

EL POBLAMIENTO DE LA PATAGONIA.
ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN CRANEOFACIAL EN EL
CONTEXTO DEL POBLAMIENTO AMERICANO

Memoria para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas presentada por
Rolando González-José.

Esta tesis se ha realizado dentro del programa de doctorado en Biología
Animal II: Antropología Biológica (bienio 1998-2000).

Miquel Hernández

Director de la Tesis

Clara García-Moro

Tutora de la Tesis

Rolando González-José



Departamento de Biología Animal
Sección de Antropología

Barcelona, Septiembre de 2003

*Viste una grieta en la pared
a través del muro, una luz
te atreviste a espiar allí
el mundo girando para vos*

*Un mundo de maravillas
va girando sin parar
ya ves, la grieta y vos...
Sos vos, la grieta y vos,
También la grieta sos vos.*

*Skay Beilinson
"La Grieta", A través del Mar de los Sargazos*

*A los indios de América,
a los de ayer,
pero en especial a los de hoy.*

*A mis viejos, Sonia y Raúl,
a mi hermano Rodolfo,
y a Silvina.*

AGRADECIMIENTOS

Quisiera expresar mi profundo agradecimiento a la clase política que gobernó mi país durante los años '90, en especial al ex-presidente Carlos Menem y sus fieles colaboradores. Gracias a su inoperancia e ignorancia desproporcionadas, su corrupción visceral, su neoliberalismo individualista, y su falta de miras, legiones enteras de científicos argentinos nos vimos obligados a hacer Ciencia en otros lugares del mundo, conociendo así gente nueva, otras culturas...y laboratorios equipados. A todos ellos, mi más profundo agradecimiento por catapultarme a Barcelona. Sepan que, a pesar de ellos, estamos volviendo...

Ahora sin sarcasmos, quisiera agradecer sinceramente a muchas personas que colaboraron en la realización de mi doctorado.

Agradezco a las instituciones que financiaron mediante subsidios la realización de la tesis: la Direcció General de Recerca de la Generalitat de Catalunya (proyecto "Biologia de les poblacions humanes" 2000SGR00033, 2001SGR00089), y la Wenner Gren Foundation for Anthropological Research (USA, proyecto "Time variation in Mesoamerica: testing the effects of the European contact and reconstructing scenarios", GR 6863).

A mis compañeros de trabajo durante todos estos años: Bárbara Arias, Mireia Esparza, Emili González, Joel Pascual, Neus Martínez, Marta Muñoz, Marc Vía, Antoni López, Araceli Rosa, Blanca Gutiérrez, Natalia Rodón, Bea Martín, Josep Santamaría, Jordi Galbany, Lourdes Fañanás, Meritxell Bao, Neus Valveny, Mar Fatjó, Esther Esteban, Antonio González, Carles Lalueza, Sergi Papiol, y especialmente al mítico y legendario Josep Pons. Gracias por amortiguar mi nostalgia, aguantar mis delirios, por asesoramientos de toda índole, y por hacerme sentir en casa desde el primer día. Salud y libertad a todos.

Pieza clave en mi vida es Miquel Hernández, director científico, cultural, moral y gastronómico de mi estancia en Barcelona, que nunca olvidaré. Además de su clarividencia en materias antropológicas, y su visión evolutiva e histórica de las cosas biológicas y no tan biológicas, debo agradecerle por ser un tipo humano y cabal. Él entenderá este elogio: Miquel...sos Gardel!

A Clara García-Moro, Pedro Moral, y Txomin Toja les agradezco

profundamente su respaldo incondicional en todos estos años, las enseñanzas en materias científicas y filosóficas, y el asesoramiento en tantas cosas. A Neus Martínez Abadías le agradezco el haberme acompañado (y muchas veces guiado) en las incursiones dentro del tenebroso y divertido barrio de la Morfometría Geométrica.

La toma de datos fue facilitada por gente decididamente dispuesta a que las colecciones no duerman el sueño eterno e injusto de las estanterías. Gente como Phillippe Menecier en el Musée de l'Homme de Paris; Julieta Gómez-Otero y Silvia Dahinten en el CENPAT de Puerto Madryn; Andrés Di Bastiano y Héctor Pucciarelli en el Museo de la Plata; Inés Baffi en el Museo Etnográfico de Buenos Aires; Mateo Martinic y Alfredo Prieto en el Instituto de la Patagonia de Punta Arenas; Karen Isler en el Museum der Anthropologie de Zurich; Marco Piccardi en el Istituto di Antropología de Firenze; Tamara Torres Mimic en el Museo Regional de Porvenir; al Padre Ticot, en la Misión La Candelaria de Río Grande; Arturo Talavera, Osvaldo Sterpone, Antonio González y Patricia Hernández en la Escuela Nacional de Antropología e Historia de México; y Concepción Jiménez-López y Francisco Ortiz en el Museo Nacional de Antropología e Historia de México DF.

A mis amigos barceloneses y/o inmigrados, Jerónimo (un prohombre de Pehuajó), Maricela (por su encanto azteca), Claudia y Mariquena (frutas de Cuyo), Rodrigo (el Güey), María José y Mavi, (joyas locales), Maite, Lissette y Janeth (perlas venezolanas), Serghino (sabio brasileiro), Edgar (bon-vivant ecuatoriano), Jorgelina y Florencia (canallas de Rosario) Francesc, Albert y Marienza (ases del all i oli).

De aquel lado del Atlántico, agradezco a tanta gente que extraño...fundamentalmente a mi familia, en especial a mis viejos: Raulito y Sonita, y a mi hermano Rodolfo. Gracias por apoyarme en todo, por la confianza, y por ser el faro más radiante en el último confín de la Tierra. A mi viejo le agradezco por ciertas charlas arriba de un camión en medio del desierto patagónico, a mi vieja por ser la mujer más sensata y dulce del mundo, y a mi hermano por haberme puesto los puntos sobre las íes a tiempo. Al resto de mi familia (tíos y tías de toda índole y color, primos impúberes, púberes y post-púberes) les agradezco el aguante incondicional.

A Silvia Dahinten, por iniciarme en la Biología Humana, por su confianza y su

apoyo, y por estar siempre ahí cuando fue necesario. A Néstor Ciocco, y Cecilia Ramírez, por haberse tomado el último café conmigo en Puerto Madryn (pronto tomaremos otro café en esa misma mesa), a Vanesa Paccotti, Fausto Firstater, Alejandro Carribero, Edison y Verónica Ambrossetto, Alejandro Carrilero, Sebastián Cévoli, Néstor Cayuqueo, Malevo Medina, Marcelo Corral. Recordarlos es ver la bahía en invierno. A mis BAE (Biólogos Argentinos en el Exilio) de cabecera: Pablo Nepomnaschy y Ricardo Baldi, por asesorarme en muchas cosas, y hacerme reír a mandíbula batiente con regularidad abrumadora.

Agradezco de corazón a Héctor Pucciarelli, por incorporarme al Club Craneofuncional y por tratar (infructuosamente) de contagiarme de sus ideas preclaras y transgresoras en materia antropológica. Por alentarme en los momentos duros del doctorado y de mi país, por los consejos de sabio viejo en medio del bullicio del centro histórico de la Ciudad de México, y por enseñarme el plural de “oxímoron”, en circunstancias poco usuales. A Marina Sardi, y Fernando Ramírez-Rozzi, les agradezco las horas de discusión parisina y platense, el debate sano, y la alegría de trabajar tardes y tardes a fuerza de mate y Excel. Que se repita. A Raúl Carnese y Alicia Carattini, les agradezco por ser los primeros en haberme visitado en Barcelona, por los consejos y el optimismo. A Antonio González, María Ángeles y a la familia Portillo, los recuerdo por haberme mostrado un México lindo.

A Walter Neves, de la Universidad de São Paulo, le reconoceré siempre el haberme permitido colaborar con su trabajo y el haberme enseñado a defender los resultados defendibles con pasión extrema y retórica deliciosa.

A Pablo (“Enano”) y Lorena (“Lore”), Leo (“Gafércho”) y Claudia (“The Princess”), Uranga (“André”) y Patricia (“Pato”), al Picu y a Moi, por la amistad suprema y también por no dejar que la parrilla se enfríe nunca.

A mis cuatro suegros, Sussy, Julio, Techy y Héctor, y todo un Olimpo de cuñados, primos políticos, y novias de primos políticos, por permitirme festejar a “la nena” y por darme cobijo en la reina del Plata.

Finalmente, agradezco por todo lo que fue y por todo lo que vendrá a Silvina Van der Molen (daban sus labios rocío, y yo bebí). Por tantas horas de psicoanálisis amateur, por enseñarme tanto, por su femenina irreverencia ante los cambios de rumbo, y por hacer rodar la Tierra bajo sus pies.

ÍNDICE

Capítulo I: Introducción.....	1
1.1 Prólogo.....	3
1.2 La expresión de los caracteres morfológicos y su utilidad en la Genética de Poblaciones.....	6
1.3 El poblamiento de la Patagonia.....	13
1.4 Las primeras teorías sobre el poblamiento Americano.....	16
1.5 Las teorías actuales sobre el poblamiento Americano.....	23
Teoría de las tres oleadas migratorias (Greenberg et al. 1986).....	23
Teoría de los dos componentes migratorios o del componente no-mongoloide.....	26
Teoría de una oleada migratoria única.....	29
1.6 Objetivos.....	33
Capítulo II: Antecedentes de la Investigación Antropológica y Arqueológica en Patagonia.....	35
2.1 Antropología en Patagonia.....	37
Descripciones y comentarios.....	37
Estudios metódicos.....	39
2.2 Arqueología en Patagonia.....	47
Capítulo III: Aspectos Físicos de la Patagonia.....	61
3.1 Geología y topografía.....	63
3.2 Clima.....	66
3.3 Vegetación.....	69
3.4 Fauna.....	72
3.5 Cambios climáticos durante el holoceno.....	74
Capítulo IV: Los Grupos Etnográficos de la Patagonia: Aspectos Culturales, Históricos y Demográficos.....	79
4.1 Tehuelches.....	81
4.2 Selk'nam.....	89
4.3 Alacalufes.....	93
4.4 Yámanas.....	96
4.5 Araucanos.....	98
Capítulo V: Materiales y Métodos.....	101
5.1 La Muestra.....	103
Cronología de las muestras.....	110
Criterio de agrupación de las muestras.....	111
5.2 Caracteres del cráneo utilizados como marcadores.....	113
Variables de Howells.....	113
Componentes funcionales del cráneo.....	114
Rasgos epigenéticos.....	117
5.3 Diseño Experimental.....	120
5.4 Análisis Previos y Depuración de la muestra.....	124
Detección de valores aberrantes, Normalidad y Homoscedasticidad.....	124
Problemas de Indeterminación.....	124
Valores Perdidos.....	125
Bilateralidad en Rasgos Epigenéticos.....	126
Efecto del Sexo.....	126

	Efecto de la deformación artificial.....	127
	Estadística Descriptiva	128
5.5	Los factores ambientales, la expresión de los rasgos morfológicos del cráneo y su integración.....	129
	Minimización y maximización estadística de los factores ambientales.....	129
	Patrones de covarianza y correlación fenotípica a partir de la integración morfológica.....	132
5.6	La variabilidad craneana y el poblamiento de Patagonia y América.....	139
	Varianza Observada vs. Varianza Residual (VH).....	139
	Índice de Fijación F_{st} (VH, CF, EPI)	142
	Distancias (VH, CF, EPI).....	143
	Diagramas de Diferencias Porcentuales Medias (CF).....	144
	Análisis de Permutación de Matrices y Diseño de Matrices	147
Capítulo VI: Resultados.....		157
6.1	Análisis Previos y Depuración de la muestra.....	159
	Detección de valores aberrantes, Normalidad y Homoscedasticidad.....	159
6.2	Los factores ambientales, la expresión de los rasgos morfológicos del cráneo y su integración.....	171
	Minimización y maximización estadística de los factores ambientales.....	171
	Patrones de covarianza y correlación fenotípica a partir de la integración morfológica.....	177
6.3	La variabilidad craneana y el poblamiento de Patagonia y América.....	185
	Varianza Observada vs. Varianza Residual (VH).....	185
	Índice de Fijación F_{st} (VH, CF, EPI)	189
	Distancias (VH, CF, EPI).....	191
	Diagramas de Diferencias Porcentuales Medias (CF).....	201
	Análisis de Permutación de Matrices y Diseño de Matrices	205
Capítulo VII: Discusión I.....		209
7.1	Los factores ambientales y la expresión de los rasgos morfológicos del cráneo.....	211
	Adaptación al frío.....	211
	Plasticidad craneana: el efecto de la deformación artificial.....	218
7.2	Patrones de covariación y correlación fenotípica en humanos a partir de la integración morfológica.....	222
Capítulo VIII: Discusión II.....		233
8.1	El Poblamiento de Patagonia.....	235
	Variabilidad intra e intergrupala.....	235
	Índice de Fijación F_{st}	239
	Ajuste de los Modelos Planteados.....	242
	Un Modelo Para el Poblamiento de la Patagonia.....	247
	La Variación Craneofuncional en Patagonia.....	251
8.2	El Poblamiento de América.....	256
	Variabilidad intra e intergrupala.....	256
	Índice de Fijación F_{st}	258
	Distancias	264
	Posibles Escenarios de Poblamiento de América.....	272
Capítulo IX: Conclusiones y Epílogo		283
	Conclusiones.....	285
	Epílogo.....	288

Bibliografía.....	291
Anexos.....	317
AI Descripción de los caracteres utilizados.....	319
AI.1 Variables de Howells.....	319
AI.2 Componentes Funcionales del cráneo.....	322
AI.3 Rasgos Epigenéticos.....	325
AII Análisis de permutación de matrices.....	327
AII.1 El Test de Mantel.....	327
AII.2 El Test de Smouse-Long-Sokal.....	328
AIII Estadística Descriptiva.....	329
AIV El Modelo Relethford-Blangero.....	349
AIV.1 El Modelo de Harpending-Ward.....	349
AIV.2 Extensión del modelo a los caracteres cuantitativos.....	352
AV Análisis Morfogeométrico.....	359

ABREVIATURAS:

AAP: Años antes del presente

C: Matriz de correlaciones agrupadas intragrupalas (*Pooled Within-Group Correlation Matrix*).

CF: Componentes Funcionales

D.E.: Desviación Estandar

EPI: Rasgos Epigenéticos

MMD: Medida Media de la Divergencia

SMMD: Medida Media de la Divergencia Estandarizada

V/CV: Matriz de covarianzas agrupadas intragrupalas (*Pooled Within-Group Covariance Matrix*).

VH: Variables de Howells

X^2 : Chi-cuadrado

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

1.1 PRÓLOGO

*Y, además, así sólo quedarán de mí los huesos,
lo único que en nosotros se acerca a la piedra y a la eternidad.*

*“Sobre Héroes y Tumbas”
Ernesto Sábato*

La percepción de que los restos óseos son un vínculo con el pasado es tal vez tan antigua como las sociedades humanas, y ha quedado plasmada no sólo en la ciencia antropológica sino en el arte y la cultura popular. De alguna manera, los huesos son una alegoría de la eternidad y del pasado. Miles de esqueletos humanos están albergados en la actualidad en museos de todo el mundo. Muchas colecciones son abundantes y abarcan diferentes períodos de tiempo y contextos culturales diversos. Este sólo hecho evidencia el interés que la Antropología ha depositado históricamente en los restos óseos. Así nace la pregunta que debe movilizar a los biólogos humanos en la era del Genoma: ¿es posible estudiar la variabilidad en los restos óseos desde la óptica (teórica y práctica) de la Genética de las Poblaciones?

El hecho de que en muchos casos se hayan utilizado datos provenientes de la Antropología Biológica para dar apoyo a movimientos eugenistas y racistas durante el comienzo del siglo XX, ha dado lugar a cambios profundos en la concepción que los Antropólogos tienen acerca de la variación biológica en las poblaciones humanas, y se ha producido, a lo largo de la historia reciente de la disciplina, una cierta deriva en parte destinada a compensar los excesos de otras épocas. Como parte de esa deriva, desde mediados de siglo XX los investigadores se han centrado principalmente en estudios sobre las similitudes genéticas entre grupos humanos, la plasticidad de los fenotipos morfológicos y su relación con factores ambientales y la adaptación local (más que la migración o la deriva) como fuente de variación (Lahr y Foley 1998). Como corolario de esta tendencia, se ha abandonado la variación morfológica como fuente de información genética a nivel poblacional (curiosamente, nunca fue descartada a niveles taxonómicos superiores), y el estudio del fenotipo humano ha sido “encorsetado” en el análisis de paleopatologías y en la bioarqueología (Buikstra et al. 1990, Lahr y Foley 1998).

Una disección de la bibliografía de las últimas tres décadas demuestra que el

estudio científico de los restos óseos de las poblaciones del pasado permite el abordaje de cuestiones de alto interés para reconstruir los caminos no sólo adaptativos, sino también evolutivos de nuestra especie (Buikstra y Ubelaker 1994). El abanico de estudios que pueden llevarse a cabo en las grandes colecciones osteológicas comprende no sólo el estudio de las paleopatologías, la morfología dentaria, las prácticas culturales y funerarias, el análisis del ADN antiguo y los análisis de radioisótopos, sino también los estudios de “biodistancia”, cuyo objetivo es determinar las cantidades de variación en la morfología craneana dentro y entre las poblaciones y discutir el origen de esta variación.

Esta tesis puede ser vista como una reivindicación, desde lo empírico, de los marcadores óseos como fuente de información para la Genética de las Poblaciones, especialmente si éstas están extinguidas o altamente mestizadas. La manera en que fue escrita responde a una doble estructura de pensamiento: por un lado profundizar en el conocimiento de la expresión de la morfología craneofacial y su integración, y por otro utilizar la variación en este fenotipo para sumar conocimientos a la problemática del poblamiento de la Patagonia y del continente americano. En gran medida, el primer punto condiciona al segundo, de manera que se desarrollará en primer lugar, para luego extender la discusión al poblamiento de la región en cuestión.

Así, en este primer capítulo se introducirán algunos conceptos de importancia acerca de la expresión de los marcadores craneanos, la influencia del ambiente sobre los mismos, y los patrones de covariación entre caracteres. Además se presentarán los antecedentes teóricos acerca del poblamiento americano como marco de referencia indispensable para este estudio. Finalmente se presentarán los objetivos generales y particulares de la investigación.

Los capítulos II, III y IV son un breve compendio de antecedentes. En ellos se repasará la historia de la investigación arqueológica y antropológica en Patagonia (Capítulo II), los aspectos físicos de la región (Capítulo III), y se brindará una breve descripción de los grupos etnográficos que ocuparon la Patagonia en tiempos históricos (Capítulo IV).

Las partes correspondientes a Materiales y Métodos (Capítulo V), Resultados (Capítulo VI) y Discusión (Capítulos VII y VIII) siguen la misma estructura, centrándose primeramente en la expresión de los marcadores óseos y su integración

morfológica y a continuación en el poblamiento patagónico-americano. Además, en el capítulo (VIII) se combinarán las evidencias obtenidas en este trabajo con información proveniente de la Arqueología y la Biología Molecular.

Además de las Conclusiones (Capítulo IX) y la Bibliografía, la tesis cuenta con cinco Anexos, donde se resume la descripción anatómica de los caracteres empleados (Anexo I), los estadísticos descriptivos de la muestra (Anexo II), el desarrollo matemático de algunos modelos y metodologías empleadas (Anexos III y IV), y el resumen de un análisis no conectado directamente al cuerpo metodológico de la tesis, pero relacionado con la problemática general del poblamiento americano (Anexo V).

1.2 LA EXPRESIÓN DE LOS CARACTERES MORFOLÓGICOS Y SU UTILIDAD EN LA GENÉTICA DE POBLACIONES.

Una característica de máxima relevancia en los caracteres óseos a la hora de reconstruir las relaciones entre las poblaciones es que la morfología del esqueleto es afectada parcialmente por efectos ambientales. Si bien hasta el momento no ha podido medirse la magnitud de la influencia de la selección natural sobre la morfología craneofacial (Relethford 1994), existe evidencia indirecta con relación a tendencias geográficas y temporales en la forma del cráneo (Lahr 1996, Larsen 1997). Por ejemplo, puede asumirse que la diferencia entre grupos en la frecuencia de determinado valor morfológico se deba a diferencias filogenéticas, o bien que sean el resultado de adaptaciones particulares a ambientes específicos dentro de un mismo taxón que se han fijado en el genoma *a posteriori* de la separación filogenética entre ambos grupos, o bien que representen variaciones individuales, sin correlato en el genoma dentro de una misma población. Cuando el interés de la investigación está enfocado en la reconstrucción de la historia de las poblaciones, es fundamental poder separar en el atributo morfológico la señal exclusivamente genética de aquella de origen ambiental. Los factores no genéticos no conforman, de todas maneras, un fenómeno único. De esta manera, para estudiar la contribución de las diferentes formas que toma el efecto ambiental sobre el fenotipo de un individuo es necesario formalizar y “diseccionar” el concepto de acción ambiental.

La acción ambiental puede dividirse en tres categorías: la *adaptación*, la *plasticidad* y la *acomodación*. La adaptación tiene como resultado final el cambio en las frecuencias alélicas de los genes implicados en el desarrollo y la regulación de determinado atributo fenotípico, que fue sometido a la selección natural. Un ejemplo de este efecto puede hallarse en las llamadas reglas de Allen y Bergmann. La primera sostiene que en los endotermos, aquellas especies o poblaciones adaptadas a ambientes fríos tienden a tener extremidades más pequeñas y cortas que los grupos que habitan latitudes bajas, en respuesta a una menor disipación de temperatura. En su forma más simple, la regla de Bergmann predice que el peso corporal tiende a valores mínimos en regiones cálidas, y viceversa, fenómeno que puede explicarse desde un mecanismo adaptativo destinado a conservar o irradiar el calor corporal en fun-

ción del clima. La pigmentación en poblaciones humanas respondería a un mecanismo adaptativo, destinado a disminuir el efecto nocivo de la radiación ultravioleta proveniente del sol. Estos cambios, serían beneficiosos para la población y en consecuencia positivamente seleccionados y se plasman en el genoma a partir de la fijación de los genes que regulan el fenotipo en cuestión (Lalueza 2003, Relethford 2002). Cabe destacar que el concepto de adaptación es redefinido, o al menos revisado, en la actualidad por algunos autores (Marks 1995, Tattersall 2002). Para Tattersall (2002), por ejemplo, debe abandonarse el concepto de que el cambio evolutivo consiste esencialmente en un proceso gradual y de “sintonía fina” de las características individuales. Para este autor, cuando el ambiente cambia abruptamente (como usualmente ocurre) las adaptaciones existentes en los organismos pueden llegar a ser totalmente irrelevantes en el nuevo esquema ambiental. Lo que desemboca en el concepto de preadaptación (*exaptation* en inglés), que implica que las innovaciones nunca surgen “para” algo, sino que ocurren espontáneamente como parte de la rutina del proceso genético. Si estas preadaptaciones no originan problemas, pueden permanecer en el individuo y en la población, hasta que finalmente la selección natural opere sobre ellas. Este concepto es importante porque significa que las novedades surgen sin generar un cambio en la viabilidad inmediata del organismo, o bien que se integran correctamente en una determinada función que es diferente de la función que adoptarán en el futuro (lo que es desde el punto de vista biológico más parsimonioso que el concepto de “adaptarse a” algo) (Tattersall 2002). De esta manera, la “preadaptación” tendría un rol fundamental en la evolución de muchas especies, y el papel del azar en los procesos evolutivos sería clave en el momento en que las innovaciones surgen en la población. Para los fines que interesan a este estudio, este problema dialéctico y fundamental en la Biología actual no posee mayor importancia, porque el objetivo inmediato no es discutir la mecánica de la evolución, sino detectar la influencia de los cambios adaptativos en la separación morfológica de las poblaciones.

Por efecto ambiental también puede entenderse a la plasticidad, que se refiere al fenómeno mediante el cual el fenotipo responde a fuerzas ambientales durante el crecimiento y desarrollo del individuo (Sparks y Jantz 2002). La plasticidad, a diferencia de la adaptación, no tiene un efecto directo sobre el genoma. Un excelente ejemplo de plasticidad en el cráneo humano es la deformación artificial craneana.

Ampliamente difundida en poblaciones amerindias, la deformación se produce por la utilización (en algunos casos ritual y en otros desprovista de significado cultural), de aparatos rígidos o semirígidos, como tablillas, bandas o cunas, durante los primeros estadios de vida del individuo. El efecto final en la morfología del neurocráneo es en algunos casos extremadamente marcado, sin embargo esta acción ambiental, aunque irreversible una vez producido, no tiene peso adaptativo y en consecuencia no repercute en el perfil genético de la población. Otro ejemplo corriente (y en muchos casos exageradamente invocado) para referirse a la plasticidad del cráneo es el estudio del antropólogo estadounidense Franz Boas, realizado sobre inmigrantes europeos y sus descendientes nacidos en EEUU (Boas 1912). Boas sostiene que la morfología del cráneo y de la cara cambia en el grupo de hijos de inmigrantes nacidos en América como respuesta a los cambios ambientales. Este estudio fue citado en los últimos 90 años como evidencia de la plasticidad del cráneo. No obstante, una revisión reciente de los datos originales, y la aplicación de técnicas estadísticas modernas en el estudio de la variabilidad craneofacial demostró que los datos originales de Boas no sustentan en absoluto el concepto de plasticidad en la morfología craneofacial como principal causante de las diferencias entre grupos, y que las diferencias entre nacidos en Europa y nacidos en EEUU son despreciables en relación a las diferencias étnicas (genéticas) entre los grupos estudiados (Sparks y Jantz 2002).

Finalmente puede hablarse de acomodación como efecto ambiental. La acomodación (o aclimatación) no tiene grandes implicancias para la biología del esqueleto, porque suele concentrarse en cambios reversibles a nivel metabólico de determinado parámetro fisiológico. Un ejemplo es el del nivel de hematocritos, que puede incrementarse con relativa rapidez si un individuo se desplaza a zonas de gran altitud, pero que retoma sus niveles basales al retornar a nivel del mar.

Esta clasificación de los efectos ambientales es de máxima relevancia a la hora de llevar a cabo un análisis de los orígenes de la variación craneofacial, así como cualquier aproximación genético-poblacional a la misma.

El advenimiento de nuevas técnicas de Biología Molecular y los avances en Biología Teórica han traído aparejado un abordaje más amplio de la variabilidad humana. Estas dos visiones o aproximaciones al problema, la morfológica y la molecular, suelen presentarse como antagonistas y es normal observar discusiones acerca

de la validez y el peso explicativo de cada tipo de carácter. Muchos autores entienden a los rasgos craneométricos como estructuras incapaces de reflejar diferencias genéticas porque están fuertemente “influenciados por el ambiente”. Esta visión puede resumirse en una frase del libro *Genética de las Poblaciones Humanas* (Cavalli-Sforza y Bodmer 1971):

“La mayor parte de los caracteres antropométricos son difíciles de utilizar para el análisis filogenético, debido a que no se conocen los efectos a corto plazo que tienen los cambios ambientales sobre los mismos”.

Este tipo de afirmaciones son usuales en los foros científicos informales, aunque son raras las discusiones que consideren exactamente qué se entiende por “cambios ambientales”, a qué llamamos y cómo estudiamos exactamente a un “carácter antropométrico” (y qué niveles de variabilidad se esperan dentro de esta categoría), y que discutan las diferencias existentes entre las numerosas variantes de “análisis filogenético”. Si existe consenso sobre alguno de estos aspectos es, precisamente, que ni los caracteres antropométricos, ni los árboles filogenéticos, ni los cambios ambientales, son conceptos unívocos. Existen gran cantidad de caracteres fenotípicos cuyo estudio genético es posible (Mc Kusick [1994] cita miles de ellos), los cambios ambientales son muy numerosos y van desde alteraciones en el ambiente intrauterino hasta prácticas culturales, y la construcción de árboles o esquemas filogenéticos es un problema metodológico de debate continuo. De hecho, el concepto de árbol es muy poco válido para esquematizar la historia de las poblaciones humanas, donde las ramas (poblaciones) no están aisladas y las semejanzas pueden deberse en gran parte al flujo génico (Hernández 2001, Templeton 1999).

A partir de enunciados como el anterior, la jerga bioantropológica comienza a equiparar el estudio de la variación molecular con estudios “genéticos”, cuando en realidad deberían denominarse simplemente “moleculares”.

Sin embargo, no existen razones de peso para que un análisis de la variación molecular sea intrínsecamente “genético”. Véase por ejemplo Bowcock et al. (1991), un estudio que en su fecha de publicación contó con los más novedosos avances

metodológicos en el análisis de la variación en el cromosoma Y. En este trabajo puede leerse (en el pie de la figura 1) un enunciado de corte netamente tipologista:

According to this model two divergent populations contribute in specified proportions to form a new population. Various pairs of ancestral populations from which the European branch may have descended by admixture were tested for choosing ancestral types that contributed to the admixture. Data were found to be most consistent with this tree; ancestral Europeans are estimated to be an admixture of 65% ancestral Chinese and 35% ancestral Africans¹.

¿Qué se entiende aquí por “rama” europea? ¿Qué porcentaje de variabilidad explica una “rama”? En este sentido, las simples observaciones de Charles Darwin acerca de la morfología en los picos de los pinzones de las Galápagos, o de la variabilidad existente dentro de las poblaciones son mucho más evolutivas y “genéticas” que lo anteriormente citado, donde el concepto de población parece no tener utilidad.

De modo que el estudio de la Genética de las Poblaciones no viene dado por el tipo de marcador, sino por su naturaleza y la manera en que el investigador se aproxima a ella. La mención al efecto ambiental como toda explicación para invalidar los estudios de variación morfológica encierra una grave falacia. Si la variación fenotípica es descompuesta en sus dos componentes, el genético y el ambiental, de acuerdo al modelo infinitesimal de Fisher (Falconer 1985):

$$V_f = V_g + V_a,$$

donde V_f es la variación fenotípica, V_g es la fuente de variación debida al efecto genético, y V_a es la fuente de variación debida al efecto ambiental, entonces, enunciar que la variación fenotípica se debe *en su totalidad* al ambiente implica conocer que $V_g = 0$ y $V_f = 1$ para todos los fenotipos. La falacia y el reduccionismo de tal planteo radican en

¹ De acuerdo a este modelo, dos poblaciones divergentes contribuyen en proporciones específicas para formar una nueva población. Varios pares de poblaciones ancestrales de las cuales la rama Europea puede haber descendido por mestizaje fueron evaluadas para elegir tipos ancestrales que contribuyeron a la mezcla. Los datos fueron más consistentes con éste árbol; los Europeos son una mezcla estimada en 65% de ancestros Chinos y 35% de ancestros Africanos.

que la evidencia acumulada hasta el momento no sustenta estos supuestos, sino que muy por el contrario demuestran *mayores o menores grados* de determinismo genético para la variación fenotípica (Rogers et al. 1999), pero nunca nulos.

Pero el desconocimiento de la heredabilidad de un rasgo o lo baja que ésta pueda ser, tampoco es un limitante real. Durante los últimos años, numerosos investigadores han estancado su pensamiento en el falso concepto de que, dado que la heredabilidad de los rasgos morfológicos es desconocida, o en el mejor de los casos no muy alta, los estudios de distancia no son válidos cuando se aplican a poblaciones esqueléticas (Angel 1981, Cavalli Sforza y Bodmer 1971). Dicho lo anterior, la pregunta es si los efectos ambientales actúan de manera sincrónica, siempre en la misma dirección, tal que la señal filogenética que diferenciaba inicialmente a dos poblaciones se vea significativamente sesgada. Si se asume que la varianza ambiental es aleatoria con respecto a las unidades de estudio, entonces la baja heredabilidad simplemente significa que existe un considerable nivel de “ruido” en nuestro análisis (Buikstra et al. 1990, Cheverud 1988, 1996a, b, González-José et al. 2003a, Konigsberg y Ousley 1995, Relethford 2002, Relethford y Harpending 1994). Aún cuando las heredabilidades sean bajas, es posible alcanzar conclusiones válidas concernientes a la historia y la estructura de las poblaciones prehistóricas. Relethford (1988), por ejemplo, sostiene que los análisis antropométricos proveen al investigador una mayor profundidad temporal en los estudios de estructura poblacional. El mismo autor sugiere que la gran cantidad de datos obtenidos durante el período de la Antropología tipologista puede ser reanalizada y es de gran utilidad en la determinación de los efectos relativos de los procesos microevolutivos expresados en los rasgos cuantitativos (Relethford 1988, pag. 123).

En esta tesis, se estudiará la variabilidad morfológica en el cráneo tratando de maximizar o minimizar la señal ambiental en los fenotipos a la hora de reconstruir las afinidades entre poblaciones, con el fin de evaluar la supuesta naturaleza aleatoria de estos factores e indagando qué tipo de herramientas estadísticas pueden servir para tal fin. Se trabajará con dos factores ambientales que actúan fuertemente sobre la morfología del cráneo y que permitirán el abordaje a la adaptación y a la plasticidad según han sido definidas anteriormente: el clima (la adaptación al mismo a partir de la morfología nasal) y la deformación artificial (los cambios plásticos provocados por

ésta). El objetivo principal es investigar cómo el efecto de un factor ambiental potencialmente responsable de la variación en una estructura morfológica, puede ser minimizado mediante un correcto uso del análisis multivariante.

Una segunda aproximación a la expresión de la forma y dimensión del cráneo se da a través de los estudios de integración morfológica. Usualmente, la variación fenotípica es estudiada desde el análisis multivariante con el fin de estimar afinidades entre poblaciones. Cuando ello ocurre, los patrones de variación entre rasgos son sub-explotados, porque la mayoría de los estadísticos empleados (por ejemplo la Distancia Generalizada de Mahalanobis) intrínsecamente dan cuenta de esta variación y la asociación entre rasgos es ponderada para no “inflar” artificialmente la distancia entre dos grupos. Sin embargo, las relaciones entre rasgos son importantes para entender el sustrato genético y ambiental del fenotipo, y pueden ser examinadas a partir del concepto de Integración Morfológica (Chernoff y Magwene 1999, González-José et al. 2003a, Marroig y Cheverud 2001, Olson y Miller 1958, Waddington 1957). El examen de la integración morfológica en el cráneo es interesante porque su desarrollo ocurre en continuidad espacial y temporal. Estos sistemas son de importancia evolutiva, porque una gran variedad de mecanismos epigenéticos, tanto moleculares como mecánicos, requieren proximidad temporal y espacial para funcionar correctamente (Hall 1987, Hanken y Thorogood 1993, Smith 1996).

Cheverud (1996b) dividió la integración morfológica en tres categorías: funcional/de desarrollo, genética, y evolutiva. En el primer caso, los rasgos morfológicos tienden a estar estadísticamente asociados cuando comparten una función específica y/o una aparición sincrónica durante el desarrollo del embrión. Cuando se da la integración genética, dos (o más) caracteres tienden a expresarse asociados simplemente por pleiotropía o desequilibrio de ligamiento. Finalmente, la integración evolutiva ocurre por medio de la selección estabilizadora, que actúa sobre rasgos implicados en el mismo complejo funcional (Cheverud 1996b, Marroig y Cheverud 2001). Estos tipos de integración no están aislados, sino que se realimentan mutuamente: la función y el desarrollo producen asociación de rasgos, que son puestos a prueba integradamente mediante selección estabilizadora, y las variantes con menor eficacia tenderán a desaparecer conjuntamente del genoma.

Así, la integración morfológica es entendida como un mecanismo que estabiliza los patrones de correlación y varianza/covarianza fenotípicas. Si la matriz de varianzas/covarianzas fenotípicas es proporcional a la genética, entonces la estabilidad de dichos patrones debe considerarse fundamental para el estudio de la variación humana, porque la constancia de las covarianzas fenotípicas sería difícil de explicar sin la estabilidad de las covarianzas genéticas (Lande 1979, Marroig y Cheverud 2001). Algunos modelos, como el de mutación-selección estabilizadora de Lande (1979, 1980), predicen la estabilidad de la matriz de varianzas/covarianzas genéticas aditivas.

La proporcionalidad de las matrices de covarianza genética y fenotípica es también importante porque numerosos modelos en Genética de los Caracteres Cuantitativos (Konigsberg 1990, Relethford y Blangero 1990, Varela y Cocilovo 2002, Williams-Blangero y Blangero 1989) asumen dicha proporcionalidad.

Diversos trabajos en diferentes taxa de vertebrados (Cheverud 1988, Roff 1996) así como una revisión completa en primates del Nuevo Mundo (Marroig y Cheverud 2001) han demostrado que la estructura de covarianzas fenotípicas es estable, y que la similitud de las covarianzas entre grupos no está relacionada con la historia filogenética del grupo. Sin embargo, Ackermann (2002), llega a la conclusión que las divergencias en el patrón de covariación facial entre Hominoideos se corresponde altamente con las relaciones filogenéticas entre especies. Como se observa, existe cierta contradicción en cuanto a la relación entre filogenia y cambio en las matrices de covarianza, y esta contradicción probablemente se fundamente en el nivel taxonómico estudiado. Ambos estudios (Ackermann 2002, Marroig y Cheverud 2001) se centran en niveles supra-específicos, y no existe hasta el momento un examen minucioso del grado de estabilidad de los patrones de covarianza en humanos modernos y su variación entre poblaciones.

En referencia a la integración morfológica, en esta tesis se presentará una comparación de las matrices de correlación y covarianza fenotípicas (craneométricas) entre poblaciones modernas de *Homo sapiens*. Los objetivos principales son a) explorar si las matrices de correlación y covarianza entre rasgos son afectadas por factores funcionales o de desarrollo, b) estimar las fluctuaciones entre grupos en los patrones

de covarianza, y c) evaluar si los patrones de correlación y covarianza reflejan adecuadamente la historia y la estructura de las poblaciones.

Esta sección permitirá además tener algunos indicios sobre la validez de la información obtenida a partir de la morfología del cráneo y permitirá enfocar desde la Genética de las Poblaciones una temática de poblamiento puntual, como es el caso de Patagonia y América.

1.3 EL POBLAMIENTO DE LA PATAGONIA

Quienes deambulan por el desierto descubren en sí mismos una serenidad primigenia.

*“Días de ocio en la Patagonia”
W.H. Hudson*

Quien alguna vez se haya internado en las planicies de Patagonia sabe de lo intenso y desmedido del paisaje. Es inevitable tanto para el investigador de las poblaciones humanas como para los interesados en la Antropología, intentar imaginar el fabuloso escenario formado por pequeñas bandas de cazadores recolectores ocupando por primera vez las estepas del Sur, adaptándose a sus límites, su fauna y su clima. La vivencia directa en la naturaleza, así como el ejercicio intelectual forman caras de una misma moneda: no se trata más que del humano interrogante acerca de los orígenes. Probablemente estos ejercicios creativos hayan sido en el pasado, y sean en la actualidad, el motor de la mayoría de los estudios acerca del poblamiento de nuestro planeta y sus regiones.

En el caso del Viejo Mundo ocupado desde tiempos más remotos y por mayor número de personas, el conocimiento del poblamiento se enlaza fuertemente con el debate acerca de la aparición y dispersión del hombre moderno. En lo que respecta a América, el atractivo es múltiple. En primer lugar, es estimulante pensar que esta ocupación se produjo, casi con toda seguridad, a través de un paso puntual y relativamente pequeño, el estrecho de Bering, y seguramente a partir de eventos migratorios no discretos, sólo delimitados por la actividad glacial en esa zona. Surgen así las preguntas clásicas del debate actual sobre el poblamiento Americano: ¿En qué momento ingresan los primeros pobladores? ¿Y los subsiguientes? ¿Por qué no complicar la discusión y pensar en qué momento *no* se ha producido migración a través de Bering? ¿En qué fecha ocurrieron estas oleadas? ¿Qué es una oleada en términos biodemográficos?

En segundo lugar, y teniendo en cuenta los interrogantes del párrafo anterior, debemos considerar la gran diversidad cultural y biológica que se observa en las poblaciones de América. Es casi seguro que los primeros exploradores y conquistadores hayan percibido este fenómeno, dado que en el momento del contacto con el europeo, América estaba ocupada desde Alaska hasta el Canal del Beagle por los gru-

pos y culturas más diversos. La totalidad de sus ambientes era eficientemente explotada mediante las estrategias de vida más variadas, existía una alta diversidad lingüística, y podían encontrarse grupos de economía estrictamente cazadora recolectora y bajo desarrollo tecnológico, así como civilizaciones bien establecidas y seculares como las de los Andes centrales o Mesoamérica. ¿Cómo explicar esta diversidad? ¿Tiene un correlato biológico? Y si es así, ¿qué mecanismos evolutivos se encadenaron para provocar estas diferencias? Estas y otras preguntas se suman al problema en la medida en que se afina la escala de observación y se incorpora información.

Por último debemos considerar la historia reciente de las poblaciones amerindias. Es, sin duda, una historia llena de complejidades, que configura definitivamente el perfil de las poblaciones americanas actuales. De acuerdo a la región que se analice, el mestizaje emerge como un fenómeno de importancia variable. Este mestizaje no debe considerarse solamente en clave europeo-amerindio, sino que debe incorporar necesariamente el aporte de poblaciones africanas introducidas en casi toda América por medio de la esclavitud. Es así como algunos grupos amerindios han dejado una impronta definitiva en la conformación de la población, mientras que otros se han extinguido definitivamente, sin dejar prácticamente huella genética en el acervo de las poblaciones actuales de la región. Demográficamente hablando, los amerindios de Sudamérica no se han recuperado completamente del contacto con europeos y africanos. Su número ronda los 15 millones de personas, desigualmente distribuidas a lo largo del continente. El 91% de los amerindios de Sudamérica se concentra en Ecuador, Perú y Bolivia (Salzano y Callegari-Jacques 1988). En el caso de la Patagonia, exceptuando a los araucanos, las cuatro etnias que ocupaban el territorio en el momento del contacto con el europeo han desaparecido biológica y culturalmente en la actualidad.

En aquellas poblaciones que aún ocupan el territorio americano, el aporte de la bioantropología (fundamentalmente los estudios de nutrición, crecimiento y desarrollo), deben tener un lugar central en las políticas de Estado y son de gran importancia para prevenir el colapso demográfico y cultural. En efecto, usualmente los grupos aborígenes ocupan los estratos sociales más marginales y golpeados por las crisis económicas, y la puesta en práctica de un monitoreo exhaustivo de los paráme-

tros reproductivos y de crecimiento es fundamental para que la interacción con grupos urbanos no tenga repercusiones mayores en la estructura de la población.

Estos y otros dilemas conforman entonces el “núcleo duro” de los estudios actuales en la bioantropología americana y constituyen el punto de partida para una serie de teorías y modelos hipotéticos para el poblamiento prehistórico y el poblamiento actual.

Esta segunda parte de la tesis tiene como objetivo principal estudiar el poblamiento prehistórico o “asentamiento” del continente americano a partir de herramientas genético-poblacionales, con especial énfasis en el extremo sur del continente: la Patagonia. Asimismo, se estudiará y discutirá también el poblamiento a nivel continental.

Como es común en Biología, los problemas no han cambiado mucho a lo largo de la historia, simplemente ha aumentado el nivel de complejidad de los mismos, y el volumen de información que se utiliza para avanzar en su resolución. Es así como las teorías para el poblamiento de América pueden rastrearse en el pasado, y este ejercicio puede resultar de utilidad para comprender la aparición posterior de las ideas que existen en la actualidad.

En la siguiente sección se resumen las principales ideas que han sido propuestas a lo largo de la historia para explicar el origen de los pueblos americanos.

1.4 LAS PRIMERAS TEORÍAS SOBRE EL POBLAMIENTO AMERICANO

...porque no se trata de qué es lo que pudo hacer Dios, sino qué es conforme a razón y al orden y estilo de las cosas humanas...
 ...el mero orbe que llaman Indias no está lejos del otro, del conocido...quedan en vecindad...por lo cual los indios pasaron de uno a otro más por camino de tierra que por mar...

“Historia natural y moral de las Indias”
 José de Acosta, 1589

Las primeras descripciones de los americanos no surgen de investigaciones científicas sistemáticas o realizadas bajo algún programa de investigación concreto. Más bien se limitan a suposiciones realizadas por los viajeros y exploradores europeos quienes se afincaban temporalmente en América, o bien encabezaban expediciones de largo aliento y por lo general multidisciplinarias. Muchos han consagrado parte de su obra al problema de la procedencia y descripción de los americanos. Por citar algunos ejemplos: Gonzalo Fernández de Oviedo (*Historia General y Natural de las Indias, Islas y Tierra Firme del Mar Océano*, Sevilla-Salamanca, 1535), Fray Luis de Gomara (*Historia General de las Indias*, Amberes, 1554), Bartolomé de las Casas (*Historia de las Indias*, Madrid, 1875-1876) Bernardino de Sahagún (*Historia General de las Cosas de la Nueva España*, 1558-1568), Amade Frezier (*Relación del Viaje por el Mar del Sur*, 1712-1714), Antonio Herrera (*Historia General de las Indias Occidentales*, Madrid, 1728-1730), Louis Antoine Bougainville (*Voyage autour du monde, par la frégate du roi La Boudeuse, et la flûte L'étoile en 1766, 1767, 1768, et 1769*, París, 1771), James Cook (*Los Tres Viajes alrededor del Mundo*, 1768-1779), Alexander Von Humboldt (*Vues des cordillères et monuments des peuples indigènes de l'Amérique*, París, 1810), Charles Darwin (*Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries Visited during the Voyage of H.M.S. Beagle Round the World*, Londres, 1845), Paul Hyades y J. Deniker (*Mission Scientifique du Cap Horn [1882-1883]*, Paris, 1891).

El hecho de que las instituciones científicas y Universidades americanas contasen con gabinetes antropológicos e implementasen campañas de prospección arqueológica frecuentes generó, casi inmediatamente, una masa crítica de datos y evi-

dencias que dieron origen a las primeras teorías de poblamiento basadas en exámenes científicos.

Las primeras teorías acerca del poblamiento americano pueden clasificarse en tres grupos: 1) las que propugnaron un origen único y reciente, 2) las que admitían la pluralidad racial o el origen múltiple y muy antiguo y 3) las que postularon un origen americano.

Un origen único y asiático para la población americana fue propuesto tempranamente por el jesuita José de Acosta, quien en su “*Historia Natural y Moral de las Indias*” (Sevilla, 1589) introdujo este concepto. Años más tarde, el explorador alemán Alexander Von Humboldt (1769-1859) recuperaba esta idea luego de plasmar en sus obras las observaciones realizadas en sus viajes por el Nuevo Mundo. Sin embargo, los defensores del origen único fueron conocidos como la “escuela americana”, en referencia a investigadores de los Estados Unidos, encabezados por el antropólogo checo Ales Hrdlička (1869-1943) (figura 1).

Esta teoría se estructuró alrededor de cuatro enunciados principales: 1) el hombre americano constituye una sola raza; 2) el origen de la misma está en la raíz mongólica, en Asia; 3) el ingreso al continente se produjo a través del estrecho de Bering en época reciente; y 4) la cultura observada en los grupos modernos se desarrolló *in situ*. La unidad de la raza americana fue fundamentada sobre la base de caracteres morfológicos existentes en la mayoría de los aborígenes, como el color de la piel y la forma y el color del cabello. Según Hrdlička (1925), las diferencias observadas, eran atribuibles a divergencias pre y extra-americanas y en todo caso no invalidaban la unidad del conjunto. El origen mongólico se basó princi-

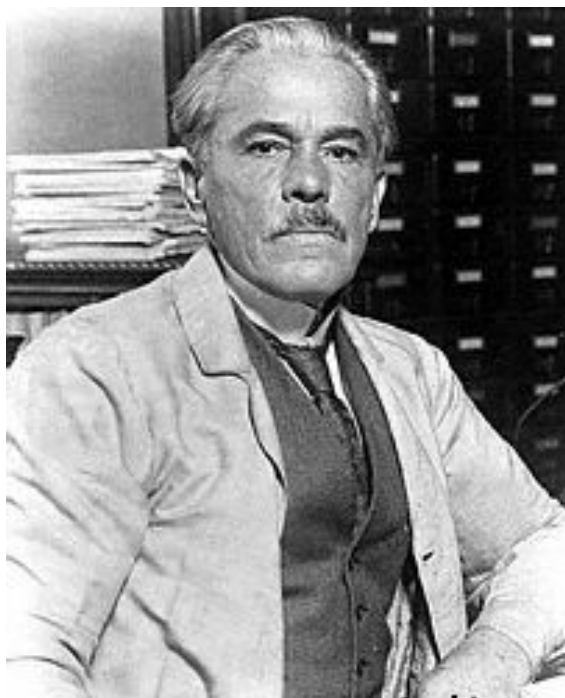


Figura 1: Ales Hrdlička (1869-1943) principal promotor de la Teoría del Origen Único.

palmente en el asombroso parecido que presentan las poblaciones esquimales y las poblaciones del Nordeste Asiático, ambas muy bien conocidas y estudiadas por Ales Hrdlička. Obviamente, la comparación con otros grupos amerindios de no tan clara acepción mongoloide forzó a los investigadores de esta escuela a proponer poblaciones de origen cada vez más distantes, llegando a sugerirse relaciones ancestro-descendiente con grupos de Siberia, Mongolia, Tibet, Japón y hasta Malasia. Más tarde, esta falta de correspondencia con el patrón mongoloide fue explicada por la existencia de un único origen pero de diferentes migraciones: una oleada dolicocefala de la cual provienen los algonquinos, iroqueses, sioux, shoshones y pima-aztecas, y los individuos de Lagoa Santa en Brasil; una oleada braquicefala, de tipo tolteca; una oleada de braquicefalos atapascanos exclusivos de Norteamérica; y por último los esquimales. De acuerdo con Hrdlička, los elementos más antiguos serían los menos mongoloides y los que habrían migrado más al sur, explicando así el menor parecido de los sudamericanos con los mongoloides (Pessagno Espora 1971).

Los defensores de la Teoría del Origen Múltiple, por el contrario, no formaron un grupo homogéneo, sino que más bien se caracterizaron por enfrentarse a parte o a la totalidad de los enunciados de la Teoría del Origen Único. El único punto de coincidencia entre los partidarios de un origen múltiple es, por cierto, la negación de la “unidad racial” de los americanos. Consideraban que si bien las semejanzas entre los indígenas son grandes, no son menores sus diferencias. Como se ha dicho, si bien no formaron una “escuela” *sensu stricto*, las principales críticas al concepto de un origen único mongoloide surgieron de investigadores como Milcáides Vignati, Paul Rivet, Francisco Pascasio Moreno, R. Verneau, José Imbelloni, Félix Outes y Salvador Canals Frau (ver capítulo II) entre otros, quienes defendieron la existencia de oleadas migratorias adicionales a la mongoloide, de origen melanesio y australiano (figura 2). Estos autores no lograron un consenso en cuanto al número de oleadas, ni con respecto al origen de las mismas. Una de las clasificaciones más aceptadas y duraderas fue la de José Imbelloni (1938), quien admitió la existencia de siete oleadas de distinta procedencia, algunas por vía terrestre y otras por vía marítima, con orígenes en Indonesia, Tasmania, Malasia, etc.

Por último debe mencionarse el enfoque propuesto por el paleontólogo argentino Florentino Ameghino (figura 3) quien sostuvo que el nacimiento de la

especie humana se había producido en el sur del continente americano, a mediados de la era Terciaria (Ameghino 1921). Ameghino basó su tesis en algunos restos arqueológicos de supuesta antigüedad hallados en la provincia de Buenos Aires (Monte Hermoso) y denominó al precursor de nuestra especie *Homunculus patagonicus*. De este ancestro surgirían cuatro linajes,

constituidos por el Tetra, Tri, Di y Protohomo, cuya sucesión concluye en el *Homo sapiens* actual. Paradójicamente, Ameghino recibió la colaboración de Ales Hrdlička durante estas excavaciones, pero el antropólogo estadounidense realizó independientemente una fuerte labor crítica y un examen adverso a los hallazgos de Ameghino, y posteriormente sus posiciones encontradas desataron una virulenta enemistad. Las evidencias fósiles de Ameghino resultaron insuficientes e irrisorias, cuando no equivocadas y la teoría de Ameghino no tardó en caer en el descrédito. Ameghino nunca pudo garantizar la antigüedad de sus hallazgos (la mayoría resultó pertenecer a indígenas recientes) ni la atribución a especies relacionadas con el linaje humano (e. g. uno de los restos atribuidos a Tetraprotohomo fue asignado posteriormente a un félido)...

Lamentablemente suele recordarse a Ameghino por este detalle nefasto de su carrera, sin embargo fue un ferviente defensor del evolucionismo, en una época difícil para los darwinistas, y sus hallazgos paleontológicos resultaron fascinantes e innumerables¹.

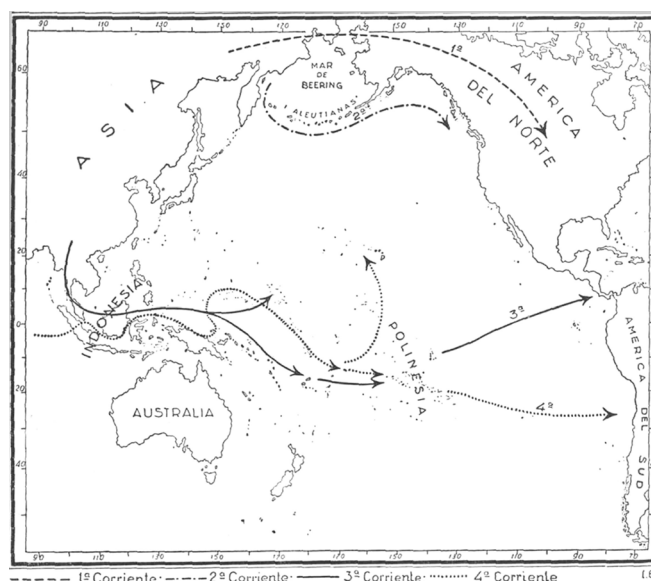


Figura 2: Oleadas migratorias propuestas por Salvador Canals Frau en 1950. Tomado de Canals Frau (1950).

¹ En ocasión de la muerte de Ameghino, Eduardo Holmberg dijo que “Ameghino construyó un castillo del cual nadie podrá desalojarlo, aunque se le derrumben algunas torres y almenas en el ataque” (en Pessagno Espora 1971).

Este breve resumen de las primeras teorías formalmente propuestas para el poblamiento de América dista de ser completo y minucioso. Vistas a la luz del conocimiento actual, puede pensarse que carecían de suficiente objetividad y rigor científico. Todas ellas florecieron en el seno de la escuela o paradigma Tipologista, que es desplazado de la escena científica con el nacimiento del Paradigma Genético-Evolucionista¹. Sin embargo, deben leerse en un contexto histórico y comprendiendo el estado del conocimiento a comienzos del siglo XX, no sólo en lo que respecta al poblamiento de América, sino a los orígenes de la humanidad misma (téngase en cuenta que el origen africano de nuestro linaje no fue discutido hasta bien entrada la mitad del siglo XX). De la misma manera, la antigüedad de los yacimientos arqueológicos sólo podía estimarse muy indirectamente, y no existían métodos numéricos apropiados para el análisis de las muestras. Es así como estas primeras aproximaciones se revalorizan y, más aún, nos demuestran que aún con mayor información y poder de análisis muchos interrogantes siguen siendo los mismos desde entonces.

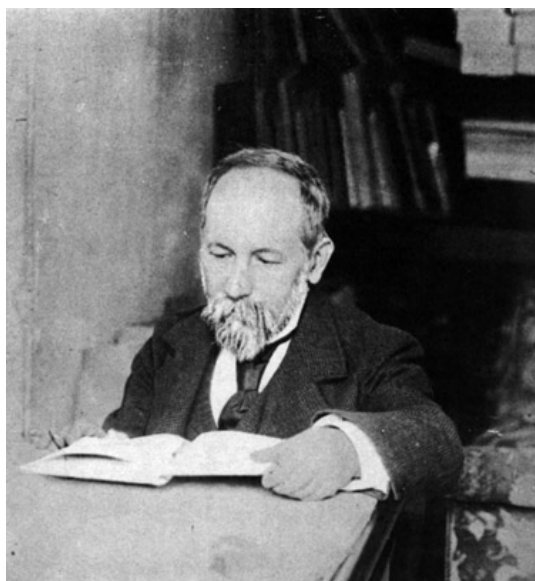


Figura 3: Florentino Ameghino, paleontólogo autor de la Teoría del Origen Americano de la Humanidad.

¹ Sobre este aspecto, Cartmill (1999) desarrolló un interesante análisis de la literatura sobre poblaciones humanas publicada en los últimos 32 años. El autor encuentra que los criterios clasificatorios clásicos tipologistas como “*Caucasoide*” o “*Negroide*” siguen utilizándose asiduamente con fines clasificatorios, aún en los estudios de variación del ADN, o variación “genética”.

1.5 LAS TEORÍAS ACTUALES SOBRE EL POBLAMIENTO AMERICANO

*People moving every day
 You know they move so slow
 Do they know why they are going?
 Do they know why they go?
 Look into the book of rules
 And tell me what you see
 Are you all that different?
 Are you just the same as me?*

*No tan distintos
 Luca Prodan, Sumo*

Como se ha explicado en la sección anterior, los problemas a resolver en la agenda del poblamiento americano son básicamente los referidos a la fecha de entrada de los primeros pobladores, su origen, y la forma en que han llevado a cabo la ocupación del continente. Este último ítem suele simplificarse planteando el número de oleadas o eventos migratorios que se produjeron. Siguiendo esta simplificación, se presentarán a continuación los tres principales puntos de vista que compiten en la actualidad en cuanto al poblamiento de América. Cabe destacar que la presentación de estas teorías no refleja en absoluto la totalidad de modelos que se han planteado para el continente americano, sino que es una aproximación general a la problemática y a la bibliografía sobre el tema. Estas teorías intentan explicar el poblamiento de América ampliamente entendida (Norteamérica, Centroamérica y Sudamérica), pero en el presente estudio se hará hincapié en las diferentes aproximaciones a la variabilidad de las poblaciones Sudamericanas y en especial a la posición de las poblaciones patagónicas en este contexto.

TEORIA DE LAS TRES OLEADAS MIGRATORIAS (GREENBERG ET AL. 1986)

En Diciembre del año 1986, la revista *Current Anthropology* publicó un artículo firmado por Joseph Greenberg (Universidad de Standford), Christy Turner II (Universidad de Arizona) y Stephen L. Zegura (Universidad de Arizona) (Greenberg et al. 1986), en el cual se reunía evidencia lingüística, morfológica y molecular con el fin de proponer un modelo para el poblamiento de América basado en tres oleadas

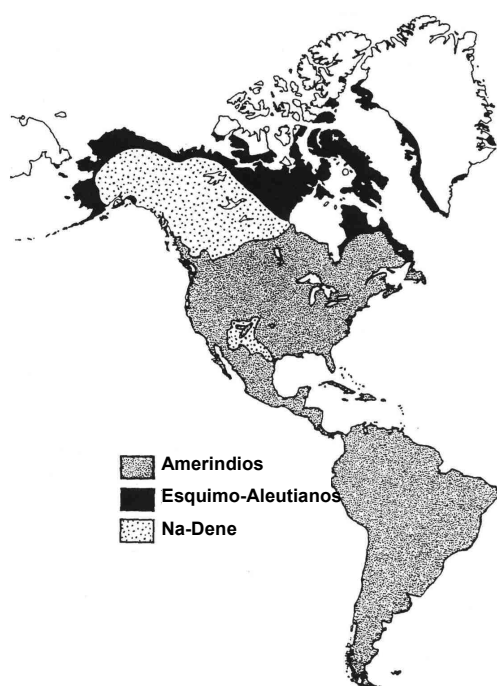


Figura 4: Mapa de América mostrando las distribuciones de los tres grupos lingüísticos u oleadas migratorias propuestas por Greenberg et al. (1986). Tomado y modificado de Crawford (1998).

migratorias independientes y provenientes de Asia. La relevancia de dicho estudio se basó en la congruencia que mostraron datos lingüísticos, dentarios y moleculares en la separación de tres troncos o grupos bien diferenciados dentro de los aborígenes americanos (figura 4).

Los primeros ocupantes serían, según estos autores, los paleoindios, cuyos descendientes están representados por los grupos actuales que hablan lenguas “amerindias”. La fecha de entrada de este primer grupo fue estimada a partir de análisis de glotocronología en aproximadamente 12000 años antes del presente (AAP). Esta fecha de ingreso está relacionada además con la evidencia arqueológica perteneciente a la cultura

o complejo Clovis (Turner 1983), sin embargo hallazgos posteriores ponen en duda este panorama temporo-espacial (ver capítulo II). La segunda migración habría dado lugar a los grupos de lenguas na-dene que ocupan actualmente el interior de Alaska, la costa Norte del Pacífico y un pequeño espacio en el sudoeste de Norteamérica. Finalmente, harían entrada los grupos esquimo-aleutianos, localizados en la periferia Norte de Norteamérica y de acuerdo a Greenberg más íntimamente relacionados al tronco lingüístico Euroasiático. Cabe destacar que la homogeneidad biológica y lingüística del tronco Amerindio es criticada por varios autores (Campbell 1988, González-José et al. 2001a, b, c, 2002, 2003a, b, Morell 1990, Neves y Pucciarelli 1989, 1990, 1991, Nichols 1990), al igual que la unidad del grupo esquimo-aleutiano (Ossenberg 1992, 1994, Szathmáry 1993a, b) y el na-dene (Szathmáry 1984, Schanfield 1992).

En una serie de trabajos realizados por Turner (1976, 1983, 1989, 1990) se analizan dos patrones dentarios bien diferenciados: el *sundadonte* caracterizado por una morfología relativamente generalizada, y el *sinodonte* derivado del anterior y más especializado. Turner propone que el complejo sinodonte se origina a partir del *sundadonte*, basándose en que este último es menos especializado, cronológicamente más antiguo y que actualmente sólo se registra en grupos aislados rodeados por grupos sinodontes de expansión post-Neolítica (Lahr 1995). Dado que todos los representantes del tronco amerindio compartirían la *sinodontia*, Turner sostiene que las poblaciones del Noreste asiático (sinodontes) encabezarían el poblamiento americano. Turner también encuentra diferencias que apoyan la separación amerindios/ nadene/esquimo-aleutianos, sin embargo no obtiene valores de correlación significativos cuando compara los dendrogramas lingüístico y dentario. Este detalle fue fuertemente criticado por Szathmáry (1986), quien remarcó que:

“Turner’s equating the label Na-Dene with the Greater Northwest Coast group suggests that he is not prepared to question, let alone reject, the three-migration hypothesis...Rather, he interprets his analytical results in the light of a preexisting hypothesis that he simply assumes to be true.”¹

Stephen Zegura es mucho más conservativo en la interpretación de los datos, mayormente serológicos (antígenos de grupos sanguíneos, proteínas séricas, enzimas eritrocitarias, inmunoglobulinas y antígenos de leucocitos). En efecto, Zegura presenta su evidencia como un “apoyo secundario a las inferencias principales basadas en datos lingüísticos y dentarios” (Greenberg et al. 1986, pag. 486) y reconoce que los datos moleculares han sido interpretados por otros autores como indicativos de otros mecanismos de poblamiento. Posteriormente, esta teoría recibió un espaldara-

¹ La equiparación hecha por Turner del rótulo Na-Dene con el grupo de la Costa Noroeste sugiere que él no está preparado para cuestionar, y menos aún rechazar, la hipótesis de las tres migraciones... Más bien, interpreta sus resultados analíticos a la luz de una hipótesis previa, que simplemente asume como verdadera.

zo al ser comentada y apoyada por evidencia proveniente de ADN mitocondrial (Torroni et al. 1993) y de varios marcadores autosómicos (Cavalli Sforza et al. 1994), sin embargo estos estudios ubicaron el tiempo de entrada al continente dentro de un amplio rango temporal de entre 34000 y 6000 AAP.

Aún cuando esta teoría no haya sido totalmente respaldada por los últimos hallazgos arqueológicos, así como por otros estudios realizados en variación morfológica, molecular y lingüística, debe rescatarse la función que ha desarrollado en los últimos 15 años como generadora de hipótesis de trabajo y fuente de debate constante sobre el poblamiento americano. Más allá de sus virtudes y defectos, el trabajo de Greenberg, Turner y Zegura (1986) acierta en encarrilar el debate en un marco interdisciplinario, donde la evidencia proveniente de distintos campos debe ser congruente en algún sentido, así como en presentar el poblamiento como una serie de procesos encadenados.

TEORIA DE LOS DOS COMPONENTES MIGRATORIOS O DEL COMPONENTE NOMNGOLOIDE (NEVES Y PUCCIARELLI 1989, 1990, 1991)

Esta teoría fue inicialmente propuesta en el año 1989 por Walter A. Neves, de la Universidad de Saõ Paulo (Brasil) y por Héctor M. Pucciarelli, de la Universidad Nacional de La Plata (Argentina) y desarrollada ulteriormente en una serie de publicaciones (Neves y Blum 2000, Neves y Pucciarelli 1990, 1991, 1998, Neves et al. 1993, 1996a, b, 1997, 1998, 1999a, b, c, d, 2001, 2003). Posteriormente fue apoyada por observaciones realizadas en restos provenientes de Norteamérica por Joseph Powell y Gentry Steele, investigadores de la Universidad de Nuevo México (EEUU) (Powell y Neves 1999, Powell y Steele 1993, Steele y Powell 1992, 1993, 1999) y comentada y ampliada por Lahr (1995, 1996) y González-José et al. (2001a, b, 2003b).

Estos autores desarrollaron una vasta serie de análisis craneométricos que involucraron series de restos provenientes de horizontes tempranos de Sudamérica, Norteamérica y el Noreste Asiático. En el caso de Sudamérica se trata básicamente de material craneológico proveniente de Lagoa Santa (Brasil), fechado en 9000 AAP,

Tequendama (Colombia) con una antigüedad aproximada de 7500 AAP (Neves y Pucciarelli 1991, Neves et al. 1999a, 1999b), y Palli-Aike (Chile) fechado en al menos 7830 años (Neves et al. 1999c). Para el continente Norteamericano se estudiaron los restos originarios de Spirit Cave y Wizard's Beach (Nevada, EE.UU.) de alrededor de 9500 años de antigüedad (Neves et al. 1999a), así como el ejemplar conocido como "Kennewick Man" (Powell y Neves 1999). El material del Noreste Asiático consiste en los restos de Zhoukoudian Upper Cave (UC 101 y UC 103, China) (Neves y Pucciarelli 1998).

El principal punto de esta teoría es que, cuando son comparados con series craneológicas de amerindios actuales, los restos provenientes de estos horizontes tempranos presentan altos grados de variabilidad, y se apartan significativamente del patrón morfológico mongoloide o, por lo menos, del grupo formado por los amerindios actuales. Los autores de esta teoría proponen que el conjunto de caracteres observados en estas muestras antiguas representa un estadio generalizado, anterior a la aparición de los rasgos típicos mongoloides. Estos "paleoamericanos" habrían ocupado tempranamente el continente y posteriormente harían aparición los grupos de morfología mongoloide bien diferenciada. Esta morfología mongoloide se caracteriza por una intensificación de determinados rasgos, particularmente una bóveda craneana ancha y corta, un esplanocráneo largo, con órbitas y malares altos, aplastamiento facial, en proyección cigomática y orientación frontal, así como una dentición sinodonte (Lahr 1995).

Los análisis de Componentes Principales realizados sobre Paleoamericanos y series de todo el mundo muestran una afinidad de aquellos con africanos y australianos. Los autores entienden que la similitud con los primeros es debida al simple hecho de que todos los grupos humanos poseen ancestros en África y que un patrón generalizado debe presentar, por fuerza, mayores lazos con este ancestro. Análogamente, la similitud con australianos reflejaría la coalescencia en un ancestro común en Asia, anterior éste al génesis y radiación de la morfología mongoloide en esa región. Al respecto, Lahr (1995) sugiere que estas similitudes se deben a la retención de caracteres primitivos de robustez en australianos y no a una relación directa de ancestría. En resumidas cuentas, y visto desde una perspectiva de poblamiento Su-

americano, podría decirse que dos componentes biológicos o “stocks” habrían poblado este continente: una inicial, correspondiente a un *Homo sapiens* generalizado, cuyos ancestros más claros se encuentran en África, y otra posterior protagonizada por *Homo sapiens* más especializados y poseedores de un patrón morfológico mongoloide, cuyas raíces más evidentes se pueden hallar en algún lugar de Asia. Estos dos patrones morfológicos bien diferenciados dan nombre a esta teoría.

Debe tenerse en cuenta que los trabajos de este grupo de autores no han involucrado muestras de na-dene o esquimo-aleutianos. El estatus de estos dos grupos no ha sido discutido en sus trabajos y en rigor, el modelo es independiente del grado de similitud que se adjudique a estas poblaciones.

Si bien esta teoría parece explicar satisfactoriamente la variabilidad morfológica y los recientes hallazgos arqueológicos, las evidencias provenientes del análisis de la variación molecular que se encuadren en este modelo son escasas (Karafet et al. 1997, 1999, Santos et al. 1999). Para ser estrictos con los postulados de este modelo, esta evidencia debería ponerse a prueba mediante el estudio del ADN de las muestras Paleoamericanas, toda vez que en ningún momento se ha hipotetizado o aventurado el grado en que estos grupos han contribuido al genoma de los actuales amerindios. Si este escenario es válido, es esperable encontrar poblaciones que surjan como producto del mestizaje entre ambos “stocks”. González-José et al. (2003b) detectaron recientemente fuertes evidencias de morfología claramente paleoamericana en restos modernos (alrededor del 1500 de nuestra era) de la península de Baja California Sur, una región extremadamente aislada a partir de la formación en el Holoceno medio del desierto de Sonora (este análisis puntual se desarrolla en el Anexo V). Otros grupos que, en principio, parecen guardar alguna afinidad con las series Paleoamericanas son los cazadores recolectores recientes de Tierra del Fuego. Sin embargo, su posición definitiva con respecto a los paleoamericanos y al resto de los amerindios aún no es clara (Lahr 1995, González José et al. 2001a, b). Por otro lado, el vínculo existente entre el componente Paleoamericano y los Amerindios no necesariamente debe limitarse a la idea de dos migraciones diferenciadas e independientes. Como apropiadamente destacan Powell y Neves (1999), mecanismos evolutivos como deri-

va génica, presión selectiva etc., *in situ*, pueden haber originado la aparición de las poblaciones Amerindias a partir de las Paleoamericanas.

TEORIA DE UNA OLEADA MIGRATORIA ÚNICA (VARIOS AUTORES)

Esta teoría no ha sido propuesta formalmente por un autor, pero pueden identificarse sus principales puntos en los trabajos de Bianchi et al. (1997, 1998), Bonatto y Salzano (1997a,b), Forster et al. (1996), Merriwether et al. (1995), Silva et al. (2002), Schurr et al. (1990), y Szathmáry (1984, 1993a,b). La evidencia surgió primeramente del análisis de la variación del ADN mitocondrial, y posteriormente fue apoyada por evidencia proveniente de estudios del ADN del cromosoma Y. Schurr et al. (1990) detectaron que la gran mayoría de los aborígenes americanos presentaban cuatro linajes mitocondriales distintos, llamados por Torroni et al. (1992) haplogrupos A, B, C y D. Estos linajes pueden definirse de acuerdo a tres polimorfismos en sitios de restricción y una delección de 9 pares de bases. El linaje A está definido por un corte de la enzima de restricción *Hae* III en la posición 663. El linaje B presenta una delección de 9 pares de base en la Región V. El linaje C se define por la pérdida de un sitio de restricción para la enzima *Hinc* II en la posición 13259. Por último, el linaje D es definido por la pérdida de un sitio de restricción *Alu* I en el nucleótido 5176. Torroni et al. (1993) demostraron posteriormente que estos linajes pueden ser reconocidos también a través de variaciones en la secuencia del D-Loop, y que cambios específicos en la secuencia de esta región podían definir los mismos cuatro linajes.

De acuerdo a los trabajos de Bonatto y Salzano (1997a, b) y Merriwether et al. (1995), los cuatro linajes han formado parte de una única migración, dado que aparecen en todas las poblaciones americanas (Bonatto y Salzano 1997a, b, Forster et al. 1996, Merriwether et al. 1995, Schurr et al. 1990). Los dendrogramas presentados en estos trabajos muestran que amerindios, na-dene y esquimo-aleutianos se agrupan significativamente más cerca entre ellos que con cualquier población asiática (salvo los chukchi siberianos que aparecen en algunos análisis más ligados a los na-dene y esquimo-aleutianos.) Los análisis de diversidad nucleotídica del haplogrupo A realizados por estos autores sugieren que todos los aborígenes americanos y los

chukchi siberianos se originan en una única migración a Beringia, probablemente desde Asia Central, ocurrida hace unos 30000 a 40000 años. A partir de estos resultados, y partiendo de hipótesis previamente publicadas por Szathmáry (1984, 1993a,b) Bonatto y Salzano (1997a) propusieron un modelo, al que llamaron “*Out of Beringia*”, en el cual la población ancestral de los nativos americanos habría ocupado Beringia y se habría expandido desde allí, atravesando el corredor de Alberta y poblando el resto del continente. El colapso de este corredor ocurrido aproximadamente entre los 14000 y 20000 AAP habría aislado las poblaciones al sur de los glaciares (que originarían a los amerindios) de las poblaciones que permanecían en Beringia (y que darían lugar posteriormente a los grupos na-dene, esquimo-aleutianos y probablemente los chukchi). Forster et al. (1996), proponen un escenario ligeramente diferente, conocido vulgarmente como “*Out of Asia*”, en el cual el origen geográfico de los grupos americanos estaría en Siberia, y la región de Beringia actuaría simplemente como un corredor, sin funcionar como un relicto poblacional durante el cierre del corredor.

Recientemente, la visión de una única oleada migratoria se ha visto apoyada por evidencia proveniente del estudio de haplotipos en el cromosoma Y. En particular, por el descubrimiento de la elevada frecuencia del haplotipo DYS199T en poblaciones pertenecientes a los grupos lingüísticos amerindio, na-dene y esquimo-aleutiano (Bianchi et al. 1997, 1998, Pena et al. 1995). No obstante, este modelo parece no ser totalmente aceptado por otros autores, quienes han criticado la existencia de una única oleada a partir del estudio de los mismos caracteres (y generalmente en las mismas poblaciones) (Brown et al. 1998, Neel et al. 1994, Torroni et al. 1992, 1993). En efecto, estos autores sostienen que diferencias en la diversidad de secuencias en el D-Loop de amerindios y na-dene sugieren que estos grupos provienen de migraciones separadas (Torroni et al. 1992), llegando los amerindios mucho antes que los na-dene al continente. El panorama obtenido a partir de los haplogrupos mitocondriales parece complicarse más aún con la aparición de nuevos linajes (Brown et al. 1998, Torroni et al. 1993). Si bien los cuatro haplogrupos principales se encuentran en aproximadamente un 97 % de los genomas mitocondriales examinados hasta ahora en aborígenes americanos (Merriwether et al. 1995), existen po-

blaciones en las cuales el ADN mitocondrial no puede ser adjudicado a ninguno de estos cuatro linajes sino a un quinto linaje, llamado X, identificable a partir de cuatro haplotipos (Brown et al. 1998). Este haplogrupo parece estar restringido a poblaciones exclusivamente norteamericanas, como los ojibwa, los nuu-chah-nulth, los sioux, los yakima, y los navajo (pertenecientes al tronco lingüístico na-dene). El trabajo de Brown et al. (1998) demostró que el haplogrupo X caracterizaba principalmente a las muestras de aborígenes americanos y de europeos, mientras que su presencia en muestras de Asia no pudo ser observada. Este hallazgo, sumado a estimaciones de tiempos de coalescencia del haplogrupo X relativamente tempranos para los grupos de aborígenes americanos (12000 a 36000 AAP) hace suponer a los autores que los primeros pobladores habrían sido portadores de este linaje, y que probablemente estos grupos presenten algún grado de parentesco con grupos caucásicos.

