hallazgo en superficie, ubicado en Bahía Chilota (53º18´S 70º22´O). Estos restos fueron recibidos en 1975 como donación al Instituto (Constantinescu 1999); h) Discordia, los restos fueron hallados en superficie, localizados a 53º20´S 69º50´O. Los mismos fueron donados en 1975 al Instituto (Constantinescu 1999); i) Laguna Flamenco, sitio localizado a 52º50´S 69º05´O donde se recuperó un individuo que fue adquirido por donación al Instituto de la Patagonia en 1998 (Constantinescu 1999); j) Myren 1, entierro ubicado en el borde de una laguna sobre médanos, localizado a 53º18´S 69º16´O. Los restos fueron donados por el Sr. B Krusell en 1985. El individuo presenta deformación craneana artificial de tipo fronto occipital o tabular oblicua (Constantinescu 1999); k) Porvenir, se trata de un individuo recuperado en las cercanías de la ciudad Porvenir, Isla Grande de Tierra del Fuego (53º18´S 70º26´O, Chile); l) Bahía Inútil, 53º24´S 70ºO. Individuos correspondientes a la colección Martín Gusinde del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN, Santiago, Chile).

Los individuos incluidos en esta muestra corresponden a las colecciones del MLP, ME, Instituto de la Patagonia, Museo Porvenir (Porvenir, Chile), y Museo Saleciano Maggiorino Borgatello (MSMB, Punta Arenas, Chile).

4- Canal Beagle (CB)

Esta muestra está constituida por individuos procedentes de diversos sitios ubicados en ambas costas del Canal Beagle: a) Bahía Harberton; b) Sitio Seno Grande, ubicado en Isla Navarino; c) Sitio Caleta Virginia, ubicado en las cercanías de Puerto Williams (Aspillaga et al. 1999); d) entierros localizados en Isla Wallaston; e) entierro ubicado en las cercanías de Ushuaia; f) Sitio Almanza, 54º53´S 67º35´O. Este individuo fue encontrado en un conchero a aproximadamente 50 mts de la costa norte del Canal Beagle. Se trata de un hallazgo fortuito realizado en 1975; g) Bahía Ushuaia, este individuo, hallado en Zona Industrial sobre la costa de la Bahía Ushuaia, fue recibido como donación de L. A. Borrero en 1988; h) Hotel Tolkeyen, 54º51´S 68º23´O. Se trata de un entierro colectado en la Estancia Río Pipo, a 100 mts de la costa norte del Canal Beagle, al sudoeste de Ushuaia; i) Punta Segunda, 54º51´S 68º02´O. Entierro hallado en 1988 en la costa norte del Canal Beagle en un conchero en el extremo occidental de la Playa. Donado por el Sr. A Galeazzi.

Los individuos incluidos en esta muestra corresponden a las colecciones del MLP, MNHN, Instituto de la Patagonia, MSMB, y Museo del Fin de Mundo (Ushuaia, Argentina).

5- Región de Magallanes (RM)

La mayor parte de los individuos de esta muestra corresponden a la Colección Gusinde integrada por el material recuperado en sus excavaciones realizadas en el cementerio de la Misión Saleciana ubicada en Isla Dawson, Puerto Harris (Gusinde 1989, MNHN; Catálogo del Museo) y un número menor corresponde a la colección del Instituto de la Patagonia. Estos últimos proceden de: Isla Riesco (Estancia Lola); Cueva Estrecho Trinidad en la Región de Ultima Esperanza (50ºS 75ºO), cuyo contexto de entierro permitió asignarlo al siglo XIX-XX (Guichón et al. 2006); Caverna 3 ubicada en Puerto Natales (51º45´S 72º30´O); y Bahía Chilota.

Centro- Sur de Chile (Ch-CS)

Una parte de los cráneos incluidos en esta muestra corresponden a tiempos históricos (Catálogo del MNHN, Chile). Fueron recolectados por los Sres. Latchman, Guevara y Oyarzun. Otra parte de esta colección data de 1880 en adelante y fueron donados al museo por los señores Etchaurren, Dellinger y Smith. También hay cráneos de la Isla Mocha donados por Voss, Hiddel y Reich. Provienen de Araucania, Llaima y

Traiguen. Los individuos se encuentran depositados en el MNHN. En el catálogo de este museo los cráneos de la región han sido asignados al grupo etnográfico Araucano.

Región Pampeana

1- Región Pampeana-Histórico (RP-H)

La muestra está compuesta por individuos procedentes del sudeste Pampa de los partidos de Azul, Bahía Blanca, Guaminí, Puán, Tapalquen, Monte Hermoso y Olavarría y por individuos recolectados en Salinas Grandes en General Acha, Provincia de La Pampa. Fueron excavados por los señores Moreno, Merlin y Canessa y por Zeballos, respectivamente. La muestra seleccionada corresponde a los cráneos estudiados por ten Kate (1893). Los individuos se encuentran depositados bajo la denominación "Araucanos" en el MLP.

2- Sudeste de Pampa (SEP)

a- Estancia Santa Clara: el sitio arqueológico Estancia Santa Clara se encuentra en las proximidades del arroyo Santa Clara en el partido de Benito Juárez, provincia de Buenos Aires (Villagra Cobanera 1937). Los restos humanos procedentes de este sitio fueron hallados a fines de la década de 1880 por el Dr. Guillermo Udaondo quien recuperó un número indeterminado de individuos de los cuales tres cráneos fueron incorporados a las colecciones osteológicas del MLP. Presenta restos de pigmento de coloración rojiza en la región del parietal y occipital (Lehmann-Nitsche 1910). Estos cráneos presentan deformación artificial de tipo tabular oblicua (Barrientos 1997; Perez 2006), lo que permite asignarlos cronológicamente al Holoceno tardío inicial (ca. 2500-1500 años AP, Barrientos 2001). Los individuos se encuentran depositados en el MLP.

b- Túmulo de Malacara: este sitio se encuentra ubicado aproximadamente a 200 mts de la confluencia de los arroyos Nutria Mansa y del Pescado, y a 100 mts del antiguo cauce del arroyo Malacara en el partido de Lobería, provincia de Buenos Aires. En enero de 1913 Carlos Ameghino y Luis María Torres detectaron un montículo de grandes dimensiones (22 x 18 x 2 mts) mientras realizaban un viaje de investigación geológica y antropológica en el litoral marítimo bonaerense (Torres y Ameghino 1913). Dentro del túmulo se encontraron un número mínimo de 13 individuos dispuestos en entierros de tipo primario y secundario, tanto individuales como múltiples (Vignati 1960). El ajuar funerario estaba conformado por bolas de boleadora realizadas en granito, cuentas de

collar realizadas en valvas de moluscos y punzones de hueso. El tipo de entierro secundario presente en el Túmulo se caracteriza por estar constituido por el cráneo y los huesos largos con una baja frecuencia de partes esqueletarias de menor tamaño (Vignati 1960). Estos individuos fueron asignados cronológicamente al Holoceno tardío inicial (ca. 2500-1500 años AP) en base a la deformación craneana artificial de tipo tabular oblicua, el tipo de entierro secundario y al ajuar funerario asociado (Madrid y Barrientos 2000). Los individuos se encuentran depositados en el MLP.

c- Laguna La Larga: este sitio se encuentra ubicado en el Área Interserrana Bonaerense a los 38º 6´S 60º 31´O (provincia de Buenos Aires). Entre los años 1949-1955 el Instituto del Museo de La Plata y el Museo Regional de Tres Arroyos realizaron una serie de trabajos de excavación arqueológica que dieron como resultado el hallazgo de varios entierros humanos con material arqueológico asociado (Sorgentini y Medina Zambelli 1955). En 1986 Colantonio publicó la descripción de un cráneo proveniente de esta localidad recibido por el Museo de La Plata a través de una donación. Fue asignado al Holoceno tardío final sobre la base de la deformación craneana artificial plano-lámbdica (Perez 2006). Este individuo se encuentra depositado en el MLP.

d- Saavedra: en las cercanías de la ciudad de Saavedra en el partido de Saavedra, provincia de Buenos Aires, fue hallado un entierro compuesto por varios individuos (Catálogo Inédito MLP). Algunos de los individuos recuperados presentaban restos de pigmentos de coloración rojiza. Estos fueron asignados al Holoceno tardío final, debido a la presencia de deformación craneana artificial de tipo tabular erecta plano-lámbdica (Perez 2006). Esta muestra se encuentra depositada en el MLP.

e- Arroyo Ventana: el sitio se encuentra ubicado a los 38º 2´S 62º 13´O en la margen izquierda del arroyo del mismo nombre (Oliva 1991). El sitio fue localizado y excavado por Gustavo Politis. El individuo analizado en este trabajo presenta deformación artificial del cráneo de tipo tabular erecta plano-lámbdica y, por lo tanto, fue asignado al Holoceno tardío final (Perez 2006). El mismo se encuentra, actualmente, depositado en el Museo Regional de Chasicó (provincia de Buenos Aires).

f- Laguna Los Chilenos: la laguna Los Chilenos se encuentra ubicada a 38º3’S 62º 30’O en el límite de los partidos de Tornquist y Saavedra, provincia de Buenos Aires. En 1993

a partir del hallazgo ocasional de un conjunto de restos óseos humanos dispersos sobre la superficie de la playa, en el interior de la laguna y otros aflorando en el perfil expuesto de la barranca, se comenzó con la excavación del sitio Laguna Los Chilenos 1 (Barrientos et al. 1997, 2002). Se hallaron restos humanos de un número mínimo de 14 individuos (Carlotto 2001; Gonzalez et al. 2005) dispuestos en entierros primarios y secundarios, simples y múltiples. Por lo menos tres de los individuos presentaban restos de pigmento rojizo y amarillo en numerosas partes esqueletales (Barrientos 1997). Los individuos presentaban deformación artificial del cráneo de tipo tabular erecta plano-lámbdica (Perez 2006). Los fechados radiocarbónicos realizados a partir de los restos humanos ubican cronológicamente a este sitio en el Holoceno tardío final (470 ± 40 años AP, Barrientos 1997; Barrientos et al. 1997). Los materiales se encuentran depositados transitoriamente en el MLP y en el Museo Regional de Pigüé.

g- San Antonio: este sitio se encuentra ubicado en las proximidades del río Sauce Chico en el partido de Tornquist. Los dos individuos analizados fueron recuperados por la Profesora Nora Cinquini y actualmente se encuentran depositados en el Museo Regional de Chasicó.

h- Napostá: el sitio se encuentra ubicado en las cercanías del arroyo Napostá Grande en el partido de Bahía Blanca, provincia de Buenos Aires. El sitio fue detectado por la Profesora Nora Cinquini quien recuperó un conjunto de entierros humanos de tipo secundario, caracterizados por presentar la casi totalidad de las partes esqueletarias. Los restos humanos fueron estudiados por Mendez y Salceda (ms). Los mismos fueron asignados cronológicamente al Holoceno tardío final en base al tipo de entierro (Barrientos 2001; Madrid y Barrientos 2000) y la deformación artificial del cráneo de tipo tabular erecta plano-lámbdica (Perez 2006). Actualmente, los individuos se encuentran depositados en el Museo Regional de Chasicó.

3- Delta del Paraná (Del)

La muestra analizada en este trabajo procede de islas de la Región del Delta del Paraná en las provincias de Entre Ríos y norte de Buenos Aires. Los esqueletos proceden de enterratorios denominados Túmulos, excavados por Luis María Torres en sus viajes de 1905 y 1906. Los individuos analizados proceden del Túmulo I del río Paraná Guazú, Túmulo II del Paraná Guazú –Delta Medio- y Túmulo I del brazo Gutiérrez –Delta

Superior- (Lehmann-Nitsche 1905, 1910; Torres 1911). El Túmulo I del río Paraná Guazú presentaba forma oval, y sus dimensiones eran 21 x 14 x 2,4 mts. Un sector del túmulo era destinado probablemente a paradero mientras que otro era destinado a cementerio. Se encontró abundante material arqueológico: alisadores, trituradores, punzones y una horqueta de asta de ciervo, puntas de flecha y puntas de arpón de hueso, y numerosos fragmentos de cerámica grabada con motivos geométricos.

El Túmulo II del Paraná Guazú, ubicado en la margen derecha frente a la isla La Paloma, era de forma circular con un diámetro de 22 mts y una altura de 2,30 mts. También había un área destinada a cementerio y otra a paradero donde se encontraron fogones y residuos de cocina. Se encontraron percutores, alisadores, hachas, punzones, espátulas, instrumentos para coser, puntas de flecha y laminillas de metal adheridas a los cráneos (Torres 1911). A partir de un fechado radiocarbónico efectuado en este trabajo sobre un individuo preveniente de este Túmulo, se determinó una edad de 846 ± 41 años AP (molar 3; AA72633).

El Túmulo I del Brazo Gutiérrez tenía una altura de 2,85 mts y una superficie de 5,8 m^2. También había un área destinada a cementerio donde se hallaron algunos restos en la capa superficial entre 0 y 90 cm, y otros a más de un metro de profundidad. Se hallaron asimismo, percutores-alisadores, raspadores, punzones de asta de ciervo, espátulas de tibia de ciervo, fragmentos de cerámica grabada con motivos geométricos, un vaso y una lámina de cobre de forma rectangular adherida a un cráneo. Los residuos de fogones y cocina eran escasos. Los elementos de hueso y piedra se encontraban debajo de los esqueletos. En este trabajo también se efectuó un fechado radiocarbónico sobre un individuo preveniente de este Túmulo, que permitió estimar una edad de 752 ± 41 años AP (molar 3; AA72635).

Los cráneos se encuentran depositados en el MLP (Lehmann-Nitsche 1910).

Cuyo

1-San Juan (SJ).

Los cráneos estudiados provenientes de esta área fueron recolectados en las cercanías de Calingasta, Bella Vista, Angualasto, Pachimoco y Jachal (Lehmann-Nitsche 1910; Catálogo del ME). Los individuos fueron obtenidos por expediciones del MLP y del ME realizadas a fines del siglo XIX y principios del XX. Los cráneos están actualmente depositados en dichas instituciones. Los individuos provenientes de esta

área de entierros fueron asignados a Holoceno tardío final a partir de su contexto de entierro (ver Lehmann-Nitsche 1910).

Chaco (Cha)

Una parte de los individuos analizados corresponden al grupo etnográfico Toba. Cronológicamente pueden ser asignados a tiempos históricos (siglo XIX). Los mismos pertenecen a la Colección Spegazzini depositada en el MLP (Lehmann-Nitsche 1910). Asimismo, se incluyeron individuos procedentes de Formosa depositados en el ME, que fueran recolectados por la expedición del Dr. Ascher (Archivo ME, 1915)

Noroeste Argentino

1- Valles Calchaquíes (VC)

Dentro de esta muestra se incluyeron los individuos procedentes de los sitios arqueológicos La Paya (departamento de Cachi, provincia de Salta) y La Poma (departamento de La Poma, provincia de Salta), obtenidos a partir de expediciones realizadas en 1906 y 1907 bajo la dirección de Ambrosetti. Actualmente estos restos están depositados en el ME.

El sitio La Poma se encuentra a 70 kilómetros al norte de Cachi sobre el río Guachipas en el valle Calchaquí en la provincia de Salta (Dillenius 1909).

El sitio La Paya fue descubierto por ten Kate (1896) y excavado por Ambrosetti quien recuperó más de 200 unidades funerarias ubicadas en la necrópolis extramuros y en el interior del área de vivienda (Ambrosetti 1907- 1908; Boman 1908). Del lado interno de la muralla se descubrió un sector con tumbas aunque de menor tamaño con relación a la necrópolis extramuros. Se encontraron entierros en urnas funerarias de estilo Santamaría y en urnas toscas de forma globular. Asociados a los entierros se encontraron numerosos objetos como pucos negros y rojos, con y sin decoración, con decoración geométrica, vasos de madera, instrumentos para moler, vasos y platos de cerámica, instrumentos de metal, restos de tejido, cuentas de malaquita, y flechas de obsidiana. Este sitio correspondería a los periodos de Desarrollos Regionales e Inka. Se han realizado diversos fechados radiocarbónicos que lo ubican entre 900-1300 años DC (Baldini 1980).

5.4- Estimación del sexo y la edad

Estimación de la edad

En este trabajo sólo se incluyeron individuos adultos. La estimación de la edad se realizó mediante el empleo de múltiples indicadores, en particular, se relevaron el grado de obliteración de la sutura esfeno-basilar y de las suturas ectocraneales, la erupción del tercer molar, los cambios morfológicos de la sínfisis púbica (Brooks y Suchey 1990) y la superficie auricular del ilion (Lovejoy et al. 1985). La edad probable de muerte de cada individuo fue estimada mediante la consideración de estas estructuras diagnósticas en aquellos casos en que se contaba con el esqueleto completo. Sin embargo, gran parte de las muestras analizadas -especialmente aquellas depositadas en museos- presentaba sólo el cráneo, por lo tanto, en la mayoría de los casos las estimaciones se basaron en la obliteración de las suturas.

Para la evaluación de los cambios morfológicos de la sínfisis púbica se empleó la técnica desarrollada por Brooks y Suchey (1990). Debido a la existencia de variaciones sexuales en la manifestación de las modificaciones cronológicas de la sínfisis púbica, las fases fueron descriptas para ambos sexos de forma separada (Brooks 1955; Gilbert y McKern 1973; McKern y Stewart 1953). Por lo tanto, fue necesario estimar previamente el sexo de cada individuo (ver Estimación de sexo). Para evaluar los cambios morfológicos en la superficie auricular y periauricular del ilion se empleó la técnica propuesta por Lovejoy y colaboradores (1985). A diferencia de la sínfisis púbica, en esta estructura los cambios son independientes del sexo de los individuos. La estimación a partir del cráneo se basó en el cierre de las suturas empleando el sistema de la región lateral-anterior ya que es considerado un predictor más confiable de la edad que la región de la bóveda craneana (Meindl y Lovejoy 1985).

Estimación del sexo

El diagnóstico del sexo en los individuos adultos se realizó a partir de observaciones morfológicas y determinaciones métricas de distintas estructuras óseas de la pelvis y del cráneo, privilegiándose, cuando fue posible, el análisis de las estructuras pélvicas debido a su reconocida confiabilidad como indicador del sexo (Buikstra y Ubelaker 1994).

En la pelvis se consideraron los criterios propuestos por Phenice (1969) para la región subpúbica (i.e. arco ventral, concavidad subpúbica, aspecto medial de la rama isquiopúbica) como así también el ángulo de la escotadura ciática mayor, y la presencia y desarrollo del surco preauricular (Buikstra y Ubelaker 1994). Los rasgos registrados en el cráneo fueron la glabela, el margen supraorbital, el proceso mastoideo, el arco superciliar, la cresta supramastoidea y el aspecto general de la mandíbula (i.e. aspecto del cuerpo y la rama, tamaño y desarrollo de las inserciones musculares) (Buikstra y Ubelaker 1994; Graw 2001; Walrath et al. 2004). La asignación del sexo se realizó ordenando los individuos de acuerdo con los grados de expresión de cada rasgo, asignándolos a tres categorías (i.e. femenino, masculino e indeterminado). El sexo probable de cada individuo se estimó a partir de la prevalencia de cada una de estas categorías, es decir que la categoría más representada determinó el sexo final del individuo.

En algunas muestras para las cuales se contaba únicamente con el cráneo y que presentaban un elevado número de individuos (> 15) la estimación del sexo se realizó a partir de la aplicación de técnicas de morfometría geométrica (ver Perez 2006). El procedimiento empleado consistió en la descripción, mediante coordenadas de puntos denominadas *landmarks* y *semilandmarks* (Bookstein 1991, 1997), de la forma de las estructuras que presentan elevado dimorfismo sexual (i.e. glabela, procesos zigomático y mastoideo), y el análisis de la variación interna de cada muestra mediante la aplicación de análisis multivariados. Este tipo de análisis que permite la cuantificación de la variación en forma y tamaño, presenta ventajas en relación con las aproximaciones visuales tradicionales ya que permiten la reducción del error de observación y el ordenamiento consistente de los individuos (Gonzalez et al. 2007; Konigsberg y Hens 1998; Weiss 1973). Las estimaciones del sexo se realizaron en colaboración con el Dr. Ivan Perez.

CAPÍTULO 6

OBTENCIÓN DE DATOS Y ANÁLISIS PRELIMINARES

6.1 Obtención de datos……... 101
6.1.1 Nomenclatura dental…… 101
6.1.2 Medidas lineales empleadas en los estudios dentales en antropología…… 103
6.1.2.1 Definición de las variables empleadas……... 106
6.1.3 Análisis de la variación en el tamaño y la forma….. 108
6.2 Análisis y resultados preliminares……... 111
6.2.1 Error de medición en estudios morfométricos…….. 111
6.2.1.1 Análisis del error intraobservador en las medidas dentales…….. 112
6.2.2 Asociación entre las medidas del margen cervical y de la corona dental……. 116
6.2.3 Pérdida pre y postmortem de piezas dentales: Tratamiento de datos perdidos……... 118
6.2.4 Detección de casos atípicos multivariados 124
6.2.5 Influencia del tamaño de las muestras en la estimación de los valores medios poblacionales…… 125
6.2.6 Influencia del dimorfismo sexual en el análisis de relaciones evolutivas…….. 127
6.2.7 Síntesis de los resultados obtenidos…….. 132

En la primera sección de este capítulo se presenta la nomenclatura dental utilizada, se definen las variables relevadas y, finalmente se presenta la metodología empleada para describir el tamaño y la forma de las piezas dentales. Teniendo en cuenta que uno de los principales problemas en el registro de las medidas dentales es la falta de acuerdo en las definiciones de las variables y de los procedimientos de obtención de las mismas, la primera etapa de esta investigación estuvo orientada a estandarizar la metodología a emplear.

En la segunda sección se presentan diversos análisis tendientes a la obtención de una muestra dental adecuada para el análisis de relaciones evolutivas entre poblaciones. En primer lugar, se realizó la puesta a punto de las técnicas de medición y se evaluó el error intraobservador en el registro de las medidas lineales sobre la corona y el margen cervical dental (Figura 6.1). La importancia de evaluar el error de medición radica en la influencia que el mismo puede tener en los análisis de relaciones interpoblacionales, ya sea por el incremento de la varianza intramuestral o por la introducción de sesgos sistemáticos que resultan en una alteración de los patrones de variación (Perez et al. 2004). En segundo lugar, se determinó si los diámetros de la corona, ampliamente utilizados en estudios dentales, y los del margen cervical, que aún son empleados escasamente, registran aspectos similares de la morfología dental (Figura 6.1). Esto es particularmente relevante dado que las medidas cervicales se encuentran menos afectadas por el desgaste dental y por lo tanto, constituyen una alternativa para el estudio de poblaciones que exhiben elevados grados de desgaste. Para realizar ambos análisis se seleccionó una muestra que exhibía niveles bajos de desgaste dental.

A partir de las medidas del margen cervical de todas las muestras se evaluó la estructura de datos perdidos y la presencia de casos atípicos para las variables, con el fin de determinar qué variables se hallan mejor representadas en estas muestras (Figura 6.1). Se determinó la influencia del tamaño muestral en la estimación de los valores medios, debido a que los análisis centrados en el cálculo de distancias poblacionales en el marco de estudios de relaciones evolutivas se basan, generalmente, en el cálculo de diferencias entre los valores medios de las muestras. En estos análisis la confiabilidad en la estimación de la media se encuentra directamente relacionada con el tamaño de las muestras, del cual depende la precisión en el cálculo de las distancias. A partir de este análisis se determinó el tamaño muestral mínimo requerido para que una muestra sea incluida en los análisis. Finalmente, se evaluó el dimorfismo sexual en tamaño y forma

debido a que la variación intrapoblacional atribuible al dimorfismo podría ser mayor a la variación encontrada entre las poblaciones. Esta situación podría conducir a una modificación de los patrones de variación interpoblacional (Corruccini y Henderson 1976; Harris y Bailit 1988).

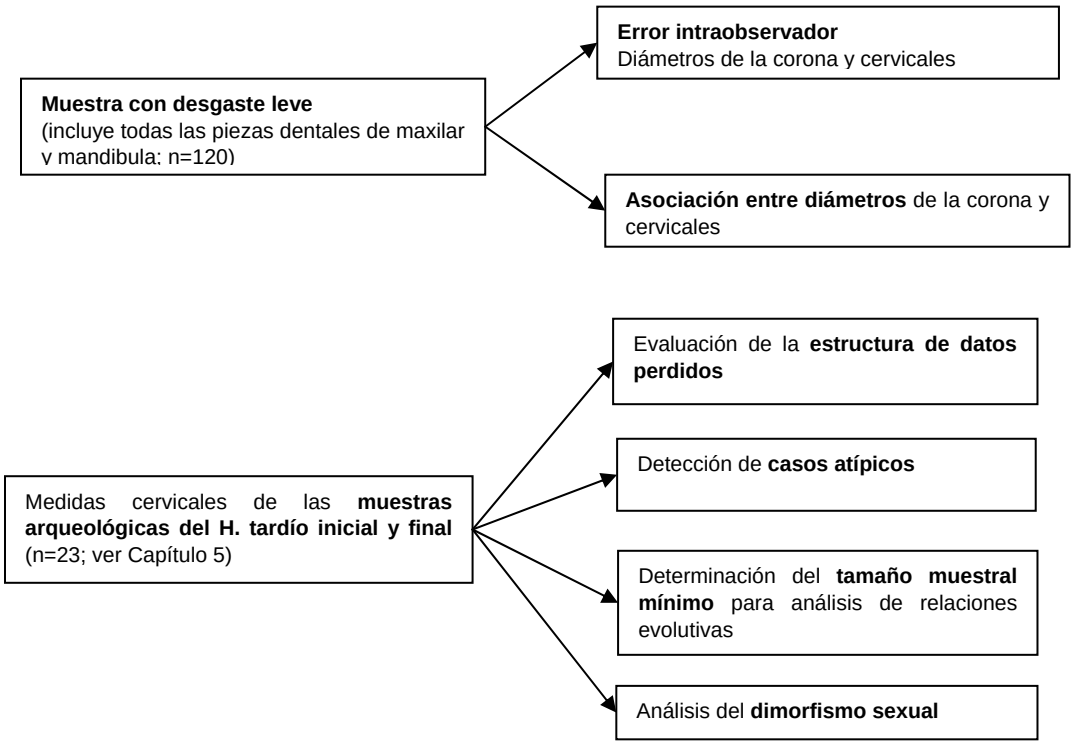


Figura 6.1: Resumen de los análisis preliminares realizados.

6.1. Obtención de los datos

6.1.1. Nomenclatura dental

En la literatura antropológica, y en la de vertebrados en general, coexisten múltiples tipos de nomenclatura, en gran medida como consecuencia de tradiciones de investigación cuyos objetivos se centran en el estudio de diferentes problemáticas (odontología, antropología, paleontología). Esto resulta en una falta estandarización en la terminología de la notación anatómica y orientación de los dientes (Smith y Dodson 2003). Por ejemplo, los estudios paleontológicos orientados al análisis de la evolución dental a largo plazo emplean nomenclaturas útiles para dar cuenta de los cambios evolutivos, las cuales tienen especial consideración de la homología de distintas estructuras a través de los taxa. Por el contrario, en el ámbito de la odontología se emplean varios sistemas de nomenclatura basados en las diferencias morfológicas dentales sin considerar el origen evolutivo. En diversos textos antropológicos referidos a la dentición humana los dos premolares permanentes son denominados, siguiendo la tradición odontológica, como primer y segundo premolar aunque son en sentido estricto el tercer y cuarto premolar. Esto condujo a la coexistencia dentro de la antropología de dos denominaciones diferentes para los mismos dientes, así los premolares son denominados tanto P1 y P2 (Le Blanc y Black 1974; Townsend y Brown 1979; y`Edynak 1989, entre otros), como P3 y P4 (Coppa et al. 1998; Lukacs y Hemphill 1991; Macchiarelli 1989; Perzigian 1981; Scott 1979; Wolpoff 1971, entre otros). En este trabajo se sigue esta última nomenclatura.

Asimismo, coexisten diferentes sistemas de abreviaturas que emplean distintas combinaciones alfanuméricas, super y subíndices para indicar dientes ubicados en el maxilar superior e inferior. El Sistema Zsigmondy denota a la dentición permanente con números del 1 al 8 y a los cuadrantes (superior derecho e izquierdo, e inferior derecho e izquierdo) mediante barras verticales y horizontales (Hillson 1996). La desventaja de este sistema es que un adulto puede tener cuatro dientes con el mismo número, esto presenta problemas especialmente cuando los datos son utilizados en bases de datos. El sistema de la Federación Dentaria Internacional (FDI, 1971) emplea dos dígitos, el primero indica cuadrante y dentición (permanente o decidua) y el segundo especifica el diente (de 1 a 8). Buikstra y Ubelaker (1994) proponen emplear un número diferente para cada diente, que en la dentición permanente varía entre 1 y 32, para facilitar el empleo de

bases de datos eliminando la ambigüedad presente en otros sistemas. Otro sistema, llamado Nominación Anatómica, utiliza el nombre anatómico completo y comprende 5 componentes que indican arcada, tipo de diente y posición, lateralidad y dentición (Hillson 1996). Este sistema es útil ya que permite denominar a cada diente de una manera única y sin ambigüedades, y será por lo tanto, el empleado en este trabajo. Por ejemplo, en este sistema el premolar 4 superior derecho de la dentición permanente es denominado como P4SDP. A pesar de la existencia de los sistemas enumerados, es frecuente que los autores adopten sus propias abreviaturas (v.g. Benfer y Edwards 1991; Harris y Nweeia 1980; Iscan y Kedici 2003; Perzigian 1975).

En todas las piezas dentales se pueden identificar cinco superficies o caras que han recibido distintas denominaciones. Las superficies llamadas mesial y distal por algunos autores (Pinhasi 1998) son denominadas como anterior y posterior por otros (Sciulli 1979). Los términos bucal o labial son utilizados para referirse a la misma cara según se trate de la dentición posterior o anterior, respectivamente. Asimismo, se emplean los términos lingual o palatal para referirse a la cara interna de los dientes. En este trabajo se optó por unificar estos términos para todos los dientes, empleándose el término bucal en lugar de labial y lingual en lugar de palatal, debido a que el diámetro que corresponde a la distancia entre estas dos superficies es denominado usualmente como bucolingual.

En ese trabajo se emplearán las definiciones de las superficies de los dientes modificadas a partir de Hillson (1996): **Mesial**: la superficie del diente que se encuentra orientada hacia el plano sagital medio de la arcada dental; **Distal**: la superficie del diente opuesta al plano sagital medio de la arcada dental; **Interproximal**: superficie de contacto entre dientes adyacentes; **Lingual**: la superficie del diente ubicada en contacto con la lengua; **Bucal**: la superficie del diente ubicada en contacto con la parte interna de los labios (en incisivos) o con la parte interna de las mejillas (caninos, premolares y molares); **Oclusal**: superficie del diente paralela al plano en el cual contacta la dentición superior e inferior. En la Figura 6.2 se representan gráficamente las superficies dentales.

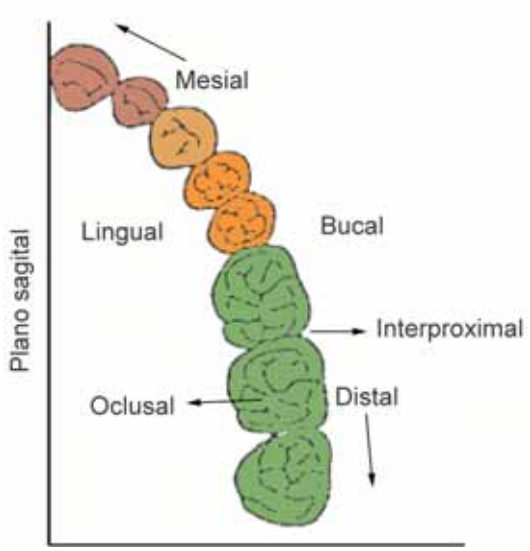


Figura 6.2: Nombre y orientación de las superficies dentales.

6.1.2. Medidas lineales en estudios dentales en antropología

Tradicionalmente, los estudios dentales en antropología han empleado los diámetros mesiodistal y bucolingual de la corona como medidas de distancia con el objetivo de describir la morfología dental. Sin embargo, la falta de estandarización en la obtención de los mismos ha sido motivo de controversias, particularmente, con respecto al diámetro mesiodistal de la corona. Esta variable fue definida por Moorrees y Reed (1954) como la mayor dimensión mesiodistal registrada paralelamente a la superficie oclusal. Dado que en ciertas situaciones los dientes se encuentran rotados o desplazados con relación a la arcada dental, y por lo tanto, los puntos más distal y mesial se encuentran en diferentes posiciones, esta medida puede resultar difícil de registrar (Hillson 1996). Algunos autores han preferido emplear una definición que permita medir el diámetro entre los puntos de contacto mesial y distal de cada corona considerando que se encuentran en oclusión normal (Goose 1963; Wolpoff 1971). En cuanto al diámetro bucolingual, este es definido como la mayor distancia entre la superficie bucal y lingual registrada perpendicularmente al mesiodistal, por lo tanto, depende en gran medida de la definición que se adopte para registrar este último (Moorrees y Reed 1954).

Una de las características de las muestras de restos óseos humanos recuperados en contextos arqueológicos, como las analizadas en este trabajo (Figura 6.3), es la presencia de severos grados de desgaste dental, el cual constituye una de las principales causas de datos perdidos en las investigaciones métricas dentales (Stojanowski 2007).

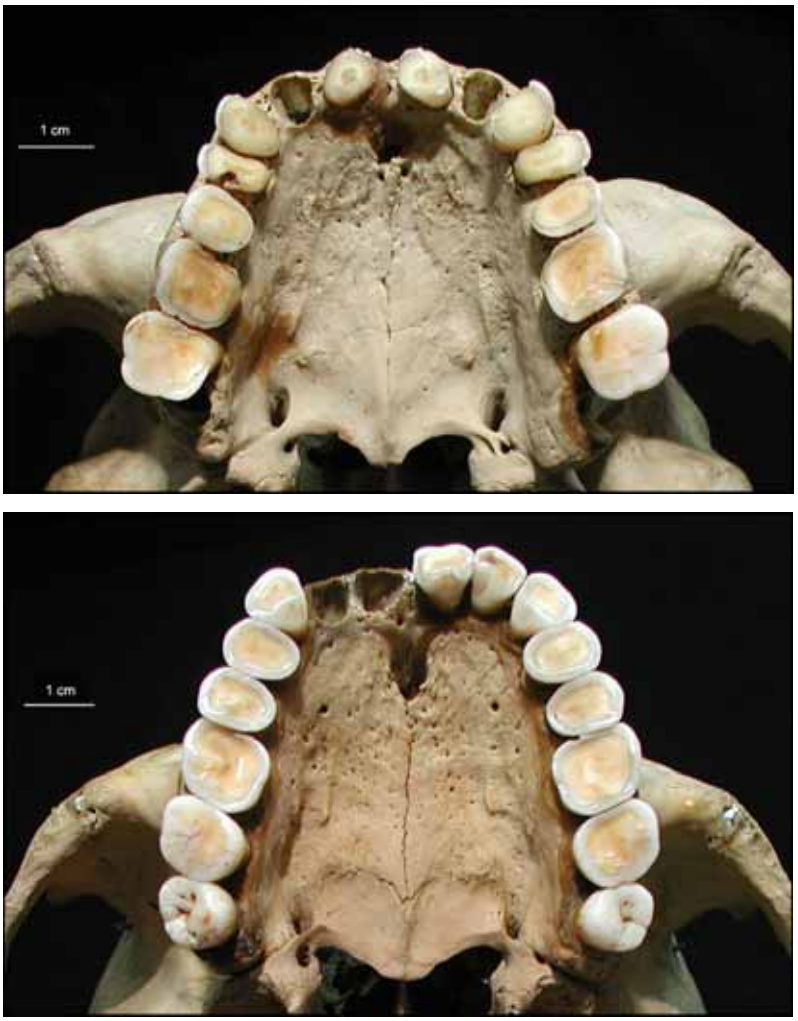


Figura 6.3: Maxilares superiores correspondientes a dos individuos procedentes de Patagonia que presentan grados elevados de desgaste dental.

El proceso de desgaste dental es un proceso complejo producto de la abrasión (i.e. desgaste mecánico producido por los alimentos consumidos, las partículas abrasivas incorporadas con los mismos, etc.), atrición (i.e. desgaste mecánico producido por el contacto de dientes vecinos) y corrosión (Bell et al. 1998; Grippo et al. 2004; Kaidonis et al. 1998). Estos factores actúan de manera conjunta y resultan en el desgaste de las superficies oclusal e interproximal de la corona, afectando en casos extremos a la raíz. Los diámetros relevados sobre la corona dental se encuentran fuertemente afectados por el desgaste, incluso grados de desgaste leves pueden reducir considerablemente las dimensiones de la misma. En general, el diámetro bucolingual es afectado cuando se producen grados de desgaste oclusal muy severo, contrariamente, el mesiodistal se ve reducido incluso cuando el desgaste es muy leve (Black 1978; Brown y Townsend 1980; Goose 1963; Wolpoff 1971). Esto podría conducir a interpretaciones erróneas de los datos. Por ejemplo, las dimensiones dentales de una muestra que presente elevados grados de desgaste podrían ser interpretadas como resultado de un proceso de reducción dental al ser comparadas con muestras que exhiban grados más leves de desgaste (Hillson 1996).

Una posible solución a este problema consistiría en relevar medidas de la corona de individuos subadultos con dentición permanente. Sin embargo, las muestras arqueológicas presentan perfiles de mortalidad caracterizados por una gran representación de individuos menores de 5 años que aún presentan la dentición decidua y una subrepresentación de individuos juveniles (Jackes 1992). Una alternativa superadora, consiste en obtener medidas que resulten menos alteradas por el desgaste dental y que permitan de esta manera ampliar el tamaño potencial de las muestras. En este sentido, el empleo de los diámetros mesiodistal y bucolingual tomados a nivel del margen cervical, a la altura de la unión del esmalte con el cemento (UEC[1]), podría resultar de gran utilidad para caracterizar la morfología dental (Colby 1996; Falk y Corruccini 1982; Goose 1963; Hillson et al. 2005).

[1] Es importante considerar que el cemento contiene 26 % de matriz orgánica y está formado principalmente por fibras de colágeno que permiten unir el ligamento periodontal a la superficie de la raíz, por lo tanto está expuesto a la destrucción progresiva del componente orgánico debido a procesos diagenéticos. Su preservación en las piezas dentales provenientes de sitios arqueológicos es muy variable y para establecer su presencia es necesario realizar la desmineralización y seccionamiento empleando un micrótomo. Por lo tanto, dada la dificultad de establecer microscópicamente la presencia de cemento, en este trabajo se mantiene la denominación UEC aunque en algunos casos se encuentre presente dentina y no cemento (Hillson 1996, 2001).

6.1.2.1 Definición de las variables empleadas

En este trabajo se relevaron los diámetros mesiodistal y bucolingual a la altura de la corona y del margen cervical de la dentición permanente de individuos adultos. Las medidas de la corona fueron registradas mediante el uso de un calibre de corredera digital Tesa modelo Digit-Cal *capasystem* (precisión de 0,03 mm, resolución de 0,01 mm), mientras los diámetros del margen cervical fueron obtenidos con un calibre de puntas finas Mitutoyo Digimatic (0,01mm).

Las **medidas lineales de la corona** (Figura 6.4), fueron registradas siguiendo las definiciones de Hillson y colaboradores (2005):

1- El Diámetro Mesiodistal de la corona (DMDco) corresponde a la distancia entre dos planos paralelos tangenciales a los puntos más mesial y más distal de la corona, que no corresponden necesariamente a los puntos de contacto entre dientes adyacentes.

2- El Diámetro Bucolingual de la corona (DBLco) corresponde a la distancia máxima entre dos planos paralelos, uno tangencial al punto más lingual de la corona y otro tangencial a la cara bucal.

Las **medidas lineales del margen cervical** fueron relevadas en la superficie de unión entre el esmalte y el cemento, por debajo de la línea de esmalte (Figura 6.4). Esto se diferencia de lo propuesto por Hillson y colaboradores (2005), debido a que por las características de su textura el esmalte favorece el deslizamiento de las puntas del calibre y resulta muy dificultoso ubicar el extremo del calibre sobre el esmalte tal como lo sugieren estos autores. Los diámetros cervicales mesiodistal y bucolingual (DMDce y DBLce, respectivamente) se obtuvieron empleando las siguientes definiciones:

1- El Diámetro Mesiodistal cervical en caninos e incisivos es definido como la distancia entre el punto más oclusal de la unión del esmalte con el cemento de las caras mesial y distal.

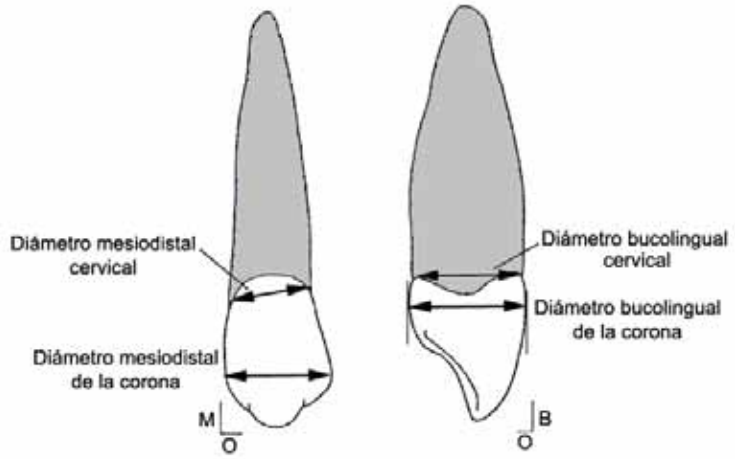
2- El Diámetro Mesiodistal cervical en premolares y molares es obtenido como la distancia entre los puntos medios a lo largo de la unión del esmalte con el cemento sobre los lados mesial y distal.

3- El Diámetro Bucolingual cervical en caninos, incisivos y premolares representa la distancia entre la línea de unión del esmalte con el cemento en las caras bucal y lingual, en el punto de mayor inflexión hacia el extremo apical. Esos puntos no están necesariamente al mismo nivel, por lo tanto, el eje de medidas puede no ser paralelo al

plano oclusal o exactamente perpendicular al eje del diámetro mesiodistal.

4- El Diámetro Bucolingual cervical en molares representa la distancia entre los puntos medios de la línea de la unión del esmalte con el cemento en las caras bucal y lingual. Ante la presencia de extensiones del esmalte la medida fue tomada a un lado o a otro de la misma.

A)



B)

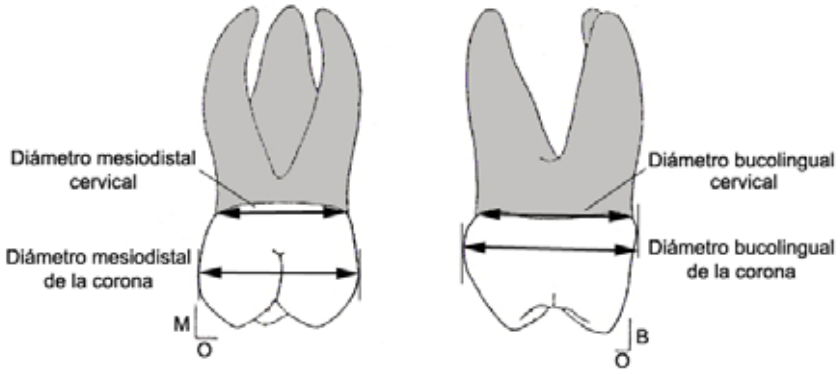


Figura 6.4: Representación de los diámetros bucolingual y mesiodistal a nivel del margen cervical y de la corona en la dentición anterior (A) y posterior (B).

Los dientes que presentaban erupción incompleta, apiñamiento, lesiones cariosas o hipoplasias del esmalte fueron excluidos del análisis, así como los dientes que presentaban cálculo en la UEC o daños postdepositacionales. Los molares 3 superiores e inferiores no fueron incluidos debido a su gran variabilidad morfológica tanto en las dimensiones de la corona, como en la organización de las cúspides en el área oclusal y en la edad de erupción con relación al primer y segundo molar -v.g. están sujetos a reducción, agénesis- (Garn et al. 1959; Smith et al. 2006). Las medidas de la corona sólo

fueron relevadas en las piezas que presentaban un desgaste leve, es decir, pequeñas facetas de desgaste o pequeños parches de dentina. En los incisivos, caninos y premolares esto corresponde a los estadios 1, 2 y 3 en la escala de Smith (1984) y en los molares corresponde a los estadios 1, 2, 3 del sistema de Scott (1979). En los casos en que fue posible se utilizó el lado izquierdo de la dentición, pero en aquellos casos en que un diente no estaba presente se reemplazó su valor por el del antímero con el fin de maximizar los tamaños muestrales.

6.1.3 Análisis de la variación en tamaño y forma

La variación morfológica de los organismos ha sido un tema central dentro de la biología. A comienzos del siglo XX se produjo una transición metodológica importante que implicó un cambio en la manera de realizar las caracterizaciones de la forma, que hasta el momento había sido cualitativa y univariada, hacia un mayor énfasis en la cuantificación de los patrones de variación en forma dentro y entre grupos (Oxnard 1978). Durante las décadas de 1960 y 1970 comenzaron a aplicarse análisis estadísticos multivariados a variables morfológicas, usualmente medidas de distancia lineal entre *landmarks* o puntos anatómicos, obtenidas directamente sobre los especimenes (Adams et al. 2004; Rohlf y Marcus 1993). Los resultados son expresados, numérica y gráficamente, en términos de combinaciones lineales de dichas variables mediante técnicas estadísticas multivariadas (Rohlf y Marcus 1993). En consecuencia, esta aproximación fue denominada morfometría tradicional (Marcus 1990) o morfometría multivariada (Reyment 1985; Reyment et al. 1984).

Dentro de los estudios de morfometría tradicional, la búsqueda de medidas que permitan distinguir los cambios de forma de los de tamaño ha sido un tópico importante (Marcus 1990). Esta necesidad se fundamenta en el hecho de que al obtener medidas lineales, estas variables contienen información tanto del tamaño como de la forma del organismo y el mayor componente de la variación encontrado dentro de una muestra es usualmente debido al tamaño. Sin embargo, para algunos investigadores la forma biológica resulta de mayor utilidad en estudios taxonómicos (Corruccini 1987). En este sentido, aún cuando se acepte que ambos componentes son relevantes para el estudio de la variación morfológica, se intenta separarlos con el objetivo de establecer la relación entre ambos (Zelditch et al. 2004). Para ello se han propuestos diversos métodos que permiten distinguir los componentes de tamaño y forma.

El tamaño puede ser definido como la magnitud de un vector de medidas de un

organismo y representa un atributo intrínseco del mismo (Jungers et al. 1995). Aunque no hay una definición única y precisa de tamaño (Richstmeier et al. 2002), en la práctica existen pocas diferencias entre las medidas globales del mismo, ya que están altamente correlacionadas (Corruccini 1987; Perez 2006). Dentro de la morfometría tradicional la medida de tamaño global más utilizada es la media geométrica, la cual es definida como la enésima raíz del producto de las *n* variables consideradas (Mosimann 1970).

A diferencia del tamaño, la definición y descripción de la forma biológica ha suscitado mayor controversia, lo que ha conducido a la coexistencia de diversas aproximaciones (ver revisión en Corruccini 1987). En términos generales las dos conceptualizaciones más importantes entienden a la forma o bien como residuo, o bien como proporción.

En el primer caso las variables de forma están representadas por los residuos verticales obtenidos mediante una regresión lineal de mínimos cuadrados. Estos residuos presentan una correlación 0 con la variable de tamaño, entonces se considera que el tamaño ha sido removido y las variables obtenidas mediante este procedimiento son denominadas variables libres de tamaño, es decir, no presentan correlación con la variable de tamaño (Albrecht et al. 1993). Los residuos son ampliamente utilizados como ajustes de tamaño en muchos contextos. Sin embargo, se ha planteado que estos además de remover el tamaño remueven la variación en forma asociada al tamaño, o variación alométrica (Bookstein 1989; Jungers et al. 1995). Frecuentemente, el empleo de los residuos no permite reconocer objetos que exhiben la misma forma (Corruccini 1987, 1995).