Por otro lado, Neel et al. (1994) indican que, si bien puede construirse la filogenia para cada uno de los cuatro haplogrupos dominantes, en la cual pueden rastrearse los haplotipos ancestrales a los haplotipos actuales, esto no implica que solamente los haplotipos observables en la actualidad hayan estado presentes en las primeras oleadas (u oleada) de poblamiento. Estos haplotipos, no son más que los sobrevivientes de entre la totalidad de haplotipos posibles en los primeros emigrantes (Neel et al. 1994). En esta misma publicación, y a través del análisis de datos virológicos y de ADN mitocondrial, se propone que los ancestros de los primeros pobladores del Nuevo Mundo no derivarían de Siberia central y norte sino de poblaciones de las regiones de Mongolia, Manchuria y/o el extremo sur de Siberia. Sumado a esto, debe tenerse en cuenta que la “historia (o la filogenia) de los haplotipos” no necesariamente refleja la “historia (o la filogenia) de las poblaciones”. Esto es, un dendrograma basado en un locus reproduce sólo la historia de ese locus. Dada la naturaleza aleatoria de la deriva y las mutaciones, la evolución de los genes en un locus no necesariamente refleja la historia evolutiva de las poblaciones (Szathmáry 1993b). Esto significa que deben utilizarse muchos loci para dilucidar las relaciones genéticas entre las poblaciones.

Como puede verse, la información almacenada en la variabilidad del ADN, aunque sumamente valiosa, no parece promover una interpretación única acerca del origen de los pobladores del Nuevo Mundo. Debe tenerse en cuenta además que esta sección se ha limitado a los trabajos dedicados exclusivamente a discutir la validez del modelo de una única oleada migratoria. En secciones posteriores se discutirá la evidencia genética mas ampliamente, involucrando problemas puntuales, y situando la variación molecular en un modelo para el poblamiento de América y de la Patagonia.

1.6 OBJETIVOS

El objetivo general de esta investigación es ahondar en el conocimiento de la expresión y la integración de las dimensiones y forma del cráneo y utilizar estos marcadores para reconstruir el poblamiento de Patagonia y América desde una óptica genético poblacional.

Este objetivo general puede desgranarse en los siguientes objetivos particulares:

- a) evaluar cómo el efecto de factores ambientales, entendidos aquí como adaptación y plasticidad, potencialmente responsables de la variación en una estructura morfológica pueden ser minimizados o maximizados mediante un correcto uso del análisis multivariante,
- b) evaluar si las matrices de correlación y covarianza entre rasgos son afectadas por factores funcionales o de desarrollo,
- c) estimar las fluctuaciones entre grupos en los patrones de covarianza,
- d) evaluar si los patrones de correlación y covarianza reflejan una disrupción concordante con el conocimiento de la historia y la estructura de las poblaciones,
- e) analizar la fluctuación en la variación intragrupal de grupos patagónicos y americanos a través de un modelo teórico que permita afirmar si un grupo presenta mayor o menor variación que la esperada,
- f) estudiar la asociación del patrón de variación intergrupala en función de las diferencias históricas, ambientales, geográficas, culturales o demográficas que puedan hipotetizarse o estimarse para las distintas poblaciones,
- g) verificar si los resultados anteriores se cumplen a partir de diversos marcadores craneanos y detectar las diferencias en lo obtenido a partir de distintas aproximaciones a la morfología del cráneo,
- h) implementar un método que permita detectar la región del cráneo donde se concentra el cambio morfológico aplicándolo preliminarmente en el caso de Patagonia, e

- i) analizar la fluctuación en la variación intragrupal e intergrupala de los grupos americanos y discutir los resultados a la luz de evidencias morfológicas, moleculares y arqueológicas previas.

CAPÍTULO II

ANTECEDENTES DE LA INVESTIGACIÓN ANTROPOLÓGICA Y ARQUEOLÓGICA EN PATAGONIA

2.1 ANTROPOLOGÍA EN PATAGONIA

Esta sección tiene por objeto reseñar brevemente la historia de la investigación antropológica en la Patagonia. La enumeración no es completa, y probablemente se hayan omitido involuntariamente autores de interés. En todo caso, la intención es delinear de forma general y en un espacio breve la cronología de las principales investigaciones antropológicas realizadas en el extremo sur del continente americano. Para mayor comodidad, se han dividido estos antecedentes en dos categorías o grupos:

a. Descripciones provenientes de naturalistas y viajeros: observaciones aisladas que son, en última instancia, comentarios, noticias y apreciaciones personales. En su mayoría datan del lapso entre el año 1520 y mediados del siglo XIX. No responden a un programa de investigación específicamente orientado a estas poblaciones, sino a la curiosidad desatada por el encuentro circunstancial con los nativos.

b. Estudios metódicos particularmente enfocados en estas poblaciones, realizados por especialistas en la materia y caracterizados por poseer algún grado de labor estadística, diseño experimental o interpretación numérica de los datos. Entre el siglo XIX y la actualidad.

Dentro del segundo grupo puede trazarse una línea, menos clara quizá, referida a la irrupción del paradigma Genético-Poblacional en la Biología, que en Argentina y Chile se da en la década de los '60 y que desplaza el concepto Tipologista o Raciología reinante hasta entonces.

DESCRIPCIONES Y COMENTARIOS

El primer encuentro entre europeos y nativos patagónicos fue protagonizado por la flota del almirante Hernando de Magallanes y un grupo de tehuelches, en la Bahía de San Julián, en la actual provincia de Santa Cruz, Argentina. Este encuentro no sólo marcó el inicio histórico del contacto propiamente dicho, sino también el comienzo de una serie de descripciones acerca de las características culturales y físicas de los aborígenes. Con respecto a los rasgos físicos, el que mayor interés pareció

despertar en los visitantes fue el de la elevada estatura de estos grupos. Antonio Pigafetta (1520), el cronista de la expedición magallánica, escribe:

” Un día que menos lo esperábamos se nos presentó un hombre de estatura gigantesca...Ese hombre era tan alto que con la cabeza apenas le llegábamos a la cintura. Era bien formado, con el rostro ancho y teñido de rojo...”

La relación de Pigafetta, así como la de Juan de Areyzaga seis años más tarde, hizo que los viajeros que ceñían con rumbo a Patagonia y tenían por objeto atravesar el Estrecho de Magallanes lo hicieran con la esperanza de encontrar a estos “gigantes patagónicos”. El mito del gigantismo hizo así su aparición (ver Hernández et al. 1998 para una revisión del tema). A partir de entonces, comienza a gestarse una serie de relatos contradictorios acerca de la estatura, en la cual cada navegante deja asentada su observación y donde muchas veces es imposible separar la descripción pura y objetiva de la mera especulación o exageración. Así, cada navegante, explorador o cronista se ve en la obligación de ratificar o rectificar el mito del gigantismo a partir de su experiencia personal. Una lista bastante completa de estos viajeros puede hallarse en d’Orbigny (1839), Martinic (1995) y un análisis de las diversas apreciaciones ha sido publicado por Duviols (1997).

Lamentablemente, son pocos los exploradores que recurren a una simple medición como elemento indiscutible de la discusión acerca del gigantismo. En este grupo podemos citar cronológicamente los trabajos de Falkner (1750), Bougainville (1771), Wallis (1773), King y Fitz Roy (1839), d’Orbigny (1839), Cunningham (1871), Musters (1871), Moreno (1879), Lista (1894), y de la Vaulx (1901) entre otros, quienes de una manera u otra reportan mediciones de individuos aislados, o promedios realizados sobre un número no determinado de individuos.

En este grupo es de destacar también la presencia de Fitz Roy (en 1826 y en 1854) y Charles Darwin (1854), quienes visitaron la Patagonia en ocasión de su viaje en torno al globo. La experiencia de Darwin en los canales fueguinos es interesante, dado el impacto que causó en el naturalista la observación directa de los hábitos de vida de los canoeros que frecuentaron el *Beagle*. Darwin pensó que las duras condiciones de vida reinantes en los canales fueguinos hacían derivar todas las energías del

grupo en una simple “supervivencia animal”. Además, Darwin tuvo la oportunidad de realizar parte de su viaje en compañía de tres fueguinos que habían sido capturados previamente por Fitz Roy con el fin de llevarlos a “civilizar” a Gran Bretaña. Se trata de los famosos Jimmy Button, Fuegia Basket y York Minster.

ESTUDIOS METÓDICOS

Los primeros reportes minuciosos acerca de características físicas de los Patagones coinciden con el auge a escala internacional de estudios antropológicos, que comienza en el último cuarto del siglo XIX. El primero en esta lista es Alcide d’Orbigny (1839), quien en su obra “*L’Homme Americain*” describe las características físicas de las razas patagónicas y realiza además un pormenorizado recuento de las observaciones realizadas por navegantes y viajeros. Posteriormente, el Dr. Janka, médico de a bordo de la fragata austro-húngara *Donau*, en una breve estadía en Punta Arenas (1868) se propone aprovechar la afluencia de numerosas familias patagonas a esta ciudad para recabar una serie de datos antropométricos (Imbelloni 1949). Otro médico, el Dr. Dreising, esta vez perteneciente a la armada alemana en servicio a bordo de la corbeta *Albatross* realiza observaciones antropométricas sobre un individuo tehuelche en la cárcel de Punta Arenas en 1882. Ambos médicos estuvieron influenciados por el profesor Rudolf Virchow, presidente de la Sociedad Berlinese para la Antropología, Etnología y Prehistoria y autor de una extensa obra sobre los Patagones (Virchow 1879). La actividad de estos investigadores europeos así como el compendio de d’Orbigny parecen ser el disparador de una intensa actividad científica en torno a la Antropología en Patagonia, y ésta viene acompañada por el inicio de programas de investigación articulados en las Universidades argentinas y chilenas, en las cuales se establecen variopintos grupos de investigación integrados por profesionales europeos emigrados y naturalizados, así como por científicos locales.

La investigación antropológica empieza a enfocarse en estudios craneométricos, como los de Moreno (1874), Sergi (1887), Hyades y Deniker (1891), Ten Kate (1893, 1905), Verneau y de la Vaulx (1902), Verneau (1903), Lehmann-Nitsche (1904), Marelli (1915), Outes (1912, 1915) y Gusinde (1937). Estos trabajos se caracterizan por agrupar series de cráneos de acuerdo a tipos morfológicos definidos por los valores de determinados índices. Así, por citar un ejemplo, Moreno (1874) y

Verneau (1903) en su extensa obra sobre los Patagones describen seis tipos de cráneos patagónicos. En el caso del autor francés, éste reconoce al tipo plati-dolicocéfalo de Roca, el plati-dolicocéfalo clásico, el hipsi-dolicocéfalo o tehuelche, el plati-braquicéfalo, el sub-braquicéfalo y el araucano. Los mencionados tipos no parecen guardar un criterio geográfico, por el contrario algunos de ellos son encontrados a lo largo de extensas regiones de la Patagonia. Como es de esperar, estos tipos de estudios resuelven los casos intermedios en función de un gran grupo (¡que suele ser el más numeroso!) en el que se engloban los tipos “mixtos”, producto del mestizaje entre los tipos “puros”. Con el paso del tiempo, este paradigma tipologista se diversifica y los tipos cambian de nombre en reiteradas ocasiones, llegándose a la clasificación propuesta por Von Eickstedt (1934) y desarrollada en el caso patagónico por Imbelloni (1938), Canals-Frau (1950) y Bórmida (1954), que dura hasta la irrupción del nuevo paradigma Genético-Poblacional. En esta clasificación, los antropólogos reconocieron para Patagonia cuatro tipos raciales arcaicos: los pámpidos o patagónidos, los fuéguidos, los láguidos y los huárpidos (Casamiquela 1990).

En el caso de Tierra del Fuego, la investigación antropológica recibió un fuerte impulso a partir de la labor de Martín Gusinde, un sacerdote austriaco que se dedicó al estudio exhaustivo de las etnias fueguinas. Este estudio abarcó tanto aspectos culturales como biológicos y demográficos. En la segunda parte de su extensa monografía sobre los fueguinos, Gusinde (1937) presenta con minuciosidad un estudio de rasgos antropométricos de yámanas, alacaluf y selk’nam, así como análisis craneométricos discriminando no sólo el grupo etnográfico, sino también el sexo del individuo.

En el año 1949, el Museo Etnográfico J.B. Ambrosetti y la Dirección de Parques Nacionales de Argentina promueven conjuntamente la Expedición Antropológica al territorio de Santa Cruz y Chubut meridional. Esta campaña estuvo al mando de José Imbelloni, autor de los informes posteriores (Imbelloni 1949), y tuvo como objetivo registrar características corporales y psicológicas de los últimos representantes del grupo Tehuelche. Los resultados conforman un interesante cúmulo de información, en especial en lo concerniente a datos de estatura, que el autor recopila de diversas fuentes históricas y compara con sus observaciones personales. Para el

caso de los grupos fueguinos, las características antropométricas de los yámanas y selk'nam habían sido tempranamente abordadas por Lothrop (1928).

En el caso del archipiélago pacífico chileno, la exploración más relevante fue llevada a cabo por un investigador francés, Joseph Emperaire (Emperaire 1963) quien realizó una estadía de investigación antropológica entre los alacalufes entre 1946 y 1948 y posteriormente una campaña arqueológica entre los años 1951 y 1953. La obra monográfica de Emperaire comprende aspectos históricos, demográficos, religiosos, culturales, y biológicos (incluidas muestras de sangre) de la población de Puerto Edén, y es el producto de dos años de observaciones realizadas en su estadía con los nativos. La Dirección de la revista *Anales de la Patagonia*, en su volumen 18 del año 1988, y a título de homenaje recopiló las visiones de Emperaire en cuanto a los aspectos geológicos, paleoclimatológicos y arqueológicos del poblamiento temprano de la Patagonia (Emperaire 1988).

Las primeras investigaciones acerca de las adaptaciones fisiológicas al clima frío en poblaciones fueguinas fueron llevadas a cabo por Hammel (1960), quien había realizado su campaña de recolección de datos en grupos alacaluf durante el año 1959.

En el caso de la Patagonia Norte es inevitable citar los trabajos del Dr. Rodolfo Casamiquela. Más allá de su concepción tipologista en el análisis de la variación biológica (Casamiquela 1990), sus trabajos reflejan un conocimiento global del panorama etnográfico (Casamiquela 1964, 1965, 1985, 1990), arqueológico (Casamiquela 1970) y lingüístico (Casamiquela 1990).

Los primeros estudios de polimorfismos de la sangre marcan el comienzo del cambio hacia una visión poblacional de la variabilidad. Estos estudios, todavía teñidos de una visión tipologista, comienzan en la década del '40, cuando investigadores estadounidenses y chilenos publican sus primeras conclusiones en relación a la variabilidad en los polimorfismos de la sangre en grupos fueguinos (Lipschutz et al. 1946, 1947).

La adopción de una visión genético-poblacional en los estudios del hombre patagónico se produce en la década de los '70. Estos trabajos descartan de plano la terminología y la concepción tipologista y tienden a centrarse en la población como objeto de estudio. Rothhammer y Dixon (1969), Pons (1971, 1973) y Pereira da Silva (1974) abren este período presentando sendos análisis de dermatoglifos digitales y

palmares en indios mapuches de Chile. En 1974, se reporta el primer estudio de dermatoglifos en un grupo de cazadores-recolectores patagónicos (alakaluf) a partir de datos recolectados por L. Robin y J. Emperaire (Pereira da Silva 1974).

En cuanto al estudio de las colecciones esqueléticas, Cocilovo y Marcellino (1973) y Cocilovo (1975) presentan sus resultados con relación a las series de Patagones de Chubut, su ubicación en el espacio estadístico multidimensional y el efecto de la deformación artificial y el sexo sobre la forma del cráneo.

Pucciarelli (1972) estudia la incidencia de la deformación y otras variables del neurocráneo en la frecuencia y superficie de los huesos wormianos, complementando este programa de investigación con estudios de antropología experimental realizados en ratones de laboratorio (Pucciarelli 1974). El estudio de la deformación artificial es retomado en publicaciones posteriores sobre poblaciones de Río Negro (Cocilovo y Guichón 1994) y Chubut (González-José 1998, González-José et al. 1999a).

De Stefano y Macchiarelli (1979, 1980) presentan un reporte de rasgos discontinuos en una muestra de Fueguinos, mayoritariamente yámanas, y comprueban la alta frecuencia de algunos rasgos particulares.

Munizaga (1980) reporta sus conclusiones acerca del estudio realizado sobre los restos óseos humanos de la Cueva de Palli Aike y Cerro Sota, Chile, de gran antigüedad y discute su relación con fueguinos actuales y cráneos de Lagoa Santa, Brasil.

En el año 1984, Rothhammer y colaboradores discuten las limitaciones y ventajas del uso de diversas características biológicas y enfoques metodológicos, así como la validez de modelos de poblamiento de Sudamérica, basándose principalmente en el análisis de siete variables craneométricas (Rothhammer et al. 1984). Posteriormente, Rothhammer y Silva comparan la información craneométrica con datos lingüísticos y genéticos para grupos del continente sudamericano (Rothhammer y Silva 1989). El mismo año, los mismos autores publican un interesante trabajo acerca de la variación craneométrica en poblaciones sudamericanas (incluidos grupos de Patagonia y Tierra del Fuego) y su relación estadística con variables climáticas, altitudinales y geográficas.

La propuesta y discusión de nuevos enfoques y metodologías en el estudio de los grupos patagónicos se ve reflejada en publicaciones posteriores (Cocilovo y Guichón 1985, Guichón 1995, y Guichón et al. 1989). Guichón y Santani Araujo (1987) presentan su análisis de parámetros antropológicos, principalmente estimación de edad y examen paleopatológico, de un esqueleto infantil hallado en la Isla Englefield, Magallanes (Chile). Posteriormente, Guichón y colaboradores presentan un estudio de variación somatométrica en las poblaciones aborígenes de Tierra del Fuego, discutiendo sus implicancias en la temática del contacto (Guichón et al. 1991).

Más tarde, las series craneológicas obtenidas por Gusinde durante su trabajo de campo en Tierra del Fuego fueron sometidas a un exhaustivo examen estadístico mediante análisis discriminante, con el fin de evaluar su correcta asignación étnica (Varela et al. 1994, 1997).

En el año 1995, comienza a vislumbrarse una línea de discusión conducente a la incorporación sistemática de muestras patagónicas en un contexto continental y mundial, y su papel en el poblamiento americano. Estos trabajos precursores corresponden a varios autores. Lahr (1995, 1996) y Lahr y Wright (1996) estudian patrones de diferenciación morfológica en poblaciones de todo el mundo, sus implicancias en el poblamiento americano (Lahr 1995, 1996) y la importancia de la robustez craneana como carácter de peso evolutivo (Lahr y Wright 1996). Neves et al. (1999c) se centran en el estudio de restos americanos de horizontes tempranos (incluidos los restos de Palli Aike, en el sur de Chile).

Dahinten (1996), Dahinten et al. (1999), Luis et al. (1999) y Pucciarelli et al. (1999) analizan la posición de algunos grupos patagónicos en un contexto asiático-europeo a partir de la variación howelliana y/o craneofuncional.

González-José et al. (2001a, b, c, 2002) evalúan la posición de distintas poblaciones patagónicas en el contexto de los modelos propuestos para el poblamiento americano, utilizando técnicas de cálculo de distancia derivadas directamente de la Genética de Poblaciones y métodos permutacionales para el análisis de hipótesis.

Los aspectos microevolutivos del poblamiento de la región patagónica, comienzan a debatirse en los trabajos de Cocilovo y Guichón (1985), Guichón et al. (1989), Hernández (1992), Dahinten (1996), Lalueza et al. (1996) y González José et al. (2002).

Las adaptaciones al frío y al ambiente severo de la Patagonia fueron estudiadas en los trabajos de Pérez-Pérez y Lalueza (1992), Hernández et al. (1997a) y Lalueza et al. (1997a). Estos trabajos reportan bajas frecuencias de marcadores de “*stress*” ambiental como caries, criba orbitaria e hipoplasia dental (Pérez-Pérez y Lalueza 1992), y sugieren la adaptación de algunos rasgos faciales al clima frío, adaptación que estaría compartida por otras poblaciones no emparentadas que poblaron ambientes similares (Hernández et al. 1997a y Lalueza et al. 1997a).

Hernández y colaboradores (1997b, 1998) realizaron estimaciones de estatura a partir de restos del esqueleto postcranial de los aonikenk utilizando diversas técnicas de regresión. Comparando estas estimaciones con series europeas de épocas del contacto, los autores observan la marcada diferencia de estatura que existía entre ambos grupos, explicando en parte la aparición del mito del gigantismo entre los Patagones.

Recientemente, los restos esqueléticos han permitido iniciar una serie de investigaciones en lo concerniente a la variación en las concentraciones de isótopos estables, que permiten estimar patrones alimentarios en las series estudiadas. En este contexto, deben tenerse en cuenta las publicaciones de Fernández y Panarello (1991), Yesner et al. (1991), Guichón et al. (1997), Gómez Otero et al. (2000).

Finalmente, las series esqueléticas han sido abordadas desde una visión bioarqueológica por Gómez Otero y Dahinten (1998), quienes presentan un informe pormenorizado de las costumbres funerarias y su variabilidad en la costa nordeste del Chubut, Argentina. En lo que respecta al estilo de vida, Constantinescu (1999) analiza la colección de restos óseos humanos (principalmente del esqueleto postcranial) provenientes de Tierra del Fuego, logrando catalogar los individuos en función de un estilo de vida cazador recolector marino o terrestre.

Los estudios de aspectos demográficos así como los análisis de crecimiento y desarrollo en Patagonia son más escasos y más recientes, pero no menos interesantes. Ducros (1980) trata datos sobre la evolución demográfica de los alakaluf de Chile meridional, además de otros parámetros antropológicos de interés.

Martinic (1989) repasa nuevos antecedentes documentales históricos que permiten vislumbrar preliminarmente el carácter violento y brusco de la extinción de los selk'nam.

Sobre el mismo tema, y utilizando modelos ecológicos y registros obtenidos en las misiones Salesianas, García-Moro (1992) reconstruye el proceso de extinción del mismo grupo. La misma autora y colaboradores avanzan posteriormente en la temática de la estimación de la densidad óptima de los selk'nam en Tierra del Fuego, y su relación con el colapso poblacional producido luego del contacto con los europeos (García-Moro et al. 1997).

Sumándose a la temática de la dinámica poblacional en la Tierra del Fuego, Mateo Martinic (1999) publica un interesante estudio etnográfico, cuyos datos más relevantes respaldan un panorama de alto flujo genético entre poblaciones canoeras y selk'nams.

En el caso de la Patagonia continental, Oyhenart et al. (2000) analizan el dimorfismo sexual en los descendientes de tehuelches de la localidad de El Chalía, en la provincia del Chubut. En la misma provincia, pero en la localidad de Río Mayo, Torres et al. (1999) analizan los patrones de crecimiento en una población infanto-juvenil.

Los marcadores moleculares también han sido de gran utilidad en el estudio de las poblaciones nativas de la Patagonia. Lalueza (1995), Lalueza et al. (1997b), y García-Bour et al. (1998) presentan datos concernientes a la recuperación de ADN a partir de restos óseos y la posterior evaluación de los polimorfismos clásicos en el ADN mitocondrial. Estos estudios demostraron la falta de dos (el A y el B) de los cuatro haplotipos fundadores típicos de los Amerindios.

Paralelamente, se han incluido muestras provenientes de aborígenes patagónicos diversos estudios destinados a evaluar los polimorfismos en una serie de marcadores moleculares y serológicos a escala continental (Bailliet et al. 1994, Bianchi et al. 1998, Bonatto y Salzano 1997b, Llop et al. 1995, 2002, Moraga et al. 2000, Pena et al. 1995, Rothhammer et al. 1997, Salzano y Callegari-Jacques 1988), y mundial (Bianchi et al. 1997, Bonatto y Salzano, 1997a).

Los últimos individuos de asignación cultural yámana fueron objeto de un estudio puntual en su variabilidad serológica en el año 1995 (Llop et al. 1995), reportándose porcentajes de mestizaje y detectándose una gran diferenciación con grupos pehuenches de Chile.

Las poblaciones mapuches del norte de la Patagonia Argentina han sido extensamente estudiadas por Carnese y colaboradores. En el año 1993 Carnese et al. (1993) estiman valores de mezcla étnica y aislamiento reproductivo a partir de polimorfismos sanguíneos clásicos en la población mapuche de Blancura Centro (Río Negro, Argentina). Dos años más tarde, Carnese (1995) extiende este estudio incorporando muestras provenientes de mapuches de Neuquén y grupos aborígenes de Chaco, Formosa y Salta (Argentina).

Caratini et al. (1996) y Carnese et al. (1996) combinan la información obtenida a partir de los polimorfismos sanguíneos con datos provenientes del Censo Indígena Nacional de 1966/68, estudiando así la historia y estructura de la población de Blancura Centro y contrastando el dato genético con el dato biodemográfico. Como resultado de las campañas en estos grupos mapuches también fueron estudiados los comportamientos reproductivos (Crognier et al. 1996) y el perfil infectológico de la población.

La variación en el DNA comienza a reportarse en Kaufman et al. (1998), quienes reportan las frecuencias de polimorfismos en el cluster genético β -globina en poblaciones mapuches y brasileras. Sala et al. (1999) reportan un análisis de microsatélites y minisatélites en Tehuelches de El Chalía (Chubut) y Mapuches de Río Negro. Recientemente, Carnese (1995) presenta una extensa comparación de poblaciones argentinas, incluidos dos grupos patagónicos, fundamentada en marcadores del ADN mitocondrial y marcadores séricos. Los autores explican las diferencias entre ambas clasificaciones en función de una contribución sexo-específica.

2.2 ARQUEOLOGÍA EN PATAGONIA

Durante muchos años, las discusiones clásicas en la Arqueología de Sudamérica se restringieron a aspectos meramente cronológicos, especialmente la antigüedad de la ocupación (Lanata y Borrero 1999). A partir de un criterio tipologista los materiales hallados eran adjudicados a cronologías usando un esquema cultural simplista en el cual se asociaba mayor antigüedad con bajos niveles de energía utilizada en la confección del artefacto lítico.

La investigación arqueológica en Patagonia no comienza sistemáticamente sino hasta comienzos del siglo XX, con los reportes sobre investigaciones realizadas en la Cueva del Mylodon, en la región de Magallanes en Chile (Lehmann-Nitsche 1899, Nordenskiöld 1900). Sin embargo, el impulso principal del debate arqueológico en la Patagonia se debe principalmente a Junius Bird y a Osvaldo Menghin. El primero desarrolla sus estudios en el sur de la Patagonia continental, en las cuevas Fell y Palli Aike, y en Tierra del Fuego en la Isla Navarino. A partir de la evidencia obtenida, Bird (1938) presenta una secuencia para el asentamiento humano en Patagonia, conocida como la secuencia Bird o Fell. Años más tarde, Menghin (1952) proponía una visión un tanto diferente del poblamiento patagónico, principalmente basada en la incorporación de nuevas unidades al esquema de Bird, y a partir de observaciones realizadas en la Cueva Los Toldos, en el centro sur de Patagonia. La clasificación propuesta por Menghin encuentra su correlato antropológico en la obra de Marcelo Bórmida (1954) quien discrimina cinco tipos craneanos a los cuales vincula con unidades culturales y étnicas de origen diferente (Gómez Otero et al. 1998). Los autores actuales sostienen, sin embargo, que ambas clasificaciones, la de Bird y la de Menghin, no difieren sustancialmente y que, si bien fueron utilizadas durante mucho tiempo, han “encasillado” la explicación del registro arqueológico mediante la imposición de un punto de partida tipologista (Lanata y Borrero 1999). Si bien este enfoque Tipologista fue paulatinamente desplazado a partir de los '70 gracias a la consolidación de la Nueva Arqueología, que incorporaba una perspectiva ecológica y regional (Borrero 1995, Gómez Otero et al. 1998), muchos trabajos realizados durante los '60 y '70 se encaminaron a completar las secuencias clásicas (Lanata y Borrero 1999).

A partir de los años '80, la llamada Arqueología Procesual revoluciona el ámbito de discusión, descartando la utilización de las clasificaciones clásicas y abordando problemas puntuales desde una óptica ecológica y evolutiva (Aschero 1986, 1996, Borrero 1990a, 1990b, 1997a, Gómez Otero 1991, 1995, Gómez Otero et al. 1998, Massone 1996, Mena 1987, Orquera et al. 1987, Orquera y Piana 1988, Piana 1984). Estos investigadores concentran sus esfuerzos en problemas más específicos, como la bioarqueología, la explotación de materias primas, la extinción de la megafauna, las fases primitivas de la producción de alimentos, la tafonomía, los procesos de formación de sitios y la etnoarqueología (véase Lanata y Borrero [1999] para una revisión al respecto).

En el caso que incumbe al presente estudio, son de gran interés los aspectos arqueológicos de dos interrogantes puntuales y, de alguna manera, clásicos: la cronología del poblamiento (discusión que se extiende sin solución de continuidad hasta el poblamiento de las tres Américas) y el origen de las adaptaciones o estrategias de vida especializadas, en particular la caza y recolección marina del archipiélago chileno y la costa fueguina.

Con respecto a la cronología del poblamiento, debe recordarse que fue y es uno de los principales focos de discusión en la comunidad científica y no sólo es un aspecto abordable desde la Arqueología sino también desde otras disciplinas (ver capítulo I). Recuérdese que los tiempos de coalescencia en un ancestro molecular son utilizados con frecuencia en este debate. Sin embargo, las estimas de coalescencia son, en efecto, estimas (que suelen situarse dentro de márgenes de error que usualmente contribuyen a fortalecer más de un punto de vista), mientras que la evidencia directa acerca de la ubicación temporal de nuestra especie en determinado lugar sólo puede surgir de un hallazgo arqueológico no discutido y correctamente abordado. Un sitio debidamente datado y cuyos materiales no soporten ambigüedades es *conditio sine qua non* para aceptar la presencia humana en ese punto espacio-temporal.

Para el caso de Tierra del Fuego el trabajo de los arqueólogos ha sido intenso. La evidencia humana más temprana para Tierra del Fuego proviene del sitio Tres Arroyos, nivel V, datado entre 11880 y 10200 AAP, y ubicado en el norte de la Isla Grande (Borrero y McEwan 1997, Lanata 2000). Otro sitio de gran antigüedad es el

sitio Marazzi, ubicado sobre la bahía Inútil, cuya ocupación está fechada en 9800 AAP. Posteriormente a estos dos sitios, no existen evidencias de ocupación humana hasta los 7000 a 6700 AAP, cuando cazadores recolectores eminentemente terrestres, aunque también explotadores incipientes de fauna marina, dejan su huella en el sitio Túnel I (Orquera y Piana 1988).

La configuración actual de la Tierra del Fuego no se da sino hacia los 4000 AAP, cuando el nivel del mar se establece en sus valores actuales. Los sitios anteriores a los 6600 y los 6000 AAP son escasos y dispersos, y no evidencian una estrategia marina clara, sino una estrategia altamente generalista. A partir de estas fechas, la aparición de sitios en los archipiélagos del sur y del oeste ya muestra características claras de adaptación canoera (Lanata 2000). Lanata (2000) también proporciona cuatro modelos de poblamiento y dispersión para el área Fueguina, y los discute en función de la evidencia arqueológica. El origen de la estrategia cazadora recolectora marina es usualmente explicado desde dos ópticas diferentes, una migracionista, en la cual la adaptación marina ya estaría consolidada en los primeros habitantes de los canales fueguinos, y otra de tipo ecológica, en la cual la estrategia sería el producto de una especialización al medio marino desde una estrategia previa más generalista.

En este sentido, Piana (1984) discute los conceptos de arrinconamiento y adaptación para las poblaciones canoeras de la Tierra del Fuego. La implicancia del arrinconamiento era que Yámanas y Alacalufes habían podido subsistir en la inhóspita zona de los canales fueguinos justamente porque por ser tan inhóspita ningún otro pueblo socio-culturalmente más fuerte podía sentir interés por penetrar en ella (Piana 1984). Las investigaciones de Piana en los sitios Túnel y Lancha Packewaia sustentan, al contrario, la hipótesis de la adaptación y la intensificación en el aprovechamiento de recursos, fenómeno más comprensible desde un enfoque evolutivo y desde un enfoque ecológico del problema. Una interesante revisión de las dataciones es dada por el arqueólogo Alfredo Prieto, quien proporciona un cuadro cronológico de referencia bio-ambiental para Patagonia Austral y Tierra del Fuego, donde se integran en un único esquema los antecedentes provenientes de dataciones radiocarbónicas, indicios paleofaunísticos, de ocupación humana y unidades culturales (Prieto 1984a).

En lo referente a los cazadores terrestres de Tierra del Fuego, Massone (1989) brinda un detalle pormenorizado de los sitios que denomina Selk'nam y proto Selk'nam. En la misma línea, Massone (1996) revisa la cronología de los sitios más importantes en la región de Magallanes en función de los eventos paleoambientales más importantes, llamando a una interpretación interdisciplinaria y regional del registro arqueológico.

Para el caso de la Patagonia, existe evidencia sólida de ocupación humana hace unos 12500 AAP en el sitio de Monte Verde, discutido más adelante, y en el sitio Cueva Trafal (datado en 9400-9000 AAP) (Borrero y McEwan 1997). En el caso de Patagonia oriental, varios sitios como Los Toldos, Arroyo Feo, El Ceibo, Las Buitreras, Cueva del Medio, Cueva del Milodon y Cueva Fell, proporcionan indicios indiscutibles de ocupación humana a partir de los 9500 AAP (Borrero y McEwan 1997).

Luis Borrero (1990a, 1995) presentó un modelo ecológico de utilización del espacio, en el cual los sitios arqueológicos de la región se reinterpretan a la luz de "fases" o "etapas" de poblamiento. Estas son las fases de exploración, colonización y ocupación efectiva del espacio. La fase de exploración se refiere a la dispersión inicial hacia una zona vacía, e implica movimiento a lo largo de rutas naturales y la utilización de localidades no óptimas (Borrero 1990a, 1995). La fase de colonización se refiere a la consolidación inicial de grupos humanos en sectores determinados del espacio, con rangos de acción establecidos, y conlleva un uso más repetitivo de sitios localizados y discretos (Borrero 1990a, 1995). La última fase, la ocupación efectiva, hace referencia al momento en que todo el espacio deseable está siendo utilizado, e implica la aparición de mecanismos dependientes de la densidad, incluyendo ajustes poblacionales, deriva cultural o competencia por territorios de alta productividad (Borrero 1990a, 1995).

El mismo autor proporciona, además las características esperadas para el registro arqueológico de cada una de las fases, y el papel desempeñado por los principales sitios patagónicos en el esquema propuesto y discute la aparición de las estrategias de subsistencia etnográfica en Tierra del Fuego (Borrero 1997b). Guichón (1995) utilizó este modelo con el fin de analizar los patrones de patologías óseas y dentarias en muestras de Tierra del Fuego.

En la última mitad del siglo XX muchos arqueólogos han enfocado gran parte de su labor en demostrar la existencia de culturas anteriores al complejo Clovis (fecha en aproximadamente 11500 AAP) en América. Durante muchos años una importante fracción de investigadores demostró gran escepticismo ante evidencias pre-Clovis (Meltzer 1997). La caída del “paradigma Clovis” no fue posible sino hasta el (¿tardío?) reconocimiento internacional de un sitio en el cual existiesen artefactos o restos humanos de clasificación indiscutible, depositados en un contexto geológico y estratigráfico claro y libre de perturbaciones, y cronológicamente emplazado por medio de dataciones seguras y fiables. En la actualidad parece aceptarse la existencia de sitios anteriores a 11500-12000 AAP en América y en el caso que interesa aquí cobra especial importancia el sitio de Monte Verde, en la Patagonia chilena. El sitio fue excavado principalmente entre 1977 y 1985 y analizado por Tom D. Dillehay, de la Universidad de Kentucky (Dillehay 1999, 2000, Dillehay y Collins 1988). Éste y otros autores sostienen que en la actualidad existen sólidas evidencias para aceptar la presencia humana en Sudamérica al menos hace 12500 AAP, sin que hasta el momento exista consenso acerca del límite más temprano de la ocupación (Dillehay 1999). Si bien Monte Verde es el sitio que ha alcanzado mayor difusión en la prensa especializada y no especializada, existe un gran número de sitios de horizontes tempranos que permiten bosquejar el marco cronológico del poblamiento del continente. La distribución de los sitios arqueológicos más antiguos en el continente Sudamericano conlleva un sesgo geográfico consistente en una mayor representación de zonas como los Andes, el sur de la Patagonia y el centro de Brasil (figura 5). La sospecha de ocupaciones en otras áreas se vuelve en ocasiones de comprobación imposible dado que la acidez del sedimento, los cambios en el nivel del mar o la actividad orogénica han eliminado cualquier posibilidad de conservación del registro. De acuerdo con Dillehay (1999) el desarrollo de cursos fluviales (de carácter estable a causa del fin de la deglaciación a fines del Pleistoceno) constituye un factor clave para la ocupación del territorio y el asentamiento de los primeros grupos humanos en el continente. Según el mismo autor, esto debe ser así a causa de que las condiciones de mayor aridez registradas hace unos 13000 años habrían forzado a los primeros grupos a concentrarse estrechamente en torno a los cursos de agua. A favor

de este razonamiento, puede observarse que muchos de los sitios de ocupación temprana se asocian a ambientes fluviales y/o pantanosos.

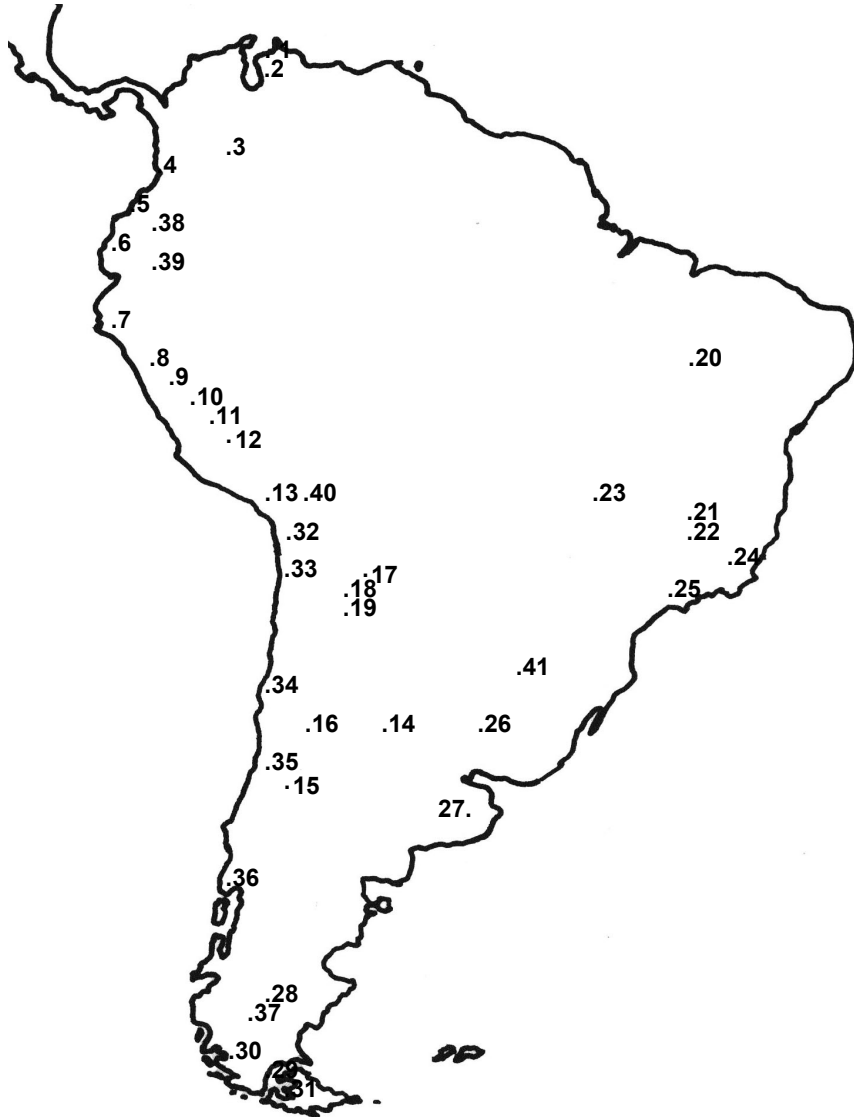


Figura 5: Mapa que muestra los principales sitios arqueológicos de horizontes tempranos de Sudamérica: 1, Taima-Taima; 2, Río Pedregal; 3, El Abra, Tequendama, Tibito; 4, Popayan; 5, El Inga; 6, Las Vegas; 7, Siches; 8, Paijan; 9, Cueva del Guitarrero; 10, Lauricocha; 11, Telarmachay, Pachamachay, Uchumachay, Panalauca; 12, Pichimachay; 13, Ring Site, Quebrada Las Conchas y Quebrada Jaguay; 14, Cueva Intihuasi; 15, Gruta del Indio; 16, Agua de La Cueva; 17, Inca Cueva IV; 18, Huachichoana III; 19, Quebrada Seca; 20, Toca do Sitio do Meio, Toca do Boqueirao da Pedra Furada; 21, Minas Gerais (varios sitios); 22, Lapa Vermelha IV; 23, Goiás (varios sitios); 24, Itaboraí (varios sitios); 25, Alice Boer; 26, complejos Catalaense y Tangurupa; 27, Cerro la China, Cerro El Sobrero, La Moderna, Arroyo Seco 2; 28, Los Toldos, Piedra Museo; 29, Cueva Fell, Palli Aike; 30, Cueva del Mylodon, Cueva del Medio; 31, Tres Arroyos; 32, 33 Norte de Chile (varios sitios); 34, Quereo; 35, Tagua-Tagua; 36, Monte Verde; 37, El Ceibo; 38, Cueva Chobshi; 39, Cubilan; 40, Asana; 41, sitios Fase Ubicui y Uruguai. Tomado de Dillehay (1999).

Es el caso de Monte Verde, Taima-Taima, Tibito, Pedra Furada II, Itaparica, Grande Abrigo de Santana do Riacho, Monte Alegre, Lapa do Boquete y Lapa dos Bichos. En términos generales, estos sitios despliegan tecnologías altamente heterogéneas, que reflejan diferentes patrones de subsistencia en diferentes ambientes (figura 6).

Este patrón de variabilidad es sensiblemente distinto al observado en Norteamérica, donde existe una uniformidad en los estilos de los instrumentos líticos a lo largo de grandes áreas. Además, en Norteamérica puede observarse una continuidad estilística y tecnológica que comienza en el período Paleoindio y pasa secuencialmente de un estilo a otro (Clovis, Folsom, Plainview, Dalton, Cumberland). En Sudamérica, al contrario, es imposible establecer secuencias de este tipo, ya sea espacial o temporalmente (Dillehay 1999).

En el caso de Monte Verde, los grupos humanos ocuparon seguramente ambientes de pradera boscosa, habitados también por fauna pleistocénica extinta como el Mastodonte. De acuerdo con Dillehay (1999) el patrón de subsistencia de los habitantes de Monte Verde correspondía a un forrajeo sumamente generalizado, por lo menos entre los 12500 y los 10000 AAP.

El amplio rango de materiales orgánicos e inorgánicos depositados en el sitio fue obtenido en diferentes paisajes terrestres y marinos situados a una considerable distancia, lo que sugiere una explotación de recursos máxima y una economía de forrajeo altamente efectiva.

Otro sitio de gran antigüedad y de datación indiscutida es el de Piedra Museo, en la provincia de Santa Cruz, Argentina. El sitio de Piedra Museo, excavado en los últimos diez años, ha dado origen a un rico registro arqueológico, en el que destacan restos de huesos de fauna pleistocénica con marcas de corte. Estos restos óseos son, además, contemporáneos a la industria lítica del sitio. Los estratos de ocupación más profundos fueron datados mediante AMS y carbono 14 en torno a los 10300-11000 AAP (Ramírez-Rozzi et al. 2000). Estos hallazgos demuestran que los humanos estuvieron presentes en el extremo sur de Patagonia en estas fechas, y sugieren que la caza o carroñeo de grandes mamíferos pleistocénicos era parte de su subsistencia (Ramírez-Rozzi et al. 2000).

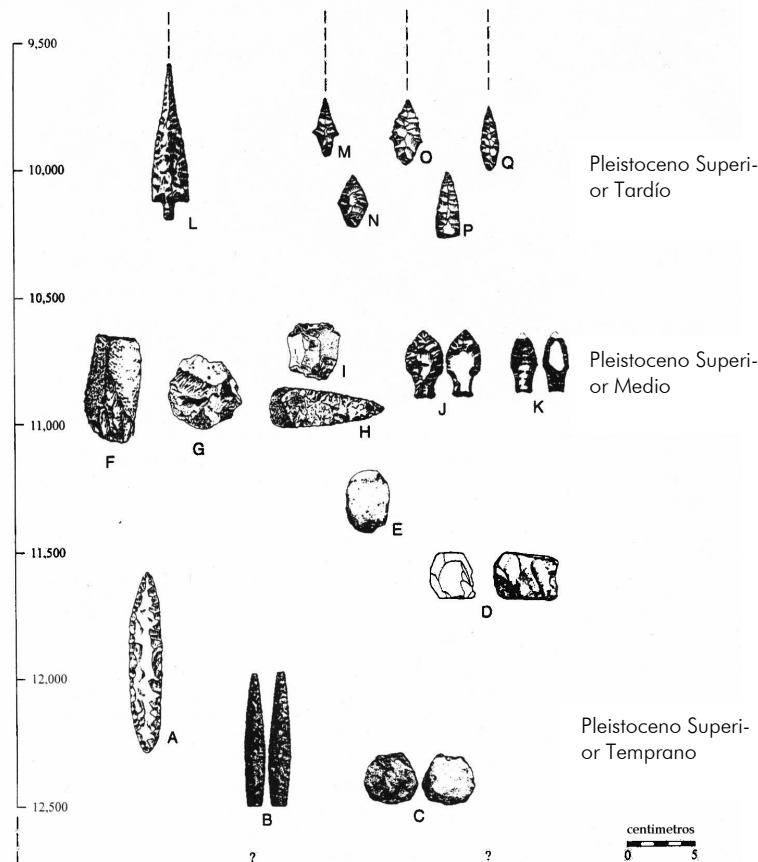


Figura 6: Pequeña muestra de la variedad de instrumentos líticos bifaciales y unifaciales típicos del Pleistoceno Superior de Sudamérica: A, puntas de proyectil de El Jobo (Venezuela); B, punta de proyectil de Monte Verde (Chile); C, instrumentos unifaciales de Monte Verde; D,E, lascas con borde trabajado de los complejos Tequendamiense y Abriense (serranías de Colombia); F-I, varios útiles unifaciales de sitios en Itaparica, Brasil; J,K, puntas de proyectil “cola de pescado” de la cueva Fell, en el sur de Chile; L, punta de proyectil Pajjan de la costa de Perú; M-Q, varias puntas de proyectil pedunculadas y no pedunculadas de cuevas y aleros del altiplano peruano. Modificado de Dillehay (1999).

Posteriormente a estos sitios de gran antigüedad, podemos reconocer algunos grupos más tardíos, que parecen haber explotado ambientes más abiertos, probablemente desplegando mayor movilidad y practicando la caza de las grandes presas de la fauna pleistocénica extinguida o bien de camélidos. Ejemplos de esta fase de ocupación pueden observarse en los sitios de El Jobo (Venezuela), en las tecnologías de “cola de pescado” o “Magallanes” de la Cueva Fell, Cueva del Mylodon, Palli Aike y Cueva del Medio, en la Patagonia, y las puntas de Pajjan (Perú y Ecuador). La edad

de estos sitios usualmente se encuentra entre los 11000 y los 9000 AAP. En esta época, y probablemente en un corto lapso temporal, comienzan a desarrollarse culturas regionales, así como la aparición de cierta territorialidad (Dillehay 1999).

La aparición de la adaptación marítima en Patagonia ha sido foco del interés de numerosos arqueólogos. Ortíz-Troncoso (1975) por ejemplo, investiga los yacimientos de Punta Santa Ana y Bahía Buena, en la Patagonia Austral, demostrando la existencia indiscutible de una economía cazadora recolectora marina alrededor del 5620 antes del presente. Este material sería la evidencia indiscutible más antigua de adaptación marítima en Tierra del Fuego. En un trabajo posterior, el mismo autor (Ortíz-Troncoso 1989) repasa la evidencia lítica correspondiente a los sitios de adaptación marítima, discutiendo su variabilidad en cuanto a la dispersión geográfica, la materia prima utilizada y la antigüedad atribuida.

Legoupil (1985) brinda una descripción detallada de la economía de los grupos canoeros, y de las particularidades de su registro arqueológico. Legoupil y Fontugne (1997) reconocen la presencia de dos núcleos ecotonales (zonas de transición entre ambientes de estepa o boscosos y ambientes marinos) en torno a los que se concentran los sitios más antiguos y que registran evidencias de una transición de una tecnología característica de los cazadores terrestres a otra adaptada a la explotación de los recursos marinos (Legoupil y Fontugne 1997). Uno de estos dos núcleos se localiza en el extremo sur, en el Canal de Beagle e Isla Navarino, y está representado formalmente por el sitio Túnel (Orquera et al. 1987). El restante estaría emplazado en el Estrecho de Magallanes, en el Mar de Otway, siendo el sitio Ponsomby el característico de este núcleo. Rivas y colaboradores (Rivas et al. 1999) reconocen un tercer núcleo, más septentrional, ubicado en la Isla Grande de Chiloé y caracterizado por el sitio Puerto Quilo.

Para el caso de la costa atlántica patagónica el registro más antiguo corresponde al sitio Cabo Tres Puntas 1, en el Golfo San Jorge, con una edad aproximada de 6000 AAP (Castro de Aguilar y Moreno 1988). En líneas generales, puede decirse que debido a las transgresiones marinas ocurridas en el Holoceno (hace 14000-7000 años la línea costera se encontraba a una determinada distancia mar adentro, con una tendencia ascendente y con una franja disponible mayor a la actual, hoy sumergida) produjeron que parte o la totalidad de la evidencia de la explotación del espacio cos-

tero atlántico haya sencillamente desaparecido (Gómez Otero et al. 1998). Luego de un exhaustivo examen de los yacimientos arqueológicos del norte de la costa patagónica, en la provincia del Chubut, la arqueóloga Julieta Gómez Otero (Centro Nacional Patagónico) y colaboradores han esbozado el panorama de explotación marina en esta región. De acuerdo con estos autores, la mayor concentración de evidencias de utilización de recursos marinos se da en una franja costera acotada, de entre 5 y 10 km de distancia de la línea costera y con una mayor densidad en las zonas de alta productividad biológica, como los estuarios (Gómez Otero et al. 1998). Los resultados de estos estudios también indican que la explotación de recursos marinos habría sido habitual, pero no habría ocupado un papel preponderante en la subsistencia. La dieta de las poblaciones costeras parece haber sido generalizada, pero siempre con un consumo preferencial de guanaco *Lama guanicoe* (Gómez Otero et al. 1998). En el caso de Tierra del Fuego, muestra que si bien el guanaco no dejó de ser importante para los cazadores terrestres, la mayor diversidad y abundancia de recursos marinos tuvo una incidencia superior en la dieta (Gómez Otero et al. 1998). Estas conclusiones, obtenidas a partir de estudios arqueo-faunísticos, son complementadas con estudios de isótopos estables (principalmente $\delta C13$ y $\delta N15$), que proporcionan información sobre el tipo de alimentación del individuo en los últimos años de vida. En efecto, estos análisis permitieron probar independientemente que las dietas de los cazadores recolectores de la costa norte de Patagonia se basan principalmente en el guanaco, y que aquellos sitios donde la dieta presenta un mayor componente marino aparecen aislados en el espacio, reflejando la distribución del recurso (Gómez Otero et al. 1998). Otros estudios similares también reflejan la mayor importancia que tuvieron los recursos marinos en el caso de la Tierra del Fuego (Orquera y Piana 1997), donde los valores isotópicos reflejan que en el litoral de la isla los recursos marinos fueron relativamente más importantes que en la costa centro-norte de la Patagonia. Una importante contribución a este patrón isotópico puede haber sido generado por la ingesta de grasa de pinnípedos y cetáceos, costumbre habitual en los fueguinos (Gómez Otero et al. 1998). Estos estudios también reflejan que los individuos que habitaron el territorio del grupo etnográfico yámana (canoeros) presentan una dieta predominantemente marina (Orquera y Piana 1997), certificando así la validez de los estudios de isótopos estables. Asimismo, estudios isotópicos realiza-

dos en muestras recolectadas en el área de distribución de la araucaria o pehuén (*Araucaria araucana*) reflejan la presencia de plantas del tipo C3 en la dieta y también evidencias directas de consumo de plantas del tipo C4 y MAC (Fernández y Panarello 1991).

En el registro arqueológico, el último milenio presenta cambios drásticos en la diferenciación cultural y en los intercambios tecnológicos, principalmente motivados por la influencia de grupos cercanos a los límites de la Patagonia central. Mientras que algunas innovaciones tecnológicas, como el arco y la flecha, pueden haber tenido lugar localmente en Patagonia, como sugiere el registro del estrecho de Magallanes y Tierra del Fuego (Orquera y Piana 1997, Orquera et al. 1987), otras, como la cerámica, surgen directamente del contacto a través de los Andes. Un claro ejemplo es la aparición relativamente abrupta de la cerámica en Neuquén, hace 1000 AAP. En Patagonia Central la evidencia del uso de la cerámica es inclusive anterior, sugiriendo no sólo influencias transandinas sino de la tradición Tupí-Guaraní del río de la Plata (Mena 1997). En la figura 7 se presenta una línea de tiempo con los principales sitios arqueológicos de Patagonia y Tierra del Fuego.

La Arqueología en Tierra del Fuego-Patagonia cuenta con dos obras de síntesis de gran magnitud, que resumen y discuten el extenso registro arqueológico de la región. En “El Poblamiento de la Patagonia”, Borrero (2001) analiza el poblamiento de la región, desde un enfoque ecológico y en orden cronológico. El autor describe los cambios geológicos (principalmente glaciológicos) más importantes ocurridos durante el Holoceno temprano, y luego analiza el registro arqueológico del Holoceno temprano y medio, el Holoceno tardío, y finalmente los tiempos históricos. Su enfoque está fuertemente teñido de una interesante aproximación ecológica y de aprovechamiento de recursos, lo que permite plantear una serie de predicciones y modelos explicativos sobre el asentamiento humano (y las características del mismo que deben verse reflejadas en los sitios arqueológicos) a lo largo de las diferentes épocas.

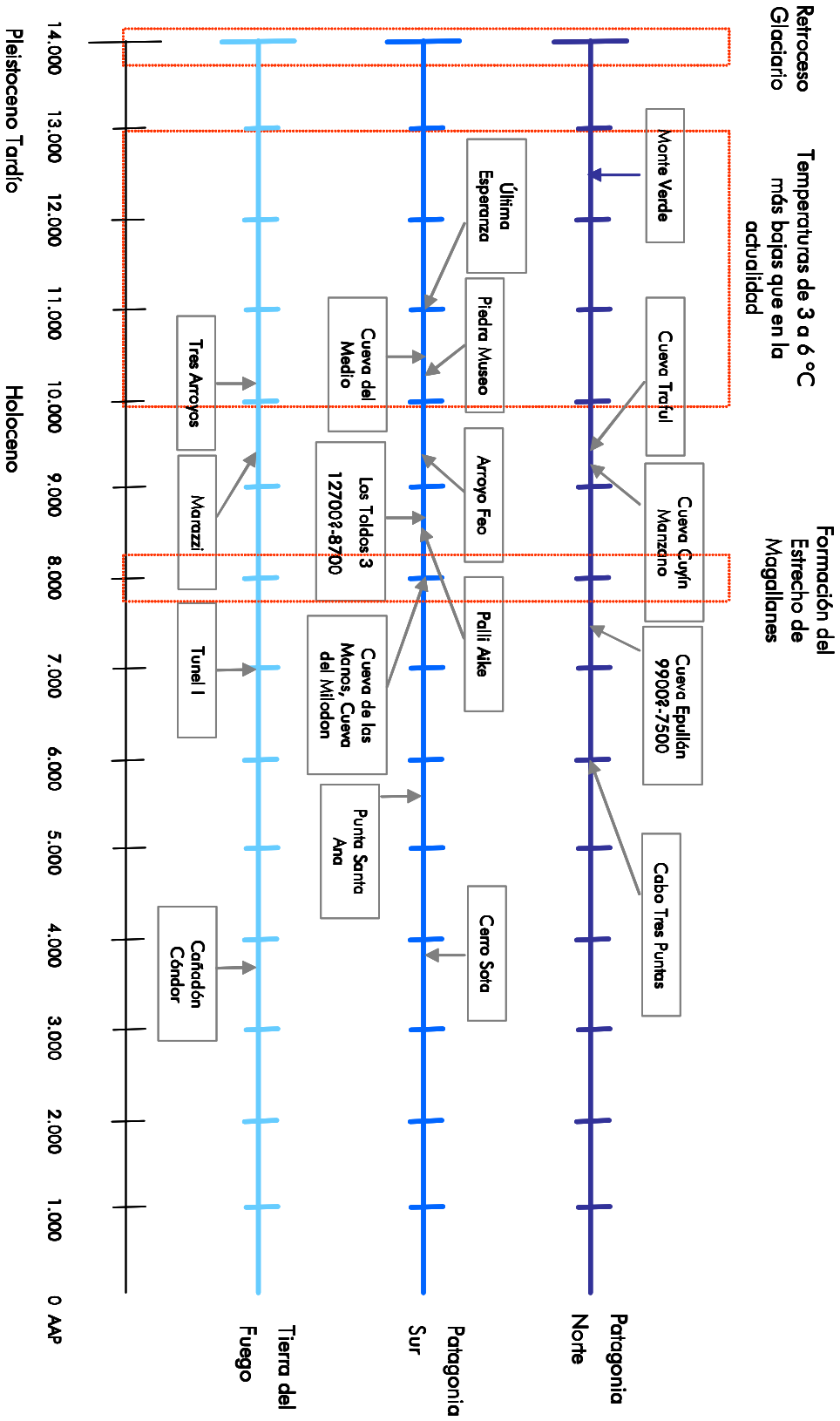


Figura 7: Línea de tiempo representando los principales sitios arqueológicos de Patagonia y Tierra del Fuego. Los principales eventos climatológicos y glaciares se representan en los recuadros rojos.

Otra obra de alto interés es el libro “*Patagonia, natural history, prehistory and ethnography at the uttermost end of the earth*”, editado por McEwan, Borrero y Prieto (1997). En este libro, los capítulos están elaborados por investigadores de renombre en Geología del Cuaternario, Arqueología y Etnografía. A pesar de no incluir una aproximación bio-antropológica a la región, este libro resume la interdisciplinariedad que es fundamental para la comprensión del asentamiento humano. Aspectos como la historia glacial de la región, el origen de las estrategias adaptativas, las ceremonias rituales y el contacto con el europeo, son tratados extensamente en este libro.

La Nueva Arqueología, como se ha tratado de esbozar aquí a partir de los casos de la cronología del poblamiento y la aparición de la explotación de los recursos marinos, proporciona innumerables fuentes de información y, en especial, de prueba directa de hipótesis con respecto a las teorías de poblamiento y subsistencia planteadas desde otras ramas de la Ciencia. La validez de sus datos debe considerarse indefectiblemente en el debate, así como integrarse y fundirse en las teorías explicativas.

CAPÍTULO III

ASPECTOS FÍSICOS DE LA PATAGONIA

3.1 GEOLOGÍA Y TOPOGRAFÍA

Ha de ser la magia de la Patagonia, pero tengo la sensación de que en este paisaje donde todo está quieto, si uno también se queda quieto, algo pasa.

*“Final de novela en Patagonia”
Mempo Giardinelli*

Se entiende por Patagonia al área comprendida al sur del Río Colorado aproximadamente en el paralelo 39 de latitud Sur, hasta el archipiélago de Tierra del Fuego aproximadamente en los 55° de latitud Sur, incluyendo territorios de las actuales Repúblicas de Argentina y Chile (figura 8). La Patagonia podría representarse esquemáticamente como un triángulo de aproximadamente 1800 kilómetros de altura y 1000 kilómetros de base en su parte más ancha (el límite norte), lo que implica una superficie aproximada de 900000 km². La topografía está dominada por la cordillera de los Andes (ubicada sobre el oeste, corre de norte a sur en el continente y de oeste a este en Tierra del Fuego), y al este de la misma una extensa meseta desértica que desciende desde la cordillera hacia el Atlántico. La meseta llega al mar, ya sea en forma de acantilados de entre 60 y 100 metros de altura, o bien de forma suave, presentando varios niveles de abanicos aluviales (Gómez Otero et al. 1998). En el sur, el estrecho de Magallanes separa la Isla Grande de Tierra del Fuego del continente, y el canal de Beagle divide a la misma de las islas Navarino y Hoste. El estrecho de Magallanes separa al continente de la Tierra del Fuego desde hace unos 8000 años (McCulloch et al. 1997). Con una longitud aproximada de 600 kilómetros, abarca un importante gradiente ambiental que va desde las pampas orientales hasta los canales occidentales.

Las intrusiones graníticas y las rocas metamórficas conforman el terreno montañoso, formando picos como el cerro Chaltén (o Fitz Roy), las Torres del Paine, y el macizo Sarmiento, todos de más de 2000 metros de altura. Esta topografía refleja la tectónica de la región, que consiste en la subducción de la placa Pacífica por debajo del continente Sudamericano (McCulloch et al. 1997). La región se asienta sobre una gran unidad morfoestructural conocida como meseta patagónica, un viejo zócalo precámbrico recubierto de areniscas secundarias, además de materiales volcánicos

del secundario y pliocuaternario. A través de los 1,6 millones de años del Pleistoceno, la parte oeste de esta región fue periódicamente surcada por grandes masas glaciares, que en su desplazamiento hacia el este excavaron las cuencas de los grandes lagos patagónicos: Lago Buenos Aires, Lago Argentino, Lago Sarmiento y Lago Fagnano, así como los accidentes costeros de Seno Skyring, Seno Otway y Bahía Inútil, en Tierra del Fuego (McCulloch et al. 1997) (figura 8).

Los ríos patagónicos tienen su origen en el faldeo oriental de la cordillera, con sus cabeceras integradas en redes dendríticas de grandes dimensiones. Sin embargo, a medida que avanzan en su escurrimiento hacia el este y se internan en las mesetas, van perdiendo afluentes y se transforman en ríos alóctonos de fuerte corriente (Bercovich e Irisarri 1998). Los principales ríos que atraviesan la estepa son (de norte a sur) el Colorado, el Negro, el Chubut, el Deseado, el Santa Cruz, el Coyle y el Gallegos.



Figura 8: Mapa de la Patagonia mostrando los principales accidentes geográficos de la región. Tomado de McCulloch et al. (1997).

3.2 CLIMA

*Si no te gusta el tiempo en la Patagonia...
espera cinco minutos.*

Sabiduría popular

En la Patagonia, el anticiclón del Pacífico determina fuertemente el clima, ya que genera los vientos provenientes del Oeste. La interacción entre éstos últimos y la cordillera de los Andes que actúa como barrera de las masas de aire húmedo, configura el patrón de precipitaciones, la distribución de las temperaturas y la circulación general de la atmósfera en la región. Los vientos provenientes del Pacífico, que son ascendentes y húmedos en el sector chileno de la cordillera, en su recorrido hacia el este, se tornan en vientos descendentes y secos al transponer los Andes. Esto se traduce en un conjunto de climas progresivamente más áridos hacia el norte de la Patagonia, donde se enfrentan los anticiclones Atlántico y Pacífico. Sus rasgos más destacados son un aire seco, alta heliofanía, y escasas precipitaciones (Bercovich e Irisarri 1998). Al norte del río Deseado domina el clima templado, al sur el templado frío, presentando ambos la variedad semiárido de Meseta. La temperatura media anual oscila entre los 14° C en el norte patagónico y los 8° C en el sur de Santa Cruz (Gómez Otero et al. 1998). En la Isla Grande de Tierra del Fuego se observa una aparente continuación de la Patagonia continental, sin embargo el clima aquí es más húmedo y frío. En el sur el bosque perennifolio llega hasta el mar, dado que en esta zona se ubican las últimas estribaciones de la cordillera.

En la mayor superficie de la Patagonia, es decir en los ambientes esteparios, las precipitaciones oscilan entre los 100 y los 200 mm anuales, lo cual le da a la Patagonia la imagen de un lugar seco y desértico. Sin embargo existen notorias excepciones al respecto, como los sectores costeros, que presentan precipitaciones un poco más abundantes que en el área central, Tierra del Fuego, donde pueden llegar a los 700 mm anuales; y el bosque cordillerano (en la cara occidental de la cordillera pueden registrarse 4000-7000 mm anuales) (figura 9). Este fuerte gradiente es producido por el efecto conjunto del anticiclón del Pacífico y las precipitaciones inducidas por el flanco oeste de la cordillera (McCulloch et al. 1997).

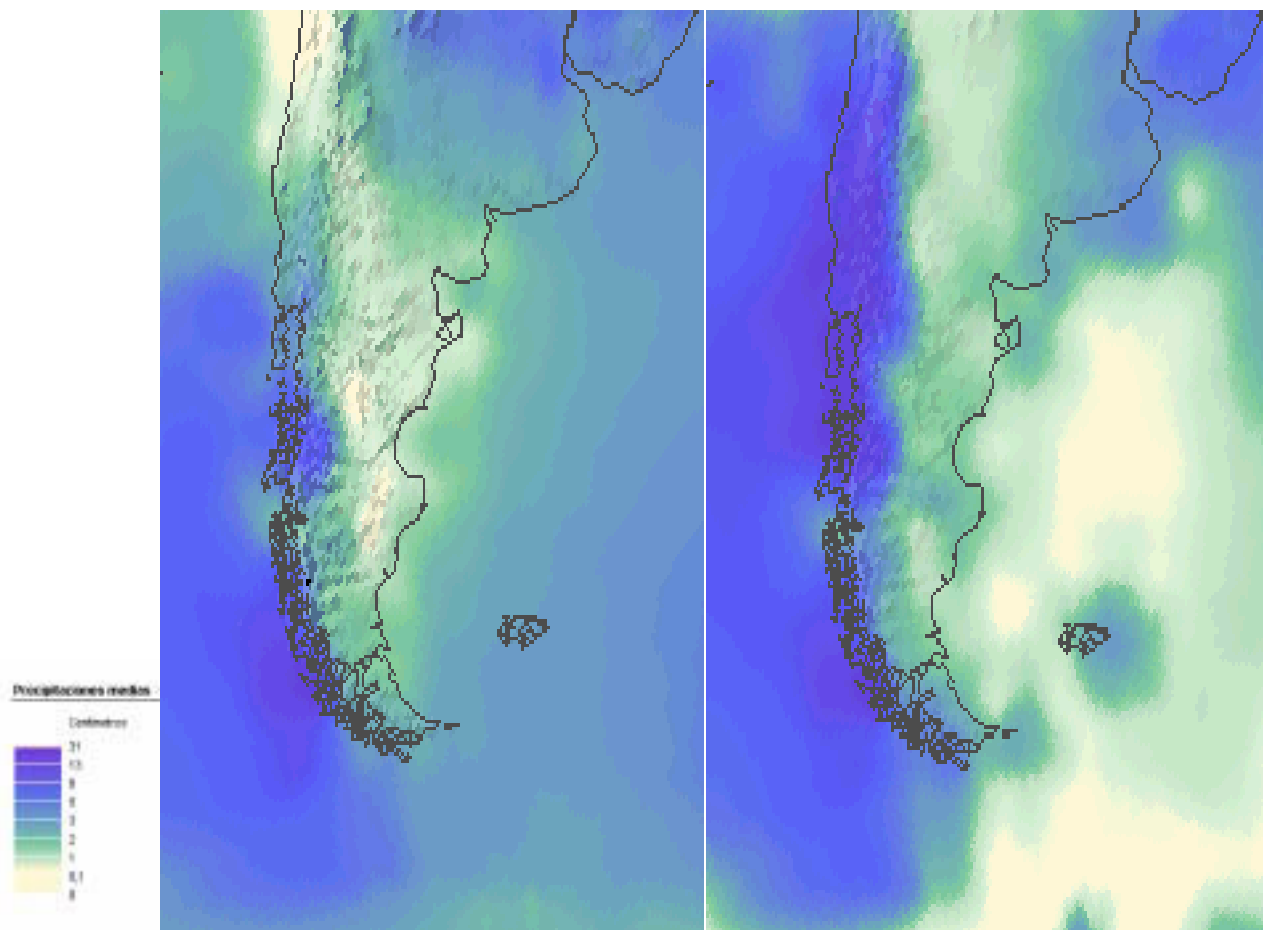


Figura 9: Precipitaciones medias, medidas en centímetros cúbicos, para los meses de Enero (izquierda) y Julio (derecha). Nótese el gradiente brusco en el sector oriental de la cordillera Andina.

La circulación atmosférica general en el territorio patagónico posee una configuración singular, rectilínea y marginada por la cordillera andina, que en la zona austral se presenta discontinua y de escasa altura, permitiendo el paso de los vientos procedentes de su borde meridional, es decir, con componente oeste, originando precipitaciones en el estrecho de Magallanes (Bercovich e Irisarri 1998). Hacia el norte los vientos no logran atravesar la cordillera, más alta y maciza, y corren paralelos a ella sin penetrar sino excepcionalmente en territorio argentino. En invierno, el anticiclón se desplaza hacia el norte y hacia la costa oeste, y provoca la descarga de humedad sobre la cordillera. De esta manera, en la meseta (aún en estaciones tan costeras como Trelew, donde deberían notarse fuertemente las brisas atlánticas) per-

siste la significativa influencia de los vientos del oeste, lo que evidencia la amplia zona de influencia del anticiclón del Pacífico Sur (Bercovich e Irisarri 1998).

3.3 VEGETACIÓN

Los patrones de vegetación de la Patagonia están condicionados fuertemente por los gradientes de precipitación y temperatura. En la Patagonia, pueden reconocerse tres provincias fitogeográficas importantes: la provincia del espinal (correspondiente a un monte subtropical), la provincia patagónica (estepas y desiertos de zona

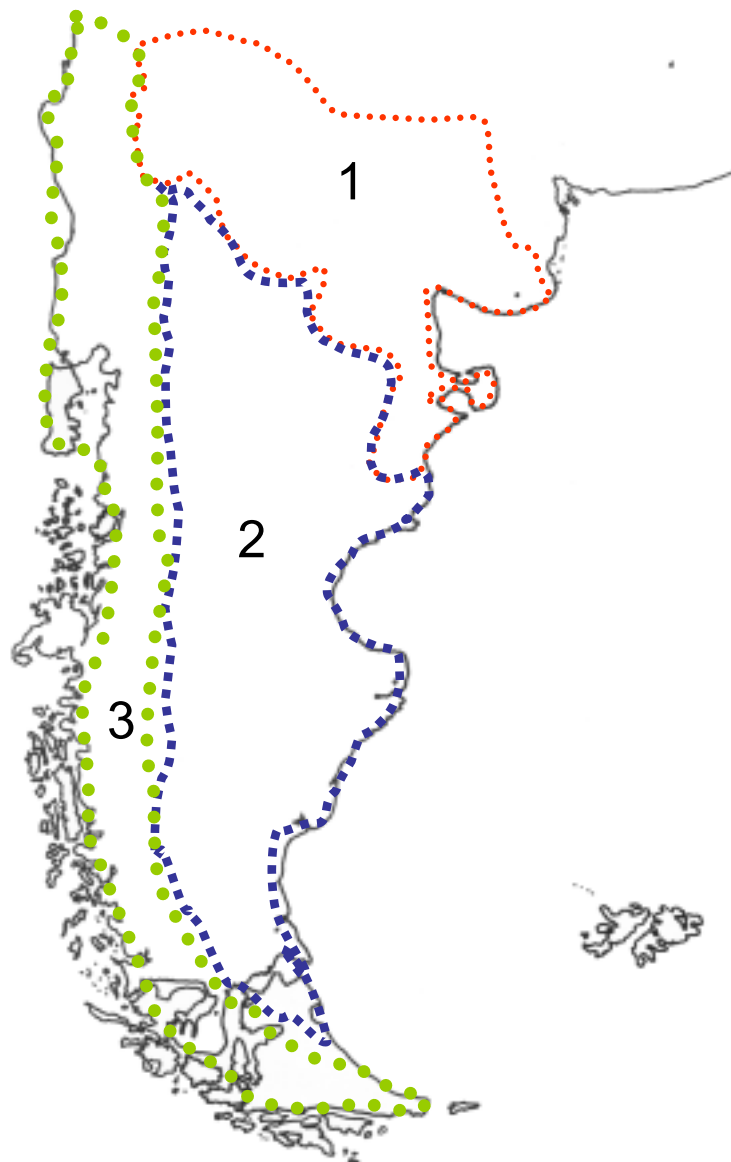


Figura 10: Mapa de la Patagonia reflejando esquemáticamente las tres regiones de vegetación natural descritas en el texto. 1): provincia del espinal, 2) provincia patagónica, y 3) provincia altoandina.

templada), y la provincia altoandina (bosques perennes o caducifolios) (figura 10).

En la provincia altoandina, el bosque de coihue (*Nothofagus betuloides*) (figura 11) es dominante allí donde las precipitaciones oscilan entre los 800 y los 4000 mm anuales, cerca de las grandes masas de hielo y lagos patagónicos. Junto con la lenga (*N. pumilio*), el ñire (*N. antartica*) y con una serie de arbustos y hierbas del sotobosque, el coihue conforma bosques mixtos en áreas de menor precipitación. Un bosque decíduo de *N. pumilio* y de *N. antartica* se expande en zonas donde las precipitaciones oscilan entre los 400 y los 800 mm anuales.

Según se avanza hacia el este y por debajo de los 400 mm anuales de precipitación, el bosque da paso a la estepa arbustiva patagónica (figura 12), que conforma la provincia patagónica. Las principales especies arbustivas y herbáceas son el caldén (*Prosopis caldenia*) en el extremo norte de la estepa patagónica (entre Río Colorado y Punta Rasa); y el quilimbay (*Chuquiraga avellanadae*), el colapiche (*Nassauvia glomerulosa*), el duraznillo (*Colliguaya integerrima*), el coirón (*Festuca sp.*), el coirón amargo (*Stipa sp.*), el piquillín (*Condalia microphilla*), el molle (*Schinus sp.*) y el calafate (*Berberis sp.*) en el centro sur Patagónico (Gómez Otero et al. 1998, Pisano Valdés 1977).

Finalmente, y cubriendo la mitad oriental de Neuquén y Río Negro, se despliega la provincia fitogeográfica del espinal, dominada por vegetación de estepa arbustiva o matorral, y fuertemente caracterizada por la jarilla (*Larrea sp.*), la zampa (*Atriplex lampa*), el piquillín (*Condalia microphilla*), el alpataco (*Prosopis alpataco*) y el algarrobillo (*P. denudans*) (Gómez-Otero et al. 1998).

Debe citarse además, que los fuertes vientos y elevadas precipitaciones (entre 2000 y 5000 mm al año) que se extienden a lo largo de la costa oeste (llegando hasta los 48° de latitud sur) permiten la proliferación de amplias superficies de tundra magallánica, formada casi completamente por *Sphagnum magellanica* (Pisano Valdés 1977). Esta vegetación recibe el nombre de "turbera" en Tierra del Fuego.



Figura 11: Costa del estrecho de Magallanes, a la altura de Fuerte Bulnes (Chile) donde se observa el bosque andino-patagónico.



Figura 12: Vista de la estepa patagónica, desde las afueras de Porvenir, y mirando hacia la Bahía Inútil, Tierra del Fuego, Chile.

3.4 FAUNA

Los mamíferos terrestres de mayor distribución en la Patagonia son el guanaco (*Lama guanicoe*, figura 13), el zorro colorado (*Pseudalopex culpaeus*), el zorrino (*Conepatus humboldtii*), y pequeños roedores como cricétidos y ctenómidos. En el continente la diversidad se ve aumentada por el puma (*Felis concolor*), el gato montés (*Felis geoffroyi*), el zorro gris (*Pseudalopex sp.*), los edentados (*Dasypus hybridus*, *Zaedyus pichiy* y *Chaetophractus villosus*) y la mara (*Dolichotis australis*). En la zona ecotonal bosque-estepa se encuentra el huemul (*Hippocamelus bisulcus*). Las principales aves terrestres son el ñandú (*Rhea americana*) y el ñandú petiso o choique (*Pterocnemia pennata*), dos especies corredoras exclusivamente continentales.

Los grupos cazadores recolectores marinos, los "canoeros", basaron fuertemente su economía en la fauna marina de bivalvos, cetáceos y aves. Esta fauna mari-



Figura 13: Guanaco (*Lama guanicoe*), uno de los cuatro camélidos sudamericanos, de amplia distribución en la Patagonia y principal sustento de los cazadores-recolectores de la estepa patagónica. Arriba: "tropilla" de guanacos. Abajo: macho alfa o "relincho".

na es rica en bivalvos como el mejillón (*Mytilus edulis*), la cholga (*Aulacomya ater ater*), la vieyra (*Chlamis tehuelcha*), las patelas (*Patinigera sp.*) *Nucella sp.* y *Trophon sp.*, entre otros. Desde el punto de vista de la subsistencia humana deben tenerse en cuenta además la presencia de cetáceos y pinnípedos como los elefantes marinos (*Mirounga leonina*), los lobos marinos de un pelo (*Otaria byronia*) y de dos pelos (*Arctocephalus australis*), la ballena austral o franca (*Eubalaena australis*) y una gran variedad de delfines. Dada su alta diversidad y la tendencia a agruparse en colonias extensas, las aves marinas constituyen un recurso alimentario importante en las zonas costeras. Las más notorias son los pingüinos (familia *Sphe-*

niscidae), cormoranes (*Phalacrocorax sp.*), albatros (familia *Diomedidae*), y gaviotas (familia *Laridae*). Otros grupos menos importantes son los flamencos (*Phoenicopterus chilensis*) anátidos como el pato vapor (*Tachyeres pteneres*), cisnes, y cauquenes.

3.5 CAMBIOS CLIMÁTICOS DURANTE EL HOLOCENO

Hasta aquí se han descrito las características principales del ambiente físico de la Patagonia en nuestros días. Sin embargo, la discusión acerca del poblamiento primitivo de la región debe tener en cuenta las variaciones ocurridas durante al menos los últimos 20000 años, esto es, desde el Pleistoceno tardío hasta la actualidad. Las investigaciones realizadas sobre el polen fósil en la región magallánica permiten estimar los cambios climáticos ocurridos en el período glacial tardío (McCulloch et al. 1997). El registro de cambio en la vegetación más antiguo data de 16500 AAP y proviene del sitio Puerto Hambre (McCulloch 1994). Todas las investigaciones coinciden en demostrar que las condiciones climáticas entre los 12000 y 10000 AAP eran entre 3 y 6 ° C más frías que en la actualidad (McCulloch et al. 1997). Probablemente el paisaje estuvo dominado por gramíneas y tuvo el aspecto de una tundra. La vegetación arbórea debió decaer mucho, al punto que prácticamente no hay representación de polen de *Nothofagus* en las columnas polínicas (Borrero 2001). De la misma manera, el este de la zona patagónica parece haber sido más seco que en la actualidad; de acuerdo a McCulloch et al. (1997) es probable que algunas zonas puntuales de la Patagonia hayan resultado sumamente inhóspitas para el poblamiento humano en este período.

Ya en el Holoceno, la Patagonia experimenta un fuerte cambio climático. A partir del 9000 AP y hasta el 6500, los glaciares que ocupaban el estrecho de Magallanes comienzan a retroceder, y los bosques de *Nothofagus* parecen llegar a límites mucho más extensos y orientales que los actuales. Estudios recientes demuestran que el cruce desde el continente hacia la Isla Grande de Tierra del Fuego *via* un puente terrestre a través del estrecho de Magallanes fue posible durante al menos tres oportunidades en un amplio lapso que abarca desde los 16000 a los 8000 AAP (Borrero y McEwan 1997, Clapperton 1992, McCulloch et al 1997). Hacia los 16000 AAP, el nivel global del mar se encontraba 120 metros por debajo del nivel actual, con lo cual las aguas del Atlántico habrían sido incapaces de inundar totalmente el estrecho de Magallanes, y el centro del mismo habría estado ocupado ya sea por un lago de agua dulce o bien por un embahiamiento marino (Clapperton 1992).

Por otro lado, las aguas del Pacífico sólo habrían inundado la parte central y occidental del estrecho, sin ser lo suficientemente importantes como para llegar a la segunda angostura. Si bien no existen evidencias de ocupación humana para estas fechas, ésta es la primera ocasión en que el paso desde el continente habría sido posible.

Alrededor del 12000 AP la enorme erupción del volcán Reclús dispersó enormes depósitos de tefra volcánica por encima de los grandes glaciares de toda la región de Magallanes. Las mismas cenizas han sido identificadas en torno a las regiones orientales y centrales del estrecho, y se ha depositado en los sedimentos de los lagos proglaciales. La distribución de estas capas de ceniza sugiere que antes de los 12000 AAP las masas glaciares habían retrocedido dejando libres los canales del oeste del estrecho de Magallanes, y permitiendo el drenaje hacia el pacífico (el nivel del mar era 60 metros más bajo que el actual) del enorme lago proglacial ubicado en el centro del estrecho y en la Bahía Inútil (Clapperton 1992, McCulloch et al. 1997). Durante este tiempo, gran parte de la región comprendida entre la segunda y la primera angostura permaneció seca, aún a pesar de los torrentosos ríos de deshielo que circulaban a través de ellas. Ésta, entonces, sería la segunda oportunidad de entrada humana por tierra desde el continente a la Isla Grande de Tierra del Fuego. Este puente se habría inundado en algún momento luego de la erupción del volcán Reclús, cuando el avance del glaciar Magallánico habría generado y empujado dentro del estrecho a un lago proglacial y su río de deshielo. El avance del frente glaciario habría arribado en esta oportunidad hasta Puerto Hambre. Las evidencias geológicas indican que el gran lago proglacial se llenaba y vaciaba periódicamente, y que esto ocurrió al menos en siete oportunidades (McCulloch et al. 1997). Así, es plausible que en los 2000 años subsiguientes, cuando el nivel del mar no superaba los 40 metros por debajo del nivel actual y en consecuencia no había entrada desde el Atlántico, el estrecho podría haber tenido el aspecto de un embahamiento similar al seno Otway en la actualidad. Ello habría permitido fácilmente el cruce a pie, sólo interrumpido por angostos canales (figura 14), (Clapperton 1992).

A partir del 8000 AP, momento en que las grandes masas glaciales se funden y hacen aumentar el nivel del mar, llegando a 6 o 7 metros por encima del nivel actual hace unos 6500 AAP, el estrecho de Magallanes se transforma en una vía de agua

permanente, imposibilitando el paso de poblaciones humanas al interior de la Isla Grande. A partir del 5000 AP las condiciones climáticas y el nivel del mar parecen estabilizarse y permanecen hasta la actualidad sin grandes variaciones.

Estos cambios climáticos trajeron asociada la extinción de la fauna (o megafauna) Pleistocénica que ocupaba la Patagonia en el momento de la llegada de los primeros humanos (Borrero 1997a). En líneas generales, parece estar bien documentada la convivencia de las primeras bandas de cazadores recolectores con un complejo faunístico extinto, y formado principalmente por el perezoso (*Mylodon darwini* y *M. listai*), una especie de caballo sudamericano (*Onohippidium saldiasi*), un camélido de gran tamaño (*Macrauchenia sp.*), el mastodonte (*Cuvieronius sensu casamiquela*) al menos otros dos camélidos, y grandes felinos (*Pantera sp.*, *Smilodon sp.*). Datos fehacientes al respecto provienen de diversos sitios, como Monte Verde, Las Buitreras, Cueva del Milodon, Los Toldos, Piedra Museo, Cueva Lago Sofía, Cueva del Medio, Cueva Fell, Tres Arroyos, etc. La asociación entre los restos humanos y los restos de fauna Pleistocénica parece estar bien documentada en algunos sitios y ser controversial en otros, para una discusión reciente al respecto véase Borrero y McEwan (1997) y Borrero (1997a).

A partir de los 6500 AAP se registra una tendencia a la aridez en la parte oriental de la Patagonia, la que continuó, con interrupciones, desde el Holoceno hasta el siglo XX (Borrero 2001). En cambio, cerca de la cordillera hubo muchas fluctuaciones climáticas, alternándose períodos fríos y cálidos, que produjeron sucesivos avances y retrocesos del bosque.

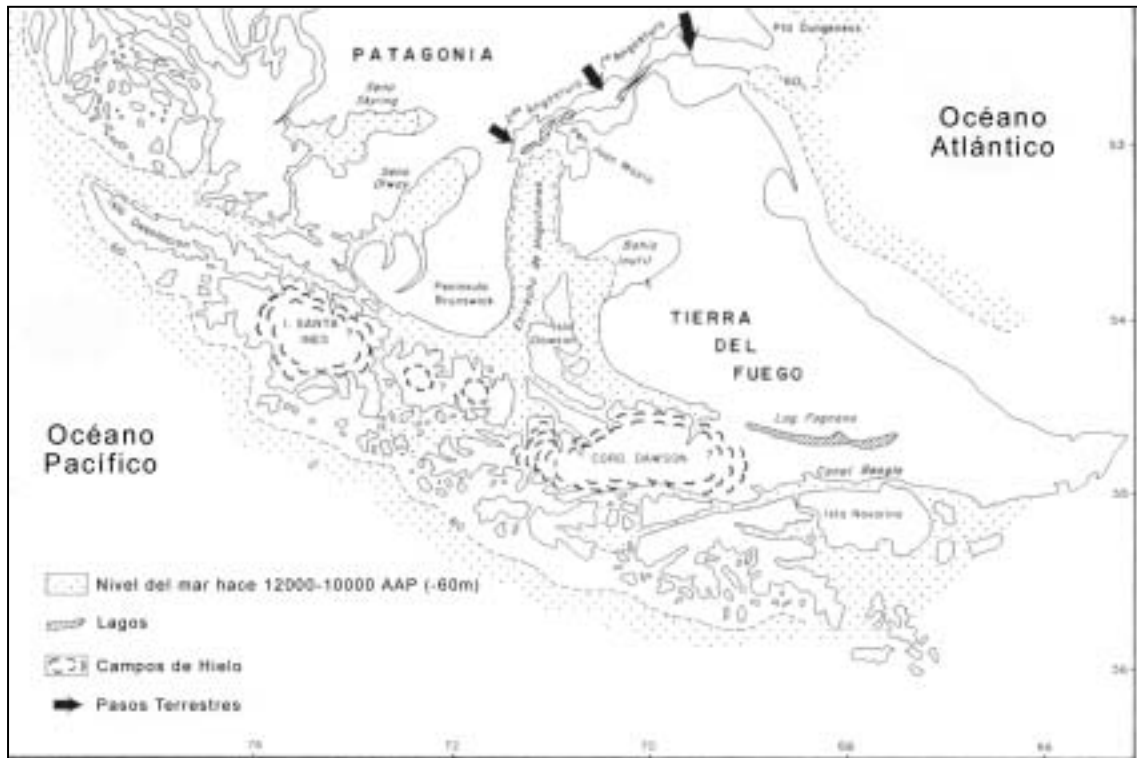


Figura 14: Mapa de Tierra del Fuego mostrando las líneas de costa a comienzos del Holoceno. Tomado y modificado de Clapperton (1992).

CAPÍTULO IV

LOS GRUPOS ETNOGRÁFICOS DE LA PATAGONIA: ASPECTOS CULTURALES, HISTÓRICOS Y DEMOGRÁFICOS

4.1 TEHUELCHES

*Solamente existía la densa y húmeda oscuridad de las tinieblas.
Y en medio de ella vivía, eterno, Kóoch.
Nadie sabe por que, un día Kóoch, que siempre había estado bastado a sí mismo,
se sintió muy solo y se puso a llorar.
Lloró tantas lágrimas, durante tanto tiempo, que contarlas sería imposible.
Y con su llanto se formó el mar, el inmenso océano donde la vista se pierde.
Cuando Kóoch se dio cuenta de que el agua crecía y que estaba a punto de cubrirlo todo, dejó de llorar y suspiró. Y ese suspiro tan hondo fue el primer viento, que empezó a soplar constantemente, abriéndose paso entre la niebla y agitando el mar.
Algunos dicen que fue así, por los empujones del viento, que la niebla se disipó y apareció la luz, pero otros opinan que fue Kóoch el inventor de la claridad.*

Leyenda Tehuelche acerca del origen del mundo.

A continuación se detallarán aspectos concernientes a la distribución geográfica y aspectos etnográficos, históricos y demográficos de las poblaciones estudiadas. Si bien en esta sección serán descritos los grupos patagónicos desde una óptica etnológica, la identificación y denominación de las muestras se llevará a cabo de acuerdo a su origen geográfico (e.g. *Noreste de Chubut, Tierra del Fuego Continental*, etc.) con el fin de implementar un criterio de mayor validez biológica (Cartmill 1999). Toda vez que la gran mayoría de los individuos estudiados carece de fechado preciso, la utilización de una noción etnológica supondría de antemano una cronología histórica que en realidad sólo es inferida. Estas denominaciones, pues, son utilizadas para tiempos posteriores al contacto con el europeo, mientras que en un sentido más amplio se utiliza el término “cazadores-recolectores”.

También llamados *patagones, choanik, choonke, tsonke* o *tsoneca*. El vocablo tehuelche ha sido el más utilizado en la bibliografía, aún cuando proviene de la lengua araucana (significa “gente del sur”). El hecho de referirse a un grupo a partir de la denominación dada por sus vecinos, es un fenómeno ubicuo en la etnología de Patagonia en particular y de otras regiones en general.

Varios autores reconocen dos grupos bien diferenciados desde el punto de vista cultural y lingüístico: uno septentrional, distribuido aproximadamente entre el Río Colorado en la Provincia de Río Negro y el Río Santa Cruz, en la provincia del mismo nombre; y otro meridional, habitante del área al sur del Río Santa Cruz hasta la costa norte del Estrecho de Magallanes (Casamiquela 1990, Martinic 1995) (figura 15). Para denotar al grupo en su totalidad se utiliza generalmente el término tehuel-

che. El sub-grupo norteño es denominado "*günnuna kenna*" o "*gennakenk*" ("la gente" por antonomasia), y el sureño "*aonikenk*" ("gente del sur"), siendo estos nombres originarios de la lengua tehuelche o chon.

La fracción norteña, en su expansión hacia el norte en el siglo XVII, reemplazaría a los grupos "querandés" y daría lugar a un grupo que habitó el centro sur de las provincias de Buenos Aires y La Pampa (ver figura 15). La denominación de este grupo resulta sumamente controversial, pero puede decirse que una denominación genérica sería la de "*pampas*" o "*puelches*" (en araucano: "gente del este"). De esta manera, el grupo de tehuelches septentrionales se dividiría en los *günnuna kenna* propiamente dichos entre el Río Chubut y el Río Colorado, y los *pampas* o *puelches* al norte del Río Colorado (Casamiquela 1990). Este último grupo soportaría, a partir del siglo XVII, la fuerte influencia de "araucanización" protagonizada por la expansión de los *pehuenches* que habitaban los espacios cordilleranos de Neuquén y Mendoza y que habían adoptado la lengua y la cultura araucana (ver más adelante "araucanos").

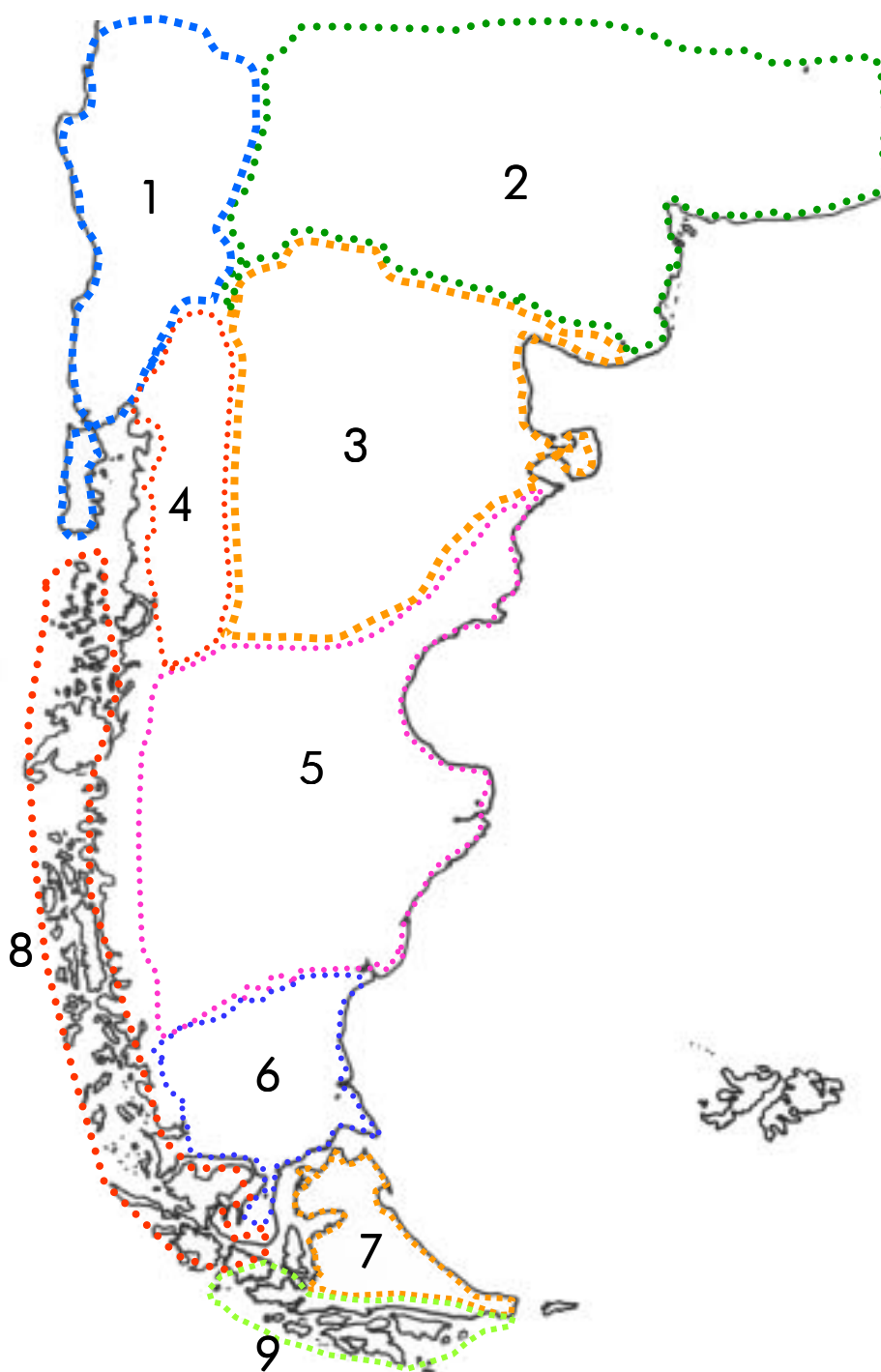


Figura 4.1.1: Mapa de la Patagonia y adyacencias, mostrando la distribución aproximada de las etnias descritas en esta sección. 1: Mapuches (Araucanos); 2: Pampas o Puelches; 3: Tehuelches septentrionales o Günnuna Kena; 4: Tehuelches de la Cordillera o (Chüwach a künna), 5: Tehuelches meridionales boreales o Mecharnuekenk; 6: Tehuelches meridionales australes o Aonikenk; 7: Selk'nam; 8: Alakalufes; 9: Yámanas. Modificado a partir de Cooper (1946a), Casamiquela (1990) y Martinic (1995).

Los *pampas* o *puelches* asimilaron vertiginosamente la introducción del caballo. De acuerdo a Cooper (1946a,b), a mediados del siglo XVIII la subsistencia de este grupo estaba basada en el consumo de carne de caballo.

Casamiquela (1990) reconoce además un grupo distribuido en la precordillera sub-Andina de Neuquén, Río Negro, Chubut, los "*chüwach a künna*" ("gente del borde de la cordillera"). El grupo que habitó las riberas del lago Nahuel Huapi se conoce como *poya*.

Diversos autores separan también la fracción sureña, los *añikenk*, en dos grupos: los "*mecharnúekenk*" ("gente de la resina [de molle], mascadores de resina") ubicados entre el río Chubut (aunque la frontera podría haber sido también el Río Chico o el Deseado) y el Santa Cruz, y los *añikenk* propiamente dichos, ubicados al sur del río Santa Cruz, hasta el estrecho de Magallanes (Casamiquela 1990, Martinic 1995).

Los estudios arqueológicos clásicos (Bird 1938, Menghin 1952) y modernos (Borrero 1979, 1987, Gómez Otero 1991) dan cuenta de diferencias tecnológicas entre los contextos arqueológicos al norte y al sur del río Santa Cruz.

Su economía se basó principalmente en la caza del guanaco (*Lama guanicoe*). De esta especie se aprovechaba prácticamente la totalidad de su anatomía: carne, piel, cuero, grasa, tendones y huesos proveían alimentación, vestimenta (figura 16) y materia prima para la confección de instrumentos y herramientas (Casamiquela 1983, Gómez Otero 1995). Algunos alimentos eran consumidos apenas muerta la presa: los bofes, el corazón, el hígado, la pella, el caracú (médula), la grasa que hay sobre los ojos, la sangre y el cuajo en el intestino de los *chulengos* (cría del guanaco). Varios viajeros relatan esta afición propia de las partidas de caza (Martinic 1995). Otras presas secundarias fueron el ñandú (*Rhea americana*), el ñandú petiso (*Pterocnemia pennata*), el huemul (*Hippocamelus bisulcus*) en la cordillera, el puma (*Felis concolor*), la liebre patagónica (*Dolichotis australis*), el peludo (*Chaetophractus villosus*) y el piche (*Zaedyus pichiy*). La actividad recolectora, realizada principalmente por las mujeres se centró en frutos dulces como el calafate (*Berberis australis*), el piquillín (*Condalia microphylla*), el molle (*Schinus sp.*), las vainas del alpataco y algarrobillo (*Prosopis sp.*), las raíces blancas y tubérculos como el macachín (*Arjona tuberosa*), *Azorella trifurcata*, *Bo-*



Figura 16: “Copacho”, uno de los últimos Tehuelches, luciendo el atuendo típico construido con pieles de guanaco, con el pelo hacia adentro: el “quillango”. Tomada de Casamiquela (1990).

lax sp., *Arjona patagónica*; y los panales melíferos y larvas de insectos (Martinic 1995, Gómez Otero et al. 1998).

En los asentamientos costeros hicieron uso regular de moluscos como el mejillón (*Mytilus edulis*), la cholga (*Alaucomya ater ater*) y la vieyra (*Chlamys tehuelcha*) entre otros. Aprovecharon también las colonias de pinnípedos como el elefante marino (*Mirounga leonina*), el lobo marino de un pelo (*Otaria byronia*), el lobo marino de dos pelos (*Arctocephalus australis*), y aves marinas como los pingüinos (*Spheniscus magellanicus*), los cormoranes (*Phalacrocorax spp.*), etc. De todas formas, la explota-

ción de los recursos marinos no parece haber sido tan sistemática (Arrigoni y Paleo 1991, Castro de Aguilar y Moreno 1988, Gómez Otero 1995) como la del guanaco, que es observado en la totalidad de los sitios.

El núcleo mitológico de los tehuelches comprendía aspectos referidos al origen del Universo (cosmogónicos) y a su interpretación del mundo (cosmovisión). En referencia a la cosmogonía, reconocían a *Kooch*, genéricamente el cielo, como el ser inicial todopoderoso y omnisciente, responsable del ordenamiento cósmico, la separación de las aguas y las tierras, la luz y las tinieblas y de los fenómenos atmosféricos. De vital importancia en la mitología tehuelche es *Elal*, dios-héroe benefactor y origen de todos los hombres, que al unirse a *Karro* la bella hija del sol y de la luna, dan lugar a todos los tehuelches (Martinic 1995).

El conocimiento acerca del tamaño poblacional de los tehuelches a lo largo de diversos períodos y regiones es sumamente incompleto. Cooper (1946a), recabando información de diversos viajeros y etnólogos, reúne cifras que van desde 4000 individuos en 1780-83 hasta 6000 en 1862-63. En una minuciosa inspección de la bibliografía, y trabajando exclusivamente sobre el sub-grupo aónikenk, el investigador chileno Mateo Martinic (1995) estima el tamaño poblacional en unos 2000 a 3000 individuos en períodos prehispánicos. Esto, según el autor, equivale a 4 individuos por cada 100 km², una densidad característica en grupos cazadores recolectores de estepa. Por otro lado, Hernández (1992) reporta alrededor de 10000 habitantes en Patagonia en el siglo XVII; y Steward (en Hernández 1992) estima una densidad de 2,5 habitantes por cada 100 km² para Pampa y Patagonia. La declinación de la población aónikenk se ve reflejada en observaciones que comprenden alrededor de 600 individuos en 1880, 400 en 1900 y 200 en 1925 (Martinic 1995). Los censos fiables se producen ya comenzado el siglo XX, en las reservas de las provincias de Santa Cruz y Chubut y reflejan el proceso de extinción (y mestizaje) del grupo.

Al igual que en otras sociedades cazadoras recolectoras, la natalidad era regulada por períodos de lactancia prolongados y abstinencia sexual post-parto (a modo de tabú). El número de hijos fluctuaba entre 5 y 6 disminuyendo considerablemente a fines del siglo XVIII (Martinic 1995). La distribución del trabajo seguía el mismo patrón que en la mayoría de las sociedades cazadoras recolectoras, y reservaba a los hombres la responsabilidad sobre las actividades cinegéticas, elaboración de armas y utensilios, y la participación en guerras (casi inexistentes en este grupo). Por otro lado, las mujeres se responsabilizaban de la crianza de los hijos, la alimentación de la familia, el cuidado del fuego, el suministro de leña y agua, el tratamiento de los cueros, la costura y decoración, y el armado y desarmado de los toldos (vivienda portátil realizada con palos y pieles de guanaco: figura 17), y el cuidado de los enfermos y entierro de los difuntos.

La organización social se centraba en una familia nuclear, o bien extensa cuando se incluían temporalmente los yernos. Estas familias formaban a su vez grupos locales. El parentesco o linaje debió originar una estructura interfamiliar en forma de clan o banda, que cumplía distintos objetivos de necesidad social (uso de los territorios de caza y recolección, apoyo frente a agresiones, etc.). Esta estructura interfami-



Figura 17: Toldo Tehuelche, realizado con palos y cueros de guanaco. Era transportado, armado y desarmado por las mujeres del grupo.

liar se expresaba físicamente en la conjunción de viviendas: la *toldería*. Probablemente desarrollaron un sistema de pertenencia territorial según clanes, similar a los *haruwen* de los selk'nam (ver más adelante). No parece haberse dado la institución del cacicazgo, pero tal vez existió un líder que actuaba en circunstancias especiales, como por ejemplo la elección del lugar de asentamiento, el levantamiento de la *toldería*, etc. Cooper (1946b) incluye la presencia del cacique en las bandas de *puelches*, en especial en circunstancias belicosas.

Un hecho de gran relevancia como factor de transculturación en el estilo de vida de los tehuelches fue la introducción del caballo, el ganado doméstico, los metales y otros recursos acumulables (Casamiquela 1990). Este fenómeno que separa los períodos "pedestre" y "ecuestre", equivalentes a los mismos complejos en Norteamérica, se registró primeramente en el norte de la Patagonia, durante el siglo XVII y tardíamente en la Patagonia sur, durante la segunda mitad del siglo XVIII (Casamiquela 1990).

En el período ecuestre la dieta se amplió ostensiblemente (incluyendo el alcohol), ya sea por contacto con las colonias de "blancos", por comercio con los aborígenes de Neuquén, o bien debido a la incorporación del caballo a la dieta. Paradójicamente, las grandes ventajas iniciales que supusieron estos nuevos elementos en la

cultura material y la economía de los tehuelches también produjeron un desacoplamiento del estilo de vida propio de las sociedades cazadoras recolectoras. Este desacoplamiento consistió en la desaparición de separaciones claras entre los grupos locales y la aparición de bienes acumulables, factor que generó la aparición de una jerarquía entre los individuos, con los consecuentes problemas de cohesión grupal, y favoreció los asentamientos alrededor de las colonias de europeos suspendiendo así los movimientos nómades. Esta compleja trama de cambios en el estilo de vida desencadenó una importante baja en la natalidad de los grupos y la consecuente extinción de los tehuelches.

4.2 SELK'NAM

“¿En dónde están los hombres fuertes, las mujeres de presencia gallarda y hermosa, la alegre juventud?... ¿Dónde las mozas que buscaban mariscos en la playa y los jóvenes que se adiestraban en el manejo del arco? ¿Dónde los cazadores y sus familias? ¿Percieron!... ¿Están anonadados!... Pero esta obra de desolación no la consumó ni la peste ni la guerra sino el roce con los blancos y la codicia de los civilizados.”

*Martín Gusinde
“Expedición a Tierra del Fuego”*

Reciben además la denominación de “*onas*”, dada por otro grupo fueguino, los *yámanas*, en cuya lengua este vocablo significaba probablemente “norte” (Cooper 1946c). Los selk'nam (figura 18) ocuparon los ambientes esteparios de la Isla Grande de Tierra del Fuego, sin llegar a explotar los ambientes montañosos del sur y el oeste de la isla (figura 15). Gusinde (1937, 1979) reconoce tres grupos dentro de los selk'nam: los del norte, habitantes de las llanuras al norte del Río Grande, los del sur, emplazados al pie de la cadena montañosa Andina, y finalmente los *haush* o *mané-kenk*, que habitaban la península Mitre. La economía selk'nam presenta un alto grado de similitud con la de los tehuelches, descrita anteriormente. El guanaco es igualmente importante, y en el caso de los fueguinos, las presas secundarias son casi inexistentes, y se limitan al coruro (*C. magellanicus*) y la avutarda (*Cloephaga sp.*). Los recursos vegetales también son menores que en el continente; ocasionalmente consumían algunos hongos del género *Cyttaria* o algunas bayas de calafate (*Berberis australis*). Probablemente hayan aprovechado ocasionalmente los recursos costeros (mariscos, moluscos, pinnípedos, cetáceos varados, etc.). Al igual que en los tehuelches, el uso intensivo del guanaco configura fuertemente aspectos como la alimentación, la vestimenta y la cultura material de los selk'nam.

En una monografía titulada “Los Selk'nam: una sociedad satisfecha”, Prieto (1984b) recopila y analiza, a partir de un minucioso estudio de fuentes etnográficas, aspectos de la vida social, la economía y la cosmovisión de los selk'nam. La vida social de los selk'nam estaba regida por normas morales que eran respetadas estrictamente. El respeto por los mayores, la cuidadosa educación de los hijos, la institución matrimonial, la convivencia social, la relación con el medio ambiente, el uso de las pinturas faciales y corporales respondían a una regulación tradicional transmitida

de padres a hijos o en ceremonias especiales de iniciación: el *hain* y el *klóketem* (Chapman 1982, Martinic 1982). Sus ideas religiosas eran simples, reconociendo en *Timáukel* al creador de todo lo viviente, el regulador de los hechos de los hombres y de los fenómenos naturales y el señor de la vida y la muerte (Chapman 1982).

A diferencia de lo ocurrido con los tehuelches, los selk'nam han sido estudiados con mayor detalle en sus aspectos demográficos. Esto se debe principalmente a las observaciones minuciosas de algunos exploradores, a los registros de nacimientos y defunciones llevados por las Misiones Salesianas de Tierra del Fuego y a la aplicación de teoría y modelos biológicos modernos a esta información (García-Moro 1992, García-Moro et al. 1997). Martín Gusinde, explorador austriaco que constituye un hito en la historia de la investigación antropológica en Tierra del Fuego, estimó la población de selk'nams en 3500 a 4000 individuos en el momento del contacto (Gusinde 1937). El padre Fagnano fue el misionero encargado de organizar y fundar dos Misiones Salesianas en la Tierra del Fuego, una en la isla Dawson y otra en Río Grande. La utilización de registros de bautismos y defunciones permitió estimar con suficiente precisión la fluctuación de los parámetros demográficos de los



Figura 18: El selk'nam Inxiol y su familia. Obsérvense los arcos y la preponderancia de los cueros de guanaco en la vestimenta. Foto tomada por Gusinde (1937).

selk'nam en su fase final (García-Moro 1992). Mediante esta información y la aplicación de modelos ecológicos específicos para cazadores recolectores, García-Moro (1992) y colaboradores (García-Moro et al. 1997) estimaron la densidad óptima de los selk'nam y reconstruyeron su proceso de extinción. En estos trabajos se obtuvo una estimación de 1500 individuos para los selk'nam en el momento del contacto, lo que implica una densidad poblacional de 0,04 individuos por km² (García Moro et al. 1997). Esta baja densidad poblacional fue una adaptación esencial al duro ambiente de la Tierra del Fuego. Paralelamente, y sumada al violento cambio de estilo de vida que acarreó el agrupamiento en torno a las misiones, esta baja densidad poblacional significó el rápido y violento descenso, y posterior extinción, de los selk'nam (García-Moro 1992).

Antes de la llegada del europeo, la Isla Grande de Tierra del Fuego estaba dividida en una serie de territorios llamados *haruwen* (figura 19) en cada uno de los cuales un grupo familiar selk'nam ejercía la caza y la recolección (García-Moro 1992). Los *haruwen* variaban en cuanto a su extensión y cantidad de recursos (e.g. los que contaban con salida al mar solían ser más pequeños, dado que contaban con recursos adicionales). Esta disposición de los pobladores en relación con los territorios no era fija e inamovible, por el contrario, distintos grupos podían asociarse o compartir sus territorios bajo determinadas circunstancias (García-Moro 1992). Si bien los primeros contactos con el europeo fueron de carácter pacífico, la llegada de buscadores de oro en 1881 y el establecimiento de estancias a partir de 1885 originaron violentos enfrentamientos y en algunos casos el exterminio total (García-Moro 1992). En estos mismos años se establecen las Misiones Salesianas, que al reunir individuos en un entorno extraño y reducido, terminan de configurar un panorama en el cual la vida nómada y cazadora recolectora ya no es posible. A esto debe sumarse la fuerte presión que ejercieron las enfermedades infecciosas sobre las misiones (García-Moro et al. 1997). Se desencadena así la rápida y brusca extinción de los selk'nam.



Figura 19: Mapa de la Isla Grande de Tierra del Fuego mostrando la división del territorio en unidades llamadas *haruwen*, áreas de caza utilizadas por un grupo familiar. Tomado de Gusinde, 1937.

4.3 ALACALUFES

*“Las olas del destino,
 A esta playa te trajeron
 La madera está partida
 Ahora es tiempo de tallar
 Navegante, tu canoa
 A navegar el abismo
 A navegar el silencio
 A navegar tempestades
 Con la proa en el norte, y la cruz en el sur”*

*Skay Beilinson
 “Astrolabio, El mar de los Sargazos”*

Llamados también *alagaluf*, *halakwulup*, *alucäluf*, *alookooloop*, *qawasqar* o *kaweskar*, habitaron los archipiélagos de la costa chilena, desde la desembocadura del canal Messier en el golfo de Penas al norte, hasta la península Brecknock en el sur (figura 15) (Gusinde 1937). Joseph Emperaire (1963) resalta la importancia de la distribución de los alacalufes en el margen oriental del archipiélago chileno, donde los paisajes marinos se internan profundamente en el continente al norte del estrecho de Magallanes, en la vertiente oriental de la cordillera (el golfo de Última Esperanza y los mares de Skyring y Otway). De acuerdo a este autor, los grupos alacalufes frecuentaron en esta región tanto la zona montañosa de los archipiélagos como los espacios que ya configuran la meseta patagónica (Emperaire 1963).

Su economía se basó pura y exclusivamente en la caza y recolección marítimas. Su medio de transporte original fue la canoa (figura 20), construida con tres trozos de corteza antes del contacto con el europeo, y con un tronco ahuecado luego del mismo. La canoa era, sin duda alguna, el bien patrimonial más importante de la familia (Gusinde 1937). La principal presa de este grupo fue el lobo marino (*Arctocephalus australis*) que era cazado bien mediante arpones, bien mediante acorralamiento y abatimiento con palos o rebenques. Al igual que el guanaco en los cazadores recolectores de estepa, el lobo marino era utilizado en su totalidad, tanto en la alimentación, como materia prima para herramientas e instrumentos. La ubicación de las “loberías” era perfectamente conocida por los cazadores alacalufes. Bird (1946a) también describe la utilización de redes en la caza de esta especie. Secundariamente cazaban también nutrias y coipos. Estas presas eran acorraladas con la ayuda de perros domésticos y posteriormente sacrificadas mediante golpes de remo o arpones

(Emperaire 1963). Algunas aves marinas como el pingüino (*Spheniscus sp.*), el cormorán (*Phalacrocorax sp.*), la avutarda o caiquén (*Cloephaga picta*), y el pato vapor (*Tachyeres pteneres*), también han sido consumidas por los alacalufes.

El siguiente ítem en cuanto a importancia en la dieta está constituido por los mariscos, principalmente la cholgas y los choros, recolectados preponderantemente por las mujeres (Emperaire 1963). Los varamientos de cetáceos proporcionaron una eventual variación en la dieta, y tanto la pesca como la ingesta de vegetales han sido muy reducidas.

A diferencia de otros grupos patagónicos, la existencia de un ser superior bueno no tiene prácticamente lugar en la vida religiosa de los alacalufes. La existencia, por el contrario, está centrada en la presencia de un genio perverso y poderoso, antropomorfizado en las representaciones que de él se hacen (Emperaire 1963). Este dios, *Ayayema*, es el perseguidor obstinado de cada uno de los individuos, y posee un enorme arbitrio sobre los elementos naturales, en particular el terrible viento del noroeste, que tumba la canoa (Emperaire 1963).

Gusinde (1937) infiere un tamaño de 5000 individuos para épocas prehistóricas. Sin embargo, no hay estimaciones de tamaño poblacional fiables anteriores al año 1900. A partir de esta fecha, Cooper (en Bird 1946a) estima en 200 a 400 el número de alacalufes. Emperaire (1963) estima el tamaño de la población en un centenar de individuos en el año 1946, número que desciende a 61 en 1953.

El patrón de subsistencia de los alacalufes estaba basado en pequeñas unidades familiares, que migraban continuamente con el fin de permitir la recuperación numérica de los recursos faunísticos. No se han registrado comunidades establecidas, ni clanes, ni liderazgo alguno (Bird 1946a). Las familias podían reunirse en determinadas ocasiones, movidas por el descubrimiento de algún cetáceo varado o por la celebración de iniciación en la pubertad o la ceremonia secreta de los hombres (Gusinde 1937). Las migraciones estacionales parecen haber estado más laxamente establecidas que en otros grupos patagónicos, y el rango de acción de una familia alacaluf no parece haber tenido límites estrictos.

Al igual que con las restantes etnias patagónicas, el colapso demográfico de este grupo se desencadena a partir del contacto con la civilización europea. En el caso del archipiélago chileno, los factores más importantes en la transculturación fueron los

contactos con los barcos, los puestos militares, el Faro de San Pedro (al norte de Puerto Edén, Isla Wellington) y la actividad lobera desarrollada por cazadores chilotos (la mayoría de las veces soliviantada por la explotación de cazadores alacalufes).

Unas decenas de alacalufes viven actualmente en Puerto Edén (Isla Wellington) y en Punta Arenas.



Figura 20: Familia alacaluf en canoa.

4.4 YÁMANAS

Conocidos también como *yaghanes*, este grupo ocupó la costa sur de la Isla Grande de Tierra del Fuego denominada por algunos como “Archipiélago del Cabo de Hornos”. Puede encerrarse su territorio en un triángulo delimitado por la bahía Sloggett, en la punta sudeste de la Isla Grande de Tierra del Fuego, las estribaciones occidentales de la península de Brecknock y el peñasco del Cabo de Hornos, incluyendo la costa norte del canal del Beagle (Gusinde 1937) (figura 15). Sin embargo, sus incursiones parecen haberse extendido hacia el Norte hasta la Isla Elizabeth en el Estrecho de Magallanes (Cooper 1946d, Orquera y Piana, 1999).

Tanto la alimentación, como los patrones de subsistencia y estrategias adaptativas son idénticas a las de los alacalufes: se trata de cazadores recolectores marinos, especializados principalmente en la caza de lobos marinos y la recolección de moluscos. Probablemente esta última actividad tenga mayor importancia que en el grupo alacaluf, y a diferencia de éste, las especies capturadas son principalmente los mejillones *Mytilus edulis* y *M. chilensis* (Orquera y Piana, 1999).

La compleja vida espiritual de los yámanas estaba centrada en el chamanismo y las ceremonias de iniciación (*kina* y *ciexaus*). Estos ritos iniciáticos colectivos estaban orientados a instalar una visión adulta del mundo en los adolescentes de ambos sexos (Orquera y Piana 1999). La inclusión de las mujeres (en contraste con las ceremonias de iniciación puramente masculinas de los selk'nam) suele atribuirse al mayor estatus social e importancia económica de la mujer yámana (figura 21). Cuando los recursos eran abundantes, estas ceremonias podían prolongarse durante meses (Vidal 1999).

Gusinde (1979), midiendo las costas navegables, calculó en 450 canoas el número de embarcaciones que podía desplazarse con facilidad en busca de alimentos, y asignando una tripulación de seis personas por canoa, estimó en unos 3000 la población primitiva yámana. En 1870 el número total de yámanas alcanzaba la cifra de 2500 (Pessagno Espora 1971). Cooper (1946d) presenta la siguiente evolución en el tamaño poblacional de los yámanas: 2500 a 3000 para mediados del siglo XIX, 1000 en 1884, 400 en 1886, 200 en 1889, 130 en 1902, menos de 100 en 1903 y 40 en 1933.

Luego de su fundación en 1850 en la isla Picton, la Misión Anglicana encargada de evangelizar a los fueguinos se instaló definitivamente en Ushuaia, bajo la dirección del pastor Thomas Bridges (Bridges 1978). Numerosos yámanas se instalaron en esta misión y sucumbieron violentamente a la epidemia de rubéola que se produjo en el año 1885: más de la mitad de los 949 registrados en la Misión desaparecieron (Emperaire 1963). Emperaire habla de 27 individuos supervivientes en el año 1963 en la reserva chilena de Mejillones, en la costa norte de la Isla Navarino (Emperaire 1963). Salvo por un reducido número de ancianas y sus descendientes (es altamente probable que estos individuos sean mestizos) residentes en el barrio de Ukika de Puerto Williams, tanto el modo de vida yámana, como su población están prácticamente extinguidos en la actualidad.



Figura 21: Grupo de niñas y jóvenes yámanas, fotografiadas en la Isla Hoste, entre 1882 y 1883.

4.5 ARAUCANOS

*Me falta el aire pampa y el olor
De los ranqueles campamentos
El cobre oscuro de la piel de mi señor
En ese imperio de gramilla
Cuero y sol.*

*Usted se asombra capitán
Que me quiera volver
Un alarido de malón
Me reclama la piel.*

*Yo me hice india y ahora estoy
Mas cautiva que ayer
Quiero quedarme en el dolor
De mi gente ranquel.*

*"Dorotea la cautiva"
Ariel Ramírez, Félix Luna*

El nombre proviene de Alonso de Ercilla, autor del famoso poema "La Araucana", quien en 1569 se refería así cuando citaba a los habitantes de la región de Arauco (Zapater 1978). Pese a que esta denominación es una invención fonética, su uso se ha extendido notablemente en la literatura científica y divulgativa y por esta razón será utilizada en el presente estudio.

Los araucanos (figura 22) ocuparon el área comprendida entre el Río Choapa y el archipiélago de Chiloé y hablaban la lengua araucana. Usualmente se divide a los pueblos de lengua araucana en tres grandes grupos: los *picunches*, en el centro de Chile; los *mapuches* (figura 15), localizados entre los ríos Itata y Toltén; y los *huilliches*, que habrían alcanzado la mitad septentrional de la isla de Chiloé. Los araucanos comienzan a introducirse en Neuquén desde Chile hace unos 1000 años (Mena 1997). De forma masiva, sin embargo, lo hacen más tardíamente, en los siglos XVIII y XIX, debido tanto a la persecución ejercida por los españoles, como a la atracción de los caballos y vacas salvajes existentes en la época de la colonización en el territorio que actualmente ocupa la provincia de Neuquén, extendiéndose más tarde hasta las provincias de Río Negro y La Pampa. De esta manera influenciaron fuertemente (se habla de "araucanización") a los grupos que ocupaban esa región, como los *pehuenches* y los *manzaneros*. Los araucanos llamaron a su lengua *mapudungun* o *mapudungu*, palabra compuesta por los vocablos *mapu* (tierra) y *dungun* (lengua). A diferencia de los grupos anteriormente descritos, los araucanos desarrollaron una eco-



Figura 22: Mujer mapuche luciendo la platería y el atuendo típicos del grupo.

nomía agroalfarera sustancialmente distinta a la cazadora recolectora observada en los restantes grupos de la Patagonia. Las cartas y relaciones de los primeros conquistadores y exploradores, como Pedro de Valdivia, González de Najera y Góngora Marmolejo de Bibar refieren la existencia de un pueblo muy numeroso que ocupaba las riberas y desembocaduras de los ríos, litoral marino, islas y lagos precordilleranos, al sur del río Itata (Aldunate 1989). Estas mismas crónicas dan cuenta del cultivo de maíz, porotos y quínoa (Zapater 1978). Las prácticas agrícolas posiblemente se redujeron a una rudimentaria horticultura

de tala y roza (Dillehay 1976). Ésta estuvo seguramente condicionada por las condiciones climáticas, lo que lleva a suponer que la patata tuvo un papel importante, así como las distintas variedades de judías, la teca (gramínea utilizada para hacer harina), la calabaza, el zapallo y el ají. La recolección de la variada y rica gama de recursos que ofrecían el litoral marino, el bosque de *Nothofagus*, y el pehuén (piñones de *Araucaria araucana*) ocuparon un lugar primordial en la dieta de los araucanos (Aldunate 1989). Las manifestaciones cerámicas y de platería son ricas y abundantes, y reflejan este estilo de vida recolector y alfarero.

Las agrupaciones se formaban sobre la base de familias extendidas, unidas por vínculos de parentesco patrilineales, con un patrón de asentamientos disperso y bastante móvil (Aldunate 1989). Por encima de estas agrupaciones, podía identificarse una unidad étnica y cultural basada en los vínculos originados por los matrimonios exógamos, los lazos afectivos, la lealtad y cooperación con las familias de las mujeres

ligadas al linaje paterno, la pertenencia a linajes más amplios que remontaban sus orígenes a ancestros míticos, las celebraciones religiosas y las actividades lúdicas y guerreras (Aldunate 1989).

La estructura social de los grupos no estaba jerarquizada y se basaba más en las características personales del líder que en factores genealógicos u otros más institucionalizados (Aldunate 1989). Un líder guerrero o *toki* podía surgir en épocas de belicismo, generando un grado de cohesión entre varios grupos, sin embargo su poder se limitaba a la duración del conflicto. Una posición de mayor estatus social era ostentada por el chaman o *machi*, quien era el responsable de la explicación del universo, la reafirmación de la identidad y los valores cosmogónicos del grupo. Su figura también era (y es) clave en la celebración religiosa del *Nguillatún*. En el *Nguillatún* se dirigen plegarias a "*Nguenechén*", el señor de los indios, "dueño de la gente". En su desarrollo realizan varios ritos entre los que sobresale la danza llamada *Loncomeo*, una de cuyas figuras era el *Choique Purrún*, en la que los bailarines imitan los movimientos del ñandú o choique.

Los araucanos, han resistido saludablemente al contacto con el europeo, en comparación con sus vecinos cazadores-recolectores, y hoy es improbable cualquier posibilidad de extinción cultural o biológica. La expropiación de tierras por parte de los estados argentino y chileno representa una grave afrenta para las poblaciones araucanas de Patagonia, y el reconocimiento de sus derechos debe ser materia de primer orden en la agenda gubernamental. No obstante el problema de la tierra, tanto el arte, como la lengua, y las costumbres y tradiciones son respetadas y cultivadas hoy en Argentina y Chile por un numeroso colectivo Araucano. Los cambios tecnológicos no parecen haber transculturado a este grupo dramáticamente, sino todo lo contrario. Prueba de ello es la proliferación de sitios "web" difundiendo la cultura araucana en Internet. Véanse por ejemplo: <http://www.soc.uu.se/mapuche/>; <http://mapuchesurbanos.tripod.com/indexe.htm>; http://liwen_temuko.tripod.com/liwen.html; <http://www.mapuchenation.org/>; <http://www.surdelsur.com/somos/pob121.html>; <http://www.nodo50.org/kolektivoliwentur/>; <http://www.pueblosindigenas.net/>.

CAPÍTULO V

MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 LA MUESTRA

Al principio, el blanco le parece cortés y sumamente amable. A su llegada lo convida con ponche y le obsequia unas prendas. El Tehuelche Sam Slick, hijo del cacique Biguá y bautizado así por los ingleses, le cuenta todo cuanto quiere saber sobre su familia y las costumbres de su pueblo. Cuando la relación se hace más fluida, una tarde deja que le tome una fotografía. A lo que jamás accederá es a que el huinca le mida el cuerpo, y mucho menos, el tamaño de su cabeza.

*“Francisco P. Moreno”
Félix Luna*

Se estudiaron 659 cráneos pertenecientes a las colecciones de doce museos e instituciones científicas de Argentina, Chile, Francia, Italia, México y Suiza. En la tabla 1 se presentan los museos y las características principales de las colecciones estudiadas en cada uno de ellos.

Los caracteres estudiados pueden clasificarse en tres grupos distintos: variables de Howells y Martin (VH, Howells 1973, Martin y Saller 1957), componentes funcionales del cráneo (CF, Pucciarelli et al. 1990) y rasgos epigenéticos (EPI, Berry y Berry 1967, Hauser y De Stefano 1989). Las variables de Howells y los componentes funcionales fueron registrados en un total de 580 individuos, mientras que los rasgos epigenéticos se analizaron en la totalidad de la muestra (tabla 2 y figura 23). Las particularidades de estos caracteres se desarrollan en la siguiente sección y en el Anexo I. Además de la utilización de la información tomada sobre la muestra en cuestión, parte del análisis comparativo se extiende a datos (variables de Howells) publicados o cedidos por otros autores (tabla 3). Las series fueron utilizadas diferencialmente, de acuerdo al análisis en cuestión y al diseño experimental, planteado más adelante. En líneas generales, se incluyeron cráneos cuyo estado de conservación permitiera el registro de al menos el 70 % de las variables. En términos prácticos, los cráneos cuyos huesos de la cara o temporales estuviesen ausentes fueron descartados de la selección dada la concentración de puntos craneométricos y otros rasgos de importancia en estos huesos. Por el contrario, los cráneos sin mandíbula fueron incluidos, dado que este hueso por lo general está ausente en la mayoría de las colecciones. Debido a que la mandíbula estuvo ausente en casi la mitad de la muestra, los análisis se referirán en lo subsiguiente a variables exclusivamente craneanas, salvo que se indique lo contrario. En cada cráneo se estimó el sexo y la edad de acuerdo a

los procedimientos propuestos por Buikstra y Ubelaker (1994). Para el sexo, los parámetros morfoscópicos considerados fueron el desarrollo de la región glabular, orbitaria y mastoidea (Buikstra y Ubelaker, 1994).

Tabla 1: Listado de los Museos e Instituciones visitados y de las colecciones estudiadas.

Museo/Institución	Ubicación	n	Origen Geográfico de las muestras
Museo Etnográfico Juan Bautista Ambrossetti (Universidad de Buenos Aires, Facultad de Filosofía y Letras)	Buenos Aires, Argentina	174	Jujuy, Mendoza, San Juan, San Luis, Río Negro, Chubut, Santa Cruz y Tierra del Fuego
Museo de La Plata (Universidad Nacional de la Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo)	La Plata, Argentina	119	Delta del Paraná, Buenos Aires, Neuquén, Río Negro, Chubut, y Tierra del Fuego
Musée de l'Homme (Museum Nationale d'Histoire Naturelle)	París, Francia	127	Calama (Norte de Chile), Río Negro, Chubut Santa Cruz y Tierra del Fuego
Escuela Nacional de Antropología e Historia (Instituto Nacional de Antropología e Historia)	México D.F., México	106	Altiplano Central de México
Instituto de la Patagonia, Universidad de Magallanes	Punta Arenas, Chile	33	Tierra del Fuego, sur de Patagonia
Centro Nacional Patagónico (CONICET)	Puerto Madryn, Argentina	32	Río Negro y Chubut
Museo Regional de Antropología e Historia (Instituto Nacional de Antropología e Historia)	La Paz, Baja California Sur, México	24	Baja California (México)
Museo de la Misión Salesiana "La Candelaria"	Río Grande, Argentina	14	Tierra del Fuego
Museo di Antropologia e Etnografia, Istituto di Antropologia (Università di Firenze)	Firenze, Italia	13	Tierra del Fuego
Museo Regional Maggiorino Borgate-llo	Punta Arenas, Chile	8	Tierra del Fuego
Museo Regional de Porvenir	Porvenir, Chile	6	Tierra del Fuego
Museum der Anthropologie (Universität Zurich-Irchel)	Zurich, Suiza	3	Tierra del Fuego
Total		659	

Tabla 2: Composición de la muestra en cuanto a origen geográfico, tipo de datos disponibles, sexo, edad y deformación artificial del cráneo. TFMA: Ambientes marinos del sur de Tierra del Fuego (Islas del Canal del Beagle y archipiélago chileno), TFTE: Ambientes terrestres de Tierra del Fuego (al norte de la Cordillera de los Andes), SSCR: Sur de la precordillera patagónica y Sur de Santa Cruz, LACH: Costa del Golfo San Jorge, y Lagos Musters y Colhué Huapi (Chubut), NECH: Noreste de Chubut, NERN: Noreste de Río Negro, LAJU: Laguna del Juncal, Río Negro, NPRE: Norte de la Precordillera Patagónica, RPAM: Región Pampeana, DPAR: Islas del Delta del Paraná, TLAT: Aztecas de Tlatelolco, Altiplano Central de México, SGAX: San Gregorio Atlapulco, Xochimilco, México, OLMO: Los Olmos, Altiplano Central de México, BCS: Baja California Sur, México, NOAR: Pukará de Tilcara (Jujuy, Norte de Argentina), NCHI: Calama (Norte de Chile), CUYO: Región Cuyana de Argentina. VH: Variables de Howells, CF: Componentes Funcionales, EPI: rasgos epigenéticos. M: masculinos, F: femeninos; ND: no deformado, PF: Deformado en el plano frontal, PL: Deformado en el plano lambdico u occipital, T: combinación de los dos anteriores. En *itálica*: poblaciones consideradas exclusivamente para el caso del poblamiento de Patagonia (ver más adelante, Diseño Experimental).

	Dato	Sexo		Deformación Artificial				Total
		F	M	ND	PL	T	PF	
<i>TFMA</i>	VH, CF, EPI	29	19	45	2	1	0	48
<i>TFTE</i>	VH, CF, EPI	22	31	44	4	4	1	53
<i>SSCR</i>	VH, CF, EPI	11	23	22	6	5	1	34
<i>LACH</i>	VH, CF, EPI	22	19	12	25	4	0	41
<i>NECH</i>	VH, CF, EPI	27	25	27	22	2	1	52
<i>NERN</i>	VH, CF, EPI	33	28	16	36	5	4	61
<i>LAJU</i>	VH, CF, EPI	19	19	21	2	13	2	38
<i>NPRE</i>	VH, CF, EPI	24	4	20	8	0	0	28
<i>RPAM</i>	VH, CF, EPI	24	22	23	23	0	0	46
<i>DPAR</i>	VH, CF, EPI	18	12	30	0	0	0	30
<i>TLAT</i>	VH, CF, EPI	20	29	39	10	0	0	49
<i>SGAX</i>	VH, CF, EPI	24	15	7	32	0	0	39
<i>OLMO</i>	VH, CF, EPI	10	8	8	10	0	0	18
<i>BCS</i>	VH, CF, EPI	12	12	24	0	0	0	24
<i>NOAR</i>	EPI	6	19	1	6	14	4	25
<i>NCHI</i>	EPI	22	22	7	25	10	2	44
<i>CUYO</i>	EPI	16	13	15	13	1	0	29
Totales		339	320	361	224	59	15	659



Figura 23: Muestras incluidas en este estudio. Las elipses sobre el mapa indican la dispersión geográfica aproximada de los individuos. Los códigos son iguales a los de la tabla 2. En sombreado azul se presentan las muestras sobre las cuales se registraron rasgos epigenéticos solamente; en sombreado naranja se describen las muestras sobre las cuales se observaron variables de Howells, componentes funcionales, y rasgos epigenéticos. En cursiva: poblaciones consideradas exclusivamente para el caso del poblamiento de Patagonia (ver más adelante, Diseño Experimental).

Tabla 3: Series adicionales, publicadas o cedidas por los autores, e incluidas en algunos niveles de análisis (exclusivamente variables de Howells).

Muestra		Origen Geográfico	Cronología	n	Referencia
Lagoa Santa	LAGO	Minas Gerais, Brasil	9000 AAP	44	Pucciarelli y Neves (com. pers.)
Norse	NORSE	Noruega	Medieval	110	Howells (1973)
Zalavar	ZALA	Hungría	Siglos IX-XI	98	Howells (1973)
Berg	BERG	Austria	Siglo XVIII	109	Howells (1973)
Egipto	EGYP	Egipto	600-200 AC	111	Howells (1973)
Teita	TEIT	Kenia	Siglo XIX	83	Howells (1973)
Dogon	DOGON	Mali	Siglo XVIII	99	Howells (1973)
Zulu	ZULU	Sudáfrica	Siglo XIX	101	Howells (1973)
Bosquimanos	BUSH	Sudáfrica	-	90	Howells (1973)
Australia	AUST	Australia	Siglo XIX	101	Howells (1973)
Tasmania	TASM	Tasmania	-	87	Howells (1973)
Tolai	TOLA	Melanesia	-	110	Howells (1973)
Mokapu	MOKA	Hawai, Polinesia	Siglos XV-XVIII	100	Howells (1973)
Buriat	BURI	Siberia	-	109	Howells (1973)
Esquimales	ESQUI	Groenlandia	c. Siglo XVIII	108	Howells (1973)
Perú	PERU	Perú	-	110	Howells (1973)
Andaman	ANDA	Islas Andaman	c. Siglo XVIII	70	Howells (1973)
Easter Island	EAST	Isla de Pascua, Polinesia	Años 1100-1800	86	Howells (1989)
Arikara	ARIK	U.S.A	Años 1600-1750	69	Howells (1973)
Ainu	AINU	Japón	aprox. Siglo XIX	86	Howells (1989)
Japón Norte	NJAP	Japón	Años 1868-1968	87	Howells (1989)
Japón Sur	SJAP	Japón	Años 1904-1968	91	Howells (1989)
Hainan	HAIN	China	a partir del 200 AC	83	Howells (1989)
An-yang	ANYA	Taiwán	Edad de Bronce	42	Howells (1989)
Atayal	ATAY	China	Año 1932	47	Howells (1989)
Filipinas	FILI	Filipinas	Siglo XX	50	Howells (1989)
Guam	GUAM	Polinesia	aprox. año 1100 DC	57	Howells (1989)
Moriari	MORI	Polinesia	-	108	Howells (1989)
Santa Cruz	SANT	California, U.S.A.	-	102	Howells (1989)
<i>Total</i>				2548	

En el caso de contar con la pelvis del individuo, la determinación del sexo se llevó a cabo tomando en cuenta principalmente la morfología de la escotadura ciática, el surco preauricular, la superficie auricular y la sínfisis púbica (Buikstra y Ubelaker 1994). Siguiendo estos criterios, el sexo del individuo fue consignado como masculino, femenino, masculino dudoso, femenino dudoso o indeterminado. Los individuos dudosos o indeterminados fueron reasignados a partir de Análisis Discriminante (ver más adelante).

Todos los especímenes considerados fueron adultos. Los individuos seniles o aquellos que presentaron altos niveles de pérdida dentaria *ante-mortem* y reabsorción alveolar fueron descartados. La distinción entre adolescentes y adultos estuvo basada en el grado de obliteración de las suturas craneanas y el desarrollo dentario. Cuando se tuvo acceso al esqueleto postcraneal del individuo, se observaron también el grado de desarrollo de la sínfisis púbica, la superficie auricular del coxal y la fusión de epífisis en los huesos largos de acuerdo a Buikstra y Ubelaker (1994).

Por otro lado, los cráneos fueron clasificados como deformados (D) o no deformados (ND). La deformación artificial craneana fue registrada de acuerdo a la terminología propuesta por Imbelloni (1933) y revisada por Munizaga (1987). En el caso de Patagonia continental, las deformaciones son prácticamente en su totalidad de tipo tabular, debido al uso difundido de cunas rígidas o semi-rígidas, no existiendo deformaciones de tipo anular o circular. Dentro de las deformaciones de tipo tabular, se consideraron las siguientes variedades: deformado en el plano lambdico u occipital (PL), deformado en el plano frontal (PF) y la combinación de ambas o deformados fronto-occipitales (T). También se registró la intensidad de la deformación, separando los cráneos deformados en leves (L), normales (N) y extremos (E). Dado que muchos clasificados como deformados leves son en realidad no deformados, la clasificación de estos individuos fue revisada mediante Análisis Discriminante, de manera análoga a lo realizado con los individuos de sexo dudoso.

La procedencia geográfica o etnográfica de los cráneos fue obtenida a través de los catálogos de los Museos. Es necesario remarcar algunas consideraciones de interés para el trabajo con este tipo de materiales, como el rotulado de los cráneos, el manejo de los catálogos, y la correcta ubicación geográfica de los individuos. Un manejo adecuado de estos detalles permite un aumento en el tamaño muestral y la

correcta asignación de las unidades muestrales. Por lo general los cráneos están rotulados y numerados en uno de los parietales o en el frontal. En muchas ocasiones este rótulo se remonta a los tiempos en que se realizó el hallazgo, y muchas veces era escrito en el campo o en el sitio arqueológico por el responsable del trabajo. Salvo en colecciones formadas recientemente, éstas provienen de las grandes expediciones arqueológicas realizadas a comienzos del siglo XX. Esto implica que los números originales de catálogo han sido posteriormente cambiados con el fin de facilitar una nueva ubicación de los materiales del Museo. Sin embargo tanto los códigos originales como los nuevos son incluidos usualmente en los catálogos, permitiendo una doble identificación del cráneo. Es menester entonces, reconocer a los cráneos a partir de esta “doble entrada”.

Otro aspecto a tener en cuenta es la localización geográfica. En muchos casos se cuenta con una localización demasiado precisa, aunque inestable a lo largo del tiempo. Por citar un ejemplo, si solamente se cuenta con una ubicación del tipo “*Estancia Santa Elena, Patagonia*” es muy probable que no pueda determinarse exactamente la procedencia del resto, dado que es un nombre usado frecuentemente en toda la región y puede encontrarse en varios lugares y momentos históricos a la vez. En estos casos debe recurrirse a fuentes de información independientes, como el itinerario de la expedición que lo obtuvo. El caso contrario también es observable: cráneos con el rótulo “Patagonia Argentina” son útiles en un estudio a escalas geográficas continentales, mientras que en el caso de estudiar restos exclusivamente patagónicos se transforman en individuos indeterminados y de poco valor informativo.

Por último debe tenerse en cuenta que los mapas y planos antiguos pueden ser de gran utilidad al investigador, dado que la toponimia de la región es variable a lo largo de la historia: un paraje llamado “*Choiquimilahue*”, por ejemplo, es perfectamente localizable en mapas de mediados del siglo XIX pero inexistente en los actuales.

Todos estos factores han sido tenidos en cuenta a la hora de determinar con el menor sesgo posible el origen de los restos, no obstante, los cráneos cuya procedencia geográfica fue ambigua, inexistente o mal determinada, no han sido incluidos en el estudio.

CRONOLOGÍA DE LAS MUESTRAS

La asignación cronológica de los materiales descritos en la tabla 1 es inferida a partir de diversas fuentes. En algunos casos, la asignación es bastante precisa, en otros es solamente inferida. En líneas generales puede decirse con seguridad que la totalidad de las series corresponde al Holoceno tardío.

Para el caso de TFMA (canoeros de Tierra del Fuego y archipiélago chileno), TFTE (cazadores terrestres de Tierra del Fuego), SSCR (Sur y precordillera de Santa Cruz), NPRES (Norte de la Precordillera), LACH (Lagos del Chubut), NOA (Noroeste de Argentina), NCHI (Norte de Chile) y CUYO (Región cuyana de Argentina) la información es escasa y dispersa, ya que se trata de materiales recolectados por viajeros y exploradores de fines del siglo XIX y comienzos del XX, que no seguían el método arqueológico de excavación. Los relatos de sus expediciones llevan a pensar que las excavaciones eran realizadas en cementerios recientes y generalmente a partir de la información que obtenían de los indígenas. Es poco creíble pensar, entonces, que su labor de recolección se encuentre sesgada por restos del Holoceno Medio, dada la baja probabilidad de hallar estos restos, aún en la actualidad con las técnicas modernas de la arqueología.

Para el caso de las muestras del noreste patagónico, NECH, NERN y LAJU el planteo anterior tiene más lógica aún, porque las series son mayores y provienen de pocas expediciones. En muchos casos, la identidad de los individuos era conocida, y se cuenta con fotografías de los mismos en vida. Sumado a ello, debe tenerse en cuenta que una parte de las series de NECH y NERN provienen de excavaciones con métodos modernos, realizadas por la Dra. Gómez Otero del Centro Nacional Patagónico. El fechado radiocarbónico de estos materiales es siempre tardío, y ningún ejemplar supera los 4000 años de antigüedad.

En el caso de la serie pampeana (RPAM), la muestra proviene de tiempos históricos, ya que corresponde a esqueletos recolectados en el campo de batalla durante la Campaña del Desierto y para muchos ejemplares se conoce su identidad (Zeballos 1960).

Sobre la base del contexto arqueológico, la serie DPAR, correspondiente al Delta del Paraná y excavada por Luis María Torres (1911) fueron asociados a la "Cultura Entrerriana" o "Básica del Litoral" (Sardi 2002). La misma se caracteriza

por la presencia de alfarería, asentamientos monticulares cercanos a cursos de agua, y subsistencia basada en la caza y la pesca, con una antigüedad estimada en 2000 años. Dado el carácter asistemático de las excavaciones de Torres y la carencia de fechados radiocarbónicos, no debe descartarse la posibilidad de que esta colección incluya restos de diferentes momentos de ocupación.

Todas las series mexicanas presentan dataciones altamente fiables, en función de su complejo registro arqueológico y de su excavación sistemática. Tlatelolco (TLAT) corresponde al postclásico tardío (del 1200 al 1530 de nuestra era) de la Ciudad de México-Tenochtitlán, mientras que San Gregorio Atlapulco (SGAX) y Los Olmos (OLMO) son contemporáneas a la primera ocupación española (alrededor del año 1521). En cuanto a la serie de Baja California Sur (BCS), los cráneos pertenecen a horizontes del Holoceno Tardío, fueron recuperados en excavaciones arqueológicas sistemáticas, y los materiales pueden ser asignados a la cultura etnográfica de “Las Palmas” (Rosales y Fujita 2000, Wiley 1966).

CRITERIO DE AGRUPACIÓN DE LAS MUESTRAS

En cuanto a la fragmentación de la muestra en grupos y sub-grupos, el criterio utilizado estuvo basado en dos factores fundamentales: la proximidad geográfica y el tamaño muestral. Así pues, los grupos se formaron a partir de un *número mínimo de individuos separados por la menor distancia posible*. El número mínimo de individuos no surge de una estimación arbitraria, sino que se obtiene a partir del cálculo del tamaño muestral requerido para una prueba estadística. Este cálculo permite estimar cuál debe ser el tamaño de la muestra para poder demostrar que una verdadera diferencia δ es significativa al nivel de significación α con una probabilidad P , de que la significación, si existe, sea hallada (Sokal y Rohlf 1995). Sobre la base de una estimación global de la varianza en las variables de Howells, esta solución iterativa produjo un valor de unos 15 cráneos por grupo. La proximidad geográfica se entendió aquí a partir del concepto de “vecino más cercano” (*nearest neighbor*) de acuerdo a Sokal y Oden (1978a, b). Así, A es el vecino más cercano de B si ninguna otra muestra se sitúa en o dentro del círculo cuyo diámetro es la recta AB. A y B están conectados cuando $d_{AB}^2 < d_{AC}^2 + d_{BC}^2$, donde d_{AB}^2 es la distancia al cuadrado entre A y B, y C es

una tercera localidad. Así, los cráneos fueron agrupados siguiendo el método del “vecino más cercano” hasta alcanzar un número igual o mayor a 15. En rigor, este procedimiento fue necesario solamente para configurar los grupos del centro de la Patagonia, que están menos representados en las colecciones de los museos; las muestras restantes provinieron de una localidad puntual y contaron con numerosos individuos. En el caso particular de las muestras del extremo sur de la Patagonia continental, la proximidad geográfica se tuvo en cuenta exclusivamente con otros grupos continentales, sin considerar a los grupos de Tierra del Fuego, para no provocar agrupaciones ilusorias con los individuos de la Tierra del Fuego, separados por una breve distancia geográfica, pero también por el Estrecho de Magallanes, que funcionó como una barrera real al menos durante 8000 años (ver sección 3.5). Esta manera de fragmentar la muestra es preferible a una agrupación basada en la etnia del individuo, que es conocida en muchos casos pero que responde a una clasificación cultural válida sólo para épocas históricas. En la tabla 2 se vuelca la composición de la muestra en cuanto a los factores sexo, deformación artificial y origen geográfico de los cráneos, mientras que en la figura 23 se presenta el origen y la dispersión geográfica de las muestras.

5.2 CARACTERES DEL CRÁNEO UTILIZADOS COMO MARCADORES

La variación observada en el cráneo humano fue estimada a partir del estudio de tres tipos o categorías de caracteres distintos: las variables de Howells y Martin (VH; Howells 1973, Martin y Saller 1957), los componentes funcionales del cráneo (CF, Pucciarelli et al. 1990), y los rasgos epigenéticos o no métricos (EPI, Berry y Berry 1967, Hauser y De Stefano 1989). En el caso de los dos primeros tipos de caracteres se trata de variables continuas, que derivan en estimaciones de tamaño y forma tomadas sobre uno o más huesos del cráneo. Los rasgos epigenéticos, por el contrario son discretos y pueden evaluarse como “todo o nada” o “presencia-ausencia” o bien como caracteres multi-estado, reflejando distintos grados de expresión de determinada estructura.

A continuación se describirán brevemente estos caracteres.

VARIABLES DE HOWELLS

Las variables de Howells fueron descritas originalmente por William W. Howells en el año 1973 en su trabajo “Cranial Variation in Man”. En este trabajo, Howells implementó un diseño experimental muy sólido, basado en la utilización del análisis multivariante (principalmente Análisis Discriminante y Análisis Factorial) sobre 17 poblaciones cuidadosamente definidas, con el fin de representar la variabilidad en ambos sexos y en cinco grandes áreas geográficas: Europa, África, Asia, Oceanía y América. En el año 1989, el mismo autor incrementó su muestra con 11 poblaciones del lejano Oriente y de los archipiélagos del Pacífico y llevó a cabo nuevos análisis, esta vez orientados a discutir el origen del hombre moderno y los mecanismos de dispersión sobre el globo (Howells 1989). Las variables utilizadas, tanto en el trabajo de 1973 como en el de 1989 surgen de la modificación de algunas de las variables clásicas compendiadas por Rudolf Martin en su *Lehrbuch der Anthropologie* (Martin y Saller 1957) o bien nuevas medidas introducidas por el propio Howells. En cualquier caso, este autor dio preferencia a un conjunto de variables que reuniesen las condiciones de “relevancia” (en cuanto a su utilidad en análisis multivariante), “cobertura” (de la mayor cantidad de aspectos posibles de la forma

del cráneo), “redefinición de puntos craneométricos” (con el fin de permitir el cómputo de ángulos) y “simplificación de la referencia” (para evitar el uso de puntos virtuales de difícil determinación).

El éxito del trabajo de Howells radica precisamente en la meticulosidad de su diseño experimental, que garantiza la correcta representación de cada gran área geográfica, y el consecuente valor comparativo de la información obtenida. Es así como se desencadenan a partir de sus trabajos una gran cantidad de investigaciones que adoptan las variables de Howells incorporando nuevas muestras al panorama craneométrico mundial (Guglielmino-Matessi et al. 1979, Konigsberg y Blangero 1993, Relethford 1994, Relethford y Harpending 1994). En el presente estudio se han incluido las variables de Howells más utilizadas en la bibliografía. Algunas de estas variables coinciden plenamente con algunas variables originales de Martin, otras son definidas por Howells de manera diferente a como lo hace Martin (e.g. la altura nasal, la anchura bifrontomalar o la anchura cigomaxilar), y otras son variables de Martin no consideradas por Howells (e.g. anchura frontal mínima). En el Anexo I se enumeran las variables consideradas y se describe su localización anatómica, así como la codificación dada por Howells (1973) y Martin y Saller (1957). En lo subsiguiente, y por razones de simplificación, estas variables serán referidas como Variables de Howells, howellianas, o VH.

COMPONENTES FUNCIONALES DEL CRÁNEO

Otro grupo de variables utilizado en el estudio de la variación craneométrica es el de los denominados componentes funcionales. Los componentes funcionales, al contrario de lo ocurrido con las dimensiones de Howells, no han sido explotados con la misma intensidad. Sin embargo, la variación del cráneo puede ser explicada en función de la Teoría de la Craneología Funcional (Klaauw 1948, Moss y Young 1960, Pucciarelli et al. 1990). El principal aporte de la teoría funcional del cráneo es la estructuración craneofacial basada en la idea de componentes óseos que varían con relativa independencia de su ubicación topográfica en el cráneo y de su proximidad espacial con otros componentes (Pucciarelli et al. 1990). Desde este punto de vista, el cráneo no es abordado como un simple biosólido sobre el cual se toman medidas,

sino como un complejo de componentes óseos relativa pero crecientemente estructurados: los huesos individuales pueden pertenecer a diferentes componentes y, contrariamente, diferentes huesos pueden conformar un componente funcional (Pucciarelli et al. 1990). El concepto clásico de unidad ósea es reemplazado por el de unidad esquelética, que es la “evidencia dura” de la variación en la matriz funcional; conjuntamente conforman un componente craneal funcional (Moss 1973, Pucciarelli et al. 1990). De esta manera, la “discretización” del cráneo en unidades funcionales permite la investigación de la evolución de los tejidos blandos relacionados, aún cuando éstos no estén presentes. La idea que sostiene este enfoque radica en que cada componente funcional se desarrolla y varía no sólo en relación alométrica con la variación del cráneo en su conjunto sino en relación con las cavidades (respiratoria, bucofaríngea, etc.) y tejidos blandos (cerebro, cerebelo, globos oculares, etc.) a los que dan protección y sostén (Pucciarelli et al. 1990). Esta filosofía de aproximación al cráneo está en contraposición a las variables howellianas, donde una variable cualquiera atraviesa regiones con diferente función y con diferentes ecuaciones de crecimiento. Por ejemplo, la longitud nasion-opistocráneo (NOL) comienza su trayecto en el punto nasion, unión del frontal con los huesos nasales, atraviesa la tabla externa, el diploe, en algunos casos una fracción inferior de seno frontal o la parte superior de la cavidad orbitaria, la tabla interna, el encéfalo anterior vinculado principalmente con los lóbulos frontales del cerebro, el encéfalo medio, relacionado con el bulbo raquídeo, el encéfalo posterior en el cual tiene preponderancia el cerebelo, nuevamente la tabla interna, el diploe, y la tabla externa, en un punto coincidente con la cresta nugal. En resumen, el significado biológico de esta, y otras dimensiones, es difícil de interpretar desde el punto de vista funcional. ¿Cuál es la ventaja de la craneología funcional respecto de la craneología clásica? Básicamente conceptual. Si bien pueden alcanzarse resultados similares a los logrados con el uso de variables clásicas (Luis y Sardi 2000, Pucciarelli et al. 1999, Sardi 2002), estas últimas no establecen por lo general en qué consiste la biología de la variación; puesto que al abarcar regiones del cráneo más o menos amplias y con distinto contenido tisular y procedencia embriológica, hacen poco probable determinar las causas de la variación medida. Dada la posibilidad de seleccionar los componentes funcionales, en función del nivel de resolución con el cual se desea trabajar, es posible identificar la fuente de la

variación observada y por tanto, estimar cuales han sido los factores que la produjeron (Pucciarelli et al. 1990, Sardi 2002, González-José et al. 2003c).