Otro método empleado para separar el tamaño de la forma ha sido el análisis de componentes principales realizado directamente a partir de las variables. En tales estudios el primer componente es interpretado como una medida de tamaño, mientras el resto de los componentes contendría la información acerca de la forma (Bookstein 1989; Zelditch et al. 2004). El primer componente representa la combinación lineal con mayor varianza en los datos, por lo tanto, es esperable que coincida con el tamaño. El segundo componente representa el primer componente de los residuos de la regresión del primero, y así sucesivamente. Sin embargo, el primer componente incluye información de tamaño y forma debido a que las medidas crudas y sus combinaciones lineales contienen información acerca de ambos componentes de la variación (Zelditch et al. 2004). Por otro lado, en este análisis las variables de forma no incluyen información acerca de los cambios en forma correlacionados con el tamaño (i.e. alometría) dado que por definición

el segundo componente es ortogonal al primero (i.e. al tamaño; Bookstein 1989).

En el marco de la concepción geométrica de la forma desarrollada por Mosimann, la misma es entendida como una proporción y surge de dividir cada variable por una medida de tamaño que es usualmente la media geométrica (Jungers et al. 1995). Mosimann introdujo la conceptualización de tamaño y forma como una generalización de los estudios basados en proporciones. Definió al tamaño como cualquier combinación de los datos que permitiera escalar las variables a una dimensión igual a 1, es decir, obtener un conjunto de objetos escalados. Una vez definido el tamaño, la forma representa el espacio de todas las proporciones de las variables con respecto a la medida de tamaño. La variable de forma obtenida contiene información tanto del componente alométrico, o variación en forma correlacionada con el tamaño, como no alométrico (Bookstein 1989). La forma como proporción no es libre de tamaño sino libre de escala, en el sentido de que constituyen variables sin dimensión (Jungers et al. 1995). Tales variables pueden o no estar correlacionadas con el tamaño, pero esto no es un supuesto *a priori*, como en la aproximación basada en regresión, sino algo a ser determinado en cada caso particular (Corruccini 1995; Mosimann y James 1979). Una de las principales ventajas de esta aproximación es que la forma se define como similitud geométrica, esto significa que la forma se preserva entre organismos de diferente tamaño (Jungers et al. 1995).

Dentro de los estudios dentales, la forma y el tamaño de la corona son usualmente descriptos a través de medidas lineales (v.g. diámetros mesiodistal y bucolingual) e índices construidos a partir de las mismas (Goose 1963; Wolpoff 1971). Los más frecuentemente empleados son el módulo de la corona definido como el diámetro promedio de la corona de un diente particular, el índice de la corona que expresa el diámetro bucolingual como un porcentaje de diámetro mesiodistal, y el índice de robustez que representa el área que abarcaría la superficie oclusal si fuese un rectángulo prefecto, este ha sido denominado también área de la corona. Sin embargo, estos índices no son utilizados actualmente ya que han sido reemplazados por otras metodologías (ver referencias en Mayhall 2000).

Siguiendo la propuesta de Mosimann y colaboradores, en el presente trabajo se obtuvo una medida general de tamaño mediante el cálculo de la media geométrica. Para evaluar la variación en forma se dividieron las variables lineales de cada diente por la media geométrica. Las variables de forma así obtenidas fueron empleadas, posteriormente, en los análisis de relaciones evolutivas entre las poblaciones.

6.2. Análisis preliminares

6.2.1. Error de medición en estudios morfométricos

El registro de variables tanto métricas como no-métricas está sujeto a diversas fuentes de variación que incluyen, entre otras, la variabilidad introducida por el sujeto (v.g. experiencia, entrenamiento, estado de ánimo), por la definición de los rasgos a relevar (v.g. ambigüedad) y por los instrumentos empleados (Arnqvist y Martensson 1998; Yezerinac et al. 1992). Dado que el interés del investigador se centra en la variabilidad propia del objeto de estudio, la variabilidad restante es considerada como error de medición (EM), entendido éste como la diferencia entre medidas repetidas de una misma variable (Hair et al. 1999). La evaluación del EM ha recibido considerable atención en los análisis morfológicos principalmente debido a la necesidad de que los resultados obtenidos por diferentes investigadores o por un mismo investigador en diferentes momentos sean comparables, y por los efectos que puede tener el mismo sobre los análisis estadísticos realizados (Bernal et al. 2004b; Guichón et al. 1993; Guichón et al. 1996).

El error de medición puede ser de dos tipos, error intra e interobservador. Ambos tienen diferentes consecuencias en los análisis estadísticos, mientras que el primero incrementa 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.

A fin de evaluar el EM e incrementar la precisión de las observaciones es posible aplicar diseños experimentales (Bernal et al. 2004b; Guichón et al. 1993; Guichón et al. 1996). Un método frecuentemente empleado es el diseño en bloques completos aleatorios con medidas repetidas (Guichón et al. 1993; Weber y Skilling 2000). El diseño en bloques se emplea en situaciones en las que más de un factor puede tener efecto sobre la variable respuesta, esos factores adicionales, que no son la variable primaria de interés, se utilizan para agrupar en bloques a las unidades experimentales (i.e. los objetos medidos). En estos diseños las unidades experimentales son agrupadas en bloques y los tratamientos son asignados al azar a cada unidad experimental dentro de cada bloque. De

esta manera, se obtienen resultados más exactos que al emplear diseños completamente aleatorios (Cochran y Cox 1997; Zar 1999). En ciertos experimentos puede darse el caso de que múltiples observaciones sean hechas sobre el mismo objeto (v.g. cuando se realizan medidas sobre el mismo objeto en diferentes momentos). Los diseños en los cuales se realizan medidas repetidas sobre un mismo objeto son denominados diseños en bloques completos aleatorios con medidas repetidas (Weber y Skilling 2000; Zar 1999). En un diseño experimental de las características señaladas, orientado a evaluar el error intraobservador las diferencias entre las medidas repetidas de un mismo objeto constituyen el EM.

6.2.1.1 Análisis del error intraobservador en las medidas dentales

En el presente trabajo se midieron todos los individuos empleando los mismos instrumentos, y todas las observaciones fueron realizadas por el mismo operador con el fin de eliminar el error interobservador. Por lo tanto, la principal variación debida al EM puede ser atribuida al error intraobservador en la obtención de las medidas lineales.

Para la evaluación del error intraobservador en las medidas de la corona y el margen cervical se seleccionó una muestra de 120 piezas permanentes en oclusión, compuesta por 30 incisivos, 30 caninos, 30 premolares y 30 molares de ambos maxilares correspondientes a 23 cráneos pertenecientes a colecciones depositadas en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata. Para su selección se tomó en consideración el grado de desgaste de cada diente, eligiéndose aquellos que presentaban desgaste leve. Asimismo, se tuvo en cuenta la posibilidad de realizar el total de mediciones sobre cada pieza.

La evaluación del error intraobservador consistió en la realización de un diseño experimental de bloques completos aleatorios con dos repeticiones (Cochran 1983). Las mediciones repetidas de cada variable fueron tomadas mediando un lapso de 5 días, con el objetivo de asegurar la independencia entre las observaciones. El error de medición de cada variable fue analizado por clase de diente (i.e. incisivos, caninos, premolares y molares) y por maxilar (i.e. maxilar superior o inferior).

Los resultados obtenidos fueron evaluados mediante un ANOVA de medidas repetidas con el objetivo de determinar la existencia de diferencias significativas entre las medias de las distintas series de observaciones (Weber y Skilling 2000) y el cálculo del coeficiente de correlación intraclase (CCI, Shrout y Fleiss 1979), que permite evaluar la concordancia general entre dos o más observaciones diferentes, basándose en un

modelo de análisis de la varianza con medidas repetidas. En la prueba de ANOVA de medidas repetidas la hipótesis nula a probar es que no hay diferencia entre las medias de las observaciones repetidas (Weber y Skilling 2000; Zar 1999). Para esto se calcula el valor de F dado por el cociente de la varianza entre los grupos (serie de mediciones) y la varianza del error (variación de los dientes). El CCI mide la relación existente entre la varianza entre grupos y la varianza dentro de los grupos. Si dentro de cada grupo todas las medidas son iguales, la varianza dentro de los grupos es igual a 0, y por lo tanto el índice de correlación es igual a 1 (Zar 1999). En los diseños tendientes a evaluar el error introducido por un observador, la magnitud de la varianza dentro de los grupos es atribuible a las diferencias en las medidas realizadas por el observador sobre un mismo objeto. El empleo conjunto de ANOVA de medidas repetidas y CCI permite evaluar si el error en el registro de las medidas es aleatorio o sistemático (Bernal et al. 2004b). El uso de estas pruebas paramétricas requiere la valoración previa de la normalidad de la distribución de las variables, para ello se calculó la W de Shapiro- Wilk adecuada para muestras de tamaño menor a 50 (Weber y Skillings 2000).

Los resultados de la prueba Shapiro-Wilk para los diámetros de la corona dental y el margen cervical se presentan en las Tablas 6.1 y 6.2, respectivamente. En ninguna de las variables se puede rechazar el supuesto de normalidad en la distribución de los datos.

Diente	**DMDco serie 1**	**DMDco serie 2**	**DBLco serie1**	**DBLco serie 2**
Incisivos superiores	0,94	0,94	0,97	0,96
Incisivos inferiores	0,94	0,93	0,97	0,98
Caninos superiores	0,91	0,92	0,91	0,93
Caninos inferiores	0,91	0,92	0,91	0,90
Premolares superiores	0,91	0,90	0,91	0,94
Premolares inferiores	0,96	0,98	0,92	0,94
Molares superiores	0,92	0,91	0,94	0,90
Molares inferiores	0,89	0,87	0,94	0,95

Tabla 6.1: Valores W de la prueba Shapiro-Wilk para la normalidad de las variables de la corona.

Diente	**DMDce serie 1**	**DMDce serie 2**	**DBLce serie1**	**DBLce serie 2**
Incisivos superiores	0,95	0,93	0,97	0,97
Incisivos inferiores	0,96	0,97	0,96	0,97
Caninos superiores	0,97	0,96	0,98	0,96
Caninos inferiores	0,96	0,96	0,95	0,96
Premolares superiores	0,95	0,96	0,95	0,94
Premolares inferiores	0,93	0,95	0,95	0,95
Molares superiores	0,97	0,98	0,93	0,95
Molares inferiores	0,95	0,93	0,94	0,92

Tabla 6.2: Valores W de la prueba Shapiro-Wilk para la normalidad de las variables del margen cervical.

En la Tabla 6.3 se muestran los resultados del análisis del error intraobservador en las variables lineales de la corona. La concordancia entre las dos series de observaciones fue elevada, los valores del coeficiente de correlación intraclase varían entre 0,96 y 0,99. Los valores obtenidos en el análisis de ANOVA de medidas repetidas indican que no existen diferencias significativas entre las medias de las dos series de observaciones.

Diente	Variable	CCI	ANOVA MR
Incisivos superiores	DMDco	0,99**	1,80
	DBLco	0,99**	-0,78
Incisivos inferiores	DMDco	0,97**	1,58
	DBLco	0,98**	-1,89
Caninos superiores	DMDco	0,99**	-0,22
	DBLco	0,98**	-0,38
Caninos inferiores	DMDco	0,98**	-1,71
	DBLco	0,99**	-2
Premolares superiores	DMDco	0,98**	-1,4
	DBLco	0,99**	0
Premolares inferiores	DMDco	0,97**	-0,65
	DBLco	0,96**	-0,91
Molares superiores	DMDco	0,98**	-1,57
	DBLco	0,98**	-1,09
Molares inferiores	DMDco	0,97**	-1,26
	DBLco	0,98**	1,08

Tabla 6.3: Resultados del error intraobservador en las variables de la corona. **p< 0,01

Asimismo, los valores del CCI para las medidas del margen cervical varían entre 0,94 y 0,99; en estas medidas tampoco se registraron diferencias significativas entre ambas observaciones (Tabla 6.4). La evaluación conjunta del CCI y el ANOVA de medidas repetidas indica que no hubo errores sistemáticos en el registro de las medidas del margen cervical y de la corona dental.

Diente	Variable	CCI	ANOVA MR
Incisivos superiores	DMDce	0,99**	0,72
	DBLce	0,94**	-1,03
Incisivos inferiores	DMDce	0,95**	1,86
	DBLce	0,98**	0,75
Caninos superiores	DMDce	0,98**	0,99
	DBLce	0,99**	0
Caninos inferiores	DMDce	0,99**	-1,25
	DBLce	0,98**	0,89
Premolares superiores	DMDce	0,97**	1,05
	DBLce	0,95**	1,17
Premolares inferiores	DMDce	0,98**	2,00
	DBLce	0,96**	-1,03
Molares superiores	DMDce	0,94**	-0,35
	DBLce	0,93**	-1,01
Molares inferiores	DMDce	0,98**	-0,54
	DBLce	0,99**	-1,66

Tabla 6.4: Resultados del error intraobservador en las variables del margen cervical. **p< 0,01.

6.2.2 Asociación entre las medidas del margen cervical y la corona dental

Las variables obtenidas sobre el margen cervical han sido escasamente empleadas en estudios dentales, por lo tanto, es importante evaluar si las medidas del margen cervical y la corona dental registran aspectos similares de la morfología dental. Si es así, es esperable que ambas variables presenten correlaciones elevadas. Con este objetivo, se calculó el grado de asociación entre los diámetros bucolingual y mesiodistal de la corona y del margen cervical mediante el coeficiente de correlación r de Pearson (Sokal y Rohlf 1984) en la misma muestra utilizada para la evaluación del error de observación.

La relación entre el diámetro bucolingual de la corona y del margen cervical es lineal (Figura 6.5). Los resultados de la correlación indican que ambas variables están fuerte y significativamente asociadas en todas las clases dentales (Tabla 6.5).

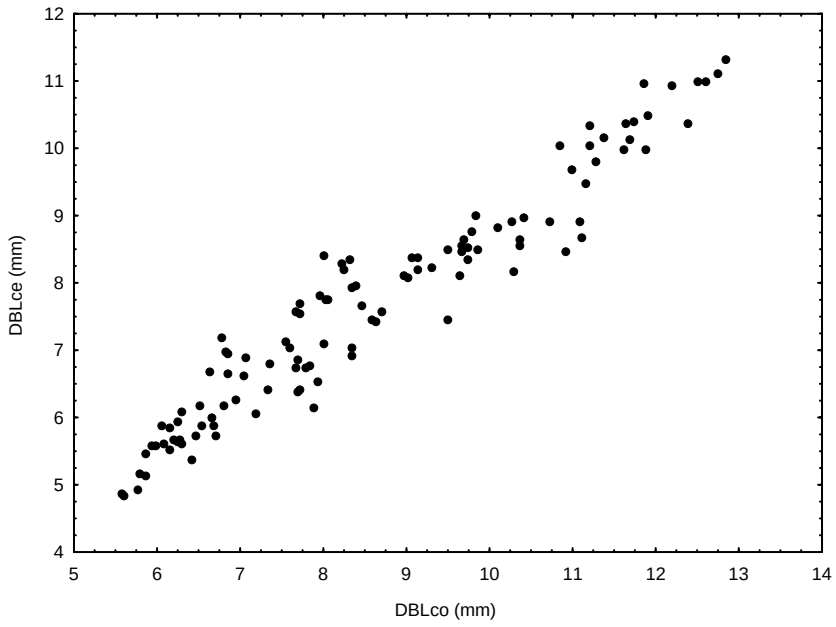


Figura 6.5: Diámetro bucolingual de la corona (DBLco) vs. diámetro bucolingual del margen cervical (DBLce) para todas las piezas dentales.

Dientes	**DBL**	**DMD**
Incisivos	0,83**	0,88**
Caninos	0,70**	0,82**
Premolares	0,95**	0,70**
Molares	0,90**	0,50*

Tabla 6.5: Correlaciones entre el diámetro bucolingual (DBL) y mesiodistal (DMD) de la corona y el margen cervical. **p<0,01; *p<0,05.

De manera similar, las medidas del diámetro mesiodistal de la corona y del margen cervical presentan una relación lineal (Figura 6.6). Los resultados de la correlación indican que ambas variables están fuerte y significativamente asociadas en todas las clases dentales, aunque el valor de correlación es algo inferior para los molares (Tabla 6.5).

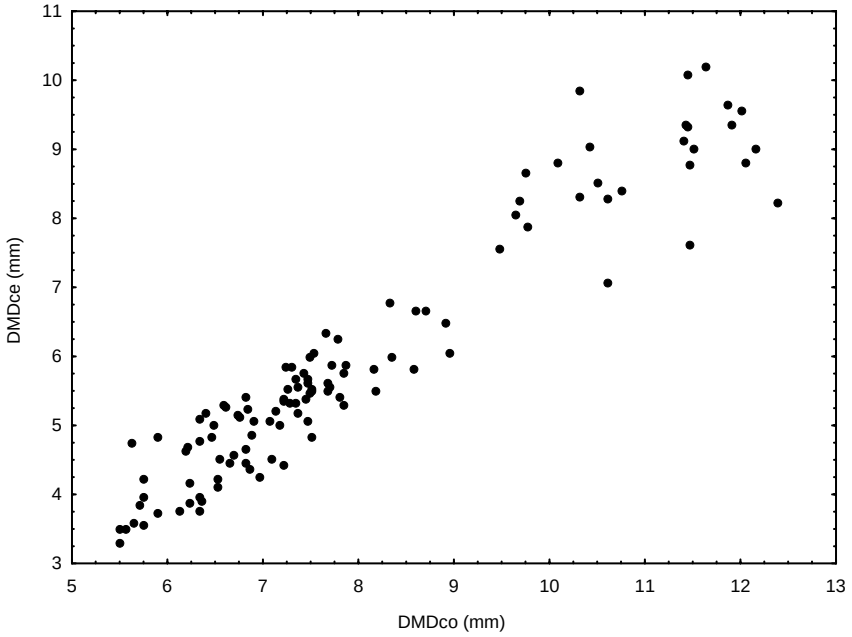


Figura 6.6: Diámetro mesiodistal de la corona (DMDco) vs. diámetro mesiodistal del margen cervical (DMDce) para todas las piezas dentales.

En resumen, los resultados obtenidos indican que ambas variables describen aspectos similares de la morfología dental. Por lo tanto, las medidas del margen cervical pueden ser confiablemente empleadas en muestras que presentan elevados grados de desgaste dental, con el fin de maximizar los tamaños muestrales. Los análisis posteriores de este estudio fueron realizados a partir de medidas cervicales.

6.2.3. Pérdida pre y postmortem de piezas dentales. Tratamiento de datos perdidos.

Las muestras arqueológicas relevadas presentan elevados porcentajes de piezas dentales ausentes como resultado de pérdidas pre y post-mortem (ver Anexo 1), así como de dientes con severos grados de desgaste que, en general, involucraron la pérdida de una proporción superior a la mitad de la corona dental (Bernal et al. 2007). Por lo tanto, se analizaron únicamente los diámetros cervicales, ya que los de la corona no pudieron relevarse prácticamente en ningún caso. Asimismo, se empleó una metodología apropiada para estimar los valores perdidos en dichas variables, y obtener de esta manera una matriz completa de datos adecuada para el análisis multivariado de las relaciones evolutivas entre poblaciones.

El tratamiento de datos perdidos y la detección de observaciones aisladas (*outliers*) se incluyen dentro del conjunto de técnicas de análisis exploratorio de los datos. Estas técnicas permiten estudiar el comportamiento de los datos, conocer la estructura y tendencias de los mismos y detectar posibles sesgos. Es importante emplear estas técnicas previamente a la aplicación de cualquier prueba estadística debido a que la existencia de *outliers* o violaciones a los supuestos de las pruebas estadísticas empleadas pueden influir considerablemente en los resultados, distorsionándolos e incluso invalidándolos.

En el caso de muestras de reducido tamaño la existencia de datos perdidos constituye uno de los problemas más relevantes. Un aspecto a considerar cuando se trata con datos perdidos es la causa de la ausencia de los datos. En el caso de la dentición, algunas variables tienen mayor probabilidad de estar ausentes, por ejemplo, en las piezas dentales anteriores (I, C) sometidas a altos grados de desgaste es más frecuente la pérdida del diámetro mesiodistal en el margen cervical debido a su disposición anatómica, en la dentición posterior ambos diámetros cervicales tendrían igual probabilidad de perderse (Hillson 1996). Conocer la causa de la ausencia de datos permitiría establecer si la misma genera distribuciones al azar de los datos faltantes, lo que permitirá seleccionar apropiadamente el tipo de método de sustitución a emplear.

Desde un punto de vista metodológico, los análisis morfométricos multivariados requieren conjuntos de datos completos, es decir, cada observación (caso) debe presentar un valor para cada variable empleada (Hair et al. 1999). La presencia de datos perdidos ha sido tradicionalmente resuelta mediante: a) la eliminación de las variables o los casos que presenta uno o más datos ausentes. Este procedimiento conduce a la pérdida de

información y a la reducción de los tamaños muestrales (Hair et al. 1999); b) la sustitución de los valores perdidos por los valores medios para la variable en la muestra analizada o por el valor correspondiente a la media general. Esta aproximación resultará en la reducción o el incremento de la varianza interna de las muestras y en la distorsión de la distribución real de los valores (Holt y Benfer 2000; Stefan 2004).

Una metodología que permite superar las limitaciones de los métodos mencionados es la imputación de valores perdidos (Graham y Hofer 2000; Graham et al. 1997; Graham et al. 2003; Schafer y Graham 2002). Este método se basa en la estimación de valores ausentes, calculados a partir de las relaciones conocidas que pueden identificarse en los datos válidos de la muestra (Hair et al. 1999). La imputación consiste en completar los datos perdidos con valores predichos o simulados.

Una de las técnicas para la imputación de datos es el análisis de regresión múltiple. Mediante la aplicación de esta técnica la variación interna de los grupos se ve afectada en menor grado que al realizar la sustitución por los valores medios (Stefan 2004). Sin embargo, los valores predichos mediante la regresión tenderán a exagerar las correlaciones observadas y puede conducir a errores de muestreo cuando los datos son predichos a partir de pocos casos (Schafer y Olsen 1998). Más recientemente, Rubin (1987) desarrolló una metodología denominada **imputación múltiple** (IM) mediante la cual los datos perdidos son reemplazados por valores simulados. Esta aproximación se basa en el hecho de que en cualquier conjunto incompleto de datos, los valores observados proveen evidencia indirecta acerca de los probables valores de los datos no observados (Schafer y Olsen 1998). Esta aproximación minimiza los problemas de las técnicas mencionadas anteriormente. Entre las ventajas de este método puede señalarse que es altamente robusto a datos que se apartan del supuesto de normalidad y provee resultados adecuados en presencia de tamaños muestrales pequeños y gran cantidad de datos perdidos. Dadas las ventajas que presenta este método, el mismo fue utilizado en el presente trabajo para realizar la imputación de datos perdidos.

En la IM cada valor perdido es reemplazado por un conjunto de valores generados a partir de los valores presentes de otras variables (Schafer 1997; Schafer y Olsen 1998). Los valores predichos, denominados imputados, sustituyen a los valores perdidos resultando en un conjunto completo de datos. Este proceso es repetido varias veces produciendo múltiples conjuntos de datos imputados que son posteriormente combinados para producir una estimación general. La variación entre los distintos valores imputados refleja la incertidumbre con la que los valores perdidos pueden ser

predichos a partir de los observados. Este método es altamente eficiente incluso para un número reducido de imputaciones. El porcentaje de eficiencia de la estimación está relacionado con la cantidad de información perdida; es decir, a mayor porcentaje de datos perdidos se requiere un mayor número de imputaciones para alcanzar un porcentaje de eficiencia aceptable.

Para realizar la IM se emplea un algoritmo denominado expectación-maximización (AEM; Schafer y Olsen 1998), con el fin de obtener estimaciones de máxima verosimilitud de los parámetros a partir de un conjunto incompleto de datos (Schafer 1997). Este procedimiento se basa en los supuestos de que a partir de una matriz completa de datos es posible estimar los parámetros de manera directa, y que conociendo los parámetros del modelo de datos es posible obtener predicciones no sesgadas para los datos perdidos. Esta interdependencia entre los parámetros del modelo y los valores perdidos permite la aplicación de un método iterativo en el cual primero se predicen los valores perdidos utilizando como parámetros iniciales los estimados a partir del conjunto de datos observados, y luego se realizan las estimaciones de los parámetros a partir del conjunto completo de datos (i.e. observados más estimados). El proceso continúa alternando estas dos etapas hasta que el cambio en los valores reemplazados es despreciable, es decir, hasta que convergen. La tasa de convergencia está determinada por la proporción de datos perdidos en el conjunto de datos. Este algoritmo se aplica con anterioridad a la IM por dos motivos: a) los parámetros estimados son utilizados como valores iniciales en el procedimiento de *data augmentation* (cuya sigla en español es AD); y b) mediante este algoritmo se estiman las iteraciones necesarias para imputar empleando AD.

Posteriormente, se realiza la imputación de los datos mediante AD (Schafer y Olsen 1998). En primer lugar se efectúa una imputación aleatoria de los datos perdidos bajo los valores asumidos de los parámetros, que en este caso fueron estimados previamente mediante el AEM, y luego estima nuevos parámetros a partir de una distribución bayesiana *a posteriori* basada en los datos observados e imputados (Schafer 1999). La distribución de los datos perdidos se estabiliza a una distribución predicha, al igual que con el algoritmo AEM la convergencia está vinculada con el porcentaje de información perdida. Como resultado del procedimiento AD se obtiene una matriz completa de datos.

Este análisis fue realizado empleando el programa NORM 2.03 desarrollado para Windows por Joseph L. Schafer de la Universidad Estatal de Pennsylvania. El mismo se

encuentra disponible en: http://www.stat.psu.edu/~jls/misoftwa.html

En el presente trabajo para realizar la imputación de datos se evaluó, en primer lugar, el porcentaje de datos perdidos por variable y por tipo de diente. Los resultados indican que las variables correspondientes a la dentición anterior, tanto superior como inferior, presentan un elevado porcentaje de datos perdidos (Tablas 6.6 y 6.7). Como consecuencia dichas variables fueron excluidas de los análisis. De esta manera, la imputación fue realizada a partir de los datos obtenidos para la dentición posterior, es decir, a partir de los diámetros cervicales mesiodistal y bucolingual de los M1, M2, P3 y P4 de ambos maxilares.

Variable	**n**	**%**
M2-DBLce	120	25,21
M2-DMDce	124	26,05
M1-DBLce	140	29,41
M1-DMDce	144	30,25
P4-DBLce	216	45,38
P4-DMDce	216	45,38
P3-DBLce	183	38,45
P3-DMDce	186	39,08
C-DBLce	233	48,95
C-DMDce	252	52,94
I2-DBLce	325	68,28
I2-DMDce	336	70,59
I1-DBLce	352	73,95
I1-DMDce	361	75,84

Tabla 6.6: Total de datos perdidos del maxilar superior para los diámetros cervicales de los individuos femeninos y masculinos del Holoceno tardío inicial y final.

Variable	n	%
M2-DBce	75	25,51
M2-DMce	78	26,53
M1-DBce	71	24,15
M1-DMce	78	26,53
P4-DBce	115	39,12
P4-DMce	124	42,18
P3-DBce	118	40,14
P3-DMce	118	40,14
C-DBce	157	53,40
C-DMce	162	55,10
I2-DBce	203	69,05
I2-DMce	206	70,07
I1-DBce	233	79,25
I1-DMce	243	82,65

Tabla 6.7: Total de datos perdidos del maxilar inferior para los diámetros cervicales de los individuos femeninos y masculinos del Holoceno tardío inicial y final.

Una vez seleccionadas las variables se procedió a eliminar aquellos individuos que presentaban menos del 50% de las medidas cervicales de la dentición posterior. Se empleó este valor debido a que permitiría realizar estimaciones confiables de los datos perdidos. Como resultado de este procedimiento, para el maxilar superior se obtuvo un total de 384 individuos (sobre 476 individuos medidos) de ambos sexos correspondientes a las muestras del Holoceno tardío inicial y final (Tabla 6.8). Para el maxilar inferior se obtuvo un conjunto de 237 individuos (sobre 294 individuos medidos) que cumplían con dicho requisito (Tabla 6.9). Los tamaños muestrales expresados en las Tablas 6.8 y 6.9 corresponden a los casos que fueron empleados en las imputaciones.

Muestra	Cronología	F	M	Total
Ch-I	Htai	6	-	6
MZ-I	Htai	6	6	12
RN-Ia	Htai	20	14	34
RN-I	Htai	-	6	6
SAO	Hati	-	5	5
SEP-I	Htai	-	3	3
VC	Htaf	9	7	16
SJ	Htaf	10	13	23
MZ-F	Htaf	3	8	11
Cha	Htaf	2	12	14
Del	Htaf	11	10	21
Ch-CS	Htaf	7	11	18
RP-H	Htaf	19	18	37
SEP-F	Htaf	5	7	12
Nqn	Htaf	10	7	17
RN-F	Htaf	9	8	17
SBIG	Htaf	4	16	20
Ch-F	Htaf	13	13	26
NOSC	Htaf	7	8	15
SPC	Htaf	3	12	15
IGTF	Htaf	7	15	22
RM	Htaf	11	10	21
CB	Htaf	5	8	13
Total	-	167	217	384

Tabla 6.8: Número de individuos que presentaban más del 50% de las variables relevadas para los premolares y los dos primeros molares del maxilar superior. Htai y Htaf: Holoceno tardío inicial y final, respectivamente. F: femenino; M: masculino. Las abreviaturas de las muestras corresponden a la Tabla 5.3.

Muestra	Cronología	F	M	Total
Ch-I	Htai	7	5	12
MZ-I	Htai	2	4	6
RN-Ia	Htai	4	4	8
RN-I	Htai	-	1	1
SAO	Hati	-	-	-
SEP-I	Htai	-	3	3
VC	Htaf	0	0	0
SJ	Htaf	10	13	23
MZ-F	Htaf	5	3	8
Cha	Htaf	-	5	5
Del	Htaf	7	14	21
Ch-CS	Htaf	6	5	11
RP-H	Htaf	8	8	16
SEP-F	Htaf	5	7	12
Nqn	Htaf	2	6	8
RN-F	Htaf	4	3	7
SBIG	Htaf	9	14	23
Ch-F	Htaf	11	12	23
NOSC	Htaf	4	9	13
SPC	Htaf	4	8	12
IGTF	Htaf	7	2	9
RM	Htaf	4	7	11
CB	Htaf	1	4	5
Total	-	100	137	237

Tabla 6.9: Número de individuos que presentaban más del 50% de las variables relevadas para los premolares y los dos primeros molares del maxilar inferior. Htai y Htaf: Holoceno tardío inicial y final, respectivamente. F: femenino; M: masculino. Las abreviaturas de las muestras corresponden a la Tabla 5.3.

6.2.4. Detección de casos atípicos multivariados

La detección de casos aislados multivariados tiende a identificar casos en los que la combinación de variables es única. Los casos aislados son observaciones con valores extremos que se encuentran fuera del rango previsto para la combinación de variables en una muestra (Hair et al. 1999). Estos casos no pueden ser caracterizados categóricamente como problemáticos sino que deben ser contemplados en el contexto del análisis y debe evaluarse el tipo de información que pueden proporcionar. Su principal problema radica en que son elementos que pueden distorsionar seriamente el comportamiento de los contrastes estadísticos. Por otra parte, aunque diferentes a la mayor parte de la muestra, pueden ser indicativos de las características de un segmento válido de la población y, por consiguiente, una señal de la falta de representatividad de la muestra (Hair et al. 1999).

Para la detección de *outliers* multivariados se empleó la distancia D^2 de

Mahalanobis (1925, 1930, 1936). Esta medida estima la distancia de cada observación en un espacio multidimensional respecto del centroide de las observaciones. Si x_1, x_2 hasta x_p son los valores de X_1, X_2, X_P para el individuo, con las correspondientes medias de la población u_1, u_2, u_r entonces:

$$D^2 = (x_i - \mu)V^{-1}(x_i - \mu)'$$

En este caso el valor de D^2 se puede pensar como un residuo multivariado para la observación x. Un residuo representa una medida de cuan lejos está la observación x del centro de la distribución de todos los valores. Si la población tiene normalidad multivariada entonces los valores de D^2 siguen una distribución X^2 con p grados de libertad. Un valor significativamente grande de D^2 significa que esa observación presenta un valor real pero poco probable en la población o bien que hay un error en el registro de ese caso (Hair et al. 1999).

El análisis de las distancias D^2 se empleó para establecer la presencia de *outliers* en cada muestra a partir de las variables estandarizadas (i.e. variables de forma) de los conjuntos de datos imputados (Tablas 6.8 y 6.9). El procedimiento realizado consistió en evaluar la distancia de cada individuo al centroide de su muestra, el criterio para establecer la presencia de casos atípicos fue considerar aquellos que presentaban valores de $p<0,001$. Dada la naturaleza de las pruebas estadísticas, se sugiere emplear niveles conservadores de significación como valor umbral para la designación de un caso atípico (Hair et al. 1999).

Los resultados del análisis de las distancias D^2 indican que ninguno de los casos incluidos en los análisis puede ser considerado como atípico. En todos los casos los valores de significación fueron superiores a 0,001.

6.2.5. Influencia de los tamaños muestrales en la estimación de los valores medios poblacionales

Los estudios de relaciones evolutivas se basan, generalmente, en el cálculo de distancias poblacionales estimadas a partir de los valores medios muestrales. La confiabilidad en la estimación de los mismos está estrechamente vinculada con el tamaño de las muestras empleadas. Varios autores han sugerido que para obtener estimaciones confiables en los análisis interpoblacionales basados en datos morfométricos

craneofaciales y dentales, es necesario emplear muestras compuestas por un número de casos que varía entre 5 y 15 (González-José 2003; Perez 2006; Polly 2005). Sin embargo, la estabilidad en el cálculo de las diferencias interpoblacionales en los valores medios depende de la relación entre el grado de diferenciación entre las muestras y la varianza interna de las mismas. Si la varianza dentro de cada muestra aumenta y disminuye la varianza entre ellas, el cálculo de las diferencias requerirá un mayor tamaño para estimar las mismas de manera más confiable.

Debido a que las estimaciones disponibles para poblaciones humanas fueron efectuadas sobre rasgos craneofaciales, en el presente trabajo se evaluó el tamaño (*n*) mínimo necesario para estimar con confianza relaciones evolutivas usando variables lineales dentales.

Para realizar este análisis se utilizaron los datos correspondientes a los molares y premolares superiores de siete muestras que contenían más de 20 casos (i.e. RP-H, Del, IGTF, RM, SBIG, SJ y Ch-F; ver Tabla 6.8). A partir de las variables de forma se realizó un análisis de componentes principales y se calculó el primer componente principal que resume la variación en estas variables. Mediante un procedimiento de remuestreo (100 bootstrap; Efron 1979; Efron y Tibshirani 1993) se obtuvieron muestras de menor tamaño formadas por 20, 15, 10 y 5 casos. Para cada una de estas muestras se obtuvo la media utilizando como variable el primer componente. De esta manera para cada una de las muestras utilizadas se obtuvieron 100 valores medios para cada tamaño muestral. Posteriormente, se estimó la media de cada una de las 100 repeticiones. Para establecer la existencia de diferencias en el patrón de variación observado a partir de los distintos tamaños muestrales se realizó un análisis de correlación, con 10000 permutaciones, entre los valores medios (Digby y Kempton 1987). El análisis fue efectuado usando el programa R 2.5.8 (Ihaka y Gentleman 1996).

Los resultados indican que las muestras de menor tamaño presentan patrones de variación que tienden a ser significativamente similares. A medida que se reduce el tamaño de las muestras el patrón de variación entre las medias tiende a diferir gradualmente del obtenido empleando la muestra total (Tabla 6.10). En resumen, de acuerdo con los resultados obtenidos las estimaciones de las medias son estables con tamaños muestrales de 10 a 15 casos. Por lo tanto, los análisis de relaciones evolutivas se efectuaron con muestras constituidas por más de 10 individuos.

	n= 5	**n=10**	**n=15**	**n=20**	**Tamaño original**
n=5	1,000				
n=10	0,721 (0,0704)	1,000			
n=15	0,825 (0,0165)	0,822 (0,0709)	1,000		
n=20	0,588 (0,1631)	0,780 (0,0719)	0,914 (0,0205)	1,000	
Tamaño original	0,776 (0,0381)	0,815 (0,0634)	0,977 (0,0012)	0,939 (0,0059)	1,000

Tabla 6.10: Matriz de correlación de Pearson de las medias calculadas con *bootstrap* para tamaños muestrales (n) de 5, 10, 15 y 20 individuos. Entre paréntesis se expresa el valor de p para 10000 permutaciones.

6.2.6. Influencia del dimorfismo sexual en el análisis de relaciones evolutivas

El dimorfismo sexual es un componente sustancial de la variación intraespecífica (Plavcan 1994) y constituye una de la causas principales de variación dentro de las poblaciones humanas (Lee 2001; Rosas y Bastir 2002). Las mismas se caracterizan por presentar un grado variable de dimorfismo sexual en tamaño y forma en la mayor parte de las dimensiones corporales incluyendo las variables dentales (Bailit et al. 1968; Corruccini y Henderson 1976; Ditch y Rose 1972; Frayer 1977; Garn et al. 1964, 1967a, 1977; Harris y Nweeia 1980; Iscan 1989; Iscan y Kedici 2003; Potter 1972; Sciulli 1979). Estas diferencias intrapoblacionales pueden ser aún mayores a las diferencias encontradas entre las poblaciones. Por lo tanto, es necesario considerar la influencia de este factor sobre los análisis de relaciones evolutivas (Corruccini y Henderson 1976).

En el presente trabajo el dimorfismo sexual en tamaño y forma se estimó utilizando los datos imputados a partir de las variables correspondientes a los diámetros cervicales de los premolares y primeros y segundos molares de ambos maxilares. Para evaluar el dimorfismo sexual en tamaño se consideró la media geométrica de estos dientes. En primer lugar, se compararon las medias de femeninos y masculinos de cada muestra mediante una prueba de ANOVA. Esto permite establecer si ambos sexos difieren significativamente en el tamaño dental. En segundo lugar, con el fin de que los resultados obtenidos para estas muestras sean comparables con los obtenidos por otros autores, se calculó el porcentaje de dimorfismo sexual siguiendo la propuesta de Garn y colaboradores (1967a). Esta medida establece el porcentaje en el cual el tamaño dental de los individuos masculinos excede a los femeninos y es expresado como (X masc/ X

fem) -1) x 100. Para establecer la presencia de dimorfismo sexual en forma, se realizó una prueba de ANOVA a partir de las variables lineales estandarizadas, es decir, de las variables divididas por la media geométrica.

Los resultados obtenidos indican que el tamaño de la dentición posterior del maxilar superior es mayor en los individuos masculinos en la mayoría de las muestras analizadas, aunque las diferencias fueron significativas sólo en cinco muestras (Figura 6.7, Tabla 6.11). Por el contrario, no se encontraron diferencias significativas en la forma (Tabla 6.11).

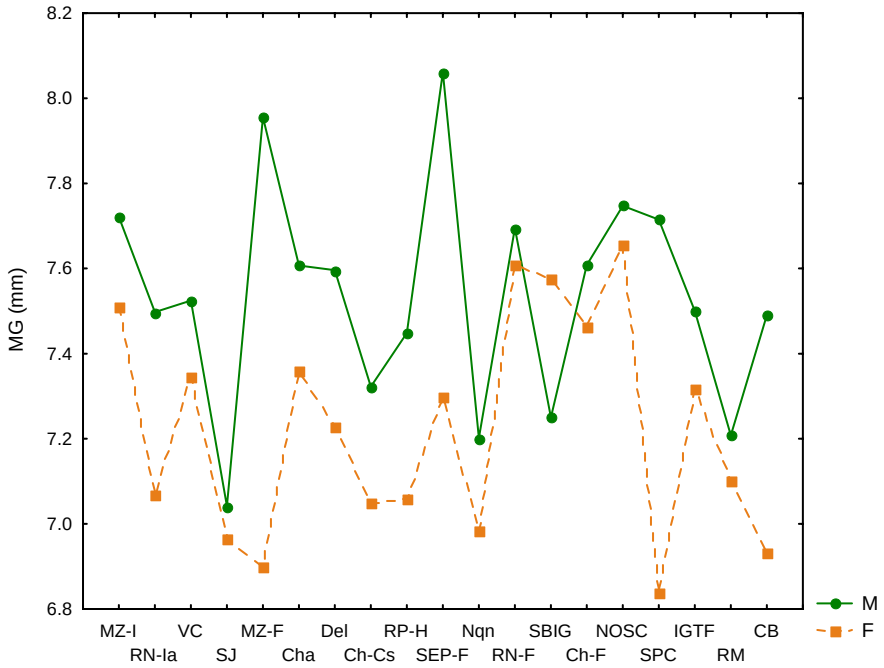


Figura 6.7: Media geométrica por muestra y por sexo del **maxilar superior** de las muestras del Holoceno tardío inicial y final que presentaban individuos de ambos sexos. La media geométrica se obtuvo a partir de los diámetros cervicales de los premolares y del primer y segundo molar.

Muestra	**X MG F**	**X MG M**	**DS MG F**	**DS MG M**	**% dimorfismo**	**DS tamaño**	**DS forma**
VC	7,35	7,53	0,26	0,49	2,45	NS	NS
SJ	6,96	7,04	0,31	0,29	1,15	NS	NS
MZ-F	6,89	7,95	0,36	0,64	15,38	<0,05	NS
Cha	7,36	7,61	0,51	0,37	3,40	NS	NS
Del	7,23	7,59	0,46	0,38	4,98	NS	NS
Ch-CS	7,05	7,32	0,29	0,47	3,83	NS	NS
RP-H	7,06	7,45	0,27	0,35	5,52	<0,05	NS
SEP-F	-	8,06	-	0,25	-	-	NS
Nqn	6,98	7,20	0,44	0,38	3,15	NS	NS
RN-F	7,61	7,69	0,33	0,36	1,05	NS	NS
IGSB	7,56	7,25	0,51	0,39	-4,10	NS	NS
Ch-F	7,46	7,61	0,41	0,23	2,01	NS	NS
NOSC	7,66	7,75	0,55	0,28	1,17	NS	NS
SPC	6,84	7,71	0,45	0,34	12,72	<0,05	NS
IGTF	7,32	7,50	0,52	0,40	2,46	NS	NS
RM	7,10	7,20	0,23	0,41	1,41	NS	NS
CB	6,93	7,49	0,30	0,17	8,08	<0,05	NS
MZ-I	7,51	7,72	0,39	0,36	2,80	NS	NS
SEP-I	-	7,49	-	0,31	-	-	-
RN-Ia	7,07	7,49	0,38	0,38	5,94	<0,05	NS
SAO	-	7,66	-	0.39	-	-	-
Ch-I	7,10	-	0,49	-	-	-	-
RN-I	-	7,62	-	0,52	-	-	-

Tabla 6.11: Resultados del análisis ANOVA para evaluar el dimorfismo sexual (DS) en tamaño (MG), y en forma para la **dentición posterior superior**. NS: no significativo; X: media; DS: desvío estándar; F: femenino; M: masculino.

Para la dentición posterior del maxilar inferior se obtuvieron resultados similares a los descritos para el maxilar superior. En este caso los individuos masculinos también exceden a los femeninos en el tamaño en la mayoría de las muestras, sin embargo, ninguna de las comparaciones arrojó valores significativos (Figura 6.8, Tabla 6.12). Al igual que en el maxilar superior no se encontraron diferencias significativas en la forma entre los sexos (Tabla 6.12)

Debe destacarse que en algunas muestras no fue posible evaluar el dimorfismo sexual ya que sólo estaba representado uno de los sexos.

En resumen, los resultados del análisis del dimorfismo sexual indican la existencia de diferencias significativas entre ambos sexos en el tamaño dental. Contrariamente, las variables de forma no registraron diferencias significativas entre individuos femeninos y masculinos. Por lo tanto, esta fuente de variación puede considerarse despreciable y es posible utilizar de manera conjunta los individuos de ambos sexos. Esto resulta en un incremento de los tamaños muestrales empleados para efectuar los análisis de relaciones evolutivas.

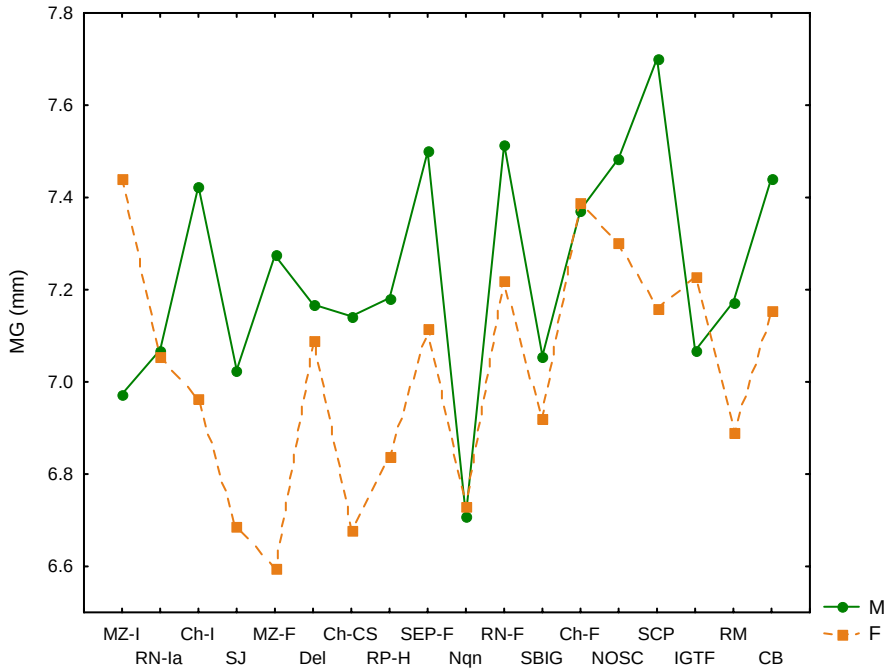


Figura 6.8: Media geométrica por muestra y por sexo del **maxilar inferior** de las muestras del Holoceno tardío inicial y final que presentaban individuos de ambos sexos. La media geométrica se obtuvo a partir de los diámetros cervicales de los premolares y del primer y segundo molar.

Muestra	**X MG F**	**X MG M**	**DS MG F**	**DS MG M**	**% dimorfismo**	**DS tamaño**	**DS forma**
VC	-	-	-	-	-	-	-
SJ	6,68	7,03	0,22	0,28	5,24	NS	NS
MZ-F	6,59	7,27	0,40	0,55	10,32	NS	NS
Cha	-	7,03	-	0,49	-	-	-
Del	7,09	7,17	0,30	0,29	1,13	NS	NS
Ch-CS	6,68	7,14	0,36	0,50	6,89	NS	NS
RP-H	6,84	7,18	0,35	0,36	4,97	NS	NS
SEP-F	7,14	7,50	0,42	0,27	5,04	NS	NS
Nqn	6,73	6,71	0,77	0,26	-0,30	NS	NS
RN-F	7,22	7,51	0,21	0,22	4,02	NS	NS
IGSB	6,92	7,05	0,52	0,38	1,88	NS	NS
Ch-F	7,38	7,37	0,33	0,37	-0,14	NS	NS
NOSC	7,30	7,48	0,2	0,28	2,47	NS	NS
SPC	7,16	7,70	0,75	0,43	7,54	NS	NS
IGTF	7,23	7,07	0,59	0,21	-2,21	NS	NS
RM	6,89	7,17	0,22	0,34	4,06	NS	NS
CB	-	7,43	-	0,58	-	-	-
MZ-I	7,44	6,97	0,17	0,21	-6,32	NS	NS
SEP-I	-	7,53	-	0,26	-	-	-
RN-Ia	7,05	7,07	0,37	0,19	0,28	NS	NS
SAO	-	-	-	-	-	-	-
Ch-I	6,96	7,42	0,4	0,22	6,61	NS	NS
RN-I	-	-	-	-	-	-	-

Tabla 6.12: Resultados del análisis ANOVA para evaluar el dimorfismo sexual (DS) en tamaño (MG), y en forma para la **dentición posterior inferior**. NS: no significativo; X: media; DS: desvío estándar; F: femenino; M: masculino.