La Teoría Craneofuncional proporciona un modelo teórico para resolver este problema a partir de la discretización del cráneo determinada por la función y las estructuras blandas.

Recientemente, Sardi (2002) aplicó la aproximación craneofuncional al problema del poblamiento Americano y Patagónico, aunque con una selección de muestras diferente a la aquí presentada.

La utilidad de estos caracteres ha sido demostrada principalmente en el campo de la antropología experimental (Dahinten y Pucciarelli 1986, Dahinten et al. 1988, Pucciarelli et al. 1990). Se trata básicamente de estudios realizados en ratones de laboratorio o primates no humanos sobre los cuales se evaluó la variación en los componentes funcionales del cráneo bajo los efectos de factores de estrés ambiental como la malnutrición proteico-calórica, la deformación artificial; y alteraciones en el crecimiento y la nutrición. Este campo de investigación, usualmente olvidado en los estudios de biología humana, ha permitido conocer el comportamiento de estos rasgos. Este comportamiento parece variar de acuerdo al nivel de discretización funcional de sus componentes: las “macromedidas”, como algunas variables de Howells, involucran a varios componentes que distorsionan la interpretación de los datos dada la adición de variación multifactorial. Es así como una importante fracción de variación ambiental se sumaría a la variación genética. Por el contrario, la medición de componentes funcionales tan pequeños como sea posible debería proporcionar algún grado de sustrato genético a los estudios craneológicos (Pucciarelli et al. 1990). En esta tesis se observarán los componentes funcionales craneofacial, frontal, nasal, masticatorio, alveolar, respiratorio, óptico y neurocraneanos anterior, medio y posterior. A partir de las alturas, longitudes y anchuras de estos componentes funcionales se derivan índices volumétricos (por simple cálculo de volumen) y morfométricos. Los índices volumétricos son estimadores del tamaño y forma (o anisotropía) de un componente funcional, y se expresan en unidades arbitrarias. Por otro lado, los índices morfométricos estiman, a partir de la relación entre el volumen estimado de un componente y el componente mayor que lo contiene, la forma (o isometría) de ese componente mayor, como producto de la proporción no lineal de crecimiento de

uno o más de los componentes que lo integran. Los CF fueron utilizados en la obtención de 10 índices indicadores de tamaño o volumétricos (IV) y 9 índices indicadores de forma o morfométricos (IM). Las variables y las ecuaciones utilizadas en la obtención de estos índices se presentan en el Anexo I.

RASGOS EPIGENÉTICOS

El último grupo de variables estudiados comprende los llamados rasgos epigenéticos (también denominados no métricos, discontinuos, discretos o cuasi continuos). Estos rasgos se definen como formaciones óseas que aparecen circunstancialmente en el cráneo y esqueleto postcraneano del hombre (Berry y Berry 1967, González-José 1998, González-José y Hernández 2003, González-José et al. 1999a, b, Hauser y De Stefano 1989, Ishida y Dodo 1993, 1997, Konigsberg 1990, Ossenberg 1976, 1977, 1994, Perizonius 1979) y otros vertebrados.

Más de 200 rasgos epigenéticos han sido descritos en humanos (Hauser y De Stefano 1989) y pueden clasificarse en cuatro tipos: *osículos* o huesos *wormianos* (pequeños huesos) en las suturas craneales (e.g. osículos o wormianos lambdoideos); *rasgos hipostósicos*, que incluyen aquellas formaciones en las cuales el desarrollo óseo es incompleto y representan la retención de un estadio previo (e.g. sutura metópica); *rasgos hiperostósicos* que reflejan un exceso en el crecimiento óseo de alguna estructura (e.g. puente pterigo alar) y por último *variaciones en forámenes* (e.g. forámenes infraorbitarios múltiples) (Buikstra y Ubelaker 1994). Existen sin embargo, otros caracteres cuya clasificación no resulta tan clara.

La gran mayoría de los rasgos descritos cumplen una función bien definida. Los canales, hendiduras y forámenes divididos y accesorios, por ejemplo, constituyen vías de paso de nervios y vasos sanguíneos; los tubérculos y espinas óseas permiten la sujeción e inserción de ligamentos y tendones; y los huesos suturales implican importantes áreas de crecimiento a lo largo de los márgenes óseos. Para otros rasgos, por ejemplo los *tori*, no se posee una explicación definitiva a su función.

En los albores de los estudios bioantropológicos, estas variantes fueron consideradas como simples anomalías (e.g. Blumenbach 1776, Testut 1889). Si bien la ocurrencia familiar de estos rasgos había sido tempranamente reportada es con el

trabajo de Grüneberg (1952) en ratones que se establece el valor potencial de las variantes discontinuas del cráneo para estudios genéticos. Su aplicación en poblaciones humanas tiene un claro inicio en el trabajo de Richard y Caroline Berry (Berry y Berry 1967) quienes obtuvieron datos sobre rasgos epigenéticos en varias poblaciones de distintas partes del globo. Posteriormente a este trabajo surgen numerosos enfoques acerca de la etiología y manejo estadístico de los rasgos epigenéticos (Green et al. 1979, Hauser y De Stefano 1989, Königsberg et al. 1993, Korey 1980, Ossenberg 1976, 1977, 1994, Perizonius 1979) así como de su variabilidad en las poblaciones humanas (Buikstra 1973, González-José 1998, González-José y Hernández 2003, González-José et al. 1999a, b, 2001c, Königsberg 1990).

El término “epigenético” es introducido por Berry y Berry (1967) con relación a estas “variantes menores del cráneo” (Hauser y De Stefano 1989). Anteriormente a esta fecha, numerosos trabajos sobre cruzamientos de cepas “puras” de ratones de laboratorio (ver una revisión en Grüneberg 1952) demostraron que cada variante está determinada por genes de efecto aditivo, y que un umbral en el desarrollo conduce a la manifestación de alternativas fenotípicas más que a un carácter distribuido de manera continua (figura 24) (Hauser y De Stefano 1989). El citado umbral puede variar de acuerdo a la presencia de genes modificadores o bien debido a presiones ambientales. Es así como el término “epigenético” (y su connotación de posible modificación durante la ontogenia) fue introducido para enfatizar el contraste con la expresión de los caracteres de herencia típica Mendeliana (Hauser y De Stefano 1989). En la presente investigación se consideraron 39 rasgos epigenéticos tomados de la recopilación realizada en “*Epigenetic Variants of the Human Skull*” por Hauser y De Stefano (1989). Con el fin de contar con un amplio listado de variables que permitan la comparación con otros estudios, se incluyeron en este trabajo 23 de las 30 variables originales del trabajo de Berry y Berry (1967), descritas además en Hauser y De Stefano (1989). Las variables fueron convertidas posteriormente a “valores hipostósicos” de acuerdo a la metodología propuesta por Manzi et al. (1996). El Anexo I resume y describe las variantes epigenéticas utilizadas, así como sus categorías y método de muestreo.

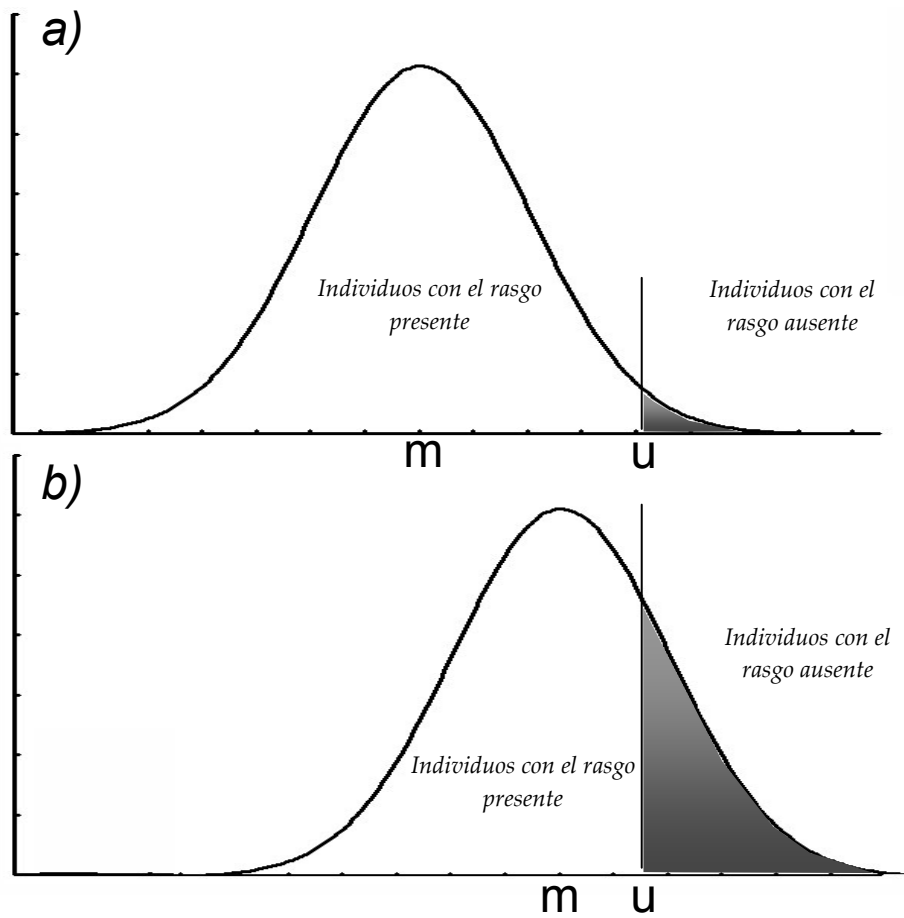


Figura 24: Dos poblaciones hipotéticas (a y b) con diferentes incidencias (áreas sombreadas) para un rasgo epigenético. El modelo de herencia para estos rasgos implica que el carácter tiene una continuidad subyacente sobre la cual un umbral (u) impone una discontinuidad en la expresión visible. Nótese que la varianza de la distribución y el valor umbral son los mismos para las poblaciones (a) y (b), pero la media (m) y la proporción de individuos con el rasgo presente difiere entre ambas.

5.3 DISEÑO EXPERIMENTAL

En la presente Tesis, el análisis de la información puede dividirse en tres bloques analíticos bien diferenciados, que conforman el Diseño Experimental de la investigación (figura 25):

- a) pruebas preliminares destinadas a la depuración de la muestra;
- b) análisis relacionados con la expresión de los marcadores morfológicos y su sustrato genético y ambiental (objetivos a-d);
- c) estudio de parámetros genético poblacionales ligados a la historia y la estructura de las poblaciones patagónicas y americanas (objetivos e-i).

Los pasos b) y c) dependen del paso a). Para este primer paso no habrá, como es de esperar, resultados a discutir, ya que se trata de pruebas preliminares necesarias para proseguir el estudio. Dado que estas técnicas son muy diversas y no están absolutamente consensuadas, es necesario presentarlas minuciosamente con el fin de una potencial replicación de los resultados.

Todos los análisis se realizarán con diferentes configuraciones de las muestras presentadas en las tablas 2 y 3, y en cada análisis se describirá como han sido utilizadas las muestras y las variables para tal fin. El primer bloque de análisis (5.4 “*Análisis Previos y Depuración de la muestra*”) consta de una secuencia lineal de pruebas: detección de valores aberrantes en la base de datos original, determinación de sexo en los casos dudosos mediante Análisis Discriminante, reemplazo de los valores perdidos, eliminación de la bilateralidad en los rasgos epigenéticos, codificación de las muestras, estandarizaciones, efectos del sexo y efectos de la deformación artificial. Los factores sexo y deformación artificial serán evaluados en este primer bloque, dado que la intención de este trabajo no es estudiar el dimorfismo sexual o los cambios morfológicos debidos a aspectos culturales, sino las relaciones entre caracteres y entre/dentro de las poblaciones. Al finalizar este bloque, la base de datos estará libre de datos aberrantes y del efecto de los factores sexo y deformación artificial, y constituirá el “*input*” de los siguientes dos bloques.

El segundo bloque (5.5 “*Los factores ambientales, la expresión de los rasgos morfológicos del cráneo y su integración*”) está destinado a explorar la expresión de los marcadores morfológicos, analizar la naturaleza de los efectos ambientales y la utilización de los

rasgos morfológicos en la Genética de Poblaciones. Este bloque, a su vez, puede entenderse como dos análisis independientes. En una primera parte, se estudiarán algunos aspectos metodológicos que permiten minimizar o maximizar la influencia de los factores ambientales a la hora de estimar las afinidades entre poblaciones humanas. En la segunda parte se discutirá la integración morfológica de las dimensiones y forma del cráneo en poblaciones humanas modernas (usando las series de la tabla 3) en relación a las matrices de varianza/covarianza, el desarrollo embrionario y aspectos funcionales del cráneo. Se discutirán también aquí la proporcionalidad entre la variabilidad molecular y la craneofacial, y la relación entre la variabilidad ambiental y las dimensiones del cráneo, discutiendo el concepto de “plasticidad”.

Finalmente, el tercer bloque (5.6 “*La variabilidad craneana y el poblamiento de Patagonia y América*”) está enfocado en el análisis de la variación morfológica en Patagonia y América. Este análisis se llevará a cabo sobre dos marcos geográficos diferentes: considerando exclusivamente las poblaciones patagónicas, esto es, un enfoque micro-regional teniendo en cuenta los tres tipos de marcadores relevados; y a continuación repitiendo las pruebas estadísticas sobre un conjunto de poblaciones a nivel continental. En algunas pruebas (aquellas que parten de VH) se utilizarán series asiáticas, australianas y americanas, mientras que en otros análisis de escala continental el conjunto de poblaciones será más reducido. Por otro lado, en algunas pruebas se incluirá muestras de Paleoamericanos, series craneales del Holoceno temprano de Minas Gerais, Brasil, de gran importancia en el panorama del poblamiento Americano. Como es de esperar, este análisis a escala continental no podrá ser realizado paralelamente sobre todas las poblaciones y a partir de todos los caracteres, dado que no se cuenta con una muestra consensuada en este aspecto. Las comparaciones serán diferentes de acuerdo al marcador utilizado. Así por ejemplo, cuando se utilicen las variables howellianas se podrá incluir a la serie de Paleoamericanos o a la serie de Perú de Howells, pero cuando se utilicen los componentes funcionales o los rasgos epigenéticos, estas muestras no podrán ser incluidas. Asimismo, las herramientas estadísticas implementadas para cada grupo de caracteres son diferentes. En esta tercera fase, las pruebas estadísticas se basarán en a) Análisis Relethford-Blangero (1990) para VH, c) Análisis Canónico (Manly 1994) y construcción de diagramas de

Diferencias Porcentuales Medias para CF, y d) cálculo de Distancias MMD (Sjøvold 1973) y Fst (Tyrell y Chamberlain 1998) para EPI.

Algunos de estos métodos, como el Análisis Relethford-Blangero, y el cálculo de Fst para rasgos epigenéticos, se integran en un análisis actual y relativamente nuevo acerca de la variabilidad fenotípica, y permitirán vislumbrar los niveles de variación intra e inter poblacional, así como estimar parámetros genético-poblacionales (Fst, variabilidad residual en función del centroide regional, distancia al centroide, distancia entre grupos, etc.). Se diferencian de la síntesis multivariante clásica en que en estos casos el punto de partida siempre es un modelo genético-ambiental que explica la expresión de los rasgos estudiados.

Finalmente, estas estimaciones serán utilizadas para realizar una serie de análisis permutacionales, que permitirán comparar las distancias observadas, con distancias esperadas bajo determinado modelo de poblamiento, o distancias climáticas, geográficas, etc. El análisis de permutación de matrices se utiliza extensivamente a lo largo de los dos bloques analíticos principales. En consecuencia, y para facilitar la lectura, su desarrollo matemático fue volcado en el Anexo II. A continuación se describirán los métodos y pruebas estadísticas implementadas en cada bloque.

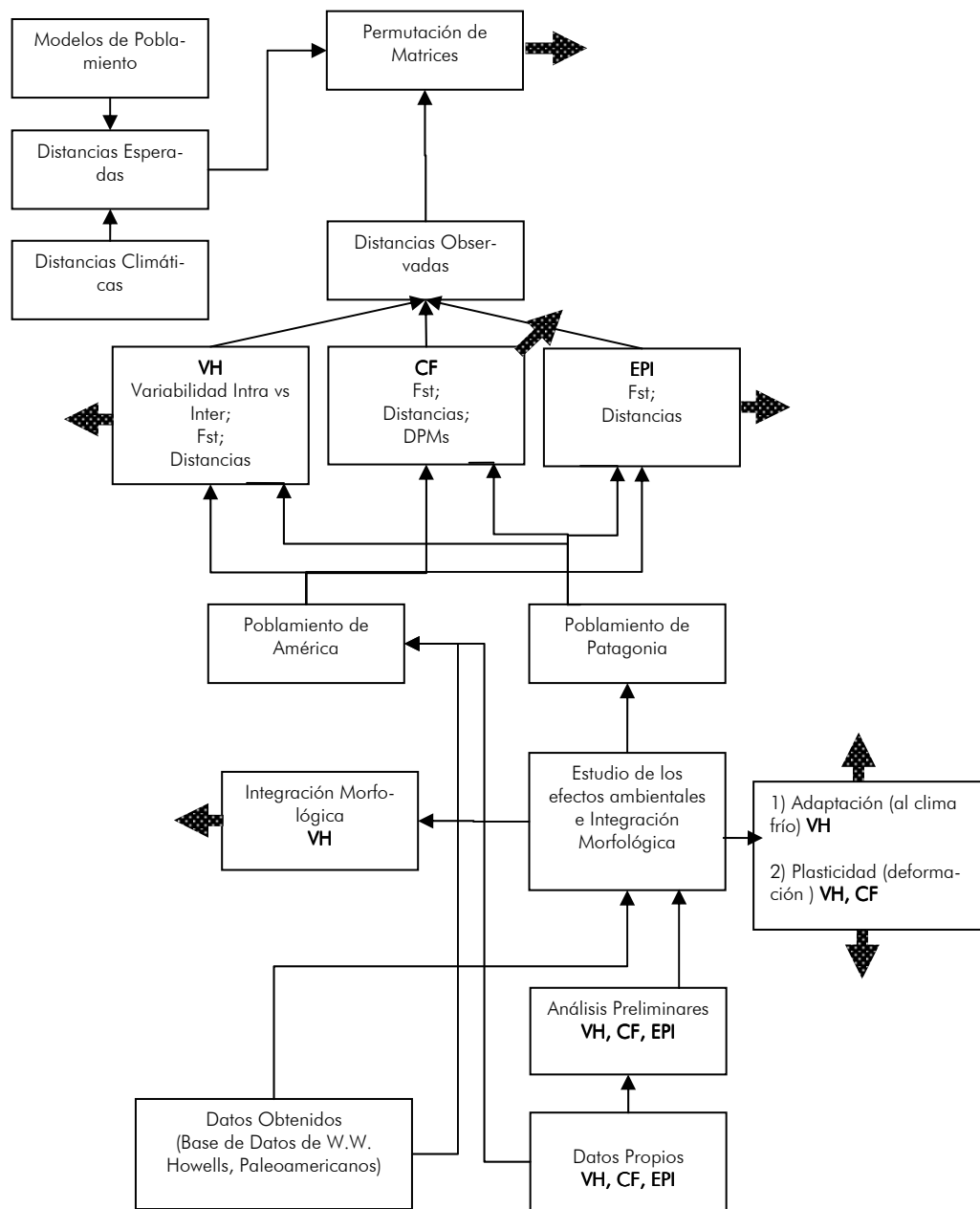


Figura 25: Cuadro sinóptico del diseño experimental de esta tesis. Los caracteres utilizados en cada fase se presentan en negrita. Las flechas negras punteadas representan la “salida” de los resultados, que serán el centro de la discusión en los distintos niveles.

5.4 ANÁLISIS PREVIOS Y DEPURACIÓN DE LA MUESTRA

DETECCIÓN DE VALORES ABERRANTES, NORMALIDAD Y HOMOSCEDASTICIDAD EN LAS SERIES

Los datos de tipo métrico (VH y CF) fueron explorados con el fin de detectar valores aberrantes. Esto se llevo a cabo realizando gráficos del tipo *Box & Whisker* para cada variable. Los valores fueron considerados “aberrantes” o “extremos” cuando:

$$\text{valor observado} > VM + co \cdot (VM - Vm)$$

o bien

$$\text{valor observado} < Vm - co \cdot (VM - Vm)$$

donde: VM es el valor más alto del *Box Plot* (por ejemplo la media más el error estándar o el percentil 75); Vm es el valor más bajo del *Box Plot* (por ejemplo la media menos el error estándar o el percentil 25); y co es el coeficiente de *outlier* (se adoptó un coeficiente de 4, que significa que los valores extremos son aquellos que están alejados más de 4 veces el largo del *Box*).

Si bien las pruebas implementadas en los bloques dos y tres (ver Diseño Experimental) no son susceptibles a la falta de normalidad, los datos de tipo métrico (VH y CF) fueron sometidos a la prueba de Normalidad W de Shapiro-Wilks; y de Homogeneidad de Varianzas X^2 de Bartlett.

PROBLEMAS DE INDETERMINACIÓN

En muchos individuos el sexo no pudo ser determinado con precisión, debido al estado fragmentario o bien a ambigüedades en los caracteres utilizados para la determinación. Esta incertidumbre en la determinación del sexo fue solucionada mediante la aplicación de Análisis Discriminante sobre las series de VH y CF. El Análisis Discriminante es utilizado para determinar qué variables discriminan entre

dos o más grupos naturales. La idea básica que subyace a este análisis es determinar si los grupos difieren con relación a la media de una variable, y luego utilizar esta variable para predecir la pertenencia a un grupo (por ejemplo de un individuo nuevo). Se optó por pruebas de Análisis Discriminante de tipo Escalonado (*Stepwise Discriminant Function Analysis*) (Pietrusewsky 2000). Las medidas originales seleccionadas para el cómputo de las funciones de clasificación lineal pueden ser elegidas de una manera “escalonada” de manera que, en cada paso, la medida que aporta la mayor separación de los grupos es incluida en la función discriminante antes que las demás. Esta técnica permite identificar qué medidas (variables) son más responsables de la diferenciación observada. Por otro lado, al final del proceso “escalonado”, cada individuo es situado en uno de los grupos originales a partir de los distintos valores discriminantes que recibió durante el proceso. La probabilidad de pertenecer a un grupo es matemáticamente evaluada a través del cálculo de probabilidades posteriores y/o probabilidades típicas. Desde el punto de vista computacional, el Análisis Discriminante es muy similar al Análisis de la Varianza (ANOVA). Las funciones discriminantes se obtuvieron considerando el total de cráneos, y a partir de aquellos individuos sobre los cuales no existió incertidumbre acerca del sexo.

Al igual que con el factor sexo, la determinación de la presencia y/o tipo de deformación artificial craneana presentó casos dudosos en muchos individuos. Estas indeterminaciones también fueron solucionadas mediante Análisis Discriminante, siguiendo las recomendaciones propuestas por Sardi y Pucciarelli (2001). En esta aproximación, los cráneos indeterminados son clasificados mediante una función discriminante obtenida a partir de los cráneos en los cuales la deformación y el tipo deformativo fueron marcados y evidentes. Sardi y Pucciarelli (2001) demostraron que cuando los cráneos con deformación indeterminada son incluidos en la muestra, las distancias intergrupales no son afectadas significativamente. La importancia de este trabajo radica además, en que las muestras utilizadas son, en parte, las mismas que se utilizaron en esta Tesis.

VALORES PERDIDOS

Como es normal en este tipo de estudios, la base de datos original contiene un número de “valores perdidos”. Dado que muchos análisis estadísticos requieren

la ausencia de valores perdidos, se han desarrollado muchas maneras de reemplazarlos por valores estimados. De todos los métodos existentes, en esta tesis se utiliza el método de Regresión Múltiple, en el cual la recta de regresión expresa la mejor predicción de una variable dependiente (Y), dadas las variables independientes (X). Este método es preferible a otros que utilizan la media o la moda de la distribución en virtud de que la ecuación de regresión refleja las diferencias de tamaño en los individuos (Sokal y Rohlf 1995).

BILATERALIDAD EN RASGOS EPIGENÉTICOS

Dado que muchos rasgos epigenéticos son bilaterales (es decir que aparecen en el lado izquierdo y derecho del cráneo) existen diferentes maneras de calcular la frecuencia del mismo, dependiendo si se considera como unidad de estudio el lado o el cráneo. En este trabajo se ha adoptado la metodología propuesta por Konigsberg (1990), consistente en seleccionar uno de los lados al azar para cada rasgo y en cada cráneo. Si ambos lados se encuentran observables entonces uno de los dos es seleccionado al azar (más allá de la presencia o ausencia del rasgo); si sólo uno de los lados es observable, entonces éste es utilizado para la observación. Este método soluciona el problema de la correlación entre lados, extensamente discutida hace unos años (Buikstra 1973, Cossedu et al. 1979, Green et al. 1979, Korey 1980), y no condiciona las frecuencias al estado de conservación de los cráneos sino que por el contrario, maximiza las observaciones (Konigsberg 1990).

EFEECTO DEL SEXO

El factor sexo fue tratado con el fin de maximizar el tamaño muestral a expensas de unir los sexos en un “pool” de individuos. En esta aproximación deben minimizarse las diferencias entre los sexos. Esta minimización se llevó a cabo estandarizando la muestra mediante valores-Z o “Z-scores” (Relethford 1994, Williams Blangero y Blangero 1989) para las variables de Howells y Componentes Funcionales dentro de cada sexo. Este es un método usual utilizado con el fin de eliminar los efectos de la variación de tamaño debida al sexo (Williams Blangero y Blangero

1989). A título informativo, se realizaron pruebas de ANOVA entre sexos para las variables de Howells. Si bien luego de realizar la estandarización Z las diferencias entre sexos serán, por definición, nulas para el ANOVA, su realización permite detectar la variabilidad que cabe esperar debido al efecto del sexo.

Para los cálculos de distancia a partir de componentes funcionales, se trabajó solamente con series femeninas sin estandarizar, dado que la técnica craneofuncional es altamente sensible a las diferencias entre sexos. El uso de las series femeninas se fundamenta en razón de que este sexo canalizaría mejor el desarrollo. El período de crecimiento craneofacial de los hombres se extiende más que el de las mujeres (Bermúdez de Castro 2002, Bogin 1988, Sardi 2002) lo que implica que los primeros están sometidos a mayor influencia ambiental durante el crecimiento que las segundas.

En el caso de los rasgos epigenéticos, el “pool” fue construido descartando aquellos rasgos dependientes del sexo, identificados mediante pruebas de X^2 , o pruebas *phi* cuando no se cumpliesen las condiciones mínimas para calcular el X^2 (Siegel y Castellan 1995).

EFECTO DE LA DEFORMACIÓN ARTIFICIAL

El efecto de la deformación artificial sobre las variables métricas fue minimizado de dos maneras diferentes. Una primera aproximación consistió en descartar las variables afectadas estadísticamente por la deformación, a partir de pruebas de ANOVA sobre cada variable y sobre el conjunto total de variables. Una segunda aproximación, comprendió descartar de la muestra a los individuos deformados, conservando una muestra de menos individuos, pero sin el efecto de la deformación.

Para el caso de los rasgos epigenéticos se siguió el mismo procedimiento, evaluando la asociación estadística mediante pruebas de X^2 o pruebas *phi*. La posible interacción entre los factores sexo y deformación artificial se estudió mediante análisis log-lineal (Axelsson y Hedegaard 1985, Sokal y Rohlf 1995). El término log-lineal deriva de la noción que, a través de transformaciones logarítmicas, puede replantarse el problema de analizar tablas de contingencia de $k \times n$ en términos muy similares a un planteo de ANOVA. Específicamente, puede interpretarse que estas

tablas de contingencia reflejan varios efectos generales e interacciones que se suman uno a otro en una manera lineal para dar como resultado la tabla observada.

ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA

Una vez realizados estos análisis preliminares y transformaciones, se obtienen tres nuevas matrices básicas de datos depurados. A partir de estas matrices básicas se han calculado parámetros de Estadística Descriptiva. Para las variables de Howells y los componentes funcionales se obtuvieron los tamaños muestrales, las medias, y las desviaciones estándar. Para los rasgos epigenéticos se obtuvieron las frecuencias de los diferentes rasgos en cada grupo. Esta información se resume en el Anexo III de esta tesis, y permite replicar gran parte de las pruebas estadísticas llevadas a cabo en esta tesis.

5.5 LOS FACTORES AMBIENTALES, LA EXPRESIÓN DE LOS RASGOS MORFOLÓGICOS DEL CRÁNEO Y SU INTEGRACIÓN.

*Mide lo que puedas medir,
y lo que no, hazlo medible.*

Galileo Galilei

MINIMIZACIÓN Y MAXIMIZACIÓN ESTADÍSTICA DE LOS FACTORES AMBIENTALES

En esta sección se presentarán dos aproximaciones al problema de la influencia ambiental sobre la morfología craneofacial a partir del estudio de dos factores ambientales bien definidos y con efectos finales diferentes: la temperatura y la deformación artificial. Estos análisis permiten ver más claramente la manera en que el efecto ambiental puede desdoblarse en un efecto adaptativo, es decir coordinado con cambios en el genoma, y otro efecto plástico, que produce cambios en la morfología, pero que no se plasma en cambios en la variabilidad genética de la población. Además se pretende evaluar cómo la utilización de determinadas aproximaciones estadísticas influye en las distancias interpopulacionales estimadas a partir de algunos rasgos del cráneo, y la forma en que el efecto ambiental puede minimizarse.

ADAPTACIÓN AL FRÍO

Usualmente se asume que la morfología craneofacial se ve modificada como resultado de una adaptación, mediante selección natural, al clima que soporta la población. Como consecuencia de lo anterior, la reconstrucción de la historia y la estructura de las poblaciones, sería difícil de llevar a cabo dado que las similitudes craneofaciales no reflejarían enteramente la pertenencia a un mismo linaje, o bien el flujo génico entre dos poblaciones, sino por el contrario un conjunto de respuestas adaptativas a ambientes similares. Esta respuesta adaptativa sería uno de los efectos ambientales más sospechados de influir sobre la morfología del cráneo, y en particular la morfología nasal (Franciscus y Long 1991, Hernández et al. 1997a, Schwartz y Tattersall 1996, Wolpoff 1980). En este análisis se estudiará la asociación entre el ancho (NLB) y la altura (NLH) de la nariz en diversas poblaciones extraídas de las tablas 2 y 3. La asociación se estudió mediante la construcción de un índice nasal

igual a NLH/NLB, que refleja las predicciones acerca del comportamiento funcional del aparato respiratorio en función de la temperatura (Franciscus y Long 1991). A mayor altura y menor ancho, el índice será mayor. La temperatura promedio soportada por la población fue estimada o reemplazada por la latitud de la misma. Además se construyó un índice morfométrico ($SNAS = NLH \times NLB / 2$) destinado a estudiar la relación entre la latitud y la superficie nasal. Se obtuvo la correlación paramétrica entre estos índices y la latitud para cada población considerada. Esta variable, al igual que la temperatura media anual representa una idea aproximada de la presión relativa del clima que soportan las diferentes poblaciones.

Si la adaptación al clima se traduce en cambios sufridos por todas las estructuras del cráneo, y no sólo por la morfología nasal, entonces la predicción es que el cálculo de índices de distancia a partir de un gran número de variables refleje el mismo patrón de variabilidad interpoblacional que el encontrado para la nariz.

Para evaluar esta hipótesis, las relaciones entre poblaciones fueron obtenidas a partir de un gran número de variables, usando las Distancias Generalizadas de Mahalanobis, siguiendo la metodología de Williams-Blangero y Blangero (1989) y Rethford y Blangero (1990) (explicada en detalle en la siguiente sección y en el Anexo IV) cuya utilización es de gran valor para estimar afinidades en un espacio multidimensional (Albrecht 1992). Se discutirá entonces, la clasificación de las poblaciones a partir de un enfoque puramente bidimensional (ancho y altura de la fosa nasal, superficie de la nariz) y a partir del enfoque multidimensional, implícito en las distancias Generalizadas de Mahalanobis.

PLASTICIDAD CRANEANA: EL EFECTO DE LA DEFORMACIÓN ARTIFICIAL

Al igual que en el ejemplo anterior, el objetivo de estas pruebas es dilucidar hasta que punto las relaciones interpoblacionales pueden verse desviadas en función de la sensibilidad del cráneo a cambios plásticos ocurridos durante el desarrollo del individuo. Las implicancias, sin embargo, son diferentes, ya que en esta ocasión se explorará un tipo de factor ambiental no adaptativo, es decir sin consecuencias en las frecuencias génicas de la población. El efecto de la deformación artificial sobre la clasificación de las poblaciones será evaluado estudiando la desviación observada en la clasificación de los grupos en los que previamente se han separado los individuos

deformados y no deformados. Para este enfoque se han utilizado exclusivamente las muestras de la tabla 2, que luego de haber sido fragmentadas en individuos deformados y no deformados, presenten un tamaño muestral equilibrado.

La muestra utilizada se resume en la tabla 4. Las afinidades entre los grupos se obtuvieron a partir de tres grupos diferentes de variables:

- i) Grandes dimensiones del neurocráneo: GOL, XCB, XFB, FMB, FRC, PAC, OCC. Se seleccionaron estas variables para enfocar el examen de las afinidades en aquellas dimensiones que han sido utilizadas clásicamente para clasificar los tipos deformativos. Los datos fueron estandarizados a valores z dentro de cada sexo.

- ii) Componentes funcionales estimadores de forma del neurocráneo anterior, medio y posterior. El criterio es igual al anterior, pero la utilización de indicadores de forma puede resultar de interés para explorar la existencia de crecimiento compensatorio en el neurocráneo. Tanto en la primera como en esta segunda aproximación, la intención es maximizar el efecto de la deformación y a continuación evaluar las afinidades entre poblaciones. Ambos sexos fueron tenidos en cuenta. Los datos fueron estandarizados a valores z dentro de cada sexo.

- iii) Variables de Howells, principalmente faciales: BNL, BPL, NPH, NLH, NLB, MAB, MDH, OBH, OBB, DKB, ZMB, FMB, EKB, IML. Los datos fueron estandarizados a valores z dentro de cada sexo. Ya que las dimensiones faciales no estarían expuestas al efecto de la deformación, la intención de esta tercera aproximación es minimizar el efecto de la deformación al máximo y luego evaluar las afinidades entre grupos.

Tabla 4: Relación de las muestras utilizadas para el estudio de la deformación. Las poblaciones que practicaban la deformación fueron separadas en dos muestras: deformados (código terminado en D y en itálica) y no deformados (código original), a partir de las series de la tabla 2.

Muestra	Tamaño Muestral
TFMA	48
TFTE	53
<i>NECHD</i>	25
NECH	27
<i>NERND</i>	45
NERN	16
<i>LAJUD</i>	17
LAJU	21
<i>RPAMD</i>	23
RPAM	23
DPAR	30
TLAT	39
<i>TLATD</i>	10

PATRONES DE COVARIANZA Y CORRELACIÓN FENOTÍPICA A PARTIR DE LA INTEGRACIÓN MORFOLÓGICA

En el primer paso de este análisis, se obtuvieron las matrices agrupadas intra-grupales de correlación (en adelante C) y varianza/covarianza (en adelante V/CV) para los datos disponibles en la tabla 3 (exceptuando la muestra de Paleoamericanos). En inglés, estas matrices reciben el nombre de *pooled within-group correlation* o *covariance matrix*, respectivamente. A continuación se construyeron matrices de diseño destinadas a simular asociaciones entre rasgos debidas al desarrollo y a la función de los mismos, con el fin de compararlas con las matrices observadas de C y V/CV por medio de pruebas de permutación de matrices. En tercer lugar, el análisis se enfocó en la similitud de las matrices de C y V/CV entre poblaciones (o agrupaciones de las mismas) con el fin de detectar desviaciones del patrón promedio. Finalmente, se seleccionaron poblaciones específicas para las cuales se dispone de información molecular publicada, para estudiar la relación entre la similitud de las matrices de C y V/CV y distancias fenotípicas y genéticas clásicas.

La información craneométrica fue obtenida de la base de datos original de Howells (1973, 1989) y las variables utilizadas se listan en la tabla 5. Los datos pro-

vienen de 2504 individuos distribuidos en 28 poblaciones de todo el globo. Los rasgos fueron estandarizados a valores z dentro de cada sexo, con el fin de eliminar las diferencias debidas al sexo (Relethford 1994, Williams-Blangero y Blangero 1989). Las matrices agrupadas intragrupal de C y V/CV fueron calculadas para cada población y para el total de la muestra.

INTEGRACIÓN MORFOLÓGICA

Con el fin de estudiar si la función en la cual se enmarca un determinado rasgo, o las particularidades de su desarrollo embrionario están relacionados con el patrón de asociación entre rasgos, se desarrollaron una serie de pruebas de permutación de matrices comparando la matriz *observada* C con matrices de diseño que simulan arbitrariamente las relaciones funcionales o de desarrollo entre pares de rasgos. La similitud hipotética *esperada* entre un par de rasgos bajo un modelo particular (por ejemplo: “el desarrollo es el principal factor responsable de la asociación entre rasgos”) es utilizada para construir la matriz de diseño (Cheverud 1995). Los valores asignados a la matriz de similitudes hipotéticas son arbitrarios, están destinados a reflejar similitudes (o diferencias) relativas entre rasgos, y dependen del modelo. Los métodos de permutación de matrices y la construcción de diseños son descritos en el Anexo II y puede consultarse además en diversas publicaciones (Cheverud 1995, Livshits et al. 1991, Sokal et al. 1992, 1997, Waddle 1994, Waddle et al. 1998). Una matriz de diseño apropiada es crítica para la interpretación correcta de las distancias o similitudes observadas en una matriz (Sokal et al. 1997).

Tabla 5: Variables utilizadas en el análisis de Integración Morfológica. A cada variable le fue asignada una categoría referente a su ubicación durante el desarrollo y su función de acuerdo a Marroig y Cheverud (2001). Códigos de las variables de acuerdo a Howells (1973).

Código	Desarrollo	Función
GOL	Neural	Bóveda
NOL	Neural	Bóveda
BNL	Neural/Facial	Basicráneo/Nasal
BBH	Neural	Bóveda/Basicráneo
XCB	Neural	Bóveda
XFB	Neural	Bóveda
ZYB	Facial	Cigomático
AUB	Neural	Basicráneo
WCB	Neural	Bóveda
ASB	Neural	Basicráneo
BPL	Neural/Facial	Basicráneo/Oral
NPH	Facial	Nasal/Oral
NLH	Facial	Nasal
JUB	Facial	Cigomático/Órbita
NLB	Facial	Nasal
MAB	Facial	Oral
MDH	Neural	Basicráneo
MDB	Neural	Basicráneo
OBH	Facial	Órbita
OBB	Facial	Órbita
DKB	Facial	Nasal
NDS	Facial	Nasal
WNB	Facial	Nasal
SIS	Facial	Nasal
ZMB	Facial	Cigomático
SSS	Facial	Nasal
FMB	Facial	Órbita
NAS	Facial	Nasal
EKB	Facial	Órbita/Nasal
DKS	Facial	Nasal
IML	Facial	Cigomático
XML	Facial	Cigomático
MLS	Facial	Cigomático
WMH	Facial	Cigomático
SOS	Neural	Bóveda
GLS	Neural	Bóveda
STB	Neural	Bóveda
FRC	Neural	Bóveda
FRS	Neural	Bóveda
FRF	Neural	Bóveda
PAC	Neural	Bóveda
PAS	Neural	Bóveda
PAF	Neural	Bóveda
OCC	Neural	Bóveda
OCS	Neural	Bóveda
OCF	Neural	Bóveda
FOL	Neural	Basicráneo

Las matrices de diseño fueron construidas considerando dos factores potencialmente responsables de generar correlación y covarianza entre rasgos: la función y el desarrollo.

Función: La idea central de esta matriz se plasma en la frase “la evolución de requerimientos funcionales diferentes es el principal factor responsable de la asociación entre caracteres”. En consecuencia, la similitud entre pares de rasgos involucrados en la misma función (e.g.: aparato respiratorio) será siempre mayor que entre rasgos que no comparten función. En este diseño, se asignó un valor arbitrario de 1 a los rasgos que comparten función y 0 para el caso contrario.

Desarrollo: Pone a prueba la hipótesis nula “la asociación entre dos caracteres se debe principalmente a que se configuran en la misma fase de desarrollo embrionario”. Así, las similitudes son menores (se le asigna un valor de 0) entre rasgos que se desarrollan en el embrión en momentos diferentes, y mayores (valor igual a 1), si el desarrollo es sincrónico.

La función y la fase de desarrollo de cada rasgo fueron adjudicadas en base a un esquema simple que se presenta en la tabla 5, de acuerdo a Marroig y Cheverud (2001).

Dado que un rasgo puede situarse en dos contextos funcionales o de desarrollo diferentes (e.g. la dimensión NPH cubre una distancia desde una región funcional oral hacia una respiratoria; BNL es una medida entre puntos que se conforman en etapas de desarrollo embrionario diferentes, primero el punto *basion* en el neurocráneo y luego el punto *nasion*, facial), las comparaciones que implicasen al menos una función o desarrollo en común fueron representadas con un valor intermedio igual a 0,5.

Finalmente, se diseñó una tercera matriz obtenida mediante la multiplicación simple de las matrices de función y desarrollo, con el fin de explorar posibles interacciones entre ambos factores.

Para estimar el nivel de correlación entre matrices observadas y de diseño fueron utilizadas las pruebas de Mantel (1967).

Además, se implementó la extensión de Smouse-Long-Sokal (1986) para obtener correlaciones parciales de matrices (ver Anexo II). Los valores p presentados en este análisis fueron obtenidos luego de 9999 permutaciones de la matriz original.

VARIABILIDAD POBLACIONAL EN LAS MATRICES DE C Y V/CV

Las matrices de C y V/CV obtenidas a partir de los 47 rasgos craneanos fueron obtenidas de manera independiente para las 28 poblaciones. Dado que las matrices C y V/CV no pueden ser comparadas mediante la misma metodología, las comparaciones entre poblaciones fueron llevadas a cabo separadamente para C y V/CV.

La similitud entre matrices C para las poblaciones i y j , se representó en una matriz de dimensión 28 (número de poblaciones), cuyos elementos son las correlaciones producto-momento de Pearson entre las matrices C de las poblaciones i y j . La significación estadística fue obtenida mediante pruebas de Mantel, luego de 10000 permutaciones.

La asociación entre matrices V/CV fue evaluada con una modificación del “*random-skewer-method*” (Cheverud 1996b, Manly 1994, Pielou 1984). Este método deriva de la ecuación de predicción a la respuesta multivariante a la selección (Lande 1979). El primer paso consiste en el cómputo de Δz , un vector de respuesta a la selección al azar tal que:

$$\Delta z = W\beta,$$

donde W es una matriz de V/CV fenotípica de dimensión $n \times n$, y β representa un vector de gradiente de selección al azar de dimensión $n \times 1$ que mide la selección soportada por los n rasgos (Ackermann 2002). Este vector es conocido como el “*skewer*” y es generado a partir de una distribución uniforme de valores entre 0 y 1, estandarizado a un vector en el cual la suma de cuadrados es igual a uno. La asociación entre los vectores-respuesta (en lugar de la matriz de V/CV) correspondientes a las poblaciones i y j son analizadas mediante la correlación promediada entre la respuesta a 1000 vectores de selección al azar. Este valor promediado es un estimador de la similitud entre las matrices de V/CV (Ackermann 2002, Marroig y Cheverud 2001). Al igual que en el caso de la similitud entre matrices C, el resultado final es una matriz de dimensión 28 cuyos elementos son las correlaciones entre vectores promediadas. La correlación de vectores será igual a 1 cuando las matrices de V/CV sean iguales o proporcionales, y serán igual a 0 cuando no exista una estructura común en ambas (Marroig y Cheverud 2001).

DISTANCIAS GENÉTICAS Y MORFOLÓGICAS EN RELACIÓN A LOS PATRONES DE C Y V/CV.

Se llevaron a cabo comparaciones entre grupos a partir de

- a) las matrices de similitud de matrices C,
- b) las matrices de similitud de matrices V/CV, ambas obtenidas en el apartado anterior,
- c) la distancia morfológica entre las mismas poblaciones, estimadas a partir de las Distancias Generalizadas de Mahalanobis, y
- d) la distancia genética de Nei entre las mismas poblaciones, estimada a partir de inserciones *Alu*.

Estas comparaciones fueron realizadas sobre un conjunto reducido de poblaciones, no sobre las 28 originales, dado que es necesario obtener una cierta coincidencia entre la muestra molecular (moderna) y la muestra craneana (arqueológica). Se optó por las inserciones *Alu* porque son polimorfismos estables, idénticos por descendencia, y el estado ancestral de cada elemento *Alu* es conocido, permitiendo así el conocimiento de la polarización del cambio evolutivo en el análisis genético poblacional.

Las frecuencias de 10 marcadores *Alu* utilizados en este trabajo se presentan en la tabla 6 y fueron extraídos de Romualdi et al. (2002) y Watkins et al. (2001). Obviamente, dado que los datos moleculares fueron obtenidos de poblaciones actuales, y los datos craneanos de series arqueológicas, el análisis se ve limitado a grupos que habitan la misma región, pero separados en el tiempo. Por ejemplo el material craneano de Zalavar fue “ajustado” con la población más cercana en el tiempo y el espacio, esto es los Húngaros modernos. La distancia de Nei para cada par de poblaciones se obtuvo a partir de las frecuencias de los diez insertos *Alu*.

Las comparaciones entre a) la matriz C, b) la matriz V/CV, c) la matriz de distancias de Mahalanobis y d) la matriz de distancias de Nei, se realizaron mediante pruebas de Mantel (p estimada a partir de 9999 permutaciones).

Tabla 6: Frecuencias de diez inserciones *Alu* para una sub-agrupación de ocho muestras. Datos tomados de Romualdi et al. (2002) y Watkins et al. (2001). Entre paréntesis se presenta la muestra esquelética considerada la más cercana en términos cronológicos y geográficos a la muestra molecular.

<u>Inserción <i>Alu</i></u>	Noruega (Norse)	Hungría (Zalavar)	Alemania (Berg)	Africa (Zulu+Dogon +Teita)	San (Bosquimanos)	Amerindios (Perú)	Japón (SJapan)	China (Hainan)
APO	0,970	0,970	0,870	0,778	0,821	0,960	0,844	0,882
B65	0,619	0,450	0,350	0,558	0,654	0,290	0,412	0,471
Col3A1	0,022	0,120	0,030	0,229	0,167	0,000	0,156	0,029
HS2.43	0,053	0,000	0,070	0,004	0,000	0,000	0,000	0,000
HS4.14	0,672	0,570	0,820	0,501	0,393	0,740	0,824	0,969
Hs4.32	0,586	0,670	0,550	0,354	0,321	0,270	0,438	0,438
HS4.65	0,000	0,030	0,020	0,104	0,115	0,020	0,056	0,219
HS4.75	1,000	0,990	0,970	0,789	0,607	0,980	1,000	1,000
PV92	0,254	0,120	0,100	0,320	0,300	0,700	0,857	0,853
TPA25	0,552	0,500	0,510	0,192	0,200	0,640	0,500	0,441

5.6 LA VARIABILIDAD CRANEANA Y EL POBLAMIENTO DE PATAGONIA Y AMÉRICA

Uno de los objetivos principales de esta sección es obtener matrices de distancia y parámetros poblacionales que permitan identificar la variabilidad intra e inter-poblacional en grupos patagónicos y americanos. Estos valores se obtendrán a partir de tres fuentes de información independientes, las Variables de Howells, los Componentes Funcionales y los Rasgos Epigenéticos. Sobre cada grupo de rasgos/poblaciones se llevarán a cabo diferentes análisis, como se refleja en la figura 25.

Las matrices de distancia obtenidas serán utilizadas, además, para una serie de análisis de permutación de matrices destinados a medir la asociación de las mismas con otras matrices que reflejen relaciones inter-poblacionales diferentes a la variación biológica, como matrices de distancia geográfica, matrices de diseño, matrices de migración, etc.

A continuación se repasan brevemente las técnicas utilizadas en función del tipo de variable utilizada.

VARIANZA OBSERVADA VS. VARIANZA RESIDUAL (VH)

Para el caso de VH, todos los parámetros son obtenidos a partir del desarrollo del modelo de Harpending y Ward. Harpending y Ward (1982) presentaron un modelo simple, pero sumamente valioso para examinar variaciones de un patrón esperado de variabilidad genética.

Originariamente el modelo fue desarrollado para su utilización en datos de frecuencias alélicas. Posteriormente fue extendido su uso al análisis univariado y multivariado de caracteres cuantitativos por Relethford y Blangero (1990). Su desarrollo matemático se ha volcado en el Anexo IV.

El potencial teórico y empírico de este modelo ha quedado plasmado en diversas publicaciones basadas tanto en dermatoglifos (Crawford y Duggirala 1992) como en caracteres antropométricos (Relethford 1991, Relethford y Blangero 1990, Williams-Blangero y Blangero 1989), craneométricos (González José et al. 2001a, b, 2003b, Konigsberg y Blangero 1993, Konigsberg y Ousley 1995, Powells y Neves 1999, Relethford 1994, Relethford y Harpeding 1994) y epigenéticos (Konigsberg

1990). En este trabajo, el modelo de Harpending y Ward constituyó el marco teórico y práctico para calcular tres parámetros básicos: la relación entre la variabilidad observada y la esperada en función de la variación regional (a partir de VH, Relethford y Blangero 1990), el índice de fijación F_{st} (a partir de VH, CF y EPI, Lynch y Walsh 1998, Relethford 1994), y una matriz de distancias genéticas mínimas (a partir de VH, Williams-Blangero y Blangero 1989).

El modelo implica el cálculo de la relación esperada entre la heterocigosidad de una población y su distancia genética a un promedio regional, relación expresada en la llamada matriz R. De esta manera, la heterocigosidad (varianza) esperada puede ser comparada con la heterocigosidad (varianza) observada. La dirección y la magnitud de la diferencia entre ambos valores (varianza residual) proporcionan información acerca del flujo génico diferencial con el universo externo a la región en cuestión (Relethford y Blangero 1990). Hasta el momento, numerosos estudios han utilizado el modelo de Harpending y Ward con frecuencias alélicas para detectar flujo génico externo diferencial en una región. La extensión de Relethford y Blangero (1990) a rasgos cuantitativos provee resultados consistentes con el conocimiento histórico de los patrones de migración externa.

Si las varianzas observadas son significativamente diferentes de aquellas predichas por el modelo, entonces los supuestos del mismo deben ser revisados. El más importante de ellos hace referencia a si los tamaños efectivos de población han sido especificados correctamente (Relethford y Harpending 1994). Dada la falta de estimaciones precisas de tamaño poblacional, una alternativa es el uso de *coeficientes* (w_i ; ver Anexo IV) iguales para todas las poblaciones. Si todas las poblaciones reciben el mismo coeficiente, se asume que los tamaños poblacionales son iguales; si una población recibe un coeficiente de 1 y otra uno de 2, significa que esta última posee el doble de tamaño poblacional que la primera. Los coeficientes de ponderación iguales son, entonces, considerados como la hipótesis nula. La aplicación del método de Relethford y Blangero (1990) mostrará diferencias significativas entre las varianzas observadas y esperadas si los coeficientes son incorrectos o si existe un aporte de genes desde el exterior (poblaciones no consideradas en el análisis regional). Así, el modelo puede ser utilizado para proveer estimaciones del tamaño relativo efectivo de

las poblaciones; es decir, aquel “arreglo” de coeficientes que minimice las desviaciones con respecto al modelo en caso de no existir flujo génico desde el “exterior”.

Como cualquier modelo de estructura genética, debe asumirse que los rasgos utilizados son selectivamente neutros. Si se contrastan los resultados con información independiente (frecuencias de loci neutrales o una matriz de migraciones) estos supuestos pueden ser puestos a prueba. Si bien algunos estudios han sugerido la relación entre algunas variables craneométricas y selección natural o aclimatación (e.g. Beals 1972, Beals et al. 1983), el patrón promedio de variación intra-grupal y de distancias genéticas debería verse afectado minimamente por la selección natural (Relethford 2002, Relethford y Harpending 1994).

El método de *jackknife* permite estimar la significación de las varianzas residuales, a través de la hipótesis nula de que la varianza residual en determinada región es igual a 0. Los errores estándar de la varianza residual son obtenidos realizando el *jackknife* a través de todas las variables. El método *jackknife* consiste en computar las varianzas residuales luego de haber extraído una de las variables y conservando el resto, y realizando este procedimiento hasta que todas las variables hayan sido extraídas. Esto permite tener una serie de varianzas residuales sobre las cuales puede calcularse un error estándar. Luego, la varianza residual observada (es decir calculada con todas las variables) es dividida por el error estándar, y éste valor se distribuye aproximadamente como el estadístico *t*, con $r-1$ grados de libertad, donde r es igual al número de rasgos (Relethford y Harpending 1994).

Los resultados de esta aproximación son ilustrados mediante un gráfico de dispersión de las muestras, con la varianza observada en el eje vertical, la distancia desde el centroide (r_{ii}) en el eje horizontal, y una línea de regresión esperada derivada de la extensión multivariada del modelo Harpending y Ward (Relethford y Blangero 1990).

Este análisis fue realizado solamente sobre los individuos no deformados, con el fin de minimizar al máximo la adición de varianza ambiental. Las diferencias entre sexos fueron eliminadas mediante estandarización *Z* (ver sección 5.4).

ÍNDICE DE FIJACIÓN F_{ST} (VH, CF, EPI)

Las matrices R reúnen algunas propiedades que les brindan gran utilidad para estudiar las relaciones genéticas entre las poblaciones (Relethford y Harpending 1994). El promedio ponderado de r_{ij} es igual a cero para todos los valores de i y j . Los pares de poblaciones que presentan valores positivos de r_{ij} son más similares genéticamente que el promedio, y pares de poblaciones con valores r_{ij} negativos son menos similares genéticamente que el promedio. El promedio ponderado r_{ii} ubicado en la diagonal de la matriz R provee una estimación del parámetro F_{st} de Wright (1968), que es una medida de microdiferenciación poblacional. El valor F_{st} fluctúa entre 0 (toda la diversidad genética de una especie es compartida igualmente por las poblaciones sin existir diferencias genéticas entre las mismas) y 1 (toda la diversidad genética de la especie se concentra en diferencias fijas entre las poblaciones, no habiendo diversidad genética dentro de las mismas). El cálculo de la matriz G de varianzas-covarianzas genéticas aditivas intragrupal requiere cierta información acerca de las heredabilidades de los marcadores utilizados. Si éstos no están disponibles, la matriz de varianzas-covarianzas fenotípicas intragrupal (V) puede utilizarse para obtener una estimación del valor *mínimo* de F_{st} (Williams Blangero y Blangero 1989). Esta aproximación asume que todas las heredabilidades son igual a 1 ($G=V$), y que la matriz de covarianzas aditivas genéticas es proporcional a la matriz de covarianzas fenotípicas. Dado que $G = h^2 V$, donde h^2 es la heredabilidad del rasgo, entonces si h^2 aumenta G disminuye y en consecuencia el F_{st} también. El valor mínimo se obtiene cuando $h^2=1$ (Williams-Blangero y Blangero 1989, ver también Anexo IV).

El valor F_{st} mínimo es un parámetro conservativo, e implica que la diferenciación genética es *al menos* tan grande como la estimada bajo el supuesto que $G=V$. De esta manera, el F_{st} mínimo debería ser inferior al estimado a partir de marcadores moleculares (Relethford 1994).

Para el caso de los rasgos epigenéticos, el F_{st} fue calculado de acuerdo a Tyrell y Chamberlain (1998).

Debe tenerse en cuenta que, si bien es de gran utilidad, el F_{st} *per se* no discrimina entre las posibles causas de la diferenciación genética (Templeton 1999).

Al igual que en el caso anterior, este análisis fue realizado solamente sobre los individuos *no deformados*. En el cómputo a partir de VH y CF las diferencias entre sexos fueron eliminadas mediante estandarización Z (ver sección 5.4). Para el caso de EPI, se descartaron aquellos rasgos que habían resultado asociados al factor sexo.

DISTANCIAS (VH, CF, EPI)

Los elementos de una matriz R pueden ser fácilmente convertidos a distancias genéticas: $d_{ij}^2 = r_{ii} + r_{jj} - 2r_{ij}$ (Harpending y Jenkins 1973, Relethford y Harpending 1994). Los elementos diagonales de la matriz R (r_{ii}) son las distancias genéticas de cada población al “centroide”, definido en términos de frecuencias alélicas promediadas para todas las poblaciones. El desarrollo matemático del cálculo de distancias se presenta en el Anexo IV. En el caso de las variables howellianas, tanto las distancias como los valores Fst y las varianzas fenotípicas intra e intergrupales descritas más arriba fueron calculadas mediante el programa estadístico Rmet para Windows v.5.0, disponible en el sitio <http://konig.la.utk.edu/relethsoft.html> y desarrollado por el Dr. John Relethford de la State University of New York (USA). Para el cálculo de distancias a partir de VH se utilizaron dos enfoques: tomando solamente los individuos no deformados, y tomando todos los individuos. Las diferencias entre sexos fueron eliminadas mediante estandarización Z (ver sección 5.4).

Para el caso de los componentes funcionales, las distancias se obtuvieron también mediante el RMet a partir de las variables que se utilizan para la construcción de los índices, detalladas en el Anexo I. En este caso, el procedimiento implica calcular las distancias a partir de los datos estandarizados por fila (eliminación del efecto escala de las variables) lo que brinda un estimador de diferencias de tamaño y forma, y a partir de los datos estandarizados por fila y columna (eliminación del efecto tamaño de los individuos). Dado que la metodología craneofuncional es altamente sensible a los efectos del sexo y la deformación (Pucciarelli, com. pers.), se ha trabajado solamente con las series femeninas no deformadas.

El cálculo de distancias a partir de rasgos epigenéticos fue realizado a partir de la Medida Media de la Divergencia (MMD) de acuerdo a Sjøvold (1973). Para el cálculo de la MMD, es preciso transformar los valores de frecuencias iniciales mediante la transformación angular:

$$\varphi = \arcsen(1 - 2p)$$

donde p es la frecuencia del rasgo. Los valores de MMD y sus varianzas fueron calculados a partir de las siguientes expresiones:

$$MMD = \left(\frac{1}{r}\right) \sum (\varphi_{i1} - \varphi_{i2})^2 - \left(\frac{1}{N_{i1} + 0,5}\right) + \left(\frac{1}{N_{i2} + 0,5}\right)$$

$$\text{var } MMD = \left(\left(\frac{2}{r^2}\right) \sum \left(\frac{1}{N_{i1} + 0,5} \right) + \left(\frac{1}{N_{i2} + 0,5} \right) \right)^2$$

donde r es igual al número de rasgos considerados, N_{i1} y N_{i2} son los números de observaciones del i -ésimo rasgo en la muestra 1 y 2 respectivamente y φ_{i1} y φ_{i2} son los ángulos (expresados en radianes) resultantes de las transformaciones angulares de las frecuencias del i -ésimo rasgo en la muestra 1 y 2 respectivamente.

Se calcularon además los valores estandarizados de MMD (SMMD) obtenidos dividiendo cada valor de MMD por su Desvío Estandar ($DS = \text{var}MMD^{1/2}$).

Las distancias MMD y SMMD se obtuvieron a partir de individuos de ambos sexos, deformados y sin deformar luego de eliminar del análisis los rasgos afectados por el factor deformación y por el factor sexo.

Las matrices de distancia se representaron gráficamente a partir de un escalamiento multidimensional en dos dimensiones (Manly 1994). El grado de correspondencia entre el gráfico de dispersión bidimensional y la matriz de distancias original se expresa (inversamente) en el llamado valor *stress*. Esto es, a menor valor *stress* mejor ajuste. Se prefirió esta representación gráfica a los dendrogramas ya que éstos últimos imponen una visión dicotómica de las relaciones interpoblacionales, que usualmente lleva a la confusión en su interpretación.

DIAGRAMAS DE DIFERENCIAS PORCENTUALES MEDIAS (CF)

Los diagramas de Diferencias Porcentuales Medias (DPM) son representaciones gráficas destinadas a reflejar los cambios en tamaño y forma de los diferentes componentes funcionales. Un diagrama de DPM es un gráfico de barras que da una

idea de cuál es el porcentaje de la variación, entre dos muestras, respecto a los componentes que afectan el tamaño y la forma craneofacial (Sardi 2002). La DPM se obtiene de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$DPM_{(x_1-x_2)} = \frac{100(x_1 - x_2)}{x_1}$$

donde x_1 y x_2 son los valores para un índice volumétrico o morfométrico en las poblaciones 1 y 2 respectivamente. El diagrama se construye disponiendo en el eje de las y la DPM y en el eje de las x los diferentes componentes funcionales (diferentes barras). Esta aproximación permite visualizar rápidamente la magnitud, el tipo (de tamaño o de forma) y la ubicación de las diferencias craneofaciales. Por ejemplo: si en la comparación entre los grupos A y B, el volumen alveolar es mayor en A, la barra va hacia los positivos de y , si la comparación fuese B-A, iría hacia los negativos, reflejando que A posee un mayor volumen alveolar que B. La magnitud de esta diferencia es igual a la DPM. A continuación se detallan los distintos tipos de DPM que se obtendrán.

DPM de Tamaño (o de Anisotropía): Reflejan las diferencias en el volumen de los componentes mayores (neural y facial) y menores (neurocraneano anterior, medio y posterior, y ótico dentro del componente neural; óptico, respiratorio, masticatorio y alveolar dentro del facial). Son obtenidos con los índices *volumétricos* neurocraneanos y faciales (ver Anexo I).

DPM de Forma (o de Isometría): Evalúan cambios en el efecto forma, es decir variaciones de forma de un componente mayor por diferencias de crecimiento relativo de los componentes menores que contiene. En el caso de los componentes mayores, se trata de obtener la disrupción neurofacial, esto es: qué proporción de esqueleto neural posee el individuo por unidad de esqueleto facial, a partir del IMNF (ver Anexo I para la definición de los CF). En el caso de los componentes menores, el objetivo es detectar el cambio en tamaño de un componente menor en referencia al componente mayor que lo contiene.

Con el fin de detectar la significación de las diferencias interpoblacionales, el componente en el cual se producen y qué pares específicos de poblaciones general la variación, se llevaron a cabo pruebas de Análisis de la Varianza (ANOVA). En aquellos índices que mostraron diferencias altamente significativas ($p < 0,01$) se realizó la

prueba post-hoc LSD (*least square differences*), para determinar entre qué par de muestras se produce la diferenciación de cada índice. Para presentar estos resultados de manera concisa y gráfica, se utilizarán los diagramas de DPM construidos anteriormente. Para el caso de las comparaciones no significativas, la barra de DPM se presentará no coloreada, mientras que para las comparaciones significativas se dará un color a la barra de DPM.

En resumen, estas pruebas y estos diagramas permitirán ver al lector de una manera expeditiva

- a) en qué índices (ya sea de tamaño o de forma) difieren todos los pares de poblaciones,
- b) la dirección de esta diferencia, esto es: en qué población se encuentra mayor volumen (tamaño) o mayor volumen en función del componente mayor (forma) para un componente dado,
- c) si estas diferencias son significativas.

El análisis de la variación a partir de los diagramas de DPM y ANOVA se ha enfocado específicamente a cuatro poblaciones patagónicas de especial interés para el poblamiento de la región. Los cuatro grupos fueron: canoeros de Tierra del Fuego (TFMA), cazadores terrestres de Tierra del Fuego (TFTE), Cazadores terrestres de Patagonia (NECH) y cazadores de la Región Pampeana (RPAM). Esta selección permite el estudio de diferentes estrategias adaptativas, diferentes sustratos poblacionales (el grupo RPAM es identificado como una población “araucanizada”), y permite cubrir una gran extensión geográfica.

Esta selección es necesaria, además, para no sobrecargar la lectura de los resultados, dado que los diagramas se construyen para pares de poblaciones, la utilización de todos los grupos contemplados en la tesis generaría un total de 164 comparaciones posibles (82 diagramas de tamaño y 82 de forma). La reducción a cuatro grupos permite analizar la variación a grandes rasgos, a partir de doce diagramas, que reflejen las variaciones en tamaño y en forma.

ANÁLISIS DE PERMUTACIÓN DE MATRICES Y DISEÑO DE MATRICES

En Biología en general, y en Antropología Biológica en particular, las relaciones entre los individuos o grupos de los mismos suelen expresarse en forma de matriz de correlaciones o distancias. Ejemplos clásicos son las distancias genéticas, morfológicas, lingüísticas, geográficas, de parentesco o de algún indicador ambiental. Además, muchos interrogantes antropológicos pueden ser abordados comparando los patrones poblacionales de diferencia o similitud obtenidos a partir de distintos tipos de información.

De manera similar, el investigador puede plantear o construir una matriz de relaciones hipotéticas entre pares de entidades que reflejen alguna idea preconcebida acerca de cómo la separación o divergencia pudo llevarse a cabo. Estas matrices son llamadas matrices de diseño (Livshits et al. 1991, Sokal et al. 1992, 1997, Waddle 1994, Waddle et al. 1998) y son sumamente útiles cuando tanto los datos, como las hipótesis en danza pueden expresarse en forma de matrices.

En un estudio típico de permutación de matrices, las diferencias entre las muestras son estimadas a partir de un carácter observable en la población y son expresadas en una matriz de distancias. Paralelamente, se utilizan las diferencias hipotéticas esperadas bajo un modelo dado para construir una matriz de diseño (Waddle et al. 1998). Una matriz de diseño describe las distancias relativas entre las poblaciones esperadas bajo determinado escenario.

El nivel de asociación entre las diferentes matrices fue estimado a partir de pruebas de Mantel (Mantel 1967) y pruebas de Smouse-Long-Sokal (Smouse et al. 1986), que fueron utilizadas como una extensión del test de Mantel cuando fue necesario estimar si la asociación entre una matriz A y otra B resulta significativa al mantener constantes una o más matrices C, D, etc. Esta prueba es útil para evaluar la correlación parcial entre dos matrices una vez que los efectos de la distancia geográfica (o de otros modelos) son eliminados. Tanto las pruebas de Mantel como las de Smouse-Long-Sokal fueron realizadas con el programa NTSYS pc, versión 2.10d (rutina mxcomp). Los valores p fueron obtenidos luego de 100000 permutaciones sobre 362880 (9!) posibles permutaciones.

Para el caso del poblamiento de la Patagonia, las matrices de diseño fueron obtenidas teniendo en cuenta diversos escenarios de poblamiento y los modelos se describen a continuación:

MODELO DE AISLAMIENTO ADAPTATIVO (MAA, FIGURA 26)

Bajo este modelo, la evolución de estrategias adaptativas diferentes es el principal factor que da lugar a las diferencias craneofaciales observadas en las poblaciones patagónicas y fueguinas. En consecuencia, las poblaciones que comparten estilos de vida similares (entendidos aquí como caza y recolección terrestre o marina) fueron separadas por una distancia hipotética de cero (e.g. $d_{(NECH-TFTE)}=0$), mientras que los pares de poblaciones con estrategias adaptativas diferentes fueron separados por un uno (e.g. $d_{(NECH-TFMA)}=1$).

	TFMA	TFTE	SSCR	LACH	NECH	NERN	LAJU	NPRE	RPAM
TFMA	0,00								
TFTE	1,00	0,00							
SSCR	1,00	0,00	0,00						
LACH	1,00	0,00	0,00	0,00					
NECH	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00				
NERN	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00			
LAJU	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
NPRE	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
RPAM	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

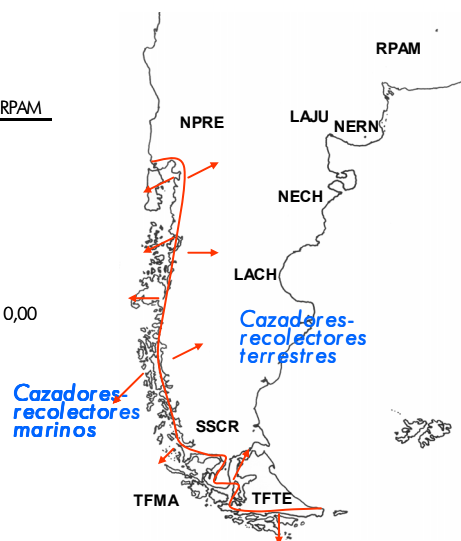


Figura 26: Modelo de Aislamiento Adaptativo (MAA). Ver texto para explicación del modelo.

MODELO DE AISLAMIENTO GEOGRÁFICO (MAG, FIGURA 27)

En este escenario se plantea la hipótesis de que el aislamiento originado por la conformación del estrecho de Magallanes y por la cordillera de los Andes genera una mayor afinidad entre individuos que han quedado en el mismo margen del accidente geográfico en cuestión. Así, las diferencias entre las poblaciones fueguinas deben ser menores (fueron separadas por una distancia de 0) ya que comparten un mismo

ámbito de aislamiento geográfico (e.g. $d_{(TFMA-TFTE)}=0$). Paralelamente, las comparaciones entre grupos fueguinos y patagónicos reciben un valor de 1 (e.g. $d_{(NECH-TFTE)}=1$).

	TFMA	TFTE	SSCR	LACH	NECH	NERN	LAJU	NPRE	RPAM
TFMA	0,00								
TFTE	0,00	0,00							
SSCR	1,00	1,00	0,00						
LACH	1,00	1,00	0,00	0,00					
NECH	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00				
NERN	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00			
LAJU	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
NPRE	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
RPAM	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

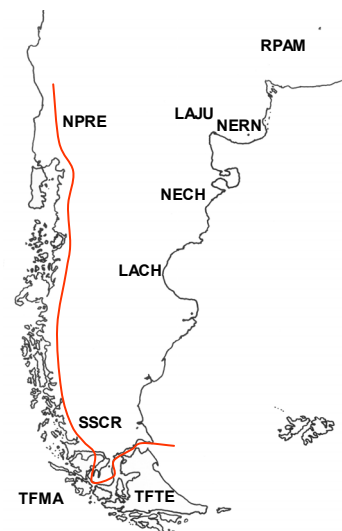


Figura 27: Modelo de Aislamiento Geográfico (MAG). Ver texto para explicación del modelo.

MODELO DE AISLAMIENTO GEOGRÁFICO ATENUADO (MAGA, FIGURA 28)

Este modelo es una derivación del modelo anterior y se fundamenta en que, en este caso, las poblaciones del archipiélago chileno representan un papel de “puente” entre ambos *stocks*, el fueguino y el patagónico, a través de los Andes meridionales. Esta posibilidad fue sugerida por Mena (1987), y dada la amplia distribución de las poblaciones canoeras puede sospecharse cierto grado de contacto con grupos continentales. La matriz de diseño es igual a la anterior, excepto porque la comparación entre TFMA y SSCR recibe un valor intermedio de 0,5 (e.g. $d_{(SSCR-TFMA)} = 0,5$).

	TFMA	TFTE	SSCR	LACH	NECH	NERN	LAJU	NPRE	RPAM
TFMA	0,00								
TFTE	0,00	0,00							
SSCR	0,50	1,00	0,00						
LACH	1,00	1,00	0,00	0,00					
NECH	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00				
NERN	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00			
LAJU	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		
NPRE	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
RPAM	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

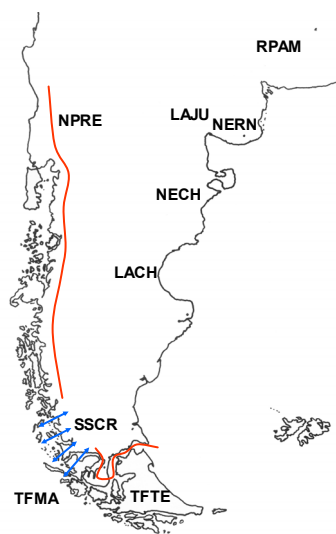


Figura 28: Modelo de Aislamiento Geográfico Atenuado (MAGA) Ver texto para explicación del modelo.

MODELOS ANTERIORES CONTEMPLANDO DIFERENTES GRADOS DE ARAUCANIZACIÓN (MAAY A, MAGY A, MAGAY A, FIGURA 29).

Los modelos anteriores (MAA, MAG y MAGA) fueron modificados para formar tres nuevos modelos (MAAyA, MAGyA, MAGAyA) contemplando la evidencia etnográfica (Casamiquela 1990, Martinic 1999) y arqueológica (Mena 1997) que reporta la existencia de una oleada inmigratoria proveniente de Chile central y penetrando a través de los Andes orientales hacia los ambientes precordilleranos (ver sección 4.5). De acuerdo a datos etnográficos y toponímicos (Casamiquela 1990), las poblaciones más afectadas por la oleada araucanizante deberían ser NPRE en primer grado y luego RPAM (en efecto el grupo RPAM hablaba la lengua araucana, con lo cual el contacto cultural parece claro en este caso). Dado que este flujo génico actuaría homogeneizando las diferencias previas entre NPRE y RPAM, pero a su vez distanciándolos de los grupos restantes que no sufrieron el impacto de la Araucanización, se decidió aumentar la distancia hipotética de estos dos grupos en una unidad (ó dos ó tres unidades) con respecto a los demás, y asumir que la distancia entre NPRE y RPAM es igual a 0. El grado de impacto de la oleada araucanizante se simuló sumando diferentes valores (1, 2 ó 3) a la distancia original entre NPRE (o RPAM) y las restantes poblaciones. Así por ejemplo, en el modelo original MAA la

distancia entre NECH y RPAM es $d_{(NECH-RPAM)} = 0$ (porque comparten la misma estrategia adaptativa), en cambio en MAAyA esta distancia pasa a ser 1, porque NECH no ha sufrido el impacto migratorio araucano, en MAAyA2 la distancia pasa a ser 2, porque el grado de mestizaje entre RPAM y araucanos es el doble de importante que las diferencias de estilo de vida, y en MAAyA3 es igual a tres, porque las diferencias son tres veces mayores. De esta manera, se puede simular un escenario de migración araucana débil a fuerte, y superimponerlo sobre los tres modelos básicos planteados al principio.

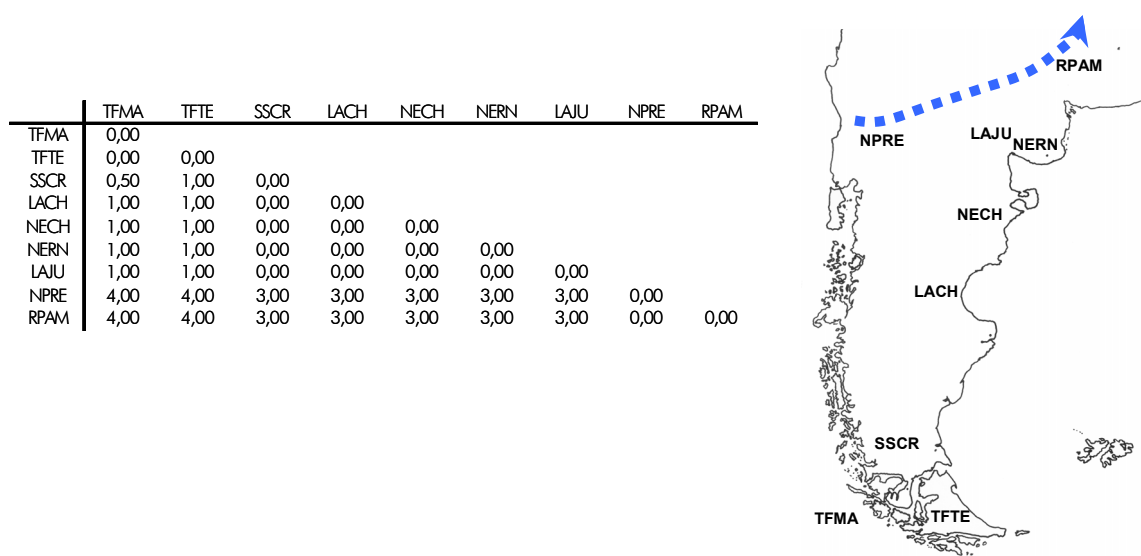


Figura 29: Modelos Anteriores contemplando diferentes grados de Araucanización (MAAyA, MAGyA, MAGAyA). Se repiten los tres modelos anteriores pero superimponiendo una oleada inmigratoria desde Araucanía. Bajo estos nuevos modelos, la oleada araucanizante reduce las distancias entre NPRE y RPAM y aumenta la distancia entre estos dos grupos y los restantes. La tabla refleja las distancias de diseño para un modelo específico donde las distancias entre los grupos araucanizados y los restantes se magnifican tres veces del modelo inicial MAGA.