6.2.7 Síntesis de los resultados obtenidos

En la Figura 6.9 se resumen los análisis preliminares efectuados y los principales resultados obtenidos.

A partir de los análisis realizados se ha establecido que los diámetros dentales de la corona y del margen cervical pueden ser obtenidos con un bajo nivel de error intraobservador. Asimismo, debido a que los análisis efectuados indican que ambas variables registran aspectos similares de la morfología dental, se encuentra ampliamente justificado el empleo de los diámetros cervicales, los cuales están presentes en una mayor proporción en las muestras que presentan elevados grados de desgaste dental.

Los diámetros cervicales fueron obtenidos en todas las piezas dentales disponibles, sin embargo, la frecuencia elevada de datos perdidos en la dentición anterior determinó su exclusión de los análisis. Como resultado de este procedimiento las variables a considerar incluyen los diámetros mesiodistales y bucolinguales a nivel del margen cervical de los premolares y del primer y segundo molar de ambos maxilares. En un paso posterior se eliminaron aquellos individuos que presentaban menos del 50% de estas variables presentes.

Una vez depurada la base de datos de esta manera, se procedió a determinar el tamaño mínimo que debía tener una muestra para ser incluida en los análisis de relaciones evolutivas. De acuerdo con los resultados obtenidos las muestras deben presentar al menos 10 individuos, esto determinó la exclusión de las muestras con tamaños inferiores. Considerando este requisito se decidió no incluir las muestras del Holoceno tardío inicial, ni la dentición inferior debido a que en ambos casos muchas muestras estaban representadas por un escaso número de individuos.

Finalmente, los análisis de relaciones evolutivas que se detallan en el siguiente capítulo fueron realizados a partir de las 8 variables seleccionadas de la dentición posterior superior de las muestras asignadas cronológicamente al Holoceno tardío final. Debido a la ausencia de dimorfismo sexual en forma, en todos los análisis se agruparon los individuos femeninos y masculinos. En la Tabla 6.13 se presenta la composición de las muestras empleadas en los análisis de relaciones evolutivas.

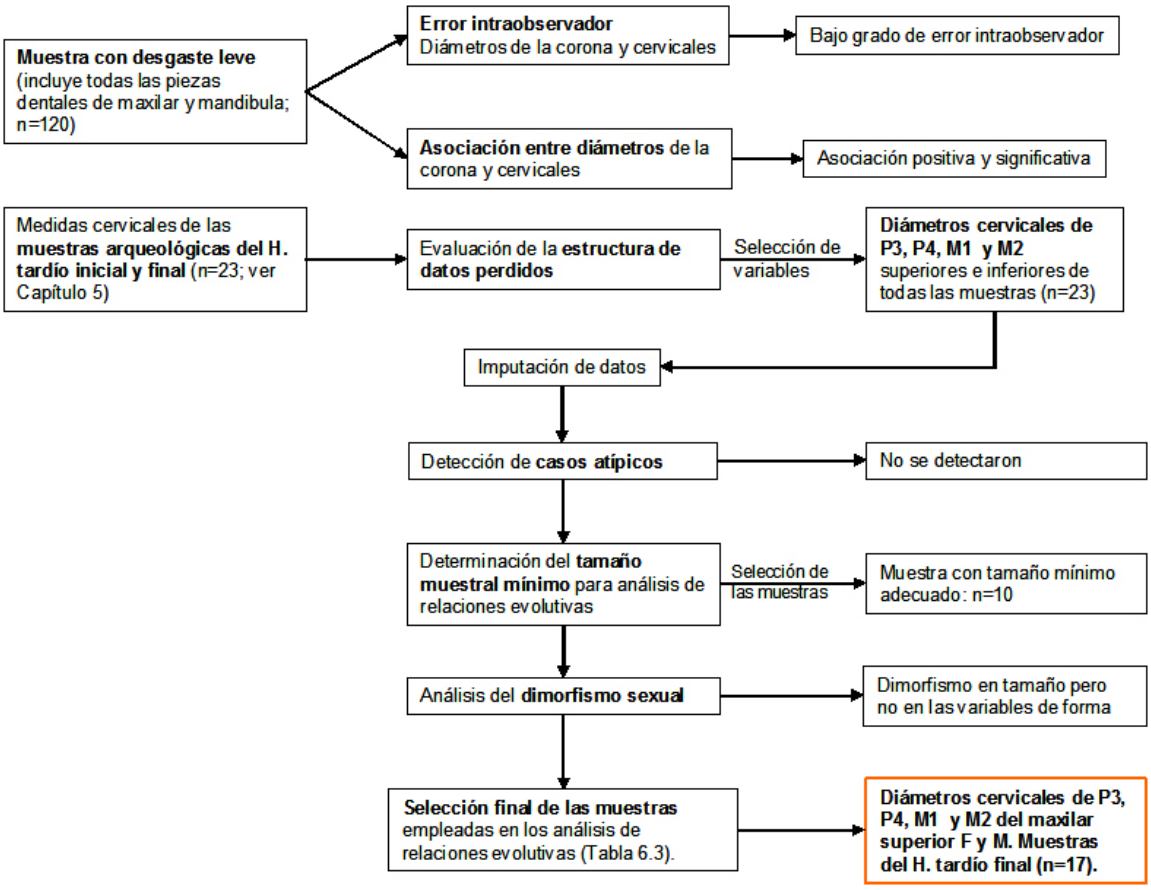


Figura 6.9: Resumen de los análisis preliminares y resultados obtenidos con el objetivo de conformar una muestra adecuada para los análisis de relaciones evolutivas. El recuadro naranja indica las variables, los dientes y las muestras empleadas.

Muestra	**Abreviatura**	**N**
Valles Calchaquíes	VC	16
San Juan	SJ	23
Centro-Sur Mendoza	MZ-F	11
Región Chaqueña	Cha	14
Delta	Del	21
Centro- Sur Chile	Ch-CS	18
Región Pampeana-Históricos	RP-H	37
Sudeste de la Región Pampeana	SEP-F	12
Neuquén	Nqn	17
Valle inferior del Río Negro	RN-F	17
Península de San Blas e Isla Gama	SBIG	20
Valle inferior del Río Chubut	Ch-F	26
Noroeste de Santa Cruz	NOSC	15
Sur de Patagonia Continental	SPC	15
Isla Grande de Tierra del Fuego	IGTF	22
Región de Magallanes	RM	21
Canal del Beagle	CB	13
Total		**318**

Tabla 6.13: Número de individuos femeninos y masculinos correspondientes a las muestras del Holoceno tardío final que conforman la base de datos empleada para el análisis de relaciones evolutivas.

CAPÍTULO 7
MÉTODOS EMPLEADOS EN EL ANÁLISIS DE RELACIONES EVOLUTIVAS ENTRE POBLACIONES

7.1 Análisis estadísticos multivariados independientes de un modelo evolutivo……... 136
7.1.1 Análisis de componentes principales…… 137
7.1.2 Análisis de *neighbor joining*……. 137
7.2 Análisis dependientes de un modelo evolutivo neutral……. 138
7.2.1 Análisis Relethford- Blangero……... 138
7.3 Selección de hipótesis…….. 142
7.3.1 Modelos de variación interpoblacional…… 142
7.3.2 Regresión múltiple de matrices…… 148
7.4 Análisis del patrón espacial de variación……. 150
7.4.1 Correlograma de Mantel…… 150
7.4.2 Pruebas de Mantel y correlación…… 151

Con el objetivo de analizar los patrones de variación dental entre las poblaciones y estimar sus posibles causas se empleó un conjunto de aproximaciones multivariadas libres de un modelo evolutivo y aproximaciones dependientes de modelos genético-poblacionales (Relethford y Lees 1982). Estas aproximaciones permiten estudiar la estructura e historia de las poblaciones humanas. Los análisis multivariados independientes de un modelo (v.g. componentes principales) han sido ampliamente utilizados a partir de datos morfométricos dentales con el objetivo de establecer relaciones evolutivas entre poblaciones humanas (Coppa et al. 1998; Hanihara e Ishida 2005; Harris y Bailit 1988; Harris y Nweeia 1980; Harris y Rathbun 1991; Matsumura y Hudson 2005; Nagaoka y Hirata 2006; O´Rourke y Crawford 1980; Toma et al. 2007). Sin embargo, recientemente, los análisis dependientes de un modelo han comenzado a recibir mayor atención en estos estudios (Scherer 2007; Stojanowski 2004; Toma et al. 2007). Los análisis independientes de un modelo involucran la aplicación indirecta de modelos de estructura poblacional para la evaluación de relaciones evolutivas entre poblaciones basadas en algunos pocos supuestos teóricos. La similitud morfológica entre dos o más muestras es considerada producto de flujo génico, ancestría común (Relethford y Lees 1982) y/o expansiones poblacionales, mientras que las diferencias morfológicas son principalmente interpretadas como la acción de la deriva génica y/o diferente ancestría. Por el contrario, los análisis dependientes de un modelo se basan en el empleo de conceptos y métodos derivados de un sólido cuerpo de conocimientos aportados por la teoría genética poblacional. Por lo tanto, permiten derivar expectativas teóricas que pueden ser directamente comparadas con evidencia morfológica e incorporan parámetros demográficos y genéticos específicos (Relethford y Lees 1982; Relethford y Harpending 1994).

7.1. Análisis estadísticos multivariados independientes de un modelo evolutivo

De los análisis existentes independientes de un modelo se decidió realizar, en primer lugar, un análisis de componentes principales con el objetivo de describir la variación dental en la región de estudio. Esto resulta relevante dado que hasta el momento no se ha generado información acerca de la morfología dental para estas muestras. El análisis de componentes principales es más adecuado que las aproximaciones uni o divariadas, empleadas tradicionalmente en antropología dental,

porque permite evaluar de manera conjunta los patrones de variación de las variables relevadas (Harris 1998).

7.1.1. Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales es una técnica estadística multivariada de reducción de datos, en el cual un número de variables relacionadas son transformadas a un conjunto de variables no correlacionadas (Jackson 1991). El principal objetivo de este análisis es encontrar el menor número posible de dimensiones ortogonales que den cuenta de la mayor parte de la varianza presente en las medidas originales. La pérdida de correlación es una propiedad útil porque indica que los índices o componentes están midiendo diferentes dimensiones en los datos. Los mejores resultados se obtienen cuando las variables originales están altamente correlacionadas positiva o negativamente (Manly 1994), como es el caso de las medidas dentales.

La varianza original de los datos se ordena de manera decreciente en los componentes, de forma que el primero contiene la mayor cantidad de variación. En el proceso de extracción la varianza original total es capturada y redistribuida en el nuevo sistema de coordenadas. Sin embargo, una parte de la variación total que es retenida en los componentes más pequeños es tan baja que puede ser descartada. Por lo tanto, la variación original de los datos puede ser descripta por los primeros componentes principales y ser fácilmente graficada y comparada (Manly 1994).

Para obtener los componentes principales se calculan los autovalores de la matriz de covarianza o correlación de la muestra. En el presente trabajo el análisis de componentes principales se realizó a partir de la matriz de correlación con el fin de darle el mismo peso a todas las variables en los análisis (Harris 1997).

7.1.2. Análisis de *neighbor joining*

El análisis de *neighbor joining* (Saitou y Nei 1987) permite realizar una representación del patrón de relaciones evolutivas entre las muestras estudiadas. Este método posibilita la construcción de un árbol fenético basándose en un principio de evolución mínima (Nei y Kumar 2000; Saitou y Nei 1987), que consiste en encontrar pares de muestras que minimizan la longitud total de las ramas del árbol en cada estadio del agrupamiento, comenzando con un árbol en forma de estrella (Saitou y Nei 1987). Debido a que el método asume una tasa de evolución constante, las ramas más largas implican mayor cambio acumulado. Este análisis fue realizado a partir de dos medidas de

distancia, la distancia Euclideana y la distancia D^2 de Mahalanobis. En el primer caso se emplearon para el cálculo de las distancias los escores de las muestras a lo largo de los dos primeros componentes principales, debido a que estos resumían la mayor parte de la variación en las muestras. En el segundo caso, las distancias D^2 fueron obtenidas a partir del análisis Relethford-Blangero (ver más adelante).

Para efectuar este análisis se empleó el programa T-rex 4.0a1 desarrollado por Vladimir Makarenkov de la Universidad de Québec, Canada (Makarenkov 2001; Makarenkov y Casgrain 2000). Este programa se encuentra disponible en: http://www.labunix.uqam.ca/~makarenv/trex.html.

7.2. Análisis dependientes de un modelo evolutivo neutral

7.2.1. Análisis Relethford-Blangero

En este trabajo se empleó la modificación del modelo de matrices R (desarrollado por Harpending y Ward -1982- para datos genéticos) propuesta por Relethford y Blangero (1990) y Relethford y Harpending (1994) para datos fenotípicos cuantitativos. La aplicación del mismo a este tipo de datos implica asumir que: la varianza genética aditiva en una población es proporcional a la heterocigocidad; la varianza fenotípica representa una proporción importante de la varianza genética (Relethford y Blangero 1990); y los rasgos considerados en el análisis son selectivamente neutros (Relethford y Blangero 1990).

Mediante el cálculo de la matriz R, que representa la matriz escalada de varianzas y covarianzas alrededor de la media regional, es posible derivar la relación entre la heterocigocidad observada (variación observada) y la heterocigocidad esperada (variación esperada) calculada para las poblaciones de una región dada (Relethford y Blangero 1990), obtener una matriz de distancias genéticas mínimas y estimar el grado de diferenciación poblacional (F_{ST}).

El desarrollo matemático del modelo se describe en el Anexo 2.

Varianzas esperadas vs. observadas

Este modelo asume que bajo un equilibrio entre flujo y deriva génica la varianza esperada dentro de una población es una función lineal de la varianza promedio por rasgo de toda la región y de la distancia entre cada población y el centroide o media

regional (Ver Anexo 2). La comparación de las diferencias entre la heterocigocidad esperada y la observada permiten analizar la dirección y desviación de los datos respecto del modelo. Así, es posible detectar el impacto del flujo génico externo diferencial sobre las poblaciones. Aquellas poblaciones que han sido receptoras de mayor flujo externo mostrarán valores más altos de heterocigocidad respecto de lo predicho por el modelo (Harpending y Ward 1982).

Siguiendo las recomendaciones de Williams-Blangero y Blangero (1989) y Relethford y Harpending (1994) se aplicó una prueba de significación para evaluar la hipótesis nula de que la diferencia entre la varianza observada y la esperada (o varianza residual) en una región geográfica dada es igual a 0. Debido a que el error estándar de la varianza residual resulta desconocido, el mismo fue calculado mediante el método de *jackniffe* empleando las 8 variables dentales. La varianza residual obtenida se divide por el error estándar calculado mediante este procedimiento. El error estándar se distribuye aproximadamente como el estadístico *t* con t-1 grados de libertad donde t es el número de rasgos (gl = t-1 = 7). La probabilidad fue estimada a 2 colas.

Distancias genéticas mínimas

Las distancias biológicas entre las poblaciones pueden ser calculadas de manera directa a partir de la matriz R insesgada. Cada elemento de la diagonal de la matriz es ajustado según su tamaño muestral con el fin de corregir el error de muestreo debido al tamaño pequeño de las muestras (Relethford et al. 1997). A partir de los elementos de la diagonal de la matriz R, que representan las distancias genéticas de cada población al centroide, puede derivarse una matriz de distancias morfológicas (matriz de distancias de D^2 Mahalanobis), equivalente a la de distancias genéticas (Williams-Blangero y Blangero 1989) (Ver Anexo 2).

Las dos primeras coordenadas principales de la matriz R insesgada fueron utilizadas con el fin de representar gráficamente el patrón de relaciones entre las muestras (Relethford y Blangero, 1990; Relethford 1996). Las distancias genéticas mínimas también fueron representadas mediante un análisis de *neighbor joining*.

F_{ST}

El parámetro F_{ST} es calculado como el promedio de la distancia genética de cada población al centroide regional (Williams-Blangero y Blangero 1989) y representa el

grado de diferenciación poblacional. Los valores de F_{ST} pueden variar entre 0 y 1. Valores bajos indican que existe poca variación genética entre los grupos en relación a la variación total, es decir que hay poca diferenciación entre las poblaciones. El valor mínimo de F_{ST} es conservativo, esto es que la diferenciación es al menos tan grande como la estimada bajo el supuesto que la heredabilidad de los rasgos fenotípicos es igual a 1 (ver Anexo 2).

Dado que el modelo asume que la variación analizada refleja un modelo neutral con efectos nulos o mínimos debido a selección natural (Relethford y Harpending 1994), la variación promedio dentro de los grupos y la distancia genética medidas sobre un elevado número de rasgos deberían estar mínimamente afectadas por selección natural. Sin embargo, la selección podría incrementar o disminuir el nivel de diferenciación interpoblacional para un rasgo específico. De acuerdo con Relethford (2002), los efectos de la selección podrían ser detectados mediante la comparación de los valores de F_{ST} obtenidos a partir de datos moleculares (de variación neutral) y de rasgos fenotípicos cuantitativos. Por lo tanto, en el presente trabajo los valores de F_{ST} estimados a partir de las variables dentales fueron comparados con los valores estimados a partir de otros tipos de datos con el objetivo de establecer la contribución de la selección natural a la variación observada en el área de estudio.

Estos análisis fueron realizados empleando el programa Rmet v. 5.0 desarrollado para Windows por John Relethford de la Universidad Estatal de New York (http://konig.la.utk.edu/relethsoft.html).

Estimación de la heredabilidad y el tamaño poblacional efectivo

Como se mencionó previamente, el modelo Relethford-Blangero requiere la especificación de parámetros genéticos y demográficos, en particular, la heredabilidad de los rasgos y el tamaño poblacional efectivo para cada una de las muestras analizadas.

En este trabajo se realizaron los análisis empleando distintos valores de heredabilidad (0,55; 0,65 y 1). El valor de 0,55 fue incluido debido a que existe un amplio acuerdo en considerar esta heredabilidad para datos craneométricos (Devor 1987; Powell y Neves 1999; Relethford 1994), y de esta manera, los resultados de este estudio serán comparables a los obtenidos por otros autores. Asimismo, se efectuó una revisión de los valores de heredabilidad estimados para los dientes aquí empleados producto de estudios realizados en diversas poblaciones actuales (ver Capítulo 3), y se empleó el valor promedio obtenido a partir de los mismos (h^2 = 0,65). Finalmente, mediante el

valor de heredabilidad igual a 1, donde el componente genético es igual al ambiental, se obtuvo un valor de F_{ST} mínimo. Este valor es utilizado frecuentemente cuando no se dispone de estimaciones de heredabilidad. De acuerdo con lo propuesto por Relethford y Blangero (1989) se empleó una estimación única de heredabilidad para todas las poblaciones consideradas en el análisis.

La especificación precisa de los tamaños poblacionales efectivos de los grupos humanos prehistóricos resulta compleja. Los datos disponibles acerca de la demografía de los grupos que habitaron las regiones de estudio en tiempos históricos han sido aportados principalmente por viajeros, y funcionarios gubernamentales y eclesiásticos que recorrieron su geografía a partir del siglo XVI. Las estimaciones demográficas realizadas son controvertidas debido a los sesgos que pueden presentar como consecuencia de los intereses de los observadores. Además, resulta problemática la manera de realizar inferencias a partir de indicadores indirectos como el número de hombres guerreros, de canoas, de toldos, de caciques, etc. Por otro lado, la información arqueológica sobre la densidad poblacional es muy escasa y se basa en criterios como la densidad de entierros, de estructuras de habitación, de sitios y de fechados radiocarbónicos en el caso de cazadores recolectores.

Para realizar las estimaciones del tamaño efectivo, en el presente trabajo se consideraron diversas fuentes históricas (ver Anexo 2). Los resultados del análisis de dichas fuentes indican que si bien los datos demográficos varían entre los diferentes autores, en líneas generales muestran cierta consistencia sobre la densidad poblacional relativa entre las distintas áreas geográficas estudiadas. Asimismo, concuerdan con los datos sobre cazadores recolectores a nivel mundial que presentan demografías menores a 5000 individuos (Binford 2001). En términos generales a partir de la información arqueológica puede deducirse la existencia de densidades muy bajas en Patagonia y más altas para los agricultores de Cuyo y el NOA (ver Anexo 2).

Considerando la información disponible, se empleó un ranking para las muestras del Holoceno tardío final, construido en función de estimaciones conservativas donde los tamaños efectivos reciben un valor proporcional de acuerdo al valor poblacional estimado. Esto se fundamenta en que el tamaño efectivo es proporcional al tamaño poblacional total y en las poblaciones humanas puede ser estimado como un tercio del total (Cavalli Sforza y Bodmer 1971). Se consideró un valor de 1 para los grupos cazadores recolectores, cuyas estimaciones fueron generalmente menores a 5000 individuos (i.e. MZ-F, Cha, Del, SEP-F, Nqn, RN-F, SBIG, Ch-F, NOSC, SPC, IGTF,

RM, CB); 2 para grupos con aproximadamente 10000-15000 individuos (VC, SJ); y 20 para la muestra de Chile central que correspondería a una población de 100000 a 130000 habitantes. Asimismo, se utilizaron valores constantes asumiendo que todas las poblaciones poseen el mismo tamaño efectivo.

7.3 Selección de hipótesis

7.3.1 Modelos de variación interpoblacional

Con el propósito de estimar los procesos responsables del patrón de variación entre las poblaciones se construyeron modelos en base a las hipótesis planteadas en el Capítulo 4 que surgen de los antecedentes de las investigaciones bioantropológicas en Patagonia (Capítulo 3). Los mismos fueron expresados mediante matrices construidas siguiendo las recomendaciones de Legendre y colaboradores (1994), y Lapointe y Legendre (1992). Las matrices contienen las distancias esperadas entre pares de muestras de acuerdo a lo predicho por cada una de las hipótesis. Estos representan modelos simples que intentan incorporar ideas clave que han sido propuestas, desde los comienzos de las investigaciones en el área, para explicar la variación biológica observada. Debido a los grados disímiles de formalización que presentan, las expectativas derivadas de cada uno de ellos resultan también dispares.

a- Modelo *Costa-Cordillera*. Este modelo se construyó en base a la hipótesis que plantea la existencia de dos rutas de poblamiento en Sudamérica, una andina y una litoral. Una ruta se habría extendido desde el norte hasta Tierra del Fuego por el litoral atlántico (ruta litoral), mientras la otra habría alcanzado el sur del continente por el oeste (ruta andina) (Cocilovo 1981; Cocilovo y Di Rienzo 1984-1985; Fabra et al. 2007; González-José et al. 2001a; Lalueza Fox et al. 1996; Miotti y Salemme 2004; Pucciarelli et al. 2006).

De acuerdo con el modelo planteado en este trabajo, la ruta andina se extendería a lo largo de la cordillera de los Andes desde el norte de Argentina hasta las islas del extremo sur. Dentro de esta ruta se incluyeron las muestras del Noroeste Argentino, Cuyo, noroeste de Patagonia, centro-sur de Chile y los grupos cazadores marinos de Tierra del Fuego (SJ, VC, MZ-F, Nqn, Ch-CS, CB y RM). También se incluyó la muestra de Pampa de tiempos históricos, ya que su localización en esa área sería reciente

(RP-H). La ruta del litoral se habría extendido desde el Delta del Paraná a través del litoral atlántico y habría poblado las planicies de Pampa y Patagonia. En esta ruta se incluyeron las muestras de Chaco, Delta, sudeste de Pampa, del litoral atlántico de Patagonia, noroeste de Santa Cruz y los cazadores terrestres de Tierra del Fuego (Cha, Del, SEP-F, RN, SB-IG, Ch-F, SPC, NOSC, IGTF). La distancia entre las muestras asignadas a la misma ruta fue de 0, mientras la distancia entre muestras pertenecientes a rutas diferentes fue de 1 (Tabla 8.2). El modelo formulado sigue la propuesta de González-José y colaboradores (2001a).

	VC	SJ	MZ-F	Cha	Del	Ch-CS	RP-H	SEP-F	Nqn	RN-F	SBIG	Ch-F	NOSC	SPC	IGTF	RM	CB
VC	0																
SJ	0	0															
MZ-F	0	0	0														
Cha	1	1	1	0													
Del	1	1	1	0	0												
Ch-CS	0	0	0	1	1	0											
RP-H	0	0	0	1	1	0	0										
SEP-F	1	1	1	0	0	1	1	0									
Nqn	0	0	0	1	1	0	0	1	0								
RN-F	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0							
SB-IG	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0						
Ch-F	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0					
NOSC	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0				
SPC	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0			
IGTF	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0		
RM	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	
CB	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0

Tabla 8.2: Matriz de distancias esperadas entre las muestras bajo el modelo *Costa- cordillera.*

b- Modelo *Dos stocks de poblamiento*. Se basa en la hipótesis que plantea la existencia de dos *stocks* que habrían poblado el continente americano, el primero compuesto por los grupos denominados paleoamericanos y el segundo formado por los grupos que dieron origen a los amerindios modernos (González-José et al. 2001a; Imbelloni 1937; Lahr 1995; Neves et al. 1999, 2003, 2007).

Bajo este modelo los grupos etnográficos del extremo sur de Sudamérica (Yámanas y Alakaluf) constituirían poblaciones relictuales de la primera oleada que pobló el continente, junto con otros grupos como los Pericú de Baja California y los grupos de la sabana de Bogotá. Por lo tanto, se asignó una distancia 0 entre las dos muestras de

cazadores marinos del sur de Patagonia (CB y RM), y una distancia máxima 1 entre ellas y el resto de las muestras (Tabla 8.3).

	VC	SJ	MZ-F	Cha	Del	Ch-CS	RP-H	SEP-F	Nqn	RN-F	SBIG	Ch-F	NOSC	SPC	IGTF	RM	CB
VC	0																
SJ	0	0															
MZ-F	0	0	0														
Cha	0	0	0	0													
Del	0	0	0	0	0												
Ch-CS	0	0	0	0	0	0											
RP-H	0	0	0	0	0	0	0										
SEP-F	0	0	0	0	0	0	0	0									
Nqn	0	0	0	0	0	0	0	0	0								
RN-F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
SB-IG	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
Ch-F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
NOSC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
SPC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
IGTF	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
RM	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	
CB	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0

Tabla 8.3: Matriz de distancias esperadas entre las muestras bajo el modelo de *Dos stocks de Poblamiento.*

c- Modelo de *Estructuración espacial.* Este modelo representa la variación esperada bajo tres de las hipótesis planteadas: 1- flujo génico restringido por la distancia (i.e. aislamiento por distancia; Cocilovo 1981), 2- la existencia de múltiples eventos de expansión geográfica (i.e. efecto fundador serial; Moraga et al. 2000), 3- la acción de factores selectivos que actuaron sobre las poblaciones a lo largo de un gradiente latitudinal (i.e. selección direccional; Bernal et al. 2006; González-José 2003; Lalueza Fox et al. 1996; Pearson y Millones 2005). Estas hipótesis presentan las mismas expectativas en relación con la diferenciación biológica esperada entre las poblaciones del área, es decir, un incremento de la distancia biológica entre las muestras con la distancia geográfica.

La matriz de distancias geográficas entre las muestras se construyó a partir de la distancia lineal en kilómetros entre las zonas de ubicación geográfica de las muestras (Tabla 8.4).

	VC	SJ	MZ-F	Cha	Del	Ch-CS	RP-H	SEP-F	Nqn	RN-F	SBIG	Ch-F	NOSC	SPC	IGTF	RM	CB
VC	0																
SJ	957	0															
MZ-F	1348	454	0														
Cha	503	1007	1258	0													
Del	1396	1075	904	995	0												
Ch-CS	1818	862	535	1786	1356	0											
RP-H	1537	760	347	1334	692	670	0										
SEP-F	1679	998	614	1401	568	889	270	0									
Nqn	1760	826	420	1674	1166	205	475	685	0								
RN-F	1955	1211	780	1687	820	879	452	286	684	0							
SB-IG	1937	1210	785	1662	783	908	450	262	710	41	0						
Ch-F	2221	1383	929	2003	1180	799	685	625	655	363	402	0					
NOSC	2729	1804	1381	2587	1836	986	1256	1270	978	1026	1066	664	0				
SPC	3339	2433	1997	3153	2309	1629	1823	1773	1610	1495	1528	1153	644	0			
IGTF	3384	2492	2051	3181	2312	1706	1858	1790	1674	1507	1539	1178	727	126	0		
RM	3423	2502	2076	3257	2436	1676	1923	1891	1677	1618	1653	1267	698	164	263	0	
CB	3542	2661	2216	3323	2432	1885	2010	1925	1846	1640	1669	1326	910	297	185	382	0

Tabla 8.4: Matriz de distancias esperadas entre las muestras bajo el modelo de *Estructuración Espacial.*

d- M*odelo de aislamiento geográfico modificado* (Tabla 8.5): Este modelo fue planteado a partir del Modelo denominado "Aislamiento geográfico atenuado + Araucanización + Corredor migratorio" propuesto por González-José (2003) para Patagonia. Este modelo plantea el aislamiento de los grupos del extremo sur de Sudamérica en relación con las poblaciones del centro y norte de Patagonia, la existencia de flujo génico limitado por aislamiento por distancia en el sector litoral del norte de Patagonia y, finalmente, la influencia moderada de la migración araucana en las poblaciones de la región precordillerana del norte de Patagonia y en la región pampeana (Casamiquela 1990; González-José 2003; González-José et al. 2004; Mandrini y Ortelli 1992; Mazzanti 2003). Este modelo fue originalmente desarrollado sólo para poblaciones de Patagonia. Por lo tanto, para establecer las relaciones con muestras extrapatagónicas se asumió que la distancia biológica esperada es proporcional a la distancia geográfica, puesto que en el modelo propuesto las distancias biológicas esperadas están determinadas, fundamentalmente, por la distancia geográfica entre las muestras. En este sentido, el aislamiento planteado para los grupos del extremo sur es coincidente con su mayor distancia geográfica con respecto a las muestras del centro y norte de Patagonia.

Siguiendo a González-José (2003) los cuatro grupos más meridionales (RM, CB, IGTF y SPC) están distanciados de los más norteños (norte de Patagonia y Pampa) por

un valor arbitrario máximo de 4, lo que refleja el máximo grado de diferenciación a nivel patagónico entre un grupo fueguino y un grupo altamente araucanizado. Se empleó una distancia 0 entre los cuatro grupos mas meridionales. A su vez, los cuatro grupos meridionales conforman un primer conjunto poblacional, donde el flujo génico mantenido durante largos períodos a través de los pasos andinos más suaves del sur (Mena 1987), así como los contactos costeros (Martinic 1999), generan una homogenización de los cuatro grupos involucrados.

En el litoral norte de Patagonia, se propone un escenario de flujo génico limitado por aislamiento por distancia. Esto es, un "corredor" bordeando el Atlántico en el cual las poblaciones entran en contacto regular con sus vecinos con mayor probabilidad que con sus no vecinos. Así, las poblaciones de ese corredor (SEP-F, RN-F, SB-IG, Ch-F y NOSC) fueron separadas con una distancia de 1 de su vecino inmediato más sureño o más norteño, y en el caso de no ser colindantes (se consideró que RN-F y SB-IG habitaron aproximadamente el mismo punto de este corredor) simplemente se suma la distancia a lo largo de los pasos necesarios: (e.g. d(SEP-F-RN-F)=1; d(SEP-F-Ch-F)=2).

Finalmente, la migración araucana habría tenido un efecto moderado sobre las poblaciones del noroeste de Patagonia y Pampa (d(Ch-CS-RN-F)=1). Según esto se asigna un valor de 0 a la distancia entre Ch-CS y RP-H (los grupos araucanos de Chile y de la Pampa) y las muestras del sudeste de Pampa y el noroeste de Patagonia (SEP-F y Nqn).

	VC	SJ	MZ-F	Cha	Del	Ch-CS	RP-H	SEP-F	Nqn	RN-F	SBIG	Ch-F	NOSC	SPC	IGTF	RM	CB
VC	0																
SJ	2,6	0															
MZ-F	3,7	1,3	0														
Cha	1,4	2,8	3,5	0													
Del	3,8	3,0	2,5	2,7	0												
Ch-CS	5,0	2,4	1,5	4,9	3,7	0											
RP-H	4,2	2,1	1,0	3,7	1,9	0	0										
SEP-F	4,6	2,8	1,7	3,9	1,6	0	0	0									
Nqn	4,8	2,3	1,2	4,6	3,2	0	0	1	0								
RN-F	5,4	3,3	2,1	4,6	2,3	1	1	1	1	0							
SB-IG	5,3	3,3	2,2	4,6	2,2	1	1	1	1	0	0						
Ch-F	6,1	3,8	2,6	5,5	3,2	2	2	2	2	1	1	0					
NOSC	7,5	5,0	3,8	7,1	5,1	3	3	3	3	2	2	1	0				
SPC	9,2	6,7	5,5	8,7	6,4	4	4	4	4	3	3	2	1	0			
IGTF	9,3	6,9	5,6	8,8	6,4	4	4	4	4	3	3	2	1	0	0		
RM	9,4	6,9	5,7	9,0	6,7	4	4	4	4	3	3	2	1	0	0	0	
CB	9,8	7,3	6,1	9,2	6,7	4	4	4	4	3	3	2	1	0	0	0	0

Tabla 8.5: Matriz de distancias esperadas entre las muestras bajo el modelo de *Aislamiento geográfico modificado.*

e- Modelo de *Mayor flujo génico en el norte de Patagonia y aislamiento al sur del río Chubut*. Este modelo propone la existencia de dinámicas poblacionales distintas al norte y al sur del río Chubut durante el Holoceno tardío (Barrientos y Perez 2004; Barrientos et al. 2005; Béguelin et al. 2006; Belardi 2004; Borrero 2001a; Perez et al. 2004). Según esta hipótesis, al sur de la cuenca del río Chubut serían esperables densidades muy bajas y un mayor aislamiento poblacional y por lo tanto, habría tenido mayor importancia la acción de la deriva génica. Por el contrario, al norte de esta cuenca se habría producido un proceso de expansión geográfica a partir de áreas de mayor concentración poblacional, tales como los valles inferiores de los grandes ríos norpatagónicos (i.e. Chubut, Negro y Colorado) y el litoral Atlántico y, por lo tanto, sería esperable una mayor importancia del flujo génico. Finalmente, para Tierra del Fuego se ha sugerido la acción del aislamiento geográfico e insularidad (Béguelin y Barrientos 2006).

Se empleó un valor de 1 para la diferenciación máxima entre dos poblaciones y se otorgaron valores intermedios entre 0 y 1 para representar relaciones intermedias (Tabla 8-6). Se asignó un valor de distancia 0 entre las muestras del norte de Patagonia y el sudeste de Pampa, 1 entre estas y las muestras al sur del río Chubut, 1 con las muestras del norte y del sur de Patagonia, y valores intermedios entre el resto de las muestras

cercanas geográficamente.

	VC	SJ	MZ-F	Cha	Del	Ch-CS	RP-H	SEP-F	Nqn	RN-F	SBIG	Ch-F	NOSC	SPC	IGTF	RM	CB
VC	0																
SJ	0	0															
MZ-F	1	1	0														
Cha	1	1	0,5	0													
Del	1	1	0	0,5	0												
Ch-CS	1	1	1	1	1	0											
RP-H	1	1	1	1	1	0	0										
SEP-F	1	1	0	0,5	0	1	1	0									
Nqn	1	1	0	0,5	0	1	1	0	0								
RN-F	1	1	0	0,5	0	1	1	0	0	0							
SB-IG	1	1	0	0,5	0	1	1	0	0	0	0						
Ch-F	1	1	0,25	0,75	0,25	1	1	0,25	0,25	0,25	0,25	0					
NOSC	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0				
SPC	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0,5	0			
IGTF	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0		
RM	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0,5	0	
CB	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0,5	0,5	0

Tabla 8.6: Matriz de distancias esperadas entre las muestras bajo el modelo de *Mayor flujo génico en el norte de Patagonia y aislamiento al sur del río Chubut*.

7.3.2 Regresión múltiple de matrices

El conjunto de modelos fue evaluado simultáneamente mediante una aproximación, denominada selección de modelos, que permite evaluar múltiples evidencias para hipótesis alternativas, identificar niveles de apoyo para cada una y seleccionar el modelo que presenta un mejor ajuste a los datos (Johnson y Omland 2004).

En particular, se evaluó la asociación de la matriz de distancias morfológicas con cada una de las matrices derivadas de los modelos construidos previamente, mediante el empleo del método de regresión múltiple sobre matrices de distancia (Legendre et al. 1994). Esta aplicación de la regresión múltiple ha sido denominada modelización confirmatoria y se centra en la comparación de resultados entre dos o más alternativas o modelos en competencia. En este caso la regresión es empleada para explicar y no para predecir (Hair et al. 1999). Esta aproximación, a diferencia del empleo de la prueba de Mantel parcial (Smouse et al. 1986), permite la evaluación de más de dos modelos en forma simultánea y el análisis de la contribución individual de cada modelo a la variación morfológica observada entre las muestras mediante los coeficientes parciales de regresión (Hair et al. 1999). Los modelos pueden ser ordenados y ponderados y, en

consecuencia, provee una medida cuantitativa del sustento relativo para cada una de las hipótesis en competencia (Johnson y Omland 2004). Desde un punto de vista estadístico, la principal ventaja de la regresión múltiple es que permite superar el problema de realizar múltiples comparaciones cuando se deben evaluar más de dos modelos (o matrices de distancias).

La variación morfológica entre las muestras fue expresada en una matriz de distancias D^2 de Mahalanobis obtenida a partir de la matriz R (Relethford y Blangero 1990). Esta medida de distancia entre las medias considera la varianza y covarianza de cada muestra y representaría, por lo tanto, la distancia biológica real entre las mismas (ver discusión en Klingenberg y Monteiro 2005; Relethford y Lees 1982). Los modelos y la matriz de distancias D^2 de Mahalanobis fueron estandarizados empleando un puntaje-z con el objetivo de eliminar las diferencias de escala, dado que algunos modelos fueron expresados en kilómetros y otros en distancias proporcionales esperadas, así se obtuvieron los coeficientes de regresión parcial estandarizados (Legendre et al. 1994).

Previamente, se realizó un análisis de correlación de Pearson entre las variables dependientes (matriz de distancia D^2 de Mahalanobis) e independientes (modelos) con el fin de detectar multicolinealidad (Hair et al. 1999). Este aspecto resulta importante dado que la presencia de multicolinealidad tiende a reducir el poder explicativo de cualquier variable independiente individual en la medida en que esta se asocia con otras variables independientes (Graham 2003). Cuando se incrementa la colinealidad, la varianza explicada por cada variable independiente se reduce y el porcentaje de explicación compartido aumenta. Es importante seleccionar las variables independientes que presenten multicolinealidad baja con otras variables independientes, pero con correlaciones altas con la variable dependiente. Asimismo, es necesario evaluar el grado de dependencia entre los modelos propuestos, para decidir cuál o cuáles deben ser eliminados de los análisis.

Para establecer la significación se realizaron 9999 permutaciones al azar de la matriz D^2 de Mahalanobis, siguiendo la propuesta de Legendre y colaboradores (1994). En este caso se utilizó una prueba de significación a una cola porque el interés era establecer si a medida que se incrementa la distancia predicha por los modelos, se incrementa la distancia biológica entre los grupos.

Estos análisis fueron efectuados mediante el programa REGRESSN desarrollado por Pierre Legendre de la Universidad de Montreal (http://www.bio.umontreal.ca/legendre/indexEnglish.html).

7.4. Análisis del patrón espacial de variación

Los patrones de variación geográfica de distancias biológicas pueden ser estudiados con el fin de comprender los procesos que han dado lugar a estos patrones (Barbujani 2000; Bocquet-Appel y Sokal 1989). Se realizaron una serie de análisis destinados a evaluar la estructuración espacial de la variación biológica con el fin de evaluar los posibles procesos evolutivos involucrados en la diferenciación de las poblaciones estudiadas. Estos análisis se realizaron empleando la matriz de distancias D^2 de Mahalanobis entre las muestras y las varianzas internas de las mismas.

7.4.1. Correlograma de Mantel

La autocorrelación espacial es un método de análisis geográfico ampliamente usado (Barbujani 2000; Legendre y Fortín 1989). Una variable esta autocorrelacionada espacialmente cuando es posible predecir el valor de la misma en un punto en el espacio a partir del valor conocido en otro punto (Legendre y Fortín 1989). El conjunto de coeficientes de autocorrelación es denominado correlograma y permite estudiar la estructura espacial de un conjunto de datos. En este trabajo se empleó la aproximación desarrollada por Sokal (1986) y Oden y Sokal (1986) para computar correlogramas a partir de datos multivariados (i.e. correlograma de Mantel; ver Legendre y Fortin 1989). En este análisis se partió de la matriz de distancias de D^2 de Mahalanobis, que fue comparada con 8 matrices para los diferentes intervalos de distancia geográfica generados con valores 1 para las distancias de su intervalo y 0 para el resto de las distancias. Con el fin de establecer el número apropiado de clases se empleo la regla de Sturges (1926). El correlagrama de Mantel es obtenido calculando un valor *r* de Mantel para cada clase de distancia geográfica y graficando estos valores con todas las clases de estas distancias. La significación de los valores *r* de Mantel fue establecida empleando 10000 permutaciones, y la significación global del correlograma fue probada usando la corrección de Bonferroni ($\alpha = 0,05 = 0,05/8 = 0,00625$).

Una vez obtenido el correlograma, se analizó la distribución de los valores de *r* de Mantel para cada clase en relación con el incremento de estas clases de distancia geográfica, debido a que las características de la forma del mismo esta asociada con diferentes tipos de estructura espacial (Barbujani 2000; Legendre y Fortín 1989). Los

valores positivos de *r* de Mantel en las primeras clases indican que las muestras separadas por estas distancias geográficas tienden a ser morfológicamente similares, mientras que los coeficientes negativos significan que ellas tienden a diferir. Las diferentes clases de correlogramas pueden ser relacionados con diferentes procesos evolutivos que los habrían generando (Barbujani 2000; Sokal 1979). La hipótesis a testear es la presencia de una distribución al azar de las distancias en el espacio. Sokal (1979) y Legendre y Fortín (1989) generaron mediante simulaciones un número de patrones espaciales y derivaron los correlogramas resultantes, en base a los cuales pueden ser interpretados los resultados de los mismos con poblaciones naturales. Legendre y Fortín (1989) puntualizan que cuando las últimas clases de distancias tienen pocos casos hay que ser prudentes en la interpretación de los resultados de la significación obtenida. El correlograma de Mantel fue generado mediante el *package* ecodist 1.13 programado para R 2.6.1 (Ihaka y Gentleman 1996).

7.4.2. Pruebas de Mantel y correlación de varianzas internas

Esta prueba es utilizada para conocer si las poblaciones han alcanzado un patrón de aislamiento por distancia (Cavalli-Sforza et al. 1994; Costello et al. 2003; Hutchison y Templeton 1999).

En este trabajo la matriz de distancias D^2 de Mahalanobis entre las muestras, obtenida a partir del método de Relethford y Blangero (1990), fue correlacionada con una matriz de distancias geográficas entre las mismas. El estadístico estandarizado *r* de Mantel es equivalente al coeficiente de correlación *r* de Pearson, mostrando el componente lineal de la relación entre las dos matrices (Legendre y Fortín 1989). Debido a que los elementos de las matrices de distancias no son independientes, la significación de la misma fue calculada empleando una prueba de permutaciones (n = 10000) (Mantel 1967; Smouse et al. 1986).

Hutchison y Templeton (1999) derivaron una serie de expectativas acerca de la forma del gráfico de la relación entre las distancias geográficas y biológicas cuando actúan diferentes factores evolutivos. Los mismos señalan que después de una dispersión de tipo radiación, donde una población ancestral da lugar a todas las poblaciones descendientes a un mismo tiempo, en el tiempo inicial t_0 todas las poblaciones descendientes son similares (i.e. hay baja variación interpoblacional). Si después de instaladas las poblaciones el flujo génico supera a la deriva, se mantiene la similitud, mientras que si el efecto de la deriva es más importante debido a la fragmentación del hábitat y las

poblaciones quedan completamente aisladas, se espera que la diferenciación sea aleatoria. En estos dos casos no existe una asociación entre las matrices de distancia y la forma del gráfico se diferencia porque en el primer caso la dispersión de las distancias biológicas es pequeña mientras que en el segundo caso la dispersión es grande por la acción de la deriva. Finalmente, los autores platean que cuando comienza a establecerse un equilibrio entre flujo y deriva, la asociación entre las distancias geográfica y genética se incrementa. Asimismo, los grupos espacialmente más cercanos presentan poca variación interpoblacional debido a la mayor influencia del flujo génico, mientras que aquellos que están más alejados exhiben mayor variación interpoblacional como resultado de la deriva génica. Este proceso resulta en una dispersión de las distancias en forma de cono. Es probable que estas formas del gráfico de distancias no se encuentren en aquellos en que existen fenómenos incipientes de aislamiento por distancia, en tales casos se observará una asociación positiva solamente a corta distancia (Hutchison y Templeton 1999; ver también Slatkin 1993).

Con el fin de probar si la dispersión de las distancias se ajusta a lo predicho por Hutchison y Templeton (1999) se efectuó un nuevo análisis de Mantel entre los residuos de una regresión lineal de las distancias D^2 de Mahalanobis sobre las distancias geográficas y las distancias geográficas.

Finalmente, se realizó un análisis de correlación de Pearson entre la latitud y los valores de varianza interna de las muestras, obtenidas a partir del análisis de Relethford y Blangero (1990), con el fin de probar si las varianzas decrecen con la latitud (la dirección mas probable de la dispersión de las poblaciones en Sudamérica) como sería esperado en un modelo de expansión de rango de acuerdo a lo planteado por distintos autores (Ramachandran et al. 2005; Ray et al. 2005; entre otros).

El análisis de Mantel fue realizado con el programa R 2.6.1 (Ihaka y Gentleman 1996) mediante el *package* ecodist 1.13. El programa R 2.6.1 fue empleado también para los análisis de correlación y regresión.

CAPÍTULO 8

RESULTADOS DEL ANALISIS DE LOS PROCESOS DE DIFERENCIACION POBLACIONAL

8.1 Análisis estadísticos multivariados independientes de un modelo evolutivo……... 154
8.2 Análisis dependientes de un modelo evolutivo neutral 158
Varianza observada, varianza esperada y F_{ST} ……... 158
Análisis de las distancias interpoblacionales…… 165
Resultados destacados……... 167
8.3 Regresión múltiple de matrices…… 168
8.4 Análisis del patrón espacial de variación……. 170
Correlograma de Mantel…… 171
Prueba de Mantel……... 171
Resultados destacados……... 173

8.1 Análisis estadísticos multivariados independientes de un modelo evolutivo

En el análisis de componentes principales realizado a partir de las variables de forma del maxilar superior para las muestras del Holoceno tardío final de Patagonia y regiones adyacentes, el primer componente explica el 34,44% de la variación total y el segundo el 27,54%. A lo largo del primer eje las variables con mayor peso corresponden a los diámetros bucolinguales de los molares y al diámetro mesiodistal del premolar 3 (Tabla 8.1). Hacia valores negativos se encuentran los molares más anchos, correspondientes a grupos de cazadores recolectores de Patagonia y el SE de Pampa, mientras los molares más alargados, en sentido mesiodistal, se encuentran hacia los valores positivos, correspondientes a los grupos del Noroeste Argentino (VC), Chaco y región pampeana de tiempos históricos. A lo largo del segundo eje las variables con mayor peso corresponden al diámetro bucolingual del premolar 3 y al mesiodistal del molar 2 (Tabla 8.1). Los resultados del análisis indican que las muestras del norte y centro de Patagonia se agrupan con las del SE de Pampa y la muestra del Delta (Figura 8.1). Asimismo, se observa que las muestras de Neuquén y Mendoza se agrupan con la muestra del centro-sur de Chile y de la región pampeana de tiempos históricos (Figura 8.1). Por otro lado, se agrupan las muestras del extremo sur de Patagonia (IGTF, CB y RM). La muestra del Noroeste Argentino se separa de las demás a lo largo del primer eje. Finalmente, se puede notar que el conjunto formado por las muestras del centro y norte de Patagonia y Delta ocupa una posición intermedia entre la muestra del Noroeste Argentino y las muestras de Patagonia insular, considerando los dos primeros ejes.

Variable	CP 1	CP 2
M2-DBLce	-0,721	0,533
M2-DMDce	-0,479	-0,745
M1-DBLce	-0,890	-0,045
M1-DMDce	0,572	-0,426
P4-DBLce	0,206	0,246
P4-DMDce	0,512	-0,403
P3-DBLce	0,128	0,911
P3-DMDce	0,753	0,359

Tabla 8.1: Peso de las variables en los dos primeros componentes principales obtenidos a partir del análisis de las variables de forma del maxilar superior en las muestras del Holoceno tardío final. CP: componente principal. M: molar; P: premolar; DMDce: diámetro mesiodistal cervical; DBLce: diámetro bucolingual cervical.

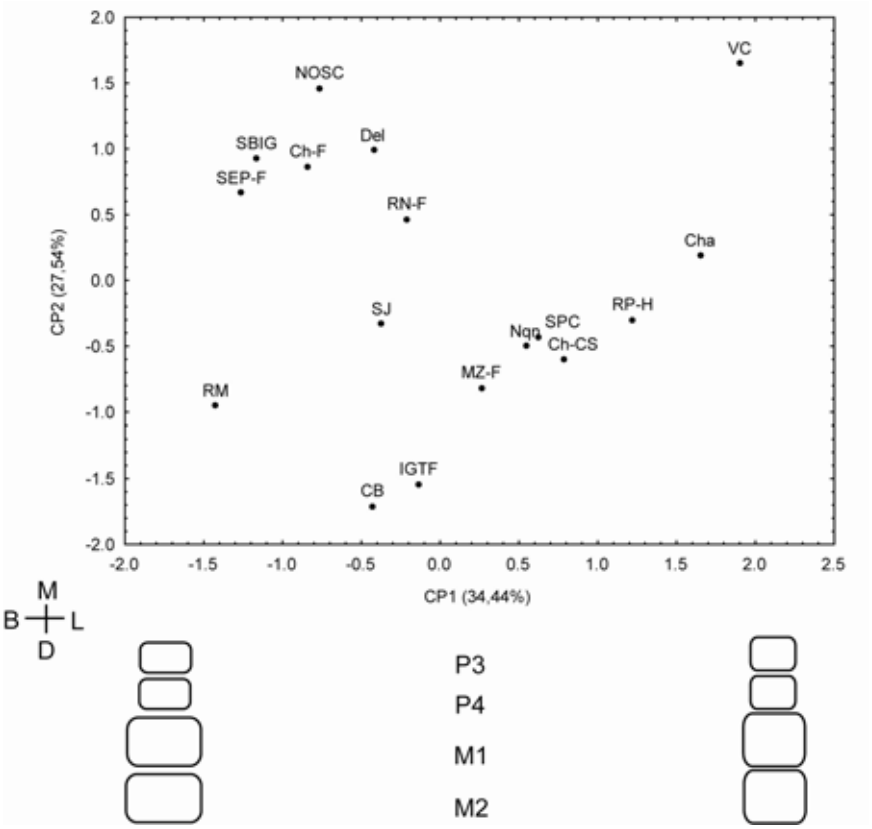


Figura 8.1: Representación de los dos primeros componentes principales obtenidos a partir de las variables de forma del maxilar superior para las muestras del Holoceno tardío final. Las figuras inferiores representan la variación en forma a lo largo del primer eje. (M: mesial; B: bucal; D: distal; L: lingual)

Los resultados del análisis de *neighbor joining* realizado a partir de la matriz de distancias euclidianas entre los casos a lo largo de los dos primeros componentes indican un patrón similar de agrupamiento de las muestras del Holoceno tardío final al descripto a partir del análisis de componentes principales (Figura 8.2). Se observa que las tres muestras del sur de Patagonia (IGTF, CB, RM) forman un grupo que se separa del resto de las muestras. Otro agrupamiento está constituido por las muestras del centro-norte de Patagonia, SE de Pampa y Delta. Las muestras del NO de Patagonia (MZ-F, Nqn) se agrupan con las del centro-sur de Chile y de la región pampeana de tiempos históricos. Finalmente, las muestras de Chaco y Noroeste de Argentina se encuentran más separadas del resto.

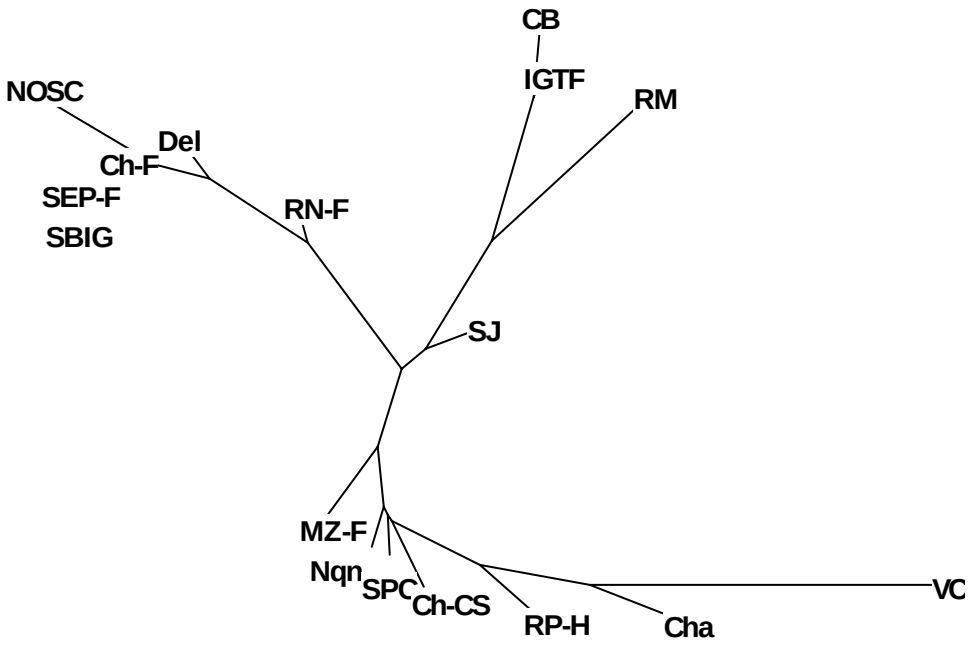


Figura 8.2: Análisis de *neighbor joining* realizado a partir de las variables de forma de la dentición superior para el Holoceno tardío final. Agrupamiento calculado a partir de los dos primeros componentes principales.

En el análisis de componentes principales realizado a partir de las variables de forma del maxilar superior para las muestras del Holoceno tardío final de Patagonia, el primer componente explica el 39,40% y el segundo el 29,57% de la variación total. A lo largo del primer eje las variables con mayor peso corresponden a los diámetros bucolinguales de los M1y M2, y al mesiodistal del P4 (Tabla 8.2). Hacia los valores negativos se encuentran los molares más anchos en sentido bucolingual (SEP-F, SBIG y RM), mientras los molares mas alargados en sentido mesiodistal se ubican hacia los valores positivos (MZ-F, Nqn y SPC). En el segundo componente las variables con

mayor peso son los diámetros mesiodistales de los M1 y M2, y el bucolingual del P3 (Tabla 8.2). El primer eje separa las muestras del NO de Patagonia (MZ-F y Nqn) y SPC del resto de las muestras (Figura 8.3). A lo largo del segundo eje se separan las muestras de Patagonia insular (IGTF, CB y RM) de las muestras del litoral atlántico y NOSC.

Variable	CP1	CP2
M2-DBLce	-0,853	0,44
M2-DMDce	0,15	-0,897
M1-DBLce	-0,94	0,11
M1-DMDce	-0,44	-0,699
P4-DBLce	0,576	0,281
P4-DMDce	0,783	-0,329
P3-DBLce	0,305	0,762
P3-DMDce	0,537	0,316

Tabla 8.2: Peso de las variables en los dos primeros componentes principales obtenidos a partir del análisis de las variables de forma del maxilar superior en las muestras del Holoceno Tardío Final de Patagonia. M: molar; P: premolar; DMDce: diámetro mesiodistal cervical; DBLce: diámetro bucolingual cervical.

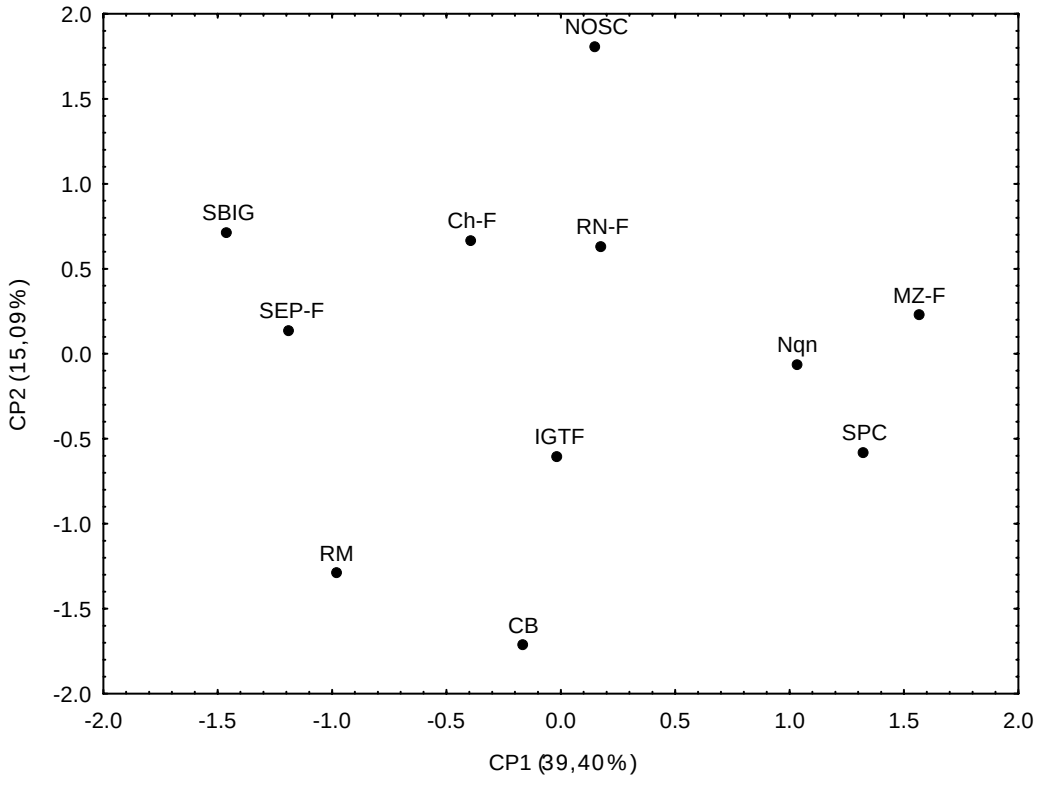


Figura 8.3: Representación de los dos primeros componentes principales obtenidos a partir de las variables de forma del maxilar superior para las muestras del Holoceno tardío final de Patagonia.

En el análisis de *neighbor joining* se observa el mismo patrón de agrupamiento descrito a partir del análisis de componentes principales (Figura 8.4). Las muestras procedentes del centro y noreste de Patagonia se agrupan formando un cluster, por otro lado se agrupan las tres muestras de las islas y canales Magallánico-Fueguinos y finalmente la dos muestras del noroeste de Patagonia se agrupan con la procedente del sur de Patagonia continental.

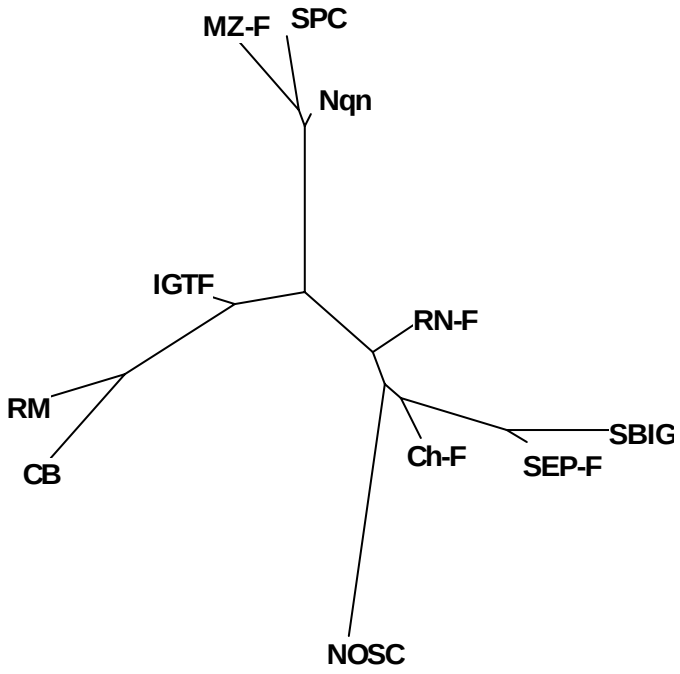


Figura 8.4: Análisis de *neighbor joining* realizado a partir de las variables de forma de la dentición superior para el Holoceno tardío final de Patagonia. Agrupamiento calculado a partir de los dos primeros componentes.

8.2 Análisis dependientes de un modelo evolutivo neutral

Varianza observada, varianza esperada y F_{ST}

En la Figura 8.5 y la Tabla 8.3 se presentan los resultados del análisis Relethford-Blangero para el conjunto total de muestras analizadas del Holoceno tardío final, considerando un valor de $h^2 = 0{,}65$ y un tamaño efectivo igual para todas las muestras. Estos resultados indican que las muestras de CB, RM, NOSC, SEP-F, Ch-F y RN-F presentan menores valores de varianza que la esperada según el modelo de Harpending y Ward. La prueba de *t* con *jackknife* mostró que estos valores son significativamente

inferiores al valor esperado por azar (Tabla 8.3). Las muestras de Del, RP-H, Ch-CS, SJ, IGTF, SPC, SBIG presentan valores cercanos a lo esperado por el modelo, y no difieren significativamente de la relación varianza interna/distancia al centroide. Finalmente, las muestras de VC, Cha, Nqn y MZ-F presentan valores significativamente mayores a lo esperado por azar (Tabla 8.3). El valor de F_{ST} obtenido indica niveles bajos de diferenciación entre las poblaciones (F_{ST} insesgado = 0,039).

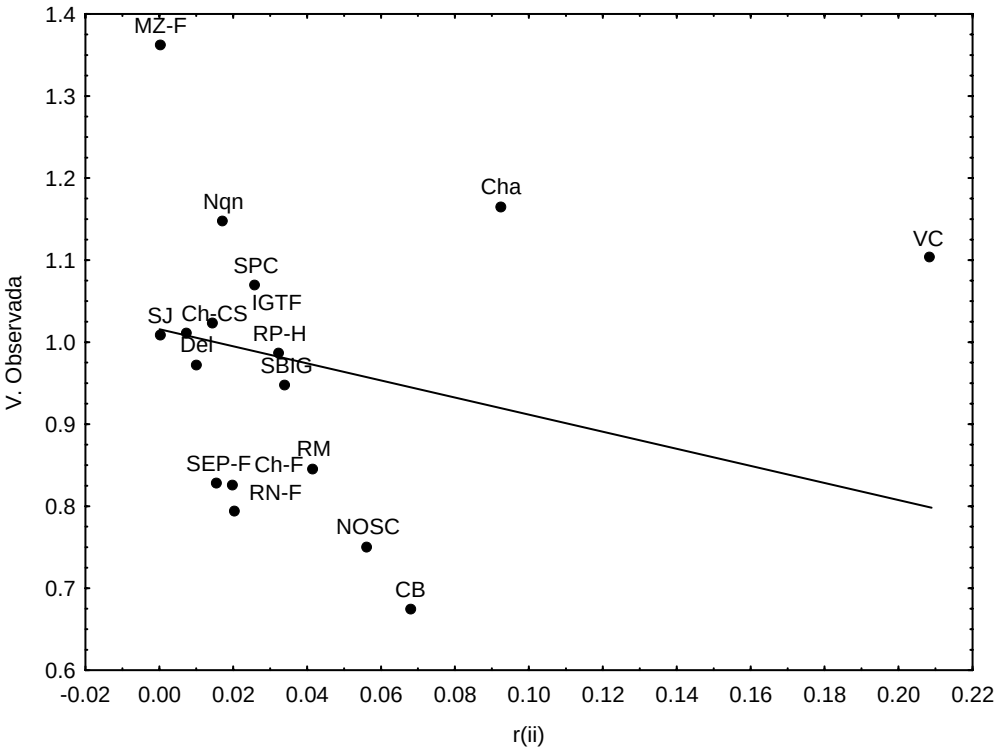


Figura 8.5: Variación intrapoblacional observada versus distancia al centroide. Análisis realizado con todas las muestras del Holoceno tardío final, con h^2 = 0,65 y tamaño efectivo igual para todas las poblaciones. La línea indica la recta de regresión esperada derivada del modelo Relethford-Blangero.

Muestra	**V Obs**	**V Esp**	**rii**	**Residuo**	**DS**	***T***	***P***
VC	1,104	0,888	0,149	0,302	0,066	4,543**	0,003
SJ	1,01	1,035	0,010	-0,002	0,049	-0,041	0,969
MZ-F	1,363	1,043	0,001	0,352	0,084	4,204**	0,004
Cha	1,167	0,996	0,046	0,248	0,054	4,594**	0,002
Del	0,974	1,029	0,015	-0,028	0,034	-0,826	0,436
Ch-CS	1,012	1,045	0	0,007	0,044	0,159	0,878
RP-H	0,987	1,026	0,018	0,008	0,032	0,250	0,810
SEP-F	0,829	0,992	0,050	-0,168	0,042	-3,999**	0,005
Nqn	1,149	1,018	0,026	0,154	0,053	2,918*	0,022
RN-F	0,794	1,019	0,025	-0,198	0,036	-5,532**	0,000
SBIG	0,948	0,984	0,058	-0,029	0,031	-0,934	0,381
Ch-F	0,828	0,998	0,045	-0,164	0,027	-6,143**	0,000
NOSC	0,752	0,96	0,080	-0,204	0,039	-5,170**	0,001
SPC	1,07	1,001	0,041	0,084	0,068	1,227	0,259
IGTF	1,025	1,018	0,026	0,028	0,037	0,753	0,476
RM	0,847	0,963	0,078	-0,123	0,027	-4,620**	0,002
CB	0,676	0,948	0,093	-0,267	0,026	-10,210**	0,000

Tabla 8.3: Resultados del análisis Relethford-Blangero. Prueba de *t* con *jackknife* para la varianza intrapoblacional observada. $h^2 = 0,65$ y tamaño poblacional constante. * p<0,05; ** p< 0,01.

Estos análisis fueron repetidos asignando tamaños efectivos estimados a partir de los datos etnográficos y etnohistóricos disponibles para las poblaciones de Patagonia y de las regiones adyacentes (Ver Anexo 2). Para evaluar la similitud entre los residuos obtenidos, utilizando los distintos valores de tamaño efectivo, se efectuó una correlación de Pearson entre los valores residuales. Los resultados obtenidos a partir de los tamaños calculados no difieren de los obtenidos con tamaño constante. Las correlaciones entre los valores estimados de varianza observada y esperada, la distancia al centroide y los residuos fueron altamente significativas (p<0,05), variando todas las correlaciones entre 0,99 y 1.

Los valores de F_{ST} fueron estimados a partir de distintos valores de heredabilidad y tamaños efectivos. Los resultados indican que los valores con heredabilidades de 0,55 y 0,65 son similares, en tanto difieren al considerar $h^2 = 1$ (Tabla 8.4). Los distintos tamaños efectivos no condujeron a modificaciones importantes de los valores de F_{ST}.

Muestras	**Tamaño efectivo**	h^2 **= 0,55**	h^2 **= 0,65**	h^2 **= 1**
Todas las muestras (Htaf)	Constante	0,049 (0,007)	0,039 (0,007)	0,018 (0,006)
	Ranking	0,037 (0,007)	0,030 (0,007)	0,015 (0,006)
Patagonia (Htaf)	Constante	0,052 (0,010)	0,041 (0,009)	0,018 (0,008)

Tabla 8.4: Valores de F_{ST} insesgados obtenidos a partir de distintas estimaciones de h^2 y de tamaño efectivo. Entre paréntesis se indica el error estándar.

Los resultados del análisis Relethford-Blangero de las muestras del Holoceno tardío final de Patagonia, considerando un valor de h^2 = 0,65 y un tamaño efectivo igual para todas las muestras, se presentan en la Figura 8.6. Se observa que las muestras de CB, RM, NOSC, SEP-F, Ch-F, RN-F presentan valores de varianza residual menores que la varianza esperada según el modelo. Mediante la prueba de *t* se estableció que estos valores son significativamente menores a lo esperado (Tabla 8.5). La muestra de SBIG presenta valores cercanos a lo esperado, mientras las de IGTF, SPC, Nqn y MZ-F exhiben valores significativamente mayores a lo esperado por el modelo (Tabla 8.5). El valor de F_{ST} obtenido (F_{ST} insesgado = 0.041) indica niveles bajos de diferenciación entre las poblaciones.

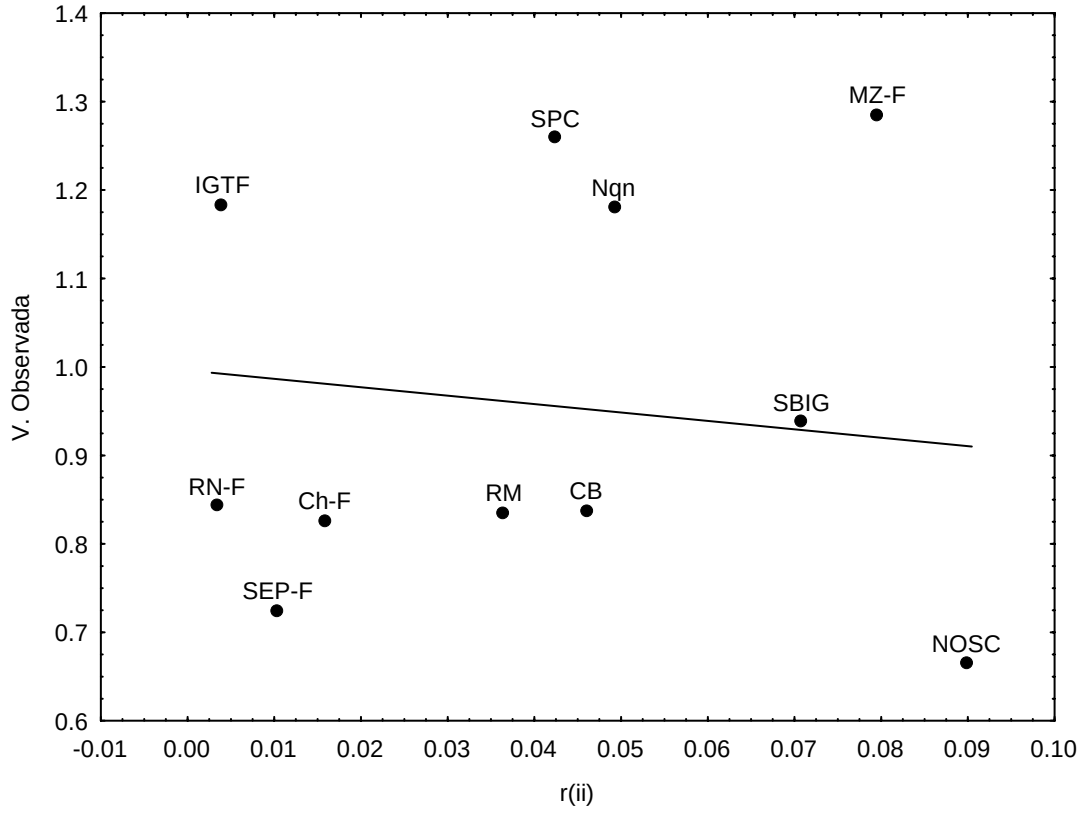


Figura 8.6: Variación intrapoblacional observada versus distancia al centroide. Análisis realizado con las muestras del Holoceno tardío final de Patagonia, con h^2 = 0,65 y tamaño efectivo igual para todas. La línea indica la recta de regresión esperada derivada del modelo Relethford-Blangero.

Muestras	**V Obs**	**V Esp**	**rii**	**Residuo**	**DS**	***t***	***p***
MZ-F	1,286	1,286	0,079	0,363	0,061	5,926**	0,000
SEP-F	0,725	0,725	0,010	-0,268	0,036	-7,434**	0,000
Nqn	1,18	1,18	0,049	0,227	0,054	4,186**	0,004
RN-F	0,843	0,843	0,003	-0,156	0,029	-5,298**	0,001
SBIG	0,938	0,938	0,071	0,006	0,034	0,179	0,863
Ch-F	0,827	0,827	0,016	-0,16	0,035	-4,510**	0,003
NOSC	0,665	0,665	0,089	-0,248	0,022	-11,355**	0,000
SPC	1,259	1,259	0,042	0,298	0,082	3,650**	0,008
IGTF	1,184	1,184	0,004	0,185	0,040	4,600**	0,002
RM	0,836	0,836	0,036	-0,13	0,037	-3,518*	0,010
CB	0,838	0,838	0,046	-0,118	0,030	-3,921**	0,006

Tabla 8.5: Prueba de *t* con *jackknife* para la varianza intrapoblacional observada. Análisis realizado con las muestras del Holoceno tardío final de Patagonia, con h^2 = 0,65 y tamaño efectivo igual para todas. **p<0,01; * p<0,05.

El análisis de Relehford-Blangero fue efectuado nuevamente reagrupando las muestras de la región patagónica, manteniendo el tamaño efectivo constante para todas las poblaciones y un valor de h^2 = 0,65 (Figura 8.8). Las muestras se reagruparon por su proximidad geográfica en cinco grandes áreas: Cazadores terrestres del sur de Patagonia (SurTe = SPC y IGTF); Cazadores marítimos del sur de Patagonia (SurMa = RM, CB); Patagonia central (CePat = NOSC, Ch-F); Noreste de Patagonia (NEPat = SEP-F, SBIG, RN-F); y Noroeste de Patagonia (NOPat = Nqn, MZ-F). Este procedimiento es sugerido por Relethford y Blangero (1990) cuando el tamaño muestral es relativamente bajo, considerando que sólo pueden reagruparse las muestras que se encuentran geográficamente cercanas y son fenotípicamente similares.

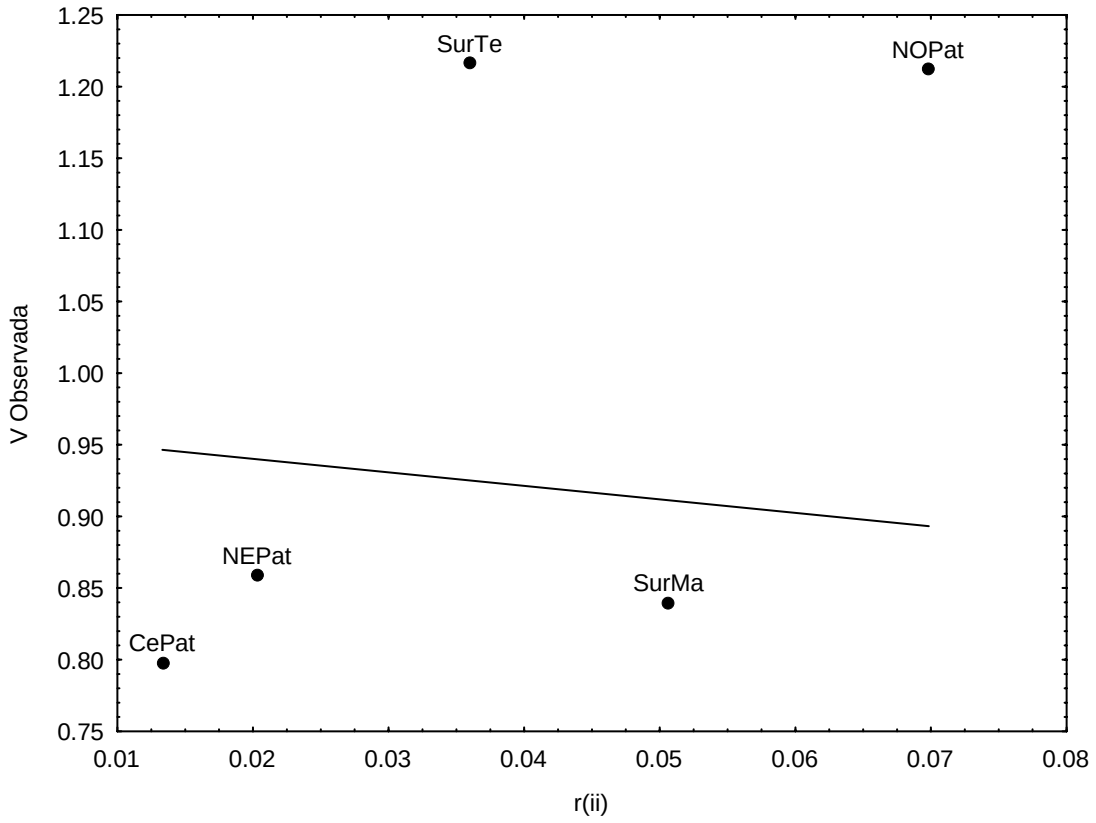


Figura 8.8: Variación intrapoblacional observada versus distancia al centroide. Análisis realizado con las muestras del Holoceno tardío final de Patagonia, con $h^2 = 0.65$ y tamaño efectivo igual para todas. Se reagruparon las muestras de la siguiente manera: SurTe = SPC, IGTF; SurMa = RM, CB; CePat = NOSC, Ch-F; NEPat = SEP-F, SBIG, RN-F; NOPat = Nqn, MZ-F. La línea indica la recta de regresión esperada derivada del modelo Relethford-Blangero.

Análisis de las distancias interpoblacionales

El análisis de coordenadas principales para todas las muestras, realizado a partir de las distancias D^2 de Mahalanobis obtenidas a partir del análisis de Relethford-Blangero ($h^2 = 0{,}65$; tamaño efectivo = 1) se presenta en la Figura 8.8. Se observa que a lo largo del primer eje se separan las muestras de VC y Cha, hacia el extremo positivo, y las muestras del sur de Patagonia (IGTF, RM y CB), hacia el extremo negativo. A lo largo del segundo eje se separa un grupo conformado por las muestras NOSC, SBIG, SEP-F, Ch-F, RN-F.

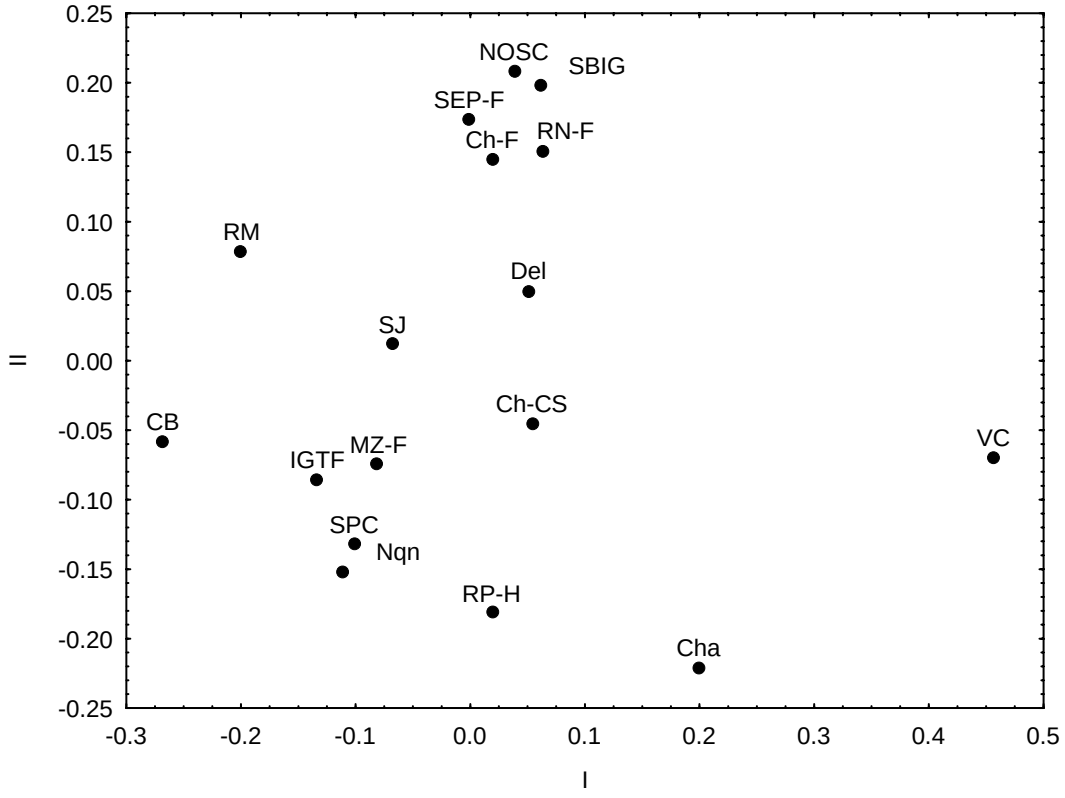


Figura 8.8: Análisis de coordenadas principales para el conjunto total de muestras del Holoceno tardío final incluidas en este análisis.

Los resultados del análisis de coordenadas principales para las muestras de Patagonia, realizado en base a las distancias D^2 de Mahalanobis obtenidas a partir del análisis de Relethford-Blangero (h^2 = 0,65; tamaño efectivo = 1), se presentan en la Figura 8.9. Se observa que a lo largo del primer eje se diferencian las muestras de NOSC, SBIG, SEP-H, Ch-F, RN-F hacia los valores negativos. Asimismo, se separan las muestras de Nqn, MZ-F y SPC, ubicadas hacia los valores positivos del primer eje. Finalmente, se observa un agrupamiento formado por las tres muestras del sur de Patagonia (IGTF, RM, CB).

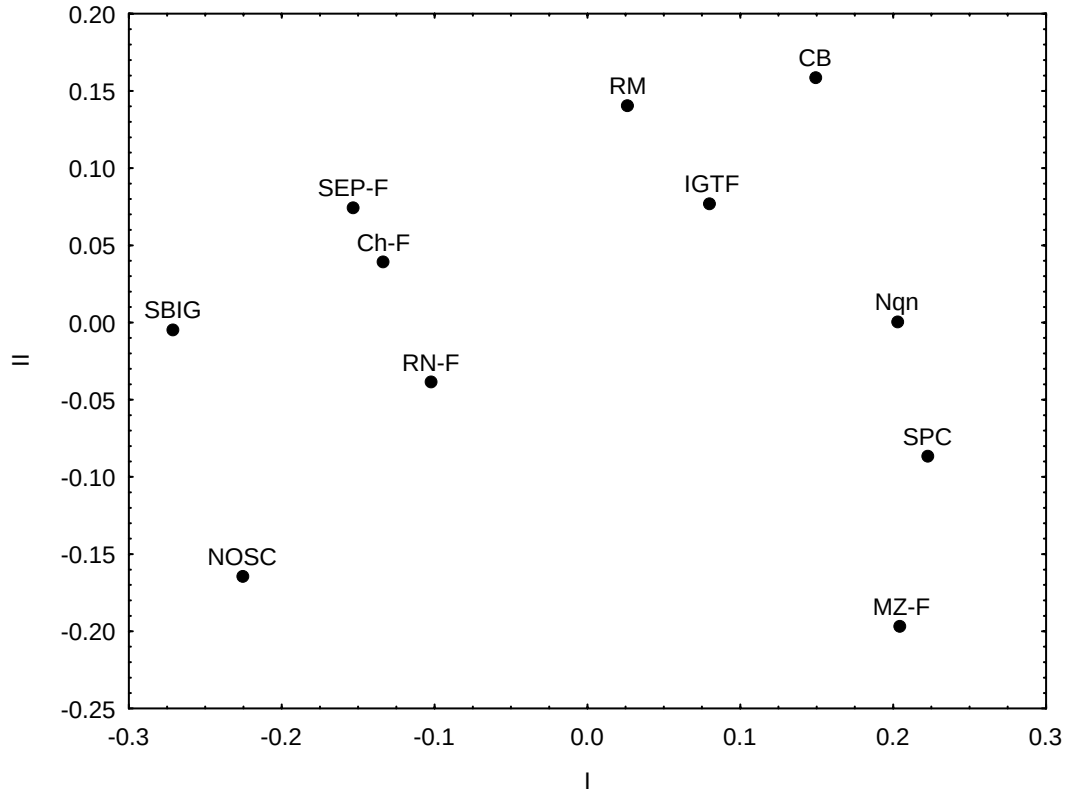


Figura 8.9: Análisis de coordenadas principales para todas las muestras del Holoceno tardío final.

Resultados destacados

Los resultados de la aplicación de los métodos multivariados independientes de un modelo evolutivo indican que:

-A una escala supraregional, las muestras del noroeste argentino y Chaco se diferencian del resto de las muestras de Patagonia, Pampa y Cuyo.

- Las muestras del noreste y centro de Patagonia son morfológicamente similares a las del sudeste y noreste de la Región Pampeana.

-Las muestras del noroeste de Patagonia se agrupan con las muestras procedentes de la región centro-sur de Chile y de Pampa correspondiente a tiempos históricos.

- A una escala regional, las muestras procedentes del extremo sur de Patagonia (IGTF, RM y CB) presentan gran similitud entre ellas y se diferencian de las restantes muestras de Patagonia.

Los resultados de la aplicación de los métodos dependientes de un modelo evolutivo neutral señalan que:

-Las muestras del noroeste argentino, Chaco y noreste de Patagonia presentan valores de varianza interna significativamente mayores a la esperada. Las muestras CB, RM, NOSC, SEP, Ch-F y RN-F presentan menos varianza que la esperada. El resto de las muestras no difieren significativamente de lo esperado bajo el modelo de Relethford- Blangero.

-Al analizar distintos valores de tamaño poblacional efectivo, los valores de varianza residual fueron muy similares.

- Los valores de F_{ST} obtenidos para Patagonia y regiones adyacentes, calculados en base a una h^2 = 0,65 y tamaño poblacional constante para todas las muestras fue 0,039. Cuando se asignaron tamaños efectivos de acuerdo al ranking, el valor de F_{ST} fue de 0,30.

- Los valores de F_{ST} obtenidos para Patagonia calculados con h^2 = 0,65 y tamaño poblacional constante para todas las muestras fue 0,041.

8.3 Regresión múltiple de matrices

Debido a que en los análisis de regresión la multicolinealidad de las variables tiene efectos negativos sobre la varianza explicada, se evaluó en primer lugar la correlación entre los modelos propuestos. Los resultados obtenidos indican una asociación elevada y significativa entre el modelo de *Estructuración espacial* y el de *Aislamiento geográfico modificado* (r = 0,943; Tabla 8.6). Esto indicaría que aún cuando el modelo de *Aislamiento geográfico* es más complejo, en términos de los procesos que habrían actuado para dar forma al patrón de variación interpoblacional, no contiene información independiente de la distancia geográfica. Por lo tanto, sólo uno de los dos modelos debió ser seleccionado para realizar el análisis de regresión. El modelo incluido fue el de *Estructuración espacial* ya que presentó mayor correlación con la matriz de distancias D^2 de Mahalanobis -obtenida a partir de una h^2 = 0,65 y un tamaño poblacional efectivo constante para todas las muestras- (Tabla 8.6). Las correlaciones entre los restantes modelos evaluados presentaron correlaciones bajas y no significativas y, por lo tanto, fueron incluidos en el análisis de regresión (Tabla 8.6).

	D^2	**Est-Esp**	**Cost-Cor**	**FN-AS**	**AGM**	**D-S**
D^2	1,000					
Est-Esp	**0,526***	1,000				
Cost-Cor	0,024	0,021	1,000			
FN-AS	0,161	0,430	0,109	1,000		
AGM	**0,512***	**0,943****	0,008	0,393	1,000	
D-S	0,121	0,281	0,116	0,227	0,221	1,000

Tabla 8.6: Matriz de correlación de Pearson entre los modelos y la distancia D^2 de Mahalanobis. Est-Esp: estructuración espacial; Cost-Cor: Costa-Cordillera; FN-AS: Flujo génico al norte y aislamiento al sur de Patagonia; AGM: Aislamiento geográfico modificado; D-S: Dos *stocks* de poblamiento. *p<0,05; **p<0,01.

El análisis de regresión múltiple indica que el modelo de *Estructuración espacial* es el que presenta el mayor ajuste a la matriz de distancias biológicas, con una pendiente (b = 0,57) que difiere significativamente de 0 (Tabla 8.7). Para los demás modelos los valores de las pendientes fueron bajos y no difieren significativamente de 0. Estos resultados indicarían que no aportan información independiente para la explicación de la variación biológica observada entre las poblaciones.

Variable	B	t	P-perm
Est-Esp	**0,566**	6,742	0,000
Cost-Cor	0,023	0,310	0,387
FN-AS	-0,079	-0,956	0,173
D-S	-0,023	-0,292	0,397

Tabla 8.7: Resultados del análisis de regresión múltiple con permutaciones. Est-Esp: Estructuración espacial; Cost-Cor: Costa-Cordillera; FN-AS: Flujo génico al norte y aislamiento al sur de Patagonia; D-S: Dos *stocks* de poblamiento. En negrita se resalta el modelo que presentó un valor de pendiente significativo ($p<0,01$).

8.4 Análisis del patrón espacial de variación

Correlograma de Mantel

Los resultados obtenidos de la aplicación de la corrección de Bonferroni ($\alpha = 0,05/8 = 0,0065$) indican que el correlograma entero es significativo - algunos de los valores individuales exceden el nivel de la corrección-. Debido a que existe una autocorrelación significativa y positiva entre las distancias geográficas correspondientes a la primer clase (inferiores a 220 km) y una autocorrelación negativa y significativa entre las distancias geográficas correspondientes a la última clase (mayor a 3000 km), la forma del correlograma indicaría un patrón de variación clinal (Figura 8.12). Sin embargo, el valor correspondiente al último intervalo debe ser considerado cuidadosamente dado que sólo incluye solo siete pares de distancias (Legendre y Fortin 1989). La zona de autocorrelación positiva significativa está representada únicamente por el primer intervalo, es decir, por las muestras que se encuentran a distancias menores de 220 km. Esto indica que las poblaciones localizadas a cortas distancias exhiben gran similitud morfológica.

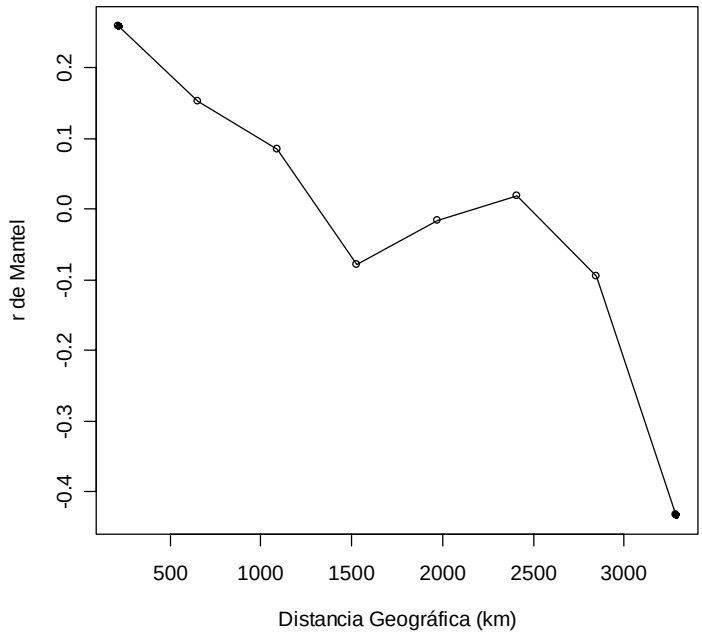


Figura 8.12: Correlograma de Mantel obtenido a partir de las distancias D^2 de Mahalanobis entre todas las muestras estudiadas y la distancia geográfica entre ellas. Los círculos llenos indican valores significativos ($p< 0,01$).

Prueba de Mantel

La prueba de Mantel entre la matriz de distancias D^2 de Mahalanobis y la matriz de distancias geográficas indica una correlación positiva y significativa entre ambas variables ($r = 0,52$; $p< 0,01$). Según este resultado, la distancia biológica se incrementa con el aumento en la distancia geográfica entre las muestras (Figura 8.13).

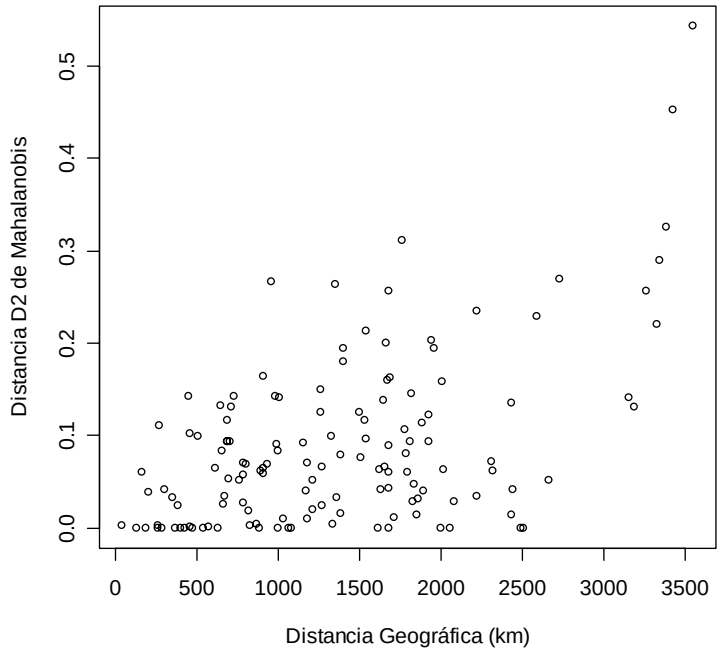


Figura 8.13: Dispersión de la distancia geográfica y la distancia D^2 de Mahalanobis entre pares de muestras, incluyendo todas las muestras analizadas del Holoceno tardío final.

Los resultados de la prueba de Mantel realizada sobre los residuos, obtenidos a partir de la regresión de los valores de D^2 con la distancia geográfica, y la distancia entre muestras indican una asociación positiva y significativa entre ambas variables ($r = 0{,}851$; $p < 0{,}001$). Por lo tanto, se observa un incremento de la variación en los valores de distancia entre muestras con el aumento de la distancia geográfica (Figura 8.14).

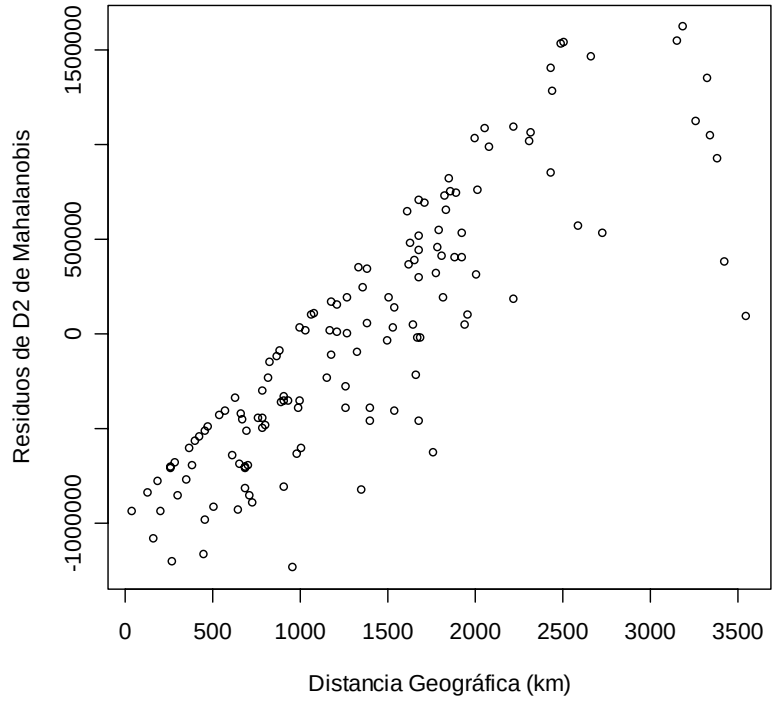


Figura 8.14: Dispersión entre los residuos de los valores de distancia D^2 de Mahalanobis y la distancia geográfica entre las muestras del Holoceno tardío final.