MODELO DE AISLAMIENTO GEOGRÁFICO ATENUADO + ARAUCANIZACIÓN + CORREDOR MIGRATORIO (MAGAYAYC, FIGURA 30).

Se trata del modelo más complejo de los aquí implementados y puede entenderse como una proposición formal para entender el poblamiento y la dinámica de las poblaciones patagónicas estudiadas. En este modelo, y yendo de sur a norte, las poblaciones interactúan de la siguiente manera. En primer lugar, los tres grupos más meridionales (TFMA, TFTE y SSCR) están distanciados de los más norteños

(NPRE y RPAM) 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. A su vez, los tres 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 tres grupos involucrados. Estas tres poblaciones fueron separadas entre sí con una distancia de cero. Hacia el norte, 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. Este corredor, que probablemente tuvo un sentido económico y cultural, fue propuesto por Casamiquela (1990) a partir de datos etnográficos, lingüísticos y arqueológicos. Así, las poblaciones de ese corredor (LACH, NECH, NERN y LAJU) 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 NERN y LAJU habitaron aproximadamente el mismo punto de este corredor) simplemente se suma la distancia a lo largo de los pasos necesarios: (e.g. $d_{(LACH-TFTE)}=1$; $d_{(LACH-NERN)}=2$). Finalmente, a este escenario se le sobre impone un fenómeno de migración araucana moderado para las poblaciones cercanas a la oleada ($d_{(RPAM-NERN)}=1$).

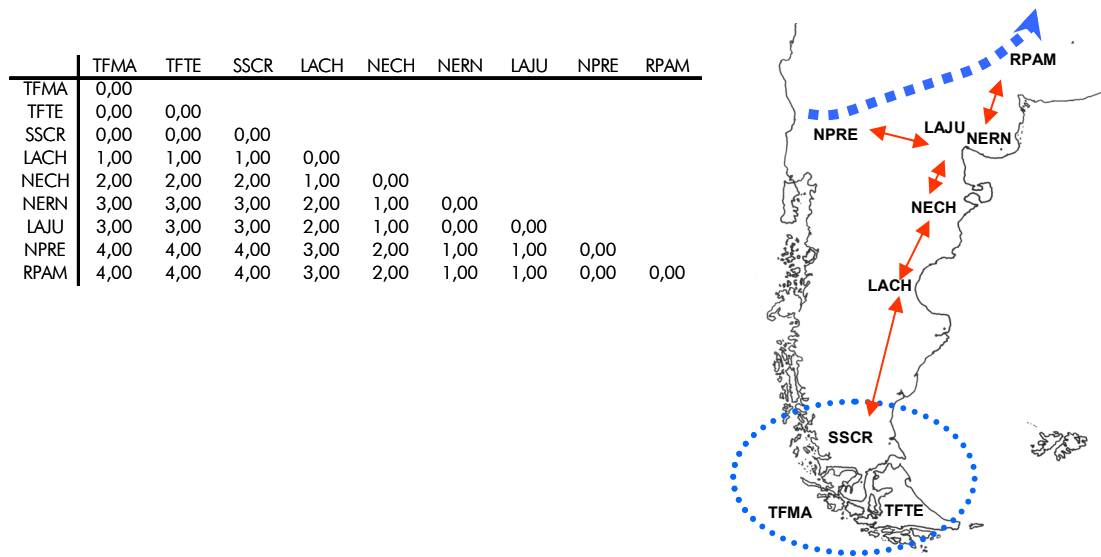


Figura 30: Modelo de Aislamiento Geográfico Atenuado+Araucanización+Corredor Migratorio (MAGAyA_YC). Sobre un escenario de araucanización impuesto sobre NPRE y RPAM, y uno de flujo génico mantenido entre las poblaciones meridionales se despliega un esquema de “corredor” migratorio sobre las poblaciones LAJU yNERN, NECH, y LACH. El flujo génico de estos grupos del corredor con los stocks meridionales o araucanizados es función de su distancia geográfica.

MODELO DE DISTANCIAS CLIMÁTICAS (CLIMA)

El objetivo de este modelo es evaluar si las diferencias climáticas entre los sitios donde fueron colectadas las muestras se asocian con las diferencias en la morfología craneofacial, siguiendo la metodología propuesta por Rothhammer y Silva (1990). Los datos sobre la temperatura promedio anual, la temperatura máxima promedio, la temperatura mínima promedio (en grados centígrados) y la precipitación anual (en milímetros) se obtuvieron de Rothhammer y Silva (1990) y del servicio Weatherbase (www.weatherbase.com). Se cuantificó el efecto independiente de todas las variables climáticas a partir de un análisis de Componentes Principales (Manly 1994). Los dos primeros componentes principales explicaron el 94 % de la variación, definiendo el primer componente la información de la temperatura, y el segundo la información acerca de las precipitaciones. A continuación se obtuvieron los *scores* de cada población para los componentes principales 1 y 2. La suma de cuadrados de las diferencias entre cada par de poblaciones (distancia euclidiana) fue utilizada para construir una matriz de distancias climáticas, que resume las diferencias en las variables climáticas citadas anteriormente.

Además de las tres matrices de diseño, fue construida una matriz de distancias geográficas (G), en la cual los elementos son las distancias en kilómetros entre las muestras. Esta matriz fue utilizada para el desarrollo de los test Smouse-Long-Sokal (1986), donde los modelos anteriores son puestos a prueba por segunda vez, pero haciendo constantes los efectos de la separación geográfica entre muestras. Así por ejemplo, cuando la distancia hipotética entre dos poblaciones sea igual a 0, este cero se transformará en el residuo de la regresión (para ese par de poblaciones) entre la distancia geográfica y los valores hipotéticos de la matriz de diseño. Esto es una manera de “suavizar” los efectos de algunos modelos demasiado simples (MAA por ejemplo) donde la matriz solo tiene dos tipos de elementos: ceros y unos.

ALGUNAS CONSIDERACIONES SOBRE LA PERMUTACIÓN DE MATRICES

Lyle Konigsberg (1997) recopiló una serie de errores metodológicos que deben evitarse en los estudios de permutación de matrices destinados a evaluar modelos que compiten para explicar el poblamiento de una región. Se comentarán brevemente estos ítems (Konigsberg 1997, pags. 486-487), y cómo han sido contemplados en este estudio.

- 1) *Distancias Sesgadas*: Las distancias deben estar corregidas en función del tamaño muestral de los grupos, con el fin de evitar sesgos debidos a tamaños muestrales pequeños. En el presente trabajo, las matrices de distancia utilizadas incluyen la corrección de tamaño de la muestra.
- 2) *Valores p mal estimados*: Los valores p pueden verse sesgados a causa de un número bajo de permutaciones o a partir del redondeo de los decimales. Para evitar este problema, se ha utilizado un número de permutaciones de 100000, que es uno o dos órdenes de magnitud superior a lo presentado en la mayoría de los artículos en la materia. Si bien esto implica mucho tiempo de espera hasta que el programa arroja el resultado del valor- p , es recomendable optar por un alto número de permutaciones que permitan una estabilización de la probabilidad. Por otro lado, se mantuvo el mismo número de decimales (tres) a lo largo de todas las pruebas y para todas las matrices.

- 3) *Aplicación incorrecta de las distancias biológicas:* Konigsberg recomienda la utilización de las distancias de Mahalanobis, en lugar de otros índices de distancias que no incluyen en su filosofía la posible asociación entre rasgos. La utilización de estos índices supone una total independencia en la expresión de los rasgos, lo cual es un supuesto biológicamente irreal. En el caso aquí presente, se han utilizado distancias que tienen en cuenta la interdependencia entre los rasgos. Para VH, se implementó la Distancia Generalizada de Mahalanobis, contemplada en el modelo Relethford-Blangero. Para CF las distancias son obtenidas a partir de *scores* canónicos, que a su vez son calculados ponderando las diferencias entre los valores de las variables mediante la matriz de varianzas/covarianzas, es decir, un procedimiento similar al de las Distancias de Mahalanobis. Finalmente, las MMD obtenidas a partir de EPI se han obtenido a partir de rasgos cuya falta de asociación fue previamente evaluada mediante correlación tetracórica, no existiendo rasgos interrelacionados significativamente.
- 4) *Imposibilidad de especificar matrices de distancia hipotética:* Konigsberg (1997) se refiere en este punto al problema de la desigualdad triangular. Esto es, una matriz de diseño no puede violar el principio de desigualdad del triángulo. Este principio implica que, dados tres objetos, A, B y C, la distancia A-B sumada a la distancia B-C sólo puede ser mayor o igual a la distancia A-C (figura 31). La violación de este principio es incongruente con la aplicación de cualquier modelo genético poblacional (Konigsberg 1997). Los modelos explicados anteriormente no violan el principio de la desigualdad del triángulo.

Konigsberg (1997) nombra dos inconvenientes más, pero haciendo referencia a un artículo en particular (Waddle 1994) y no se desarrollan aquí por no tener sentido en el diseño experimental planteado.

El cumplimiento de las recomendaciones anteriores no garantiza que el modelo que mejor ajuste a la variación craneofacial sea el mejor en términos explicativos. No obstante la aplicación de modelos meticulosamente construidos, y de compleji-

dad creciente, brinda hipótesis de trabajo sumamente interesantes para la investigación futura y para ser puestas a prueba mediante métodos independientes.

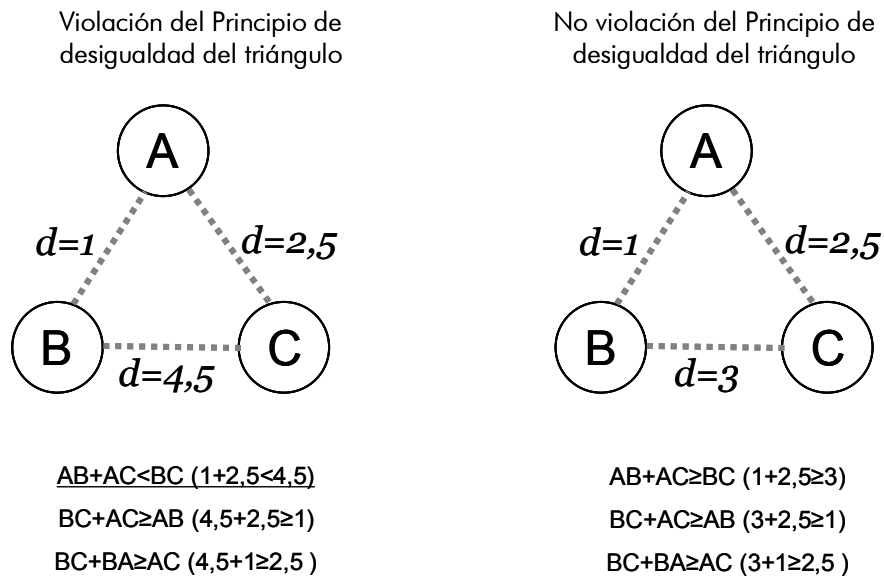


Figura 31: Esquematización de dos relaciones hipotéticas entre tres poblaciones (A, B y C), una de las cuales (igualdad subrayada) no cumple el principio de la desigualdad del triángulo (Konigsberg 1997).

CAPÍTULO VI

RESULTADOS

6.1 ANÁLISIS PREVIOS Y DEPURACIÓN DE LA MUESTRA

DETECCIÓN DE VALORES ABERRANTES, NORMALIDAD Y HOMOSCEDASTICIDAD EN LAS SERIES

Los valores aberrantes se debieron en la mayoría de los casos a errores en la transcripción de los datos desde las planillas originales a la hoja de cálculo electrónica, o bien a fallos en la medición original. En el primer caso el error fue subsanable, mientras que en el segundo el dato aberrante fue eliminado.

Todas las variables métricas observadas se distribuyeron según una distribución normal ($p > 0,05$) y fueron homoscedásticas.

PROBLEMAS DE INDETERMINACIÓN

Sobre un total de 659 cráneos, 69 (10,47%) presentaron sexo dudoso. De estos 69 cráneos, 29 fueron asignados al sexo contrario que se había determinado inicialmente con dudas, mientras que en los restantes 40 el análisis estadístico confirmó el sexo sospechado *a priori*. En resumen, alrededor de un 6,06% de las determinaciones de sexo totales fueron ratificadas y aproximadamente un 4,40% rectificadas mediante Análisis Discriminante. Las variables de Howells y Componentes Funcionales que mejor discriminaron el sexo de los individuos fueron (códigos de acuerdo al Anexo I): ZYB (Lambda = 0,680, F = 229,6); MDH (Lambda = 0,588, F = 170,7); IML (Lambda = 0,571, F = 121,7); OBB (Lambda = 0,558, F = 95,8); BPL (Lambda = 0,550, F = 79,1); NPH (Lambda = 0,543, F = 67,7); XCB (Lambda = 0,529, F = 53,6); ZMB (Lambda = 0,524, F = 48,5) y EKB (Lambda = 0,515, F = 45,1).

Sobre un total de 659 cráneos, 70 (10,62%) presentaron deformación dudosa, 38 (5,76% del total) fueron reasignados como no deformados y 32 (4,85% del total) como deformados a partir del Análisis Discriminante. Las VH y CF que mejor contribuyeron a la función discriminante entre deformados y no deformados fueron: NL (Lambda = 0,814, F = 114,2); XCB (Lambda = 0,692, F = 111,2); NPH (Lambda = 0,658, F = 86,2); NMH (Lambda = 0,642, F = 69,2); OBB (Lambda = 0,632, F = 57,7); ZMB (Lambda = 0,622, F = 50,2); OCC (Lambda = 0,613, F = 44,6); BPL (Lambda = 0,608, F = 39,7); AUB (Lambda = 0,604, F = 35,9) y AA (Lambda = 0,600, F = 32,8).

VALORES PERDIDOS

El porcentaje de valores perdidos en la muestra fue de un 5,55 % para variables métricas (variables de Howells y componentes funcionales medidos sobre 561 individuos) y de un 5,39 % para los rasgos epigenéticos (sobre un total de 659 individuos). Estos porcentajes reflejan una ligera ventaja de los rasgos epigenéticos a la hora de trabajar con material fragmentario (Berry y Berry 1967, Hauser y De Stefano 1989). Dado que los rasgos epigenéticos registrados se distribuyen aproximadamente en todos los huesos del cráneo, y dada su ubicación relativamente restringida en la topología de cada hueso, la distribución de los valores perdidos en cada uno de los rasgos puede ser utilizada para explorar el patrón de fragmentación de la muestra. Esto nos permite saber qué partes del cráneo se conservan con mayor frecuencia en las colecciones. Este análisis simple y conciso se refleja en la figura 32 donde se observa que la estructura ausente con mayor frecuencia es la mandíbula (ausente en un 45,19 % de los cráneos, por lo cual fue descartada de todos los análisis de esta tesis) y la parte mejor conservada corresponde al hueso frontal (ausente sólo en el 0,15% de los individuos considerados). Estos valores perdidos se originan principalmente en el estado fragmentario de algunos cráneos, lo que impide la observación de determinado punto craneométrico o rasgo en particular.

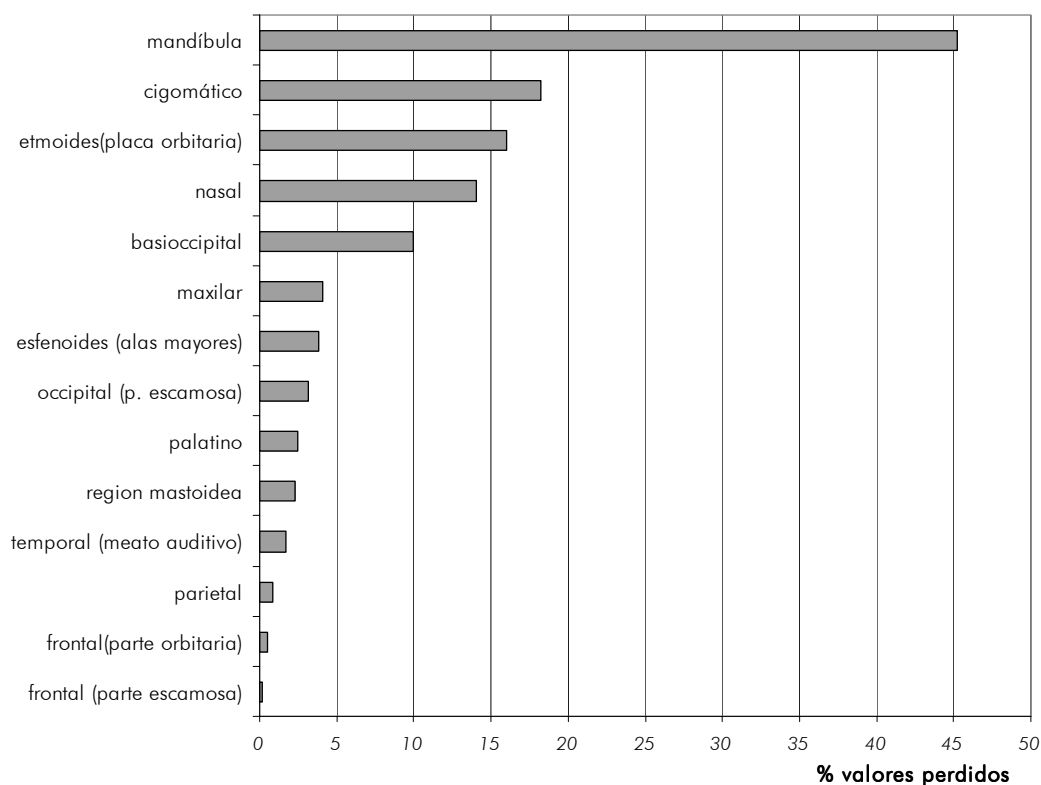


Figura 32: Porcentaje de valores perdidos en distintos huesos del cráneo, obtenidos a partir de la frecuencia de rasgos epigenéticos observables en cada uno de ellos.

BILATERALIDAD

Las observaciones en el lado izquierdo y derecho fueron colapsadas en una frecuencia única para cada rasgo, de acuerdo a Konigsberg (1990). Las frecuencias se presentan en la Tabla AIII.3 del Anexo III.

EFEECTO DEL SEXO

En las tablas 7, 8, y 9 se presentan los resultados del ANOVA y las pruebas de X^2 calculados sobre las variables de Howells, componentes funcionales y rasgos epigenéticos respectivamente.

El efecto global del sexo fue significativo ($F=4,73$; $GL=28$; $p=0,000$) sobre las variables de Howells (tabla 7). Cuando se explora el efecto del factor sobre las variables se observa la fuerte influencia de este factor sobre la totalidad de ellas. Esta diferencia se debe principalmente a tamaño (siendo los femeninos menores en tamaño a los masculinos), ya que cuando la muestra es estandarizada en valores z y se vuelve a

realizar el ANOVA el efecto del sexo se vuelve no significativo en todas las variables, como era predecible.

En la tabla 8 se listan los resultados de las pruebas de ANOVA realizadas sobre las series de índices volumétricos y morfométricos de los Componentes Funcionales del cráneo. En términos globales el sexo ($F=2,81$; $GL=17$; $p=0,000$) fue un factor significativo. Los resultados presentados en la tabla 8 remarcan claramente que las diferencias entre los sexos son principalmente debidas al tamaño, presentando las mujeres un menor volumen en todos sus índices volumétricos. Nueve índices volumétricos, principalmente faciales, de un total de doce, mostraron diferencias significativas entre sexos. En cuanto a la forma, puede observarse que no presenta un dimorfismo sexual marcado. En efecto, sólo dos (IMNP e IMO) de los nueve índices morfométricos mostraron un efecto significativo del factor. Para disminuir la sensibilidad de los componentes funcionales al efecto del sexo, los análisis subsiguientes se llevarán a cabo solamente sobre las series femeninas.

El patrón de expresión de los rasgos epigenéticos (tabla 9) se ve afectado por el efecto del sexo en algunos casos particulares. Para el caso del sexo, el estadístico X^2 resultó significativo para la sutura infraorbitaria, el wormiano occipito-mastoideo (más frecuentes en femeninos), el tubérculo cigomático y el foramen mastoideo (más frecuentes en masculinos). Dado que el factor sexo sólo influyó a estos rasgos, los análisis subsiguientes fueron realizados sobre individuos femeninos y masculinos agrupados, pero descartando los rasgos afectados por el sexo.

EFFECTOS DE LA DEFORMACIÓN ARTIFICIAL

En la tabla 7 se listan los resultados del ANOVA sobre las variables de Howells. El efecto global fue significativo ($F=5,464$; $GL=84$; $p=0,000$). Se observa que el factor afectó principalmente a las grandes dimensiones de anchura (XCB, XFB, AUB, ASB, M9), altura (BBH) y longitud (GOL, FRC, PAC, OCC) del neurocráneo, aunque también se vieron afectadas cuatro variables faciales (NPH, OBH, DKB, M46). A pesar de ello, en líneas generales puede afirmarse que la deformación no alcanza a afectar dimensiones de estructuras faciales y que su efecto se centra principalmente en las grandes dimensiones del cráneo neural. Cuando se realizan las pruebas considerando únicamente a los deformados plano lámbdicos, preponderan-

tes en la muestra, los resultados son similares, aunque desaparece el efecto sobre las variables faciales (resultados no expuestos). En el caso de la deformación artificial, donde la opción de estandarizar el tamaño no solucionaría la variabilidad añadida por los cambios en la forma, se utilizará una de dos posibles soluciones dependiendo del análisis en cuestión: se maximizará el tamaño muestral, incluyendo todos los cráneos pero excluyendo las variables afectadas por el efecto deformación, con el fin de no debilitar el número de observaciones en aquellas muestras en que la exclusión de los individuos deformados influya drásticamente en el tamaño muestral (esto ocurre solamente en los grupos LACH, NERN, SGAX y OLMO); o bien se descartarán los individuos deformados de la muestra en cuestión.

La interacción entre sexo y deformación resultó no significativa ($F=0,983$; $GL=84$; $p=0,525$).

El efecto de la deformación artificial craneana sobre los componentes craneofuncionales fue globalmente significativo (tabla 8, $F=2,335$; $GL=51$; $p=0,000$). Éste se concentra principalmente en el tamaño del neurocráneo anterior (IVNA) y posterior (IVNP), el primero adquiere mayor volumen en deformados en respuesta compensatoria a la presión ejercida en el neurocráneo posterior que disminuye de tamaño en deformados. Como parte de este mecanismo, es probable que el neurocráneo medio no se vea afectado estadísticamente. El volumen del componente ótico también se ve afectado (disminuye en deformados plano lámbdicos), probablemente debido a la cercanía topológica con la zona deformada. Asimismo, estos cambios en la forma repercuten (en el sentido contrario al cambio en los índices volumétricos) en los índices morfométricos del neurocráneo anterior, posterior y ótico. Esto evidencia a) el efecto localizado de la deformación sobre determinados componentes del cráneo, y b) la existencia de crecimiento compensatorio reflejada en el “par acción-reacción” formado por el neurocráneo anterior y posterior. Estos resultados no se ven modificados cuando se consideran solamente los deformados plano lámbdicos. Al igual que en el caso del sexo, se eliminará de los análisis craneofuncionales a los individuos deformados.

El efecto global de la interacción entre sexo y deformación fue no significativo sobre los componentes funcionales ($F=1,184$; $GL=51$; $p=0,117$).

En el caso de los rasgos epigenéticos (tabla 9), el efecto de la deformación artificial se registró en el caso del foramen etmoides anterior ex-sutural (FEAE), el wormiano coronal (WOCO), (más frecuentes en no deformados), el tubérculo cigomático (TUZI), y el wormiano occipito-mastoideo (WOOM), (más frecuentes en deformados)

El análisis log-lineal no detectó ninguna asociación significativa entre sexo y deformación.

En lo subsiguiente, el agrupamiento de los cráneos de distintos sexos y deformaciones se realizará descartando los rasgos anteriormente citados.

El efecto de la deformación artificial en tanto fuente de variabilidad será investigado más adelante en la sección 6.2.

Tabla 7: Resultados de las pruebas de ANOVA realizadas sobre el conjunto de caracteres VH para los factores sexo y deformación artificial. En negrita se presentan los resultados significativos. V.dep: variable dependiente, SC: suma de cuadrados, GL: grados de libertad, CM: cuadrados medios.

Fuente de Variación	V. dep.	SC	GL	CM	F	p
SEXO ↓	GOL	7115,4	1	7115,4	86,9	0,000
	BNL	1767,8	1	1767,8	82,9	0,000
	BBH	2659,5	1	2659,5	69,2	0,000
	XCB	2643,9	1	2643,9	52,8	0,000
	XFB	2478,8	1	2478,8	70,2	0,000
	ZYB	10236,0	1	10236,0	237,2	0,000
	AUB	6779,5	1	6779,5	151,2	0,000
	ASB	1851,2	1	1851,2	81,9	0,000
	BPL	916,1	1	916,1	33,0	0,000
	NPH	2412,3	1	2412,3	98,3	0,000
	NLH	1131,2	1	1131,2	103,6	0,000
	NLB	36,5	1	36,5	11,0	0,001
	MAB	1200,6	1	1200,6	97,7	0,000
	MDH	3226,1	1	3226,1	214,5	0,000
	OBH	30,4	1	30,4	7,2	0,008
	OBB	452,2	1	452,2	92,4	0,000
	DKB	95,3	1	95,3	18,6	0,000
	ZMB	5193,1	1	5193,1	181,2	0,000
	FMB	3042,9	1	3042,9	183,7	0,000
	EKB	1910,6	1	1910,6	123,0	0,000
	IML	1224,8	1	1224,8	143,1	0,000
	FRC	2003,6	1	2003,6	63,4	0,000
	PAC	1395,1	1	1395,1	22,9	0,000
OCC	407,2	1	407,2	10,0	0,002	
M9	1225,1	1	1225,1	76,5	0,000	
M43	3423,6	1	3423,6	183,3	0,000	
M46	3822,0	1	3822,0	148,9	0,000	
M55	1431,1	1	1431,1	118,9	0,000	
DEFORM. ↓	GOL	7813,5	3	2604,5	32,2	0,000
	BNL	106,7	3	35,6	1,5	0,225
	BBH	629,4	3	209,8	5,0	0,002
	XCB	4273,7	3	1424,6	30,1	0,000
	XFB	2709,8	3	903,3	25,8	0,000
	ZYB	337,5	3	112,5	1,8	0,138
	AUB	1600,7	3	533,6	9,8	0,000
	ASB	475,5	3	158,5	6,3	0,000
	BPL	45,1	3	15,0	0,5	0,675
	NPH	274,6	3	91,5	3,2	0,023
	NLH	33,3	3	11,1	0,9	0,462
	NLB	18,9	3	6,3	1,9	0,132
	MAB	49,8	3	16,6	1,2	0,327
MDH	67,2	3	22,4	1,1	0,358	
OBH	34,4	3	11,5	2,7	0,046	
OBB	25,4	3	8,5	1,5	0,216	

Tabla 7: (Continuación).

Fuente de Variación	V. dep.	SC	GL	CM	F	p
	DKB	49,2	3	16,4	3,1	0,025
	ZMB	291,7	3	97,2	2,6	0,052
	FMB	8,4	3	2,8	0,1	0,945
	EKB	6,5	3	2,2	0,1	0,952
	IML	52,0	3	17,3	1,6	0,183
	FRC	1287,2	3	429,1	13,0	0,000
	PAC	2131,9	3	710,6	11,9	0,000
	OCC	1458,4	3	486,1	12,4	0,000
	M9	170,1	3	56,7	3,2	0,024
	M43	26,3	3	8,8	0,4	0,787
	M46	332,3	3	110,8	3,5	0,016
DEFORM.* SEXO	M55	99,0	3	33,0	2,3	0,078
↓	GOL	161,3	3	53,8	0,8	0,495
	BNL	71,8	3	23,9	1,1	0,336
	BBH	53,2	3	17,7	0,5	0,704
	XCB	155,3	3	51,8	1,2	0,309
	XFB	164,9	3	55,0	1,8	0,150
	ZYB	317,1	3	105,7	2,5	0,061
	AUB	292,4	3	97,5	2,3	0,077
	ASB	118,1	3	39,4	1,8	0,147
	BPL	73,5	3	24,5	0,9	0,450
	NPH	93,2	3	31,1	1,3	0,279
	NLH	62,8	3	20,9	1,9	0,124
	NLB	6,4	3	2,1	0,6	0,584
	MAB	46,3	3	15,4	1,3	0,288
	MDH	53,1	3	17,7	1,2	0,314
	OBH	11,9	3	4,0	0,9	0,422
	OBB	10,3	3	3,4	0,7	0,548
	DKB	38,6	3	12,9	2,6	0,054
	ZMB	21,9	3	7,3	0,3	0,858
	FMB	46,2	3	15,4	0,9	0,428
	EKB	40,7	3	13,6	0,9	0,457
	IML	30,7	3	10,2	1,2	0,307
	FRC	21,7	3	7,2	0,2	0,865
	PAC	98,9	3	33,0	0,6	0,631
	OCC	236,9	3	79,0	2,1	0,104
	M9	43,1	3	14,4	0,9	0,437
	M43	34,3	3	11,4	0,6	0,609
	M46	14,1	3	4,7	0,2	0,907
	M55	37,4	3	12,5	1,0	0,373

Tabla 8: Resultados de las pruebas de ANOVA realizadas sobre el conjunto de caracteres CF para los factores sexo y deformación artificial. En negrita se presentan los resultados significativos. V.dep: variable dependiente, SC: suma de cuadrados, GL: grados de libertad, CM: cuadrados medios.

Fuente de Variación	V. dep.	SC	GL	CM	F	p
SEXO	IVNA	187,0	1	187,0	8,8	0,003
	IVNM	17,2	1	17,2	0,3	0,600
	IVNP	53,4	1	53,4	1,5	0,227
	IVOT	11,6	1	11,6	5,9	0,015
	IVN	432,8	1	432,8	20,3	0,000
	INT	193,6	1	193,6	1,1	0,287
	IVO	29,0	1	29,0	13,2	0,000
	IVR	61,0	1	61,0	17,5	0,000
	IVM	183,6	1	183,6	17,4	0,000
	IVA	84,5	1	84,5	10,6	0,001
	IVF	193,4	1	193,4	15,3	0,000
	IFT	1291,7	1	1291,7	26,7	0,000
	IMNF	0,0	1	0,0	0,4	0,518
	IMNA	7,7	1	7,7	3,9	0,050
	IMNM	0,0	1	0,0	0,0	0,930
	IMNP	12,5	1	12,5	4,2	0,040
	IMOT	0,9	1	0,9	3,9	0,050
	IMO	2,6	1	2,6	5,0	0,025
	IMR	0,0	1	0,0	0,0	0,872
	IMM	1,7	1	1,7	1,4	0,231
IMA	0,2	1	0,2	0,1	0,714	
DEFORM.	IVNA	399,8	3	133,3	6,3	0,000
	IVNM	168,5	3	56,2	0,9	0,442
	IVNP	654,8	3	218,3	6,0	0,001
	IVOT	35,6	3	11,9	6,1	0,000
	IVN	167,3	3	55,8	2,6	0,050
	INT	75,3	3	25,1	0,1	0,931
	IVO	1,8	3	0,6	0,3	0,849
	IVR	14,4	3	4,8	1,4	0,250
	IVM	60,5	3	20,2	1,9	0,128
	IVA	18,1	3	6,0	0,8	0,520
	IVF	26,5	3	8,8	0,7	0,554
	IFT	147,4	3	49,1	1,0	0,385
	IMNF	0,0	3	0,0	0,2	0,862
	IMNA	37,0	3	12,3	6,3	0,000
	IMNM	16,2	3	5,4	1,7	0,170
	IMNP	85,6	3	28,5	9,6	0,000
	IMOT	3,9	3	1,3	5,8	0,001
	IMO	3,1	3	1,0	2,0	0,115
	IMR	3,6	3	1,2	2,6	0,050
	IMM	7,2	3	2,4	2,0	0,113
IMA	1,7	3	0,6	0,4	0,728	

Tabla 8: (Continuación).

Fuente de Variación	V. dep.	SC	GL	CM	F	p
DEFORM. *SEXO	IVNA	29,1	3	9,7	0,5	0,711
	IVNM	189,4	3	63,1	1,0	0,388
	IVNP	565,0	3	188,3	5,2	0,002
	IVOT	0,8	3	0,3	0,1	0,933
	IVN	12,9	3	4,3	0,2	0,895
	INT	1289,5	3	429,8	2,5	0,057
	IVO	4,3	3	1,4	0,7	0,581
	IVR	11,1	3	3,7	1,1	0,365
	IVM	91,5	3	30,5	2,9	0,035
	IVA	18,9	3	6,3	0,8	0,501
	IVF	61,7	3	20,6	1,6	0,183
	IFT	342,9	3	114,3	2,4	0,070
	IMNF	0,0	3	0,0	1,7	0,158
	IMNA	13,0	3	4,3	2,2	0,084
	IMNM	12,0	3	4,0	1,2	0,291
	IMNP	27,6	3	9,2	3,1	0,026
	IMOT	0,5	3	0,2	0,8	0,495
	IMO	1,5	3	0,5	1,0	0,398
	IMR	0,9	3	0,3	0,7	0,568
	IMM	5,7	3	1,9	1,6	0,191
	IMA	0,5	3	0,2	0,1	0,938

Tabla 9: Resultados de las pruebas de X^2 sobre los rasgos epigenéticos en función del sexo y la deformación artificial de los individuos. El modelo log-lineal fue implementado para poner a prueba la interacción entre ambos factores. En negrita se presentan los resultados significativos. Los recuadros indican los casos en que no se alcanzaron las condiciones mínimas para calcular el X^2 y se utilizó la prueba phi (Siegel y Castellan 1995).

	Sexo		deformación		Interacción	
	X^2	valor-p	X^2	valor-p	X^2	valor-p
SUME	1,741	0,118	3,251	0,355	12,054	0,359
HESU	0,001	0,975	0,294	0,961	12,107	0,437
FOSU	2,653	0,060	5,428	0,143	16,036	0,189
SUIN	16,279	0,000	6,273	0,099	13,394	0,125
FOIM	0,949	0,516	2,180	0,536	9,437	0,581
FEAE	0,741	0,223	13,706	0,003	9,866	0,274
FEPO	1,36	0,135	3,457	0,326	-	-
ESTR	0,018	0,467	0,038	0,810	7,998	0,713
FONA	0,251	0,339	7,697	0,053	13,403	0,268
TUZI	9,729	0,001	9,349	0,025	5,353	0,499
FOCI	0,200	0,367	6,370	0,095	13,589	0,256
HUEP	1,823	0,115	0,052	0,638	-	-
WOCO	0,001	0,970	0,149	0,004	7,884	0,444
WOBR	0,038	0,341	0,037	0,838	10,053	0,525
WOSA	0,106	0,745	0,066	0,448	13,797	0,244
WOAP	1,822	0,177	0,628	0,890	10,039	0,526
WOLA	0,301	0,583	5,3972	0,113	15,104	0,178
WOAS	0,319	0,572	6,921	0,074	12,338	0,339
WOOM	4,984	0,026	18,021	0,000	7,739	0,257
WHEP	0,097	0,756	5,315	0,150	12,172	0,350
HUIN	0,618	0,432	0,099	0,092	12,019	0,362
CACO	0,015	0,901	2,101	0,552	-	-
FCOD	0,011	0,918	1,582	0,663	11,864	0,373
CAHI	0,753	0,386	5,735	0,125	13,734	0,248
ISSS	0,143	0,705	2,164	0,539	11,532	0,399
FOVI	0,466	0,495	0,067	0,411	11,649	0,390
FESI	0,599	0,439	2,063	0,559	-	-
PPES	0,531	0,466	2,459	0,483	8,711	0,649
PPAL	1,482	0,223	2,373	0,499	11,410	0,409
DETI	2,953	0,086	6,053	0,109	12,190	0,142
PUFY	0,016	0,901	0,101	0,094	9,703	0,286
TOPA	1,299	0,254	23,927	0,000	7,472	0,486
EXAU	2,016	0,156	0,100	0,088	12,173	0,351
FOOC	0,951	0,330	3,304	0,347	14,722	0,195
FOPA	1,529	0,216	0,538	0,911	-	-
FOMA	12,818	0,000	1,268	0,737	6,429	0,696
FOME	1,475	0,225	0,084	0,464	11,932	0,368
TOMA	0,090	0,085	0,098	0,314	13,278	0,275
PUMI	0,761	0,383	0,086	0,447	9,110	0,611

ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA

Las tablas que contienen los resultados de la Estadística Descriptiva de todas las series y para todas las variables, continuas y discretas, se han volcado en el Anexo III.

6.2 LOS FACTORES AMBIENTALES, LA EXPRESIÓN DE LOS RASGOS MORFOLÓGICOS DEL CRÁNEO Y SU INTEGRACIÓN

Thus, although we acknowledge that features are adaptive, it is difficult to use that concept in a testable, “scientific” way. That something has adaptive value implies that it has a specific reason for existing, which is a comfortable way of approaching the Universe, but is not necessarily accurate.

*“Genes, Race and History”
Jonathan Marks*

MINIMIZACIÓN Y MAXIMIZACIÓN ESTADÍSTICA DE LOS FACTORES AMBIENTALES

ADAPTACIÓN AL FRÍO

Los resultados de las correlaciones entre las dimensiones nasales (INAS=NLH/NLB y SNAS=NLH x NLB/2) y la latitud se presentan en las figuras 33

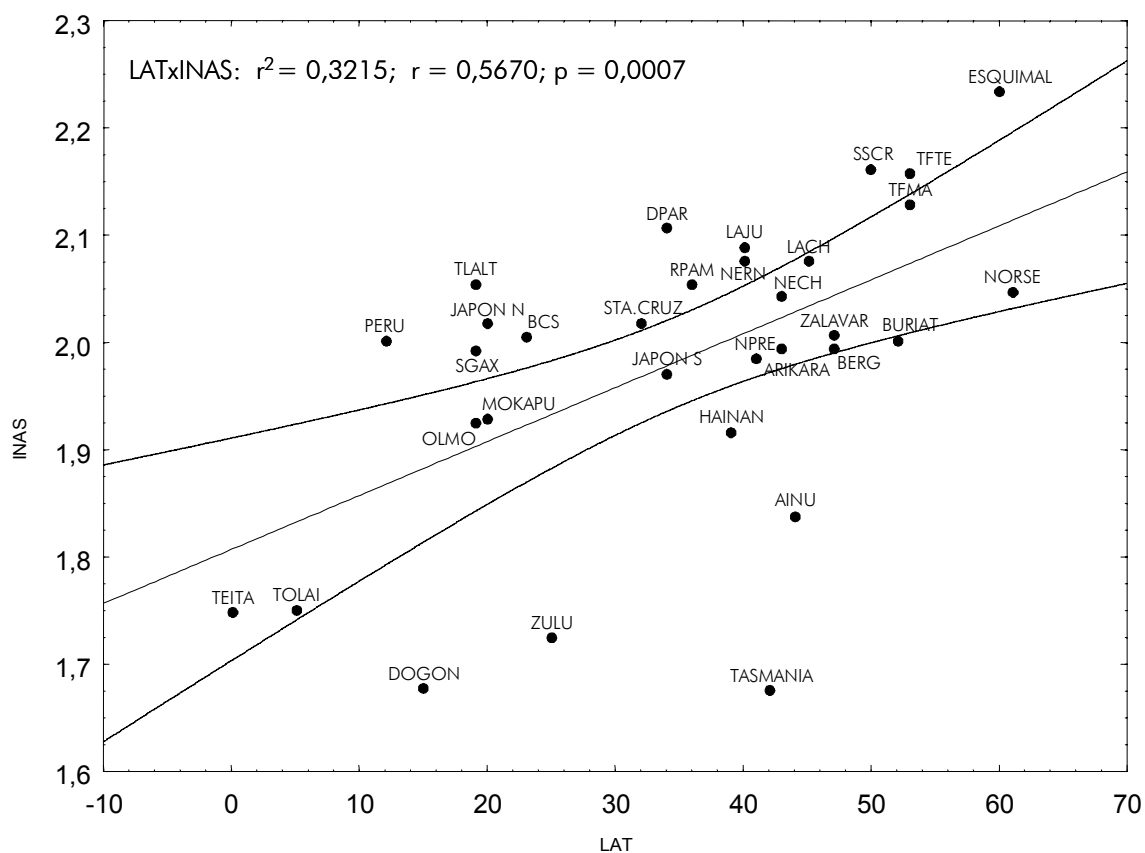


Figura 33: Correlación, ajuste lineal e intervalos de confianza para las muestras en función de su índice nasal (INAS=NLH/NLB) y la latitud. Nótese la cercanía entre los grupos patagónicos y otras poblaciones de ambientes fríos como BURIAT, ESQUIMAL, NORSE, ZALAVAR y BERG.

y 34. En la figura 33 se observa una correlación positiva y muy significativa ($p=0,0007$) entre la latitud e INAS. Dado que este índice refleja la altura de la nariz en relación a su ancho, se deduce que las fosas nasales altas y angostas se encuentran a latitudes mayores. Si bien la varianza explicada es relativamente baja ($r^2=0,3215$) la tendencia general parece consolidarse en este sentido. Existen poblaciones muy apartadas por debajo del ajuste lineal como los Dogon, los Zulu, los Tasmanianos y los Ainú, que presentan valores de INAS menores que lo esperado para la latitud que habitan. No obstante ello, puede especularse que las dimensiones de la nariz, específicamente la altura en función de la anchura, están altamente asociadas a la latitud que habita un grupo en particular.

Con respecto a la superficie nasal (SNAS, figura 34), la correlación es muy baja y no significativa ($p=0,5260$). La nube de puntos no presenta un patrón claro en función de la latitud. Por ejemplo, la gran superficie nasal de los Buriat contrasta

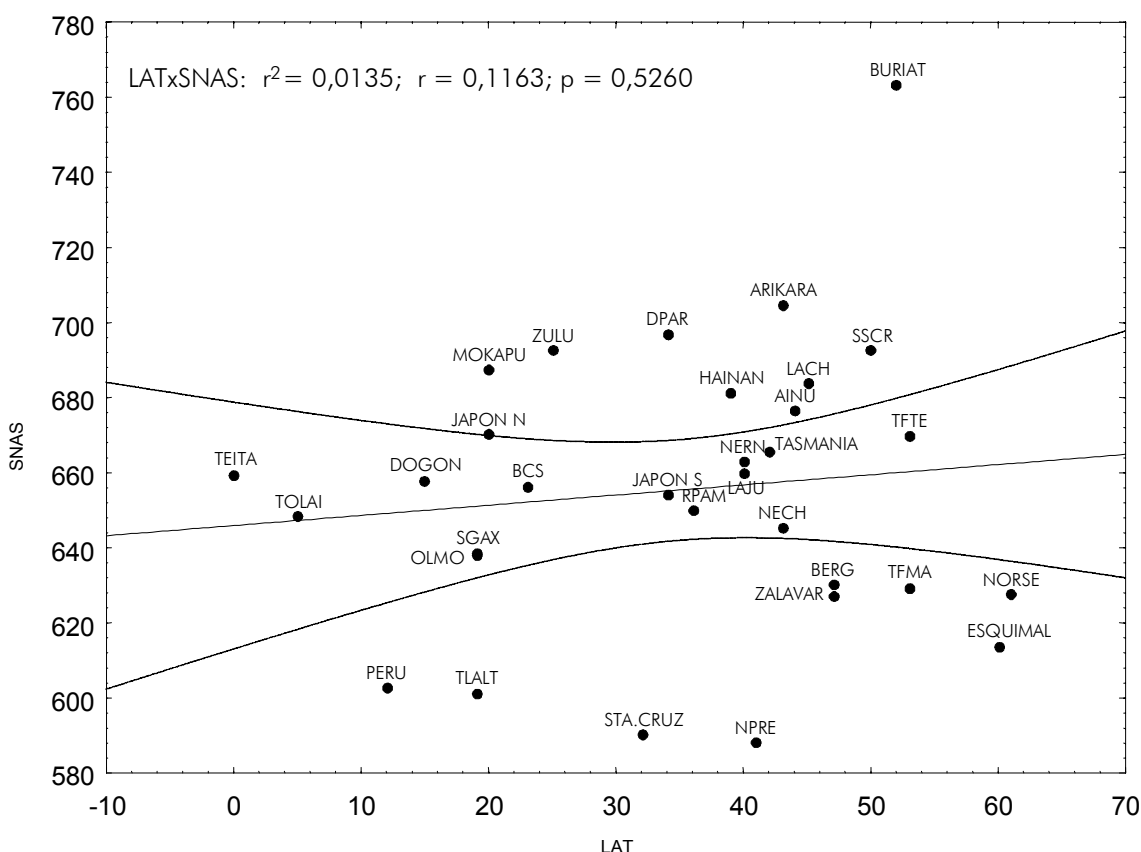


Figura 34: Correlación, ajuste lineal e intervalos de confianza para las muestras en función de su superficie nasal ($SNAS=NLH*NLB/2$) y la latitud.

con los bajos valores de SNAS observados en Esquimales. Ambos grupos habitan latitudes extremas. La misma observación es válida para los grupos que habitan latitudes más bajas.

Las mismas poblaciones fueron analizadas nuevamente pero esta vez considerando un conjunto de 24 variables howellianas (GOL, BNL, BBH, XCB, XFB, ZYB, AUB, ASB, BPL, NPH, NLH, NLB, MAB, MDH, OBH, OBB, DKB, ZMB, FMB, EKB, IML, FRC, PAC, OCC) incluidas la altura y la anchura nasal. El procedimiento para estimar las afinidades entre los grupos fue el cálculo de la Distancia Generalizada de Mahalanobis a partir de un análisis de matrices R (Relethford y Blangero 1990, ver sección 5.6 y Anexo IV). La matriz de distancias fue representada gráficamente mediante Escalamiento Multidimensional (Manly 1994) y el diagrama resultante se presenta en la figura 35. Obsérvese que el patrón de asociación latitudinal ha desaparecido, y que a grandes rasgos, los grupos tienden a asociarse más fuertemente con grupos cercanos geográficamente, más allá de las diferencias

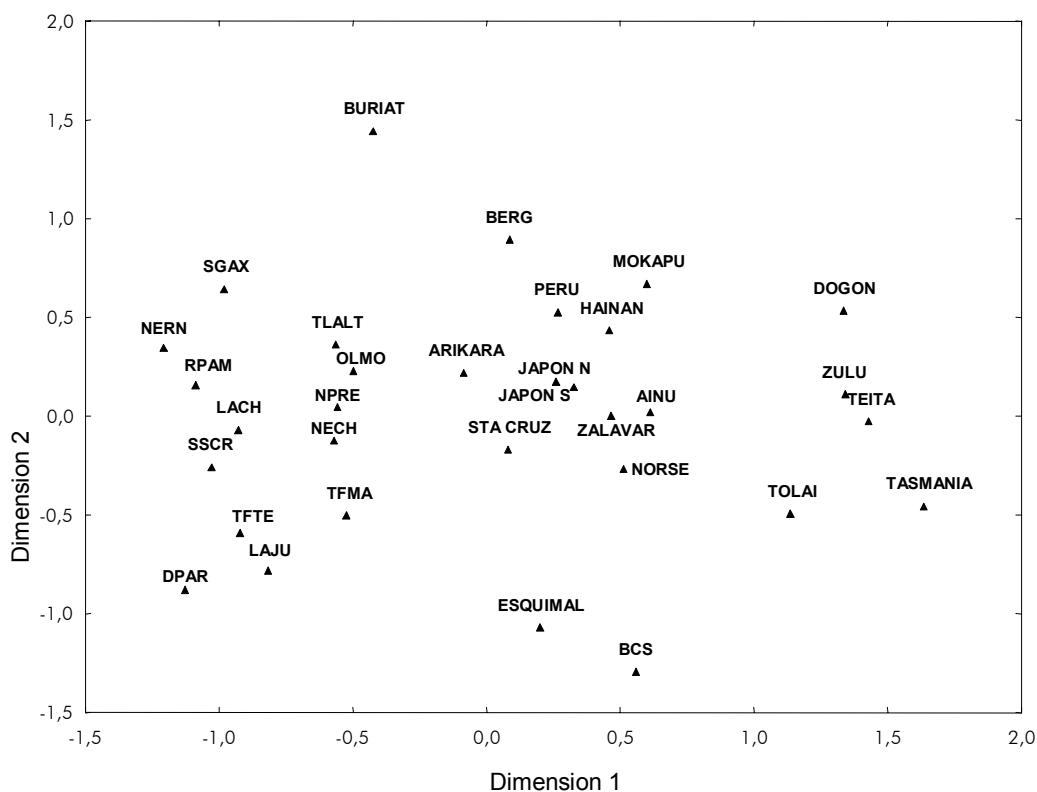


Figura 35: Escalamiento multidimensional de la matriz de Distancias Generalizadas de Mahalanobis entre las muestras consideradas. Valor stress: 0,172.

latitudinales.

PLASTICIDAD CRANEANA: EL EFECTO DE LA DEFORMACIÓN ARTIFICIAL

Los resultados de las tres pruebas realizadas sobre grupos de cráneos deformados y no deformados se presentan en forma de escalamientos multidimensionales obtenidos a partir de la matriz de distancias (ver sección 5.6 y Anexo IV) en las figuras 36, 37 y 38. En la figura 36 la matriz de distancias fue obtenida a partir de las dimensiones generales del neurocráneo (GOL, XCB, XFB, FMB, FRC, PAC y OCC) y en ella se observa cómo los grupos deformados se alejan de su correspondiente grupo no deformado de manera variable: TLAT y TLATD presentan menor distancia entre ellos que con respecto a otros grupos; los grupos deformados restantes se asocian a menor distancia con otros grupos más que con su equivalente no deformado.

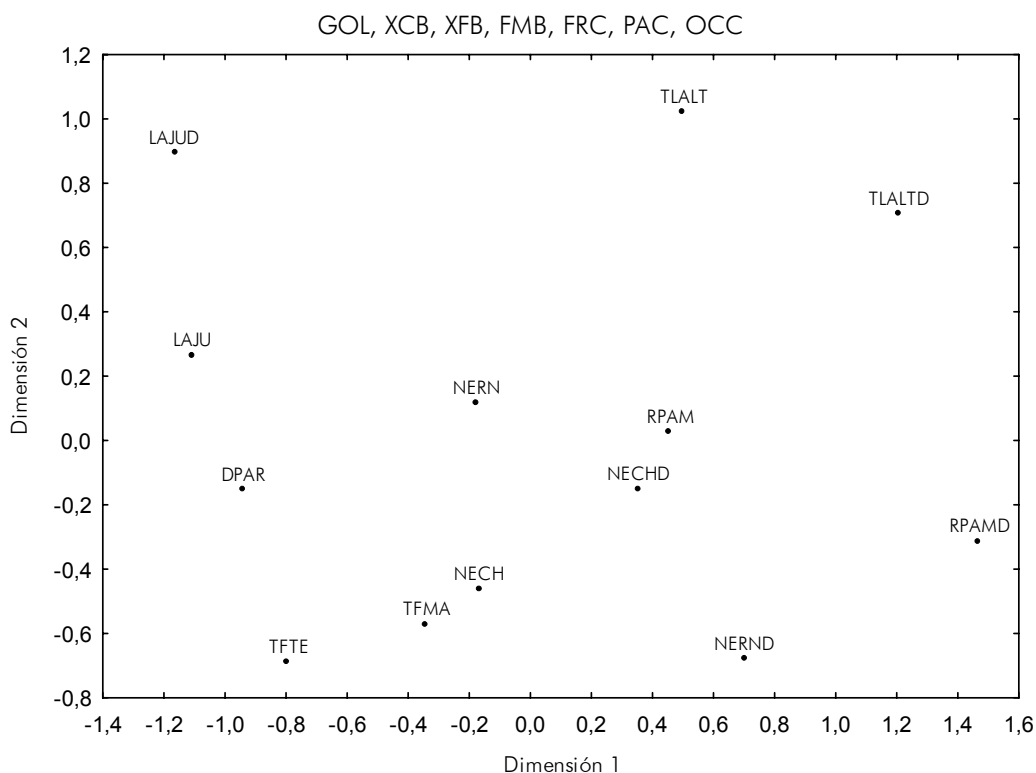


Figura 36: Escalamiento multidimensional a partir de la matriz de distancias obtenidas de las dimensiones generales del neurocráneo. La letra D al final del código del grupo indica “deformados”. Valor stress: 0,784.

En la figura 37, el análisis se basa en indicadores de forma del neurocráneo anterior, medio y posterior, contruados a partir de los componentes funcionales del cráneo (códigos de acuerdo al Anexo I). En esta ocasión, los vínculos entre deformados y no deformados de la misma población parecen estrecharse (sobre todo en el caso de las parejas LAJU-LAJUD, RPAM-RPAMD y TLAT-TLATD), pero sigue siendo poco clara la unión entre algunos pares restantes (NECH-NECHD y NERN-NERND). En este sentido, la técnica craneofuncional fue mas sólida internamente en la discriminación de deformados y no deformados.

Finalmente se repitió el análisis considerando exclusivamente rasgos faciales (figura 38). Los resultados evidencian una clara consolidación de los pares de formado-no formado, siendo la distancia entre grupos deformados y no deformados de la misma población siempre menor que con respecto a otro grupo. La excepción sigue siendo el par NECH-NECHD, en el cual NECH se asocia a NERN y

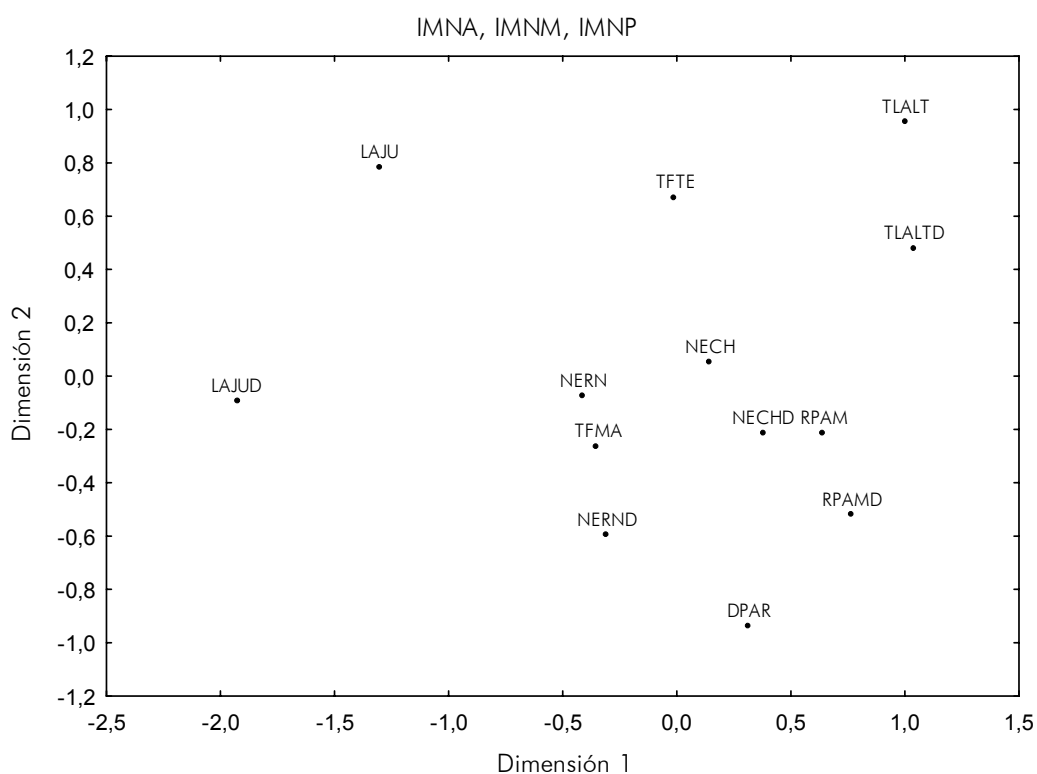


Figura 37: Escalamiento multidimensional a partir de la matriz de distancias obtenidas de índices morfométricos del neurocráneo anterior y posterior. La letra D al final del código del grupo indica "deformados". Valor stress: 0,065.

NERND. Debe tenerse en cuenta que la distancia geográfica que separa a estos grupos es muy pequeña. Con el fin de corroborar más precisamente los resultados de este último análisis, se repitió la prueba pero fusionando el par NECH-NECHD en un solo grupo: “NECH”. En esta ocasión (resultados no expuestos), los grupos NERN y NERND resultaron separados por una distancia un orden de magnitud más pequeña que la distancia de cada uno de ellos a NECH, confirmando la correcta asignación poblacional de los grupos deformados.

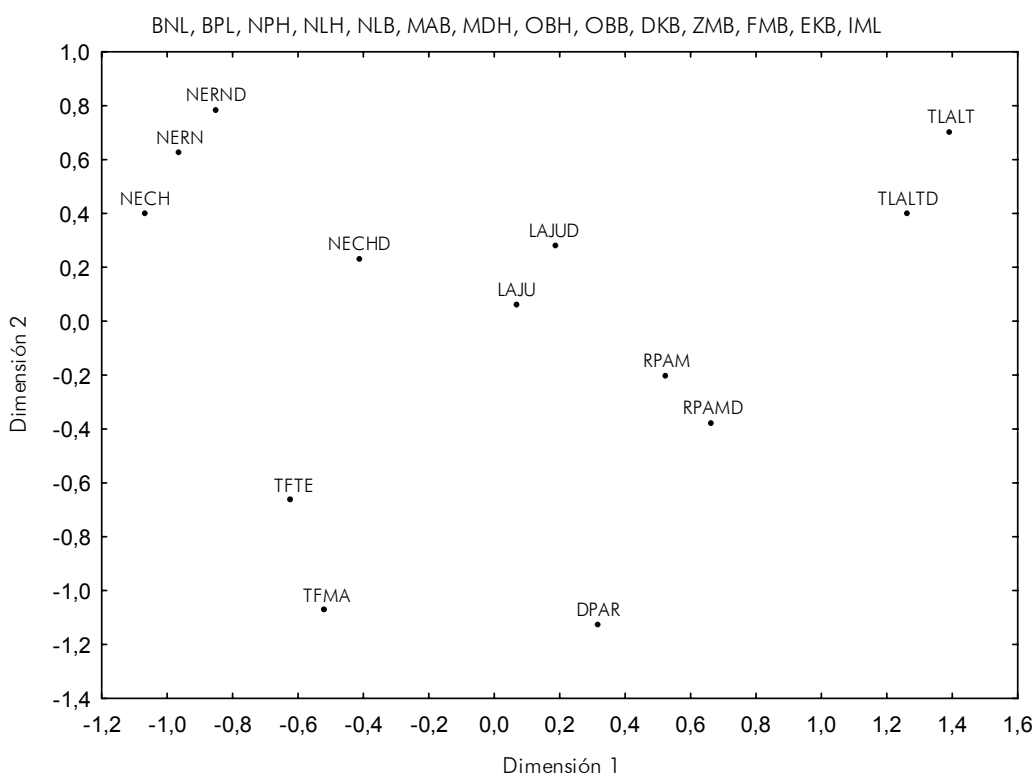


Figura 38: Escalamiento multidimensional a partir de la matriz de distancias obtenidas de variables de Howells faciales. La letra D al final del grupo indica “deformados”. Valor stress: 0,098.

En resumen, los resultados indican que la asociación entre grupos deformados y no deformados es variable en función del espectro fenotípico que se considere, y en el caso de utilizar dimensiones faciales, los miembros deformados y no deformados de una región geográfica tienden a asociarse más fuertemente que con muestras de otras regiones, deformadas o no deformadas, confirmando así la menor influencia de la deformación en la morfología facial.

PATRONES DE COVARIACIÓN Y CORRELACIÓN FENOTÍPICA A PARTIR DE LA INTEGRACIÓN MORFOLÓGICA.

INTEGRACIÓN MORFOLÓGICA

De acuerdo a las características presentadas en la tabla 5 se construyeron matrices de diseño representando las relaciones hipotéticas funcionales y de desarrollo entre todos los pares de rasgos considerados. La correlación entre estas matrices y las matriz C (*pooled within-group correlation matrix*) para el conjunto total de poblaciones se presenta en la tabla 10.

Tabla 10: Resultados de las pruebas de Mantel para las comparaciones entre matrices de diseño y C. FUNCION: matriz de similitudes funcionales. DESA: matriz de similitudes de desarrollo. FUDE: matriz de similitudes de función y desarrollo. Las pruebas de Mantel y su significación estadística fueron obtenidas luego de 9999 permutaciones. DESA.FUNCION denota que el test de Smouse-Long-Sokal (1986) fue realizado entre C y FUNCION (o DESA) manteniendo constante DESA (o FUNCION).

Matriz C	r	p
contra:		
DESA	0.24	0.0001
FUNCION	0.22	0.0001
FUDE	0.25	0.0001
DESA. FUNCION	0.15	0.0001
FUNCION. DESA	0.10	0.0327

Los resultados demuestran que la integración morfológica está determinada sustancialmente por el efecto de los efectos funcionales y de desarrollo que caracterizan a las medidas. No obstante ello, las matrices de diseño no permiten separar cla-

ramente los efectos de uno y otro factor. El test de Smouse-Long-Sokal (1986) reveló que los efectos parciales del desarrollo (manteniendo constantes los efectos de la función) son más importantes que los de la función (manteniendo constantes los efectos del desarrollo). Esto puede reflejar una mayor importancia del desarrollo en la configuración final de las asociaciones entre rasgos.

VARIABILIDAD POBLACIONAL EN LAS MATRICES DE C Y V/CV

La correlación de matrices entre las matrices C y la correlación de vectores respuesta promedio de V/CV específicas de cada población, se presentan en la tabla 11. Para evitar confusiones, en el resto de esta sección, *correlación o similitud de matrices* se referirá a las comparaciones entre las matrices C específicas de cada población, mientras que *correlación o similitud de vectores* se utilizará para expresar las comparaciones entre las matrices de V/CV específicas de cada población.

Todas las comparaciones fueron significativas con $p < 0,01$. En términos generales, los resultados apuntan a una alta correlación entre todos los pares de poblaciones considerados, siendo las correlaciones de vectores más fuertes que la correlaciones de matrices (correlación de vectores promediada=0,73; DE=0,0397; correlación de matrices promediada=0,64; DE=0,0536). El valor más elevado de similitud de vectores se observa entre Mokapu y Moriori ($r=0,77$). Contrariamente, el valor más bajo fue obtenido entre Andaman y Guam para la similitud de matrices ($r=0,49$) y entre Andaman y Filipinas para la similitud de vectores ($r=0,61$).

Se pusieron a prueba diversas agrupaciones de poblaciones con respecto a su patrón de similitud de C y V/CV, y los resultados se exponen en la figura 39. Las correlaciones de vectores y matrices muestran el mismo patrón a lo largo de diferentes agrupaciones.

Tabla 11: Correlaciones de Mantel entre pares de matrices C específicas para cada población (por debajo de la diagonal principal), y vectores “random skewer” promedio entre pares de poblaciones (por encima de la diagonal principal).

	PERU	ANDA	EAST	ARIK	AINU	NJAP	SJAP	HAIN	ANYA	ATAY	FILI	GUAM	MORI	SANT
NORSE	0,76	0,75	0,74	0,73	0,77	0,78	0,79	0,77	0,68	0,70	0,68	0,74	0,78	0,76
ZALA	0,76	0,69	0,72	0,72	0,76	0,76	0,76	0,76	0,70	0,70	0,68	0,70	0,77	0,76
BERG	0,73	0,70	0,73	0,74	0,74	0,73	0,74	0,74	0,71	0,67	0,69	0,73	0,77	0,75
EGYP	0,73	0,74	0,72	0,71	0,75	0,75	0,75	0,76	0,67	0,69	0,69	0,70	0,78	0,75
TEIT	0,74	0,73	0,72	0,70	0,72	0,74	0,75	0,73	0,67	0,67	0,67	0,71	0,76	0,75
DOGO	0,75	0,72	0,75	0,70	0,76	0,77	0,77	0,76	0,66	0,71	0,68	0,72	0,77	0,75
ZULU	0,76	0,72	0,74	0,69	0,74	0,75	0,77	0,76	0,68	0,69	0,73	0,69	0,77	0,77
BUSH	0,71	0,72	0,71	0,65	0,75	0,73	0,75	0,73	0,67	0,67	0,62	0,70	0,75	0,71
AUST	0,71	0,73	0,75	0,71	0,74	0,79	0,76	0,75	0,65	0,71	0,70	0,70	0,77	0,75
TASM	0,70	0,69	0,73	0,65	0,74	0,75	0,72	0,74	0,61	0,68	0,66	0,64	0,72	0,73
TOLA	0,78	0,73	0,75	0,70	0,79	0,74	0,78	0,74	0,67	0,73	0,67	0,72	0,77	0,76
MOKA	0,76	0,74	0,78	0,74	0,76	0,77	0,79	0,79	0,66	0,68	0,71	0,74	0,81	0,79
BURI	0,77	0,71	0,72	0,76	0,74	0,74	0,79	0,76	0,70	0,70	0,70	0,76	0,77	0,79
ESQUI	0,75	0,72	0,73	0,71	0,71	0,75	0,76	0,78	0,66	0,68	0,69	0,72	0,76	0,76
PERU	1,00	0,67	0,73	0,73	0,73	0,75	0,77	0,74	0,67	0,71	0,70	0,73	0,74	0,82
ANDA	0,58	1,00	0,68	0,64	0,70	0,72	0,69	0,71	0,67	0,63	0,61	0,62	0,71	0,69
EAST	0,65	0,61	1,00	0,67	0,71	0,76	0,79	0,73	0,65	0,69	0,69	0,71	0,74	0,76
ARIK	0,65	0,56	0,61	1,00	0,68	0,70	0,71	0,71	0,68	0,63	0,65	0,69	0,73	0,74
AINU	0,69	0,61	0,65	0,59	1,00	0,74	0,77	0,72	0,65	0,70	0,66	0,68	0,76	0,71
NJAP	0,67	0,64	0,70	0,61	0,66	1,00	0,77	0,76	0,68	0,72	0,71	0,71	0,76	0,75
SJAP	0,71	0,59	0,72	0,65	0,71	0,69	1,00	0,77	0,65	0,72	0,71	0,75	0,76	0,78
HAIN	0,68	0,63	0,65	0,61	0,62	0,68	0,69	1,00	0,65	0,70	0,69	0,72	0,77	0,78
ANYA	0,57	0,55	0,58	0,58	0,53	0,58	0,53	0,52	1,00	0,62	0,64	0,65	0,71	0,69
ATAY	0,66	0,54	0,63	0,56	0,64	0,64	0,63	0,62	0,53	1,00	0,66	0,67	0,70	0,73
FILI	0,60	0,50	0,57	0,55	0,58	0,63	0,61	0,55	0,53	0,58	1,00	0,64	0,69	0,72
GUAM	0,64	0,49	0,62	0,61	0,58	0,57	0,69	0,61	0,54	0,56	0,55	1,00	0,73	0,74
MORI	0,70	0,64	0,68	0,66	0,71	0,69	0,70	0,71	0,62	0,64	0,60	0,68	1,00	0,78
SANT	0,76	0,58	0,67	0,66	0,65	0,67	0,72	0,70	0,57	0,68	0,64	0,67	0,73	1,00

Tabla 11: (Continuación).

	NORSE	ZALA	BERG	EGYP	TEIT	DOGO	ZULU	BUSH	AUST	TASM	TOLA	MOKA	BURI	ESQUI
NORSE	1,00	0,79	0,77	0,81	0,79	0,76	0,79	0,74	0,77	0,76	0,76	0,78	0,78	0,77
ZALA	0,70	1,00	0,79	0,77	0,76	0,75	0,77	0,76	0,77	0,71	0,77	0,79	0,79	0,77
BERG	0,68	0,69	1,00	0,75	0,73	0,74	0,74	0,72	0,74	0,73	0,75	0,78	0,78	0,74
EGYP	0,74	0,70	0,66	1,00	0,75	0,77	0,77	0,73	0,76	0,69	0,75	0,76	0,75	0,76
TEIT	0,72	0,68	0,64	0,66	1,00	0,77	0,76	0,71	0,77	0,70	0,76	0,78	0,75	0,75
DOGO	0,68	0,64	0,65	0,69	0,69	1,00	0,77	0,75	0,77	0,72	0,76	0,80	0,73	0,75
ZULU	0,70	0,71	0,63	0,68	0,68	0,68	1,00	0,73	0,77	0,72	0,76	0,77	0,76	0,77
BUSH	0,64	0,69	0,67	0,65	0,63	0,69	0,62	1,00	0,77	0,69	0,77	0,76	0,71	0,71
AUST	0,69	0,69	0,67	0,69	0,72	0,69	0,72	0,68	1,00	0,74	0,76	0,77	0,76	0,75
TASM	0,65	0,62	0,64	0,56	0,62	0,63	0,62	0,60	0,65	1,00	0,74	0,73	0,69	0,72
TOLA	0,64	0,69	0,67	0,65	0,67	0,69	0,68	0,71	0,68	0,64	1,00	0,77	0,76	0,75
MOKA	0,70	0,73	0,72	0,70	0,72	0,74	0,71	0,70	0,71	0,63	0,72	1,00	0,78	0,77
BURI	0,68	0,75	0,70	0,69	0,65	0,61	0,69	0,61	0,67	0,57	0,68	0,70	1,00	0,76
ESQUI	0,65	0,65	0,61	0,64	0,64	0,61	0,66	0,57	0,63	0,58	0,62	0,63	0,64	1,00
PERU	0,69	0,71	0,63	0,65	0,65	0,67	0,70	0,65	0,62	0,61	0,75	0,68	0,70	0,64
ANDA	0,66	0,57	0,59	0,66	0,62	0,64	0,60	0,62	0,64	0,58	0,63	0,64	0,60	0,60
EAST	0,65	0,64	0,67	0,62	0,64	0,68	0,66	0,66	0,68	0,66	0,71	0,72	0,62	0,58
ARIK	0,67	0,64	0,65	0,65	0,69	0,62	0,62	0,59	0,64	0,53	0,63	0,67	0,69	0,59
AINU	0,68	0,69	0,68	0,68	0,62	0,70	0,67	0,69	0,66	0,66	0,72	0,71	0,66	0,56
NJAP	0,70	0,68	0,63	0,66	0,66	0,70	0,67	0,66	0,72	0,70	0,67	0,67	0,63	0,64
SJAP	0,70	0,69	0,69	0,68	0,67	0,71	0,69	0,71	0,69	0,62	0,73	0,75	0,72	0,62
HAIN	0,68	0,67	0,64	0,67	0,64	0,68	0,68	0,65	0,67	0,64	0,66	0,72	0,69	0,69
ANYA	0,58	0,60	0,62	0,55	0,55	0,52	0,56	0,58	0,54	0,50	0,57	0,55	0,56	0,51
ATAY	0,63	0,63	0,60	0,61	0,59	0,64	0,63	0,59	0,63	0,60	0,66	0,59	0,61	0,55
FILI	0,59	0,59	0,59	0,61	0,60	0,57	0,70	0,51	0,63	0,58	0,58	0,61	0,60	0,57
GUAM	0,63	0,61	0,65	0,60	0,63	0,64	0,62	0,63	0,62	0,51	0,65	0,69	0,64	0,56
MORI	0,71	0,72	0,70	0,72	0,72	0,72	0,71	0,71	0,71	0,63	0,73	0,77	0,71	0,64
SANT	0,69	0,71	0,67	0,66	0,67	0,67	0,72	0,65	0,67	0,64	0,71	0,74	0,73	0,65

Los resultados parecen evidenciar la existencia de un patrón común y estable de C y V/CV entre las poblaciones humanas. Estos resultados coinciden con lo hallado por Marroig y Cheverud (2001) en primates del Nuevo Mundo, y se contraponen a las conclusiones de Ackermann (2002) en relación a su estudio del taxón Hominoidea.

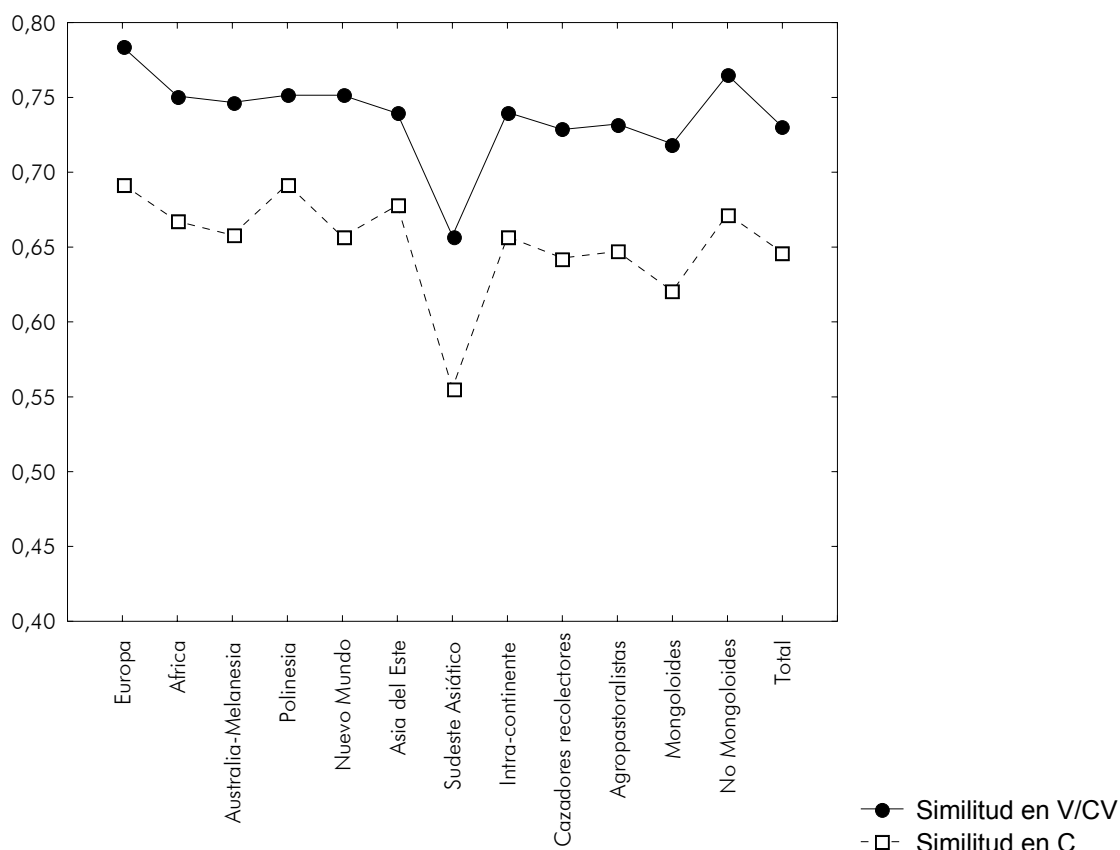


Figura 39: Similitud promedio entre las matrices C y V/CV específicas de cada población. Los valores promedio se muestran para el total de poblaciones y para diferentes configuraciones: promedio intra-continente, cazadores recolectores, agricultores, “Mongoloides”, y “no-Mongoloides”. Mongoloide se refiere aquí a una denominación geográfica, que involucra a todos los asiáticos y grupos amerindios.

DISTANCIAS GENÉTICAS Y MORFOLÓGICAS EN RELACIÓN A LOS PATRONES DE C Y V/CV

El paso siguiente del análisis sobre la integración morfológica consistió en estimar el posible vínculo entre la disrupción de las poblaciones humanas a nivel molecular y morfológico, y las diferencias en los patrones de C y V/CV. Esto es, determinar si el hecho de que dos poblaciones cualesquiera muestren patrones de C y V/CV altamente similares conlleva que también estén relacionadas en términos de diferencias moleculares y/o morfológicas.

En la figura 40 se presentan los árboles de Neighbour-Joining derivados de la matriz de distancias de Nei (producto de comparaciones en las frecuencias de insertos *Alu*) y las distancias Generalizadas de Mahalanobis (resultado de las diferencias en los centroides de las medidas craneométricas). Tanto los datos moleculares como los morfológicos coinciden en la existencia de un *cluster* europeo y otro asiático, con los amerindios y africanos en una posición intermedia. La posición relativa del grupo Amerindio y los grupos restantes es la única incon-

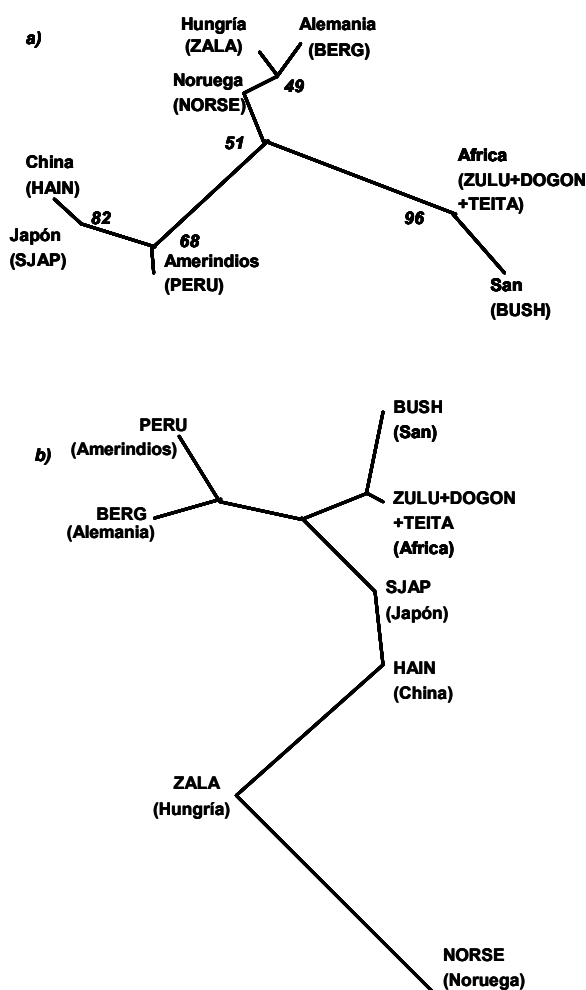


Figura 40: Árboles Neighbour-Joining obtenidos a partir de a) distancias de Nei (inserciones *Alu*) y b) distancias generalizadas de Mahalanobis (variables howellianas). Análisis realizados sobre ocho poblaciones listadas en la tabla 6. Valores de bootstrap en los bordes internos para las distancias de Nei (1000 iteraciones). Todas las distancias generalizadas de Mahalanobis fueron significativas ($p < 0,001$).

sistencia entre los dos árboles. Aún cuando cierto nivel de incongruencia es predecible, dado que los datos no están obtenidos exactamente de la misma población, la topología general de ambos árboles es similar. Las pruebas de Mantel son de utilidad para explorar más minuciosamente las relaciones entre los dos tipos de datos. Al mismo tiempo, la relación entre C y V/CV sobre los datos moleculares y morfológicos fueron también estudiados. Los resultados de las pruebas de Mantel entre a) la matriz de similitudes de C, b) la matriz de similitudes de V/CV, c) las distancias de Nei, y d) las distancias de Mahalanobis se presentan en la tabla 12.

Tabla 12: Correlaciones de Mantel entre distancias de Nei, distancias de Mahalanobis, similitud en las matrices C y similitud en las matrices V/CV de humanos modernos. Las comparaciones fueron hechas utilizando ocho poblaciones listadas en la tabla 6, con excepción de la última fila (*), donde se han utilizado las 28 poblaciones.

	Similitud de C	Similitud de V/CV	Distancia Morfológica (D ²)
Distancia de Nei	-0,2035	-0,4737	0,6905
(Inserciones Alu)	(p=0,804)	(p=0,982)	(p=0,005)
Distancia Morfológica (D ²)	-0,3051	-0,6764	
	(p=0,830)	(p=0,996)	
Distancia Morfológica (D ²)*	0,0197	0,0676	
	(p=0,592)	(p=0,428)	

Si las similitudes en los patrones de correlación y covarianza intrapoblacionales tienen un significado filogenético subyacente, lo esperado es detectar una correlación negativa y significativa entre las matrices de correlación C y V/CV y las distancias moleculares y morfológicas. (Se espera una correlación negativa dado que las matrices de correlación C y V/CV expresan *similitud* y las matrices de distancia molecular y morfológica reflejan *distancias*). Sin embargo, los ensayos de permutación de matrices coinciden en reflejar que las distancias morfológicas y moleculares están positiva y significativamente correlacionadas ($r_{\text{Nei-Mahalanobis}} = 0,6905$ $p < 0,005$).

Por otro lado, ni las matrices de similitud de C ni las de V/CV se asociaron significativamente a las distancias moleculares o morfológicas. Cuando la comparación se realiza tomando las 28 poblaciones en lugar de la sub-muestra, los resultados confirman la falta de asociación entre C o V/CV y la distancia morfológica.

6.3 LA VARIABILIDAD CRANEANA Y EL POBLAMIENTO DE PATAGONIA Y AMÉRICA

VARIABILIDAD OBSERVADA VS. VARIABILIDAD ESPERADA

Las varianzas promedio observadas, esperadas, residuales y la significación de las desviaciones de la recta de regresión esperada para nueve muestras (sexos agrupados, especímenes deformados descartados) se detallan en la tabla 13 y en la figura 41. Para todos los análisis de esta sección se han utilizado estimaciones de heredabilidad de 0,55 de acuerdo a diversos autores e investigaciones (Devor 1987, Powell y Neves 1999, Relethford 1994).

Las únicas dos muestras que no difieren significativamente de la recta de regresión esperada bajo el modelo Harpending-Ward son NECH y RPAM. TFMA, TFTE, NERN y LAJU presentan menor heterocigosidad que la esperada, mientras que SSCR, LACH y NPRES presentan mayores valores de variabilidad interna que los esperados.

Tabla 13: Espectro de variación en muestras de Patagonia y el centro de Argentina: número de especímenes utilizados luego de descartar los deformados (n), distancia desde el centroide (r_{ii}), Varianza observada, esperada y residual, desvío estándar, estadístico t obtenido por jackknife, y valor p correspondiente.

Muestra	n	r_{ii}	V.obs	V.esp	Residuo	Desv.Est	t (gl=27)	p
TFMA	45	0,118	0,814	0,946	-0,132	0,007	19,910	0,000
TFTE	44	0,088	0,748	0,978	-0,230	0,008	28,455	0,000
SSCR	22	0,094	1,153	0,972	0,181	0,014	12,937	0,000
LACH	12	0,085	1,415	0,982	0,434	0,021	20,539	0,000
NECH	27	0,097	0,968	0,968	0,000	0,009	0,000	1,000
NERN	16	0,169	0,809	0,892	-0,083	0,014	5,796	0,000
LAJU	21	0,189	0,671	0,870	-0,199	0,011	18,487	0,000
NPRES	20	0,147	0,952	0,914	0,038	0,013	2,953	0,006
RPAM	23	0,089	0,968	0,977	-0,009	0,008	1,060	0,299

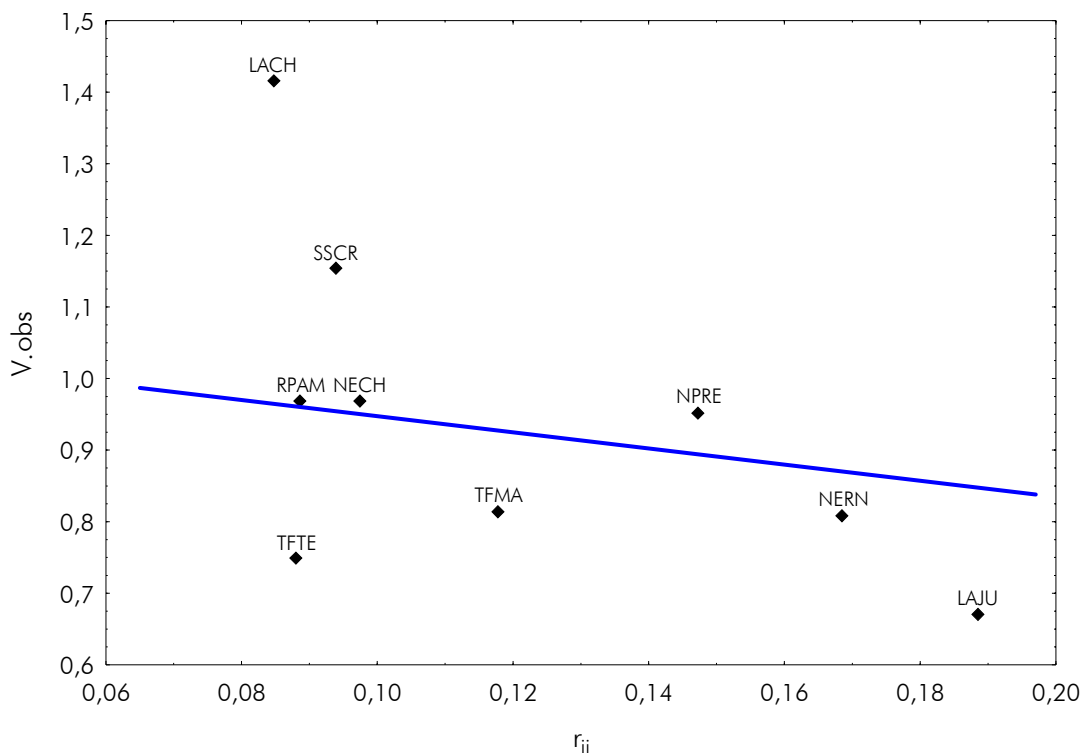


Figura 41: Gráfico de dispersión de la muestras en función de la distancia desde el centroide (r_{ii}) y de la varianza observada. La línea indica la recta de regresión esperada derivada de la extensión multivariante del modelo de Harpending y Ward (Relethford y Blangero 1990). Análisis realizado sobre las muestras de Patagonia y centro de Argentina.

Los resultados del mismo análisis realizado a nivel continental se presentan en la tabla 14 y en la figura 42. Como puede observarse, LACH sigue comportándose como un valor extremo positivo en relación a la recta de regresión. Otros grupos con residuo positivo y significativo son SSCR, NPRE y LAGO. Los grupos que se encuentran significativamente por debajo de las expectativas del modelo son TFMA, TFTE, LAJU, TLAT, SGAX, OLMO y SANT. Los restantes grupos no difieren significativamente de la relación varianza interna/distancia al centroide prevista en el modelo Harpending-Ward.

Tabla 14: Espectro de variación en muestras de América: número de especímenes utilizados luego de descartar los deformados (n), distancia desde el centroide (r_{ii}), varianzas observada, esperada y residual, desvío estándar, estadístico t obtenido por *jackknife*, y valor p correspondiente.

Muestra	n	r_{ii}	V.obs	V.esp	Residuo	Desv.Est	t (gl=23)	p
TFMA	45	0,145	0,754	0,846	-0,092	0,013	7,149	0,000
TFTE	44	0,196	0,705	0,795	-0,090	0,011	8,524	0,000
SSCR	22	0,175	1,051	0,817	0,235	0,016	14,904	0,000
LACH	12	0,154	1,267	0,837	0,430	0,024	17,797	0,000
NECH	27	0,098	0,914	0,893	0,022	0,015	1,420	0,169
NERN	16	0,185	0,789	0,806	-0,017	0,018	0,939	0,357
LAJU	21	0,153	0,617	0,838	-0,220	0,012	18,202	0,000
NPRE	20	0,143	0,946	0,848	0,099	0,013	7,872	0,000
RPAM	23	0,115	0,863	0,876	-0,012	0,011	1,139	0,266
DPAR	30	0,245	0,717	0,747	-0,030	0,016	1,825	0,081
TLAT	39	0,165	0,613	0,826	-0,213	0,011	20,047	0,000
SGAX	7	0,212	0,705	0,780	-0,075	0,015	4,986	0,000
OLMO	8	0,268	0,687	0,724	-0,037	0,016	2,297	0,031
BCS	24	0,386	0,601	0,608	-0,007	0,025	0,276	0,785
LAGO	23	0,384	0,662	0,609	0,053	0,024	2,178	0,040
PERU	110	0,424	0,618	0,570	0,048	0,024	2,009	0,056
ARIK	69	0,347	0,635	0,646	-0,011	0,029	0,377	0,710
SANT	102	0,348	0,563	0,645	-0,082	0,026	3,165	0,004

Para investigar el efecto de diferentes estimaciones de heredabilidad en el modelo Harpending-Ward (ver Anexo IV), se realizó nuevamente el análisis a nivel patagónico considerando cuatro estimas de heredabilidad distintas ($h^2=1,00$; 0,75; 0,50 y 0,25). Estos resultados se presentan en la Tabla 15. Las varianzas residuales son casi idénticas más allá de la estimación de heredabilidad contemplada en el modelo. En coincidencia con Relethford y Blangero (1990), estos resultados sugieren que la estimación de heredabilidad no es un paso crítico, y que el modelo es robusto en este sentido. En efecto, los diferentes valores de heredabilidad causan cambios tanto en r_{ii} (la distancia genética de la población i al centroide regional) como en r_0 (la distancia genética promedio), pero tiene un efecto pequeño en la cantidad $(1-r_{ii})/(1-r_0)$ para heredabilidades moderadas y altas.

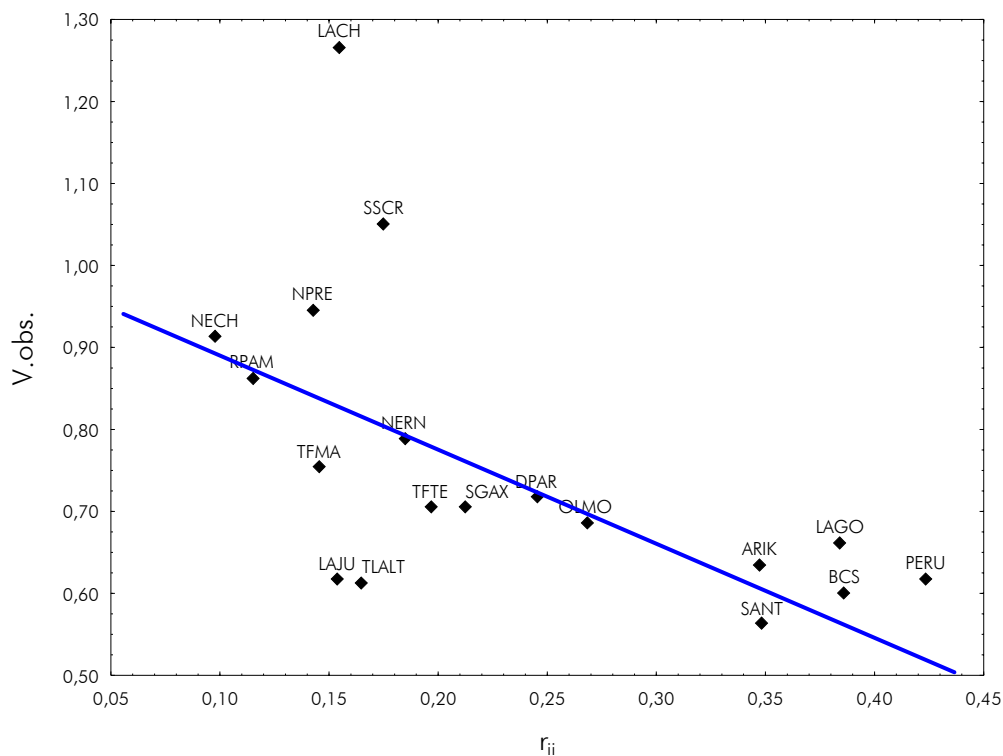


Figura 42: Gráfico de dispersión de la muestras en función de la distancia desde el centroide (r_{ii}) y de la varianza observada. La línea indica la recta de regresión esperada derivada de la extensión multivariante del modelo de Harpending y Ward (Relethford y Blangero 1990). Análisis realizado sobre las muestras de América.

Tabla 15: Varianzas fenóticas medias residuales para las poblaciones estudiadas usando diferentes heredabilidades (h^2).

Muestra	Varianza Media Residual			
	$h^2=1$	$h^2=0,75$	$h^2=0,5$	$h^2=0,25$
TFMA	-0,131	-0,132	-0,132	-0,134
TFTE	-0,215	-0,221	-0,233	-0,270
SSCR	0,194	0,189	0,179	0,148
LACH	0,450	0,444	0,430	0,389
NECH	0,010	0,006	-0,003	-0,029
NERN	-0,106	-0,097	-0,077	-0,019
LAJU	-0,233	-0,219	-0,192	-0,110
NPRE	0,025	0,030	0,041	0,074
RPAM	0,006	0,000	-0,012	-0,048

ÍNDICE DE FIJACIÓN FST

Los valores de Fst mínimo y sus errores estándar para poblaciones sudamericanas se presentan en la tabla 16 y en la figura 43, separados por sexo y con los sexos agrupados. Se han realizado las estimaciones del Fst a partir de diferentes configuraciones de las variables. Para los rasgos epigenéticos, no existe hasta el momento una manera de calcular el error Standard. El valor más bajo en el índice de fijación se obtiene cuando se consideran los rasgos epigenéticos de tipo hiperostósico en la población total (0,009) y el más alto se obtiene entre los individuos femeninos en función de las variables de Howells de tipo general (GOL, BBH, BNL, BPL, y XCB).

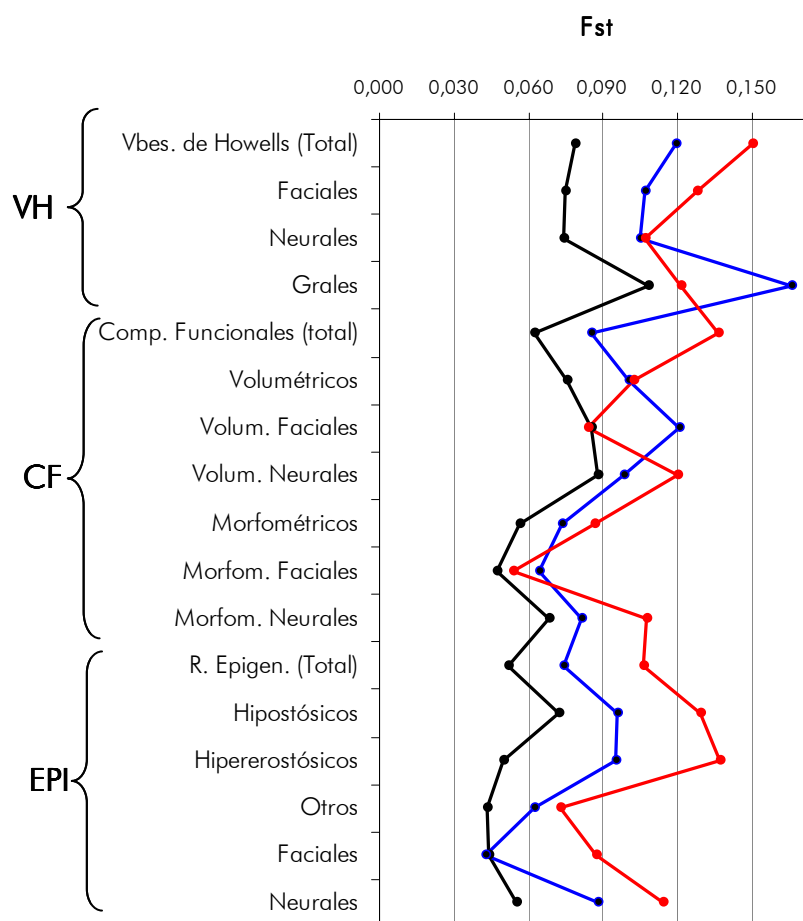


Figura 43: Gráfico de líneas detallando la variación de los Fst mínimos en función del tipo de variables involucradas en el cálculo. Se representan los resultados de las series femenina (azul), masculina (roja) y del total (negro).

Estos números son claros en cuanto al bajo nivel de diferenciación *entre grupos* en relación a la variación *dentro de los grupos*, un patrón ya adelantado por Howells (1989) y Relethford (1994) y altamente coincidentes con estimaciones moleculares (O'Rourke et al. 1992). En promedio, los valores de Fst mínimo son mayores para las series masculinas, en coincidencia con el estudio de Relethford (1994) en series de todo el mundo.

Tabla 16: Fst mínimos para las variables utilizadas, considerando los sexos por separado y el total de la muestra y diferentes agrupaciones de variables. La corrección hace referencia a la ponderación mediante la cual el tamaño muestral es contemplado en el cálculo final del Fst (Relethford et al. 1997). Esta corrección soluciona el sesgo que pueden sufrir los elementos diagonales de la matriz R cuando los tamaños muestrales son diferentes (ver Anexo IV). ES: error estándar.

	Femeninos			Masculinos			Total		
	corregido	no corregido	ES	corregido	no corregido	ES	corregido	no corregido	ES
VARIABLES DE HOWELLS (TOTAL)	0,119	0,075	0,007	0,150	0,081	0,010	0,079	0,053	0,005
exclusivam. faciales	0,107	0,062	0,009	0,128	0,063	0,013	0,075	0,050	0,006
exclusivam. neurales	0,105	0,063	0,011	0,107	0,044	0,015	0,074	0,049	0,007
exclusivam. Grales.	0,166	0,122	0,019	0,121	0,061	0,022	0,108	0,083	0,013
Comp. Funcionales (total)	0,085	0,047	0,008	0,137	0,069	0,013	0,062	0,038	0,005
Volumétricos	0,101	0,063	0,011	0,103	0,039	0,015	0,075	0,051	0,008
Volum. Faciales	0,121	0,084	0,017	0,084	0,027	0,021	0,085	0,085	0,012
Volum. Neurales	0,098	0,060	0,015	0,120	0,060	0,022	0,088	0,064	0,011
Morfométricos	0,073	0,035	0,011	0,087	0,027	0,015	0,057	0,033	0,007
Morfom. Faciales	0,064	0,032	0,015	0,054	0,005	0,019	0,047	0,026	0,010
Morfom. Neurales	0,081	0,046	0,016	0,108	0,042	0,024	0,068	0,045	0,011
Rasgos Epigen. (Total)	0,074			0,106			0,052		
hipostósicos	0,096			0,129			0,072		
hiperostósicos	0,095			0,137			0,050		
otros	0,062			0,073			0,043		
exclusivam. Faciales	0,042			0,087			0,044		
exclusivam. Neurales	0,088			0,114			0,055		

DISTANCIAS INTERPOBLACIONALES

Los resultados concernientes a las distancias interpoblacionales entre grupos de Patagonia a partir de VH, CF, y EPI se vuelcan en las tablas 17, 18 y 19 respectivamente. Las distancias a partir de VH y CF fueron obtenidas mediante el análisis Relethford-Blangero (tabla 17), y se expresan a partir de gráficos de escalamiento multidimensional (figura 44). Aquellas derivadas de los CF fueron obtenidas a partir de los anchos, largos y alturas de los componentes funcionales (efecto tamaño y efecto forma) (tabla 18, figura 45).

La matriz de distancias obtenida a partir de los rasgos epigenéticos consiste en las MMD y sMMD computadas de acuerdo a Sjøvold (1973) (tabla 19 y figura 46).

Tabla 17: Distancias de Mahalanobis obtenidas a partir del modelo Relethford-Blangero (1990) utilizando VH. Distancias bajo la diagonal principal, errores estándar sobre la diagonal principal. Poblaciones patagónicas y del centro argentino.

	TFMA	TFTE	SSCR	LACH	NECH	NERN	LAJU	NPRE	RPAM
TFMA	0,000	0,018	0,023	0,035	0,031	0,049	0,042	0,043	0,032
TFTE	0,110	0,000	0,022	0,035	0,028	0,046	0,035	0,044	0,034
SSCR	0,121	0,110	0,000	0,032	0,032	0,055	0,049	0,049	0,039
LACH	0,188	0,185	0,127	0,000	0,032	0,054	0,059	0,052	0,043
NECH	0,268	0,211	0,203	0,137	0,000	0,037	0,044	0,043	0,037
NERN	0,446	0,400	0,452	0,325	0,223	0,000	0,037	0,051	0,041
LAJU	0,399	0,285	0,409	0,425	0,367	0,204	0,000	0,050	0,038
NPRE	0,410	0,434	0,407	0,329	0,348	0,366	0,417	0,000	0,031
RPAM	0,247	0,277	0,268	0,237	0,275	0,254	0,254	0,167	0,000

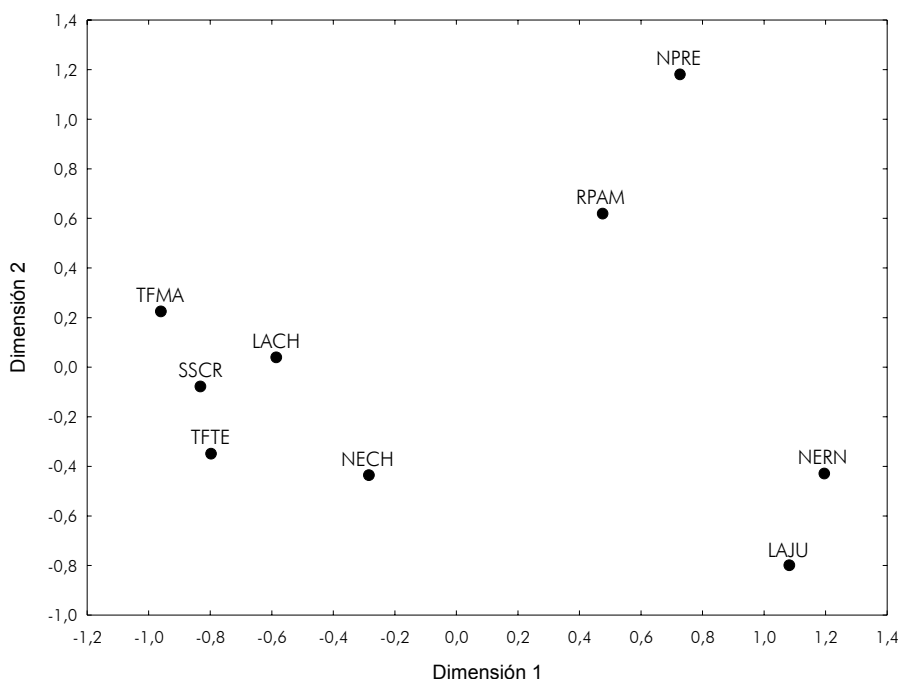


Figura 44: Escalamiento multidimensional obtenido a partir de las distancias de Mahalanobis (VH). Valor stress: 0,094. Poblaciones patagónicas y centro-argentinas exclusivamente.

Tabla 18: Distancias obtenidas a partir de los rasgos craneofuncionales (ancho, largo, y altura de cada componente) para las series femeninas. Distancias bajo la diagonal: efecto tamaño, sobre la diagonal principal: efecto forma. Poblaciones patagónicas solamente.

	TFMA	TFTE	SSCR	LACH	NECH	NERN	LAJU	NPRE	RPAM
TFMA	0,00	2,76	2,41	3,14	2,69	3,44	3,94	3,28	2,95
TFTE	3,01	0,00	3,26	3,18	3,40	4,11	4,30	4,32	4,07
SSCR	2,31	3,14	0,00	3,49	3,00	4,50	3,79	3,70	3,54
LACH	3,34	3,17	3,38	0,00	2,88	3,91	4,86	3,78	3,45
NECH	2,74	3,25	2,87	2,74	0,00	3,16	4,27	3,29	3,23
NERN	3,63	4,16	4,42	4,01	3,50	0,00	4,05	3,15	3,16
LAJU	4,20	4,41	4,07	5,00	4,41	4,23	0,00	4,17	4,34
NPRE	4,32	5,55	4,94	5,09	4,69	4,34	4,99	0,00	1,73
RPAM	3,20	4,42	3,69	4,00	3,64	3,51	4,50	2,49	0,00

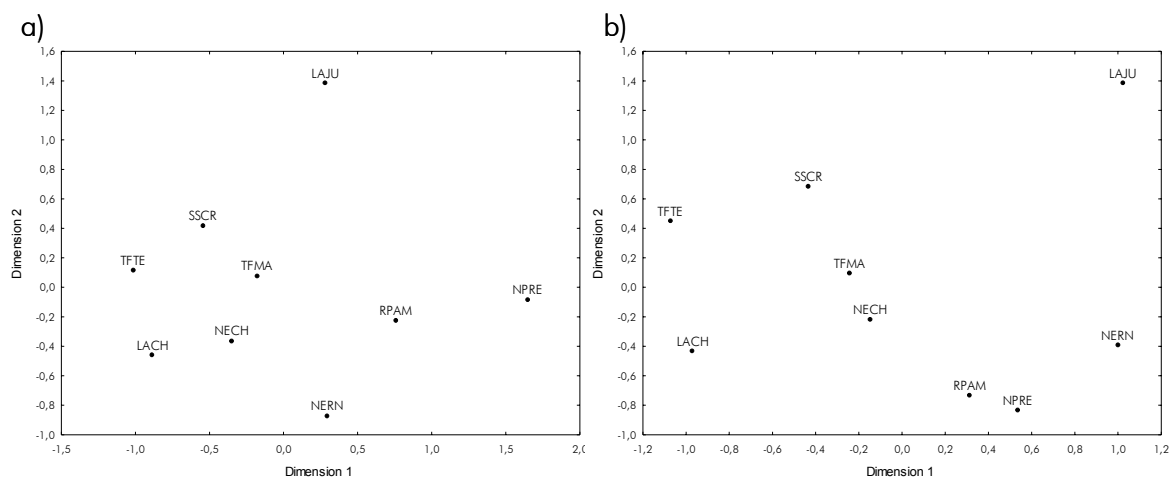


Figura 45: Escalamientos multidimensionales, obtenidos a partir de las distancias calculadas sobre los componentes funcionales. a) Efecto tamaño y forma, valor stress: 0,095; b) efecto forma solamente, valor stress: 0,085. Poblaciones patagónicas exclusivamente.

Tabla 19: Distancias MMD (bajo la diagonal principal) y SMMD (debajo de la diagonal principal) obtenidas de acuerdo a Sjøvold (1973) utilizando rasgos epigenéticos. Poblaciones patagónicas solamente.

	TFMA	TFTE	SSCR	LACH	NECH	NERN	LAJU	NPRE	RPAM
TFMA	0,000	1,656	1,171	1,247	1,928	1,263	2,031	1,757	2,795
TFTE	0,085	0,000	1,497	1,874	1,409	0,867	2,296	1,620	2,718
SSCR	0,067	0,085	0,000	-0,020	0,835	0,868	1,612	0,623	1,725
LACH	0,068	0,100	-0,001	0,000	0,547	0,219	1,137	1,142	2,895
NECH	0,100	0,071	0,048	0,029	0,000	0,067	0,520	0,594	2,318
NERN	0,063	0,043	0,048	0,011	0,003	0,000	0,292	0,531	2,803
LAJU	0,124	0,139	0,106	0,072	0,032	0,017	0,000	0,700	1,985
NPRE	0,109	0,099	0,042	0,073	0,037	0,032	0,049	0,000	0,942
RPAM	0,148	0,141	0,100	0,159	0,122	0,143	0,123	0,059	0,000

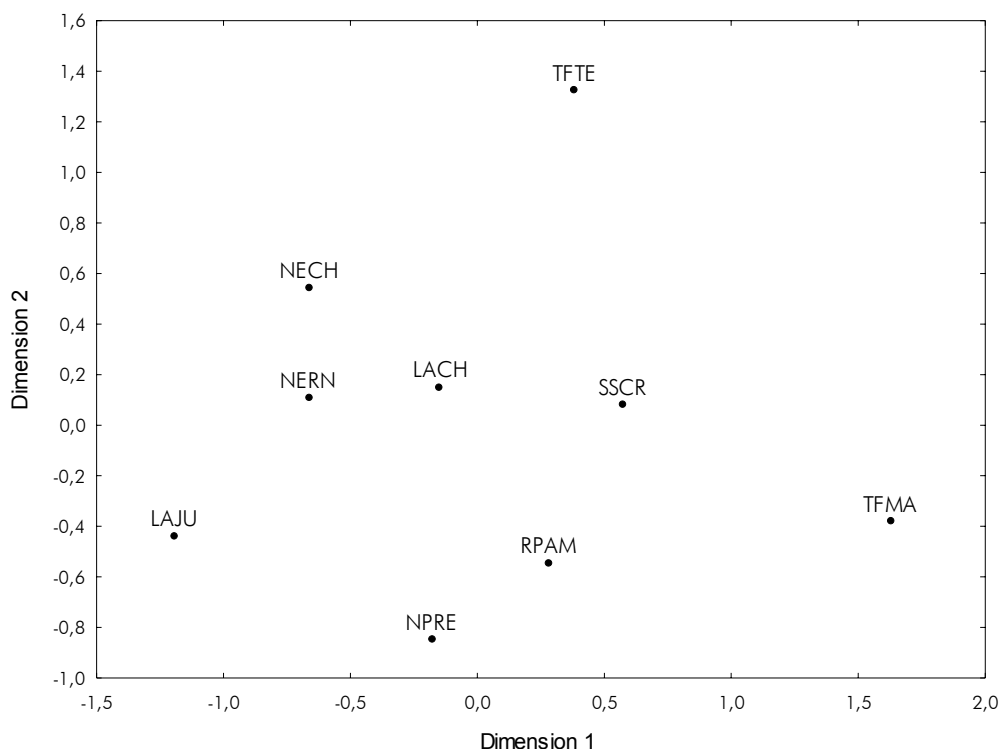


Figura 46: Escalamiento multidimensional obtenido a partir de las distancias SMMD (EPI). Poblaciones patagónicas exclusivamente. Valor stress: 0,098.

De la observación de las matrices de distancia y especialmente de las representaciones gráficas pueden resumirse algunos resultados. En primer lugar existen diferencias en el patrón de asociación interpoblacional cuando se parte de diferentes caracteres. No obstante ello, también puede observarse la repetición sistemática de la asociación entre algunas poblaciones particulares. Por ejemplo, obsérvese que el par RPAM-NPRE se observa en todos los análisis, con todas las variables. En tres (VH, CF efecto tamaño y CF efecto forma) de los cuatro gráficos de dispersión, este par se asocia al par NERN-LAJU y en una ocasión (EPI) al grupo NERN-LAJU-NECH. Otro grupo que se repite en todos los análisis es el formado por el trío TFMA-TFTE-SSCR, teniendo el par TFMA-TFTE cierto grado de consistencia, ya que se forma a partir de los caracteres VH y EPI. Las poblaciones del centro patagónico (NECH y LACH) se presentan siempre cercanas entre sí, y tienden a asociarse a los grupos de Tierra del Fuego y el sur patagónico. En líneas generales, los caracteres epigenéticos presentaron menor resolución para diferenciar las poblaciones del centro de Patagonia, y su relación con el grupo norteño (RPAM-NPRE) y el sureño

(TFMA-TFTE-SSCR) observado a partir de VH y CF. La diferencia entre los gráficos de dispersión que representan tamaño y los que grafican la forma (figura 45) se basa solamente en la posición de LAJU, que se asocia a NERN en cuanto a tamaño, pero al considerar la forma se asocia con un grupo formado por NERN, NPRE y RPAM. Por lo demás, para el caso de las poblaciones consideradas, puede decirse que el cambio en la forma refleja los mismos patrones que el cambio en el tamaño.

Siguiendo los mismos procedimientos que los utilizados para poblaciones de Patagonia, los resultados concernientes a las distancias interpoblacionales entre grupos americanos a partir de VH, CF, y EPI se han desplegado en las tablas 20, 21 y 22 y en las figuras 47, 48 y 49.

En el caso de las poblaciones analizadas a escala continental, la comparación entre los patrones de asociación arrojados por diferentes variables resulta más complicada, dado que se ha partido de muestras diferentes. El análisis de las poblaciones americanas en un contexto extracontinental, esto es incluyendo grupos australianos y asiáticos, a partir de VH, se presenta en la figura 47. En este gráfico se refleja la asociación de los amerindios en dos grandes agrupamientos: uno formado por algunos grupos amerindios y poblaciones del este asiático, y otro formado por poblaciones patagónicas, mexicanas y paleoamericanos. Las poblaciones patagónicas y del centro de Argentina no se asocian claramente con otros grupos amerindios (PERU, SANT, ARIK y SGAX). Éstos a su vez, forman una clara asociación con grupos del este asiático, y la población siberiana se subsume dentro del grupo amerindio. Patagonia, en cambio, se une a menor distancia con algunos grupos de México (OLMO y TLAT).

De especial importancia aquí es el agrupamiento de la serie BCS con LAGO. Éste es el primer caso reportado de una población amerindia actual que reúne mayores afinidades craneofaciales con restos del Holoceno temprano que con otras poblaciones amerindias recientes. Por ejemplo, nótese que SANT, la población de California norte presenta grandes diferencias a nivel craneofacial con respecto a BCS, de la Baja California Sur, a pesar de su cercanía geográfica y temporal.

Tabla 20: Distancias obtenidas a partir del modelo Relethford-Blangero (1990) utilizando VH. Distancias bajo la diagonal principal, errores estándar sobre la diagonal principal. Poblaciones Americanas, Australianas y Asiáticas.

	TFMA	TFTE	SSCR	LACH	NECH	NERN	LAJU	NPRE	RPAM	DPAR	TLAT	SGAX	OLMO	BCS
TFMA	0,000	0,016	0,021	0,031	0,027	0,043	0,036	0,033	0,031	0,033	0,032	0,062	0,065	0,047
TFTE	0,098	0,000	0,021	0,033	0,028	0,044	0,031	0,039	0,035	0,033	0,038	0,071	0,071	0,043
SSCR	0,114	0,112	0,000	0,031	0,031	0,049	0,039	0,037	0,035	0,039	0,043	0,067	0,078	0,056
LACH	0,155	0,178	0,124	0,000	0,030	0,045	0,048	0,042	0,043	0,054	0,053	0,078	0,087	0,073
NECH	0,210	0,217	0,196	0,125	0,000	0,032	0,037	0,036	0,036	0,042	0,035	0,058	0,067	0,050
NERN	0,369	0,383	0,375	0,236	0,169	0,000	0,037	0,047	0,039	0,047	0,048	0,064	0,080	0,070
LAJU	0,313	0,236	0,278	0,293	0,280	0,209	0,000	0,043	0,033	0,029	0,039	0,066	0,063	0,052
NPRE	0,261	0,355	0,248	0,224	0,255	0,325	0,312	0,000	0,029	0,047	0,037	0,064	0,064	0,060
RPAM	0,245	0,313	0,228	0,241	0,273	0,244	0,206	0,148	0,000	0,033	0,028	0,044	0,050	0,062
DPAR	0,325	0,334	0,318	0,425	0,420	0,381	0,171	0,454	0,235	0,000	0,038	0,060	0,061	0,056
TLAT	0,363	0,490	0,433	0,438	0,335	0,443	0,343	0,297	0,196	0,406	0,000	0,035	0,036	0,053
SGAX	0,391	0,518	0,402	0,451	0,320	0,339	0,391	0,353	0,177	0,347	0,122	0,000	0,070	0,099
OLMO	0,483	0,567	0,600	0,611	0,468	0,572	0,383	0,396	0,250	0,400	0,147	0,310	0,000	0,077
BCS	0,571	0,485	0,607	0,726	0,541	0,782	0,505	0,669	0,753	0,717	0,691	0,890	0,592	0,000
LAGO	0,647	0,695	0,780	0,721	0,602	0,555	0,512	0,550	0,616	0,674	0,602	0,781	0,566	0,471
AUST	0,984	1,155	1,127	1,283	1,024	1,343	1,200	1,160	1,210	1,316	1,108	1,325	1,063	0,644
TASM	0,893	1,117	1,108	1,186	1,010	1,251	1,232	1,069	1,033	1,224	0,993	1,127	0,917	0,861
TOLA	0,922	1,123	1,160	1,189	0,899	1,064	1,060	1,055	1,014	1,146	0,922	1,069	0,800	0,645
BURI	0,917	1,003	0,747	0,674	0,665	0,925	1,129	0,998	0,920	1,225	0,885	0,837	1,226	1,206
ESKI	0,819	0,860	0,960	0,946	0,793	0,946	0,859	0,990	1,042	1,086	0,941	1,084	1,062	0,751
PERU	0,760	0,901	0,811	0,636	0,549	0,718	0,782	0,641	0,728	1,062	0,524	0,762	0,727	0,662
ARIK	0,594	0,682	0,581	0,483	0,421	0,579	0,699	0,609	0,599	0,914	0,557	0,593	0,735	0,681
AINU	0,483	0,615	0,549	0,552	0,417	0,611	0,579	0,579	0,576	0,646	0,473	0,538	0,555	0,622
NJAP	0,534	0,667	0,573	0,443	0,380	0,485	0,497	0,478	0,470	0,688	0,372	0,502	0,476	0,534
SJAP	0,564	0,701	0,650	0,495	0,409	0,433	0,476	0,496	0,484	0,673	0,379	0,509	0,453	0,537
HAIN	0,761	0,879	0,797	0,618	0,526	0,551	0,675	0,628	0,595	0,877	0,559	0,650	0,589	0,690
ANYA	0,784	0,857	0,808	0,636	0,535	0,563	0,622	0,638	0,639	0,833	0,601	0,700	0,581	0,652
ATAY	0,677	0,856	0,780	0,634	0,564	0,601	0,698	0,504	0,584	0,915	0,545	0,684	0,593	0,680
SANT	0,614	0,759	0,613	0,569	0,456	0,631	0,716	0,549	0,628	0,963	0,521	0,636	0,781	0,644

Tabla 20: Continuación.

	LAGO	AUST	TASM	TOLA	BURI	ESKI	PERU	ARIK	AINU	NJAP	SJAP	HAIN	ANYA	ATAY	SANT
TFMA	0,050	0,043	0,042	0,041	0,041	0,039	0,038	0,036	0,031	0,033	0,033	0,039	0,046	0,042	0,034
TFTE	0,052	0,047	0,048	0,046	0,044	0,040	0,041	0,039	0,035	0,037	0,037	0,043	0,049	0,047	0,038
SSCR	0,064	0,061	0,061	0,061	0,049	0,056	0,051	0,045	0,043	0,044	0,047	0,052	0,058	0,056	0,045
LACH	0,074	0,084	0,082	0,081	0,061	0,072	0,059	0,053	0,056	0,050	0,053	0,059	0,064	0,063	0,056
NECH	0,054	0,053	0,054	0,050	0,043	0,047	0,039	0,036	0,035	0,033	0,034	0,039	0,044	0,044	0,036
NERN	0,059	0,076	0,074	0,067	0,063	0,063	0,055	0,051	0,052	0,046	0,043	0,049	0,054	0,055	0,052
LAJU	0,053	0,064	0,066	0,060	0,062	0,054	0,051	0,051	0,045	0,042	0,041	0,049	0,051	0,053	0,049
NPRE	0,055	0,064	0,062	0,061	0,059	0,059	0,047	0,048	0,046	0,042	0,042	0,048	0,053	0,046	0,044
RPAM	0,056	0,062	0,058	0,056	0,054	0,057	0,048	0,045	0,043	0,039	0,040	0,044	0,051	0,047	0,045
DPAR	0,055	0,058	0,057	0,054	0,056	0,052	0,052	0,051	0,042	0,043	0,042	0,049	0,053	0,054	0,050
TLAT	0,050	0,048	0,047	0,044	0,043	0,044	0,033	0,036	0,032	0,029	0,029	0,035	0,042	0,039	0,033
SGAX	0,093	0,110	0,102	0,098	0,087	0,099	0,083	0,074	0,070	0,068	0,068	0,077	0,083	0,082	0,076
OLMO	0,075	0,092	0,086	0,080	0,099	0,092	0,076	0,078	0,067	0,062	0,060	0,069	0,072	0,072	0,079
BCS	0,049	0,044	0,052	0,044	0,060	0,048	0,045	0,048	0,044	0,041	0,041	0,047	0,050	0,050	0,044
LAGO	0,000	0,047	0,047	0,044	0,064	0,050	0,039	0,048	0,044	0,040	0,037	0,042	0,046	0,039	0,042
AUST	0,699	0,000	0,017	0,015	0,036	0,025	0,028	0,031	0,025	0,029	0,029	0,031	0,040	0,032	0,025
TASM	0,678	0,224	0,000	0,017	0,036	0,032	0,031	0,032	0,026	0,030	0,029	0,030	0,037	0,031	0,029
TOLA	0,627	0,191	0,235	0,000	0,036	0,024	0,026	0,028	0,025	0,025	0,023	0,024	0,032	0,028	0,025
BURI	1,299	1,134	1,053	1,167	0,000	0,033	0,025	0,019	0,026	0,024	0,027	0,026	0,035	0,034	0,025
ESKI	0,802	0,556	0,839	0,551	0,966	0,000	0,027	0,025	0,026	0,026	0,025	0,028	0,036	0,033	0,024
PERU	0,490	0,697	0,792	0,626	0,557	0,658	0,000	0,019	0,025	0,015	0,016	0,017	0,026	0,021	0,014
ARIK	0,672	0,667	0,679	0,578	0,261	0,436	0,257	0,000	0,023	0,018	0,019	0,018	0,026	0,023	0,019
AINU	0,579	0,503	0,501	0,494	0,559	0,530	0,507	0,347	0,000	0,017	0,017	0,022	0,026	0,025	0,024
NJAP	0,495	0,658	0,665	0,521	0,488	0,529	0,193	0,211	0,205	0,000	0,006	0,011	0,017	0,018	0,018
SJAP	0,416	0,659	0,644	0,457	0,592	0,509	0,213	0,234	0,215	0,026	0,000	0,009	0,014	0,016	0,019
HAIN	0,526	0,719	0,638	0,466	0,553	0,621	0,235	0,208	0,343	0,091	0,064	0,000	0,011	0,016	0,021
ANYA	0,529	0,784	0,659	0,531	0,628	0,675	0,348	0,288	0,325	0,131	0,091	0,053	0,000	0,020	0,031
ATAY	0,392	0,569	0,503	0,443	0,652	0,606	0,235	0,252	0,322	0,163	0,126	0,128	0,151	0,000	0,025
SANT	0,558	0,537	0,663	0,536	0,547	0,526	0,172	0,257	0,457	0,253	0,294	0,355	0,475	0,333	0,000

Tabla 21: Distancias obtenidas a partir de los rasgos craneofuncionales (ancho, largo, y altura de cada componente) para las series femeninas. Distancias bajo la diagonal: efecto tamaño, sobre la diagonal principal: efecto forma. Poblaciones americanas solamente.

	TFMA	TFTE	SSCR	LACH	NECH	NERN	LAJU	NPRE	RPAM	DPAR	TLAT	SGAX	OLMO	BCS
TFMA	0,00	2,90	2,36	3,17	2,82	3,79	4,08	3,86	3,32	3,94	4,35	5,02	4,64	4,73
TFTE	2,90	0,00	3,22	3,26	3,52	4,47	4,42	4,87	4,45	4,97	4,67	4,98	4,90	4,06
SSCR	2,30	2,96	0,00	3,59	3,06	4,80	3,90	4,33	3,84	4,75	4,94	5,38	5,28	4,14
LACH	3,41	3,24	3,41	0,00	2,75	4,17	4,73	4,09	3,85	5,45	4,06	4,73	4,75	5,55
NECH	2,80	3,33	2,82	2,68	0,00	3,71	4,35	3,95	3,66	4,46	4,16	4,47	4,43	5,01
NERN	3,53	4,11	4,36	3,89	3,41	0,00	4,08	3,39	3,43	4,40	4,15	4,49	3,96	5,35
LAJU	4,18	4,34	4,06	4,90	4,37	4,04	0,00	4,25	4,17	4,30	5,44	5,59	4,86	4,53
NPRE	4,46	5,41	5,15	5,04	4,70	4,21	4,85	0,00	2,16	4,37	3,12	4,49	3,62	5,30
RPAM	3,26	4,28	3,76	4,00	3,59	3,25	4,08	2,58	0,00	3,66	3,43	4,23	3,58	5,48
DPAR	4,17	5,11	4,94	5,68	4,58	4,49	4,49	5,10	3,77	0,00	5,05	5,21	4,66	5,97
TLAT	4,62	4,92	5,28	4,66	4,57	4,53	5,60	3,17	3,44	5,50	0,00	3,27	2,63	5,19
SGAX	5,21	5,24	5,61	5,18	4,78	4,83	5,80	4,68	4,24	5,68	3,53	0,00	3,70	5,92
OLMO	5,23	5,43	5,96	5,45	5,12	4,61	5,32	3,95	3,91	5,41	2,82	4,19	0,00	5,23
BCS	5,69	4,76	4,88	6,44	5,85	6,29	5,51	6,83	6,34	7,16	6,41	7,01	6,71	0,00

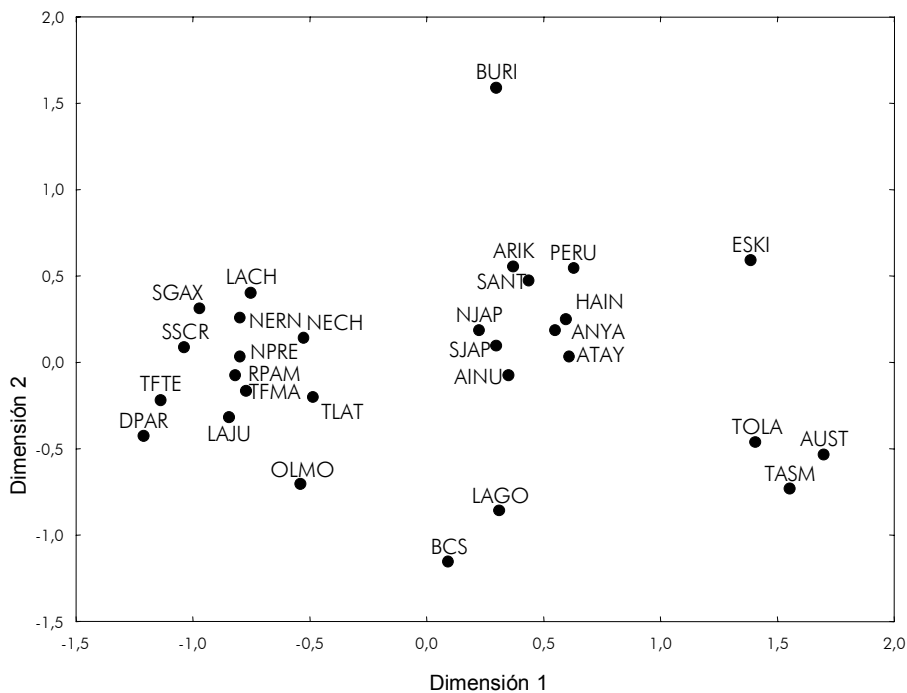


Figura 47: Escalamiento Multidimensional obtenido a partir de la matriz de distancias (VH). Poblaciones Americanas y extra-continetales. Valor stress: 0,137.

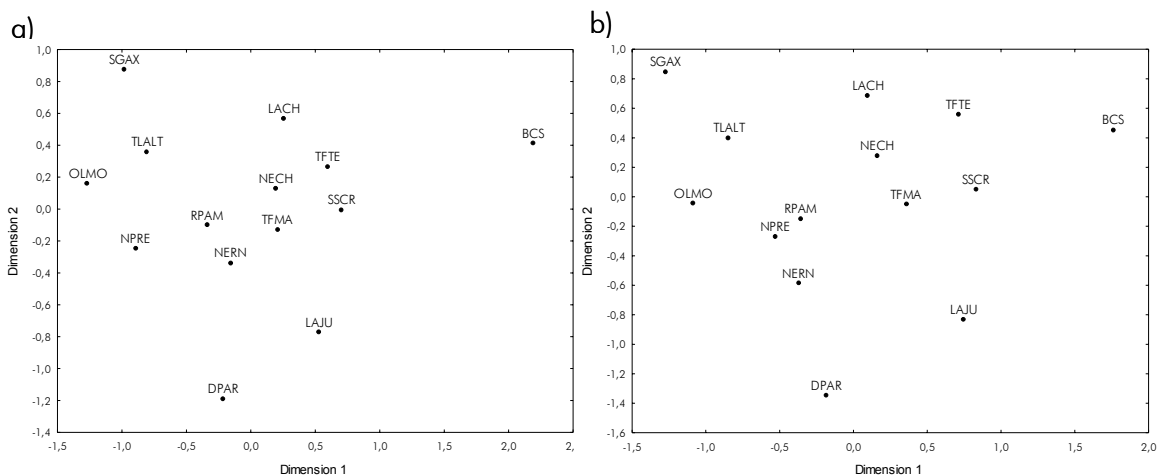


Figura 48: Escalamientos multidimensionales obtenidos a partir de las distancias calculadas sobre los componentes funcionales. a) Efecto tamaño y forma, valor stress: 0,101; b) efecto forma solamente, valor stress: 0,127. Poblaciones Americanas exclusivamente.

En definitiva, la aproximación howelliana demuestra que la dispersión y variabilidad de los grupos amerindios es muy importante, mientras algunas muestras se asocian claramente a grupos asiáticos, las poblaciones patagónicas y algunos grupos de México parecen acercarse más al par BCS-LAGO.

Cuando el análisis se realiza a partir de CF estimadores de tamaño y forma (figura 48a) el patrón de agrupación es similar al de VH, más allá de la diferencia en los grupos de poblaciones utilizadas. En esta oportunidad los grupos de la cordillera patagónica y del centro argentino (NPRES y RPAM) se asocian en un supra-grupo formado por los grupos del valle de México (TLAT, OLMO y SGAX). Curiosamente, BCS presenta mayores afinidades con los restantes grupos de Patagonia y del delta del Paraná que con grupos de México. Los deltaicos (DPAR) se agrupan con el par NERN-LAJU, mientras que el patrón de asociación dentro de los grupos patagónicos no sufre cambios con respecto a la figura 45. Cuando el efecto tamaño es eliminado (figura 48b) se producen cambios importantes en el esquema de agrupación. BCS se agrupa solamente con grupos fueguinos y del centro-sur patagónico, formando un gran conjunto. Las poblaciones restantes se agrupan por separado. En este cluster se produce una dicotomía entre grupos netamente del centro-norte patagónico (NERN, NPRES, RPAM y LAJU) más el delta del Paraná (DPAR), y por otro lado los tres grupos del valle de México (TLAT, OLMO, SGAX).

El panorama reflejado en la variación epigenética resulta diferente, ya que en este caso (tabla 22, figura 49) la separación de los grupos presenta menos resolución, y las agrupaciones no presentan un patrón claro. BCS, en lugar de asociarse a Patagonia, se une a otros grupos de México, aunque todo este grupo presenta afinidades con los grupos del sur patagónico más el norte de Chile. Los grupos del centro y noroeste de Argentina (CUYO y NOA) se asocian a las poblaciones que en los análisis anteriores formaban un cluster caracterizado por el centro-norte patagónico y delta del Paraná.

Tabla 22: Distancias MMD (sobre la diagonal principal) y SMMD (debajo de la diagonal principal) obtenidas de acuerdo a Sjøvold (1973) utilizando rasgos epigenéticos. Poblaciones Americanas.

	TFMA	TFTE	SSCR	LACH	NECH	NERN	LAJU	NPRE	RPAM	DPAR	TLAT	SGAX	OLMO	BCS	NOA	NCHIL	CUYO
TFMA	0,000	1,656	1,171	1,247	1,928	1,263	2,031	1,757	2,795	3,367	2,970	3,397	2,772	4,082	2,139	1,403	3,012
TFTE	0,085	0,000	1,497	1,874	1,409	0,867	2,296	1,620	2,718	2,325	1,852	1,110	1,065	1,608	2,678	1,873	3,032
SSCR	0,067	0,085	0,000	0,000	0,835	0,868	1,612	0,623	1,725	2,802	2,159	2,373	1,608	2,843	1,695	0,852	1,613
LACH	0,068	0,100	0,000	0,000	0,547	0,219	1,137	1,142	2,895	3,284	1,967	2,870	1,561	3,170	2,239	1,181	2,302
NECH	0,100	0,071	0,048	0,029	0,000	0,067	0,520	0,594	2,318	2,346	2,263	2,944	1,479	3,315	1,946	1,653	1,067
NERN	0,063	0,043	0,048	0,011	0,003	0,000	0,292	0,531	2,803	3,059	1,863	2,467	1,096	3,201	1,956	1,299	2,080
LAJU	0,124	0,139	0,106	0,072	0,032	0,017	0,000	0,700	1,985	2,706	2,497	3,678	1,332	4,638	1,537	3,092	0,099
NPRE	0,109	0,099	0,042	0,073	0,037	0,032	0,049	0,000	0,942	2,045	2,228	2,814	1,880	3,607	0,945	1,393	0,833
RPAM	0,148	0,141	0,100	0,159	0,122	0,143	0,123	0,059	0,000	1,172	1,964	3,413	2,351	3,734	0,646	3,564	1,229
DPAR	0,205	0,140	0,184	0,206	0,142	0,181	0,187	0,143	0,072	0,000	1,276	1,833	1,368	2,035	1,966	4,422	1,550
TLAT	0,153	0,094	0,123	0,106	0,116	0,092	0,152	0,137	0,103	0,077	0,000	0,844	0,866	1,251	1,756	3,502	2,264
SGAX	0,187	0,060	0,143	0,164	0,161	0,131	0,234	0,182	0,190	0,116	0,046	0,000	0,454	0,598	2,935	2,831	3,995
OLMO	0,201	0,077	0,123	0,116	0,107	0,078	0,106	0,151	0,172	0,109	0,063	0,034	0,000	0,583	2,280	2,764	1,826
BCS	0,275	0,107	0,204	0,219	0,222	0,211	0,349	0,273	0,254	0,152	0,084	0,042	0,049	0,000	3,375	3,862	3,874
NOA	0,134	0,166	0,114	0,145	0,122	0,120	0,109	0,068	0,041	0,139	0,110	0,192	0,185	0,258	0,000	2,435	0,680
NCHIL	0,076	0,100	0,051	0,066	0,089	0,068	0,195	0,089	0,196	0,277	0,188	0,161	0,205	0,267	0,158	0,000	2,989
CUYO	0,184	0,182	0,106	0,145	0,065	0,123	1,436	0,058	0,076	0,107	0,137	0,254	0,145	0,290	0,048	0,188	0,000

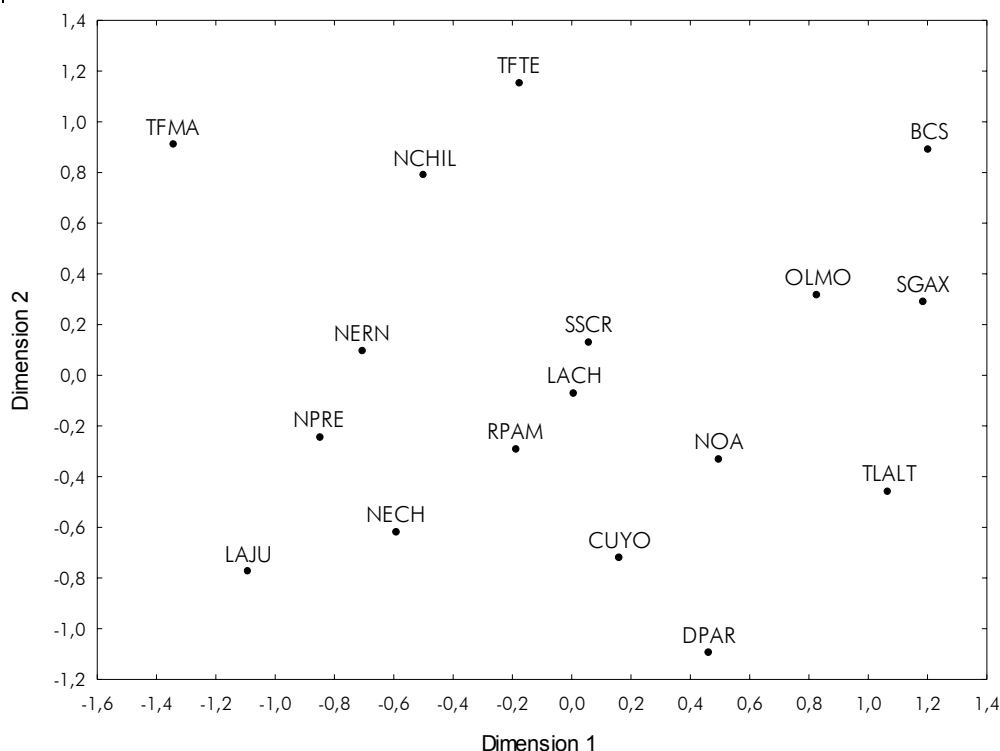


Figura 49: Escalamiento multidimensional obtenido a partir de las distancias SMMD (EPI). Poblaciones Americanas. Valor stress: 0,126.

DIAGRAMAS DE DIFERENCIAS PORCENTUALES MEDIAS (CF)

La manipulación de los componentes funcionales y su expresión en la forma de diagramas de Diferencias Porcentuales Medias (DPM) permite explorar las diferencias entre pares de poblaciones de una manera más meticulosa, porque la técnica permite detectar la región del cráneo que provoca la diferencia intergrupala, así como la magnitud y sentido de la diferencia. A continuación se presentan los DPMs obtenidos para la comparación de cuatro poblaciones. Las poblaciones seleccionadas fueron TFMA, TFTE, NECH y RPAM. Los DPMs para el efecto tamaño se presentan en la figura 50, y aquellos obtenidos para el efecto forma en la figura 51. La significación de las diferencias se ha obtenido a partir de los contrastes LSD realizados sobre el ANOVA.

Las pruebas de ANOVA reflejaron que, en lo que respecta al efecto tamaño, los índices que variaron significativamente fueron el ótico, el masticatorio, el alveolar, y los dos componentes mayores, el neural y el facial. En relación al efecto forma, los índices afectados fueron el ótico, el masticatorio y el alveolar.

La prueba de LSD permitió determinar entre qué par de poblaciones se produce la diferenciación, y la coloración de las barras en los diagramas está dada por la significación del LSD.

En cuanto al estudio de los índices volumétricos, existieron diferencias significativas en el tamaño de los componentes ótico y alveolar entre fueguinos cazadores terrestres (TFTE) y canoeros (TFMA), presentando estos últimos tamaños 5% menores para estos componentes. Por otro lado, también fueron más pequeños en canoeros todos los componentes restantes, exceptuando el neurocraneano medio. La comparación TFMA-NECH no arrojó ninguna diferencia significativa, no obstante puede apreciarse que los cráneos patagones son más grandes para todos los componentes, excepto el respiratorio y el óptico (aunque la diferencia en estos índices es despreciable). TFTE y NECH son grupos muy parecidos, no han presentado diferencias significativas en ningún índice, aunque los fueguinos terrestres presentan neurocraneos medios 2,5% más pequeños que NECH y existen cambios de hasta un 4% a nivel ótico y del 2,5% a nivel alveolar. Todas las comparaciones restantes incluyen a RPAM, grupo que presenta componentes más pequeños que las restantes

muestras (sólo supera en volumen alveolar a TFMA). La diferencia más acusada se detecta en la comparación del volumen ótico entre RPAM y TFTE, presentando este último un índice 10% más grande. Es importante destacar que, en las comparaciones TFTE-RPAM y NECH-RPAM, los componentes mayores neural y facial se diferencian significativamente (entre 2 y 3% mayores en TFTE y en NECH que en RPAM) y en los componentes menores ótico y masticatorio (entre 6 y 10% más grandes en TFTE y NECH).

En relación a los índices morfométricos, la variación fue significativa para tres componentes: el ótico, el masticatorio y el alveolar. La disrupción neurofacial, que viene dada por el índice morfométrico neurofacial (IMNF), no mostró diferencias significativas para ninguna de las poblaciones y en ningún caso superó el 0,78%. TFMA se diferenció significativamente de TFTE por su mayor índice mesoneural (IMNM) y su menor índice alveolar (IMA), esto es: el neurocráneo medio ocupa un mayor volumen del neurocráneo en TFMA y el componente alveolar ocupa un mayor volumen de la cara en TFTE. Las comparaciones TFMA-NECH y TFTE-NECH no presentaron diferencias significativas en ningún índice, lo que refleja un patrón similar a lo observado para el tamaño. Nuevamente, RPAM recoge la mayor cantidad de diferencias con respecto a las otras muestras. En efecto, cuando se lo compara con los fueguinos canoeros, estos presentan mayores componentes masticatorios (4,5%) y componentes alveolares más pequeños (3,5%) en relación al volumen facial. El índice morfométrico masticatorio es también significativamente mayor en TFTE (8,5%) y en NECH (4%) que en RPAM. Los pampeanos presentan, además índices morfométricos óticos 8% menores que TFTE y un índice morfométrico óptico 2% más grande que TFTE.

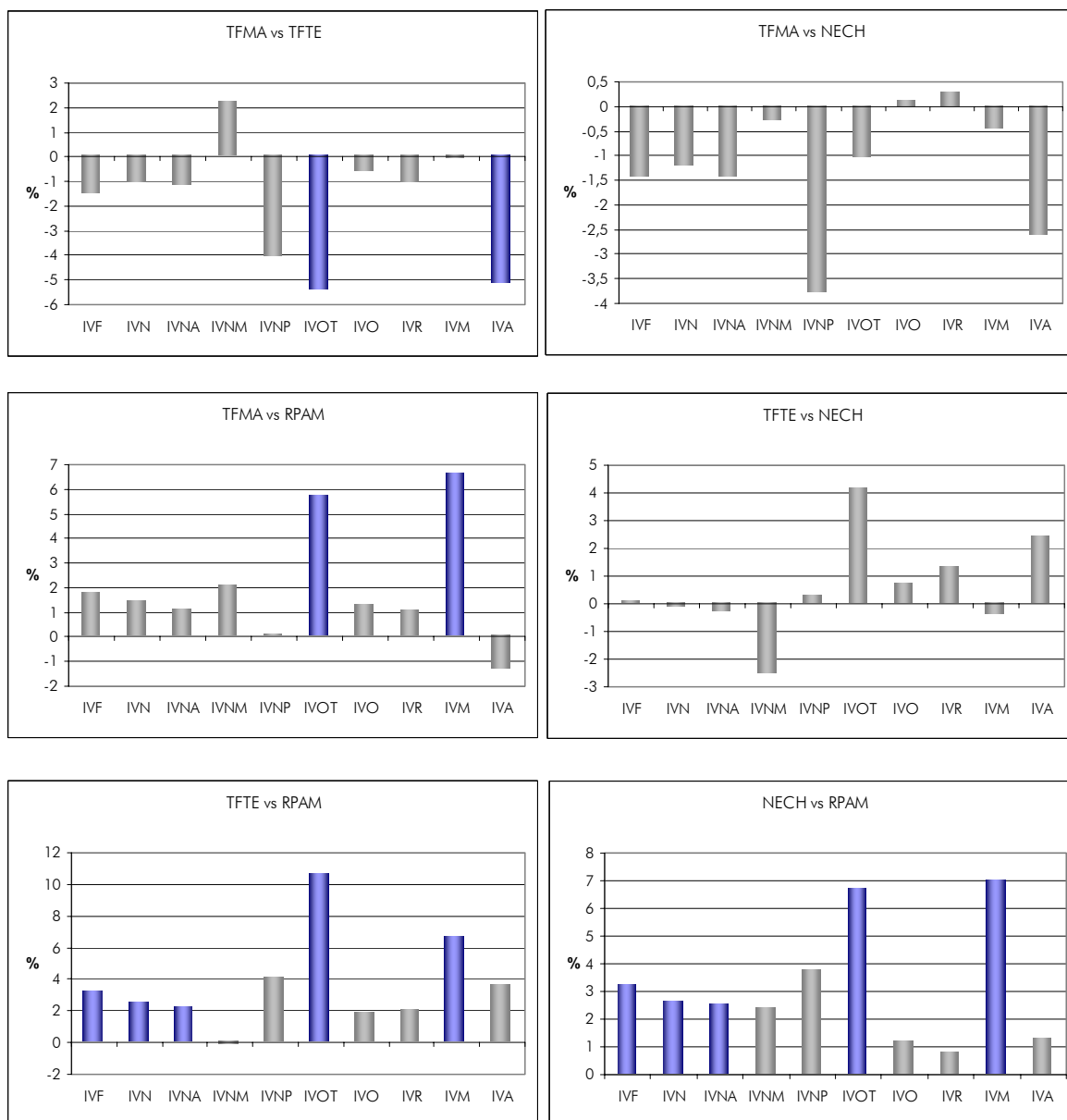


Figura 50: Diagramas de Diferencias Porcentuales Medias (DPM) para los cuatro grupos patagónicos considerados. Índices volumétricos exclusivamente. El eje de las y expresa las DPM y sobre el eje de las x se disponen los componentes. Barras grises: contrastes LSD no significativos. Barras azules: contrastes LSD significativos ($p < 0,05$).

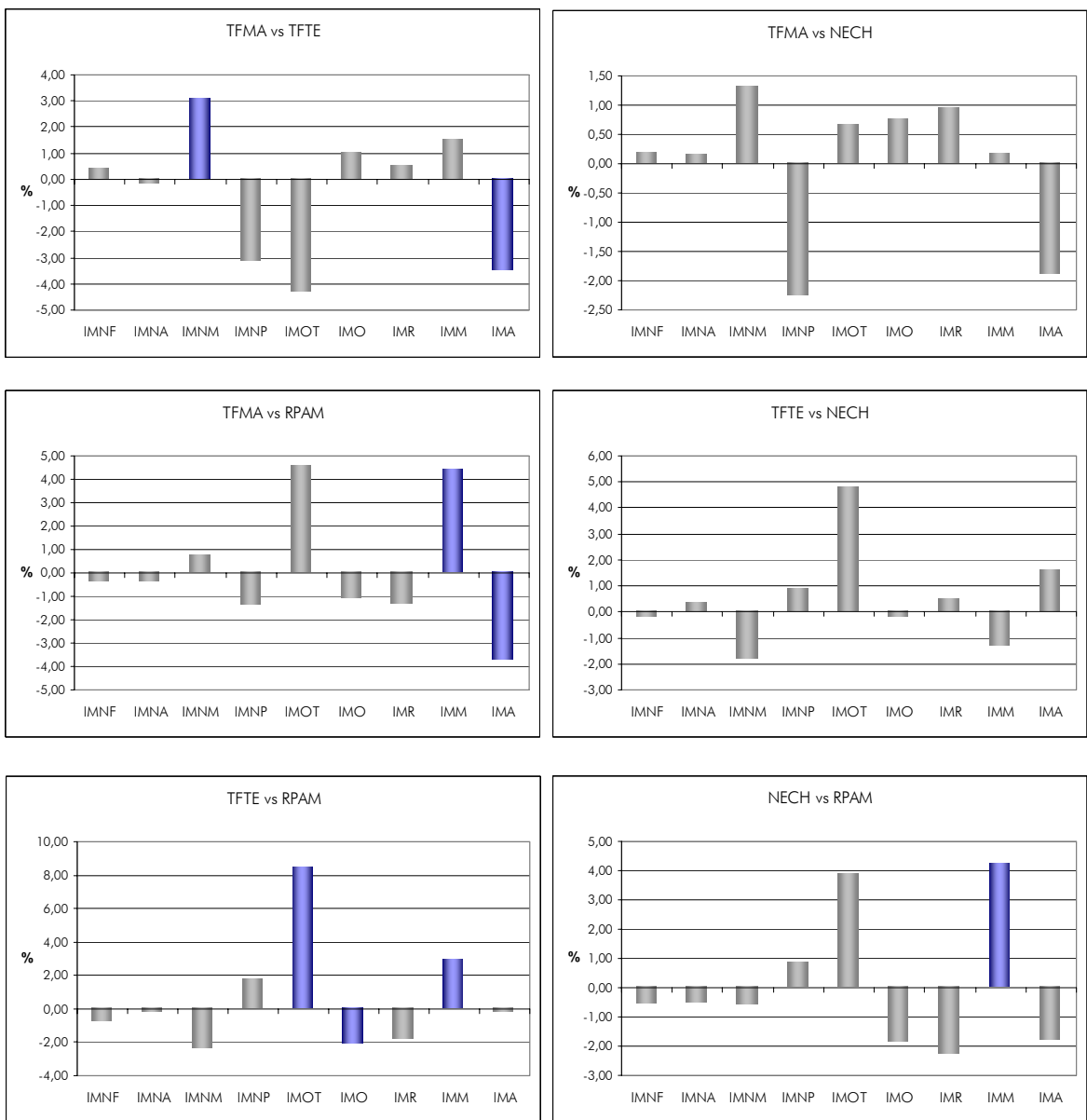


Figura 51: Diagramas de Diferencias Porcentuales Medias (DPM) para los cuatro grupos patagónicos considerados. Índices morfométricos exclusivamente. El eje de las y expresa las DPM y sobre el eje de las x se disponen los componentes. Barras grises: contrastes LSD no significativos. Barras azules: contrastes LSD significativos ($p < 0,05$).

ANÁLISIS DE PERMUTACIÓN DE MATRICES Y DISEÑO DE MATRICES

Dadas las matrices de distancia obtenidas en el apartado anterior, surge la necesidad de estimar la congruencia en el patrón de asociación de los grupos en función de la familia de variables utilizadas, así como el grado de asociación entre las matrices y algunos modelos hipotéticos para el poblamiento de la región.

En el caso de las poblaciones patagónicas, éstas son coincidentes en todos los análisis, por lo cual la correlación de Mantel entre las tres matrices de distancia, y la correlación de cada una de ellas con las matrices de diseño y de distancia geográfica se vuelcan en la tabla 23. Para el caso de las poblaciones a nivel continental, el conjunto de poblaciones varía en función del tipo de carácter, con lo cual no se han realizado pruebas de Mantel. Dado que el conjunto de poblaciones a nivel continental difiere entre los diferentes análisis, y el de los grupos patagónicos es siempre el mismo, se ha centrado esta sección en el poblamiento de Patagonia exclusivamente.

Una discusión sobre los modelos teóricos para el caso del poblamiento Americano puede encontrarse en González-José et al. (2001b). En la tabla 23 se despliegan las pruebas de Mantel y de Smouse-Long-Sokal utilizadas para comparar el grado de asociación estadística entre diferentes matrices de distancia, observadas e hipotéticas. Para simplificar la lectura de la tabla, de los modelos que reflejaban diferentes grados de araucanización sólo se presentan aquellos que duplicaban la distancia entre grupos araucanizados y no araucanizados. Los modelos restantes (considerando las distancias 1 y 3 para la comparación araucanizado/no araucanizado) arrojaron resultados similares y no se exponen en dicha tabla.

Del análisis de esta tabla se desprende que el nivel de resolución de los tres tipos de variables utilizados es diferente cuando se comparan VH y CF estimadores de tamaño y forma por un lado, y EPI por el otro. Las matrices de distancia obtenidas a partir de las variables de Howells y de los componentes funcionales se asocian fuertemente. Por otro lado, puede comprobarse que las distancias geográficas están correlacionadas significativamente con las distancias a partir de VH y EPI, pero no así con las distancias craneofuncionales. Las distancias climáticas resultaron correlacionadas significativamente con VH y CF estimadores de tamaño, no así con CF estimadores de forma ni con EPI. Cuando el efecto de las distancias geográficas es

eliminado del análisis mediante el test Smouse-Long-Sokal (1986), las distancias climáticas sólo resultan correlacionadas ($p < 0,05$) con los CF estimadores de tamaño.

Tabla 23: Resultados de las pruebas de Mantel y de Smouse-Long-Sokal (utilizado para eliminar los efectos de la distancia geográfica, modelos terminados en ".G". En la parte superior de la tabla se comparan las matrices de distancia observadas a partir de diferentes caracteres (VH: variables howellianas, ZCF: CF estimadores de tamaño, ZZCF: CF estimadores de forma, EPI: distancias SMMD para rasgos epigenéticos). *: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; *** : $p < 0,005$; ****: $p < 0,001$. El recuadro rojo encierra los mejores ajustes para cada tipo de variable.