Finalmente, se encontró una correlación negativa entre la variación interna de las muestras y la latitud ($r = -0{,}516$; $p<0{,}05$). Este resultado indica que la variación de las muestras se reduce en la dirección de la principal vía de poblamiento para la región (i.e. norte-sur) (Figura 8.15).

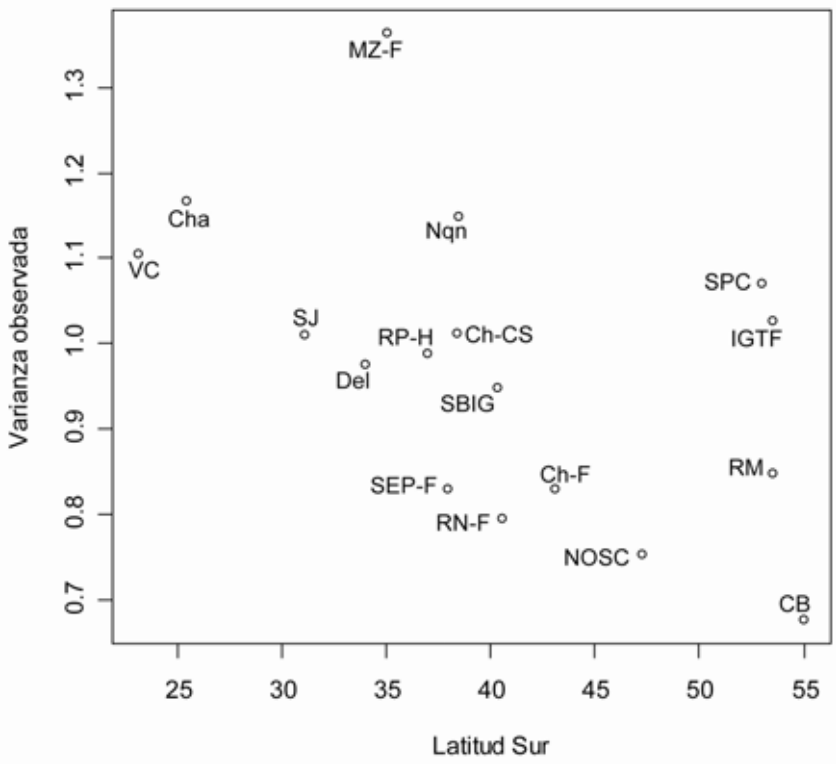


Figura 8.15: Dispersión entre la variación observada y la latitud de las muestras

Resultados destacados

- Los resultados del análisis de regresión múltiple indican que el único modelo que presenta un ajuste significativo a la matriz de distancias D^2 de Mahalanobis entre las muestras es el de *Estructuración espacial*. La asociación entre las distancias geográfica y biológica fue apoyada por los resultados del correlograma y la prueba de Mantel.

- La varianza de las distancias entre muestras se incrementa con el aumento de la distancia geográfica entre las mismas.

- La variación interna de las muestras decrece a medida que se incrementa la latitud.

CAPÍTULO 9

DISCUSIÓN

9.1 La información métrica dental de las muestras de Patagonia……. 175
9.2 Procesos de diferenciación biológica entre poblaciones humanas del Holoceno tardío de Patagonia… 179
Selección natural…… 183
Procesos neutrales: Modelo de Aislamiento por distancia y efecto fundador serial…….. 186

9.1 La información métrica dental de las muestras de Patagonia

Uno de los objetivos planteados en este trabajo fue generar información morfológica cuantitativa acerca de la variación dental en muestras de restos humanos de Patagonia. El conocimiento respecto de este tema hasta la realización de este trabajo se limitaba a datos registrados para poblaciones de Tierra del Fuego (Hanihara e Ishida 2005; Lahr y Wright 1996). La concreción de este objetivo implicó un exhaustivo trabajo de registro y análisis de colecciones osteológicas de las que no se tenía conocimiento acerca del estado de conservación de las piezas dentales.

Uno de los principales problemas en las muestras analizadas lo constituye la pérdida postmortem de las piezas dentales debido a las prácticas de recolección y curación de las colecciones osteológicas (Anexo 1). A partir de la evaluación realizada en este trabajo se observó una preservación diferencial de la dentición anterior y posterior. Los resultados indican una mayor frecuencia de pérdida postmortem en los incisivos y caninos que en los premolares y molares. En orden creciente de pérdida, tanto en la dentición superior como en la inferior, se ubican los molares, premolares y luego los dientes anteriores (Anexo 1). Esta situación podría ser el resultado de las diferencias en las características morfológicas de la raíz. Los incisivos y caninos presentan, generalmente, una raíz única y alargada con suaves surcos sobre la superficies mesial y distal a diferencia de los premolares, que pueden presentar una, dos o tres raíces con surcos profundos en los lados mesial y distal que dividen la raíz en dos elementos con grados variables de bifurcación, y los molares que presentan generalmente tres raíces cuyo ápice es curvo (Hillson 1996). En molares y premolares la morfología radicular contribuye a asegurar el anclaje de los dientes al hueso alveolar.

El desgaste dental fue otro de los factores que influyó directamente sobre el grado de preservación de las muestras. Este proceso constituye una importante causa de datos perdidos, principalmente en variables de la corona dental, cuyos efectos conducen a la reducción de los tamaños muestrales (Hillson et al. 2005; Stojanowski 2007). Esto es particularmente relevante en el caso de las poblaciones cazadoras recolectoras de Patagonia incluidas en este trabajo dado que presentan un elevado grado de desgaste tanto a nivel oclusal como interproximal (Bernal et al. 2007; Bollini y Pérez 2001; Constantinescu 1997, 1999; Della Negra y Novellino 2005; Gaete et al. 2004; García Guraieb 2006; García Guraieb y Maldonado 2005; Guichón 1995; Kozameh 1993, 2004; Kozameh y Barbosa 1992; Kozameh y Benítez 2005; Mendonça 1993; Miranda 1986;

Novellino 2002; Novellino y Guichón 1997-1998; Pérez-Pérez y Lalueza 1992; Prates et al. 2006; Restelli et al. 2002; entre otros)

Ambos factores, las pérdidas pre y postmortem de las piezas dentales y el desgaste, limitan la posibilidad de obtener información morfométrica, especialmente aquella obtenida a partir de la medición de la corona dental. La aplicación de metodologías tendientes a superar las limitaciones mencionadas con el fin de generar información dental a partir de muestras antiguas (constituidas por individuos altamente fragmentados y caracterizadas por una pobre preservación), resulta importante dado que los dientes, por las propiedades de su estructura (i.e. dureza del esmalte), son un componente altamente preservado del registro arqueológico con relación a otras unidades anatómicas. En ciertos casos, esta evidencia constituye la única fuente de información para estudiar aspectos demográficos, relaciones evolutivas, dieta y procesos de salud y enfermedad de las poblaciones prehistóricas (Hillson 1996).

Tomando en consideración las características de las muestras arqueológicas procedentes de la región de estudio se planteó como alternativa la obtención de medidas confiables (i.e altamente replicables) que resulten menos alteradas por el proceso de desgaste dental y que permitan de esta manera ampliar el tamaño potencial de las muestras. En este sentido, el empleo de los diámetros mesiodistal y bucolingual tomados a nivel del margen cervical, a la altura de la unión del esmalte con el cemento resultó muy útil para caracterizar la morfología dental. Los resultados obtenidos aquí concuerdan con los obtenidos por Hillson y colaboradores (2005) y Stojanowski (2007) quienes señalan la elevada correlación existente entre los diámetros cervicales y los de la corona. El empleo de estas medidas permitió la inclusión de muestras caracterizadas por elevados grados de desgaste que no hubieran podido ser analizadas mediante las medidas tradicionalmente empleadas debido a que la mayoría de los individuos que las componen presentaban la remoción completa o casi completa de la corona.

Sin embargo, aún cuando se utilizaron las variables cervicales se registró una elevada frecuencia de datos perdidos. Los métodos de imputación múltiple de datos ausentes permiten maximizar la información dental disponible y por lo tanto han comenzado a ser utilizados en antropología dental (Scherer 2007; Stojanowski 2004). En el presente trabajo la implementación de este método posibilitó la obtención de tamaños muestrales adecuados para realizar análisis multivariados en el contexto de estudios de relaciones evolutivas.

Análisis de la variación en la forma y el tamaño dental

La aplicación de métodos multivariados permitió caracterizar el patrón de variación morfológica de las muestras analizadas. Los análisis de componentes principales, realizados sobre las variables de forma tomadas sobre la dentición posterior, indican que a lo largo del primer eje se diferencian denticiones que presentan una clara predominancia de los diámetros bucolinguales (v.g. RM, SEP-F, SBIG) y otras en las cuales ambos diámetros son similares (v.g. VC, Cha) (Figura 8.1).

A partir de la medida de tamaño empleada, la media geométrica, se detectaron variaciones en el tamaño general de la dentición posterior entre las muestras. El patrón observado en los valores medios del tamaño dental del maxilar superior, a diferencia de lo obtenido con las variables de forma, no parece seguir un ordenamiento geográfico. Por ejemplo, las muestras procedentes del noreste y centro de Patagonia, y del sudeste de Pampa, se encuentran muy próximas al realizar comparaciones de forma (Figuras 8.1 y 8.3), mientras que al evaluar el tamaño presentan diferencias importantes (Figura 6.7).

Se ha sugerido que el tamaño dental estaría fuertemente relacionado con el tamaño de otras estructuras anatómicas. En este sentido, Lahr y Wright (1996) han sugerido que los diámetros bucolinguales del M1 y M2 superiores de muestras de Patagonia se correlacionan positivamente con el tamaño y la robustez craneofacial. La comparación de las medidas del tamaño dental obtenidas en el presente trabajo con datos disponibles acerca del tamaño craneofacial (resultados no publicados), coincide con lo señalado por estos autores. La correlación interpoblacional entre ambas variables, obtenida a partir del análisis de 10 de las muestras empleadas aquí, fue positiva y significativa (r = 0,70; p = 0,02). Esta correlación ha sido explicada por Lahr y Wright (1996) como la consecuencia de fuertes restricciones en el tamaño que actuarían durante el desarrollo. Sin embargo, el análisis de los factores involucrados en la variación interpoblacional en el tamaño dental, así como de las causas de la correlación entre este y otras estructuras, excede los objetivos planteados en este trabajo y constituye una problemática que requiere el desarrollo de nuevas investigaciones.

Dimorfismo sexual

Con respecto al dimorfismo sexual en el tamaño de la dentición, los resultados obtenidos indican que en la casi totalidad de las muestras analizadas, los individuos masculinos presentaron mayor tamaño que los femeninos. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Colby (1996) y confirman que las medidas del margen cervical serían

tan dimórficas como las obtenidas a nivel de la corona dental (Garn et al. 1964, 1967a,b; Mayhall y Kanazawa 1989; Townsend 1979). Algunos aspectos del dimorfismo en el tamaño dental parecen ser compartidos por todas las poblaciones humanas, por ejemplo, el canino mandibular presenta el mayor porcentaje de dimorfismo, seguido por los caninos maxilares, mientras que los premolares y los incisivos serían los menos dimórficos (Anderson y Thompson 1973; Garn et al. 1967a; Pettenati-Soubayroux et al. 2002; Potter 1972). Por otro lado, el grado y patrón de dimorfismo pueden variar entre las poblaciones. Debido a que las diferencias morfológicas entre los sexos son producto de factores genéticos y ambientales, es esperable que el dimorfismo sexual se exprese diferencialmente entre las poblaciones. En este sentido, las muestras analizadas en el presente trabajo exhiben diferentes grados de dimorfismo sexual, mientras en algunas muestras las diferencias observadas entre los sexos fueron significativas, en otras, los masculinos presentaron mayor tamaño que los femeninos pero dichas diferencias no fueron significativas.

A diferencia del tamaño, la evaluación del dimorfismo en forma no ha sido un aspecto explorado intensivamente en el campo de las investigaciones dentales. Garn y colaboradores (1967b) evaluaron el dimorfismo en forma, expresado como el índice entre el DBLco y el DMDco. De acuerdo con los resultados obtenidos, este índice presenta valores significativamente superiores para los masculinos, en la mitad de los dientes evaluados. Asimismo, se encontró que los masculinos presentan mayor variabilidad en la forma dental que los femeninos. Este estudio establece la presencia de dimorfismo en forma, caracterizándose los masculinos por presentar mayor similitud entre ambos diámetros (Garn et al. 1967b). En un trabajo reciente, Ferrario y colaboradores (1999) evaluaron el dimorfismo en forma en los primeros molares permanentes mediante un análisis de coeficiente de Fourier. Sus resultados indican que los masculinos poseen áreas oclusales de mayor tamaño que las mujeres, aunque no difieren significativamente. Por el contrario, no se registraron diferencias en la forma del contorno dental entre ambos sexos. Los resultados del presente trabajo coinciden con este estudio ya que en ninguna de las muestras se encontraron diferencias significativas entre los sexos para las variables de forma (Tablas 6.11 y 6.12).

9.2 Procesos de diferenciación biológica entre poblaciones humanas del Holoceno tardío de Patagonia.

Los resultados de los análisis de componentes y coordenadas principales, efectuados a partir de las distancias Euclideanas y D^2 de Mahalanobis, respectivamente, muestran patrones similares de variación entre las muestras. A una escala supraregional, se observaron tres agrupamientos principales formados por: a) las muestras procedentes del noreste y centro de Patagonia, del sudeste de la región pampeana y del Delta (Figuras 8.1 y 8.8); b) las muestras del extremo sur de Patagonia; c) las muestras del noroeste de Patagonia, la del centro-sur de Chile y de la región pampeana correspondiente a tiempos históricos. Finalmente, las muestras de Valles Calchaquíes y Chaco se encuentran alejadas de las restantes muestras. A una escala regional, el patrón de relaciones entre las muestras patagónicas fue similar al obtenido a una escala espacial más amplia (Figuras 8.3 y 8.9). En general, los análisis efectuados presentan resultados coincidentes, sugiriendo que el agrupamiento de las poblaciones correspondería a la distribución geográfica de las mismas.

Diversos estudios realizados sobre la base de variables craneofaciales han señalado la existencia de una correspondencia general de la variación morfológica con la ubicación geográfica de las muestras, y han identificado agrupamientos similares a los obtenidos en este trabajo (Cocilovo 1981; Cocilovo y Di Rienzo 1984-1985; Colantonio y Marcellino 2000; González-José 2003; Guichón 2002; Mendez y Salceda 1995; Perez 2006; Rothhammer y Silva 1990). En general, estos trabajos señalan la presencia de tres agrupamientos correspondientes a la región cordillerana norte de Argentina, al noreste de Patagonia y a Patagonia insular. Asimismo, se ha señalado la gran similitud morfológica entre las muestras del litoral norpatagónico con el noreste de Pampa (Cocilovo 1981; Cocilovo y Di Rienzo 1984-1985; Cocilovo y Neves 1988-1989).

Para dar cuenta del patrón de variación presente en la región han sido formuladas diversas explicaciones, basadas en la presencia de poblaciones con diferente origen filogenético (i.e. modelos *Dos stocks de poblamiento* y *Costa-Cordillera*), a la acción diferencial del flujo y la deriva génica, o al efecto de la selección natural. Estas hipótesis constituyeron la base de los modelos evaluados en este trabajo (Capítulo 4).

Los resultados del análisis de regresión múltiple indican que la variación morfométrica dental no presentó asociación con lo esperado según el modelo que plantea

la existencia de dos rutas migratorias extendidas en sentido norte-sur, una a través del litoral atlántico y la otra a lo largo de la precordillera de los Andes. Del mismo modo, el análisis de rasgos métricos y no métricos del cráneo indica que el modelo de dos rutas migratorias no presenta poder explicativo para dar cuenta de las distancias biológicas entre las muestras de Patagonia (Fabra et al. 2007; González-José et al. 2001). Estos estudios señalaron que las poblaciones patagónicas, incluyendo a los grupos de cazadores marinos de la región Fueguino-Magallánica, derivarían de la misma ruta (Cocilovo y Di Rienzo 1984-1985; Fabra et al. 2007; González-José et al. 2001; Rothhammer et al. 1984). Los resultados alcanzados por estos autores indican que las muestras correspondientes a la región Fueguino-Magallánica (CB, RM) presentan grandes similitudes con el resto de las muestras procedentes del sur de Patagonia. Por lo tanto, las poblaciones del sur de Patagonia se habrían originado a partir de la vía de poblamiento que ocupó el litoral atlántico. En conjunto, las evidencias disponibles no sustentan la existencia de dos vías de poblamiento independientes en la región patagónica.

Recientemente, se ha presentado evidencia craneométrica que permitiría sustentar la existencia de vías de poblamiento diferentes en Sudamérica a ambos lados de la cordillera (Pucciarelli et al. 2006). La escala espacial y la distribución de las muestras analizadas por Pucciarelli y colaboradores excede las tratadas en este trabajo, en el cual se incluyó sólo una muestra localizada al oeste de la cordillera. Estas diferencias podrían explicar las discrepancias con los resultados del presente trabajo. La futura generación y análisis de datos morfométricos dentales de poblaciones procedentes del oeste de la cordillera permitirá establecer el grado de ajuste de la morfología dental al patrón de diferenciación este-oeste sugerido por la evidencia craneométrica.

Finalmente, los análisis de coordenadas y componentes principales realizados a partir de las muestras patagónicas y extrapatagónicas del Holoceno tardío final muestran el agrupamiento de aquellas procedentes del este de Pampa y Patagonia, y su diferenciación de las ubicadas al noroeste de esta región. La identificación de este patrón podría ser consecuencia de sesgos debidos a la localización geográfica de las muestras analizadas, en particular, de la subrepresentación de muestras localizadas a distancias intermedias (v.g. entre el NE y NO de Patagonia). En este sentido, la separación entre estos conjuntos de muestras es esperable dado el grado de separación geográfica entre los mismos. En síntesis, los resultados obtenidos aquí indican que las muestras asignadas a

las rutas de poblamiento, i.e. ubicadas al este y al oeste del área de estudio, no exhiben mayor similitud biológica que la predicha a partir de la distancia geográfica.

Asimismo, los resultados de la regresión múltiple no sustentan la hipótesis de que los grupos de cazadores marinos del extremo sur del continente, representados por las muestras CB y RM, hayan constituido poblaciones relictuales de la primera oleada que pobló el continente, de acuerdo a lo esperado bajo el modelo de *Dos stocks de poblamiento* formulado en este trabajo. Los análisis filogenéticos del ADNmt y del cromosoma Y, realizados tanto sobre poblaciones modernas como sobre restos óseos de distinta antigüedad, apoyan fuertemente la hipótesis de un origen único para las poblaciones sudamericanas, incluyendo a las de Patagonia (García Bour et al. 2004; Merriwether et al. 1995; Moraga et al. 2000). Los análisis realizados por Moraga y colaboradores (2000) indican que las poblaciones patagónicas no exhiben secuencias de la región D-loop divergentes del resto de las poblaciones sudamericanas, por lo tanto, no sustentan la hipótesis de un origen diferente para esas poblaciones. Sus resultados indican, además, que todos los individuos exhiben alguno de los cuatro haplogrupos amerindios característicos (A, B, C, D). Los estudios de ADNmt antiguo realizados por García Bour y colaboradores (2004) señalan que los polimorfismos encontrados son consistentes con la hipótesis que sostiene que los primeros fueguinos estaban estrechamente vinculados con las poblaciones del sur del continente, es decir, apoyan una ancestría común para todas estas poblaciones.

Por último, el modelo que plantea la existencia de dinámicas poblacionales distintas al norte y al sur del río Chubut establecidas durante el Holoceno tardío (Barrientos y Perez 2004, Béguelin et al. 2006; Belardi 2004; Borrero 2001a; Perez et al. 2004) tampoco fue sustentado por los datos morfométricos dentales. Esto sugiere que, contrariamente a lo predicho por el modelo, las muestras del norte de Patagonia y áreas adyacentes (Delta, sudeste de la Región Pampeana) no presentan mayor similitud morfológica que la esperada según la distancia geográfica. En este sentido, el flujo génico no habría tenido un efecto más importante sobre la variación biológica que en otras regiones. Asimismo, los análisis multivariados indican que existe un cierto grado de diferenciación entre los grupos del NE y NO de Patagonia (Figura 8.3).

Con respecto al *Modelo de aislamiento geográfico modificado* (AGM), el mismo no fue incluido en el análisis de regresión dado que presentó una alta correlación (r = 0,94) con el modelo de *Estructuración espacial*. Es decir, que la distancia biológica esperada entre las muestras bajo este modelo no difiere significativamente de la distancia

esperada en función de su separación geográfica. Debido a que el modelo AGM formulado en este trabajo no es independiente del modelo basado en las distancias geográficas, fue excluido del análisis con el objetivo de evitar los efectos de la multicolinealidad (i.e. reducción del poder explicativo de las variables independientes o modelos planteados). Esta elección fue realizada considerando el grado de complejidad de cada uno de los modelos, siguiendo un criterio de parsimonia. En este sentido, el modelo de *Estructuración espacial* presenta mayor simplicidad en términos de los procesos evolutivos involucrados en la generación del patrón de variación morfológica.

Los resultados del análisis de regresión múltiple apoyan claramente la existencia de una estructuración espacial de las poblaciones respecto de la variación métrica dental. A partir de este análisis se estableció que el modelo de *Estructuración espacial* presentaba el mayor ajuste a la distancia D^2 de Mahalanobis entre las muestras. La correlación encontrada entre las matrices de distancias biológicas y geográficas fue de 0,57 ($p< 0,01$). De acuerdo con este modelo, la distancia biológica entre las muestras se incrementa con el aumento de la distancia geográfica entre las mismas. Como se discutió en los párrafos anteriores, los restantes modelos evaluados no presentaron información independiente de la distancia geográfica para dar cuenta del patrón de distancias biológicas entre las muestras. Es decir, que el porcentaje de variación que no fue explicado por la separación geográfica entre las muestras, tampoco lo fue por los otros modelos evaluados en este trabajo.

Diversos estudios previos basados en el análisis de datos craneométricos y genéticos concuerdan con los resultados de este trabajo señalando que la distancia biológica entre las muestras del cono sur de América presenta una clara asociación con la distancia geográfica (Bernal et al. 2006; Cocilovo 1981; Cocilovo y Di Rienzo 1984-1985; González-José 2003; Moraga et al. 2000; Perez 2006; Rothhammer y Silva 1990). Particularmente, Covilovo (1981) analizó muestras distribuidas desde la región de Andes centrales hasta el sur de Tierra del Fuego y encontró una correlación elevada ($r = 0,89$) y significativa entre las distancias biológicas y geográficas. Cocilovo y Di Rienzo (1984-1985), empleando muestras distribuidas desde el Noroeste Argentino hasta el extremo sur de Patagonia, estimaron una correlación de 0,65 entre la distancia calculada a partir de variables de forma para datos craneométricos y la distancia geográfica. Asimismo, González-José y colaboradores (2004) sobre la base de variables craneométricas howellianas de forma obtenidas a partir de un conjunto de muestras patagónicas, hallaron una asociación significativa ($r = 0,37$) entre las matrices de distancia biológica y

geográfica. Perez (2006), utilizando datos de variación en forma (*shape*) del esqueleto facial, ha señalado la existencia de una asociación significativa con la geografía (a partir de análisis de *Procrustes* se establecieron valores de pseudocorrelación de 0,69 y 0,72 para individuos masculinos y femeninos, respectivamente) para muestras del Holoceno tardío final provenientes del centro y norte de Patagonia, Pampa, Cuyo, Chaco y Noroeste Argentino. A una escala espacial más amplia, Rothhammer y Silva (1990), señalan que la distancia geográfica entre sitios explica la mayor proporción de variación craneométrica entre muestras sudamericanas.

Asimismo, los datos genéticos indican la existencia de un gradiente de variación de los haplogrupos mitocondriales en sentido norte-sur (García et al. 2006; Moraga et al. 2000; Rothhammer et al. 1997; Schurr 2004; Schurr y Sherry 2004). Este patrón se caracteriza por el decrecimiento de los haplogrupos A y B en sentido norte sur y la tendencia al incremento de los C y D en la misma dirección.

La existencia de estructuración espacial en la variación biológica puede resultar de la acción de diversos factores evolutivos como la selección direccional, el flujo génico restringido (i.e. modelo de aislamiento por distancia) y el efecto fundador serial (Barbujani y Bertorelle 1996; Cavalli-Sforza et al. 1994; Manica et al. 2007; Relethford 2004; Roseman 2004). Por lo tanto, la mera descripción del patrón geográfico de variación resulta exigua para la evaluación de los procesos que habrían contribuido a la diferenciación de las poblaciones. En este sentido, es necesario considerar otros aspectos de la variación intra e interpoblacional, así como líneas de evidencia independientes que permitan estimar el sustento relativo de las distintas hipótesis en competencia.

Selección natural

Los efectos de la selección natural sobre un rasgo fenotípico particular podrían conducir al incremento o disminución del nivel de diferenciación interpoblacional. De acuerdo con Relethford (2002), a partir de la evaluación de los valores de F_{ST} obtenidos para datos genéticos (de variación neutral) y datos fenotípicos cuantitativos es posible establecer la acción de la selección sobre estos últimos. Esto se fundamenta en que los procesos neutrales operando sobre la variación biológica resultarían en la correspondencia del grado de diferenciación poblacional obtenido a partir de datos morfológicos y moleculares (variación neutral). Por lo tanto, las diferencias en el patrón de variación entre ambos tipos de datos podría considerarse evidencia de la acción de la selección natural.

Los valores de F_{ST} estimados con un valor de h^2 = 0,65 y Ne constante, fueron de 0,038, para el conjunto de muestras, y de 0,040 para las muestras de Patagonia. Asimismo, los valores de F_{ST} mostraron gran similitud utilizando una h^2 = 0,55 (0,049 y 0,052, respectivamente) y sólo presentaron leves diferencias al considerar una h^2 = 1 para los rasgos observados. Cuando el análisis de todas las muestras se efectuó utilizando los Ne estimados a partir de datos históricos, el valor de F_{ST} resultó muy similar (Tabla 8.5). Es decir, los valores máximos de F_{ST} indican que las diferencias entre las poblaciones en la región considerada se encuentran alrededor del 5%, siendo el 95% restante, variación dentro de las poblaciones.

Considerando la información disponible, se observa que los valores de F_{ST} obtenidos en este trabajo son similares a aquellos atribuidos a la variación neutral en Sudamérica (Cavalli Sforza et al. 1994). Los estudios basados en polimorfismos de diversos marcadores genéticos (i.e. grupos sanguíneos, inmunoglobulinas, proteínas, entre otros) indican que Sudamérica presenta valores de F_{ST} = 0,059 (Cavalli Sforza et al. 1994).

Asimismo, los resultados obtenidos aquí indican valores de F_{ST} relativamente bajos al compararlos con los obtenidos a partir de datos craneométricos. Para la región patagónica, los trabajos previos informan valores de $F_{ST,}$ de 0,080 con h^2 = 0,55 y Ne = 1 y 0,089 con h^2 = 1 y Ne = 1 (González-José 2003; Sardi et al. 2005). El valor de F_{ST} estimado a partir de datos craneométricos para Sudamérica presentan valores de 0,153 con h^2 = 0,55 y Ne = 1 y 0,162 con h^2 = 1 y Ne = 1 (González-José et al. 2001b; Sardi et al. 2005).

Las estimaciones de F_{ST} disponibles para datos dentales son escasas y abarcan escalas espaciales dispares, desde amplias regiones a escalas microregionales (Hanihara 2008; Hanihara e Ishida 2005; Scherer 2007; Stojanowski 2004). A partir de variables métricas dentales para diversas regiones del mundo se han estimado valores de F_{ST} de 0,17 y 0,2 empleando valores de h^2 = 0,55 y Ne = 1, mientras el F_{ST} mínimo fue de 0,113 y 0,133 (Hanihara e Ishida 2005). El cálculo de valores de F_{ST} basado en rasgos de variación discreta en poblaciones distribuidas alrededor del mundo indica que la variación interregional se ubica entre 0,162 y 0,072 considerando h^2 comprendidas entre 0,4 y 1 y con Ne constante (Hanihara 2008). En general, se observa que a escala mundial la variación dental es similar a la observada para datos genéticos (F_{ST} = 0,139 para polimorfismos del ADN y F_{ST} = 0,119 para polimorfismos de otros marcadores genéticos; Cavalli Sforza et al. 1994) y craneométricos (F_{ST} = 0,15; Relethford 2002).

Estos valores contrastan fuertemente con los obtenidos para otros datos fenotípicos, como el color de la piel (F_{ST} = 0,87), que han sido interpretados como resultado de la acción de fuerzas selectivas (Relethford 2002).

Los análisis efectuados a escalas geográficas más reducidas indican que los valores de F_{ST} son sensiblemente menores a los obtenidos a nivel mundial. Un estudio efectuado a partir de rasgos métricos dentales de individuos procedentes de sitios arqueológicos de México, ubicados a distancias inferiores a 600 km, y correspondientes al período Maya Clásico, arrojó un valor de F_{ST} de 0,018 calculado con h^2 = 0,55 y Ne estimado sobre la base de información arqueológica (Scherer 2007). De manera similar, en un estudio sobre muestras de poblaciones prehistóricas distribuidas a lo largo de 300 km sobre la costa atlántica del sudeste de EEUU, se encontró un valor de F_{ST} de 0,008 calculado con h^2 = 0,55 y Ne estimado a partir de datos etnohistóricos (Stojanowski 2004).

A partir de los resultados del presente estudio puede concluirse que la diferenciación morfológica entre las poblaciones analizadas es la esperada bajo la acción de fuerzas evolutivas neutrales. Por lo tanto, la selección natural no habría tenido una influencia importante en la estructuración de la variación en las proporciones métricas dentales. Esto se diferencia de la variación observada en ciertos rasgos del cráneo y postcráneo de las poblaciones de Patagonia y Tierra del Fuego. Varios autores han propuesto la acción del clima frío, como un factor selectivo importante sobre la variación en la forma de la apertura nasal, las proporciones corporales y la robustez craneofacial de estas poblaciones (González-José 2003; Hernández et al. 1997; Pearson y Millones 2005). Los resultados presentados aquí concuerdan con trabajos previos acerca de la variación dental en forma, los cuales han señalado que la misma sería producto de la acción de factores neutrales (Hanihara e Ishida 2005; Harris y Neweeia 1980).

Procesos neutrales: Modelo de Aislamiento por distancia y efecto fundador serial

La posibilidad de diferenciar la acción del efecto fundador y del aislamiento por distancia a partir de datos morfológicos cuantitativos se encuentra limitada debido a la ausencia de una metodología que permita realizar una evaluación de ambos factores en el marco de pruebas estadísticas formales (Cavalli Sforza et al. 1994; Eller 1999; Relethford 1998, 2004; Templeton 2007). Por lo tanto, la evaluación del mérito relativo de estos procesos para explicar la variación biológica en la región de estudio se basa en el análisis y discusión de diversas líneas de evidencia independiente.

El modelo de aislamiento por distancia postula un decrecimiento regular de la similitud genética con el incremento de la distancia geográfica (Kimura y Weiss 1964; Wright 1943). Esta relación ha sido observada, frecuentemente, en las poblaciones humanas dado que la mayor cantidad de parejas se seleccionan dentro de las poblaciones locales mientras que una proporción pequeña es seleccionada de poblaciones vecinas (Cavalli Sforza et al. 1994). A escala global, se ha encontrado un patrón consistente con el aislamiento por distancia para datos cuantitativos y genéticos, donde la distancia geográfica da cuenta de alrededor del 87% de la variación observada entre poblaciones (Relethford 2004).

Los resultados obtenidos a partir del correlograma de Mantel (Figura 8-12) indican una autocorrelación significativa y positiva entre distancias pequeñas (i.e. menos de 220 km) y una autocorrelación negativa a mayores distancias (i.e. más de 3000 km), coincidiendo con lo esperado para un patrón de variación clinal (Barbujani 2000; Legendre y Fortín 1989). Esto indica que las poblaciones localizadas a cortas distancias exhiben gran similitud morfológica. La prueba de Mantel entre la matriz de distancias D^2 de Mahalanobis y la matriz de distancias geográficas también evidencia una correlación positiva y significativa ($r = 0,52$; $p< 0,01$). Es decir, la distancia biológica se incrementa con el aumento de la distancia geográfica entre las muestras. Asimismo, la prueba de Mantel realizada sobre los residuos de la regresión de los valores de D^2 con la distancia geográfica y la distancia entre muestras indica una asociación positiva y significativa entre ambas variables (Figura 8.14).

Estos resultados en conjunto coinciden con las expectativas planteadas por Hutchison y Templeton (1999), quienes señalaron que para un modelo de aislamiento por distancia el incremento de la distancia geográfica no sólo conduce a un aumento de la distancia biológica, sino también a un incremento de la variación en los valores de distancia biológica entre muestras. Esto resultaría del efecto homogeneizante del flujo a

cortas distancias y del mayor efecto de la deriva a medida que las poblaciones se separan. Bajo tales circunstancias sería esperable que la pendiente resultante de la regresión entre las matrices de distancia geográfica y biológica sea significativa y que el r^2 (la proporción de variación explicada por una matriz en función de otra) presente valores bajos debido al incremento en los valores residuales a grandes distancias (Hutchison y Templeton 1999). Sin embargo, las expectativas planteadas por Hutchison y Templeton (1999) son válidas en tanto se asuma que el proceso de dispersión inicial de las poblaciones en el área corresponde al modelo de radiación descrito por Slatkin (1993). Este modelo propone el surgimiento de varias poblaciones descendientes en un corto periodo de tiempo, a partir de una población ancestral. Las poblaciones descendientes presentarían gran similitud genética por compartir un ancestro común reciente. A través del tiempo se incrementaría progresivamente la estructuración espacial a partir de poblaciones que se encuentran más cercanas en el espacio debido al efecto del flujo restringido por la distancia y de la deriva (Crispo y Hendry 2005; Hutchison y Templeton 1999; Slatkin 1993). Por lo tanto, cuando la profundidad temporal del poblamiento es grande, el aislamiento por distancia será evidente y el modelo de radiación se asemejará a un modelo *stepping stone* en equilibrio (Slatkin 1993).

Si se asume una dispersión de tipo expansión de rango gradual, considerando una estructura poblacional de tipo *stteping stone*, la estructuración espacial se produciría durante el mismo proceso de dispersión (Slatkin 1993). Este modelo plantea un tipo de expansión en la cual una población da origen a nuevas subpoblaciones y estas a su vez originan nuevas subpoblaciones que se van diferenciando de aquellas que les dieron origen (Slatkin 1993). Numerosos estudios sobre variación molecular en distintas especies han demostrado que las expansiones de rango conducen al establecimiento de un patrón distintivo en la estructuración espacial de la variación genética de las poblaciones (Austerlitz et al. 1997; 2000; Excoffier 2004; Hewitt 1996, 2000, 2001; Ray et al. 2003). Particularmente, la diversidad genética interna decrece debido a una serie de cuellos de botella causados por sucesivos efectos fundadores (i.e. efecto fundador serial) que ocurren durante la expansión, mientras la distancia genética a la población ancestral se incrementa (Austerlitz et al. 1997; Costello et al. 2003; Excoffier 2004; Hewitt 2000; Nei et al. 1975).

Recientemente, se ha sugerido que el patrón geográfico observado a escala global en poblaciones humanas sería consecuencia de la forma en que se produjo la expansión de *H. sapiens* a lo largo de los continentes (Hanihara 2008; Manica et al. 2007;

Ramachandran et al. 2005). Los datos morfológicos cuantitativos y genéticos indican que la diferenciación biológica entre las poblaciones se incrementa con la separación espacial de las mismas, al tiempo que la variación intrapoblacional se reduce a medida que se alejan del centro de expansión, i.e. Africa (Handley et al. 2007; Manica et al. 2007; Prugnole et al. 2005; Ramachandran et al. 2005). Estas evidencias sugieren que la variación biológica a escala mundial sería resultado de un proceso de efecto fundador serial.

Los resultados de este trabajo indican una reducción de la variación interna de las poblaciones con el incremento de la latitud (Figura 8.15). Debido a que el poblamiento de la región estudiada se habría producido principalmente en sentido norte-sur, la localización latitudinal de las muestras constituye una medida de la distancia al lugar de origen de las poblaciones "ancestrales" (Borrero 2001a; Lanata y García 2005; Miotti y Salemme 2004).

Las diferencias en la varianza interna entre las poblaciones podrían ser también atribuidas al efecto diferencial del flujo externo, tal como lo plantea el modelo formulado por Harpending y Ward (1982). Este modelo asume que las poblaciones locales se encuentran en equilibrio entre flujo y deriva, y que las mismas se habrían originado a partir de un evento de radiación desde una misma población denominada "continente". Bajo estas condiciones, si la migración declina monotónicamente con la distancia, las poblaciones locales ubicadas a mayor distancia del centroide exhibirán menor variabilidad genética (Harpending y Ward 1982). Sin embargo, en aquellos casos en que el poblamiento de la región es producto de una expansión de rango y las poblaciones locales no han alcanzado el equilibrio entre flujo y deriva, las diferencias observadas en la varianza interna no pueden ser interpretadas en los términos planteados por el modelo. En este caso el grado de varianza interna de una población presenta relación con su posición a lo largo del eje principal de dispersión de las poblaciones. En consecuencia, el decrecimiento de la variación dental con la distancia al lugar de inicio de la expansión, conjuntamente con la correlación positiva y significativa encontrada entre las distancias biológicas y geográficas, sería consistente con un modelo de efecto fundador serial para la región.

El patrón de variación métrica dental encontrado coincide con la tendencia hacia la reducción con la latitud en las frecuencias génicas de ciertos haplogrupos. Esta tendencia ha sido atribuida al efecto fundador ocurrido durante el poblamiento inicial del cono sur del continente por pequeños grupos de cazadores recolectores pleistocénicos

(García Bour et al. 2004; Moraga et al. 2000). Moraga y colaboradores (2000) analizaron el ADNmt de tres grupos aborígenes chilenos (Yámanas, Pehuenches y Mapuches) mediante el empleo de los polimorfismos de los fragmentos de restricción (RFLP) y de la secuencia de la región D-Loop. Sus resultados señalan la existencia de un gradiente norte-sur en la diversidad de haplotipos, en las secuencias de la región D-loop y en la diversidad del haplogrupo C. La tendencia observada coincide con numerosos trabajos previos que encuentran una reducción en las frecuencias de los haplogrupos A y B hacia el sur, mientras los haplogrupos C y D tienden a incrementarse (Lalueza 1996; Lalueza et al. 1997; Merriwether et al. 1995; Schurr 2004). García-Bour y colaboradores (2004) estudiaron las secuencias de ADNmt y del cromosoma Y en muestras de ADN antiguo procedentes de Fuego-Patagonia. La frecuencia de linajes encontrada apoya fuertemente que el establecimiento de este patrón de variación sería resultado del efecto fundador durante la colonización de la región, seguido por una fuerte deriva génica como consecuencia del aislamiento de estas poblaciones. Según los autores esta hipótesis sería más parsimoniosa que la alternativa de que los haplogrupos A y B se hayan perdido únicamente por deriva en todas las poblaciones fueguinas.

Las evidencias en favor de la hipótesis del efecto fundador encuentran sustento en evidencias arqueológicas y en el conocimiento etnográfico acerca de las sociedades cazadoras-recolectoras. La forma en que se produjo la ocupación de Patagonia, la organización, las características demográficas y de la movilidad de las poblaciones humanas tienen implicancias en la estructuración de la variación biológica.

La ocupación de la región patagónica por grupos de cazadores recolectores se habría producido durante la transición Pleistoceno/Holoceno, alrededor de 13000-12000 años atrás (Borrero 2001a; Dejean et al. 2007; Dillehay 2000; Lanata y García 2005; Miotti y Salemme 2004). Estos grupos se caracterizarían por presentar baja densidad demográfica, alta movilidad y amplios rangos de acción (Borrero 1999b, 2001a; Lanata y García 2006). La existencia de grupos reducidos con amplios rangos de acción garantizaría la subsistencia sin ejercer una presión importante sobre los recursos locales, al tiempo que permitiría mantener redes sociales con grupos cercanos para garantizar la búsqueda de pareja y la reproducción (Borrero 2001a; Kelly 2003; McDonald y Hewlett 1999; Meltzer 1999). En este sentido, es esperable que los cazadores recolectores colonizadores hayan presentado un tipo de estructura en la cual los individuos forman

una serie de unidades anidadas, i.e. estructura jerárquica[1] (Hamilton et al. 2007; Johnson 1982). Bajo estas circunstancias es esperable que la dispersión en espacios no conocidos se produzca a través de la fisión de grupos a partir de los cuales se desprenden subgrupos integrados por miembros de nuevas generaciones que se trasladan hacia los nuevos espacios, manteniendo algún grado de contacto con los grupos de origen. Anderson y Gillan (2001) plantean que en las poblaciones que tuvieron éxito en colonizar América y luego reproducirse en el tiempo, se habrían generado este tipo de redes para el intercambio de parejas después de varias generaciones de establecidos en un área.

Sin embargo, se ha planteado que durante la exploración y colonización de la región patagónica, la ocupación del espacio habría sido discontinua[2]. Esto pudo deberse, en parte, al mismo proceso de exploración y colonización de un hábitat desconocido en el que grupos con una elevada movilidad, amplios rangos de acción y baja densidad demográfica se distribuyen a lo largo de extensos territorios, y en parte, a la existencia de barreras geográficas y a la heterogeneidad (i.e. fragmentación) e inestabilidad ambiental característica de la transición Pleistoceno-Holoceno (Borrero 1991; 1999a, 2001b; Lanata y García 2005). Bajo estas circunstancias es necesario considerar que podría haberse producido un mayor aislamiento entre los grupos debido a la baja demografía, a la falta de conocimiento del ambiente -que puede limitar el movimiento de los individuos distancia cuando existen grandes extensiones no conocidas (Kelly 2003)-, y a la fragmentación e inestabilidad de los hábitat. Esto podría haber favorecido la extinción de algunos pequeños grupos que habrían quedado aislados, sin redes sociales, ni poblaciones cercanas donde buscar pareja (Meltzer 1999). En este sentido, para la región de estudio se ha señalado la probable importancia de las extinciones de poblaciones locales, asumiendo modelos de tipo metapoblacional (Barrientos y Perez 2002; Borrero 2001a, 1993). Particularmente, se ha postulado la posible existencia de estos eventos de extinción durante el Holoceno temprano y medio.

Desde un punto de vista genético, el único modelo metapoblacional que presenta expectativas diferentes a los modelos de poblaciones en parches (v.g. *stepping-stone*) es

[1] Los datos etnográficos señalan que en todos los grupos cazadores recolectores conocidos, los individuos se agrupan en familias nucleares que forman grupos residenciales de mayor tamaño, tendientes a incrementar la tasa de adquisición de recursos, los cuales son a su vez miembros de grupos mayores que están dispersos en áreas extensas e interactúan con baja frecuencia, pero que permiten mantener las redes sociales de intercambio de materias, información y parejas (Hamilton et al. 2007; Kelly 1995).

[2] Como se describió en el Capítulo 1, esta discontinuidad se evidencia en la distribución de los sitios arqueológicos con fechados más antiguos en la región, los cuales tienden a concentrarse en sectores particulares del paisaje que presentan mayor capacidad de carga, indicando un proceso de selección jerárquica de los ambientes (Miotti y Salemme 2003, 2004).

el modelo clásico (Levins 1969) en el cual las poblaciones locales ocupan un conjunto de hábitat en parches y muestran un recambio de extinción y recolonización en cada generación (Baguette 2004; Harrison y Taylor 1997). Si las poblaciones patagónicas se estructuraron siguiendo un modelo metapoblacional de este tipo, no sería esperable encontrar una asociación entre variación biológica y geográfica debido a la acción preponderante de la deriva génica[3] que resultaría en un patrón de variación aleatorio (Eller et al. 2004; Hutchison y Templeton 1999; Wegmann et al. 2006). Contrariamente, como se ha discutido más arriba, la evidencia acerca de morfología dental aportada por este trabajo, así como la evidencia genética y craneofacial, indican una fuerte estructuración geográfica de las poblaciones del área.

Asimismo, si se acepta la existencia de extinciones, aunque en baja frecuencia, estos episodios podrían resultar en una pérdida de la historia evolutiva (Borrero 2001a). No obstante, es importante conocer qué fracción de la misma podría ser preservada o perdida cuando se extinguen algunas poblaciones locales. Esta cantidad preservada tendría estrecha relación con la cantidad de diferenciación genética contenida dentro y entre los grupos (Nee y May 1997). Considerando que los primeros grupos humanos de Patagonia estarían estrechamente relacionados desde un punto de vista genético (García-Bour et al. 2004; Moraga et al 2000), probablemente la extinción de algunas poblaciones locales no habría implicado una pérdida significativa de variación genética. Diferentes autores han señalado, sobre la base de datos genéticos, que las poblaciones humanas de Patagonia son descendientes de los primeros pobladores de la región que ingresaron al área portando toda la variación genética de la población ancestral (Bonatto y Salzano 1997; Meriwether et al. 1995; Schurr 2004) y que la misma fue disminuyendo por procesos evolutivos locales durante la dispersión en el área (Figueiro y Sanz 2007; García-Bour et al. 2004; Moraga et al 2000; Schurr 2004). En resumen, la información disponible no permite afirmar que las extinciones hayan tenido un efecto relevante sobre la variación biológica de estas poblaciones.

A lo largo del Holoceno, en la región patagónica se habría producido un aumento de la densidad demográfica, especialmente en el Holoceno tardío (Ver Capítulo 1), aunque la misma fue siempre relativamente baja en relación con otras áreas como el Noroeste Argentino y el centro de Chile, debido a la reducida capacidad de carga de los

[3] Los estudios genéticos han mostrado que las extinciones y recolonizaciones al azar pueden ser vistas como otra forma de efecto fundador, incrementando la variación entre poblaciones locales (Eller et al. 2004; Slatkin 1977; Wade y McCauley 1988; Wegmann et al. 2006).

ambientes Patagónicos (Lanata et al. 2005). Las condiciones de baja densidad poblacional y fragmentación de los hábitat (especialmente a lo largo del Holoceno tardío en Patagonia continental, ver Capítulo 1) podrían haber favorecido el mantenimiento de los patrones de variación biológica establecidos durante el poblamiento inicial del área. La diferenciación producida por el efecto fundador no habría sido compensada por flujo génico, originando el patrón de variación encontrado. Si se hubieran registrado niveles elevados de flujo génico entre las poblaciones patagónicas no sería esperable encontrar una reducción clinal de la variación interna que, como se discutió más arriba, sería el resultado de sucesivos efectos fundadores. Asimismo, el hecho de que la reducción de la variación siga un patrón espacial ajustándose a la distancia desde el centro de expansión, sugiere que es poco probable que la misma sea resultado de la deriva génica producto de la dinámica de las poblaciones patagónicas durante el Holoceno tardío. Por otro lado, en otras regiones donde se evidencia mayor densidad demográfica y contacto entre las poblaciones (v.g. Noroeste Argentino y el centro de Chile), el flujo génico entre las mismas podría haber favorecido el incremento de la variación interna.