Código	Descripción	VH	p	ZCF	p	ZZCF	p	EPI	p
ZCF	Distancias (CF, efecto tamaño)	0,763	****						
ZZCF	Distancias (CF, efecto forma)	0,625	****	0,818	****				
SMMD	Distancias (EPI)	-0,041		-0,060		-0,039			
GEO	Distancias geográficas en km.	0,371	*	0,121		0,125		0,538	****
CLIMA	Distancias climáticas	0,309	*	0,401	*	0,289		-0,051	
MAA	Mod. de Aislamiento Adaptativo	-0,061		-0,357		-0,368		0,258	
MAG	Mod. de Aislamiento Geográfico	-0,010		-0,171		-0,069		0,402	
MAGA	Mod.de Aisl. Geog. Atenuado	0,035		-0,117		-0,021		0,418	
MAAyA	MAA y Araucanización	0,249		0,321		-0,232		0,481	*
MAGyA	MAG y Araucanización	0,266		0,380		0,066		0,563	**
MAGAyA	MAGA y Araucanización	0,285		0,405		0,089		0,562	**
MAGAyAyC	MAGAyA y Corredor	0,620	***	0,480	***	0,385	**	0,374	***
CLIMA.G	Distancias Climáticas (GEO=const.)	0,255		0,387	*	0,271		-0,199	
MAA.G	Mod. de Aislamiento Adaptativo (GEO=const.)	-0,145		-0,390	*	-0,402	*	0,188	
MAG.G	Mod. de Aislamiento Geográfico (GEO=const.)	-0,228		-0,261		-0,147		0,199	
MAGA.G	Mod.de Aisl. Geog. Atenuado (GEO=const.)	-0,202		-0,214		-0,102		0,189	
MAAyA.G	MAA y Araucanización (GEO=const.)	0,152		0,300		-0,096		0,393	
MAGyA.G	MAG y Araucanización (GEO=const.)	0,117		0,368		0,010		0,423	*
MAGAyA.G	MAGA y Araucanización (GEO=const.)	0,135		0,398		0,034		0,415	*
MAGAyAyC.G	MAGAyA y Corredor (GEO=const.)	0,596	****	0,674	***	0,501	***	-0,143	

Aquí es importante destacar que cuando se realiza el test Smouse-Long-Sokal, de acuerdo a Oden y Sokal (1992) sólo los valores $p < 0,01$ deben considerarse significativos. En consecuencia, puede decirse que, cuando los efectos de la separación espacial son ponderados en las diferentes matrices de distancia biológica y climática, las distancias climáticas no se correlacionan significativamente con distancias obtenidas a partir de diversos caracteres craneanos.

En lo que respecta a los modelos, tanto las distancias a partir de VH como aquellas surgidas de CF y de EPI se asocian claramente con el modelo MAGAyAyC, que postula alto flujo génico entre grupos meridionales, un corredor de flujo génico limitado por aislamiento por distancia para el centro de Patagonia, y una fuerte oleada de inmigración araucana (un valor de 3 para la comparación grupo araucanizado/no araucanizado). Notablemente, aún cuando VH y CF no se asocian claramente con EPI en el patrón de distancias obtenidas, todas las distancias calculadas a partir de los diferentes caracteres concuerdan en mostrarse más fuertemente asociadas al modelo MAGAyAyC. Cuando la separación geográfica es hecha constante en el análisis (test Smouse-Long-Sokal, mitad inferior de la tabla), este modelo sigue siendo altamente explicativo de la variación en VH y en CF de tamaño y forma, aunque su “desempeño” decae para EPI, tornándose no significativa la correlación.

Cuando se calcula el test de Mantel exclusivamente sobre los modelos entre sí (tabla 24) se observa que los principales modelos (MAA, MAG) y sus derivados (AMAA, MAGA, AMAG, AMAGA, MAGAAC) no presentan correlaciones significativas. Como es de esperar, las correlaciones son significativas entre modelos derivados (e.g.: MAGA vs. AMAGA o MAGA vs. MAGAyAyC), pero en líneas generales, puede decirse que los grandes enfoques sobre el poblamiento de la región no brindan explicaciones redundantes acerca de las relaciones interpoblacionales, y que sus efectos son diferentes.

Dado que todos los modelos menos MAA y MAAyA estuvieron correlacionados positiva y significativamente con la distancia geográfica (tabla 24), los resultados de la mitad inferior de la tabla 23 son más informativos que los de la mitad superior, donde la distancia geográfica puede representar una “tercer variable oculta” que explique indirectamente las correlaciones entre alguna distancia biológica y algún modelo de poblamiento. En definitiva, se observa que los modelos simples como el

de aislamiento adaptativo (MAA) o los modelos simples de aislamiento por distancia (MAG, MAGA) no explican eficientemente la variabilidad craneofacial en Patagonia. Por el contrario, el modelo más complejo, que pretende simular un efecto fuerte de la oleada araucanizante como factor homogeneizador en el norte de la región y de diferenciación entre el norte y el centro sur, sumado a una alta similitud para el extremo sur y un flujo génico limitado por la distancia geográfica para las poblaciones que ocuparon el extenso centro patagónico, es el modelo más plausible para entender la variación craneofacial en la región.

Tabla 24: Resultados de las pruebas de Mantel realizadas entre modelos y entre modelos y distancia geográfica (GEO). MAA: modelo de aislamiento adaptativo, MAG: modelo de aislamiento geográfico, MAGA: modelo de aislamiento geográfico atenuado, MAAyA: modelo de aislamiento adaptativo y araucanización, MAGyA: modelo de aislamiento geográfico y araucanización, MAGAyA: modelo de aislamiento geográfico atenuado y araucanización, MAGAyAyC: modelo de aislamiento geográfico atenuado y araucanización y corredor centro-patagónico, GEO: distancias geográficas en km. *: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; *** : $p < 0,005$; ****: $p < 0,001$.

	MAA	MAG	MAGA	MAAyA	MAGyA	MAGAyA	MAGAyAyC
MAA	1,000						
MAG	0,533	1,000					
MAGA	0,490	0,985*	1,000				
MAAyA	0,719***	0,264	0,243	1,000			
MAGyA	0,295	0,644*	0,648**	0,484*	1,000		
MAGAyA	0,391	0,854*	0,877***	0,405*	0,929***	1,000	
MAGAyAyC	0,050	0,260	0,310*	0,247	0,538***	0,505***	1,000
GEO	0,190	0,474**	0,525***	0,248	0,550**	0,613***	0,823***

CAPÍTULO VII

DISCUSIÓN I: LOS FACTORES AMBIENTALES, LA EXPRESIÓN DE LOS RASGOS MORFOLÓGICOS DEL CRÁNEO Y SU INTEGRACIÓN

7.1 LOS FACTORES AMBIENTALES Y LA EXPRESIÓN DE LOS RASGOS MORFOLÓGICOS DEL CRÁNEO

Reanalysis of Boas' data not only fails to support his contention that cranial plasticity is a primary source of cranial variation but rather supports what morphologists and morphometricians have known for a long time: most of the variation is genetic variation.

Sparks y Jantz (2002)

El efecto de los factores ambientales sobre la morfología craneana fue escasamente estudiado, a pesar de que usualmente se sostiene que este efecto es importante y dificulta la obtención de parámetros genéticos en las poblaciones. La intención de esta parte de la Tesis es profundizar y discutir estos efectos, revisando la bibliografía al respecto y presentando los análisis realizados con las series estudiadas.

ADAPTACIÓN AL FRÍO

En las figuras 33, 34 y 35 se despliegan los resultados de las pruebas realizadas tendientes a evaluar la asociación entre la latitud (y en consecuencia la temperatura) sobre algunos aspectos de la morfología craneofacial. Cuando se estudia pura y exclusivamente el Índice Nasal (INAS) en función de la latitud, se encuentra una correlación positiva y significativa de ambas variables. En el patrón de agrupación de las poblaciones puede observarse que grupos muy distanciados geográficamente, como los fueguinos y patagones, los esquimales y los noruegos de Norse se ubican en el área de altas latitudes y altos índices nasales, y otros grupos, también muy distanciados geográficamente como Teita (África) y Tolai (Melanesia) se ubican en la región de bajas latitudes y bajo índice nasal. Este gráfico no parece reunir ninguna información filogenética o siquiera genética acerca de las poblaciones. Si se observan los grupos de esquimales y fueguinos con mayor detenimiento, se observa que los fueguinos y patagones del sur soportaban condiciones climáticas extremas gran parte del año: temperaturas medias de entre -10 y -20° C durante el invierno y de alrededor de 10° C en verano, muy pocas horas de luz solar al día, y fuertes y constantes vientos del oeste (Hernández et al. 1997a). Esta combinación hace del ambiente fueguino uno de los más duros en cuanto a disponibilidad de recursos y condiciones de vida. El caso de los esquimales de Norteamérica es similar: su

adaptación al ambiente peri-ártico es indiscutible, y permitió a estos grupos ocupar regiones de más de 70° de latitud exitosamente a partir de una economía basada principalmente en la caza y recolección marinas (aunque algunos grupos practican la caza del caribú). Ambos grupos representan el extremo de distribución geográfica de nuestra especie en el continente americano, por lo cual puede descartarse que el flujo génico sea responsable de las posibles similitudes. Por otro lado, cierto grado de aislamiento geográfico podría haber minimizado cualquier flujo génico con otros grupos americanos, fenómeno altamente probable para las poblaciones fueguinas (Borrero y Mc Ewan 1997, González-José et al. 2002). El estudio de la morfología nasal en éstas y otras series fue previamente desarrollado en los trabajos de Hernández et al. (1997a) y Lalueza et al. (1997a). Los autores analizan variables craneométricas en diversas series del Nuevo Mundo (incluidos fueguinos y esquimales) y de Asia y detectan que cuando las dimensiones de la nariz (anchura y altura) son tenidas en cuenta, se observan altos niveles de similitud entre los grupos fueguinos y los esquimales, coincidiendo con los resultados expuestos aquí. Si bien no existe una explicación completa y consensuada con respecto a la relación que pudiera existir entre la forma de la nariz y la fisiología respiratoria, parece claro que una cavidad nasal alta y angosta, que proporciona una mayor superficie de mucosa, favorece el calentamiento y la humectación del aire inspirado y propicia la retención del calor y la humedad del aire espirado (Hernández et al. 1997a). En definitiva, si se centra el análisis de las relaciones interpoblacionales solamente en la forma y tamaño de la nariz, se observará que esquimales y fueguinos se semejan más entre sí que con otros grupos cercanos geográficamente, y existe evidencia de peso para atribuir esa similitud a la adaptación al clima frío.

Así, si la adaptación al frío es un fenómeno que se manifiesta de manera no aleatoria en la morfología craneana e implica cambios morfológicos en la misma dirección, entonces los fueguinos y los esquimales deberían unirse a biodistancias menores entre sí en relación con otras poblaciones más cercanas geográficamente. Cuando se busca aumentar la resolución de la medición de la morfología nasal, por ejemplo calculando la Superficie Nasal (SNAS), que no refleja necesariamente una mayor superficie de mucosa, en lugar del índice nasal solamente, la correlación con la latitud disminuye y se vuelve no significativa (figura 34). Esto podría reflejar el

hecho de que la adaptación al clima frío en la morfología nasal ha evolucionado con más fuerza en la relación entre altura y anchura, que en la superficie absoluta de la apertura nasal. Cuando se realiza el mismo análisis estandarizando SNAS en función del tamaño de la cara, la correlación no varía (resultados no expuestos). Estos resultados son relevantes, porque ambos índices (INAS y SNAS) han sido obtenidos a partir de las mismas variables, pero reflejan patrones de asociación diferentes. Esto permitirá en el futuro explorar los índices desde un punto de vista funcional o adaptativo: por lo general se realizan los análisis sobre un conjunto de variables, pero las relaciones entre ellas son importantes para comprender la morfología craneofacial. En el último paso de este análisis, las variables nasales fueron incluidas en un conjunto de 24 variables de Howells de la cara y el neurocráneo. Cuando se busca que un ensayo de biodistancia estime las relaciones filogenéticas o genéticas entre las unidades de estudio, entonces el mejor criterio es utilizar un gran número de marcadores. ¿Por qué? Si asumimos que las desviaciones debidas a la adaptación a efectos ambientales (cuya influencia sobre algunos rasgos del cráneo es, como se acaba de ver, evidente) se distribuyen al azar entre estos marcadores, entonces es esperable que las relaciones de semejanza obtenidas reflejen al menos en forma proporcional la variabilidad genética de los grupos en cuestión (González-José et al. 2003a, Konigsberg y Ousley 1995, Relethford 2002). En la figura 35 se presentan los resultados de este tercer análisis, realizado sobre 24 variables craneométricas, y puede observarse que la similitud entre las poblaciones de igual latitud ya no es evidente y que ha cambiado el patrón de asociación entre las poblaciones. Los fueguinos se asocian ahora con otras poblaciones de América, mientras que los esquimales se emplazan en una posición intermedia entre otros nativos americanos y poblaciones del este asiático. Estas semejanzas son congruentes con análisis realizados a partir de datos moleculares, arqueológicos y lingüísticos y en todos los casos apuntan a un ingreso tardío de los esquimales en el Nuevo Mundo (Crawford 1998, Greenberg et al. 1986).

Ahora bien, ¿cómo se explica que el patrón de asociación entre las poblaciones sea diferente en función de los rasgos estudiados? La explicación más parsimoniosa es que la proporción de la varianza fenotípica debida a la varianza ambiental es aleatoria. Esto es, las diferentes presiones ambientales no imponen el mismo patrón

para las diferentes regiones del cráneo. Si la influencia ambiental se plasmase con la misma magnitud en el mismo momento, y con la misma fuerza en el cráneo como un todo (y no como un conjunto de estructuras ligadas en mayor o menor medida de acuerdo a su origen embrionario y a los requerimientos funcionales), en ese caso las distancias calculadas a partir de un gran número de caracteres debería reflejar la historia adaptativa de los grupos, y no su historia genética (filogenia) o sus aspectos estructurales (flujo génico, deriva, migración). En resumen, la relación entre la altura nasal y la anchura nasal, la superficie nasal, o un conjunto dado de variables craneométricas no reflejan el mismo patrón de asociación interpoblacional probablemente debido a que la varianza ambiental es aleatoria carácter a carácter.

La naturaleza matemática de algunos índices de biodistancia permite una manipulación correcta de muchas variables y la obtención de parámetros más directamente relacionados con la historia y la estructura de las poblaciones, aún cuando exista influencia ambiental y las heredabilidades de los marcadores utilizados sean bajas (Buikstra et al. 1990). Por otro lado, el estudio pormenorizado de las variables y, en especial, las asociaciones entre variables, como es el caso de la altura y anchura nasal, permite el estudio de la variabilidad residual, es decir la variabilidad ambiental. Si bien el ejemplo presentado aquí es sencillo, existen numerosos esfuerzos destinados a descifrar las fuentes de variabilidad en diversos marcadores fenotípicos y en distintos grupos de vertebrados (Ackermann 2002, Cheverud 1988, 1996a, Marroig y Cheverud 2001, Roff 1996).

En definitiva, puede decirse que aquellas cualidades de los caracteres morfológicos que han sido vistas hasta hace poco como un defecto insalvable, deberían ser reinterpretadas como una ventaja metodológica y deberían fomentar el estudio de la genética y la historia adaptativa de estos caracteres, su relación con otros marcadores biológicos, y su variación en las numerosas poblaciones arqueológicas.

Otra aproximación a la influencia ambiental es observar desde un punto de vista global la variación climática y la craneométrica. Un enfoque de este tipo se ha llevado a cabo para Patagonia a partir del estudio de permutación de matrices, donde una de las matrices consideradas (CLIMA) refleja la distancia climática entre los grupos de Tierra del Fuego y Patagonia. A pesar de que este análisis fue incluido en

la sección sobre poblamiento de Patagonia, se discutirán estos resultados aquí, dada su relación con el problema de la adaptación climática.

En la tabla 23 puede observarse que, para el caso de Patagonia, las distancias climáticas resultaron asociadas a las distancias obtenidas a partir de VH, y CF estimadores de tamaño. No existió correlación con los CF estimadores de forma ni con EPI. Cuando se descarta el efecto de la separación geográfica de las muestras, la correlación entre CLIMA y los indicadores de distancia biológica se hace no significativa en todos los casos (recuérdese que en el test Smouse-Long-Sokal y de acuerdo a Oden y Sokal [1992], los valores p deben considerarse significativos cuando son $<0,01$). Esto refuerza los puntos centrales de la discusión anterior: a escala global, la variabilidad climática afecta algunos valores craneofaciales, pero no así el patrón obtenido a partir de muchas variables. Los resultados estarían reflejando que la influencia de las variables climáticas es baja cuando se calculan índices de distancia a partir de muchos caracteres. Aún así, la correlación significativa de los CF estimadores de tamaño podría estar reflejando un fenómeno de aumento de tamaño hacia el sur, coincidente con la regla de Bergman y ya reportado para poblaciones patagónicas (Sardi 2002).

Existen tres estudios previos: Beals 1972, Guglielmino-Matessi et al. 1979 y Rothhammer y Silva 1990, que se aproximan a la variabilidad craneofacial y climática con fines comparativos.

Beals (1972) compara el índice cefálico de 399 poblaciones humanas comparándolo entre cuatro categorías climáticas (caluroso y seco, caluroso y húmedo, frío y seco, frío y húmedo), detectando una tendencia hacia la braquicefalización en ambientes fríos. El autor sugiere que esta tendencia es una variante de la regla de Allen, que explicaría la ventaja selectiva de la braquicefalia en función de su supuesta menor disipación de temperatura. No obstante, la importancia de este trabajo es difícil de ponderar, ya que el autor no utiliza métodos estadísticos para probar la correlación entre el índice cefálico y las variables climáticas, y sólo utiliza tendencias centrales (promedios) para sus comparaciones.

Guglielmino-Matessi et al. (1979) ponen a prueba la relación entre variables climáticas y variables craneométricas en poblaciones humanas: los autores utilizan las funciones discriminantes obtenidas por Howells (1973) para calcular correlaciones

con dos componentes principales en los cuales se ha condensado información correspondiente a 19 variables climáticas (temperaturas máximas, mínimas, promedios, humedad ambiente, precipitaciones, etc.). El análisis arroja una correlación significativa entre el primer componente climático y la primera función discriminante craneométrica. Las restantes comparaciones son no significativas. Los autores ponen en duda la utilidad de los rasgos craneométricos para obtener relaciones aproximadas de similitud genética entre poblaciones dada la influencia del clima sobre el fenotipo craneal. Esta conclusión debe ser revisada con meticulosidad, porque las correlaciones significativas fueron encontradas sobre una sola función discriminante, en la cual sólo dos variables influyen de manera fuerte: el ancho craneal y la altura facial (Guglielmino-Matessi et al. 1979). Sin embargo, cuando se exploran las tres primeras funciones discriminantes, el efecto del clima disminuye drásticamente, siendo más importante la diferenciación geográfica de las muestras. Es decir, que cuando todas las variables medidas por Howells son utilizadas para estimar las distancias entre grupos, sólo dos se asocian claramente a los atributos climáticos del sitio. Relethford (1994) y Relethford y Harpending (1994) discuten la evidencia aportada por Guglielmino-Matessi et al. (1979) a partir del estudio de la variabilidad craneofacial a nivel mundial. En estos trabajos se sostiene que el patrón medio de variabilidad intragrupal y la distancia genética obtenida a partir de un número grande de rasgos deben ser mínimamente afectados por la selección natural. Relethford (1994) demuestra que, teniendo en cuenta estimaciones de heredabilidad razonables para los rasgos craneométricos ($h^2=0,55$, Devor 1987, Devor et al. 1986), los valores F_{st} entre regiones geográficas son esencialmente los mismos que aquellos obtenidos a partir de marcadores moleculares. González-José y Hernández (2003) llegan a las mismas conclusiones obteniendo F_{st} 's a partir de variables howellianas, componentes funcionales y rasgos epigenéticos. Mientras que los procesos selectivos podrían haber generado aumentos y disminuciones del nivel de diferenciación para un rasgo en particular, Relethford y Harpending (1994) dudan que un proceso selectivo fuerte para la morfología craneofacial pueda producir valores de F_{st} tan similares a aquellos encontrados a partir de marcadores genéticos y ADN mitocondrial. Los resultados de F_{st} obtenidos aquí también están en concordancia con estimas moleculares, y más adelante se discutirá este resultado.

Una aproximación estadística diferente a Guglielmino-Matessi et al. (1979) y similar a los cálculos realizados en esta tesis es la desarrollada por Rothhammer y Silva (1990). En este trabajo, los autores obtienen matrices de distancia biológica (craneofacial), geográfica, altitudinal, cronológica y climática entre 25 poblaciones de Sudamérica. Los autores detectan que la separación geográfica es responsable de la mayor parte de la variación craneofacial, seguida del clima y la altitud. De acuerdo a los autores (Rothhammer y Silva 1990, p.16):

*“The influence of climate on facial measurements is modest, despite the fact that cranial collections included in the analysis were exhumed in location covering a wide range of climatic zones”.*¹

Las distancias geográficas entre sitios arqueológicos explican la mayor proporción de variabilidad craneométrica, indicando que las afinidades biológicas entre poblaciones prehistóricas disminuyen a medida que las distancias geográficas aumentan. De acuerdo a Neel (1978) la microdiferenciación genética de las tribus que ocupan las selvas tropicales de Sudamérica es principalmente una consecuencia de la “fusión-fisión” de los poblados, y de un “efecto lineal” producido por el aislamiento geográfico.

Los resultados obtenidos aquí en relación a las correlaciones entre distancias climáticas y craneofaciales están en alta concordancia con los resultados de Rothhammer y Silva (1990). A diferencia del estudio citado, donde no se han calculado probabilidades permutacionales para las correlaciones de matrices, en el caso presente sí se han obtenido, resultando no significativas una vez que la separación geográfica es mantenida constante (tabla 23).

En resumen, no se ha podido establecer que las diferencias de temperatura (estimadas a partir de las diferencias latitudinales) se encuentren asociadas claramente a las distancias craneofaciales, en especial si se trata de diferencias de forma o a nivel de rasgos epigenéticos.

¹ La influencia del clima en las medidas faciales es modesta, a pesar del hecho que las colecciones craneales incluidas en el análisis fueron exhumadas en localidades que cubren un amplio rango de zonas climáticas.

Hasta aquí se ha discutido la influencia de cambios adaptativos, es decir que generan cambio en las frecuencias génicas de las poblaciones, sobre la morfología craneofacial. Sin embargo, otros factores ambientales que no son adaptativos, pueden generar cambios en la morfología craneofacial, dada su plasticidad.

PLASTICIDAD CRANEANA: EL EFECTO DE LA DEFORMACIÓN ARTIFICIAL

La plasticidad craneana se refiere a la idea de que el cráneo responde a las fuerzas ambientales durante el crecimiento y desarrollo, y su morfología puede así ser definida principalmente por esas fuerzas (Sparks y Jantz 2002). Éste es el argumento de muchos puntos de vista críticos acerca del uso de los cráneos en estudios poblacionales y forenses (Goodman 1995, 1997, en Sparks y Jantz 2002).

La deformación craneana artificial puede ser vista como una de estas fuerzas ante la cual el cráneo responde de manera plástica, irreversiblemente, pero sin implicar cambios en las frecuencias génicas de la población. Los resultados de las pruebas realizadas sobre series deformadas y no deformadas se presentan en las figuras 36, 37 y 38. El objetivo central de estas pruebas fue evaluar la separación entre pares de grupos, deformados y no deformados, de distintas poblaciones y a partir de diversos caracteres métricos del cráneo. Las VH relacionadas con la bóveda craneana reflejaron un patrón de distancias en el cual es difícil observar los pares de deformados y no deformados de la misma población a menor distancia que con respecto a algún otro grupo. Esto refleja que la práctica deformatoria se percibe claramente en estas variables, y en consecuencia las diferencias reales inter-poblacionales se ven “camufladas” por las diferencias entre deformados y no deformados. La utilización de índices morfométricos del neurocráneo permitió una mayor unión de los grupos deformados y no deformados de la misma población, aunque en algunos casos, existen terceros grupos que se ubican muy cerca del par (véase por ejemplo el grupo TFMA, en clara asociación con NERN y NERND). Este mejor ajuste podría deberse a que los índices morfométricos reflejan el tamaño del componente en cuestión (antero-neural, medio-neural y postero-neural) en función del tamaño total neurocraneano. Dado que el aparato deformador no actúa de manera pareja sobre la anchura, altura y longitud de los componentes funcionales, sino sobre alguna de las dimensiones, se puede pensar que existe un crecimiento

compensatorio dentro de cada componente funcional que elimina las diferencias de volumen total en los componentes deformados y no deformados. Si asumimos que este mecanismo opera durante el desarrollo del individuo, entonces es coherente que los grupos deformados y no-deformados de cada población se unan a menor distancia, porque las diferencias de tamaño están “tamponadas” dentro del componente funcional gracias al crecimiento compensatorio de las otras dimensiones. Al respecto, Cocilovo (1975) afirma que si bien detecta cambios en la forma del neurocráneo en deformados de Chubut y Río Negro, el volumen total del neurocráneo no presenta cambio alguno ante el aparato deformatorio. De acuerdo a Cocilovo (1975), como consecuencia de la presión ejercida por el aparato deformador en sentido antero-posterior, se observan reacciones plásticas sobre la bóveda y la base craneal con el objeto de adecuar el espacio disponible para alojar la masa neural en crecimiento. La capacidad craneana, de acuerdo al mismo autor, crece de manera constante a expensas de un ritmo de crecimiento diferencial en aquellas regiones libres de la acción del aparato deformador. En definitiva y de acuerdo a Moss (1958), la acción de la deformación artificial no modificaría la magnitud de los vectores de crecimiento neurocraneano normal, pero si su dirección, trayendo como consecuencia un cambio en la forma del cráneo. Así, habiendo experimentado el cráneo una inhibición de su crecimiento antero-posterior, se produciría a modo de reacción plástica una aceleración del crecimiento lateral. La novedad introducida por los resultados de la figura 37, es que estos cambios de forma que no se corresponden con cambio en tamaño se observarían no sólo a nivel de la bóveda, sino que pueden encontrarse expresados en los componentes funcionales neurocraneano anterior, medio y posterior.

El mejor ajuste entre los pares deformado-no deformado se obtiene cuando se calculan las distancias a partir de rasgos exclusivamente faciales. En esta aproximación, los pares se forman con mayor claridad, y salvo en el caso de NECH-NECHD, las distancias entre pares deformados y no deformados de la misma población siempre son menores que cualquier otra distancia. Los resultados obtenidos están en consonancia con aquellos obtenidos por Cocilovo (1975) quien estudiando las poblaciones Tehuelches de Chubut y Río Negro concluye que la

deformación artificial se percibe con claridad en el neurocráneo, principalmente en su longitud y no genera alteraciones en la morfología facial.

En resumen, y al igual que en el caso de la morfología nasal, la evaluación de la plasticidad del cráneo desde un punto de vista topológico permite “recorrer” el espectro de variación, desde un análisis que magnifique el cambio plástico hasta uno que lo lleve a su mínima expresión. Para ello, claro está, es necesario tener un conocimiento previo acerca de las fuerzas ambientales implicadas y su posible influencia sobre la arquitectura del cráneo.

A pesar de que existe bibliografía abundante que demuestra la influencia sustancial de una componente genética en las dimensiones craneales (Devor 1987, Devor et al. 1986, Sparks y Jantz 2002, Susanne 1975, 1977), la noción de que la fuerza dominante de la forma craneal es la plasticidad del cráneo aún persiste. Esto tal vez se deba a la enorme influencia que ha tenido el trabajo realizado por Franz Boas y sus colaboradores, publicado en 1912. En ese trabajo (Boas 1912) se demostraba la naturaleza plástica del cuerpo humano en respuesta a cambios en el ambiente. Los hallazgos de Boas estaban originados en el estudio de datos antropométricos provenientes de inmigrantes europeos en Nueva York y sus descendientes nacidos en los Estados Unidos. El estudio demostraba que las diferencias craneales (principalmente anchura y longitud) se generaban de acuerdo al lugar de nacimiento, más allá del país de origen de los inmigrantes, reflejando así la “adaptación” de los descendientes nacidos en Estados Unidos al ambiente americano. Durante 90 años, se ha citado este trabajo como evidencia clave para demostrar la elevada plasticidad del cráneo. Recientemente, Sparks y Jantz (2002) reanalizaron los datos originales de Boas estimando heredabilidades en sentido estricto a partir de los pedigríes presentes en la base de datos y demostraron que los resultados originales de Boas reflejan las diferencias originarias de las diferentes poblaciones europeas que dieron origen a la gran inmigración hacia América (Bohemios, Italianos, Judíos de Rusia, Polonia, Austria y Alemania, Húngaros, Escoceses, etc.) y no así el lugar de nacimiento. Los resultados de Sparks y Jantz (2002) apuntan hacia diferencias pequeñas y no significativas entre individuos nacidos en Estados Unidos *versus* aquellos nacidos en Europa, y hacia un bajo efecto de exposición al ambiente americano en el índice craneal de los niños nacidos al

oeste del Atlántico. Los autores sostienen que las conclusiones de Boas estarían sesgadas en razón de las deficiencias estadísticas y técnicas que se tenían en los '20 para analizar grandes bases de datos numéricos.

En lo que respecta al efecto de la deformación artificial sobre los rasgos epigenéticos, debe destacarse el trabajo realizado por Konigsberg et al. (1993). En este trabajo los autores estudian tres tipos diferentes de deformación (anular, plano-lamboidea y fronto-occipital) y su relación con los cambios en las frecuencias de rasgos epigenéticos de muestras prehistóricas de los Estados Unidos. Los autores concluyen que la deformación craneana afecta la frecuencia relativa de algunos rasgos, pero que esta influencia ocurre en áreas en contacto con el aparato deformatorio y sólo con algunos aparatos deformadores. Así por ejemplo, no se detectan influencias en las frecuencias de los rasgos faciales o en aquellos rasgos que se establecen en el período prenatal. Los cambios en las frecuencias de algunos rasgos tienen un impacto pequeño en el cálculo de distancias biológicas entre grupos (Konigsberg et al. 1993, p.35).

En resumen, el efecto de fuerzas ambientales sobre la plasticidad del cráneo parece manifestarse en áreas acotadas del cráneo, como es el efecto de la deformación artificial. Estas regiones pueden ser estudiadas apropiadamente con los métodos estadísticos actuales y pueden minimizarse o maximizarse las señales de estrés ambiental de acuerdo a la finalidad de la investigación.

Las aproximaciones llevadas a cabo hasta aquí en relación a la variabilidad ambiental presentan un defecto importante: consideran a los caracteres como entidades discretas e independientes. Sin embargo, la aproximación a la morfología craneofacial debe tener en cuenta las asociaciones entre rasgos, ya que éstos tienden a expresarse de manera más o menos correlacionada. Ahora bien: ¿cuáles son las causas de estas asociaciones? ¿Es el grado de asociación entre rasgos más informativo de la historia genética de las poblaciones que los rasgos en sí? En la siguiente sección se discuten los intentos realizados en esta tesis para resolver estos interrogantes.

7.2 PATRONES DE COVARIACIÓN Y CORRELACIÓN FENOTÍPICA A PARTIR DE LA INTEGRACIÓN MORFOLÓGICA

Los resultados de similitud entre las matrices de C y V/CV (tabla 11 y figura 39) sugieren que las poblaciones humanas modernas comparten un patrón sumamente estable de correlación y covariación entre las dimensiones del cráneo, con una fuerte asociación entre poblaciones y un espectro de variación reducido para estos parámetros. En este sentido, las poblaciones humanas se comportaron de manera similar a otros taxa de primates, como los platirrininos (Marroig y Cheverud 2001), pero muy diferente a los grandes Hominoideos (Ackermann 2002). Aún cuando los niveles de variabilidad interpoblacional son bajos, se detectan algunas diferencias entre poblaciones son observables, en especial en el caso del sudeste asiático que parece ser una macro-región de baja similitud de C y V/CV entre rasgos. Probablemente esto pueda ser un artificio provocado por la inclusión de dos muestras del sudeste asiático completamente formadas por individuos masculinos (Atayal y Filipinas). Otra explicación sería que los grupos asiáticos cubren una superficie más grande que otras poblaciones (con excepción de la Polinesia) o bien que existen en la muestra del sudeste asiático grupos altamente mestizados (Filipinas). No obstante, los bajos valores de similitud en C y V/CV son producidos por la serie An-Yang, del sur de China. Los altos niveles de heterogeneidad a este nivel son probablemente producidos por errores en el muestreo o al agrupamiento artificial de individuos de poblaciones diferentes bajo la misma denominación. Sin embargo, debe destacarse que grupos filogenéticamente distanciados mostraron patrones de C y V/CV similares, tornando el mestizaje o el error de muestreo una explicación poco parsimoniosa. Las investigaciones subsiguientes deben orientarse a explorar estas anomalías en el patrón de C y V/CV en nuestra especie, no sólo desde un refinamiento del muestreo poblacional, sino explorando otras variables.

Como se ha dicho anteriormente, una hipótesis sólida para explicar la homogeneidad de las correlaciones fenotípicas es que la similitud en las correlaciones fenotípicas es el resultado de similitudes en los patrones de correlación genética. Para explicar tanto las alteraciones importantes de los patrones genéticos, como la estabilidad de las matrices fenotípicas, se requiere que los cambios genéticos

estén coordinados con cambios en la matriz ambiental (Marroig y Cheverud 2001). En otras palabras: si la matriz fenotípica no presenta cambios, pero sí la genética, entonces debe existir una tercera matriz (ambiental, por definición) que responda a la variación genética en sentido opuesto y estabilice la matriz fenotípica. Sin embargo, y como parece demostrarse en la sección anterior, las variaciones ambientales no debería entenderse como un factor direccional. Esto es, la magnitud y la dirección de su influencia sobre un rasgo dado no pueden extrapolarse al espectro de variación multivariante. Este simple planteo lleva a Relethford (2002) a considerar la variación craneométrica como selectivamente neutra en promedio (“*selectively neutral on average*”, Relethford 2002, p.397). En este contexto, una serie de estudios empíricos parecen demostrar la falta de coordinación entre los cambios ambientales por un lado, y los genéticos o fenotípicos por otro (Arnold y Phillips 1999, Cheverud 1996b, Rothhammer y Silva 1990). Pero entonces, ¿cómo se coordinan los cambios genéticos y ambientales para afectar al fenotipo? El concepto de Integración Morfológica puede dar claves importantes para entender este problema.

La integración es definida, de manera general, como la asociación de elementos a través de un conjunto de mecanismos causales de manera que el cambio en un elemento se refleja en el cambio de otro. Algunos de estos mecanismos, como los epigenéticos, deberían reflejarse en una asociación espacial (topológica) y temporal (durante el desarrollo embrionario y fetal) (Smith 1996). Luego, la integración morfológica es la expresión final de la integración en el desarrollo o en la función (se asume que estructuras cercanas en el cráneo tienden a compartir la misma función), que da cuenta de las respuestas coordinadas de la variación genotípica y fenotípica. Cheverud (1996b) reconoce tres tipos de integración morfológica: funcional/de desarrollo, genética, y evolutiva (ver Introducción, sección 1.2). Estos tipos de integración funcionan de manera coordinada (figura 52), la función y el desarrollo producen asociación de rasgos, que son puestos a prueba integradamente mediante selección estabilizadora, y las variantes con menor eficacia tenderán a desaparecer conjuntamente del genoma, etc.

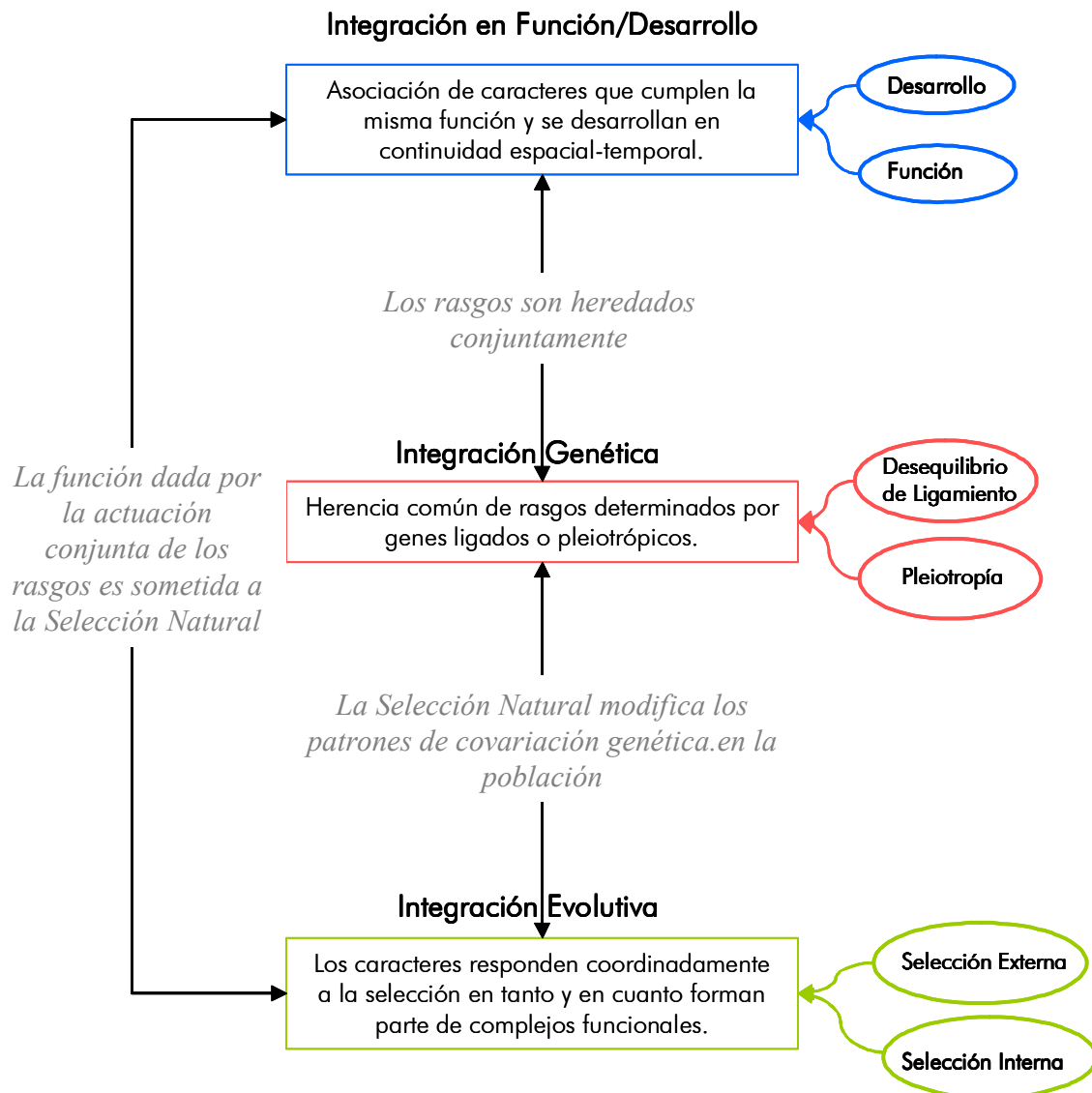


Figura 52: Esquema representando los diferentes niveles de Integración Morfológica y sus interacciones.

En resumen, puede decirse que el patrón de relaciones de desarrollo y de función entre rasgos “estructura” el patrón de correlaciones fenotípicas (Cheverud, 1988, 1996a, Marroig y Cheverud 2001). Los resultados presentados aquí parecen respaldar este esquema en humanos modernos a partir de dos análisis independientes: las pruebas de permutación de matrices aplicadas sobre matrices de diseño funcional o de desarrollo, y las comparaciones entre patrones de correlación y covarianza y distancias genéticas y morfológicas.

En el primer análisis, las matrices de diseño simulando características de desarrollo y función de los rasgos está altamente correlacionada con las matrices agrupadas de correlación intragrupal (C), un resultado esperado si es que la Integración Morfológica es un mecanismo ubicuo en nuestra especie.

En la segunda prueba, los resultados demuestran que cuando las poblaciones humanas son puestas a prueba en cuanto a la asociación entre su similitud absoluta molecular o morfológica, o a nivel de C y V/CV, las distancias moleculares y morfológicas tienden a mostrar patrones similares de diferenciación poblacional. Las relaciones reflejadas en el análisis de inserciones *Alu* y rasgos craneométricos siguen el mismo patrón que el observado en trabajos previos sobre marcadores moleculares clásicos (e.g. Cavalli-Sforza et al. 1994). De esta manera se corrobora otra de las expectativas de la Integración Morfológica.

Ahora bien, ¿la diferenciación a nivel de C o V/CV, refleja algún aspecto referido a la estructura o la historia de las poblaciones? La estructura de la población está relacionada con la proporción de variación genética entre demos interfértiles debida a procesos como el flujo génico y la deriva genética. Por otro lado, la historia de la población se refiere a cambios genéticos atribuibles a eventos históricos no recurrentes, como expansiones de rango, contracciones de rango y reemplazos poblacionales. Como ya se ha discutido previamente, (Relethford 1996, Relethford y Blangero 1990, Templeton 1999, Templeton et al. 1995), la topología de los árboles que reflejan las distancias moleculares o morfológicas es el resultado final de procesos históricos y estructurales de la población. La investigación futura debe esforzarse en diferenciar qué combinación de estos factores es responsable de las diferencias. Así, el significado de los dendrogramas sólo puede ser entendido como una interacción compleja entre cuellos de botella evolutivos, diferencias en tamaño efectivo poblacional, flujo génico, migración, aislamiento, selección etc., y no sólo como el resultado de un proceso meramente filogenético. Muchos autores asumen *a priori* que la topología de un dendrograma refleja fundamentalmente la historia filogenética de los grupos. Como se ha dicho, dos grupos pueden agruparse en un dendrograma simplemente porque han mantenido flujo génico durante un lapso considerable de tiempo. De esta manera, ciertos árboles reflejan la taxonomía y no la filogenia. Un árbol que refleja filogenia es un cladograma, y si el árbol fue

construido desde una visión feneticista sólo refleja taxonomía. Esta peligrosa confusión entre filogenia y taxonomía es un sesgo interpretativo que ha sido utilizado con frecuencia como un argumento para disminuir el poder taxonómico de los rasgos craneométricos (e.g. Cavalli-Sforza y Bodmer 1971, ver Introducción). La construcción de filogenias (y no de taxonomías) sólo puede ser encarada partiendo de marcadores cuyo estado ancestral es conocido, de manera que la crítica también debe ser extensiva a todos los marcadores cuyo estado ancestral es desconocido, como muchos de los marcadores moleculares. A diferencia de la comparación entre las distancias moleculares y morfológicas, la similitud entre las matrices de C y V/CV no estuvo asociada con las distancias morfológicas ni con las moleculares. Ello indica que la estabilidad de estos patrones es altamente independiente de la historia y la estructura de la población. Estos resultados están en oposición con aquellos encontrados por Ackermann (2002) en los grandes homínidos, cuyas diferencias a nivel de C y V/CV parecen estar más en consonancia con la filogenia molecular de las especies estudiadas que las distancias morfológicas absolutas.

Una explicación plausible a estos resultados contrapuestos puede hallarse en el hecho de que las matrices de C y V/CV están altamente condicionadas y fijadas a nivel intraespecífico. La liberación de esta restricción, a través de una disrupción de la integración morfológica, podría desencadenar una serie de novedades evolutivas a partir del cambio en la relación entre variables y entre patrones de desarrollo de variables (cambios heterocrónicos por ejemplo) (Bermúdez de Castro 2002, Gould 1979, Tattersall 2002). De esta manera, las matrices de C y V/CV ya no serían estables. Este mecanismo podría explicar las súbitas radiaciones y la aparente falta de gradualismo durante los procesos especiogénicos de los homínidos. No obstante, nótese que los patrones de covariación fueron altamente constantes en niveles supra-específicos en platirinos (Marroig y Cheverud 2001).

Aún cuando las matrices de distancia morfológica y molecular reflejaron patrones similares, ello no significa que la selección natural no tenga rol en absoluto en la evolución de los fenotipos; sin embargo, estos patrones similares parecen respaldar un doble papel para la selección estabilizadora. La interacción entre el fenotipo y el ambiente externo es denominada selección externa. Por otro lado, la selección interna está modulada por la necesidad de coadaptación de los rasgos entre

sí, más que con respecto al ambiente externo, y es debida a la interacción del fenotipo con otras características internas de un organismo (Cheverud 1988, 1996a, b, Marroig y Cheverud 2001). Ambos tipos de selección pueden ser vistos como variantes de la selección estabilizadora. De esta manera, las potenciales adaptaciones deben mostrar algún grado de consistencia en su desarrollo para soportar la selección impuesta por el ambiente externo (Lande 1980). En otras palabras: mientras los centroides fenotípicos han estado evolucionando desde el origen de los humanos modernos y durante la dispersión de las poblaciones por todo el globo, la estructura de covarianzas permaneció relativamente estable, probablemente gracias a la selección estabilizadora interna, y externa en menor grado. El modelo de Lande (1979) podría ser la explicación más parsimoniosa de la ubicuidad de los patrones de correlación y covarianza hallado aquí en poblaciones humanas.

De acuerdo a trabajos previos (Cheverud 1988, 1996b, Konigsberg y Ousley 1995, Marroig y Cheverud 2001, Relethford 2002, Roff 1996), los resultados del presente estudio parecen demostrar que la correlación fenotípica es un estimador adecuado de la correlación genética. Diversos modelos matemáticos basados en la genética cuantitativa han sido presentados formalmente e implementados durante la última década. Estos modelos requieren, como supuesto indispensable, que las matrices de covarianza fenotípica y genotípica sean proporcionales. Si este esquema de proporcionalidad es apropiado para reflejar la variación fenotípica determinada genética y ambientalmente en humanos modernos, entonces la proporcionalidad de las covarianzas genotípicas y fenotípicas puede representar un punto de partida más sólido aún para los modelos diseñados hasta la fecha y para aquellos futuros.

Además de la exploración empírica de la proporcionalidad llevada a cabo aquí, otros autores se han preocupado por ella desde puntos de vista también empíricos (Relethford 1994, 2002, Relethford y Harpending 1994). Esta clase de estudios comparan estimaciones de algún parámetro genético poblacional obtenido a partir de rasgos morfológicos o moleculares. Relethford (1994) y Relethford y Harpending (1994) demuestran que los valores de diversidad poblacional F_{st} obtenidos a partir de variables craneométricas y utilizando el modelo Relethford-Blangero (1990) están en alta concordancia con los mismos parámetros obtenidos a partir de datos serológicos y moleculares en poblaciones humanas de todo el mundo ($F_{st} \approx 0,11$). En

un estudio más pormenorizado, Relethford (2002) concluye que el análisis multivariante de la variación craneométrica muestra resultados similares a aquellos obtenidos a partir de polimorfismos del ADN: alrededor de un 13% de la variación total está entre grandes regiones (continentes), un 6% entre poblaciones locales, y un 81% dentro de las poblaciones locales. Estos resultados respaldan de manera indirecta la existencia de proporcionalidad.

Una vía de estudio usual en la Genética de los Caracteres Cuantitativos, destinada al problema de la proporcionalidad pero de una manera más directa, es el análisis de pedigríes para los cuales se posee información craneométrica, antropométrica, o de cualquier otro fenotipo (Cheverud y Buikstra 1981a,b, 1982, Devor 1987, Devor et al. 1986, Konigsberg y Ousley 1995, McGrath et al. 1984, Roff 1996, Sjøvold 1984, Sparks y Jantz 2002). Estos trabajos están orientados a poner a prueba el supuesto de que la matriz de varianzas/covarianzas aditivas genéticas (G) entre rasgos es proporcional a la matriz de varianzas/covarianzas fenotípicas (P). Esto es: $G=h^2 P$, donde h^2 es una constante de proporcionalidad (Konigsberg 2000). Konigsberg y Ousley (1995), a partir del análisis Bayesiano de una parte de los datos recolectados por Franz Boas en poblaciones nativas de América del Norte, demuestran claramente la proporcionalidad de G y P para 12 variables antropométricas, y comprueban matemáticamente que si este supuesto es cierto, entonces la distancia (fenotípica) de Mahalanobis es proporcional a la distancia genética, y los coeficientes de relaciones alométricas genéticos y fenotípicos serán iguales. Los estudios de pedigríes, si bien son más arduos de llevar a cabo, aportan estimaciones más directas de proporcionalidad.

Los trabajos realizados por Devor et al. (1986) y Sparks y Jantz (2002) llegan a valores de heredabilidades multivariantes de entre 0,4 y 0,61, además de una alta proporcionalidad entre G y P . El promedio de estos valores de heredabilidad, dada la rigurosidad de su cálculo, fue utilizado en los análisis presentados aquí, así como en los estudios realizados por otros autores sobre variables de Howells (e.g. Relethford 1994, Powell y Neves 1999).

Falconer (1985) provee un método para calcular la heredabilidad de rasgos discretos, que usa el incremento en la incidencia de un rasgo en la descendencia de padres que también tienen el rasgo. En una serie de importantes artículos,

Cheverud y Buikstra (1981a,b, 1982) aplican este método al estudio de rasgos epigenéticos del cráneo en pedigríes de macacos *rhesus*. Los autores encuentran que los rasgos epigenéticos en general, presentan mayores heredabilidades que los craneométricos en el mismo linaje. En cierta contradicción con estos resultados, Sjøvold (1984) aplica el modelo de umbral de Falconer al estudio de pedigríes humanos del siglo XIX de Austria, llegando a una heredabilidad promedio de 0,28.

En un estudio comparativo de 51 especies de animales y plantas, Roff (1996) revisa el nivel de las matrices de correlación en tres tipos de rasgos (morfológicos, comportamentales, y de historia de vida) y llega a la conclusión de que los rasgos morfológicos son “predictores adecuados” de la correlación genética, en mayor medida que los rasgos de historia de vida y los comportamentales. Cheverud (1988) presenta un importante trabajo destinado a comparar la proporcionalidad de G y P , y demuestra que, cuando se trabaja con tamaños muestrales adecuados, los patrones de correlación genotípica y fenotípica son altamente similares. La similitud entre las matrices de correlación genética y fenotípica indica, de acuerdo al autor, que los efectos genéticos y ambientales sobre el desarrollo operan de manera similar. De acuerdo a Cheverud (1988) existen dos razones que explican la proporcionalidad de G y P . La primera de ellas implica que en el modelo de herencia aditivo, si las heredabilidades se acercan a uno, las correlaciones genéticas y fenotípicas deben ser similares por definición. No obstante, es sabido que en raras oportunidades las heredabilidades son altas. La segunda explicación es más razonable, y se basa en que si las variaciones fenotípicas debidas a un componente genético y otro ambiental están producidas por disrupciones similares de los procesos de desarrollo (*developmental pathways*), entonces las correlaciones genética y ambiental deben ser similares dado que el patrón de relaciones durante el desarrollo estructura y condiciona el patrón de correlaciones (Cheverud 1988). Dado que las correlaciones fenotípicas son las sumas ponderadas de los componentes genético y ambiental, las correlaciones feno y genotípicas serán también similares, más allá del nivel de heredabilidad.

Este esquema es concordante con los resultados hallados en esta sección, donde el desarrollo parece ser responsable de la matriz de correlaciones fenotípicas. Cheverud (1988) remata su trabajo proponiendo que, cuando las estimaciones

genéticas no son posibles para un taxón, como es el caso de las poblaciones humanas extinguidas, las correlaciones fenotípicas pueden sustituir a su contraparte genética en los modelos evolutivos. Aún cuando el reemplazo de los parámetros genotípicos por los fenotípicos introducirá inevitablemente cierto error, su uso puede justificarse en función de que es la mejor estimación disponible y fácilmente calculable de las correlaciones genéticas. Como demuestra Cheverud (1988) el reemplazo puede llevar a estimaciones más correctas que aquellas correlaciones genéticas calculadas a partir de muestras pequeñas.

Finalmente, existen estudios que estiman la constante de proporcionalidad (h^2) entre G y P a través de métodos (elegantemente) combinados: moleculares y morfológicos: se trata de los estudios de loci de rasgos cuantitativos (*Quantitative Trait Loci*, en inglés). La mayor parte de la variación fenotípica entre y dentro de las especies en rasgos de interés antropológico es atribuible en parte a los efectos de genes ubicados en múltiples loci cromosómicos. Además, la expresión de los genes en estos loci estará influenciada por uno o más factores ambientales que producirán los patrones observados para el fenotipo. Dado que muchos de los caracteres de interés antropológico se miden en una escala continua, se los ha denominado caracteres cuantitativos, y son sujeto de análisis de la genética de los caracteres cuantitativos. En estos estudios, rasgos complejos como los caracteres morfológicos funcionales y características fisiológicas o comportamentales, pueden ser estudiados para estimar la influencia genética en la variación intra específica. Los métodos de mapeo de rasgos cuantitativos permiten identificar las regiones dentro de los cromosomas que contienen los genes funcionales de interés, a partir de la identificación de algún QTL's que da cuenta de algún porcentaje de la variabilidad fenotípica del carácter estudiado. Una vez que se conoce que un rasgo en particular es heredable (e.g. alguna proporción de la varianza fenotípica se debe a diferencias en genéticas entre individuos), el análisis se centra en determinar las ubicaciones cromosómicas de los genes involucrados en la expresión del rasgo, a partir del ligamiento de estos genes hipotéticos con los QTL's. Luego se estima la asociación estadística entre la aparición de los marcadores en el pedigrí y el cambio en los valores fenotípicos bajo estudio. El esfuerzo por identificar QTL's se centra en el desequilibrio de ligamiento a partir de la búsqueda de asociaciones no aleatorias de

los marcadores (generalmente microsátélites) y el polimorfismo fenotípico de interés (Rogers et al. 1999).

Resumiendo este capítulo, puede decirse que las poblaciones humanas muestran un patrón estable y común de correlación y covariación entre rasgos, probablemente a causa de la Integración Morfológica. La integración a nivel de función y desarrollo puede ser vista como un factor potencial que explicaría esta integración morfológica, ya que el desarrollo embrionario y las restricciones funcionales condicionarían el patrón de asociación entre rasgos. Sin embargo, deben explorarse mayor cantidad de factores para dilucidar cuáles son las fuerzas selectivas capaces de homogeneizar el esquema de C y V/CV en nuestra especie. Las poblaciones humanas están separadas por una compleja interacción entre estructura demográfica y separaciones históricas, y el patrón de separaciones se expresa usualmente en la forma de dendrogramas. Los resultados obtenidos demuestran que las diferencias morfológicas son coincidentes con las genéticas, pero éstas no se ven reflejadas en cambios en el patrón de C y V/CV. Los datos analizados demuestran claramente que estos patrones permanecen estables aún cuando las poblaciones están fuertemente distanciadas en sus aspectos históricos y estructurales.

La proporcionalidad entre G y P , discutida en esta sección, y de la cual existe importante evidencia teórica y empírica acumulada en los últimos veinte años, abre las puertas al cálculo de parámetros genéticos en poblaciones para las cuales el dato genético directo es imposible de recolectar. Es interesante recordar que hace 30 años, Howells sostuvo que “el valor de las diferencias craneométricas como aproximación a las diferencias genéticas de las poblaciones modernas, así como de las poblaciones del pasado, continúa siendo considerable” (Howells 1973, pag. 153). El hecho de que, aún existiendo bajas heredabilidades y un componente no genético en la expresión del fenotipo craneano, las diferencias fenotípicas entre y dentro de las poblaciones sean proporcionales a las genéticas, es el punto de partida de los modelos evolutivos que se han utilizado para adentrarse en el conocimiento de la estructura y la historia de las poblaciones extinguidas Patagónicas y Americanas. Estos parámetros conforman el centro de la discusión en el siguiente capítulo.

CAPÍTULO VIII

DISCUSIÓN II: LA VARIABILIDAD CRANEANA Y EL POBLAMIENTO DE PATAGONIA Y AMÉRICA

8.1 EL POBLAMIENTO DE PATAGONIA

VARIABILIDAD INTRA E INTERGRUPAL

Los espectros de variabilidad interna en Patagonia (figura 41) reflejan altos niveles de heterogeneidad en la zona centro-sur (LACH y SSCR), y en la zona precordillerana (NPRE); variabilidad en torno a la esperada en la zona pampeana (RPAM) y en el Valle Inferior del Río Chubut (NECH) y variabilidad significativamente por debajo de la esperada en Río Negro (LAJU y NERN) y Tierra del Fuego (TFMA y TFTE). Bajo el modelo Relethford-Blangero, los residuales positivos se producen por varios motivos: a) mayores niveles de flujo génico de amplio rango desde una fuente “externa” (Relethford y Blangero 1990) que aumente la heterocigosidad de la población en cuestión; b) tasas de mutación mayores en el grupo en cuestión con respecto a los grupos restantes (Powell y Neves 1999); c) un tamaño efectivo de la población mayor o tasas de crecimiento poblacional más elevadas que en las restantes poblaciones (Powell y Neves 1999); d) sesgos en el muestreo que aumenten la variabilidad intragrupal artificialmente (Powell y Neves 1999).

En el caso puntual de la población de la precordillera (NPRE), la manera más parsimoniosa de interpretar la elevada variabilidad intragrupal observada en este grupo precordillerano es a través del flujo génico que este grupo podría haber recibido de las poblaciones araucanas (con un tamaño efectivo mucho mayor) que habitaban el centro de Chile. Este mestizaje tiene su correlato cultural, y está bien documentado en la literatura etnográfica. Se lo conoce como “proceso de Araucanización” (Casamiquela 1990), un fenómeno de dispersión de las poblaciones araucanas que es observable en el registro arqueológico en áreas pericordilleranas desde el año 1000 dC (Mena 1997) y que se intensifica cuando difunden masivamente su lengua y cultura en el centro de Argentina en los siglos XVIII y XIX. Asimismo, la araucanización trajo aparejada una creciente belicosidad de los grupos Pampas araucanizados, quienes disputaron una auténtica guerra de desgaste con las poblaciones criollas del centro argentino, a través de los famosos “malones”, incursiones de saqueo que llegaron a asolar importantes y fortificadas ciudades

como Bahía Blanca (abril de 1852). Este turbulento período de la historia, protagonizado por los nativos y la población urbana, ha quedado también plasmado en la literatura y las artes.

Como es de esperar, si el análisis hubiese incluido una muestra de araucanos de Chile, entonces éstos ya no formarían parte del “universo” genético exterior y contribuirían a desplazar el centroide regional. Estos resultados podrían considerarse como la primera evidencia biológica del proceso de araucanización en Patagonia norte y la región Pampeana, y como se ha visto, podría considerarse como un fenómeno migratorio que sería responsable de la estructura poblacional que se observa en los restos esqueléticos de períodos históricos.

En referencia a la posición de LACH y SSCR, es probable que su carácter residual positivo se origine en sesgos en el muestreo, dado que son muestras poco abundantes y reúnen material excavado en una extensa área geográfica, a diferencia de las muestras restantes. Más adelante se expandirá la discusión en torno a la posición de estos grupos.

Las muestras de Tierra del Fuego y Río Negro se emplazan en la zona de residuales negativos, en la cual las muestras presentan significativamente menor variabilidad interna que la esperada. Para ambos casos, la disminución de la heterogeneidad puede deberse a que estos grupos permanecieron al margen del flujo génico que podrían haber mantenido las poblaciones más norteñas con otros grupos. En particular, puede sugerirse entonces que estos grupos han quedado al margen de las oleadas araucanizantes más importantes. Para el caso de Tierra del Fuego, una fuente potencial de reducción de la variabilidad interna puede estar dada por la dificultad en la asignación etnográfica de los cráneos. En este particular, Varela et al. (1994, 1997) demuestran que las asignaciones del material esquelético hechas por Gusinde parecen reflejar errores en la clasificación de los restos como canoero o cazador terrestre. Mediante técnicas de análisis canónico, los autores demuestran que la información somatométrica y craneométrica de un mismo individuo son contradictorias en cuanto a la asignación de grupo en un alto porcentaje de casos, reflejando errores en el proceder clasificatorio de Gusinde. Si bien estos errores pueden haber sido repetidos por otros investigadores, no parece que ello sea de importancia en la muestra considerada aquí, dado que no se ha estudiado el material

de Gusinde, depositado en los museos de Viena y Santiago de Chile, y la mayoría de los restos fueguinos utilizados provienen de excavaciones arqueológicas. Cabe aclarar, por último, que si dos grupos presentan altas afinidades morfológicas, una primera consecuencia práctica es, precisamente, la dificultad de separarlos en grupos discretos.

Otra explicación a la baja variabilidad interna de fueguinos podría ser un bajo tamaño poblacional en relación a las otras series estudiadas. Sin embargo, no existen motivos de peso para pensar que los grupos del extremo sur no alcanzaran los tamaños efectivos de población que se alcanzaron en el norte de Patagonia. Dado que no se cuenta con estimaciones directas o indirectas de tamaño poblacional (excepto para los Selk'nam, García-Moro 1992 y García-Moro et al. 1997), una aproximación posible al problema consiste en utilizar el método Relethford-Blangero (1990) para simular posibles escenarios demográficos para los grupos estudiados. Se calcularon las distancias a partir de las VH considerando diferentes arreglos de tamaños poblacionales relativos, en los cuales una población fueguina cualquiera llega a un tamaño poblacional equivalente al 75%, 50% y 25% de una población continental cualquiera. Las matrices de distancia resultantes se presentan en la figura 53 donde se observa que el patrón de distancias interpoblacionales para Patagonia no se ve alterado cuando se establecen relaciones de tamaño poblacional discordantes entre grupos fueguinos y patagónicos. El único cambio perceptible consiste en un mayor agrupamiento de los grupos fueguinos cuando se considera un escenario demográfico muy extremo, con tamaños poblacionales de las poblaciones fueguinas iguales o menores al 50% del tamaño de una población continental (figura 53c y d).

La deriva génica, por otro lado, podría dar cuenta de la disminución de la variabilidad en fueguinos, pero no parece explicar la corta distancia que existe entre los grupos de Tierra del Fuego y SSCR, en el extremo sur continental. Una reducción de la variabilidad por deriva debería observarse solamente en fueguinos, y no así en el grupo de fueguinos y del sur de Patagonia de manera conjunta.

Dado que estos resultados tienen importantes implicancias en la discusión de los modelos de poblamiento evaluados para la región, el análisis de varianza residual se volvió a realizar siguiendo los consejos propuestos por Relethford y Blangero

(1990) en relación al re-análisis con las muestras agrupadas.

El valor residual positivo de LACH y SSCR así como el valor residual negativo de NERN y LAJU puede parecer confuso en función de lo que se conoce para la dinámica de estas poblaciones, y la aparente falta de flujo génico proveniente de alguna población no incluida en el análisis.

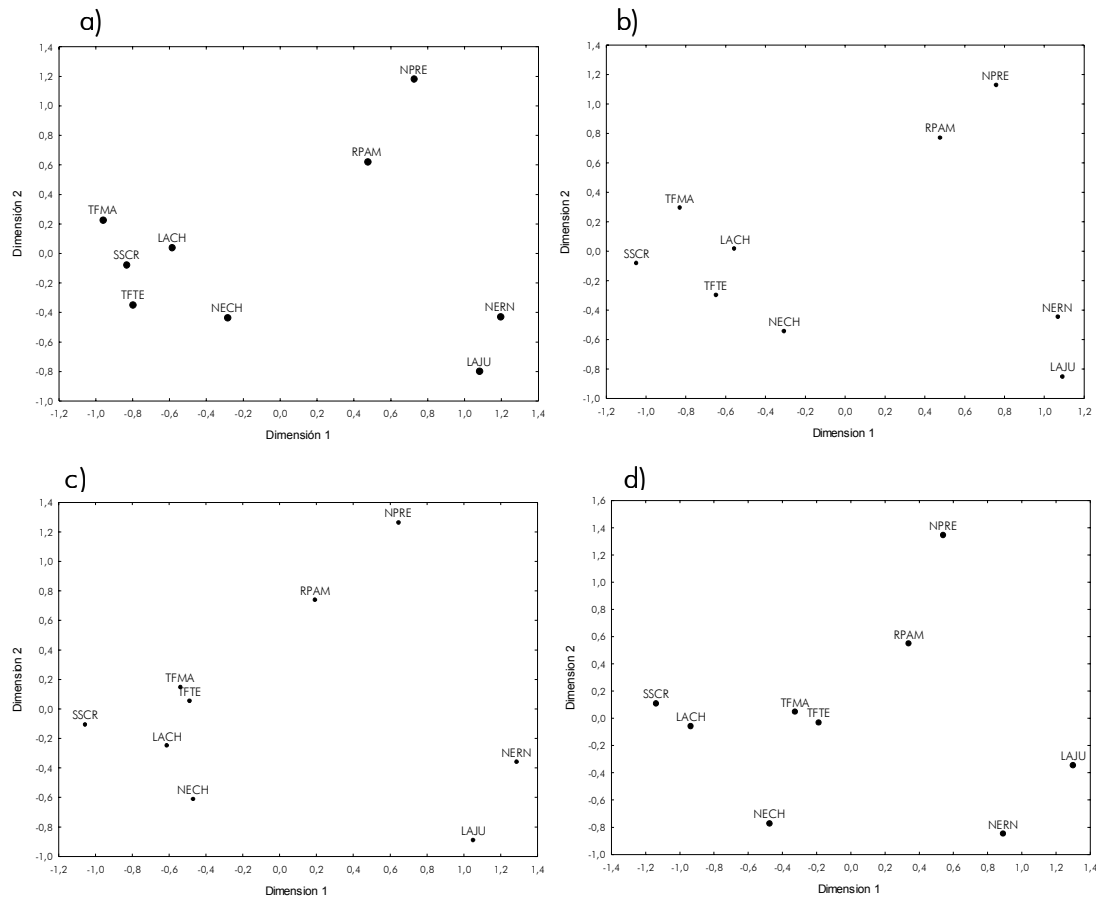


Figura 53: Es calamiento multidimensional obtenido a partir de la matriz de distancias correspondientes a VH, considerando diferentes tamaños poblacionales relativos para grupos fueguinos y continentales. La relación entre el tamaño poblacional fueguino/continental fue: a) 1:1, b) 0,75:1, c) 0,50:1, d) 0,25:1. Los valores stress fluctuaron entre 0,074 y 0,085.

En términos generales, se espera que las poblaciones del norte (NPRE y RPAM) presenten mayor variabilidad interna dado el impacto de la araucanización en estas zonas, detectado a partir de evidencia arqueológica (Mena 1997) y lingüística (Casamiquela 1990); para las poblaciones del centro se espera que presenten

variabilidad interna cercana al promedio regional, en función de la ocupación de un espacio relativamente continuo (Borrero 2001), mientras que para Tierra del Fuego se espera que presenten menor variabilidad interna, fenómeno originado en su aislamiento geográfico (González-José et al. 2002). Si se agrupan las poblaciones siguiendo este criterio: grupos nortños (RPAM+NPRE), grupos del centro (NERN, LAJU, NECH, LACH, SSCR), y grupos fueguinos (TFMA+TFTE) y se vuelve a realizar el análisis Relethford-Blangero el panorama resulta más claro, porque el grupo nortño presenta una variabilidad residual de 0,034, el grupo del centro presenta un valor promedio de 0,012, y el grupo fueguino da un valor de -0,046. Estos valores están en congruencia con lo conocido desde otras fuentes para el caso de las poblaciones de Patagonia. Relethford y Blangero (1990) justifican el agrupamiento de las muestras para obtener valores de varianza residual cuando “los tamaños muestrales son pequeños y pueden generar valores de variabilidad interna artificialmente elevados”, como es probablemente el caso de LACH y SSCR.

La relevancia de los enfoques sobre la varianza observada en torno a un centroide regional, radica en que la atención se centra en la varianza polimórfica, es decir, aquella registrada en el seno de las poblaciones y no sobre la variación política, aquella existente entre las poblaciones (Comas 1967). Esto redundaría en un cambio en el enfoque de la variación fenotípica, históricamente explorada con fines clasificatorios.

ÍNDICE DE FIJACIÓN FST

Los valores de F_{st} (corregidos de acuerdo al tamaño muestral) para las muestras Patagónicas fueron de 0,075 a partir de VH, 0,033 a partir de CF, y 0,054 a partir de EPI. Las muestras femeninas presentaron menor grado de diferenciación genética ($F_{st}=0,071$) que las masculinas ($F_{st}=0,115$) en cuanto a las VH, y lo mismo ocurrió para CF ($F_{st_{Fem}} = 0,037$ vs. $F_{st_{Masc}}=0,073$) y para EPI ($F_{st_{Fem}} = 0,079$ vs. $F_{st_{Masc}}=0,105$). El menor grado de diferenciación genética para mujeres puede explicarse a partir de una mayor tasa de migración para las mujeres en el caso de los grupos patagónicos. Esta suposición se ve reforzada por los relatos y estudios etnográficos, que relataban cómo las alianzas matrimoniales entre grupos vecinos generalmente implicaban el desplazamiento de la mujer al grupo del marido, y no al

contrario (Bridges 1978, Gusinde 1979). Si los individuos estudiados en este trabajo procedían de poblaciones en las cuales esta práctica era usual, entonces un descenso en el grado de diferenciación para el sexo femenino es un resultado esperado.

La fuente de variación genética puede seguir explorándose y comprenderse mejor a partir de las distancias entre grupos (figuras 44, 45 y 46). En la figura 44, que refleja las distancias obtenidas a partir de VH, se observan tres agrupaciones claras: por un lado un grupo formado por las poblaciones fueguinas y del centro sur patagónico, por otro lado se observa la agrupación de las poblaciones de Río Negro, y finalmente los grupos más norteños, el cordillerano (NPRES) y el grupo pampeano (RPAM). Las distancias obtenidas a partir de CF (figura 45) delinean un esquema muy similar al de VH. Finalmente, los rasgos epigenéticos presentan un esquema de distancias similar (figura 46), aunque éste parece estar más asociado a la distancia geográfica que en los otros tipos de variables, un resultado que también se corrobora en la tabla 23, donde se presenta un alto nivel de correlación entre diferenciación a nivel de rasgos epigenéticos y distancia espacial.

Si la araucanización fue lo suficientemente fuerte como para aumentar los niveles de variabilidad interna de los grupos “receptores” del flujo, entonces también es esperable que estos grupos presenten menor distancia entre sí, a causa del efecto homogenizador que habría tenido esta migración sobre los mismos. La corta distancia que separa a los grupos más septentrionales NPRES y RPAM parece sustentar esta observación, y es coincidente con los mapas etnográficos y la toponimia de la región que, de alguna manera, reconstruyen el proceso de araucanización.

La conclusión de que los fueguinos canoeros y terrestres se vean agrupados a muy corta distancia a causa del flujo génico encuentra respaldo en el registro etnográfico (Bridges 1978, Gusinde 1937, 1979, Martinic 1999). Martinic (1999) reporta la existencia de contactos interétnicos para tiempos históricos anteriores a la colonización entre grupos canoeros y terrestres (alacalufes y selk'nam). La zona del fiordo Almirantazgo es, para el autor, una zona de mestizaje entre ambos grupos, y fundamenta sus conclusiones en abundantes registros documentales proporcionados por los primeros navegantes, misioneros y colonos de la zona y en evidencia antropológica proveniente del sitio Karukinka. En este sitio se hallaron restos con

miembros anteriores modificados por la mecánica del remo pero cuyas estimaciones de estatura concuerdan más con aquellas hechas sobre el grupo selk'nam. El autor propone el nombre de selkkar (mezcla de selk'nam y kaweskar) para estos mestizos, y los resultados discutidos aquí y en lo subsiguiente refuerzan este escenario de miscegenación en el sureste de la Isla Grande de Tierra del Fuego.

Más adelante se discutirá cómo una aparición tardía de la estrategia canoera puede estar vinculada también con la similitud entre canoeros y cazadores terrestres. Desde el punto de vista arqueológico, Borrero (2001) reconoce elementos invariables en la cultura material de los grupos selk'nam y yámana, como las puntas de proyectil o los canastos. Por otro lado, Barth (en Borrero 2001) sostiene que la vida religiosa de ambos grupos documentada en tiempos históricos aparece muy estrechamente relacionada entre las diferentes sociedades.

De esta manera, la alta similitud morfológica detectada en los tres grupos más meridionales, así como sus niveles de variabilidad interna por debajo del contexto regional, parecen respaldar determinados escenarios de poblamiento. Estos grupos probablemente permanecieron al margen del flujo génico proveniente de otros grupos no considerados en este análisis (que, por lógica geográfica, sólo pueden ser septentrionales). Este resultado concuerda con la interpretación hecha por Lalueza (1995) quien interpreta que la baja diversidad en términos de haplogrupos mitocondriales en Tierra del Fuego es el resultado de su aislamiento. Además, los grupos que ocuparon los diferentes ambientes del sur de Patagonia, los canales fueguinos y Tierra del Fuego seguramente mantuvieron un alto nivel de contacto genético entre sí en tiempos anteriores a la formación del estrecho de Magallanes (en un rango de fechas dado por la ocupación más antigua de la Tierra del Fuego, unos 11000 AAP y la formación del estrecho, hace unos 8000 AAP). El aislamiento ocasionado por la formación del estrecho no fue suficiente para generar diferencias importantes en los fueguinos con respecto a los patagones del sur, y un posible contacto de ambos *stocks* en el sur de la Patagonia puede haber mantenido los niveles de homogeneidad observados aquí y en otros trabajos. Finalmente, y también a favor de un alto grado de contacto en el extremo sur, Borrero (2001) razona que en esta región debieron existir rangos de acción muy grandes que son recurrentemente observados en cazadores recolectores adaptados a explotar una fauna poco

diversificada. Este incremento en los rangos de acción tiene una consecuencia lógica en un espacio que tiene forma de triángulo invertido y que es más estrecho hacia el sur: aumenta las probabilidades del contacto entre grupos.

AJUSTE DE LOS MODELOS PLANTEADOS

¿Cómo pueden sintetizarse las estimaciones de variabilidad intra e intergrupala en función de los modelos planteados para el poblamiento de la región? Una aproximación novedosa es representar diferentes escenarios de poblamiento en forma de matriz de distancia. Dado que también se ha sugerido que el clima es un factor importante en la configuración de la diferenciación craneofacial, también se construyó una matriz de diseño que resume las diferencias climáticas entre las diferentes localidades. Los modelos responden a lo ya conocido para la región e intentan ser el compendio de los principales factores que pueden haber configurado la dinámica de las poblaciones humanas. Antes de discutir el ajuste de los diferentes modelos a la variación observada, se repasarán estos factores y los trabajos previos realizados entorno a ellos.

Los estudios basados en ADN mitocondrial (Lalueza 1995, Lalueza et al. 1997b, Moraga et al. 2000) y morfología craneal (González-José et al. 2001b, 2002, Lahr 1995) coinciden al señalar que, en una escala continental, las muestras fueguinas y patagónicas tienden a formar un grupo único, probablemente porque reflejan la coalescencia en un ancestro común que ocupó la región. Sin embargo, cuando el esquema comparativo es refinado, cierto grado de variabilidad y diferenciación parece observarse a nivel molecular y a nivel morfológico (Cocilovo y Guichón 1985, Guichón et al. 1989, 1991, Lalueza 1995, Lalueza et al. 1996, 1997b). La mayoría de estos análisis tienden a agrupar los tres grupos fueguinos (selk'nam, alacaluf y yámana) y a ubicar a los grupos continentales (tehuelches) en una rama externa. Los resultados presentados aquí suelen seguir esta tendencia, aunque en algunos casos el grupo SSCR está claramente unido a los fueguinos.

En primer lugar, puede pensarse que la diferenciación craneofacial se dio principalmente como respuesta adaptativa al ambiente frío y severo de Tierra del Fuego. Se ha intentado reflejar esta idea en el modelo de distancias climáticas que, en última instancia, representa las diferencias climatológicas entre las regiones

estudiadas. Esta posibilidad ha sido explorada en trabajos centrados en variables de Howells (Hernández et al. 1997a, Lalueza et al. 1997a), y se ha discutido en el capítulo anterior, en referencia a la morfología nasal. Estos análisis reportan evidencias en favor de una adaptación al ambiente frío, particularmente centrada en la morfología nasal. No obstante ello, la matriz de distancias climáticas no presentó un buen ajuste con las matrices de distancias biológica, y menos aún luego de que las distancias geográficas, que afectan tanto al clima como a las distancias genéticas, fueran eliminadas del análisis. Esto no quiere decir que la morfología craneana no se haya adaptado en modo alguno al ambiente frío de la región, sino que esos cambios parecen haberse circunscrito a la morfología nasal y no son lo suficientemente fuertes como para alterar un patrón subyacente de relaciones interpopulacionales. Otra explicación para la falta de asociación entre clima y morfología craneal es que el clima observado actualmente en Patagonia no es explicativo de la historia climática de la región. Esta historia es compleja y caracterizada por múltiples cambios y fluctuaciones concentrados en un período geológicamente breve de tiempo. Para una población humana que ha acumulado información tecnológica a lo largo del desplazamiento desde Alaska hasta Tierra del Fuego, ¿no hubiese sido más efectiva y veloz una mecánica adaptativa centrada en los caracteres culturales, más que la modificación de la morfología del cráneo? De hecho, los cambios climáticos en el extremo sur de América han sido la norma más que la excepción, en especial en épocas posteriores a la ocupación humana. En todo caso, y de acuerdo a Borrero (2001) los primeros pobladores de Patagonia habrían estado adaptados a los cambios constantes. Sin embargo, desde una óptica biológica, es poco parsimonioso pensar en muchos cambios en la morfología craneofacial concentrados en poco tiempo. Esto lleva a pensar que el fenotipo craneal observado no representa casos de adaptación extrema, y su cambio mediante selección natural no significó grandes ventajas a las poblaciones humanas de Patagonia. Es en estas situaciones donde se vislumbran debilidades en las tesis puramente adaptacionistas, porque ante un ambiente que cambia rápidamente, los cambios adaptativos deben ser también rápidos. Es factible pensar que el bagaje cultural y el conocimiento del medio, que son capaces de moldearse y adaptarse mucho más rápido que el bagaje genético, pudieron actuar

más en consonancia con los cambios ambientales que el cambio selectivo del fenotipo craneal.