En síntesis, a una escala supraregional la variación dental es consistente con la esperada como resultado del efecto fundador asociado a un modelo de expansión de rango. Los resultados obtenidos a partir de la evidencia dental indican una estructuración espacial, tanto de las distancias biológicas como de la variación interna de las muestras. La evidencia proveniente de datos arqueológicos y moleculares, discutida en los párrafos anteriores, sustentaría la hipótesis de que este patrón se habría establecido durante el poblamiento inicial de la región. El lapso temporal relativamente breve transcurrido desde el momento de dispersión inicial (aprox. 460 generaciones[4]), la presencia de barreras físicas, la alta fragmentación de los hábitat y el reducido tamaño efectivo de las poblaciones, habrían contribuido al mantenimiento de este patrón y limitado el establecimiento del equilibrio por flujo y deriva génica a una escala espacial amplia. Asimismo, las evidencias arqueológicas de algunas áreas (v.g. NO de Patagonia y sur de Patagonia) sugieren la existencia de contactos sostenidos durante el Holoceno entre los grupos humanos que las habitaron (Barrientos y Perez 2004; Casamiquela 1990; Durán 2002; Lagiglia 1977; Neme y Gil 2005; Mandrini y Ortelli 1992; Mazzanti 2003; Orquera y Piana 1999b). En este sentido, los resultados del correlograma de Mantel y el ordenamiento de las muestras en los análisis de componentes y coordenadas principales,

[4] Las generaciones fueron calculadas considerando el inicio del poblamiento de la región en 13000 años AP y un promedio de tiempo de las generaciones humanas de 28 años (Fenner 2005).

realizados en este trabajo, indican la existencia de claros agrupamientos formados por las muestras localizadas al NE de Patagonia, centro-sur de Chile y NO de Patagonia, y las del extremo sur de la región. Estas evidencias indican que una escala espacial reducida, la acción del flujo génico mantenido entre poblaciones ubicadas a cortas distancias pudo haber resultado en una gran similitud morfológica dental entre las mismas.

CAPÍTULO 10
CONSIDERACIONES FINALES

En el marco del presente estudio se ha generado un conjunto importante de datos acerca de la variación morfométrica en piezas dentales permanentes, que resultó de gran utilidad para la evaluación de los procesos de diferenciación evolutiva de las poblaciones humanas de Patagonia. Asimismo, la integración de los datos dentales con la evidencia genética, ambiental, arqueológica y bioarqueológica efectuada ha permitido formular una hipótesis robusta acerca de la historia evolutiva de estas poblaciones.

Los resultados obtenidos a partir del análisis de la forma dental indican que a una escala supraregional la variación dental es consistente con la esperada como resultado del efecto fundador asociado a un modelo de expansión de rango. La estructuración espacial de las distancias biológicas y la reducción de la variación interna de las muestras en dirección norte-sur, así como la evidencia arqueológica y molecular sugieren que el patrón observado se habría establecido durante el poblamiento inicial de la región. Las condiciones ambientales establecidas a lo largo del Holoceno y las características demográficas de las poblaciones cazadoras-recolectoras habrían contribuido al mantenimiento del mismo y limitado el establecimiento del equilibrio por flujo y deriva génica a una escala espacial amplia. A una escala geográfica más reducida, la acción del flujo génico mantenido entre poblaciones ubicadas a cortas distancias habría resultado en la gran similitud morfológica entre las mismas.

Estos resultados constituyen una fuente significativa de información en el contexto de un área de investigación, la variación morfométrica dental en Sudamérica, que hasta el presente ha sido escasamente explorada. En este sentido, la posibilidad de contar con una hipótesis acerca de las relaciones evolutivas entre estas poblaciones que presenta un sólido soporte morfológico y genético, así como con información acerca de la historia demográfica y ambiental de las mismas, resulta fundamental para comprender los procesos de diversificación biológica en el cono sur de América. El desarrollo futuro de estudios orientados a profundizar el análisis de la variación dental, en particular, y morfológica, en general, contribuirán a la mejor comprensión de estos procesos.

Una de las problemáticas que resta abordar es el grado de contribución de factores aleatorios y no aleatorios (i.e. selección natural, plasticidad fenotípica) a la variación dental en distintas escalas espaciales y temporales. La evaluación de procesos locales de reemplazo y/o expansión poblacional permitirá comprender mejor la relación entre estos procesos y los que operaron a escalas geográficas más amplias como los estudiados en el presente trabajo. Asimismo, el alcance del modelo planteado para dar cuenta de la variación dental a una escala geográfica mayor resulta actualmente difícil de

evaluar debido a la ausencia de datos dentales. El análisis de muestras procedentes de una región más extensa que incluya Brasil, el norte de Chile y Uruguay contribuirá a esta discusión.

Los factores involucrados en la variación en el tamaño constituyen otra problemática particularmente importante que aún no ha sido analizada. En este sentido, la siguiente etapa de este estudio contempla la evaluación de los factores filogenéticos y ambientales que habrían dado forma a los patrones de variación en el tamaño dental en la región.

Por otro lado, se requiere alcanzar un mayor conocimiento de los patrones de integración en la morfología dental, así como con otras estructuras craneales y postcraneales. En particular, esto implica evaluar la covariación entre los diferentes componentes morfogenéticos (i.e. elementos con un origen embriológico común) dentales, craneales y postcraneales resultante de la influencia de factores genéticos, funcionales y del desarrollo a escala poblacional, y de factores evolutivos a escala interpoblacional (i.e. integración estática y evolutiva).

Finalmente, considerando lo planteado a lo largo de este trabajo puede concluirse que el estudio de la morfología dental resulta una vía promisoria que contribuirá significativamente al abordaje de diversos aspectos vinculados a la evolución de las poblaciones del cono sur de América.

BIBLIOGRAFÍA

Ackermann RR, Cheverud JM. 2000. Phenotypic covariance structure in Tamarins (Genus Saguinus): A comparison of variation patterns using matrix correlation and common principal component analysis. Am J Phys Anthropol 111:489-501.

Ackermann RR, Cheverud JM. 2004. Detecting genetic drift versus selection in human evolution. Proc Natl Acad Sci USA 101:17946-17951.

Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. 2004. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution'. Ital J Zool 71:5-16.

Agosta EA, Favier Dubois C, Compagnucci RH. 2006. Climate patterns in Patagonia during the medieval warm period and the Little Ice Age: Proxy data and depicting model. En: Simposio Internacional, Reconstructing Past Regional Climate Variations in South America over the late Holocene.

Aguilera N, Grendi P. 1996. Hallazgo de un Chenque Protoaonikenk en Juni Aike Magallanes. An Inst Patagon Hum 24:163-176.

Albrecht GH, Gelvin BR, Hartman SE. 1993. Ratios as a size adjustment in morphometrics. Am J Phys Anthropol 91:441-468.

Alvesalo L, Tigerstedt PMA. 1974. Heritabilities of human tooth dimensions. Hereditas 77:311-318.

Ambrosetti J. 1907-1908. Exploraciones arqueológicas en la Ciudad Prehistórica de `La Paya' (Valle Calchaquí-Provincia de Salta). Publicaciones de la Sección Antropológica 3. FFyL, Universidad de Buenos Aires.

Anderson D, Gillan JC. 2001. Paleoindian interaction and mating networks: Reply to Moore and Moseley. Am Antiquity 66:530-535.

Anderson DL, Thompson GW. 1973. Interrelationships and sex differences of dental and skeletal measurements. J Dent Res 52:431-438.

Apps MV, Hughes TE, Townsend GC. 2004. The effect of birthweight on tooth-size variability in twins. Twin Res 7:415-20

Ariztegui DD, Bianchi MM, Masaferro J, Lafargue E, Nielssen F. 1997. Interhemispheric synchrony of lateglacial climatic instability as recorded in proglacial Lake Mascardi, Argentina. J Quaternary Sci 12:333-338.

Arnold SJ, Pfrender ME, Jones AG. 2001. The adaptive landscape as a conceptual bridge between micro and macroevolution. Genetica 112-113:9-32.

Arnqvist G, Matersson T. 1998. Measurement error in geometric morphometrics: empirical strategies to assess and reduce its impact on measures of shape. Acta Zool Acad Sci H 44: 73-96.

Arrigoni G. 1991. Poblamiento prehistórico del Parque Nacional Los Alerces (valle del río Desaguadero). Shincal 3:216-220.

Aschero CA. 1996. El area Río Belgrano- Lago Posadas (Santa Cruz): problemas y estado de problemas. En: Gómez Otero J, editora. Arqueología. Sólo Patagonia. Puerto Madryn: Centro Nacional Patagónico. pp. 17-26.

Aschero CA, Goñi RA, Civalero MT, Molinari RL, Espinosa SL, Guraieb AG, Bellelli CT. 2005. Holocenic Park: Arqueología del Parque Nacional Perito Moreno. Anales de Parques Nacionales 17:71-119.

Ashworht AC, Markgraf V, Villagrán C. 1991. Late Quaternary climatic history of the Chilean Channels based on fossil pollen records and beetle analyses, with an analyses of modern vegetation and pollen rain. J Quaternary Sci 6:279-291.

Aspillaga E, Ocampo C, Rivas P. 1999. Restos óseos humanos de contextos arqueologicos del area de Isla de Navarino: indicadores de estilos de vida en indígenas canoeros. An Inst Patagon 27:123-135.

Austerlitz F, Jung-Muller B, Godelle B, Gouyon PH. 1997 Evolution of coalescence times, genetic diversity and structure during colonization. Theor Popul Biol 51:148-164.

Austerlitz F, Mariette S, Machon N, Gouyon P-H, Godelle B. 2000. Effects of colonization processes on genetic diversity: differences between annual plants and tree species. Genetics 154:1309-1321.

Baffi I, Berón M. 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 Appl Ecol 5:213-222.

Bailey RC, Byrnes J. 1990. A new, old method for assessing measurement error in both univariate and multivariate morphometrics studies. Syst Zool 39: 124-130.

Bailit HL, DeWitt SJ, Leigh RA. 1968. The size and morphology of the Nasioi dentition. Am J Phys Anthropol 28:271-288.

Baldini L. 1980 Dispersión y cronología de las urnas de tres cinturas en el Noroeste Argentino. Relac Soc Argent Antropol 14:49-61.

Barberena R. 2004. Arqueología e isótopos estables en Tierra del Fuego. En: Borrero LA, Barberena R, editores. Temas de Arqueología. Arqueología del norte de la Isla Grande Tierra del Fuego. Buenos Aires: Dunken. pp. 135-169.

Barbujani G. 1987. Autocorrelation of gene frequencies under isolation by distance. Genetics 117:777-782

Barbujani G. 2000. Geographical patterns: how to identify them, and why. Hum Biol 72:133-153.

Barbujani G, Bertorelle G. 1996. AIDA: Geographical patterns of DNA diversity investigated by autocorrelation analysis. En: Boyce AJ, Mascie-Taylor CGN, editores. Molecular biology and human Diversity. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 93-111.

Barbujani G, Sokal RR. 1991. Genetic population structure of Italy. II. Physical and cultural barriers to gene flow. Am J Hum Genet 48:398-411.

Barrientos G. 1997. Nutrición y dieta de las poblaciones aborígenes prehispánicas del Sudeste de la Región Pampeana. Tesis doctoral inédita, Universidad Nacional de La Plata, La Plata.

Barrientos G. 2001. Una aproximación bioarqueológica al estudio del poblamiento prehispánico tardío del Sudeste de la Región Pampeana. Intersecciones antropol 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: Martínez G, Lanata JL, editores. Perspectivas Integradoras entre Arqueología y Evolución. Teoría, Método y Casos de Aplicación. Olavaria: INCUAPA, UNCPBA. pp. 221-253.

Barrientos G, Perez SI. 2002. La dinámica del poblamiento humano del Sudeste de la Región Pampeana durante el Holoceno. Intersecciones antropol 3:41-54.

Barrientos G, Perez SI. 2004. La expansión y dispersión de poblaciones del norte de Patagonia durante el Holoceno tardío: Evidencia arqueológica y modelo explicativo. En: Civalero T, Fernández P, Guraieb G, editores. Contra viento y marea. Arqueología de Patagonia. Buenos Aires: Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano y Sociedad Argentina de Antropología. pp. 179-195.

Barrientos G, Perez SI. 2005. Was there a population replacement during the Late mid-Holocene in the southeastern Pampas of Argentina? Archaeological evidence and paleoecological basis. Quaternary Int 132: 95-105.

Barrientos G, Leipus M, Oliva F. 1997. Investigaciones arqueológicas en la Laguna Los Chilenos (Provincia de Buenos Aires). En: Berón M, Politis GG, editores. Arqueología Pampeana en la Década de los '90. San Rafael, Mendoza: Museo Municipal de Historia Natural de San Rafael e INCUAPA. pp. 115-125.

Barrientos G, Oliva FW, Del Papa MC. 2002. Historia pre y postdepositacional del entierro secundario del sitio Laguna Los Chilenos 1 (Provincia de Buenos Aires). Relac Soc Argent Antropol 27:303-325.

Barrientos G, Perez SI, Bernal V, González P, Béguelin M, Del Papa M. 2005. Changing Views about the local evolution of human populations in the southeastern pampas of Argentina during the Holocene. En: Zakrzewski S, Clegg M, editores. Proceedings of the 5th Annual BABAO Conference, BAR International Series 1383. Oxford. pp. 93-104.

Béguelin M, Bernal V, Del Papa M, Novellino P, Barrientos G. 2006. El poblamiento humano tardío del sur de Mendoza y su relación con el Norte de Patagonia: una discusión bioarqueológica. En: Durán V, Cortegoso V, editores. Arqueología y ambiente de áreas naturales protegidas de la provincia de Mendoza. Mendoza: Anales de Arqueología y Etnología 61:5-25.

Belardi JB. 1996. Cuevas, aleros, distribuciones y poblamiento. En: Gómez Otero J, editora. Arqueología. Sólo Patagonia. Puerto Madryn: Centro Nacional Patagónico. pp. 43-48.

Belardi JB. 2004. Más vueltas que una greca. En: Civalero T, Fernández P, Guraieb G, editores. Contra viento y marea. Arqueología de Patagonia. Buenos Aires: Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano y Sociedad Argentina de Antropología. pp. 591-603.

Belardi JB, Espinosa S, Cassiodoro G. 2005. Un paisaje de puntas: las cuncas de los lagos Cardiel y Strobel (Provincia de Santa Cruz, Patagonia Argentina). Werken 7:57-76.

Bell EJ, Kaidonis J, Townsend G, Richards L. 1998. Comparison of exposed dentinal surfaces resulting from abrasion and erosion. Aust Dent J 43:362-366.

Bellelli C, Pereyra F. 2002. Análisis geoquímicos de obsidiana: distribuciones, fuentes y artefactos arqueológicos en el Noroeste del Chubut (Patagonia Argentina). Werken 3:99-118.

Bellelli C, Pereyra F, Fernández P, Scheinsohn V, Carballido M. 2000a. Aproximación geoarqueológica del sector sur de la Comarca Andina del Paralelo 42° S (Cholila, Chubut). Revista Cuaternario y Ciencias Ambientales. Publicación Especial 4:15-21.

Bellelli C, Scheinsohn V, Fernández P, Pereyra F, Podestá M, Carballido M. 2000b. Arqueología de la Comarca Andina del Paralelo 42º. Localidad de Cholila. Primeros resultados. En: Desde el País

de los Gigantes. Perspectivas arqueológicas en Patagonia. Universidad Nacional de la Patagonia Austral. Río Gallegos. pp. 587-602.

Bellelli C, Podestá MM, Carballido M, Fernández P, Scheinsohn V, Tropea E. 2003. Arqueología de la Comarca Andina del Paralelo 42º: Uso del espacio, sitios arqueológicos y arte rupestre en Cholila. Segundo Encuentro Patagónico de Ciencias Sociales. Esquel.

Bellelli C, Carballido M, Fernández P, Scheinsohn V. 2004. El pasado entre las hojas. Nueva información arqueológica del noroeste de la provincia del Chubut, Argentina. Werken 4:25-42.

Benfer RA, Edwards DS. 1991. The principle axis method for measuring rate and amount of dental attrition: estimating juvenile or adult tooth wear from unaged adult teeth. En: Kelley MA, Larsen CS, editores. Advances in dental anthropology. New York: Wiley-Liss. pp. 325-340.

Bernal V, Garcia Guraieb S, Gonzalez PN. 2004a. Perfiles de mortalidad de las muestras de restos óseos humanos procedentes del área del Lago Salitroso (Provincia de Santa Cruz). En: Civalero MT, Fernández P, Guraieb AG, editores. Contra viento y marea. Arqueología de Patagonia. Buenos Aires: Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano y Sociedad Argentina de Antropología. pp. 361-373.

Bernal V, Gonzalez PN, Perez SI, Del Papa M. 2004b. Evaluación del error intraobservador en bioarqueología. Intersecciones antropol 5:129-140.

Bernal V, Perez SI, Gonzalez PN. 2006. Variation and causal factors of craniofacial robusticity in Patagonian hunter-gatherers from late Holocene. Am J Hum Biol 18:748-765.

Bernal V, Novellino P, Gonzalez PN, Perez SI. 2007. Role of wild plant foods among late holocene hunter-gatherers from central and north patagonia (South America): An approach from dental evidence. Am J Phys Anthropol 133:1047-1059.

Berón MA, Baffi EI. 2003. Procesos de cambio cultural en los cazadores-recolectores de la provincia de La Pampa, Argentina. Intersecciones antropol 4:29-43.

Bianchi MM.1999. Registros polínicos de la transición Glacial-Postglacial en el Parque Nacional Nahuel Huapi, noroeste de Patagonia, Argentina. Asociación paleontológica Argentina. Publicación especial 6:43-48.

Bianchi MM. 2007. El cambio climático durante los últimos 15.000 años en Patagonia Norte: reconstrucciones de la vegetación en base a polen y carbón vegetal sedimentario. Jornadas sobre Calentamiento Global en el marco del Año Polar. Neuquén: Universidad Nacional del Comahue.

Binford LR. 1982. The archaeology of place. J Anthropol Archaeol 1:5-31

Binford LR. 1983. Long- term land usea patterns: some implications for archaeology. En: Binford L, editor. Working at Archaeology. New York: Academic. pp. 379- 386.

Binford LR. 1990. Mobility, housing, and environment: a comparative study. J Anthropol Res 46:119-152.

Bitner-Matheâ BC, Klaczko LB. 1999. Heritability, phenotypic and genetic correlations of size and shape of Drosophila mediopunctata wings. Heredity 83:688-696.

Bittloch E. 1994. Tierra del Fuego en cuatro textos (del siglo XVIII al XX). Buenos Aires: Univ. de Bs.As. Facultad de Filosofía y Letras.

Black TK III. 1978. A method for determining the sex of immature human skeletal remains from odontometric dimensions. Tesis Doctoral, Universidad de Michigan, Ann Arbor.

Bocquet-Appel JP, Sokal RR. 1989. Spatial Autocorrelation Analysis of Trend Residuals in Biological Data. System Zool 38: 331-341

Bollini G, Pérez V. 2001. Abrasiones dentarias entre los aborígenes de Río Negro. Libro de resúmenes de las Cuartas Jornadas Científicas de la Sociedad de Ciencias Morfológicas. La Plata. pp. 10.

Bollini GA, Mendez MG, Colantonio SE. 2005. Distancias biológicas entre una serie Argentina y poblaciones mundiales según la dentición. Rev Arg Antrop Biol 7:110.

Bollini GA, Colantonio SE, Pucciarelli HM. 2006. Distancias biológicas según rasgos dentarios discontinuos entre una serie argentina y poblaciones mundiales. Congreso Latinoamericano de Antropología Biológica, Ouro Preto.

Boman E. 1908. Antiquités de la région andine de la République Argentine et du désert d'Atacama. Paris: Imprimerie Nationale.

Bonatto SL, Salzano FM. 1997. Diversity and age of the four major mtDNA haplogroups, and their implications for the peopling of the New World. Am J Hum Genet 61:1413-1423.

Bookstein FL. 1989. "Size and shape": A comment on semantic. System Zool 38:173-180.

Bookstein FL. 1991. Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology. Cambridge: Cambridge University Press.

Bookstein FL. 1997. Landmark methods for forms without landmarks: Localizing group differences in outline shape. Med Image Anal 1:225-243.

Bórmida M. 1950. Cementerios indígenas prehispánicos en la zona de la Laguna del Juncal. Anales del Museo Nahuel Huapi 2:101-108.

Bórmida M. 1953-1954. Los antiguos Patagones. Estudio de craneología. Runa 6:55-96.

Borreomei A. 2000. Vegetación y clima de los registros de polen del Tardiglacial/Holoceno en Patagonia (Argentina). Libro de resúmnes, Taller INQUA, Colonización del Sur de América durante la transición Pleistoceno- Holoceno. pp. 14.

Borrero LA. 1999a. Human dispersal and climatic conditions during late Pleistocene times in Fuego-Patagonia. Quaternary Int 53-54:93-99

Borrero LA. 1999b. The prehistoric exploration and colonization of Fuego-Patagonia. J World Prehist 13:321-355

Borrero LA. 1989-1990. Evolución cultural divergente en la Patagonia Austral. An Inst Pat 19:133-140.

Borrero LA. 1993. Demography and the colonization of cold habitats in Fuego- Patagonia. Hunther and Gatherers in the modern context. The Institute of Ethnology and Anthropology, Russian Academy of Sciences 1:83-100

Borrero LA. 1994-1995. Arqueología de La Patagonia. Palimpsesto. 4:9-69.

Borrero LA. 2001a. El poblamiento de la Patagonia. Toldos, milodones y volcanes. Buenos Aires: Emecé.

Borrero LA. 2001b. Cambios, continuidades, discontinuidades: discusiones sobre arqueología Fuego-Patagónica. En: Berberián EE, Nielsen AE, editores. Historia Argentina prehispánica, Tomo 2. Córdoba: Brujas. pp. 815-838.

Borrero LA. 2005. The archaeology of the Patagonian deserts: hunter-gatherers in a cold desert. Desert peoples archaeological perspectivas. London: Blackwell Publishing. pp. 142-158.

Borrero LA, Franco N. 1997. Early patagonian hunter-gatherer: Subsistence and technology. J Anthropol Res 53:219-239.

Borromei AM, Quattrocchio M. 2001. Palynologial study of Holocene marine sediments from Bahía Lapatia, Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. Rev Esp Micropal 33:59-68.

Borromei AM, Nami HG. 2000. Contribución a la paleoecología de la cuenca del Río Chico en el extremo sur de la Provincia de Santa Cruz: el aporte de la palinología. Arqueología Contemporánea 6:105-122.

Borromei AM, Quattrocchio M. 2007. Holocene sea-level change and marine palynology of the Beagle Channel, southern Tierra del Fuego, Argentina. Ameghiniana 41:161-171.

Bougainville LA.1771. Viaje alrededor del mundo a bordo de la fragata real la Boudeuse y la urca Étoile, en 1766, 1767, 1768 y 1769. Buenos Aires: Eudeba.

Bridges T. 1886. El confín sur de la república. La Tierra del Fuego y sus habitantes. Boletín del Instituto Geográfico Argentino 7:200-212.

Brooks S. 1955. Skeletal age at death: reliability of cranial and pubic age indicators. Am J Phys Anthropol 13:567-597.

Brooks S, Suchey JM. 1990. Skeletal age determination based on the os pubis: a comparison of the Acsádi-Nemereskéri and Suchey-Brooks methods. Hum Evol 5:227-238.

Brown JH, Kodric-Brown A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. Ecology 58: 445-449

Brown T, Townsend GC. 1980. Comment on Brace, C. Loring, Australian tooth-size clines and the death of a stereotype. Curr Anthropol 21:153.

Bruniard E. 1982. La Diagonal árida Argentina: Un límite climático real. Revista Geografica 95.

Buikstra J, Ubelaker D. 1994. Standards for data collection from human skeletal remains. Research Series 44. Fayetteville: Arkansas Archaeological Survey.

Bujalesky GG. 2007. Coastal geomorphology and evolution of Tierra del Fuego (Southern Argentina). Geológica Acta 5:337-362.

Burry LS, D'Antoni HL. 2001. Análisis de polen del Sur de Chubut (Argentina): reinterpretacion del perfil del Alero del Cañadón de las Manos Pintadas en base a análogos modernos. Asociacion Paleontológica Argentina, Publicación Especial 8:65-72.

Butler PM.1937. Studies of the mammalian dentition.-I. The teeth of Centetes ecaudalus and its allies. Proc Zool Soc Lond 107 B: 103-132.

Butler PM. 1939. Studies of the mammalian dentition. Differentiation of the postcanine dentition. Proc Zool Soc Lond 109B: 1-36.

Butler PM .1956. The ontogeny of molar pattern. Biol Rev 31:30-70.

Cadien J, Harris E, Jones W, Mandarino L. 1976. Biological lineages, skeletal populations and microevolution. Yrbk Phys Anthropol 18:194-201.

Cai J, Cho SW, Kim JY, Lee MJ, Cha YG, Jung HS. 2007. Patterning the size and number of tooth and its cusps. Dev Biol 304:499-507.

Canals Frau S. 1944. El grupo Huarpe-Comechingón. Anales del Instituto de Etnografía Americana: 46. Universidad Nacional de Cuyo.

Caracotche MS, Cruz I, Espinosa S, Carballo MF, Belardi JB. 2005. Rescate Arqueológico en el Parque Nacional Monte León (Santa Cruz, Argentina). Magallania 33:143-163.

Cardich A, Cardich L, Hajduk A. 1973. Secuencia arqueológica y cronología radiocarbónica de la Cueva 3 de Los Toldos (Santa Cruz, Argentina). Relac Soc Argent Antropol 7:87-122.

Carlotto A. 2001. Técnicas de ensamblaje anatómico aplicadas al análisis de entierros secundarios: el caso del sitio Laguna Los Chilenos 1 (Ptdo. de Tornquist, Pcia de Buenos Aires). Rev Arg Antrop Biol 3:89.

Carnese FR. 1998. Estado actual del conocimiento bioantropológico en la Argentina. Un análisis de los avances realizados durante el período 1990-1997. En Homenaje a Alberto Rex Gonzalez. 50 años de aportes al desarrollo y consolidación de la Antropología Argentina. Buenos Aires: Universidad de Buenos Aires. Facultad de Filosofía y Letras Fundación Argentina de Antropología. pp. 83-104.

Carnese F, Cocilovo J, Goicoechea A. 1991-1992. Análisis histórico y estado actual de la antropología biológica en Argentina. Runa 20: 35-67.

Casamiquela R. 1990. Patagonia. Los pueblos indígenas. Ciencia Hoy 2: 18-29.

Cassiodoro G. 2005. Tecnología malacologica de los entierros humanos del Lago Salitroso (Santa Cruz). Relac Soc Argent Antropol 30:257-262.

Cassiodoro G, Aragone A, Re A. 2004. Más allá de los chenques… Registro arqueológico de sitios a cielo abierto en la cuenca de los lagos Salitroso y Posadas Pueyrredón. En: Civalero MT, Fernández PM, Guráieb AG, editores. Contra Viento y Marea. Arqueología de Patagonia. Buenos Aires: Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano, Sociedad Argentina de Antropología. pp. 325-338.

Castric V, Bernatchez L. 2003. The rise and fall of isolation by distance in the anadromous brook charr (*Salvelinus fontinalis* Mitchill). Genetics 163: 983-996.

Castro A, Moreno E. 1996-1998. Cabo Tres Puntas, un sitio del Holoceno medio en la costa de Patagonia continental. Palimpsesto 5:135-139.

Castro A, Moreno E. 2000. Noticia sobre enterratorios humanos en la Costa Norte de Santa Cruz. An Inst Pat Ser Cs Hum 28:225-233.

Castro A, Moreno E, Andolfo M, Zubimendi M. 2001. Distribución espacial de sitios en la localidad de Punta Medanosa, Santa Cruz (Argentina). Relac Soc Arg Antrop XXVI: 303-321.

Castro A, Moreno E, Andolfo M, Giménez R, Peña C, Mazzitelli L, Zubimendi M, Ambrústolo P. 2003. Análisis distribucionales en la costa de Santa Cruz (Patagonia Argentina): alcances y resultados. Magallania 31:69-94.

Catálogo del ME. 1988. Catálogo del Museo Etnográfico “Juan B. Ambrosetti” de la Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Buenos Aires.

Catálogo del MLP. Catálogo del Museo de Ciencias Naturales de La Plata, División Antropología.

Catálogo del MNHN. Catálogo del Museo Nacional de Historia Natural. Santiago.

Cavalli-Sforza LL. 2000. Genes, peoples, and languages. London: University of California Press.

Cavalli-Sforza LL, Bodmer W. 1971. The genetics of human populations. San Francisco: WH Freeman.

Cavalli-Sforza LL, Feldman MW. 2003. The application of molecular genetic approaches to the study of human evolution. Nat Genet 33:266-275.

Cavalli-Sforza LL, Menozzi P, Piazza A. 1994. The history and geography of human genes. Princeton: Princeton University Press.

Chauvín AM. 2000. Organización de la tecnología lítica en las zonas de Campanario (Pcia. del Neuquén) y Comallo (Pcia. de Río Negro). Tésis de Licenciatura inédita. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

Cheverud JM. 1988. A comparison of genetic and phenotypic correlations. Evolution 42:958-968.

Cheverud JM, Routman EJ, Irschick DK. 1997. Pleiotropic effects of individual gene loci on mandibular morphology. Evolution 51:2004-2014.

Christensen GH, Kraus BD. 1965. Initial calcification of the human permanent first molar. J Dent Res 44:1338-1342

Civalero MT, Franco NV. 2003. Early human occupations in Western Santa Cruz Province, Southernmost South America. Quaternary Int 109-110:77-86.

Clapperton CM. 1990. Quaternary glaciations in the Southern hemisphere: an overview. Quat Sci Rev 9:299-304.

Clapperton CM. 1992. La última glaciación y deglaciación en el Estrecho de Magallanes, implicaciones para el poblamiento de Tierra del Fuego. An Inst Patagon 21:113-128.

Clapperton CM, Sudgen D, Kaufman D, Mccullogh R. 1995. The last glaciation in Central Magellan Strait, Southernmost Chile. Quaternary Res 44:133-148.

Cochran WG. 1983. Planning and Analysis of Observational Studies. New York: John Wiley & sons.

Cochran W, Cox G. 1997. Diseños experimentales. México: Editorial Trillas.

Cocilovo JA. 1981. Estudio sobre discriminación y clasificación de poblaciones prehispánicas del NO Argentino. Publicación Ocasional N° 36. Santiago: Museo Nacional de Historia Natural.

Cocilovo JA, Di Rienzo J. 1984-1985. Un modelo biológico para el estudio del poblamiento prehispánico del territorio argentino. Correlación fenético-espacial. Relac Soc Argent Antropol 16:119-135.

Cocilovo JA, Guichón RA. 1985-1986. Propuesta para el Estudio de las Poblaciones Aborígenes del Extremo Austral de Patagonia. An Inst Patagon/Soc 16:111-123.

Codignoto JO, Malumian N, 1981. Geología de la región al norte del paralelo 54°S de la Isla Grande de Tierra del Fuego. Rev Asoc Geol Argent 36:44-88.

Cohn S A. 1957. Development of the molar teeth in the albino mouse. Am J Anat 101: 295-319.

Colantonio SE. 1981. Craneología indígena de San Blas e Isla Gama (Prov. de Bs. As.). Publ Inst Antropol 37:31-48.

Colantonio SE, Marcellino AJ. 2000. Vinculaciones morfológicas entre series craneanas aborígenes del cono sur americano. En: Caro Dobón L, Rodríguez Otero H, Sánchez Compadre E, editores. Tendencias actuales de investigación en la Antropología Física Española. España: Editorial Universidad de León. pp 219-232.

Colby GR. 1996. Analysis of dental sexual dimorphism in two Western Gulf of Mexico precontact population utilizing cervical measurement. Am J Phys Anthropol S22:87.

Constantinescu F. 1997. Hombres y mujeres de cerro los onas: Presentes, ausentes…los relatos de sus huesos. An Inst Patagon 25:59-74.

Constantinescu F. 1999. Evidencias bioantropológicas para modos de vida cazador recolector terrestre y marítimo en los restos óseos humanos de Tierra del Fuego. An Inst Patagon 26:137-174.

Cooper JM. 1946a. The Patagonian and Pampean Hunters. En: Steward J, editor. Handbook of South American Indians. Washington: Smithsonian institution, Bureau of American Ethnology. pp. 127-168

Cooper JM. 1946b. The Ona. En: Steward J, editor. Handbook of South American Indians. Washington: Smithsonian institution, Bureau of American Ethnology. pp.107-126.

Cooper JM. 1946c. The Yaghan. En: Steward J, editor. Handbook of South American Indians. Washington: Smithsonian institution, Bureau of American Ethnology. pp. 81-106.

Coppa A, Cucina A, Mancinelli D, Vargiu R, Calcagno JM. 1998. Dental anthropology of Central-Southern, Iron Age Italy: The evidence of metric versus nonmetric traits. Am J Phys Anthropol 107:371-386.

Coronato A, Borromei AM, Rabassa J. 2007. Paleoclimas y Paleoescenarios en la Patagonia Austral y en Tierra del Fuego durante el Cuaternario. Jornadas sobre Calentamiento Global en el marco del Año Polar. Neuquén: Universidad Nacional del Comahue. pp. 18- 28.

Corruccini RS. 1987. Shapes in morphometrics: comparative analyses. Am J Phys Anthropol 73:289-303.

Corruccini RS. 1995. Of ratios and rationality. Am J Phys Anthropol 96:189-191.

Corruccini RS, Henderson AM. 1976. Odontometric discriminant function analysis of American whites and blacks. J Dent Res 55:713.

Cortegoso V. 2005. Mid-Holocene hunters in the Andes Mountains: Environment, resources and technological strategies. Quaternary Int 132:71-80.

Costello AB, Down TE, Pollard SM, Pacas CJ, Taylor EB. 2003. The influence of history and contemporary stream hydrology on the evolution of genetic diversity within species: an examination of microsatellite DNA variation in bull trout, salvelinus confluentus (Pisces: Salmonidae). Evolution 57:328-344.

Cox G. 1863 (1999). Viaje en las rejiones septentrionales de la Patagonia. 1862-1863. Buenos Aires: El Elefante Blanco.

Crispo E, Hendry AP. 2005. Does time since colonization influence isolation by distance? A meta-analysis. Conservation Genetics 6:665-682.

Crivelli Montero EA, Curzio D, Silveira M. 1993. La estratigrafía de la cueva Traful 1 (provincia del Neuquén). Praehistoria 1:9-160.

Crivelli Montero EA, Pardiñas U, Férnandez M. 1996. Introducción, procesamiento y almacenamiento de macro vegetales en la Cueva Epullán Grande. En: Gómez Otero J, editora. Arqueología. Sólo Patagonia. Puerto Madryn: Centro Nacional Patagónico. pp. 49-58.

Crivelli Montero EA, Fernandez MM. 2004. Demografía, movilidad y tencología bifacial en sitios de la cuenca del Río Limay. En: Civalero MT, Fernández P, Guraieb AG, editores. Contra viento y marea. Arqueología de Patagonia. Buenos Aires: Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano y Sociedad Argentina de Antropología. pp. 89-103.

Crow JF. 1986. Basic Concepts in Population, Quantitative, and Evolutionary Genetics. New York: W.H. Freeman and Company.

D´Antoni H. 1983. Pollen analysis of Gruta del Indio. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 1:83-103.

Dahlberg AA. 1945. The changing dentition of man. J Am Dent Assoc 32:676-690.

Darwin C. 1854. Journal of Researches in to the natural history and geology of the countries visited during the voyage of the H.M.S Beagle round the world. Londres

de Areizaga J. (1535) 1944. La expedición del comendador Loayza. En: Fernandez de Oviedo, Valdez G, editores. Historia general y natural de Indias. Tomo 4. R. Madrid: Academia de la historia. pp. 201-211.

de Quatrefages A. 1879. L'homme fossile de Lagoa-Santa au Bre´sil el ses descendants actuels. Moscow: Congre´s Anthropologique de Moscou.

de Quatrefages JLA, Hamy ET. 1882. Crania ethnica: les Cranes des races humaines. Baillere et fils: Paris.

Dejean CB, Lanata JL, Martino L, Carnese FR, Osella A. 2007. Demografía y distribución de haplogrupos mitocondriales durante la dispersión inicial en las Américas. Rev Arg Antrop Biol 9:51.

Delfino A. 1948. Alteraciones dento-maxilares intencionales de carácter étnico. Nueva Clasificación. Rev Mus La Plata Secc Antropol 4:93-115.

Della Negra CE. Ms. Sitios arqueológicos con restos óseos humanos en la provincia del Neuquén, su relevancia y análisis comparativo.

Della Negra CE, Novellino P. 2002. Nuevos estudios sobre los antiguos habitantes de la cuenca el rio Limay: sitio Grande, Departamento Picun Leufu, Provincia del Neuquén. Relac Soc Argent Antropol 27:101-113.

Della Negra CE, Novellino P. 2005. "Aquihuecó": Un cementerio arqueológico, en el Norte de la Patagonia, Valle del Curi Leuvú - Neuquén, Argentina. Magallania 33:165-172.

Dembo A. 1939. Mutilaciones dentarias entre los aborígenes de la Republica Argentina y regiones vecinas. Phycis 16:351-363.

Dembo A, Imbelloni J. 1938. Deformaciones intencionales del cuerpo humano de carácter étnico. Buenos Aires: J. Anesi.

Dempsey PJ, Townsend GC. 2001. Genetic and environmental contributions to variation in human tooth size. Heredity 86:685-693.

Dempsey PJ, Townsend GC, Martin NG, Neale MC. 1995. Genetic covariance structure of incisor crown size in twins. J Dent Res 74:1389-1398.

Deniker J. 1900. Races et peoples de la Terre. París.

Devor EJ. 1987. Transmission of human craniofacial dimensions. J Craniofacial Genet Dev Biol 7: 95-106.

Dieguez S, Gil A, Neme G, De Fransesco C, Zárate M, Strasser E. 2004. Cronoestratigrafía del sitio Rincón del Atuel-1, (San Rafael, Mendoza): Formación del sitio y ocupación humana. Intersecciones antropol 5:1-80.

Digby PGN, Kempton RA. 1987. Multivariate analysis of ecological communities. London: Chapman & Hall.

Dillehay TD. 1997. Monte Verde: A late Pleistocene settlement in Chile. The archaeological context and interpretation. Volume 2. Washington: Smithsonian.

Dillehay TD. 2000. The settlement of the Americas. New York: Basic Books.

Dillenius JA. 1909. Observaciones arqueológicas sobre alfarería funeraria de la Poma (valle Calchaquí, Provincia de Salta). Public Secc Antrop 5: 67-135.

Ditch LE, Rose JC. 1972. A multivariate dental sexing technique. Am J Phys Anthropol 37:61-4

Dobrovsky M. 1946. Abrasiones dentarias en cráneos de indios patagones. Rev Mus La Plata 2:301-347.

D'Orbigni A. 1839. El hombre Americano. Buenos Aires: Futuro.

Durán V. 2002. Nuevas consideraciones sobre la problemática arqueológica del valle del río Grande (Malargüe, Mendoza). En: Gil A, Neme G, editores. Entre Montañas y Desiertos: Arqueología del Sur de Mendoza. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Antropología. pp. 85-102.

Efron B. 1979. Bootstrap methods: Another look at the jackknife. Ann Stat 7:1-2.

Efron B, Tibshirani RJ. 1993. An Introduction to the Bootstrap. Nueva York: Chapman & Hall.

Eller E. 1999. Population substructure and isolation by distance in three continental regions. Am J Phys Anthropol 108:147-159.

Eller E, Hawks J, Relethford JH. 2004. Local extinction and recolonization, species effective population size, and modern human origins. Hum Biol 76:689-709.

Emperaire J, Laming A. 1961. Les Gisements Archeólogiques des Iles Englefield et Vivian dans la Mer d'Otway. Journal de la Société des Américanistes 50:7-75.

Epperson BK. 2003. Geographical Genetics. Princeton: Princeton University Press.

Ercolano B, Carballo M F. 2005. Cazadores recolectores de la Boca del Estuario del río Gallegos, Santa Cruz, Argentina. Magallania 33:109-126.

Espinosa S, Goñi R. 1999. ¡Viven!: Una fuente de obsidiana en la provincia de Santa Cruz. Soplando en el viento. Actas de las Terceras Jornadas de Arqueología de la Patagonia. pp. 177-188.

Espizúa L. 2000. Variaciones glaciariasdel Holoceno en el valle del Río Valenzuela, Mendoza. XII Reunión de Campo del Cuaternario. Comité Argentino para la Investigación del Cuaternario (CADINCUA). Resúmenes y Guía de Campo. pp. 6.

Espizúa LE 2002. Glaciaciones cuanternarias en el valle del río Mendoza, Andes Argentinos. En: Trombotto DT, Villalba R, editores. IANIGLA, 30 Años de Investigación Básica y Aplicada en Ciencias Ambientales. Mendoza: Zeta editores. pp. 111-116

Excoffier L. 2004. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model. Mol Ecol 13:853-864.

Fabra M, Laguens AG, Demarchi DA. 2007. Human colonization of the central territory of Argentina: Design matrix models and craniometric evidence. Am J Phys Anthropol 133:1060-1066.

Falconer DS, Mackay TFC. 1996. Introduction to quantitative genetics. 4ta ed. New Cork: Longman.

Falk D, Corruccini R. 1982. Efficacy of cranial versus dental measurements for separating human populations. Am J Phys Anthropol 57:123-127.

Falkner I. 1750. Descripción de la Patagonia. La Plata: Biblioteca Centenaria.

Favier Dubois CM. 2003. Late Holocene climatic fluctuations and soil genesis in southern Patagonia: effects on the archaeological record. J Arch Scienc 30:1657-1664

Fearne JM, Brook AH. 1993. Small primary tooth-crown size in low birth weight children. Early Hum Dev 33:81-90.

Fenner J. 2005. Cross-cultural estimation of the human generation interval for use in genetics-based population divergence studies. Am J Phys Anthropol 128: 415-423.

Fernández MM. 2001. La Casa de Piedra de Ortega (Pcia. de Río Negro). I, La estratigrafía. Relac Soc Arg Antrop NS. 26: 261-284.

Ferrario VF, Sforza C, Tartaglia GM, Colombo A, Serrao G. 1999. Size and shape of the human first permanent molar: a Fourier analysis of the occlusal and equatorial outlines. Am J Phys Anthropol 108:281-294.

Feruglio E. 1950. Descripción Geológica de la Patagonia. Tomo III. Dirección General de Yacimientos Petrolíferos Fiscales. Buenos Aires.

Figueiro G, Sanz M. 2007. Primeros resultados del análisis de ADN mitocondrial del sitio Arroyo Seco 2, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Rev Arg Antrop Biol 9:78.

Fisher A, Nacuzzi L. 1992. La destrucción sistemática del paisaje y de los sitios arqueológicos. El caso del Valle de Viedma. Arqueología 2:189-229.

Fortich Baca V. 1976. Antecedentes antropológicos-físicos de Nordpatagonia. Relac Soc Argent Antropol 10:173-183.

Franco NV. 2004. Rangos de acción, materias primas y núcleos preparados al Sur de Lago Argentino. En: Civalero MT, Fernández PM, Guráieb AG, editores. Contra viento y marea. Arqueología de Patagonia. Buenos Aires: Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano y Sociedad Argentina de Antropología. pp. 105-116.

Franco NV, Borrero LA. 1996. El stress temporal y los artefactos líticos. La cuenca superior del Río Santa Cruz. En: Gómez Otero J, editora. Arqueología. Sólo Patagonia. Puerto Madryn: Centro Nacional Patagónico. pp. 341-348.

Franco NV, Borrero LA. 1997. Estrategias de utilización de Sierra Baguales. Resumenes XIV Congreso Nacional de Arqueología Chilena. Copiapó. pp. 34-35

Franco NV, Borrero LA. 2003. Chorrillo Malo 2: Initial peopling of the upper Santa Cruz basin, Argentina. En: Bonnischsen R, Miotti L, Salemme M, Flegenheimer N, editores. Where the south winds blow. Ancient evidence of paleo South Americans. Texas: Center for the Studies of the First Americans (CSFA) y Texas A&M University Press. pp 141-147.

Frayer DW. 1977. Dental sexual dimorphism in the European Upper Paleolithic and Mesolithic. J Dent Res 56:871.

Gaete N, Naverro X, Constantinescu F, Mera C, *S*elles D, Solari ME, Vargas ML, Oliva D, Durán L. 2004. Una mirada al modo de vida canoero del mar interior desde Piedra Azul. Chungará 36:333-346.

Gaggiotti OE, Hanski I. 2004. Mechanisms of population extinction. En: Gaggiotti OE, Hanski I, editores. Ecology, genetics and evolution of metapopulations. California: Elsevier Academic Press. pp. 337-366.

García A. 2005. Human occupation of the Central Andes of Argentina (32°-34°S) during the mid-Holocene. Quaternary Int 132:61-70.

García F, Moraga M, Vera S, Henríquez H, Llop E, Aspillaga E, Rothhammer F. 2006. mtDNA microevolution in Southern Chile's archipelagos. Am J Phys Anthropol 126:473-481.

García Guraieb S. 2006. Salud y enfermedad en cazadores-recolectores del Holoceno tardío en la cuenca del lago Salitroso (Santa Cruz). Intersecciones antropol 7:37-48

García Guraieb S, Maldonado MB. 2005. Estudio macroscópico y radioscópico de indicadores de salud bucal en una muestra de restos óseos de cazadores recolectores tardíos del Lago salitroso (Noroeste de Santa Cruz). Rev Arg Antrop Biol 7:119.

García Guraieb S, Gonzalez P, Bernal V. 2006. Estructura de sexo y edad de la muestra de restos humanos del Holoceno tardío del lago Salitroso (Santa Cruz, Argentina). Punta Arenas: Actas de las VI Jornadas de Arqueología de Patagonia. En Prensa.

García-Bour J, Pérez-Pérez A, Alvarez S, Fernandez A, Lopez-Parra AM, Arroyo-Pardo E, Turbon D. 2004. Early population differentiation in extinct aborigines from Tierra del Fuego-Patagonia: Ancient mtDNA sequences and Y chromosome STR characterization. Am J Phys Anthropol 123:361-370.

García-Moro C. 1992. Reconstrucción del proceso de extinción de los Selk'nam a través de los libros misionales. An Inst Patagon 21:33-46.

García-Moro C, Hernández M, Lalueza C. 1997. Estimation of the optimum density of the Selk'nam from Tierra del Fuego: inferences about human dinamics in extreme environments. Am J Phys Anthropol 9:699-708.

Garleff K, Reichert T, Sace M, Schäbitz F, Stein B.. 1994 Periodos morfodinámicos y el Paleoclima en el norte de Patagonia durante los últimos 13000 años. Revista del Museo de Historia Natural de San Rafael 12: 217-228.

Garn SM, Lewis AB, Koski K, Polacheck DL. 1958. The sex difference in tooth. J Dent Res 37:561-567.

Garn SM, Lewis AB, Polacheck DL. 1959. Variability in tooth formation. J Dent Res 38:135-148.

Garn SM, Lewis AB, Kerewsky RS. 1964. Sex difference in tooth size. J Dent Res 43:306.

Garn SM, Lewis AB, Swindler DR, Kerewsky RS. 1967a. Genetic control of sexual dimorphism in tooth size. J Dent Res 46:963-972.

Garn SM, Lewis AB, Kerewsky RS. 1967b. Sex difference in tooth shape. J Dent Res 46:1470.

Garn SM, Cole PE, Wainwright RL, Guire KE. 1977. Sex discriminatory effectiveness using combinations of permanent teeth. J Dent Res 56: 697

Garn SM, Osborne RH, McCabe KD. 1979. The effect of prenatal factors on crown dimensions. Am J Phys Anthrop 51:665-678.

Gil A. 2003. The Zea mays in the archaeological record on the frontier American: Cronology and their role in the diet. Curr Anthropol 44: 295-300.

Gil A, Zárate M, Neme G. 2005. Mid-Holocene paleoenvironments and the archeological record of southern Mendoza, Argentina Quatern Int 132:81-94.

Gil A, Tykot R, Neme G, Shelnut YM. 2006**.** Maize on the frontier. Isotopic and macrobotanical data from Central-Western Argentina. En: Staller J, Tykot R, Benz B, editores. Histories of maize multidisciplinary approaches to the prehistory, biogeography, domestication, and evolution of maize. New York: Academic Press. pp. 199-214.

Gilbert R, McKern T. 1973. A method for ageing the female os pubis. Am J Phys Anthropol 23:149-164.

Gilli A, Ariztegui D, Anselmetti FS, McKenzie JA, Markgraf V, Hajdas I, McCulloch B. 2005. Mid-Holocene strengthening of the Southern Westerlies in South America - Sedimentological evidences from Lago Cardiel, Argentina (49ºS). Global Planet Change 49:75-93.

Glasser NF, Harrison S, Winchester V, Aniya A. 2004. Late Pleistocene and Holocene palaeoclimate and glacier fluctuations in Patagonia. Global Planet Change 43: 79–101

Gleiser I, Hunt E E. 1955 The permanent mandibular molar: its calcification, eruption and decay. Am J Phys Anthropol 13: 253-283.

Gómez Otero J. 2003. Movilidad y contactos en la costa centro-norte de Patagonia argentina en tiempos pre y post-hispánicos. En: Mandrini R, Paz C, editores. Las fronteras hispano-criollas del mundo indígena latinoamericano en los siglos XVIII-XIX. Un estudio comparativo. Neuquén: Artes Gráficas Limay. pp. 287-312.

Gómez Otero J. 2006. Dieta, uso del espacio y evolución en poblaciones cazadoras-recolectoras de la costa centro – septentrional de Patagonia durante el Holoceno medio y Tardío. Tesis doctoral inédita, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

Gómez Otero J, Dahinten S. 1997-1998. Costumbres funerarias y esqueletos humanos: variabilidad y poblamiento en la costa nordeste de la provincia del Chubut (Patagonia Argentina). Relac Soc Argent Antropol 22-23:101-124.

Gómez Otero J, Stern C. 2005. Circulación, intercambio y uso de obsidianas en la costa de la provincia del Chubut (Patagonia argentina), durante el Holoceno tardío. Intersecciones antropol 6:93-108.

Gómez Otero J, Lanata JL, Prieto A. 1998. Arqueología de la costa atlántica patagónica. Rev Arqueol 15:107-185.

Gómez Otero J, B. Belardi JB, Tykot R, Grammer S. 2000. Dieta y poblaciones humanas en la costa Norte de Chubut, Patagonia Argentina. En: Belardi JB, Carvallo MF, Espinosa S, editores. Desde el país de los gigantes. Perspectivas en arqueología. Río Gallegos: Universidad Nacional de la Patagonia Austral. pp. 109-112.

Gonzalez AR, Lagiglia H. 1973. Registro nacional de fechados radiocarbónicos. Necesidad de su creación. Relac Soc Argent Antropol 7:291-312.

González MA. 1992. Paleoambientes del Pleistoceno tardío/Holoceno temprano en la cuenca de los Lagos Belgrano y Burmesteir (47º 40´ S, 72º 30´´ O, Santa Cruz). Fundación Carl C: Zon Caldenius. Informe Técnico nº 9: 1-7.

Gonzalez PN, Bernal V, Barrientos G. 2005. Dimorfismo sexual en el esqueleto pélvico y mandibular de individuos subadultos: Comparación de métodos visuales y de morfometría geométrica. Werken 6:49-61.

Gonzalez PN, Bernal V, Perez SI, Barrientos G. 2007. Analysis of Dimorphic Structures of the Human Pelvis: its Implications for Sex Estimation in Samples without Reference Collections. J Archaeol Sci 34:1720-1730.

González-José R. 2003. El poblamiento de la Patagonia. Análisis de la variación craneofacial en el contexto del poblamiento Americano. Tesis doctoral inédita, Universidad de Barcelona, Barcelona.

González-José R, Dahinten S, Hernández M. 2001a. The settlement of Patagonia: A matrix correlation study. Hum Biol 73:233-248.

González-José R, Dahinten SL, Luis MA, Hernández M, Pucciarelli HM. 2001b. Craniometric variation and the settlement of the Americas: Testing hypotheses by means of R-matrix and matrix correlation analyzes. Am J Phys Anthropol 116:154-165.

González-José, R, Martínez Abadías N, Van Der Molen S, García Moro C, Dahinten S, Hernández M. 2004. Hipótesis acerca del poblamiento de Tierra del Fuego-Patagonia a partir del análisis genético-poblacional de la variación craneofacial. Magallania 32:79-78.

Goñi R. 2000. Arqueología de momentos historicos fuera de los centros de conquista y colonización: un analisis de caso en el sur de la Patagonia. En: Belardi JB, Carvallo MF, Espinosa S, editores. Desde el país de los gigantes. Perspectivas en arqueología. Río Gallegos: Universidad Nacional de la Patagonia Austral. pp. 283-296.

Goñi R, Barrientos G. 2000. Estudio de chenques en el Lago Salitroso, Provincia de Santa Cruz. En: Belardi JB, Carvallo MF, Espinosa S, editores. Desde el país de los gigantes. Perspectivas en arqueología. Río Gallegos: Universidad Nacional de la Patagonia Austral. pp. 161-175.

Goñi R, Barrientos G. 2004. Poblamiento tardío y movilidad en la cuenca del Salitroso. En: Civalero MT, Fernández PM, Guráieb AG, editores. Contra viento y marea. Arqueología de Patagonia. Buenos Aires: Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano y Sociedad Argentina de Antropología. pp. 313-324.

Goñi R, Barrientos G, Cassiodoro G. 2000-2002. 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**.** Cuad Antropol Pensam Latinoam 19:249-266.

Goñi R, Belardi JB, Espinosa S, Savanti F. 2004a. Más vale tarde que nunca: cronología de las ocupaciones cazadoras-recolectoras en la cuenca del lago Cardiel (Santa Cruz, Argentina). En: Civalero MT, Fernández PM, Guráieb AG, editores. Contra viento y marea. Arqueología de Patagonia. Buenos Aires: Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano y Sociedad Argentina de Antropología. pp. 237-248.

Goñi R, Barrientos G, Figuerero MJ, Mengoni G, Mena F, Lucero V, Reyes O. 2004b. Distribución espacial de entierros en la cordillera de Patagonia centro-meridional (Lago Salitroso-Paso Roballos Arg/Entrada Baker-Río Chacabuco Ch). Chungará 36:1101-1107.

Goodman A, Brooke TR, Swedlund A, Armelagos G. 1988. Biocultural perspectives on stress in prehistoric, historic and contemporary population research. Yrbk Phys Anthropol 31:169-202.

Goose DH. 1963. Dental measurement: an assessment of its value in anthropological studies. En: Brothwell DR, editor. Dental Anthropology. New York: Pergamon. pp 125-148.

Gradin CJ, Aguerre AM. 1994. Contribución a la arqueología del Río Pinturas, Provincia de Santa Cruz. Concepción de Uruguay: Editorial Búsqueda Ayllu.

Gradin CJ, Aschero C, Aguerre AM. 1976. Investigaciones arqueológicas en la cueva de las Manos Pintadas estancia Alto Río Pinturas (Provincia de Santa Cruz). Relac Soc Argent Antropol 10:201-250.

Graham JW, Cumsille PE, Elek-Fisk E. 2003. Methods for handling missing data. En: Schinka JA, Velicer WF, editores. Research Methods in Psychology. Volume 2 of Handbook of Psychology. New York: John Wiley & Sons. pp. 87-114.

Graham JW, Hofer SM. 2000. Multiple imputation in multivariate research. En: Little TD, Schnabel KU, Baumert J, editores. Modeling longitudinal and multiple-group data: practical issues, applied approaches, and specific examples. Hillsdale. NJ: Erlbaum. pp. 201-218.

Graham JW, Hofer SM, Donaldson SI, MacKinnon DP, Schafer JL. 1997. Analysis with missing data in prevention research. En: Bryant K, Windle M, West S, editores. The science of prevention: methodological advances from alcohol and substance abuse research. Washington.: American Psychological Association. pp. 325-366.

Graham MH. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regresión. Ecology 84: 2809-2815

Graw M. 2001. Significance of the classical morphological criteria for identifying gender using recent skulls. Forensic Science Communications Vol. 3, N°1.

Grimm EC, Lozano-Garcıa S, Behling H, Markgraf V. 2001. Holocene vegetation and climate variability in the Americas. En: Markgraf V, editor. Interhemispheric climate linkages. San Diego: Academic Press. pp. 325-363.

Grimm V, Revilla E, Berger U, Jeltsch F, Mooij WM, Railsback SF, Thulke HH, Weiner J, Wiegand T, DeAngelis DL. 2005. Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. Science 310:987-991.

Grippo JO, Simring M, Schreiner S. 2004. Attrition, abrasion, corrosion and abfraction revisited: a new perspective on tooth surface lesions. J Am Dent Assoc 135:1109-1118.

Guichón RA. 1993 Antropología Física de Tierra del Fuego. Caracterización biológicas de poblaciones prehispánicas. Tesis doctoral inédita, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

Guichón RA. 1995. Vías de análisis, problemas y discusiones en la antropología biológica de Tierra del Fuego. Relac Soc Argent Antropol 20:239-256.

Guichón R. 2002. Biological anthropology in Fuego-Patagonia. En: Briones C, Lanata JL, editores. Archaeological and anthropological perspectives on the native peoples of Pampa, Patagonia, and Tierra del Fuego to the nineteenth century. Westport: Bergin & Garvey. pp. 13-30

Guichón RA, Suby JA. 2006. La colección del Museo de Historia Natural de Londres correspondiente a restos óseos humanos de Patagonia Austral. Magallania 34:47-56.

Guichón R, Neder S, Orellana L. 1993. Algunas consideraciones sobre los diseños de experimentos y estudios observacionales en antropología biológica. Palimpsesto 3: 53-61.

Guichón R, Frascaroli F, Muñoz S. 1996. Diseños de experimentos para el estudio de la variación interobservador: una aplicación en antropología biológica. En: Gómez Otero, editora. Arqueología. Sólo Patagonia. Puerto Madryn: Centro Nacional Patagónico. pp.207-213.

Guichón RA, Borrero LA, Prieto A, Cárdenas P, Tykot R. 2001. Nuevas determinaciones de isótopos estables para Tierra del Fuego. Rev Arg Antrop Biol 3:113-126.

Guichón RA, Suby JA, Casali R, Fugaza MH. 2006. Health at the time of Native-European contact in Southern Patagonia. First steps, results, and prospects. Mem Inst Oswaldo Cruz 101:97-105.

Guside M. 1979. Expedición a Tierra del Fuego. Santiago de Chile: Editorial Universitaria.

Gusinde M. 1989. Los indios de Tierra del Fuego. Tomo IV. Buenos Aires: Centro Argentino de Etnología Americana.

Haberzettl T, Fey M, Lucke A, Maidana N, Mayr C, Ohlendorf C, Schäbitz F, Schleser G, Wille M, Zolitschka B. 2005. Climatically induced lake level changes during the last two millennia as reflected in sediments of Laguna Potrok Aike, southern Patagonia (Santa Cruz, Argentina). J Paleolimnol 33:283-302.

Hair JF, Anderson RE, Tatham RL, Black WC. 1999. Analisis multivariante. Madrid: Pearson Educación.

Hajdas I, Bonani G, Moreno P, Ariztegui D. 2003. Precise radiocarbon dating of Late-glacial cooling in midlatitude South America. Quaternary Res 59:70-78.

Hajduk A. 1991. Las cuentas vitreas del sitio Caepe Malal I (departamento Chos Malal, Neuquén) como indicadores temporales. En: Boschin MT, editora. Cuadernos de investigación. Arqueología y Etnohistoria de la Patagonia Septentrional. Tandil: IEHS. pp. 36- 48

Hajduk A, Biset AM. 1991. Principales características del sitio Caepe Malal I- valle del río Curi Luvu, departamento de Chos Malal (Provincia de Neuquen). Informe preliminar. En: Boschin MT, editora. Cuadernos de investigación. Arqueología y Etnohistoria de la Patagonia Septentrional. Tandil: IEHS. pp. 6-17.

Hajduk A, Biset AM. 1996. Sitio arqueológico Caepe Malal I (cuenca del Curi Leuvu, provincia de Neuquén). En: Gómez Otero J, editora. Arqueología. Sólo Patagonia. Puerto Madryn: Centro Nacional Patagónico. pp. 77-87.

Hajduk A, Cúneo EM. 1997-1998. Rescate arqueológico en San Martín de los Andes (departamento Lácar, provincia del Neuquén) y algunas reflexiones acerca de la cerámica con decoración valdiviana. Relac Soc Argent Antropol 22-23:319-342.

Hajduk A, Cuneo E, Albornoz AM, Della Negra C, Novellino PS. 2000. Nuevas investigaciones desarrolladas en el sitio Caepe Malal I (cuenca del Curi Leuvu, departamento de Chos Malal, provincia de Neuquén. En: Belardi JB, Carvallo MF, Espinosa S, editores. Desde el país de los gigantes. Perspectivas en arqueología. Río Gallegos: Universidad Nacional de la Patagonia Austral. pp 297-313.

Hajduk A, Albornoz A, Lezcano M. 2002. El “Mylodon” en el patio de atrás. Informe preliminar sobre los trabajos en el sitio El Trébol, ejido urbano de San Carlos de Bariloche, provincia de Río Negro. En: Civalero T, Fernández P, Guraieb G, editores. Contra viento y marea. Arqueología de Patagonia. Buenos Aires: Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano y Sociedad Argentina de Antropología. pp. 715-731.

Hamilton MJ, Milne BT, Walker RS, Burger O, Brown JH. 2007. The complex structure of hunter-gatherer social networks. Proc R Soc Lond B Biol Sci 274:2195-2202

Handley LJL, Manica A, Goudet J, Balloux F. 2007. Going the distance: Human population genetics in a clinal world. Trends Genet 23:432-439.

Hanihara T. 2008. Morphological variation of major human populations based on nonmetric dental traits. Am J Phys Anthropol. En prensa.

Hanihara T, Ishida H. 2005. Metric dental variation of major human populations. Am J Phys Anthropol 128:287-298.

Hansen S. 1888. Lagoa Santa Racen. In: Lutken CF (org.). E Museo Lundii, Vol. 5. Kobenhaun: Forste Bind. pp. 1-37.

Hanski I. 1994a. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. Trends Ecol Evol 9:131-135.

Hanski I. 1994b. Spatial scale, patchiness and population dynamics on land. Phil Trans R Soc Lond B 343:19-25

Hanski I. 1999. Metapopulation ecology.New York: Oxford University Press.

Harila V, Heikkinen T, Alvesalo L. 2003. Deciduous tooth crown size in prematurely born children. Early Hum Dev 75:9-20.

Harpending HC, Ward RH. 1982. Chemical systematics and human populations. En: Nitecki M, editor. Biochemical aspects of evolutionary biology. Chicago: University of Chicago Press. pp. 213-256.

Harris EF. 1997. A strategy for comparing odontometrics among groups. Dental Anthropol 12:1-6.

Harris EF. 1998. Ontogenetic and intraspecific patterns of tooth size associations in humans. En: Lukacs JR, editor. Human dental development, morphology, and pathology: a tribute to Albert A. Dahlberg. University of Oregon anthropological. Eugene: University of Oregon. pp. 299-346.

Harris EF, Bailit HL. 1988. A principal components analysis of human odontometrics. Am J Phys Anthropol 73:305-321.

Harris EF, McKee JH. 1990. Tooth mineralization standards for Blacks and Whites from middle southern United States. J Forensic Sci 35:859-872.

Harris EF, Nweeia MT. 1980. Tooth size of Ticuna Indians, Colombia, with phenetic comparisons to other Amerindian. Am J Phys Anthropol 53:81-91.

Harris EF, Rathbun TA. 1991. Ethnic differences in the apportionment of tooth sizes. En: Kelly MA, Larsen CS, editores. Advances in Dental Anthropology. New York: Wiley-Liss. pp. 121–142.

Harrison S, Taylor AD. 1997. Empirical evidence for metapopulation dynamics. En: Hanski I, Gilpin M editores. Metapopulation biology. San Diego: Academic Press. pp. 27-42.

Harvati K, Weaver TD. 2006. Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures. Anat Rec Part A 288A:1225-1233.

Harzer W. 1995. Size relationships and interactions between crown diameters in twins and family members. En: Radlanski RJ, Renz H, editores. Proceedings of the 10th international symposium on dental morphology. Berlin: “M" Marketing Services. pp. 124-135.

Heikkinen T, Alvesalo L, Osborne RH, Pirttiniemi P. 1992. Maternal smoking and tooth formation in the foetus. I. Tooth crown size in the deciduous dentition. Early Hum Dev 30:49-59.

Heikkinen T, Alvesalo L, Osborne RH, Tienari J. 1994. Maternal smoking and tooth formation in the foetus. II. Tooth crown size in the permanent dentition. Early Hum Dev 40:73-86.

Hernández M, Lalueza C, García-Moro C. 1997. Fueguian cranial morphology: the adaptation to a cold, harsh environment. Am J Phys Anthropol 103:103-117.

Heusser CJ. 1987. Fire history of Fuego-Patagonia. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 5:93-109

Heusser CJ. 1993. Late Quaternary forest-steppe contact zone, Isla Grande de Tierras del Fuego, Subantarctic South America. Quaternary Sci Rev 12:169-178.

Heusser CJ. 2003. Ice age southern Andes - A chronicle of paleoecological events. Developments in Quaternary Science 3. Amsterdam: Elsevier.

Heusser CJ, Rabassa J. 1991. Late Holocene forest-steppe interaction at Cabo San Pablo, Isla Grande de Tierra del Fuego, Argentina: Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 9:173-182.

Heusser C, Heusser L, Lowell T. 1999. Paleoecology of the southern Chilean lake district-Isla Grande de Chiloe´ during middle-late Llanquihue glaciation and deglaciation. Geografiska Annaler 81A 2: 231–284.

Hewitt GM. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. Biol J Linn Soc 58:247-276.

Hewitt GM. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. Nature 405:907-913.

Hewitt GM. 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography-or seeing genes in space and time. Mol Ecol 10:537-549.

Hey J, Machado CA. 2003. The study of structured populations - new hope for a difficult and divided science. Nat Rev Genet 4:535-543.

Hidalgo LJ. 1972. Algunas notas sobre los mapuches Protohistóricos. 3ª Semana Indigenista, Universidad Católica de Chile, sede Rgional Temuco, Subdirección de Extensión y Comunicaciones. Temuco: Ediciones Universitarias de la Frontera, Colección documentos de la Frontera Nº 3.

Hillson SW. 1996. Dental Anthropology. Cambridge: Cambridge University Press.

Hillson SW, Fitzgerald CM, Flinn HM. 2005. Alternative dental measurements: proposals and relationships with other measurements. Am J Phys Anthropol 126:413-426**.**

Hoganson J, Ashworth A. 1993. The magnitude and the rapidity of the climate change marking the end of the Pleistocene in mid-latitudes of South America. Palaeogeogr Palaeocl 101:263-270.

Holt B, Benfer Jr RA. 2000. Estimating Missing Data: An Iterative. Regression Approach. J Hum Evol 39:289-296

Hrdlicka A. 1912. Early Man in South America. Bureau of American Ethnology Bulletin 52. Washington, D.C.: Smithsonian Institution.

Hull D. 1992. The effects of the essentialism on taxonomy. Two thousand years of stasis. En: Ereshefsky M, editor. The Units of Evolution. Essays on the Nature of Species. Cambridge: The MIT Press. pp. 199-225.

Humphrey LT. 1998. Growth patterns in the modern human skeleton. Am J Phys Anthropol 105:57-72.

Hunt E. 1981. The Old Physical Anthropology. Am J Phys Anthropol 56:339-346.

Hutchison DW, Templeton AR. 1999. Correlation of pairwise genetic and geographic distance measures: inferring the relative influences of gene flow and drift on the distribution of genetic variability. Evolution 53:1898-1914.

Huxley LL.1868. On the form of the cranium among the Patagonians and Fueguians, with some remarks upon american crania in general. J Anat Physiol 2:253-71.

Hyades P, Deniker J. 1891. Mission scientifique du Cap Horn. Tome VII: Anthropologie et ethnographie. París: Gauthier-Villiers.

Ihaka R, Gentleman R. 1996. R: a language for data analysis and graphics. J Comput Graph Stat 5:299-314.

Imbelloni J. 1923a. Habitantes neolíticos del Lago Buenos Aires. Documentos para la antropología física de la Patagonia Austral. Rev Mus La Plata 27:85-160.

Imbelloni J. 1923b. Introducción a nuevos estudios de craneotrigonometría. An Mus Nac Hist Nat 31:31-94.

Imbelloni J. 1937. Fuéguidos y Láguidos. 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.

Imbelloni J. 1950. La "Tabla clasificatoria de los Indios" a los trece años de su publicación. Runa 3: 200-210

Iscan P, Kedici S. 2003. Sexual variation in bucco-lingual dimensions in Turkish dentition. Forensic Sci Int 137:160-164.

Jackes M. 1992. Paleodemography: problems and techniques. En: Saunders S, Katzenberg A, editores. Skeletal biology of past peoples: research methods. New York: Wiley-Lyss. pp. 189-224.

Jackson J. 1991. A user´s guide to principal components. New York: Wiley-Interscience.

Jernvall J. 2000. Linking development with generation of novelty in mammalian teeth. Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A. 97: 2641-2645

Jernvall J, Jung HS. 2000. Genotype, phenotype and developmental biology of molar tooth characters. Am J Phys Anthrop 43:171-190.

Jernvall J, Thesleff I. 2000. Reiterative signaling and patterning during mammalian tooth morphogenesis. Mech Dev 92:19-29.

Jernvall J, Kettunen P, Karavanova I, Martin LB, Thesleff I. 1994. Evidence for the role of the enamel knot as a control center in mammalian tooth cusp formation: non-dividing cells express growth stimulating Fgf-4 gene. Int J Dev Biol 38:463-469.

Johnson GA. 1982 Organizational structure and scalar stress. En: Renfrew C, Rowlands M, Seagraves BA, editores. Theory and explanation in archaeology. New York: Academic Press. pp. 389-421.

Johnson JB, Omland KS. 2004. Model selection in ecology and evolution. Trends Ecol Evol 19:101-108.

Jungers WL, Falsetti A, Wall CE. 1995. Shape, relative size and size-adjustments in morphometrics. Yrbk Phys Anthropol 38:137-161.

Kaidonis J, Richards LC, Townsend G, Tansley GD. 1998. Wear of human enamel: a quantitative in vitro assessment. J Dent Res 77:1983-1990.

Kassai Y, Munne P, Hotta Y, Penttilä E, Kavanagh K, Ohbayashi N, Takada S, Thesleff I, Jernvall J, Itoh N. 2005. Regulation of mammalian tooth cusp patterning by ectodin. Science 309:2067-2070.

Kelly RL. 1983. Hunter-gatherer mobility strategies. J Anthropol Res 39:277-306.

Kelly RL. 1992. Mobility/Sedentism: concepts, archaeological measures, and effects. Annu Rev Anthropol 21:43-66.

Kelly RL. 1995. The forager spectrum: diversity in hunter-gatherer lifeways. Washington: Smithsonian Institution Press.

Kelly RL. 2003. Colonization of New Land by Hunter-Gatherers. Expectations and Implications Based on Ethnographic Data. En: Rockman M, Steele J, editores. Colonization of Unfamiliar Landscapes. Londres: Routledge. pp. 44-58

Keranen SV, Kettunen P, Aberg GT, Thesleff I, Jernvall J. 1999. Gene expression patterns associated with suppression of odontogenesis in mouse and vole diastema regions. Dev Genes Evol 209:495-506.

Kidwell SM, Holland SM. 2002. Quality of the fossil record: Implications for evolutionary biology. Annu Rev Ecol Syst 33:561-588.

Kimura M, Weiss G. 1964. The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. Genetics 49:561-576.

Klingenberg CP, Monteiro LR. 2005. Distances and directions in multidmensional shape spaces: Implications for morphometric applications. Syst Biol 54:678-688.

Konigsberg LW, Hens SM. 1998. Use of ordinal categorical variables in skeletal assessment of sex from the cranium. Am J Phys Anthropol 107:97-112.

Kozameh L, Barbosa E. 1992. Patrones de abrasión dentaria en restos esqueletales. En: Fernandez J, editor. La cueva Haichol. Arqueología de los Pinares Cordilleranos del Neuquén. An Arqueol Etnol 43-45:613-630.

Kozameh L. 1993. Patrones de abrasión dentaria en dos poblaciones prehistóricas Argentinas. B Soc Esp Antropol Biol 14:81-104.

Kozameh L. 2004. Lago Salitroso. Análisis dentario en dos restos humanos. En: Civalero T, Fernández P, Guraieb G, editores. Contra viento y marea. Arqueología de Patagonia. Buenos Aires: Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano y Sociedad Argentina de Antropología. pp. 339-346.

Kozameh L, Benítez A. 2005. Diversos usos instrumentales del aparato masticatorio en restos humanos de la Patagonia Argentina. Rev Arg Antrop Biol 7:124.

Kraus BS, Jordan RE. 1965. The human dentition before birth. Philadelphia: Lea & Febiger.

Lagiglia H. 1956. Estudios arqueológicos en el Rincón del Atuel, Departamento de San Rafael, Mendoza. Anales de Arqueología y Etnología 12:229-288.

Lagiglia H. 1977. Dinámica cultural en el Centro Oeste y sus relaciones con áreas aledañas argentinas y chilenas. Actas del VII Congreso de Arqueología Chilena II: 531-560.

Lagiglia H. 1994. El contexto arqueológico del Cementerio de Jaime Prats y su fechado C-14. Actas y Memorias del XI Congreso Nacional de Arqueología Argentina 2:11-112.

Lagiglia H. 1999. Nuevos fechados radiocarbónicos para los agricultores incipientes del Atuel. Actas del XII Congreso Nacional de Arqueología Argentina 3:239-250.

Lahr MM. 1995. Patterns of modern human diversification: Implications for Amerindian origins Am J Phys Anthropol 38:163-198.

Lahr MM, Wright RVS. 1996. The question of robusticity and the relationship between cranial size and shape in *Homo sapiens*. J Hum Evol 31:157-191.

Lalueza C. 1996. Mitochondrial DNA haplogrupos in four tribes from Tierra del Fuego-Patagonia: inferences about the peopling of Americas. Hum Biol 68:855-871.

Lalueza Fox C, Hernández M, García Moro C. 1996. Craniometric analysis in groups from Tierra del Fuego- Patagonia and the peopling of the south extreme of the Americas. Human Evolution 11: 217-224.

Lalueza C, Pérez-Pérez A, Prats E, Cornudella L, Turbón D. 1997. Lack of founding amerindian mitochondrial DNA lineages in extinct aborigines from Tierra del Fuego-Patagonia. Hum Mol Genet 6:41-46.

Laming Emperaire JA. 1961. Les gisements des iles Englefield et Vivian dans la mer d´Otway (Patagonie australe). J Soc Am 50:7-77.

Laming Emperaire JA, Lavallee D, Humbert R. 1972. Le site de Marassi en Terre du Feu. Objects et Mondes XII . Paris, Francia.

Lanata JL, Garcia A. 2005. Environmental corridors and early human dispersal in South America. 70th Annual Meeting of the Society for American Archaeology in Salt Lake City.

Lande R. 1977. Statistical tests for natural selection on quantitative characters. Evolution 31: 442-444.

Lande R. 1979. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. Evolution 33: 402-416.

Lande R, Arnold SJ. 1983. The measurement of selection on correlated characters. Evolution 37:1210-1226.

Lapointe F-J, Legendre P. 1992. Statistical significance of the matrix correlation coefficient for comparing independent phylogenetic trees. Syst Biol 41: 378-384

Laría SC. 1961. Contribución al estudio de la arqueología de la región este de Río Negro. An Arqueol Etnol 16:247-257.

Laurikkala J, Kassai Y, Pakkasjarvi L, Thesleff I, Itoh N. 2003. Identification of a secreted BMP antagonist, ectodin, integrating BMP, FGF and SHH signals from the tooth enamel knot. Dev Biol 264:91-105.

Le Corre V, Kremer A. 1998 Cumulative effects of founding events during colonisation on genetic diversity and differentiation in an island and stepping-stone model. J Evol Biol 11:495-512.

Leamy LJ, Routman EJ, Cheverud JM. 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.

LeBlanc SA, Black B. 1974. A long term trend in tooth size in the Eastern Mediterranean. Am J Phys Anthropol 41:417-422.

Lee SH. 2001. Assigned resampling method: A new method to estimate size sexual dimorphism in samples of unknown sex. Anthrop Rev 64:21-39.

Legendre P, Fortin MJ. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. Vegetatio 80:107-138.

Legendre P, Lapointe F-J, Casgrain P. 1994. Modelling brain evolution from behavior: a permutational regression approach. Evolution 48:1478-1499.

Legoupil D. 1985-1986. Los indios de los archipiélagos de la Patagonia: Un caso de adaptación a un ambiente adverso. An Inst Patagon 16:45-52.

Legoupil D. 1994. El archipiélago del Cabo de Hornos y la costa sur de la isla Navarino: poblamiento y modelos económicos. An Inst Patagon Ser Cs. Hum 22:101-121.

Lehmann-Nitsche R. 1905. Túmulo indígena en las islas del delta del Paraná estudiado por Luis Maria Torres. Revista de Derecho, Historia y Letras 23:193-212.

Lehmann-Nitsche R. 1910. Catálogo de la Sección Antropología del Museo de La Plata. Buenos Aires: Imprenta Coni Hnos.

León RJC, Bran D, Collantes M, Paruelo JM, Soriano A. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. Ecol austral 8:125-144.

Levin SA. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. Ecology 73:1943-1967.

Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bull Ent Soc Amer 15:237-240.

Lista R. 1879 (2006). Viaje al país de los Tehuelches. Exploraciones en la Patagonia Austral. Buenos Aires: MC Editores.

Liversidge H. 2003. Variation in modern human dental development. En: Thompson JL, Krovitz GE, Nelson AJ, editores. Patterns of growth and development in the genus *Homo*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 73-113.

Liversidge HM, Dean MC, Molleson TI. 1993. Increasing human tooth length between birth and 5.4 years. Am J Phys Anthropol 90:307-313.

Lovejoy CO, Meindl RS, Prysbeck TR, Mensforth RP. 1985. Chronological metamorphosis of the auricular auricular surface of the ilium: A new method for the determination of adult skeletal age-at-death. Am J Phys Anthropol 68:15-28.

Lukacs JR, Hemphill BE. 1991. The dental anthropology of prehistoric Baluchistan: A morphometric approach to the peopling of South Asia. En: Kelley MA, Larsen CS, editors. Advances in dental anthropology. New York: Wiley-Liss, Inc. pp. 77-119.

Macchiarelli R. 1989. Prehistoric fish-eaters along the eastern Arabian coasts: Dental variation, morphology, and oral health in the Ra's al-Hamra community (Qurum, Sultanate of Oman, 5th-4th millennia BC). Am J Phys Anthropol 78:575-594.

MacDonald DH, Hewlett BS. 1999. Reproductive interests and forager mobility. Curr Anthropol 40:501-523.

Madrid P, Barrientos G. 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. Relac Soc Argent Antropol 25:179-206.

Mahalanobis PC. 1925. Analysis of race mixture in Bengal. J Asiatic Soc Bengal 23:301-333.

Mahalanobis PC. 1930. On test and measures of group divergence. J Asiatic Soc Bengal 26:541-588.

Mahalanobis PC. 1936. On the generalizated distance in statistics. Proc Nat Inst Sci India 2: 49-55

Makarenkov V, Casgrain P. 2000. T-REX Package of Application Programs for Tree and Reticulogram Reconstruction.Montreal, Canada: Department of Biological Sciences, University of Montreal.

Makarenkov V. 2001. T-REX: Reconstructing and visualizing phylogenetic trees and reticulation networks. Bioinformatics 17:664-668.

Malecot G. 1955. The Decrease of Relationship with Distance. Cold Springs Harbor Symposium on Quantitative Biology 20:52-53.

Mancini MV. 1998. Vegetational changes during the Holocene in Extra-Andean Patagonia, Santa Cruz Province, Argentina. Paleogeogr Paleoclim Paleoecol 138:207-219.

Mancini MV. 2002. Vegetation and climate during the Holocene in Southwest Patagonia, Argentina. Review of Paleobotany and Palynology 122:101-115.

Mancini MV. 2003. Paleoecología del Cuaternario Tardío en el Sur de la Patagonia (46º-52º S), Argentina. Rev Mus Argent Cienc Nat 5:273- 283.

Mancini MV, Paez MM, Prieto AR, Stutz S, Tonello M, Villanova I. 2005. Mid-Holocene climatic variability reconstruction from pollen records (32°-52°S, Argentina). Quaternary Int 132:47-59.

Mancini MV, Trivi de Mandri ME. 1994. Vegetación en el área Río Pinturas: analisis políinico del Alero Cardenas. En: Gradin CJ, Aguerre AM, editores. Contribución a la arqueología del Río Pinturas. Concepción del Uruguay: Búsqueda de Ayllu. pp. 48-62.

Mandrini R, Ortelli S. 1992. Volver al país de los araucanos. Buenos Aires: Editorial Sudamericana.

Manica A, Amos W, Balloux F, Hanihara T. 2007. The effect of ancient population bottlenecks on human phenotypic variation. Nature 448:346-348.

Manica A, Prugnolle F, Balloux F. 2005. Geography is a better determinant of human genetic differentiation than ethnicity. Human Genetics 118: 366-371

Manly FJ. 1994. Multivariate statistical methods. A primer. Second edition. London: Chapman & Hall.

Mansilla LV. 1928. Una expedición a los Indios Ranqueles. Buenos Aires: Editorial Rosso.

Mantel N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. Cancer Res 27: 209-220.

Marcellino AJ. 1985. La antropología física en Argentina. En: La evolución de las ciencias en la República Argentina 1872-1972. Tomo X: Antropología. Buenos Aires: Sociedad Científica Argentina. pp. 105-151.

Marcellino AJ. 1992. Estudio osteologico de restos humanos arqueologicos. En: Fernández J, editor. La cueva Haichol. Arqueología de los pinares cordilleranos de Neuquén. Anales de Arqueología y Etnología 43-45:539-580

Marcellino AJ, Colantonio SE. 2000. Los cráneos aborígenes más antiguos de Argentina: Un ensayo clasificatorio. En: Caro Dobón L, Rodríguez Otero H, Sánchez Compadre E, editores. Tendencias actuales de investigación en la Antropología Física española. España: Editorial Universidad de León. pp. 205-218.

Marconetto MB. 2002. Análisis de los vestigios de combustión de los sitios Alero Don Santiago y Campo Moncada. En: Pérez de Micou C, editora. Plantas y cazadores en Patagonia. Buenos Aires: Facultad de Filosofía y Letras, UBA. pp. 33-53.

Marcus LF. 1990. Traditional morphmetrics. En: Rohlf FJ, Bookstein FL, editores. Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. Special Publication Number 2. Ann Arbor, Michigan: The University of Michigan Museum of Zoology. pp. 77-122.

Marelli C. 1913. Contribución a la craneología de las primitivas poblaciones de la Patagonia. Observaciones morfobiométricas. Anales del Museo Nacional de Historia Natural 26:31-91.

Markgraf V. 1983. Late postglacial vegetacional and paleoclimatic change in subartic temperature and arid environments in Argentine. Palynology 7:43-70.

Markgraf V. 1984. Late Pleistocene and Holocene vegetation history of temperate Argentina: Lago Morenito, Bariloche. Dissertationes Botanicae 72: 235-54

Markgraf V. 1988. Fell's Cave: 11,000 years of changes in paleoenvironments, fauna, and human occupation. En: Hyslop J, editor. Travels and Archaeology in South Chile. J. B. Bird. Iowa: University of Iowa Press. pp. 196- 201.

Markgraf V. 1989. Paleoclimatesin central and South America since 18,000 BP based on pollen and lake level records. Quaternary Sci Rev 8: 1-24.

Markgraf V. 1991. Younger Dryas in southern South America? Boreas 20:63-69.

Marquez Miranda F. 1946. The Diaguita of Argentina. En: Steward, J, editor. Handbook of South American Indians. Washington: Smithsonian institution, Bureau of American Ethnology. pp. 637-654:

Marroig G, Cheverud JM. 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. 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, Olavaria. pp. 25.

Martínez G. 2004 Resultados Preliminares de las investigaciones arqueológicas realizadas en el curso inferior del río Colorado (Pdos. de Villarino y Patagones). En: Martínez G, Gutierrez M, Curtoni R, Berón M, Madrid P, editores. Aproximaciones Contemporáneas a la Arqueología Pampeana. Olavaria: Facultad de Ciencias Sociales (UNCPBA). pp. 275-292.

Martínez G, Figuerero Torres MJ. 2000. Sitio arqueológico La Petrona (Partido de Villarino, provincia de Buenos Aires): Análisis de las modalidades de entierro en el área sur pampeana. Relac Soc Argent Antropol 25:227-248.

Martínez G, Flensborg G, López R, Bonetti A, Stoessel L, Álvarez MC. 2004. Análisis preliminar de los entierros humanos del sitio Paso Alsina 1 (Pdo. de Patagones, Pcia. de Buenos Aires). Libro de Resúmenes del XV Congreso Nacional de Arqueología Argentina, Río Cuarto. pp. 220.

Martínez G, Bayala P, Flensborg G. 2006. Análisis preliminar de los entierros humanos del sitio Paso Alsina 1 (Partido de Patagones, Provincia de Buenos Aires). Intersecciones antropol 7: 95-108.

Martinic M. 1976. Hallazgo y excavación de una tumba Aonikenk en Cerro Johnny ("Brazo Norte"), Magallanes. An Inst Patagon 7:95-104.

Martinic M. 1999. Dawsonians o Selkk: otro caso de mestizaje aborigen historico en Magallanes. Ans Inst Pat Ser Cienc Hum 27: 79-88.

Massone M. 1984. Los paraderos tehuelches y prototehuelches en la costa del estrecho de Magallanes. An Inst Patagon Ser Cienc Soc 15:27-42.

Massone M. 2003: Fell 1 hunters' fire hearths in Magallanes area by the end of the Pleistocene. En: Miotti L, Salemme M, Flegenheimer N, editors. Where the South Winds Blow. Texas: Center for the Study of First Americans-Texas A& M University Press, College Station. pp. 153-159.

Matalova E, Kovaru F, Misek I. 2006. Caspase 3 activation in the primary enamel knot of developing molar tooth. Physiol Res 55. En prensa.

Matsumura H, Hudson M. 2005. Dental perspectives on the population history of Southeast Asia. Am J. Phys Anthropol 127: 182–209

Mayhall JT. 2000. Dental morphology: Techniques and strategies. En: Katzemberg MA, Saunders SR, editores. Biological anthropology of the human skeleton. pp 103-134. New York: Willey-Liss.

Mayhall JT, Kanazawa E. 1989. Three-dimensional analysis of the maxillary first molar crowns of Canadian Inuit. Am J Phys Anthropol 78:73-78.

Mayr E. 1968. Theory of biological classification. Nature 220:545-548.

Mazzanti D. 2003. Territorialidad y sociedades indígena durante los últimos 1000 años. Actas de las V Jornadas de Sociedades Indígenas Pampeanas, Mar del Plata. pp 3-10.

McCollum M, Sharpe P. 2001. Developmental genetics and early hominid craniodental evolution. BioEssays 23:481-493.

McCulloch RD, Clapperton CM, Rabassa J, Currant A. 1997. The natural setting. The glacial and post-glacial environmental history of Fuego-Patagonia. En: Mcewan C, Borrero LA, Prieto A, editores. Patagonia. Natural history, prehistory, and ethnography at the uttermost end of the earth. London: British Museum Press. pp. 12-31.

McCulloch RD, Bentley MJ, Purves RS, Hulton NRJ, Sugden DE, Clapperton CM. 2000. Climatic inferences from glacial and palaeoecological evidence at the last glacial termination, Southern South America. J Quaternary Sci 15:409-417.

McKern T, Stewart T. 1957. Skeletal age changes in young American males. Technical Report E P-45. Headquarters, Quartermaster Research and Development Command. Natik, Massachussets.

Meindl RS, Lovejoy CO. 1985. Ectocranial suture closure: a revised method for the determination of skeletal age at death based on the lateral-anterior sutures. Am J Phys Anthropol 68:57-66.

Meltzer DJ. 1999. Comment on "Reproductive interests and forager mobility," by D. MacDonald and B.S. Hewlett. Curr Anthropol 40:519-520.

Mena F. 1987. Investigciones sobre cazadores continentales en Aisén, Chile. Com I Jornadas de Arq de la Pat. Gob Pcia Chubut Sr. Hum 2:161-170.

Mena F, Reyes O, Stafford Jr. ThW, Southon J. 2003. Early human remains from Baño Nuevo-1 Cave (Central Patagonian Andes, Chile). Quatern Int 109-110:123-132.

Mendez G, Salceda S. s/f. Informe preliminar del estudio bioantropológico de los restos óseos humanos procedentes de Napostá (Bahía Blanca, Provincia de Buenos Aires). Ms.

Mendez G, Salceda SA. 1995. Metric and non-metric variants in prehistoric populations of Argentina. Revista di Antropología 73:145-158

Mendez G. Salceda SA, López Armengol MF. 1997. Significado adaptativo de la morfología craneofacial humana. Biogeographica 73:57-66.

Mendonça OJ. 1993. Intergroupal variability in dental microwear: Study of three samples of hunter-gatherers and agriculturalists-pastoralists from prehistoric Argentina. Tesis de Maestría nédita. University of Chicago, Chicago.

Menghin OFA. 1952. Fundamentos cronológicos de la prehistoria de Patagonia. Runa 5:23-43.

Merriwether DA, Rothhammer F, Ferrell RE. 1995. Distribution of the four founding lineage haplotypes in Native Americans suggests a single wave of migration for the New World. Am J Phys Anthropol 98:411-430.

Métraux A. 1946. Ethnography of the Chaco. En: Steward, J, editor. Handbook of South American Indians. Wshington: Smithsonian Institution, Bureau of American Ethnology. pp.197-370

Micheli CT. 1983. Los Huarpes protohistóricos. San Juan: Insitituto de Investiacions Antropologicas y Museo. FFHyA, UNSJ.

Miller S. 1978. Araucanian population density: an error in the handbook of South American Indians. Am Anthrop 80:940-942.

Miotti LL. 1993. La ocupación humana de la Patagonia austral durante el Holoceno. En: Iriondo M, editor. El Holoceno en la Argentina, Volumen 2: 94-130. Corrientes: CADINQUA.

Miotti LL. 2006. Paisajes domésticos y sagrados desde la arqueología de los cazadores-recolectores en el Macizo del Deseado, Provincia de Santa Cruz. Cazadores Recolectores del cono sur. Revista de Arqueología 1:11-40.

Miotti LL, Salemme MC. 1999. Biodiversity, taxonomic richness and specialists-generalists during Late Pleistocene/Early Holocene times in Pampa and Patagonia (Argentina, Southern South America). Quaternary Int 53-54:53-68.

Miotti LL, Salemme MC. 2003. When Patagonia was colonized: people mobility at high latitudes during Pleistocene/Holocene transition. Quaternary Int 109-110:95-111.

Miotti LL, Salemme, MC. 2004. Poblamiento, movilidad y territorios entre las sociedades cazadoras-recolectoras de Patagonia. Complutum 15:177-200.

Miotti LL, Vázquez M, Hermo D. 1999: Piedra Museo: un yamnagoo pleistocénico de los colonizadores de la meseta de Santa Cruz. El estudio de la arqueofauna. Soplando en el Viento. Actas III Jornadas de Arqueología de la Patagonia, Neuquen-Buenos Aires. pp. 113-135.

Miranda S. 1986. Características morfológico dentarias del cráneo del Cerro Yanquenao. Provincia del Chubut. En: Gradin CJ, editor. Grabados rupestres del Cerro Yanquenao en la Provincia del Chubut. Chubut: Publicación del Gobierno del Chubut.

Moorrees CFA , Reed RB. 1954. Biometrics of crowding and spacing of the teeth in the mandible. Am J Phys Anthropol 12:77-88.

Moorrees CFA, Fanning EA, Hunt EE. 1963. Age variation of formation stages for ten permanent teeth. J Dent Res 42:1490–1502.

Moraga M, Rocco P, Miquel JF, Nervi F, Llop E, Chakraborty R, Rothhammer F, Carvallo P. 2000. Mitochondrial DNA polymorphisms in Chilean aboriginal populations: Implications for the peopling of the southern cone of the continent. Am J Phys Anthropol 113:19-29.

Moreno F. 1876. Viaje a la Patagonia septentrional. An Soc Cient Argent 1:182-197.

Moreno F. 1874. Cementerios y paraderos prehistóricos de la Patagonia. An Cient Argent 1:2-13.

Moreno F. 1880. Sur deux crânes prehistoriques rapportes du Rio Negro. Bull Soc Anthr París 3:490-497.

Moreno F. 1901.Notes of the anthropogeography of Argentina. Geogr J 18:574-589

Moreno JE, Castro AS, Pepe F. 2000. Rompecraneos. En: Belardi JB, Carvallo MF, Espinosa S, editores. Desde el país de los gigantes. Perspectivas en arqueología. Río Gallegos: Universidad Nacional de la Patagonia Austral. pp. 563-586.

Morton Samuel George. 1839. Crania americana, or, a comparative view of the skulls of various aboriginal nations of North and South America. Philadelphia: J.Dobson.

Mosimann JE. 1970. Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. J Am Stat Assoc 65:930-945.

Mosimann JE, James FC. 1979. New statistical methods for allometry with application to Florida red-winged blackbirds. Evolution 33:444-459.

Musters G. 1911 (2005).Vida entre los Patagones. Buenos Aires: El Elefante Blanco.

Nagaoka T, Hirata K. 2006. Tooth size of the medieval period people of Japan. Anthropol Sci 114: 117–126.

Nee S, May RM. 1997. Extinction and the loss of evolutionary history. Science 278:692-694.

Nei M, Kumar S. 2000. Molecular Evolution and Phylogenetics. New York: Oxford University Press.

Nei M., Maruyama T, Chakraborty R. 1975. The bottleneck effect and genetic variability of populations. Evolution 29:1-10.

Neme G. 2002. Arqueología del Alto valle del río Atuel: Modelos problemas y perspectivas en el estudio de las regiones de altura del sur de Mendoza. En: Gil A, Neme G, editores. Entre Montañas y Desiertos. Arqueología del Sur de Mendoza. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Antropología. pp. 65-83.

Neme G, Gil A. 2001. El patrón cronológico en las ocupaciones humanas del Holoceno medio del sur mendocino. Implicancias para el poblamiento humano en areas áridas y semiáridas. Libro de resúmenes del XIV Congreso Nacional de Arqueología Argentina. Rosario. pp. 253-254.

Neme G, Gil A. 2005. Aportes para la discuión del intercambio en el sur de Mendoza. Actas del XVI Congreso Nacional de Arqueología Chilena. pp. 317-326.

Neme G, Gil A, Duran V. 2005. Late Holocene in southern Mendoza (northewestern Patagonia): Radiocarbon pattern and human occupation. Before Farming 2005/2: 5.

Neves WA, Powell JF, Ozolins EG. 1999. Extra-continental mor-. phological affinities of Palli Aike, southern Chile. Interciencia. 24:258–263

Neves WA, Prous A, González-José R, Kipnis R, Powell J. 2003. Early Holocene human skeletal remains from Santana do Riacho, Brazil: implications for the settlement of the New World. J Hum Evol 45:19-42

Neves WA, Hubbe M, Piló LB. 2007. Early Holocene human skeletal remains from Sumidouro Cave, Lagoa Santa, Brazil: History of discoveries, geological and chronological context, and comparative cranial morphology. J Hum Evol 52:16-30

Novellino P. 2002. Bioarqueología del Sur de Mendoza. En: Gil A, Neme G, editores. Entre montañas y desiertos: Arqueología del sur de Mendoza. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Antropología. pp. 119-139.

Novellino P, Guichón R. 1995. Bioindicadores en restos humanos del cementerio prehistórico de Jaime Prats (San Rafael, Mendoza). Informe preliminar. Notas del Museo nº 38. Mendoza: Museo Municipal de Historia Natural de San Rafael.

Novellino P, Guichón R. 1997-1998. Comparación de indicadores de dieta y salud entre el sur de Mendoza y el sur de San Juan-norte de Mendoza. Relac Soc Argent Antropol 22-23:125-138.

Novellino P, Guichón R, Lagiglia H. 1996. Estudio de indicadores biológicos en restos humanos del sur de Mendoza (sitio Jaime Prats). Arqueología 6:69-82.

Novellino P, Barrientos G, Perez I, Bernal V, Béguelin M. 2003. Morfometría de las poblaciones humanas tardías del Sur de Mendoza. Rev Arg Antrop Biol. pp. 97.

Ocampo C, Rivas P, Aspillaga E. 2000. Chenke Bahía Felipe, costa noroccidental de Tierra del Fuego. An Inst Patagon 28:215-224.

Oden NL, Sokal RR. 1986. Directional autocorrelation: an extension of spatial correlograms to two dimensions. Syst Zool 35:608-617.

Ohazama A, Sharpe PT. 2004. TNF signalling in tooth development. Curr Opin Genet Dev 14:513-519.

Oliva F, Moirano J, Saghessi M. 1991. Estado de las investigaciones en el sitio Laguna de Puan 1. Boletín del Centro 2.

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.

O'Rourke DH, Crawford MH. 1980. Odontometric microdifferentiation of transplanted Mexican Indian populations: Cuanalan and Saltillo. Amer J Phys Anthrop 52:421-434

Orquera LA. 1987. Advances in the archaeology of the Pampa and Patagonia. J World Prehist 1:333-413.

Orquera LA. 2005. Mid-Holocene littoral adaptation at the southern end of South America. Quaternary Int 132:107–115

Orquera LA, Piana EL. 1988. Human littoral adaptation in the Beagle Channel region: the maximum possible age. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 5:133-165

Orquera LA, Piana EL. 1999a. Arqueología de la región del canal Beagle (Tierra del Fuego, República Argentina). Buenos Aires: Sociedad Argentina de Antropología.

Orquera LA, Piana EL. 1999b. La vida material y social de los Yámana. Buenos Aires: EUDEBA.

Orquera LA, Piana EL. 2000. Composición de conchales de la costa del Canal Beagle (Tierra del Fuego, República Argentina)- Primera parte. Relac Soc Argent Antropol 25:249-274.

Ortiz Troncoso O. 1972. Material lítico de Patagonia Austral. Seis yacimientos de superficie. An Inst Patagon 3:49-82.

Ortiz Troncoso O. 1975. Los yacimientos de Punta Santa Ana y Bahía Buena (Patagonia Austral): excavaciones y fechados radiocarbónicos. An Inst Patagon 6: 93-122.

Osborn JW. 1978. Morphogenetic gradients: Fields versus clones. En: Butler PM, Joysey KA, editores. Development, function and evolution of teeth. New York: Academic Press. pp. 171-201.

Outes F. 1905. La edad de piedra en Patagonia. Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires 12:203-365

Outes F. 1907. Arqueología de San Blas (provincia de Buenos Aires). An Mus Nac Buenos Aires 16:249-273.

Oxnard CE. 1978. One biologist's view of morphometrics. Annu Rev Ecol Syst 9:219-241.

Paez MM. 1991. Palinología de Campo Moncada 2 (Chubut): interpretación paleoecológica para el Holoceno. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de La Plata, La Plata.

Paez MM, Prieto A, Mancini M. 1999. Fossil pollen from Los Toldos locality: A record of the Late-Glacial transition in the Extra-Andean Patagonia. Quaternary Inter 53/54:69-75.

Paez MM, Zarate M, Mancini MV, Prieto A. 2004. Paleoenviroments during the Pleistocene-Holocene Transition in southern South America, Argentina. En: Miotti L, Salemne M, Flegenheimer N, editores. Where the south winds blow. Ancient evidence of Paleo South Americans. Texas: Center for the study of the First Americans (CSFA), Texas A&S Press. pp. 121-125.

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.

Paul CRC. 1982. The adequacy of the fossil record. En: Joysey KA, Friday AE, editores. Problems of phylogenetic reconstruction. London: Academic Press. pp. 75-117.

Paunero RS. 2000. Localidad Arqueológica Cerro Tres Tetas. En: Miotti LL, Salemme M, Cattáneo R, Paunero R, editores. International Workshop of INQUA "The colonization of South America during the Pleistocene/Holocene Transition", Book of Abstracts. La Plata: Universidad Nacional de La Plata. pp. 89-100.

Pearson OM, Millones M. 2005. Rasgos esqueletales de adaptación al clima y a la actividad entre los habitantes aborígenes de Tierra del Fuego. Magallania 33:37-50.

Pendall E, Markgraf V, White J, Dreir M. 2001. Multiproxy record of late Pleistocene-Holocene climate and vegetation changes from a peat bog in Patagonia. Quaternary Res 55: 168-178.

Pérez de Micou C, Bellelli C, Aschero C. 1992. Vestigios minerales y vegetales en la determinación del territorio de explotación de un sitio. En: Borrero L, Lanata JL, editores. Análisis Espacial en la Arqueología Patagónica. Buenos Aires: Ayllu S.R.L. pp. 57-86.

Perez SI. 2006. El poblamiento holocénico del Sudeste de la Región Pampeana: un estudio de morfometría geométrica craneofacial. Tesis doctoral inédita, Universidad Nacional de La Plata, La Plata.

Perez SI. 2007. Artificial cranial deformation in South America: A geometric morphometrics approximation. J Archaeol Sci 34:1649-1658

Perez SI, Beguelin M, Del Papa M. 2004. Evaluación de relaciones biológicas regionales y extra regionales de muestras del N.O. de Santa Cruz. En: Civalero MT, Fernández PM Guráieb AG, editores. Contra viento y marea. Arqueología de Patagonia. Buenos Aires: Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano y Sociedad Argentina de Antropología. pp. 437-359.

Perez SI, Bernal V, Gonzalez PN. 2007. Morphological differentiation of aboriginal human populations from Tierra del Fuego (Patagonia): Implications for South American peopling. Am J Phys Anthropol 133:1067-1079.

Pérez-Pérez A, Lalueza C. 1992. Indicadores de presión ambiental en aborígenes de Fuego Patagonia. Un reflejo de la adaptación a un ambiente adverso. An Inst Patagon Ser Cienc Hum 21:99-108.

Perzigian AJ. 1975. Natural selection on the dentition of an Arikara population. Am J Phys Anthropol 42:63-70.

Perzigian AJ. 1981. Allometric analysis of dental variation in a human population Am J Phys Anthropol 54:341-345.

Peterson MA, Denno RF. 1998. The influence of dispersal and diet breadth on patterns of genetic isolation by distance in phytophagous insects. Am Nat 152:428-446.

Pettenati-Soubayroux I, Signoli M, Dutour O. 2002. Sexual dimorphism in teeth: discriminatory effectiveness of permanent lower canine size observed in a XVIIIth century osteological series. Forensic Sci Int 126:227-232.

Phenice TW. 1969. A newly developed visual methods of sexing os pubis. Am J Phys Anthropol 30:297-301.

Piana EL. 1984. Arrinconamiento o adaptación en Tierra del Fuego. Ensayos de Antropología Argentina. Buenos Aires: Editorial de Belgrano.

Pigafetta A. 1520. Primer viaje en torno del globo. Buenos Aires: Colección Austral.

Pinhasi R. 1998. An odontometric investigation of the affinities of the Nazlet Khater specimen to prehistoric, protohistoric and modern African populations. Dental Anthropol 12:2-10.

Plavcan JM. 1994. Comparison of four simple methods for estimating sexual dimorphism in fossils. Am J Phys Anthropol 94:465-476.

Podgorny I. 2002. “Ser todo y no ser nada”: paleontología y trabajo de campo en la Patagonia Argentina a fines del siglo XIX. En: Visacovsky S, Guber R, editores. Historias y estilos de trabajo de campo en la Argentina. Buenos Aires: Antropofagia. pp. 31-77.

Pogson GH, Taggart CT, Mesa KA, Boutilier RG. 2001. Isolation by distance in the Atlantic cod, Gadus morhua, at large and small geographic scales. Evolution 55:131-146.

Politis G. 1984. Investigaciones arqueológicas en el área Interserrana Bonaerense. Etnía 32:7-52.

Politis G, Madrid P. 2001 Arqueología Pampeana: estado actual y perspectivas. En: Berberián E, Nielsen A, editores. Historia Argentina Prehispánica. Córdoba: Editorial Brujas. pp. 737-814.

Polly PD. 2005. Development, Geography, and Sample Size in P matrix evolution: molar-shape change in island populations of Sorex araneus. Evol Dev 7:29-41.

Potter RH. 1972. Univariate versus multivariate differences in tooth size according to sex. J Dent Res 51:716-722.

Potter RH, Rice JP, Dahlberg AA, Dahlberg T. 1983. Dental size traits within families: Path analysis for first molar and lateral incisor. Am J Phys Anthropol 61:283-289.

Powell JF, Neves WA. 1999. Craniofacial morphology of the first americans: pattern and process in the peopling of the New World. Yrbk Physl Anthropol 42:153-188.

Prates L, Martinez G, Scabuzzo C. 2006. Evidencias arqueológicas del Holoceno tardío final en el curso del medio del Río Colorado (provincia de Río Negro): Sitio Don Aldo 1. Cazadores Recolectores del Cono Sur. Revista de Arqueología 1:163-178.

Prieto A. 1988. Geología del cuaternario en el área de Cabo Negro, Estrecho de Magallanes, Chile. An Inst Patagon Ser Cienc Nat 18:35-41.

Prugnolle F, Manica A, Balloux F. 2005. Geography predicts neutral genetic diversity of human populations. Curr Biol 15:R159-R160.

Pucciarelli HM, Sardi ML, Jimenez López JC, Serrano C. 2003. Early peopling and evolutionary diversification in America. Quaternary Int 109-110C:123-132.

Pucciarelli H, Neves W, González-José R, Sardi M, Ramírez Rozzi F Struck A, Bonilla MY. 2006. East-West cranial differentiation in pre-columbian human populations of South America. Homo 57:133-150.

Rabassa J, Clapperton C. 1990. Quaternary glatiations of the Southern Andes. Quaternary Sci Rev 9:153-174.

Rabassa J, Heusser CJ, Stuckenrath R. 1986. New data on Holocene sea transgression in the Beagle Channel: Tierra del Fuego, Argentina. Quaternary of South America & Antarctic Península 4:291-309.

Rabassa J, Coronato A, Bujalesky G, Salemme M, Roig C, Meglioli A, Heusser C, Gordillo S, Roig F, Borromei A, Quattrocchio M. 2000. Quaternary of Tierra del Fuego, southernmost South America: An updated review. Quaternary Int 68-71:217-240.

Ramachandran S, Deshpande O, Roseman CC, Rosenberg NA, Feldman MW, Cavalli-Sforza LL. 2005. Support from the relationship of genetic and geographic distance in human populations for a serial founder effect originating in Africa Proc Natl Acad Sci USA 102:15942-15947.

Ray N, Currat M, Excoffier L. 2003. Intra-deme molecular diversity in spatially expanding populations. Mol Biol Evol 20:76-86.

Reddy BM, Reddy PC. 2001. Population structure and the patterns of dermatoglyphic variation in Andhra Pradesh, India. Int J Hum Genet 1:203-209.

Reid DJ, Beynon AD, Ramírez Rozzi F. 1998. Histological reconstruction of dental development in four individuals from a medieval site in Picardie, France. J Hum Evol 35:463-477.

Reid DJ, Dean MC. 2005. Variation in human modern enamel formation times. J Hum Evol 50:329-346.

Relethford JH. 1994 Craniometric variation among modern human populations. Am J Phys Anthropol 95:53-62.

Relethford JH.1996, Genetic drift can obscure population history: problem and solution. Hum. Biol. 68:29-44.

Relethford JH. 1997. The Human Species. An introduction to biological anthropology. California: Mayfield Publishing Company.

Relethford JH. 1998. Genetics of human origins and diversity. Annu Rev Anthropol 27:1-23.

Relethford JH. 2002. Apportionment of global human genetic diversity based on craniometrics and skin color. Am J Phys Anthropol 118:393-398.

Relethford JH. 2004. Global patterns of isolation by distance based on genetic and morphological data. Hum Biol 76:499-513.

Relethford JH, Blangero J. 1990. Detection of differential gene flow from patterns of quantitative variation. Hum Biol 62:5-25.

Relethford JH, Crawford, MH, Blangero J. 1997 Genetic drift and gene flow in Post-Famine Ireland. Hum Biol 69:443-465.

Relethford JH, Harpending HC. 1994. Craniometric variation, genetic theory and modern human origins. Am J Phys Anthropol 95:249-270.

Relethford JH, Lees FC. 1982. The use of quantitative traits in the study of human population structure. Yrbk Phys Anthropol 25:113-132.

Renaud S. 1999. Size and shape variability in relation to species differences and climatic gradients in the African rodent Oenomys. J Biogeogr 26:857-865.

Restelli MA, Bruno M, Batista S, Méndez MG, Salceda SA. 2002. Paleopatología dentaria en aborígenes de Santa Cruz. Actas de las 1eras Jornadas Científicas de la Facultad de Odontología, La Plata. pp 39-51.

Reyment RA. 1985. Multivariate morphometrics and analysis of shape. Math Geol 17:591-609.

Reyment RA, Blackith RE, Campbell NA. 1984. Multivariate morphometrics. London: Academic.

Richstmeier JT, Deleon VB, Lele SR. 2002. The promise of geometric morphometrics. Yrbk Phys Anthropo 45:63-91.

Rockman M. 2003. Knowledge and learning in the archaeology of colonization. En: Rockman M, Steele J, editores. Colonization of Unfamiliar Landscapes: The archaeology of adaptation. London: Routledge. pp. 3-24.

Roff DA. 1995. The estimation of genetic correlations from phenotypic correlations: a test of Cheverud's conjecture. Heredity 74:481-490.

Roff DA. 1996. The evolution of genetic correlations: an analysis of patterns. Evolution 50:1392-1403.

Roff DA. 2000. The evolution of the **G** matrix: selection or drift? Heredity 84: 135–142.

Rohlf FJ, Marcus LF. 1993. A Revolution in morphometrics. Tree 8:129-132.

Rosas A, Bastir M. 2002. Thin Plate Spline analysis of allometry and sexual dimorphism in the human craniofacial complex. Am J Phys Anthropol 117:236-245.

Roseman CC. 2004. Detecting interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form by using matched molecular and morphometric data. Proc Natl Acad Sci USA 101:12824-12829.

Rostami K, Peltier WR, Mangini A. 2000. Quaternary marine terraces, sea-level changes and uplift history of Patagonia, Argentina: Comparisons with predictions of the ICE-4G (VM2) model of the global process of glacial isostatic adjustment. Quaternary Sci Rev 19:1495-1525.

Rothhammer F, Cocilovo JA, Quevedo S. 1984. El poblamiento temprano de Sudamérica. Chungará 13:99-108.

Rothhammer F, Silva C, Callegari-Jacques SM, Llop E, Salzano FM. 1997. Gradients of HLA diversity in South American Indians. Ann Hum Biol 24:197-208.

Rubin D. 1987 Multiple imputation for nonresponse in surveys New York: John Wiley.

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

Salazar-Ciudad I, Jernvall J. 2002. A gene network model accounting for development and evolution of mammalian teeth. Proc Natl Acad Sci USA 99:8116-8120.

Salazar-Ciudad I, Jernvall J, Newman SA. 2003. Mechanisms of pattern formation in development and evolution. Development 130:2027-2037.

Salemme M, Bujalesky G. 2000. Condiciones para el asentamiento humano litoral entre Cabo San Sebastián y Cabo Peñas (Tierra del Fuego) durante el Holoceno medio. En: Belardi JB, Carvallo

MF, Espinosa S, editores. Desde el país de los gigantes. Perspectivas en arqueología. Río Gallegos: Universidad Nacional de la Patagonia Austral. pp. 519-532.

Sanguinetti de Bórmida AC. 1981. Síntesis del desarrollo cultural de la cuenca inerior del río Limay en el área de El Chocón y su ubicación en el cuadro de la prehistoria de Patagonia. Trabajos de Prehistoria 1:169-177

Sanguinetti de Bórmida AC. 1996. Aproximaciones a la comprensión del area de investigación Piedra del Aguila. Praehistoria 2:309-311

Sanguinetti de Bórmida AC. 1997. Prehistoria de Nordpatagonia (Investigaciones arqueológicas en la cuenca rio Limay, Pcias. de Río Negro y Nequén). Anales de la Academia Nacional de Ciencias de Buenos Aires 49:5-29

Sardi ML. 2002. Diferenciación craneofacial en aborígenes de la Patagonia y su relación con grupos americanos y extra-americanos. Tesis Doctoral inédita. Universidad Nacional de La Plata.

Sardi ML, Ramirez Rozzi F, González-José R, Pucciarelli HM. 2005. South Amerindian craniofacial morphology: diversity and implications for Amerindian evolution. Am J Phys Anthropol 128:747-756.

Sardi M, Ramirez Rozzi, FV. 2007. Developmental connections between cranial components and the emergence of the first permanent molar in humans. J Anat 210:406-417.

Schäbitz F. 1991. Holocene vegetation and climate in southern Santa Cruz, Argentina. Bamberger Geogr Schr Heft 11:235-244.

Schäbitz F. 2003. Estudios polínicos del Cuaternario en las regiones áridas del sur de Argentina. Rev Mus Argent Cienc Nat (N.S.) 5:291-299.

Schafer JL. 1997. Analysis of Incomplete Multivariate Data, Chapman & Hall, London.

Schafer JL. 1999. Multiple imputation: A primer. Stat Methods Med Res 8:3-15.

Schafer JL, Olsen MK. 1998. Multiple imputation for multivariate missing-data problems: a data analyst's perspective. Multivariate Behavioral Research 33: 545-571

Schafer JL, Graham JW. 2002. Missing data: Our view of the state of the art. Psychol Methods 7:147-177.

Scherer AK. 2007. Population structure of the classic period Maya. Am J Phys Anthropol 132:367-380.

Schnack EJ, Pousa JL, Isla FI. 2002. Las fluctuaciones del nivel del mar durante el Cuaternario. Revista Museo 3:79-87

Schour I, Massler M. 1940. Studies in tooth development: The growth pattern of human teeth. Part II. J Am Dent Ass 27:1918-1931.

Schröder B, Seppelt R. 2006. Analysis of pattern-process interactions based on landscape models - Overview, general concepts, and methodological issues. Ecological Modelling 199:505-516.

Schurr TG. 2004. The peopling of the New World: Perspectives from molecular anthropology. Annu Rev Anthropol 33:551-583.

Schurr TG, Sherry ST. 2004. Mitochondrial DNA and Y chromosome diversity and the peopling of the Americas: evolutionary and demographic evidence. Am J Hum Biol 16:420-439.

Sciulli PW. 1979. Size and morphology of the permanent dentition in prehistoric Ohio Valley Amerindians. Am J Phys Anthrop 50:615-628.

Scott EC. 1979. Increase of tooth size in prehistoric coastal Peru, 10,000 B.P.-1,000 B.P. Am J Phys Anthropol 50:251-258.

Scott GR, Turner II CG. 1997. The anthropology of modern human teeth. Cambridge: Cambridge University Press.

Sergi G. 1911. L'Uomo secondo le origini, l'antichite´, la variazioni e distribuzione geografica. Torino: Bocca.

Serre D, Pääbo S. 2004. Evidence for gradients of human genetic diversity within and among continents. Genome Res 14:1679-1685.

Sharma K, Corruccini RS, Henderson AM. 1985. Genetic variance in dental dimensions of Punjabi twins. J Dent Res 64:1389-1391.

Sharpe PT.1995. Homeobox genes and orofacial development. Connect Tissue Res 32:17-25.

Sharpe PT. 2000. Homeobox genes in initiation and shape. of teeth during development in. mammalian embryos. En: Teaford MF, Smith MM, Ferguson MW, editors. Development, function and evolution of theeth. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 3-12.

Shelnut N. 2006. Before the Inca: prehistoric dietary transition in the Argentine Cuyo. Tesis de maestría inédita, University of South Florida, Florida.

Shrout PE, Fleiss JL. 1979. Intraclass Correlations: Uses in Assessing Rater Reliability. Psychol Bull 2:420-428

Silveira MJ.1996. Alero Los Cipreses (provincia del Neuquén, República Argentina). En: Gómez Otero J, editora. Arqueología. Sólo Patagonia. Puerto Madryn: Centro Nacional Patagónico. pp. 107-118.

Slatkin M. 1977. Gene flow and genetic drift in a species subject to frequent local extinctions. Theor Pop Biol 12:253-262.

Slatkin M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations: Evolution 47:264-279.

Smith BH. 1984. Patterns of molar wear in hunter – gatherers and agriculturalists. Am J Phys Anthropol 63:39-56.

Smith JB, Dodson P. 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. J Vertebr Paleontol 23:1-12.

Smith TM, Olejniczak AJ, Reid DJ, Ferrell R, Hublin J-J. 2006. Modern human molar enamel thickness and enamel dentine junction shape. Arch Oral Biol 51:974-995.

Smouse PE, Long JC, Sokal RR. 1986. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. Syst Zool 35: 627-632

Sober E. 1992. Evolution, population thinking, and essentialism. En: Ereshefsky M, editor. The units of evolution. Essays on the nature of species. Cambridge, Mass: The MIT Press. pp. 247-278.

Sokal RR. 1979. Ecological parameters inferred from spatial correlograms. En: Patil GP, Rosenzweig ML, editores. Contemporary Quantitative Ecology and Related Ecometrics. Fairland: International Co-operative Publishing House. pp. 167-196

Sokal RR. 1986. Spatial data analysis and historical processes. En: Diday E, Escoufier L, Lebart J, Pages J, Schektman Y, Tomassone R, editores. Data analysis and informatics, IV. Proceedings of the Fourth Internacional Symposium on Data Analysis and Informatics. Versailles, France. pp. 29-43.

Sokal RR. 1988. Genetic, geographic, and linguistic distances in Europe. Proc Natl Acad Sci USA 85: 1722-1726.

Sokal RR, Rohlf FJ. 1984. Introducción a la bioestadística. Barcelona: Ed. Reverté.

Sorgentini A, Medina Zambelli E. 1955. *Homo caputinclinatus*. Trabajo del Museo Regional de Tres Arroyos, Casa Scout "Tomás Santa Coloma" 3.

Stefan VH. 2004. Assessing intrasample variation: Analysis of Rapa Nui (Easter Island) museum cranial collections example. Am J Phys Anthropol 124: 45-58.

Sperber GH. 2004. The genetics of odontogenesis: implications in dental anthropology and palaeoodontology. Dent Anthropol 17:1-7.

Stern CR. 2004. Obsidian in southern Patagonia: review of the current information. En: Civalero T, Fernández P, Guraieb G, editores. Contra viento y marea. Arqueología de Patagonia. Buenos Aires: Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano y Sociedad Argentina de Antropología. pp. 167-169.

Stine S. 1994. Extreme and persistent drought in California and Patagonia during mediaeval time. Nature 369: 546-549.

Stine S, Stine M. 1990. A record from Lake Cardiel of climate in southern South America. Nature 345:705-708.

Stojanowski CM. 2004. Population history of native groups in pre- and postcontact Spanish Florida: aggregation, gene flow, and genetic drift on the Southeastern U.S. Atlantic Coast. Am J Phys Anthropol 123:316-332.

Stojanowski CM. 2007. Comment on "Alternative Dental Measurements" by Hillson et al. Am J Phys Anthropol 132:234-237.

Sturges H. 1926. The choice of a class-interval. J Amer Statist Assoc 21:65-66.

Surovell TA. 2000. Early paleoindian women, children, mobility, and fertility. Am Antiquity 65:493-508.

Templeton AR, Routman E, Phillips CA. 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.

Templeton AR. 1998. Nested clade analyses of phylogeographic data: testing hypotheses about gene flow and population history. Mol Ecol 7:381-397.

Templeton AR. 2006. Population genetics and microevolutionary theory. New York: Wiley & Sons.

Templeton AR. 2007 Genetics and recent human evolution. Evolution 61:1507-1519.

ten Kate H. 1884. Matériaux pour à l'anthropologie de la presqu'ile californienne. Bull Soc Anthropologie París 7:551– 569.

ten Kate H. 1885. Le crâne de Lagoa Santa. Bull Soc Anthropologie París 8:240–244.

ten Kate H. 1892. Contribution a la craneologie des Araucans Argentins. Rev Mus La Plata 4:209–220.

ten Kate H. 1893. Contribution a la craniologie des Araucans argentins. Rev Mus 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, Sección Antropología 1.

Tessone A, Zangrando AF, Barrientos G, Valencio S, Panarello H, Goñi R. 2005. Isótopos estables del carbono en Patagonia meridional: datos para la cuenca del Lago Salitroso (Provincia de Santa Cruz, Republica Argentina) Magallania 33:21-28.

Tessone A, Zangrando AF, Valencio S, Panarello H. 2003. Isótopos estables del carbono en restos oseos humanos de la region del Canal Beagle, Isla Grande de Tierra del Fuego. Rev Arg Antrop Biol 5:33-43.

Thesleff I, Sharpe P. 1997. Signaling networks regulating dental development. Mech Dev 67:111-123.

Thomas BL, Tucker AS, Qui M, Ferguson CA, Hardcastle Z, Rubenstein JL, Sharpe PT. 1997. Role of Dlx-1 and Dlx-2 genes in patterning of the murine dentition. Development 124:4811-4818.

Toma T, Hanihara T, Sunakawa H, Haneji K, Ishida H. 2007. Metric dental diversity of Ryukyu Islanders: a comparative study among Ryukyu and other Asian. Anthropol Sci 115:35-45

Torres LM. 1911. Los Primitivos Habitantes del Delta del Paraná. Buenos Aires: Biblioteca Centenaria, Universidad Nacional de La Plata.

Torres LM. 1922. Arqueología de la Península San Blas (Provincia de Buenos Aires). Rev Mus La Plata 26:473-532

Torres LM, Ameghino C. 1913. Informe preliminar sobre las investigaciones geológicas y antropológicas en el litoral Marítimo Sur de la provincia de Buenos Aires. Rev Mus La Plata 20:153-157.

Townsend GC. 1992. Genetic and environment contributions to morphometric dental variation. J Hum Ecol Special Issue 2:61-72

Townsend GC, Brown T.1978a. Heritability of permanent tooth size. Am J Phys Anthropol 49:497-504.

Townsend GC, Brown T.1978b. Inheritance of tooth size in Australian aboriginals. Am J Phys Anthropol 48:305-314.

Townsend GC, Brown T.1979. Family studies of tooth size factors in the permanent dentition. Am J Phys Anthropol 50:183-90.

Townsend GC, Dempsey P, Brown T. 1994. Teeth, genes and the environment. Perspectives in Human Biology 4:35-46.

Tucker AS, Sharpe PT. 1999. Molecular genetics of tooth morphogenesis and patterning: the right shape in the right place. Journal of Dental Research 78: 826-834.

Tucker AS, Khamis A, Sharpe PT. 1998a. Interactions between Bmp-4 and Msx-1 act to restrict Gene Expression to odontogenic mesenchyme Dev Dyn 212:533-539

Tucker AS, Matthews KL, Sharpe PT. 1998b. Transformation of tooth type induced by inhibition of BMP signaling. Science 282:1136-1138.

Vaahtokari A, Aberg T, Thesleff I. 1996. Apoptosis in developing tooth: association with an embryonic signalling center and suppression of EGF and FGF-4. Development 122:121-129.

Valory D. 1968. Notas sobre la antropología y demografía de las tribus fueguinas. América indígena: órgano trimestral del Instituto indigenista interamericano: 28:653-674.

Vignati MA. 1931. Investigaciones antropológicas en el litoral marítimo subatlántico bonaerense. Notas Preliminares del Museo de La Plata 1:19-31.

Vignati MA. 1939. Nueva mutilación dentaria en una mandíbula aborigen de Santa Cruz. Notas del Museo de La Plata 4. Antropología 17.

Vignati MA. 1941. Descripción de los molares fósiles de Miramar. Provincia de Buenos Aires. Rev Mus La Plata 1:271-358.

Vignati MA. 1948. Mutilación dentaria en un cráneo indígena del Chubut. Notas del Museo de La Plata 4, Antropología 17:433-441.

Vignati MA. 1950. Estudios Antropológicos en la zona militar de Comodoro Rivadavía. Anales del Muso de La Plata. NS. Sección Antropología 1.

Vignati MA. 1960. El indigenado de la provincia de Buenos Aires. Anales de la Comisión de Investigación Científica CIC/A 1:95-182.

Villagra Cobanera MA. 1937. Contribución a la craneología de los primitivos habitantes de la provincia de Buenos Aires. Notas del Museo de La Plata, Antropología 6:147-154.

Villagrán C. 1991. Desarrollo de tundras Magallánicas durante la transición glacial-postglacial en la Cordillera de la Costa de Chile, Chiloé: ¿Evidencias de un evento equivalente al "Jounger Dryas". Bamberger Geographische Schriften 11: 1-12.

Villalba R. 1990. Climatic Fluctuations in Northern Patagonia during the last 1000 Years as Inferred from Tree-ring Records. Quat. Res 34: 346–360

Villalba R. 1994. Tree-ring and Glacial Evidence for the Medieval Warm Epoch and the Little Ice Age in Southern South America. Climate Change 26: 183–197

Vitzthum VJ. 2003. A number no greater than the sum of its parts: The use and abuse of heritability. Hum Biol 75:539-558.

von Eickstedt F. 1934. Rassnkunde und Rassengeschichte der Menchheit. Stuttgart.

Wade MJ, McCauley DE. 1988. Extinction and recolonization: Their effects on the genetic differentiation of local populations. Evolution 42:995-1005.

Walrath DE, Turner P, Bruzek J. 2004. Reliability test of the visual assessment of cranial traits for sex determination. Am J Phys Anthropol 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: Kroeber A, editor. Anthropology Today. Chicago: Chicago University Press. pp. 714-727.

Weber DC, Skilling JH. 2000. A first Course in the Design of Experiments. A Linear Models Approach. Boca Raton: CRC Press.

Wegmann D, Currat M, Excoffier L. 2006. Molecular diversity after a range expansion in heterogeneous environments. Genetics 174:2009-2020.

Weiss KM. 1973. On the systematic bias in skeletal sexing. Am J Phys Anthropol 37: 239-250.

Wenzens G. 1999. Fluctuations of outlet and valley glaciers in the southern Andes (Argentina) during the past 13,000 years. Quaternary Res 51:238-247.

Whitlock C, Bianchi MM, Bartlein P, Markgraf V, Marlon J, Walsh M, Mc Coy N. 2006. Postglacial vegetation, climate and fire hsitory along the east side of the Andes (lat. 41-42.5 S), Argentina. Quaternary Res 66:187-201.

Williams-Blangero S, Blangero J. 1990. The effects of population structure on within-group variation in the Jirels of Nepal. Hum Biol 62:131-146

Witte L. 1916. Estudios geológicos de la región de San Blas (partido de Patagones) Provincia de Buenos Aires. Ministerio Obras Públicas, Dirección Geología y Minas. pp. 1-97.

Wolpoff M. 1971. Metric trends in hominid dental evolution. Case Western Reserve Studies in Anthropology 2. Cleveland: Case Western Reserve University Press.

Workman MS, Leamy LJ, Routman EJ, Cheverud JM. 2002. Analysis of QTL effects on the size and shape of mandibular molars in mice. Genetics 160:1573-1586.

Wright S. 1943. Isolated by distance. Genetics 28:114-138.

y'Edynak G. 1989. Yugoslav Mesolithic dental reduction. Am J Phys Anthropol 78:17-36.

Yezerinac SM, Lougheed S, Handford P. 1992. Measurement error and morphometric studies: statistical power and observer experience. Syst Biol 41:471-482.

Zar J. H. 1999. Biostatistical Analysis. New Jersey: Prentice Hall.

Zeballos E. 1881. Descripción amena de la República Argentina. Buenos Aires: Peuser.

Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL. 2004. Geometric morphometric for biologists: a primer. London: Academic Press.

Zhao Z, Weiss KM, Stock DW. 2000. Development and evolution of dentition patterns and their genetic basis. En: Teaford MF, Smith MM, Ferguson MWJ, editores. Development, function, and evolution of teeth. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 3-12.

ANEXO 1
EVALUACIÓN DEL ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LAS PIEZAS DENTALES EN LAS COLECCIONES DE MUSEOS

La calidad de las muestras arqueológicas depende en gran medida de las prácticas de recolección y curación empleadas en el tratamiento de restos óseos. Esto condiciona la calidad de las muestras con las que contamos para su estudio. En particular es importante para este trabajo el hecho de que la pérdida de la unidad individual y de las prácticas selectivas de recolección con una marcada preferencia por cráneos adultos por parte de los arqueólogos de fines del sigo XIX y comienzos del XX resulte en la mayor representación de cráneos y, por lo tanto, de dientes de la dentición superior en relación al número de mandíbulas y dientes inferiores (Guichón y Suby 2006; Mendonça 1993). Asimismo, dado que no se han efectuado hasta el momento trabajos orientados a la evaluación de aspectos dentales que incluyan individuos correspondientes a numerosas colecciones de museo, resulta desconocida la cantidad de dientes disponibles en las mismas. En este sentido, se realizó un inventario dental orientado a cuantificar la cantidad de dientes superiores e inferiores presentes considerando las perdidas ante y postmortem.

De cada individuo se registraron los dientes presentes (observables en oclusión), los perdidos premortem a causa probablemente de infecciones, traumas, etc. (cuando se observaba remodelación del alveolo), los perdidos postmortem cuando no había evidencias de remodelación ósea, y se registró también la presencia del maxilar superior e inferior. Con estos datos se estableció el perfil de preservación de cada muestra (Tabla 1). De esta manera se pudo estimar el impacto de causas biológicas propias de las poblaciones bajo estudio y de las prácticas de obtención y curación en la pérdida de piezas dentales.

Muestra	PPrem-Ant	PPrem-Post	PPostm-Ant	PPostm-Post	Dientes Observ.	Alveolos Observ.	N-Mx	N-Mn	N-Ind
RN-Ia	9	67	323	264	554	1217	39	7	39
RN-I	1	3	38	53	87	182	10	4	10
RN-F	1	16	152	125	229	523	30	12	30
SBIG	6	39	356	275	529	1208	45	11	55
Ch-I	15	67	152	113	426	773	27	26	28
Ch-F	7	82	378	379	1070	1916	74	60	74
MZ-I	9	52	293	302	707	1363	45	42	75
MZ-F	3	14	101	108	383	609	18	20	20
RP-H	35	119	646	604	649	2044	92	42	95
SAO	0	2	45	46	122	215	15	0	16
VC	124	393	343	245	321	1446	66	15	68
Cha	1	29	91	73	54	248	13	3	16
Nqn	0	7	105	92	95	303	16	4	19
ChC-S	4	9	126	145	206	504	28	12	29
SEP-I	2	1	25	14	124	167	7	4	9
SEP-F	0	2	79	58	184	308	13	8	16
DEL	7	22	229	162	603	1022	41	27	61
SJ	7	60	249	195	273	793	34	18	35
CIFM	8	18	136	142	567	885	45	18	46

Tabla 1: Estado de preservación de las muestras. PPrem: pérdidas premortem; PPostm: pérdidas postmortem; Ant: dentición anterior; Post: dentición posterior. N-Mx: número de maxilares superiores; N-Mn: número de mandíbulas; N-Ind: número de individuos. CIMF: muestras correspondientes a los canales e islas Fueguino-Magallánicos. El resto de las siglas corresponde a las presentadas en la Tabla 5.3.

ANEXO 2

ANÁLISIS DEPENDIENTES DE UN MODELO EVOLUTIVO NEUTRAL

2.1 Análisis Relethford-Blangero……... 241
2.2 Estimaciones del tamaño poblacional efectivo……. 244

Análisis dependientes de un modelo evolutivo neutral

2.1 Análisis Relethford- Blangero

Dentro de los análisis dependientes de un modelo uno de los desarrollos mas empleados en los estudios antropológicos es el modelo neutral de Harpending y Ward (1982) diseñado para detectar flujo génico diferencial a partir de la relación entre la **heterocigocidad observada** y la **heterocigocidad esperada** calculadas para las poblaciones de una región dada (Relethford y Blangero 1990).

Harpending y Ward (1982) desarrollaron un modelo empleando datos de frecuencias alélicas que permite calcular la relación teórica esperada entre la heterocigocidad de las poblaciones ($\overline{H_i}$) y su distancia genética a un valor medio obtenido a partir de la totalidad de las poblaciones de una región geográfica determinada, denominado media o centroide regional (Relethford y Blangero 1990). Bajo un modelo de equilibrio entre flujo y deriva génica, la heterocigocidad esperada ($E\,[\,\overline{H_i}\,]$) dentro de una población puede ser descripta por una función lineal de la heterocigocidad promedio total por locus ($\overline{H_T}$) de la región entera y la distancia genética entre cada población y el centroide regional ($1\text{-}r_{ii}$):

$$E\,[\,\overline{H_i}\,] = \overline{H_T}\,(1\text{-}r_{ii})$$

Si todas las poblaciones reciben la misma tasa de flujo externo desde la misma fuente, entonces la heterocigocidad observada y esperada para una población *i* será la misma. La comparación de las diferencias entre la heterocigocidad esperada y la observada permiten analizar la dirección y desviación de los datos respecto del modelo. Así, es posible detectar el impacto del flujo génico externo diferencial sobre las poblaciones. Aquellas poblaciones que han sido receptoras de mayor flujo externo mostraran valores más altos de heterocigocidad respecto de lo predicho por el modelo (Harpending y Ward 1982).

La distancia genética de una población al centroide es calculada como la diagonal de una matriz R que representa la matriz escalada de varianzas y covarianzas alrededor de la frecuencia media regional de alelos. Cada elemento de la matriz es estimado como:

$$r_{ij} = (p_i - \bar{p})(p_j - \bar{p}) / \bar{p}(1 - \bar{p})$$

donde p_i y p_j son las frecuencias de un alelo en las poblaciones i y j, ponderadas por el tamaño de censo (o el tamaño efectivo) de las mismas, y $\bar{p}$ es la media de la frecuencia alelica en todas las poblaciones. Luego la matriz R es promediada para todos los alelos.

Las matrices R poseen características que las vuelven útiles para analizar las relaciones genéticas entre las poblaciones (Relethford 1996; Relethford y Harpending 1994): a) los pares de poblaciones con valores r_{ij} positivos son mas similares genéticamente que el promedio mientras que los pares con valores negativos son menos similares que el promedio, b) los elementos diagonal de la matriz R (r_{ii}) representan la distancia genética de cada población al centroide, y c) el promedio ponderado de la diagonal de la matriz R brinda una estimación del parámetro F_{ST} de Wrigth (1946).

El parámetro F_{ST} es calculado como el promedio de la distancia genética de cada población al centroide regional (Williams-Blangero y Blangero 1989) y representa el grado de diferenciación poblacional. Los valores de F_{ST} pueden variar entre 0 y 1, valores bajos indican que existe poca variación genética entre los grupos en relación a la variación total, es decir que hay poca diferenciación entre las poblaciones. El valor mínimo de Fst es conservativo, esto es que la diferenciación es al menos tan grande como la estimada bajo el supuesto que G= F (heredabilidad = 1).

Posteriormente, Relethford y Blangero (1990), y Relethford y Harpending (1994) realizaron una extensión multivariada de este modelo que puede ser empleado para analizar la variación tanto a nivel de poblaciones locales como global. El mismo fue diseñado para ser aplicado a rasgos fenotípicos cuantitativos considerando un modelo de herencia poligénica de efectos iguales y aditivos. El empleo del modelo implica asumir una serie de enunciados: que la varianza genética aditiva en una población es proporcional a la heterocigocidad, que la varianza fenotípica representa una proporción importante de la varianza genética (Relethford y Blangero 1990), que los rasgos considerados en el análisis son selectivamente neutros (Relethford y Blangero 1990). Es decir que no están sometidos a selección y su variación se debe únicamente a la acción

de las mutaciones, de flujo y deriva génica.

La modificación del modelo de Harpending y Ward (1982) desarrollada por Relethford y Blangero (1990) puede ser sintetizada en la siguiente formula

$$E\left[\overline{v}_1\right] = \frac{\overline{v}_w(1 - r_{ii})}{1 - F_{ST}}$$

La variación fenotipica esperada en una población *i* $\left(E\left[\overline{v}_1\right]\right)$ es una función de la variación fenotípica promedio intragrupal sobre todas las poblaciones $\left(\overline{v}_w\right)$, la distancia genética de una población *i* al centroide (r_{ii}) y la distancia genética promedio al centroide de todas las poblaciones (F_{ST}). Las varianzas fenotípicas $\left(\overline{v}_i\right)$ y $\left(\overline{v}_w\right)$ son las varianzas medias de todos los rasgos.

Las cantidades en la ecuación se calculan de la siguiente forma. Todos los datos se transforman primero a *scores* estandarizados. Se forma una matriz Δ *g* x *t* donde *g* es el número de poblaciones y *t* el número de rasgos. Los elementos de la matriz Δ son las desviaciones de las medias grupales a las medias totales (las cuales son promediadas por todas las poblaciones ponderadas por el tamaño poblacional). Luego se calcula una matriz de codivergencia C,

$$C = \Delta G^{-1} \Delta`$$

donde G^{-1} es la inversa de la matriz *t* x *t* de varianza-covarianza genética aditiva (entre los rasgos) dentro de los grupos (*t* x *t* son los rasgos). Esa matriz conteniendo todas las poblaciones es promediada sobre todas las poblaciones ponderando por el tamaño poblacional.

La matriz R es:

$$R = \frac{C(1 - F_{ST})}{2t}$$

El promedio de las distancias genéticas al centroide de todas las poblaciones *g* es:

$$F_{ST} = \sum_{i=1}^{g} w_i r_{ii} = \sum_{i=1}^{g} w_i c_{ii} \Big/ \left(2t + \sum_{i=1}^{g} w_i c_{ii}\right)$$

El factor de ponderación es el tamaño relativo de la población *i* definida como:

$$w_i = N_i / \sum_{j=1}^{g} N_j$$

donde N_j es el tamaño efectivo de la población *j*.

Siguiendo las recomendaciones de Williams-Blangero y Blangero (1989) y Relethford y Harpending (1994) se aplicó una prueba de significación para evaluar la hipótesis nula de que la varianza residual en una región geográfica dada es igual a 0. Debido a que el error estándar de la varianza residual resulta desconocido, el mismo fue calculado mediante el método de *jackniffe* empleando las 8 variables dentales. La varianza residual obtenida se divide por el error estándar calculado mediante este procedimiento. El error estándar se distribuye aproximadamente como el estadístico *t* con t-1 grados de libertad donde t es el numero de rasgos (gl= t-1=7). La probabilidad fue estimada a 2 colas.

La derivación matemática completa del modelo puede ser consultada en Williams Blangero y Blangero (1989), Relethford y Blangero (1990) y Relethford y Harpending (1994), Relethford et al. (1997).

2.2 Estimaciones del tamaño poblacional efectivo

Al momento de la conquista, el territorio que corresponde actualmente a la Patagonia continental argentina desde el norte del río Negro hasta el Estrecho de Magallanes era ocupado por grupos de cazadores recolectores terrestres denominados por la mayoría de los autores como Tehuelches. Cooper (1946a) realizó un relevamiento de diversas fuentes y señaló que para el grupo completo de tehuelches las estimaciones varían entre 4000 y 10000 individuos. De acuerdo con Viedma (1837; citado en Cooper 1946a) el tamaño poblacional se acercaría a 4000 individuos a fines del siglo XVII. Para la primera mitad del siglo XIX las estimaciones demográficas realizadas por D`Orbigny (1839) y Gardnier (1852; citado en Cooper 1946a) señalan la presencia de entre 8000 y 10000 habitantes, mientras para la segunda mitad del siglo XIX los datos obtenidos por Cox (1863), Lista (1879) y Musters (1911) indican entre 1400 y 6000 individuos. Estas estimaciones han sido realizadas con anterioridad a la reducción de estas poblaciones como consecuencia de la denominada "campaña del desierto" a fines del siglo XIX.

Para la región de las islas y canales Magallánico-Fueguinos existen diversas

estimaciones sobre los tamaños de los distintos grupos que tomaron contacto con los europeos. En el caso del grupo denominado Ona o Selknam, localizado en isla de Tierra del Fuego, los datos indican un tamaño poblacional menor a 4000 individuos hacia mediados del siglo XIX. Particularmente, Cooper (1946b) señala alrededor de 2000 individuos durante el ultimo cuarto del siglo XIX, Gusinde (1989) estimó en 3500- 4000 la población de toda la isla, mientras para otros autores la población total era algo inferior, con aproximadamente 1500-3000 individuos (Bridges 1886; García-Moro 1992; García- Moro et al. 1997).

En el caso de los grupos canoeros que habitaban el archipiélago sur a lo largo de la costa chilena hasta las islas ubicadas al este de Tierra del Fuego, denominados Alacaluf o Kaweskar, los datos disponibles indican la presencia de aproximadamente 3500 a 5000 individuos para épocas prehispánicas tardías hasta 1870 (Bridge 1869; Gusinde 1925; citados en Valory 1968). Asimismo, para los grupos canoeros conocidos como Yámanas o Yaghanes, que ocupaban la costa sur de la isla de Tierra del Fuego desde el extremo este del Canal Beagle hasta la Península Brecknock y las islas al sur de esta línea hasta el Cabo de Hornos, diversas fuentes indican que en momentos previos al contacto y hasta 1880 la cantidad de individuos correspondientes a este grupo alcanzaba entre 2500 a 3000 individuos (Bridges 1884, en Bittloch 1994; Cooper 1946c; Gusinde 1979). Las estimaciones realizadas con posterioridad a 1880 muestran un proceso rápido de descenso en el número de individuos y a principios del siglo XX el tamaño de los grupos se redujo a aproximadamente 100-500 individuos (Bridges 1884; Furlong 1917, en Valory 1968).

Los datos para los grupos que habitaban la región pampeana en tiempos históricos indican la presencia de alrededor de 8000-10000 individuos hacia 1870 (Mansilla 1928). Zeballos (1881) menciona la existencia de un total de "10 mil almas" bajo los dominios del cacique Sayhueque (desde Neuquén al norte hasta las nacientes del río Chubut).

Para la región de Cuyo los datos etnohistóricos son más escasos, Micheli (1983) a partir de una revisión de documentos de fines del siglo XVI (correspondientes a Juan López de Velazco y Juan Ramírez de Velazco) indicó que, en general, coinciden en una estimación aproximada de 4500-5000 habitantes para San Juan y Mendoza.

Para los grupos del Chaco existen diversas estimaciones, algunas de las cuales son notablemente dispares en relación con la cantidad de individuos que se atribuyen a los distintos grupos (Toba = 20000; Mocoví = 2000-3000; Abipón = 5000 individuos;

Metraux 1946). Los abipones, ubicados a lo largo del río Bermejo, hacia 1750 consistían en tres grandes subgrupos. De acuerdo con Dobrizoffer (1784, citado en Metraux 1946), la tribu total contaba con 5000 individuos. Los mocovíes se encontraban ubicados en el río Bermejo superior y Salado. Hacia mediados del siglo XVIII, el tamaño de este grupo se estimó entre 2-3 mil personas. Los tobas, habitaban el área ubicada entre el río Pilcomayo y el Bermejo. En el siglo XVII los jesuitas reconocieron un total de 20-30 mil individuos, mientras que en el río Bermejo se estimó que vivían alrededor de 4-5 mil.

En la región de los Valles Calchaquíes, en el valle de Santamaría y su prolongación en el valle de Quimivil se ha establecido que la población habría ascendido a alrededor de 12-15000 individuos (ver revisión en Márquez Miranda 1946). Sin embargo, hay ciertas discrepancias en estas estimaciones dado que algunos autores mencionan la presencia de más de 6000 guerreros, mientras otros señalan un número menor, de 4000 guerreros.

Las estimaciones más controvertidas para la región corresponden a los grupos que habitaban al oeste de la cordillera, en la denominada Araucanía chilena. Algunos autores señalan la presencia de dos millones a 500.000 habitantes en la región (Cooper 1946). Sin embargo, Miller (1978) cuestionó estas estimaciones realizadas para el territorio ocupado por los mapuches, debido a que las mismas resultarían en una densidad demográfica superior a las áreas mas pobladas de Sudamérica como Perú y Bolivia. De acuerdo con otros estudios, la población que habitaba desde el valle de Aconcagua hasta el Maule se podría estimar en 120 a 130 mil habitantes hacia los primeros años de la conquista, concentrándose la mayor población en los valles de Aconcagua y Mapocho, donde habrían vivido entre 20-30 mil personas (Hidalgo 1972).