Las evidencias arqueológicas reflejan que la adaptación al medio cambiante de la transición Pleistoceno-Holoceno y del Holoceno temprano se consolidó a través de una pléyade de adaptaciones tecnológicas, que habrían sido suficientes para garantizar la supervivencia de los primeros grupos y habrían optimizado el aprovechamiento de una fauna en vías de extinción y de una nueva fauna holocénica. El sitio de Monte Verde, el más antiguo de los conocidos hasta el momento para la región, es un buen ejemplo del grado de sofisticación en la explotación de recursos que desplegaban los grupos tempranos.

Otras particularidades morfológicas de los cráneos fueguinos y patagónicos, como la robustez craneofacial han sido atribuidas al estrés masticatorio (Hernández et al. 1997a, Lahr y Wright 1996). Constantinescu (1999) sugiere que el desgaste dentario observado en los grupos patagónicos se debe principalmente a una dieta dura. La misma autora (Constantinescu 1999) también presenta pruebas de uso parafuncional de los dientes en grupos selk'nam. La dificultad de modelar los efectos del estrés masticatorio en las poblaciones patagónicas se debe a que todas comparten aproximadamente los mismos tipos de dieta. Si el estrés masticatorio está relacionado con la dieta, entonces puede ser de utilidad buscar asociaciones entre estrategias económicas y variabilidad craneofacial. Esto se llevó a cabo a través del modelo de Aislamiento Adaptativo (figura 26), que simula un escenario en el cual las diferencias craneofaciales están asociadas al tipo de adaptación (marina o terrestre) de los grupos.

Este modelo refleja, al mismo tiempo, las relaciones esperadas bajo un modelo de poblamiento defendido en algunos trabajos (Bird 1938, Cocilovo y DiRienzo 1984, Cocilovo y Guichón 1985, Chapman 1982, 1987, Guichón et al. 1989, Ortíz-Troncoso 1989). Bajo este modelo, la estrategia adaptativa marina habría sido introducida en la región a través de una migración de poblaciones marítimas provenientes de la costa Pacífica en el norte de Chile. Esto implicaría que la estrategia adaptativa no es un producto local de los grupos canoeros fueguinos, sino que habría existido desde la llegada misma de los primeros grupos. A este estrato poblacional "marítimo" y entrando por una ruta Pacífica se le sumaría un estrato poblacional "Atlántico" que habría dado origen a los cazadores-recolectores

terrestres. Este esquema fue simulado en el modelo de Aislamiento Adaptativo (MAA) que intenta reproducir una separación de los grupos, bien por adaptación a la explotación de recursos alimentarios diferentes, o por la pertenencia a estratos migratorios diferentes (pacífico versus atlántico). Este modelo (MAA) tampoco ajustó satisfactoriamente con la variabilidad observada en las tres familias de rasgos (VH, CF, EPI). Estas pruebas parecen contradecir las interpretaciones de dos “stocks” poblacionales para Patagonia o la noción de que la explotación de determinados recursos es el principal elemento responsable de las diferencias craneofaciales.

No obstante ello, el problema del estrés masticatorio será abordado nuevamente más adelante, a partir de la observación del cambio morfológico en los componentes funcionales de manera independiente, que permitirá enriquecer la discusión al respecto.

Para el caso de Tierra del Fuego y Patagonia, el poblamiento está fuertemente marcado por su historia glacial en general, y por la presencia de puentes terrestres en el estrecho de Magallanes ocasionados por descensos en el nivel del mar. Las fluctuaciones de los campos de hielo patagónicos en respuesta al cambio climático pueden ser identificadas en la secuencia de sedimentos, la geomorfología del paisaje y los cambios en los patrones de vegetación (McCulloch et al. 1997). Como se explicó en la sección 3.5, el cruce desde el continente hacia la Isla Grande de Tierra del Fuego a través de un puente terrestre fue posible en varias oportunidades entre el 14000 y el 8000 AP (Borrero y McEwan 1997, McCulloch et al. 1997). La evidencia arqueológica indica que los humanos estaban presentes en la Isla Grande entre los 11000 y los 10200 AAP (Borrero y McEwan 1997). Con la desaparición del último puente de conexión, esos grupos quedaron aislados desde hace 8000 AAP hasta el contacto con los europeos, a no ser que un flujo génico se haya establecido a través de los grupos canoeros del archipiélago chileno y los grupos continentales del sur de la Patagonia, donde los pasos a través de los Andes son bajos y accesibles.

Partiendo de esta información, pueden construirse modelos en los cuales las diferencias serían provocadas por deriva génica con respecto a los grupos continentales, y a las diferencias que podrían surgir en estos últimos a través del flujo génico con otros grupos continentales. En este contexto, el flujo génico al sur del estrecho estaría limitado a intercambios exclusivamente dentro de Tierra del Fuego y

archipiélago chileno, con pequeñas o nulas influencias de grupos no fueguinos. Lanata (2000), también sugirió que en la Isla Grande, los Andes habrían funcionado como barrera separando los cazadores recolectores terrestres, al norte, de los marinos, al sur de la cordillera. Este escenario de poblamiento fue simulado teniendo en cuenta diversos grados de intensidad (MAG y MAGA, figuras 27 y 28). En el modelo de Aislamiento Geográfico Atenuado, se asumió que las poblaciones que habitaron el archipiélago chileno mantendrían un flujo génico con los grupos continentales a través de los pasos cordilleranos del sur de los Andes. Estos modelos simples de aislamiento geográfico tampoco arrojaron resultados positivos en su comparación con las matrices de distancia genética mínima.

En base a lo discutido más arriba, y a la gran cantidad de datos históricos, y arqueológicos en referencia a la Araucanización, es menester pensar que los modelos descritos anteriormente no estarían completos si no se incluye en ellos algunas relaciones hipotéticas surgidas luego de la importante migración araucanizante. Por ello, se volvieron a construir todos los modelos anteriores simulando una oleada de migración araucanizante que habría afectado a los grupos de Norpatagonia. Finalmente, y siguiendo algunas fuentes etnográficas (Casamiquela 1990, Musters 1871) y arqueológicas (Borrero 2001, Gómez Otero et al. 1998) se consideró que las poblaciones del centro patagónico podrían estar vinculadas mediante un simple esquema de aislamiento por distancia. En consecuencia se simuló este escenario más complejo, incluyendo aislamiento geográfico atenuado en el extremo sur, araucanización en el norte y aislamiento por distancia en el centro (MAGAyAyC, figura 30). Como se presentó en la sección de resultados, éste modelo presentó el mejor ajuste con las distancias craneofaciales, diferenciándose claramente de las comparaciones restantes. Su influencia fue notoria tanto cuando se mantuvieron constantes los efectos de la separación geográfica, como cuando se incluyeron en el análisis.

Un punto fundamental a tener en cuenta, y que sirve de contra prueba al análisis de permutación de matrices, es que las predicciones del modelo de mejor ajuste sean corroboradas por las otras pruebas (principalmente el análisis Relethford-Blangero de partición de la variabilidad, discutido más arriba). Por ejemplo, la existencia de bajos niveles de variabilidad interna para poblaciones del extremo sur,

y un alto grado de variabilidad interna en los grupos norteños, como producto del ingreso de genes desde Araucanía, son resultados esperables bajo este modelo (que fue planteado independientemente, en función de distancias entre grupos, y sin tener en cuenta las predicciones acerca de la variabilidad interna).

UN MODELO PARA EL POBLAMIENTO DE LA PATAGONIA

De acuerdo a los resultados obtenidos, puede formalizarse un modelo para el poblamiento de Tierra del Fuego-Patagonia, sintetizado en los siguientes puntos y esquematizado en la figura 54.

- 1) Los grupos fueguinos y patagónicos comparten un ancestro común, que protagonizó el poblamiento temprano de la región.
- 2) Tierra del Fuego fue poblada inicialmente por grupos de economía indiferenciada, en algún momento entre los 10.000 y los 12.000 años.
- 3) Las poblaciones fueguinas permanecieron aisladas del continente durante los últimos 8.000 años, salvo por una conexión hipotética entre los grupos canoeros del archipiélago chileno y los grupos del sur continental.
- 4) Las poblaciones fueguinas mantienen altos niveles de flujo génico entre ellas.
- 5) No existieron barreras importantes al flujo génico limitado por la distancia geográfica en el centro de Patagonia, probablemente entre la cuenca del Río Gallegos y el Río Negro o Colorado.
- 6) La importante migración araucana proveniente allende los Andes modifica el patrón de distancias y de variabilidad interna en aquellos grupos patagónicos que reciben el impacto de este flujo durante un tiempo prolongado: los grupos del norte precordillerano y de La Pampa.

En referencia al primer punto, existen evidencias provenientes de la genética molecular, la arqueología y la etnografía, que también respaldan uno o varios puntos de este modelo. Diversos trabajos sobre morfología craneal (González-José et al. 2001b, Lahr 1995, Sardi 2002), biología molecular (Carnese 1995, Lalueza 1995, 1997b, Mesa et al. 2000, Moraga et al. 2000, Rothhammer et al. 1997), lingüísticos (Casamiquela 1990), arqueológicos (Borrero 2001, Dillehay 2000) coinciden a la

hora de agrupar las poblaciones fueguinas y patagónicas cuando se las compara con poblaciones de otras regiones de América y el mundo.

Con respecto al segundo punto del modelo, los arqueólogos han dedicado gran parte de su esfuerzo a explorar los orígenes de las dos grandes estrategias adaptativas, marina y terrestre. Para algunos autores, la estrategia canoera surge a partir de la migración de grupos ya adaptados a los ambientes litorales, que se habrían expandido hacia el sur llegando hasta Tierra del Fuego (Bird 1946b, Chapman 1982, 1987, Ortíz-Troncoso 1989). Algunos estudios de antropología física han respaldado este modelo, a partir del estudio de series craneales fueguinas (Cocilovo y DiRienzo 1984, Cocilovo y Guichón 1985, Guichón et al. 1989). No obstante, otros autores han demostrado que la morfología craneal de los grupos fueguinos y patagónicos no apoya la hipótesis de dos orígenes distintos para canoeros y cazadores terrestres (González-José et al. 2002, Hernández 1992, Lalueza et al. 1997a).

Para otros autores (Borrero 1987, 1997b, 2001, Dillehay 2000, Legoupil y Fontugne 1997, Orquera et al. 1987, Piana 1984), la aparición del modo de vida canoera está ligada más a fenómenos adaptativos, ocasionados por factores ambientales como la presión demográfica local en ascenso, el aumento en el nivel del mar y la expansión del bosque de *Nothofagus* (Mena 1997).

Este último evento ambiental marca un límite claro en la temporalidad de la adaptación marítima, porque la construcción de las canoas no es posible sin acceso fácil y directo al bosque. Debe recordarse que la evidencia de adaptación marítima más antigua procede de Punta Santa Ana, con un fechado de 5600 AAP, muy posterior a las evidencias tempranas de ocupación (Ortíz-Troncoso 1975). Si ambas estrategias estaban diferenciadas en el momento del poblamiento temprano de la región, entonces los sitios costeros más antiguos deberían presentar una tecnología especializada en la caza y recolección marinas. Sin embargo, luego de un examen exhaustivo de los sitios Túnel y Lancha Packewaia, en el canal del Beagle, Piana (1984) y Orquera et al. (1987) concluyeron que la adaptación marina se desarrolla una vez que las poblaciones se establecen definitivamente en la Isla Grande. En apoyo de esta visión, Legoupil y Fontugne (1997) observan que los sitios tempranos en Tierra del Fuego están emplazados en zonas transicionales marítimo-terrestres, lo que evidencia la falta de especialización en la explotación de los recursos. Para los

horizontes tempranos del sitio de Monte Verde (Chile), Dillehay (2000) reporta una utilización muy generalista de los recursos, que abarcan elementos del estuario, los ríos circundantes y los ambientes montañosos. Ahora bien, esta estrategia transicional y temprana, ¿evoluciona hacia una estrategia marítima de manera única, o bien se registró en varios lugares de la costa Pacífica? Algunos arqueólogos se inclinan por la segunda opción. En un artículo reciente, Rivas et al. (1999) describen la presencia de tres sitios ecotonaes (zonas de transición entre ambientes de estepa y el bosque y ambientes marinos) en torno a los que se concentran los sitios más antiguos, y que registran evidencia de una transición de cazadores recolectores terrestres a marítimos a nivel regional. Estos focos transicionales estarían representados por 1) el Canal del Beagle e Isla Navarino, en el área meridional extrema, siendo el componente Túnel 1 el antecedente más temprano de esta zona, 2) el sector medio del estrecho de Magallanes, seno Otway, siendo el sitio Ponsonby la evidencia más antigua de dicha transición y 3) el sitio de Puente Quilo, en la parte septentrional del archipiélago chileno, ubicado en el norte de la Isla de Chiloé y fechado en torno a los 5500 AAP (Rivas et al. 1999).

El hecho de que la evolución cultural desde una estrategia generalista a una marina se haya dado con cierta probabilidad de manera independiente en tres lugares bien distanciados a lo largo de la costa sur y occidental de Patagonia, lleva a pensar que la economía marina no era parte del bagaje cultural de los primeros pobladores, sino que surgió como una adaptación dependiente de la aparición de la “tecnología de la madera”, y condicionada por el establecimiento del bosque de *Nothofagus*. Para Barth (en Borrero 2001), el origen del modo de vida canoero es producto de estrés ambiental, dado por una crisis en los recursos desencadenada por los cambios climáticos, y que originó la necesidad de explotar otros recursos. Este mecanismo de cambio y adaptación cultural rápidos promovidos por situaciones de estrés es utilizado por Kelly y Todd (1989) para explicar el poblamiento de América. De acuerdo a Borrero (2001), este mecanismo justifica apropiadamente la falta de saturación de los espacios abandonados, y la expansión a nuevos ambientes.

El distanciamiento biológico de los grupos patagónicos y fueguinos en función de su estrategia no parece ser un fenómeno esperable bajo estas evidencias arqueológicas: el hecho de que los grupos fueguinos y del sur patagónico presenten

similitudes craneofaciales es totalmente compatible con las evidencias arqueológicas que sostienen una economía indiferenciada para los primeros pobladores, y alto flujo génico entre los habitantes del sur de Fuego/Patagonia.

Además de las evidencias geológicas que demuestran el aislamiento de Tierra del Fuego durante alrededor de 8000 años (ver capítulo III), el tercer punto del modelo encuentra respaldo en algunos trabajos moleculares. Para Lalueza (1995) la inexistencia de haplogrupos mitocondriales A y B en grupos del sur de Fuego/Patagonia, es explicable a partir de la carencia de dichos haplogrupos en el estrato poblacional fundador de la región, y el hecho de que estos haplogrupos no hayan surgido en las muestras del sur mediante flujo génico con otras poblaciones Amerindias, revela el grado de aislamiento geográfico al que llegaron los fueguinos y patagónicos del sur. Debe notarse que las muestras utilizadas por Lalueza también incluían individuos Aonikenk, equivalentes al grupo SSCR de este trabajo, que tampoco presentaron los haplogrupos A y B. Desde el punto de vista arqueológico, los grupos fueguinos presentan claras muestras de divergencia: no existen pinturas rupestres, la deformación craneana no fue una práctica difundida y las estrategias de caza diferían porque la diversidad de las presas era sensiblemente menor (Borrero 2001).

El cuarto punto del modelo de poblamiento es perfectamente compatible con estos datos, que reflejan homogeneidad en el extremo sur de Fuego/Patagonia, homogeneidad basada en ancestría común y flujo génico (al menos durante los últimos siglos, como se desprende del material estudiado). Otras evidencias de flujo génico entre fueguinos fueron expuestas anteriormente en este capítulo.

El quinto punto del modelo, que describe un escenario de alta movilidad y flujo génico para el centro patagónico, encuentra respaldo en algunas evidencias. Las poblaciones de Patagonia continental durante el Holoceno tardío estuvieron probablemente acopladas a un aprovechamiento estacional de las mesetas centrales en primavera y verano, y un replegamiento hacia los ríos en épocas desfavorables. Los ríos de Patagonia fueron fundamentales para el establecimiento de las poblaciones humanas, debido a que el agua es uno de los recursos críticos en Patagonia (Borrero 2001, Casamiquela 1990, Gómez Otero et al. 1998). Esta alta movilidad para Patagonia se fundamenta en el alto grado de transportabilidad que

muestran algunas materias primas líticas, que han sido desplazadas desde fuentes lejanas hasta sitios en la meseta. Debe destacarse que más allá de los ríos, no existen barreras geográficas importantes al desplazamiento entre los ambientes de meseta y la costa atlántica. De acuerdo a las investigaciones arqueológicas de Gómez Otero et al. (1998), la costa funcionó como un puente de contacto entre los grupos de Patagonia central. Estos autores encuentran que materiales procedentes de la costa se dan en muestras tempranas del interior de Patagonia, lo que indica circulación de artefactos a través de contacto directo o indirecto entre las poblaciones de ambos ambientes.

En relación al último punto del modelo, los resultados etnográficos, arqueológicos y lingüísticos respaldan la existencia de una oleada Araucana en el centro de Argentina, que se exagera en épocas históricas y modifica las características biológicas y culturales de los grupos de la Pampa. Recientemente, Pérez y Barrientos (2001) demostraron que las poblaciones tempranas de la región Pampeana presentan grandes similitudes morfológicas con la serie de Río Negro estudiada aquí (NERN). Esto permite suponer que las diferencias observadas en este trabajo son recientes, y probablemente respondan al flujo génico protagonizado entre los grupos pampeanos y los grupos de inmigrantes araucanos. La magnitud del cambio provocado en la población receptora depende directamente de las diferencias iniciales y de la tasa de migración. Los datos manejados en este trabajo no permiten profundizar más al respecto, pero Moraga et al. (2000) reportan altos niveles de heterocigosidad para los grupos araucanos de Chile. Esta alta variabilidad puede llevar a suponer que aún cuando el impacto inmigratorio no fue excesivamente fuerte en términos demográficos, la alta variabilidad de los inmigrantes generaría una mayor diferenciación de los grupos pampeanos que recibieron el flujo araucanizante.

La discusión y falsación de este modelo debería incluir más poblaciones patagónicas que no han sido estudiadas exhaustivamente, como los grupos de la isla de Chiloé, los haush de la península Mitre o los grupos del centro pre-cordillerano.

LA VARIACIÓN CRANEOFUNCIONAL EN PATAGONIA

Hasta aquí se ha descrito un modelo de poblamiento para la Patagonia, discutiendo las diferencias en la variación craneofacial, una aproximación muy

frecuente y válida si lo que se busca es sintetizar una gran cantidad de información. Las variables específicas de cada componente funcional demuestran una potencia taxonómica similar a otras variables como las de Howells (Luis y Sardi 2000, Sardi 2002). Sin embargo, no se ha discutido en qué consiste este cambio morfológico observado en la región. ¿Qué estructuras sufren la mayor tasa de cambio en Patagonia y generan las diferencias observadas? La mejor herramienta para contestar esta pregunta es el análisis de los componentes funcionales del cráneo. En este sentido, los índices no tienen el poder taxonómico de las variables. Pero como manifestó Sardi (2002), el análisis de los índices funcionales profundiza el sentido biológico de la variación, y los análisis clásicos y los craneofuncionales son complementarios y no deben correlacionarse necesariamente. A diferencia de las variables de Howells, los componentes funcionales brindan una metodología apropiada para “discretizar” el cráneo siguiendo un criterio de funcionalidad. Como se ha demostrado en la sección referente a la integración morfológica, la función de las estructuras craneanas representa un importante factor de condicionamiento del cambio en la forma craneofacial en nuestra especie. Por otro lado, los componentes funcionales permiten diferenciar de una manera muy precisa desde el punto de vista matemático, el cambio en tamaño y el cambio en forma.

Los resultados concernientes a las diferencias porcentuales medias de los componentes funcionales indicadores de tamaño y forma se han presentado en las figuras 50 y 51 respectivamente. Estos resultados reflejaron que gran parte de las diferencias entre el *stock* “araucanizado”, representado por el grupo pampeano, y los otros grupos patagónicos y fueguinos se pueden interpretar a partir de un aumento en el tamaño absoluto y relativo del componente masticatorio en estos últimos grupos. Es decir, que la región del cráneo destinada a la masticación alcanza un mayor desarrollo en tamaño en el cráneo, pero también la relación entre el componente masticatorio y el facial (que lo contiene) es mayor en los grupos sureños no araucanizados. Lahr y Wright (1996) demostraron que existe una relación directa entre el tamaño del cráneo y su robustez, y que una explicación posible para los cráneos grandes y robustos de Patagonia y Tierra del Fuego estaría bien en la retención de caracteres ancestrales o bien como respuesta a un mayor estrés masticatorio. De acuerdo a Sardi (2002), las fuerzas masticatorias son las más

importantes para promover modificaciones en el cráneo. Queda por resolver el problema de si estas modificaciones terminan fijándose en el genoma de la población, es decir configurando una adaptación en los términos definidos en la Introducción (sección 1.2), o bien si se trata de cambios plásticos, no heredables. Lieberman (1995) sustenta esta última opción, ya que sostiene que las regiones sometidas a un alto nivel de tensión en zonas de inserción muscular pueden manifestar cambios no heredables. Existen algunos trabajos sobre crecimiento realizados en comunidades Tehuelches actuales que, sin embargo, apoyan la explicación adaptativa. Oyhenart et al. (2000) y Torres et al. (1999) demuestran que el crecimiento neural disminuye fuertemente en casos de malnutrición, pero el facial se conserva, sugiriendo un determinismo genético para este rasgo. En definitiva, existen evidencias contradictorias para explicar el mayor desarrollo masticatorio en patagones y fueguinos en relación a los grupos pampeanos. Si se trata de diferencias genéticas, pueden deberse a una adaptación en toda regla, fijada en el genoma mediante selección natural, o bien a diferencias intrínsecas que reflejan la distancia genética entre los *stocks* ancestrales o el efecto de la araucanización en los grupos nortños. Si por el contrario se trata de diferencias de tipo plástico, queda por revisar si realmente las diferencias en el estrés masticatorio de los pampeanos por un lado y los patagones y fueguinos por otro fueron lo suficientemente potentes como para provocar la divergencia masticatoria. En principio, las diferencias en las estrategias adaptativas no parecen muy marcadas, y sólo se hacen más intensas luego de la adopción del caballo por los grupos pampeanos. Una combinación de los tres mecanismos descritos (diferencias genéticas causadas por adaptación, diferencias genéticas ya presentes en los grupos ancestrales, diferencias meramente plásticas), es también posible, pero el diseño experimental planteado en este trabajo no permite avanzar más allá.

Con respecto a la influencia del estrés masticatorio, un resultado interesante es que el componente alveolar se comportó, en cuanto a forma, de manera inversa al componente masticatorio. Aquellas comparaciones que reflejaron una mayor importancia del componente masticatorio en el volumen facial, al mismo tiempo respondieron con un componente alveolar menor. Dado que ambos componentes están relacionados en la función masticatoria, los resultados encontrados parecen

reflejar que la respuesta adaptativa es un aumento del tamaño relativo en el masticatorio y una disminución del alveolar, o bien que la variación en alguno de estos componentes no tiene significado adaptativo. Una explicación alternativa fue propuesta por Sardi (2002), quien sugirió que la respuesta adaptativa podría haberse canalizado de manera diferente, a partir de un aumento de la parte masticatoria, o de la parte alveolar.

El componente ótico fue importante en la diferenciación en cuanto a tamaño, y siguió la tendencia marcada por el tamaño del componente facial. Kemaloglu et al. (2000) reportan que el crecimiento de la Trompa de Eustaquio está asociado al crecimiento de la base del cráneo y del complejo nasomaxilar. Por otro lado, Lieberman et al. (2000) demostraron que el crecimiento del basicráneo y de la cara están asociados, y Sardi (2002) sugiere que esta isotropía se debe al origen embriológico común de ambas estructuras, que se da en el mesodermo de los arcos branquiales. Ello explica esta tendencia similar en el componente ótico y el facial, y brinda apoyo a una integración morfológica basada en el desarrollo, discutida en el capítulo anterior. No obstante, el tamaño relativo del componente ótico sólo resultó significativamente diferente en la comparación TFTE-RPAM.

En líneas generales, las estructuras de la cavidad neural parecen altamente estables, ya que la variación en los componentes neurales fue mucho más reducida que la de los componentes faciales, algo ya observado por Sardi (2002). La única variación significativa en cuanto a la forma del neurocráneo se observó en la comparación TFMA-TFTE, en la cual los canoeros presentan mayor tamaño relativo del neurocráneo medio. En cuanto a tamaño, la tendencia refleja el mayor tamaño neurocraneano de los grupos patagónicos y fueguinos con respecto a los grupos pampeanos. Ningún grupo presentó una disrupción neurofacial significativa, esto es, que los aumentos o disminuciones de volumen relativo en el complejo facial siempre están asociadas a la misma tendencia en el neurocráneo.

El método craneofuncional permitió identificar los componentes que protagonizaron el cambio morfológico en Patagonia. Este método se diferencia, desde los puntos de vista teórico y práctico, de los métodos tradicionales que se utilizan solamente para estimar diferencias y similitudes, pero no logran profundizar en el conocimiento de la matriz funcional (tejidos blandos que cumplen funciones

específicas en el cráneo). El estudio de esta matriz es, en definitiva, lo que brinda un significado biológico a la variación, y permite ahondar en la exploración de las causas ambientales de la variación, la alometría de las estructuras y, en consecuencia, el potencial determinismo genético de los componentes. Finalmente, pero de gran importancia, la utilización de la teoría craneofuncional permite añadir un ingrediente fundamental a la discusión, que es el origen embriológico de las estructuras. El desarrollo embrionario se estructura en torno a la matriz funcional, y no en relación a medidas directas entre puntos situados en diferentes puntos del cráneo. De modo que cada componente presenta un patrón de desarrollo embrionario particular, algo imposible de alcanzar con las variables tradicionales. Dado que la importancia del desarrollo embrionario en el patrón de asociación entre rasgos quedó manifiesta en los resultados provenientes del análisis de integración morfológica, el trabajo futuro debe centrarse en el estudio del crecimiento de los componentes funcionales del cráneo en poblaciones con diferentes estrategias adaptativas.

8.2 EL POBLAMIENTO DE AMÉRICA

VARIABILIDAD INTRA E INTERGRUPAL

Las evaluaciones de la variabilidad interna para series americanas se presentan en la tabla 14 y en la figura 42. Aún en el espectro americano, los grupos del centro sur patagónico, SSCR y LACH, siguen comportándose como residuales positivos de la línea de regresión esperada, al igual que la serie precordillerana NPPE. Los grupos fueguinos mantienen su carácter de residual negativo, lo que refuerza la hipótesis de flujo génico entre estas poblaciones. Los grupos NECH, NERN y RPAM no difieren significativamente de lo esperado bajo el modelo. Tampoco lo hace el grupo del delta del Paraná (DPAR). Este patrón de equilibrio entre varianza interna y distancia al centroide en el centro norte de Patagonia, continuado hasta la región de Paraná, lleva a pensar que las poblaciones utilizadas son un reflejo coherente de la variabilidad existente en la región, y que las fluctuaciones de la variabilidad al sur del Valle Inferior del Río Chubut (protagonizadas por los grupos LACH, SSCR, TFMA y TFTE) son producidas por una dinámica poblacional exclusivamente propia del sistema patagónico-Tierra del Fuego. En resumen, si el carácter de residual positivo de LACH y SSCR fuese producido por influencias norteñas, la inclusión de estas muestras debería disminuir el residuo, y dado que no se observa este resultado, se concluye que el aumento de variabilidad puede explicarse parsimoniosamente desde Patagonia exclusivamente. No parece ser éste el caso de NPPE, que sigue manteniendo su carácter de residual positivo, probablemente originado por el flujo génico proveniente de pueblos araucanos al oeste de los Andes, no incluidos en el análisis. En la figura 54 se formaliza este escenario y se presenta un resumen esquemático del mismo en función de la variabilidad interna para el área al sur del delta del Paraná.

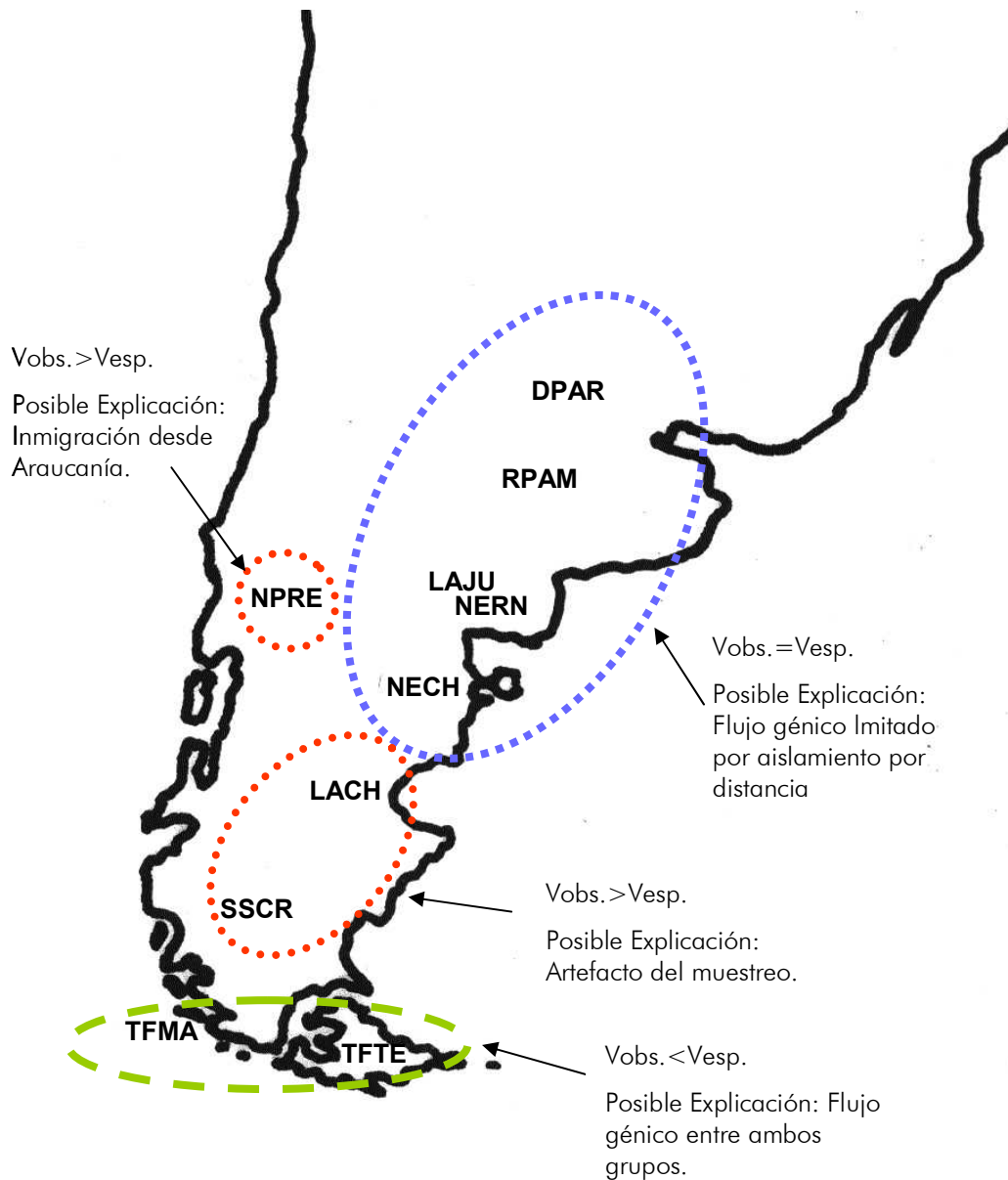


Figura 54: Mapa del centro de Argentina y Chile y Patagonia, donde se han agrupado las muestras de acuerdo a su grado de variabilidad interna. Se ofrece además una posible explicación para estos niveles.

Otros grupos Amerindios como TLAT, SGAX, OLMO, SANT presentan variabilidades internas menores a lo esperado, o bien no difieren de lo esperado (BCS, PERU, ARIK). El caso de la serie Paleoamericana es importante, porque sus

valores, si bien son residuales positivos con una significación muy cercana al valor crítico, no llegan a casos tan extremos como otras poblaciones actuales de las cuales se tienen muestras más representativas. Es decir que a pesar del bajo tamaño muestral, la serie paleoamericana (LAGO) está presentando niveles de variabilidad interna sumamente coherentes.

ÍNDICE DE FIJACIÓN F_{ST}

Un hallazgo fundamental en los estudios genéticos de las poblaciones humanas es la demostración de que la mayor parte de la variabilidad genética se concentra *dentro* de las poblaciones ($\approx 85\%$), y que una proporción muy baja de la diversidad se centra *entre* poblaciones ($\approx 5\%$) o entre grandes regiones geográficas o “razas” ($\approx 10\%$) (Lewontin 1972, Relethford 2002). Dicho de otro modo, el valor de F_{st} para nuestra especie, en promedio y a nivel global, ronda el 15 %. Las estimaciones de estos valores a partir de diferentes sistemas genéticos, como los grupos sanguíneos, polimorfismos del ADN mitocondrial, nuclear y del cromosoma Y, han sido altamente congruentes. Estos estudios, en especial aquellos basados en marcadores selectivamente neutros, reflejan que la diversidad observada en nuestra especie, y su partición entre y dentro de ellas, resulta de la interacción entre migración y deriva. Más allá de la importancia de la selección natural que opera sobre las poblaciones, el patrón observado es el producto final de aquellos dos agentes evolutivos. De lo contrario, la adaptación de la población a factores ambientales rigurosos habría provocado la disminución de la variabilidad interna y el consecuente aumento de la divergencia entre poblaciones, esto es, los valores de F_{st} deberían ser más altos. Este fenómeno queda manifiesto cuando se contemplan los valores de F_{st} obtenidos a partir de la reflectancia de la piel, que rondan el 88% de variación total entre grandes regiones, 3 % entre poblaciones locales y sólo un 9% dentro de las poblaciones. Esta partición de la varianza es atípica, y claramente responde a las marcadas diferencias que existen en los continentes en cuanto a la incidencia de la radiación solar, el factor ambiental que seguramente forzó a las poblaciones, mediante selección natural, a adaptarse mediante cambios en el color de la piel (Relethford 2002) que, por otro lado, está determinado por pocos genes (Lalueza 2003).

Ahora bien, planteados estos dos ejemplos extremos, la pregunta es: ¿la partición de la variación craneométrica entre y dentro de las especies se explica mejor mediante los mecanismos que han moldeado la variación a nivel molecular, o bien se ajustan mejor a lo ocurrido para el caso de la pigmentación? ¿Qué agentes evolutivos presentan más posibilidades de haber configurado la variabilidad observada a nivel global e intrapoblacional para la morfología del cráneo? Los importantes y recientes avances en la estadística de los caracteres cuantitativos han permitido obtener valores de F_{st} a partir de rasgos fenotípicos que son, desde el punto de vista estadístico y matemático, directamente comparables a los valores de F_{st} moleculares. Las estimaciones de partición de la varianza craneofacial en nuestra especie fueron dadas recientemente por Relethford (1994, 2002), quien demostró que los valores de F_{st} obtenidos a partir de variables de Howells son altamente congruentes con las estimas a partir de marcadores neutros, arrojando valores de estructura poblacional prácticamente iguales. González-José y Hernández (2003) extendieron la comparación a otros tipos de marcadores craneofaciales, como los componentes funcionales y los rasgos epigenéticos, con un modelo de desarrollo diferente al de las dimensiones craneanas, y obtuvieron valores similares de estructura poblacional: siempre iguales o menores a los obtenidos a partir de polimorfismos en el ADN o en la sangre.

En esta tesis el objetivo fue explorar en detalle las estimaciones de F_{st} a nivel Sudamericano, ya que estos valores son de utilidad para reconstruir escenarios de poblamiento. De acuerdo a lo expuesto en Materiales y Métodos, el valor F_{st} mínimo es un parámetro conservativo, que implica que la diferenciación genética es al menos tan grande como la estimada bajo el supuesto que $G=V$.

En el presente trabajo, los cálculos de F_{st} se obtuvieron considerando a todas las poblaciones sudamericanas para cada tipo de variables, y los valores obtenidos fluctuaron entre 0,038 para los componentes funcionales y 0,053 para las variables de Howells (tabla 16, figura 43). Los cálculos de F_{st} fueron obtenidos a partir de diferentes agrupaciones de las muestras y diferentes marcadores. En líneas generales, las series femeninas presentaron menores valores de F_{st} que las masculinas. Esto podría explicarse por una mayor movilidad femenina: si los individuos femeninos migraron de una población a la otra, y luego fueron

clasificados como miembros del grupo al cual migraron, el valor de diversidad interpoblacional debe disminuir necesariamente y, en consecuencia, el F_{st} también. Por supuesto, el porcentaje de variación también se vería afectado en la generación siguiente tanto en masculinos como en femeninos. Otra explicación es que existan diferencias de tiempo en la diferenciación ontogenética de ambos sexos, siendo mayor, y por ende más susceptible de reflejar las diferencias interpoblacionales, la de los individuos masculinos. Es necesario aclarar que estas comparaciones entre sexos no son homólogas a las realizadas a través del estudio del ADN mitocondrial y su comparación con el ADN nuclear. En este caso, sí es posible identificar diferencias en los linajes materno y paterno. Los estudios moleculares también identifican un menor grado de diferenciación en el sexo femenino, aunque en este caso lo que se pone a prueba es la diferencia entre estimaciones de diversidad de marcadores de linaje materno *versus* marcadores nucleares (Fagundes et al. 2002, Goicoechea et al. 2001). No obstante ello, Mesa et al. (2000) no detectan diferencias entre sexos cuando comparan estimaciones a partir de ADN mitocondrial y cromosoma Y.

Si bien en líneas generales el valor de F_{st} estuvo acotado en una escala muy pequeña, (0,166 el valor corregido más alto, 0,042 el más bajo, 0,064 el promedio para los sexos agrupados, 0,075 el promedio masculino y 0,061 el promedio femenino), los diferentes marcadores craneofaciales presentaron cierto grado de variabilidad en cuanto a estas estimaciones. La primera conclusión que puede obtenerse de esta variación (ver figura 43), es que las diversas expresiones del fenotipo craneal están sujetas a fuerzas evolutivas que operan con diferente magnitud o bien en regiones del cráneo diferentes. La principal diferencia parece observarse entre los componentes funcionales estimadores de tamaño y los de forma, presentando los primeros mayores valores de F_{st} que los segundos. Es decir, que el tamaño del cráneo presenta mayor variabilidad interpoblacional en relación a la variación interna, que la forma del cráneo.

Otras estimaciones de F_{st} mínimo a partir de rasgos craneométricos, específicamente variables de Howells, pero considerando diferentes arreglos de muestras pueden encontrarse en González-José et al. (2001b), Relethford (1994), Sardi (2002) y Varela y Cocilovo (2002). En estos trabajos el F_{st} fluctúa entre 0,039, para una región muy acotada del Valle de Azapa en Chile (Varela y Cocilovo 2002) y

0,16 para una muestra de Amerindios del sur (González-José et al. 2001b). Relethford (1994) reporta valores a nivel mundial (0,093 para masculinos y 0,085 para femeninos) muy similares a los de Sardi (2002; 0,082 para masculinos y 0,080 para femeninos), quien también presenta valores para Amerindios (0,117 para masculinos y 0,120 para femeninos).

En líneas generales, todos los trabajos anteriores y el presente análisis delinean un esquema coherente para el F_{st} mínimo en Sudamérica. Las estimaciones de F_{st} aumentan de manera lineal cuando aumenta la dispersión geográfica de las muestras, algo ya detectado y discutido por González-José et al (2001b) y Relethford (2002), y se sitúan en espectros de variación que corroboran las estimaciones presentadas aquí. Sumado a un valor de F_{st} mínimo de entre el 6 y el 16 %, otros autores han calculado también el grado de dispersión genética promedio de las muestras. Así, González-José et al. (2001b) y Sardi (2002) reportan para Sudamérica altos niveles de divergencia (o distancia) promedio, siendo estos valores los más altos a nivel mundial, lo cual, como se verá mas adelante, es coincidente con lo hallado en la variabilidad molecular.

Dado que existe un modelo que pronostica que los valores de F_{st} obtenidos a partir de variables fenotípicas deben ser iguales o menores que aquellos obtenidos a partir de la variación genética (Relethford y Blangero 1990, Williams-Blangero y Blangero 1989), se han recopilado diversas estimaciones volcadas en la literatura en los últimos años. Callegari-Jacques et al. (1993), en un estudio del sistema Gm, reportan valores de F_{st} para Norteamérica y Centroamérica por un lado (24 poblaciones) y Sudamérica por otro (36 poblaciones). Los autores obtienen valores de 0,11 en el caso de Norteamérica y Centroamérica y 0,10 en el caso de Sudamérica. El sistema Gm es un polimorfismo de las inmunoglobulinas, por tanto, la variabilidad observada puede estar relacionada a presiones selectivas desconocidas. No obstante, y en un caso análogo a las estimaciones a partir de rasgos cuantitativos, la utilización de muchos loci lleva a los autores a respaldar estas estimaciones, que en efecto muestran una alta congruencia con sistemas selectivamente neutros.

Mesa et al. (2000) presentan estimaciones de G_{st} (comparable en este caso al F_{st}) en Sudamérica a partir de marcadores autosómicos (tres sitios de restricción en el cluster del gen β -globina y frecuencias alélicas del sistema DQA1),

mitocondriales (14 RFLP's) y del cromosoma Y (seis loci STR). Los valores fluctúan entre 0,076 y 0,0172 para los autosómicos, 0,287 para el ADN mitocondrial, y 0,299 para la variación en el cromosoma Y. Los autores sostienen que estos valores de estructura genética para Sudamérica, que son además los más elevados con respecto a los otros continentes, serían el resultado de una fuerte deriva genética, sumada al bajo tamaño efectivo de los grupos y la recurrencia de efectos fundadores durante el poblamiento de la región. Este trabajo reporta que no existen diferencias entre sexos en cuanto a la estructura genética de las poblaciones sudamericanas.

También a partir del ADN mitocondrial, Demarchi et al. (2001) reportan valores de G_{st} para cuatro grupos de Sudamérica: las selvas tropicales ($G_{st}=0,29$), los Andes ($G_{st}=0,15$), el Gran Chaco ($G_{st}=0,06$) y Tierra del Fuego/Patagonia ($G_{st}=0,39$). El G_{st} para el subcontinente sudamericano fue 0,25, es decir, altamente coincidente con el valor obtenido por Mesa et al. (2000).

O'Rourke et al. (1992) y O'Rourke (2000), además de aportar valores de F_{st} para Norteamérica (0,0902), Centroamérica (0,0517) y Sudamérica (0,0906) obtenidos a partir de polimorfismos antigénicos en glóbulos rojos, obtienen altos valores de distancia genética promedio entre poblaciones para Sudamérica y calculan la correlación entre distancias genéticas y distancias geográficas en los tres subcontinentes. Los autores detectan que existe una estructura geográfica significativa en Norte y Centroamérica, pero que las correlaciones son bajas y no significativas en Sudamérica.

Estos resultados son corroborados por Fagundes et al. (2002) quienes también observan altos niveles de diversidad en Sudamérica y poca estructura geográfica, aunque detectan cierto vínculo entre distancias genéticas y lingüísticas, y mayor movilidad femenina.

Finalmente, y a partir de polimorfismos en 5 inserciones *Alu*, Novick et al. (1998) presentan valores de G_{st} que fluctúan entre 0,04 y 0,16, dependiendo del inserto. Los autores, por otro lado, desestiman la validez del modelo de las tres oleadas de Greenberg et al (1986).

A manera de conclusión, puede afirmarse con certeza que las estimaciones de F_{st} obtenidas a partir de diferentes arreglos de muestras son una interesante herramienta de análisis para comprender la dinámica de las poblaciones humanas.

Como se ha demostrado en esta sección, las estimaciones de F_{st} mínimo a partir de restos esqueléticos presentan la suficiente fiabilidad como para ser tenida en cuenta a la hora de discutir los mecanismos que dieron lugar a la variabilidad en las poblaciones pasadas y se complementa con las estimaciones obtenidas sobre grupos actuales.

Ahora bien, como ya sostuvo Templeton (1999), el valor de F_{st} no da información alguna acerca de los mecanismos evolutivos que lo originaron, es simplemente un valor descriptivo pero no explicativo de un proceso. Esto tiene dos implicaciones de interés en el marco de este trabajo, en primer lugar es menester entender como se llega a una congruencia en las estimaciones cuando se parte de marcadores tan diferentes como algunos polimorfismos moleculares neutros y los rasgos cuantitativos del cráneo. ¿De qué manera puede explicarse esta coincidencia, en tanto y en cuanto se conoce que las presiones ambientales son capaces de desviar la “señal genética” que subyace en el fenotipo craneal? Por otro lado, y una vez asumidos los valores de estructura genética para el continente sudamericano, es necesario interpretar estos datos en función de los modelos de poblamiento vigentes para la región.

La congruencia entre ambas estimaciones puede explicarse de dos modos diferentes: o los rasgos craneofaciales son selectivamente neutros desde el punto de vista individual y el valor promedio de F_{st} es resultado de una colección de marcadores neutros, o bien los rasgos craneofaciales son *en promedio* (y no necesariamente individualmente) selectivamente neutros y el valor promedio de F_{st} resulta de ponderar valores altos (provocados por aquellos rasgos que han sido sometidos a una fuerte selección natural) con valores bajos (provocados por rasgos cuya frecuencia en las poblaciones está modulada por migración-deriva). La segunda explicación es mucho más plausible desde el punto de vista evolutivo, y encuentra respaldo en los resultados presentados en la sección anterior en referencia a la Integración Morfológica, donde se demostró que los rasgos craneofaciales no se expresan aisladamente, sino que tienden a asociarse en función de su desarrollo y su utilidad funcional, esto es: *la selección natural no puede actuar en el mismo sentido sobre todo el cráneo porque la integración morfológica se lo impide*. Por ejemplo, existe evidencia suficiente para pensar que la adaptación al clima frío en una población no tiene

porqué darse a nivel del componente nasal y al mismo tiempo generar cambios en la relación superficie/volumen del cráneo (braquicefalización). Esto explica el hecho de que no se hayan detectado hasta el momento asociaciones claras entre el cambio morfológico total del cráneo y algunas estructuras puntuales en el mismo, como se demostró en el estudio de la morfología nasal y la latitud, en capítulos anteriores.

Cuando ambos resultados son vistos conjuntamente (los correspondientes a la Integración Morfológica en nuestra especie y las estimaciones de F_{st}), puede deducirse que a lo largo de la historia de la dispersión de las poblaciones humanas la selección natural provocó cambios mínimos, y no extrapolables unívocamente a diferentes regiones del cráneo. Por otro lado, estas adaptaciones siempre estarían limitadas por la complicada integración morfológica de las estructuras. Además, la variación morfológica observada en los centroides poblacionales no sería netamente adaptativa, sino producto de migración y deriva. Este mecanismo explicaría porqué los rasgos se asocian fuertemente si comparten desarrollo y función, sería compatible con niveles de selección natural bajos, y finalmente explicaría también los valores de F_{st} altamente congruentes con las estimas moleculares.

DISTANCIAS

CONSIDERACIONES GENERALES

Los gráficos de escalamiento multidimensional mostrando las distancias a partir de VH, CF y EPI en poblaciones Americanas y otras poblaciones de referencia de Asia y Oceanía (figuras 47, 48 y 49) reflejan altos niveles de diferenciación en los grupos del Nuevo Mundo. La figura 49, que surge de la matriz de distancias a partir de EPI, no refleja una estructura clara ni similar a la observada en las figuras 47 y 48, más allá de que las poblaciones utilizadas no sean las mismas. Esta incongruencia indicaría que los rasgos epigenéticos no reflejan el mismo patrón de distancias que VH o CF. Sin embargo esto puede ser un producto de comparar visualmente matrices de distancia que no reflejan las relaciones entre las mismas poblaciones. No obstante ello, en la tabla 23 puede observarse que las matrices de distancia a partir de EPI tampoco ajustaron bien con VH y CF para el caso de Patagonia. Comparando las matrices y los gráficos de dispersión más meticulosamente, puede observarse que algunas agrupaciones de poblaciones se mantienen cuando se usan rasgos distintos

(por ejemplo el grupo RPAM-NPRE en el caso patagónico), pero la estructura general del patrón de distancias presenta cambios profundos que disminuyen la correlación entre las matrices de distancia. En un estudio comparativo entre rasgos craneométricos y epigenéticos, Rightmire (1976) obtuvo que las distancias basadas en variables craneométricas no ajustaban a aquellas derivadas de rasgos epigenéticos, y concluyó que las primeras reflejaban más fielmente las relaciones entre las poblaciones estudiadas en base a información independiente (histórica, lingüística y arqueológica). En una línea contraria a estos resultados, Ossenberg (1977) comparó ambas metodologías en poblaciones esquimales y aleutianas, y concluyó que a) ambos conjuntos de rasgos arrojaban distancias correlacionadas y b) los rasgos epigenéticos reflejaban mejor lo ya conocido acerca de la historia de las poblaciones analizadas. Finalmente, Sciulli (1990) detecta cierta congruencia en ambas metodologías, pero sus análisis no incorporaron una prueba directa de la relación entre ambas matrices de distancias.

La falta de congruencia puede tener varias causas: falta de precisión en la determinación de la presencia o ausencia de algunos rasgos de difícil observación (e.g. foramen etmoides anterior no sutural, puente pterigoideo, etc.), falta de una adecuada estimación de distancia a partir de rasgos epigenéticos, o bien una tasa de cambio evolutivo más retardado para los rasgos epigenéticos, lo que provocaría una menor estructura cuando el análisis se lleva a cabo a escala microregional. Asimismo, Ossenberg (1977) subrayó que el cálculo de distancias a partir de rasgos epigenéticos es altamente sensible al número de rasgos utilizados y al conjunto de rasgos empleados, encontrándose diferentes relaciones poblacionales a partir de diferentes conjuntos de rasgos. Tal vez distintos rasgos epigenéticos cuenten con un determinismo y un significado muy distintos, o bien no se integren morfológicamente con la misma potencia que los rasgos craneométricos.

Más allá de la falta de congruencia, cabe destacar que los rasgos epigenéticos mostraron valores de F_{st} similares a los marcadores moleculares y a los rasgos métricos (tabla 16, González y Hernández 2003), por lo que una desviación provocada por factores ambientales podría ser descartada preliminarmente. Estos y otros puntos poco claros en relación a las distancias epigenéticas pueden abordarse en el futuro a partir del análisis de la variación discontinua durante el crecimiento

del individuo. Las herramientas estadísticas actuales no son suficientes para trabajar en la covariación de rasgos que sólo pueden ser estimados en categorías del tipo todo o nada, de manera que el estudio de la integración morfológica de los rasgos cualitativos es un desafío para los próximos años.

De la observación de la figura 47 se desprende que algunas poblaciones americanas (SANT, PERU, ARIK, ESKI) presentan fuertes similitudes con grupos del noreste asiático. No obstante, algunos grupos se distancian de esta nube de puntos amerindio-asiático y ocupan un lugar apartado en el gráfico, mientras que las poblaciones paleoamericanas y de Baja California Sur parecen presentar mayores afinidades con grupos de Australia y Melanesia y se separan de los restantes amerindios y asiáticos actuales. En consecuencia, es evidente también la falta de estructura geográfica en este patrón de distancias. Para una mejor interpretación de las relaciones entre las poblaciones Americanas, se repitió el cálculo de distancias descartando los grupos de Asia y Oceanía. El gráfico de escalamiento multidimensional resultante se presenta en la figura 55. En este gráfico puede apreciarse el fuerte agrupamiento de los grupos del sur de Patagonia, que en conjunto se asocian a los grupos del norte de Patagonia y centro de Argentina, y éstos a su vez se unen a las series mexicanas (un resultado también observado en la figura 48, construida a partir de CF). Distanciados de estas poblaciones se emplazan el grupo peruano y las muestras de Norteamérica, mientras que LAGO y BCS siguen permaneciendo a corta distancia entre ellos, pero a gran distancia de las dos agrupaciones restantes, y ESKI se presenta como un valor extremo en el rango de variación americano, y distanciado de todos los demás.

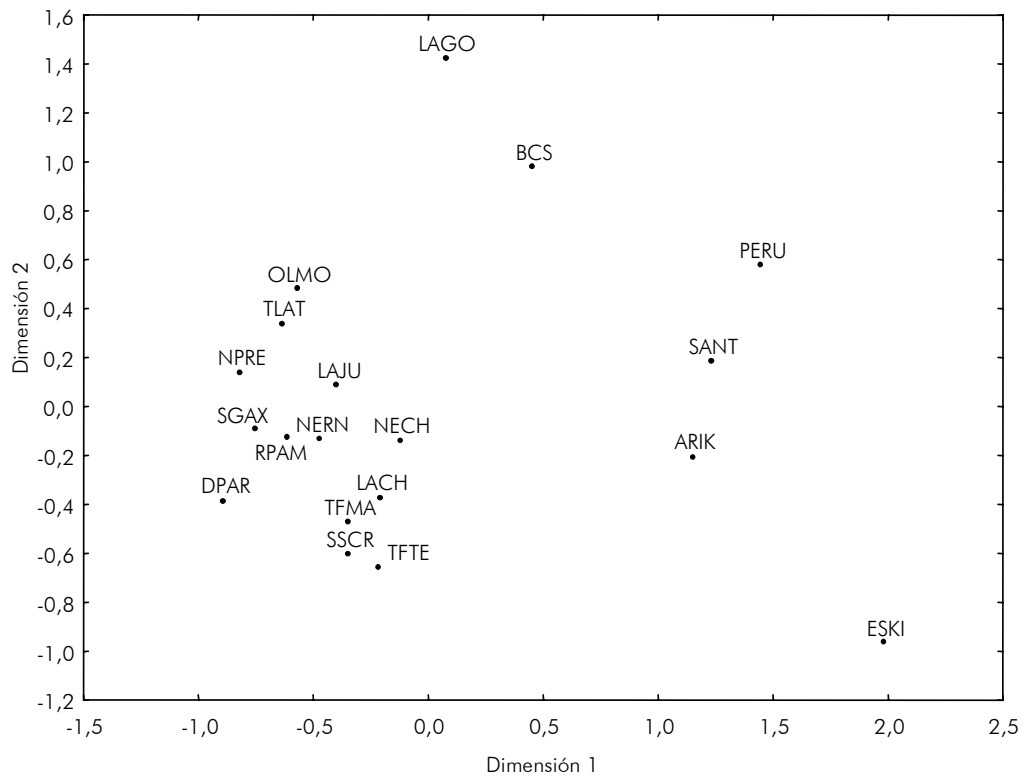


Figura 55: Escalamiento Multidimensional obtenido a partir de las distancias de Mahalanobis (VH). Poblaciones Americanas solamente. Valor stress: 0,140.

Ahora bien, si se descarta a ESKI, cuya morfología y lengua se asemeja grandemente a las de las poblaciones asiáticas a causa de su ingreso reciente en el continente, la diferencia más importante es entre la pareja LAGO-BCS y el resto de amerindios. Diversos análisis multivariantes realizados a partir de VH (Lahr 1995, Munford et al. 1998, Neves y Pucciarelli 1989, Neves et al. 1996b, Soto-Heim 1994) y estudios de componentes craneofuncionales (Sardi 2002) reflejan que la morfología del primer grupo se caracteriza, en líneas generales, por neurocráneos largos, bajos y estrechos, con caras bajas, angostas, y proyectadas. Por otro lado, la mayoría de las poblaciones amerindias y los grupos del noreste asiático pueden caracterizarse por presentar cráneos cortos y anchos, y caras altas, anchas y retraídas. La denominación de esta última morfología como “mongoloide” puede ser problemática, ya que existe gran variabilidad interna en este grupo, acompañada de una clina norte sur, en la cual se atenúan las características típicas de las poblaciones del noreste asiático a medida que se avanza hacia el sur.

Todas las matrices de distancia reflejaron una baja estructura geográfica: las series más cercanas no necesariamente son las de morfología más parecida. Estos bajos niveles de asociación entre distancia genética-morfológica y distancias geográficas para América han sido también reportados por Fagundes et al. (2002), González-José et al. (2001), Keyeux et al. (2002), O'Rourke (2000), O'Rourke et al. (1992) y Tarazona-Santos et al. (2001).

La interpretación de la separación entre los grupos al sur de México, a excepción de PERU, BCS y LAGO, y los grupos de Norteamérica, a excepción de ESKI, puede deberse a un simple mecanismo de aislamiento geográfico entre el sur y el norte del istmo de Panamá. La asociación entre el grupo PERU, de los Andes, y las muestras de Norteamérica corrobora las observaciones de Callegari-Jacques et al. (1993). En su análisis de los haplotipos Gm, estos autores sostienen que los grupos andinos presentan mayores afinidades con los grupos de Norte y Centroamérica que aquellas tribus de tierras bajas. El hecho de que la variabilidad de los polimorfismos del sistema Gm se presente en forma de clina norte sur también lleva a los autores a criticar el concepto de Amerindio en tanto grupo homogéneo, y defienden una alta variabilidad comprendida dentro de esta denominación. Asimismo, los niveles de variabilidad observados en este sistema no parecen sostener la existencia de cuellos de botella evolutivos importantes en las poblaciones Amerindias.

LOS GRUPOS PATAGÓNICOS EN EL CONTEXTO AMERICANO

La posición distanciada de los grupos patagónicos con respecto a otros grupos amerindios y del este asiático ha sido discutida anteriormente por Lahr (1995), González-José et al. (2001b) y Sardi (2002). Lahr (1995, 1996) concluye que los grupos de Tierra del Fuego y Patagonia muestran, al igual que los paleoamericanos, un mosaico de caracteres primitivos y generalizados, y sostiene que este fenómeno podría representar la retención de rasgos ancestrales de los primeros habitantes del continente. Una peculiaridad muy marcada en las poblaciones de Tierra del Fuego es su robustez. Relacionado con ello, los cráneos fueguinos y patagónicos, presentan grandes tamaños: la mayoría de las dimensiones son un 10% más grandes que otras poblaciones recientes. Para Lahr (1995, 1996) está claro que un gran tamaño fue una

de las características de las primeras poblaciones anatómicamente modernas, y que es retenido en algunas poblaciones modernas como los fueguinos y patagónicos.

Lahr y Wright (1996) demostraron que existe una marcada regionalización en los patrones de robustez craneofacial, y que en la variabilidad humana actual pueden encontrarse formas desde extremadamente gráciles, a marcadamente robustas. Los mismos autores demostraron que los rasgos de robustez forman una unidad de covariación con el tamaño del cráneo. Si se acepta esta unidad de covariación, los autores deducen que puede llegarse a ella bien por procesos filogenéticos o puramente funcionales. Desde el punto de vista funcional, es probable que durante el Pleistoceno tardío, y debido al desarrollo tecnológico de nuestra especie, al disminuir el tamaño dentario y de los músculos de la masticación, un complejo funcional se haya “desactivado” desembocando en la consecuente pérdida de robustez. En ese caso, la distribución de la robustez no tendría significado filogenético alguno (Lahr y Wright 1996). Sin embargo, la relación entre desarrollo tecnológico y disminución de la robustez no es del todo clara. Lahr y Wright (1996) sostienen que dentro de los cazadores recolectores actuales, pueden observarse todos los niveles de robustez observados en nuestra especie. Por otro lado, el uso de fuego para procesar los alimentos es utilizado ampliamente por poblaciones gráciles y robustas, por lo cual no parece ser responsable de la reducción en la robustez. Para los autores, la incongruencia entre las fuentes mecánicas del estrés en una población, y la expresión de su robustez, reflejan que la gracilización del cráneo humano moderno no responde a presiones selectivas. Si la condición ancestral para los humanos modernos implica un gran tamaño asociado a una robustez importante, Lahr y Wright (1996) sostienen que la mayoría de los grupos humanos modernos experimentaron una tendencia a la gracilización en tamaño y en superestructuras, con algunas excepciones en la cual entrarían los grupos de Tierra del Fuego y Patagonia. Esto es, representarían un estadio ancestral o primitivo en términos de morfología craneofacial. Recientemente, González-José et al. (2003c) calcularon valores de diferenciación F_{st} para cada uno de los componentes funcionales en 18 muestras sudamericanas, de las cuales seis correspondían a grupos agricultores y 12 a cazadores-recolectores. Los resultados (figura 56) han sido expresados en líneas que representan el F_{st} calculado a nivel de todas las poblaciones, considerando sólo los

grupos cazadores recolectores, sólo los agricultores y considerando dos supra-poblaciones: cazadores-recolectores versus agricultores. Los resultados reflejan que cuando se analiza el componente masticatorio, la diferenciación entre pares de muestras de diferente estrategia aumenta en relación al F_{st} calculado sobre el total de variables para las dos supra-poblaciones (cazador vs. agricultor), pero este aumento no es lo suficientemente fuerte como para superar los niveles de diferenciación obtenidos considerando las poblaciones individuales. Los otros componentes no alteraron las distancias iniciales (calculadas para el conjunto total de variables) entre pares de muestras con igual estrategia.

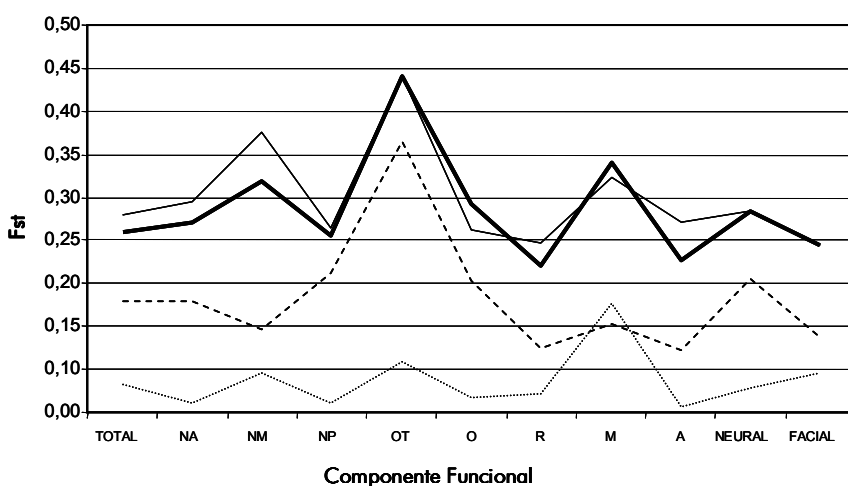


Figura 56: Gráfico de líneas mostrando los valores de F_{st} obtenidos sobre el total de 18 poblaciones sudamericanas (línea sólida gruesa), sobre las 12 poblaciones cazadoras-recolectoras (línea sólida fina), sobre las 6 poblaciones agricultoras (línea discontinua) y sobre dos supra-poblaciones representado a cazadores y agricultores (línea de puntos). Total: 18 variables ortogonales, NA: neurocráneo anterior, NM: neurocráneo medio, NP: neurocráneo posterior, OT: ótico, O: óptico, R: respiratorio, M: masticatorio, A: alveolar. Tomado de González-José et al. (2003c). Nótese el aumento relativo del F_{st} en el componente masticatorio cuando se comparan las dos supra-poblaciones (cazador vs agricultor), y cómo la diferenciación de las 18 poblaciones está por encima de estos valores.

Estos datos demuestran que las diferencias entre dos muestras de igual estrategia disminuyen a nivel del componente masticatorio, pero que las diferencias a nivel masticatorio entre cazadores y agricultores no son tan importantes como las diferencias interpoblacionales. Por otro lado, si bien en promedio los cazadores-recolectores presentaron un mayor volumen en el componente masticatorio, existe un amplio rango de variación en este volumen, existiendo grupos cazadores con

menor volumen absoluto y relativo (al tamaño del esplacnocráneo) que algunos grupos agricultores (González-José et al. 2003c).

LA POBLACIÓN DE BAJA CALIFORNIA EN EL CONTEXTO AMERICANO

Con respecto a la asociación entre el grupo de Baja California Sur y los paleoamericanos, es interesante notar que BCS es el único grupo amerindio moderno analizado hasta la fecha que presenta afinidades claras con paleoamericanos (LAGO) más que con otros grupos amerindios, inclusive más que con un grupo cultural y geográficamente muy próximo: SANT (Alta California). Para un mayor desarrollo de estas comparaciones véase González-José et al. 2003b y el Anexo V. A grandes rasgos, esta similitud en la morfología craneofacial puede ser explicada por tres factores diferentes: flujo génico, adaptación convergente al ambiente y ancestría común. El flujo génico puede descartarse en este caso, dada la gran distancia temporal y espacial que separa a BCS de LAGO. Si bien no existe evidencia suficiente para sostener que las similitudes globales entre dos muestras se deban principalmente al efecto de la adaptación al ambiente, existe evidencia independiente en contra de la adaptación local como explicación de la semejanza morfológica entre estos dos grupos. El examen de los registros paleo-climáticos de la península de Baja California y de la cuenca Amazónica demuestra que los parámetros climáticos y ambientales más importantes han permanecido significativamente diferentes en ambas regiones al menos desde el Pleistoceno tardío. Los registros palinológicos y estratigráficos revelan que las fases húmedas en el Amazonas y en Baja California están correlacionadas, pero nunca derivaron en condiciones ambientales similares desde la llegada de los primeros humanos a ambas regiones (Baker et al. 2001, Bradley 1999, Haberle 1997). En consecuencia, la explicación adaptacionista para la similitud entre BCS y LAGO parece poco parsimoniosa. La asociación entre ambos grupos probablemente responda a partir de un escenario en el que los primeros grupos paleoamericanos migrando hacia el sur ocuparon la península de Baja California y luego ocuparon el resto del continente o, al menos, parte de la cuenca amazónica. Dado que la aparición del desierto de Sonora implicó un fuerte aislamiento para los grupos tempranos del sur de la península, es posible pensar que este aislamiento permitió la retención de los rasgos presentes en los primeros grupos

hasta épocas modernas. Debe tenerse en cuenta que el fuerte efecto de aislamiento generado por el desierto de Sonora también ha causado procesos evolutivos y de distribución similares en otros grupos de grandes vertebrados de la península (Grismer 2000, Riddle et al. 2000). De esta manera, es probable que las poblaciones humanas que se expandieron demográficamente desde el norte hasta el extremo sur de la península también hayan sufrido algún tipo de barrera al flujo génico con grupos de fuera de la península. La región sur de la península probablemente actuó como un refugio en el cual la población permaneció espacialmente, genéticamente, y tal vez culturalmente, aislada del resto de la masa continental. Bajo este escenario, la presencia inferida de Paleoamericanos, o descendientes de los mismos, en Baja California Sur da sustento a una ruta de ocupación a través del litoral pacífico del continente, algo sugerido ya desde la arqueología por Dixon (2001).

POSIBLES ESCENARIOS DE POBLAMIENTO DE AMÉRICA

LOS GRUPOS DE MORFOLOGÍA PALEOAMERICANA Y LA VARIABILIDAD AMERICANA

Los resultados expuestos aquí, así como las evidencias reportadas por la mayoría de los estudios de variación molecular y la información proveniente de la lingüística apuntan hacia una alta diversificación genética y una baja estructura geográfica de las poblaciones americanas. Esta alta variabilidad ha sido anteriormente citada en diferentes estudios de marcadores moleculares. El análisis de los polimorfismos clásicos, así como del ADN mitocondrial y nuclear revelaron que las poblaciones amerindias presentan valores más altos de heterogeneidad genética intergrupala que cualquier otro grupo humano (Bortolini et al. 1997, Da Silva et al. 1999, Deka et al. 1995, Excofier y Schneider 1999, Mesa et al. 2000, Novick et al. 1998, O'Rourke 2000, O'Rourke et al. 1992, Urbanek et al. 1996, Zago et al. 1996).

Desde el punto de vista lingüístico, América también registra altos niveles de diversidad, ya que en este continente se encuentra aproximadamente la mitad de los *stocks* lingüísticos del mundo (Nichols 1990). Los lingüistas no llegan a un consenso acerca de si tan alta diversidad lingüística es el resultado de una colonización única con una gran antigüedad, o por el contrario es el resultado de múltiples migraciones protagonizadas por poblaciones ancestrales de *phyla* lingüísticos no relacionados (Nichols 1990).

A causa de la falta de muestreo sobre muchas poblaciones tanto históricas como prehistóricas, es probable que esta diversidad tienda a aumentar en el futuro, como ha quedado demostrado en el análisis de las muestras de Baja California Sur, o en la detección reciente del haplogrupo mitocondrial X en Norteamérica (Brown et al. 1998). En definitiva, América es el continente con mayor diferenciación, a pesar de ser el último en ser ocupado por nuestra especie.

A pesar de que algunos arqueólogos se resisten a aceptar los fechados de sitios anteriores a la cultura Clovis (Roosevelt et al. 1996), cada vez existen evidencias más sólidas a favor de un ingreso pre-Clovis. En efecto, los niveles de variabilidad y su distribución espacial pueden ser explicados a partir de una entrada en tiempos anteriores a los establecidos en el paradigma Clovis, y protagonizada por grupos de morfología generalizada, que habrían llegado al Sudeste asiático hace unos 70000 AAP, expandiéndose desde África (Lahr y Foley 1998). Este estrato poblacional habría ocupado Australia/Melanesia hace unos 50-40000 AAP y más tardíamente, en algún momento entre los 50000 y los 20000 AAP, se habrían expandido hacia el norte asiático y de allí a América. Para algunos autores (Kamminga y Wright 1988, Neves y Pucciarelli 1998, Neves et al. 2003) la existencia de esta población ancestral en Asia está reflejada en los restos de la cueva superior de Zhoukoudian. Así, la similitud entre australo-melanesios, los restos de Zhoukoudian y los paleoamericanos, se explicaría entonces por ancestría común con los grupos que se dispersaron inicialmente desde África por la ruta sur-asiática, la primera gran expansión de nuestra especie fuera de África (Lahr y Foley 1998). Dado que durante gran parte del Pleistoceno superior y hasta el Holoceno temprano (65-11000 AAP), Beringia y Norteamérica permanecieron cubiertas por masas glaciarias (Hoffecker et al. 1993, Hopkins 1982, McManus et al. 1983), y que parecen no haber existido corredores terrestres libres para facilitar la dispersión humana de Asia a América, es probable que esta dispersión paleoamericana se haya dado a través de una ruta costera bordeando el Pacífico, una hipótesis defendida fuertemente por algunos arqueólogos (Gruhn 1988, 1994, Dixon 2001). Un análisis geológico reciente indica que un pasaje costero, abierto en la costa de Beringia hace 13500 AAP aproximadamente, probablemente constituyó un sitio de entrada y dispersión apropiado para los grupos humanos. Dixon (2001) en una extensa revisión de los

sitios arqueológicos del noroeste americano sostiene que la colonización temprana de América se produjo por vía marítima, hace 13500 AAP aproximadamente. Esta hipótesis recibe sustentos diversos (para un desarrollo exhaustivo ver Dixon 2001). En primer lugar, debe tenerse en cuenta que la ruta más temprana no ocupada por glaciares es, precisamente costera, y no terrestre. Las franjas insulares y continentales estuvieron disponibles como ruta migratoria a partir de los 13500 AAP (Josenhans et al. 1997). Por el contrario, la ruta terrestre sólo se abrió hace unos 11000 AAP, cuando se forma el corredor de Alberta. El simple hecho de que existan sitios como Monte Verde, con un fechado anterior a la apertura del corredor de Alberta, invalida cualquier hipótesis de poblamiento a través de una ruta terrestre. Esto quita sustento al modelo de una oleada única, ya sea en su variante *Out of Beringia* (Bonatto y Salzano 1997b, Silva et al. 2002, Szathmáry 1984, 1986, 1993a, b, entre otros) o en su variante *Out of Asia* (Forster et al. 1996). Por otro lado, alrededor del 11000-12000 AP, las culturas regionales estaban bien adaptadas al medio en Norteamérica, lo que sugiere un ingreso más temprano. Sumado a ello, la expansión de la cultura paleoindia de Norteamérica (de la cual habría derivado el complejo Clovis), parece haberse producido hace 10500 AAP de sur a norte, dado que el grado de complejidad tecnológica es creciente en esta dirección. Esto indica que existían grupos de tradición paleoindia al sur de las masas glaciares antes de la formación del corredor de Alberta. Además, esta cultura temprana paleoindia es indicativa de un patrón de subsistencia generalizado, no específico, típico de grupos que comienzan a colonizar una región (ver Borrero 2001 para una descripción más acabada de este argumento). Cabe destacar que durante años se asumió que existían fuertes evidencias de un sitio arqueológico ancestral a la cultura Clovis en la península de Kamchatka, más precisamente en las orillas del lago Ushki. Sin embargo, un estudio y redatación recientes de este sitio descarta drásticamente que los materiales de Ushki sean más tempranos y ancestrales a las puntas Clovis más tempranas halladas en América (Goebel et al. 2003). Este estudio da por tierra con el único sitio que se vislumbraba como la “fuente” asiática de los grupos de tecnología Clovis americanos. Finalmente, debe tenerse en cuenta que la navegación costera está bien documentada en nuestra especie en fechas anteriores a los 14000 años, y que los primeros sistemas de armas del Nuevo Mundo, denominado *atlatl* (Stanford 1996), parecen ser derivados de un

sistema adaptado a la caza marina, más que a la caza terrestre. En resumen, numerosos datos arqueológicos parecen sustentar, en este momento, un ingreso costero y no terrestre.

Las similitudes en el ADN mitocondrial entre poblaciones de la costa oeste de Norteamérica también parecen sustentar la hipótesis de una expansión desde Beringia asociada a flujo génico a través de la costa oeste (Eshleman et al. 2003).

En este contexto, y si se considera como fecha putativa de entrada unos 13500 AAP, una expansión costera, que al ser unidimensional es siempre más rápida, sería consecuente con una velocidad de expansión lo suficientemente rápida como para alcanzar Monte Verde hace 12500 AAP y no acumular cambios morfológicos severos (lo que explicaría también la similitud morfológica entre los pobladores de Baja California Sur y los paleoamericanos).

Este escenario es suficiente para explicar las diferencias entre grupos como BCS y LAGO (y probablemente los grupos de Tierra del Fuego y Patagonia) por un lado, y los restantes grupos amerindios por el otro. Inferir que estos últimos hayan surgido por evolución local desde un ancestro paleoamericano resulta poco parsimonioso, dado el corto intervalo de tiempo transcurrido entre los fechados más tempranos de ocupación humana en América (e.g. 12500 AAP en Monte Verde, 10300-11100 AAP en Piedra Museo) y las primeras evidencias de tecnología Clovis (11500 AAP, Dixon 2001) y de características morfológicas amerindias clásicas (\approx 9000 AAP, Munford et al. 1998). Por otro lado, una simple lógica geográfica (basada en que los sitios más antiguos están en el sur y la evidencia Clovis más temprana en el norte) indicaría que ese intervalo fue tal vez más corto. De manera que resulta poco probable que el *stock* amerindio moderno haya surgido pura y exclusivamente del paleoamericano por evolución local.

HIPÓTESIS ACERCA DEL ORIGEN DE LOS GRUPOS AMERINDIOS DE MORFOLOGÍA CLÁSICA¹

El conjunto de poblaciones amerindias modernas surgió con seguridad de las poblaciones que ocuparon el noreste o centro de Asia en épocas de la última glaciación. En este sentido, la evidencia molecular es categórica al vincular

¹ Esta definición se refiere al conjunto de rasgos morfológicos que se observan en las poblaciones actuales del este asiático.

filogenéticamente a los amerindios con algunas poblaciones puntuales del centro de Asia (Karafet et al. 1997, 1999, Kolman et al. 1996, Lell et al. 2002). Otra particularidad del paso de Asia a América parece ser la reducción en tamaño poblacional que debe haber significado el paso a través de Bering. Muchos estudios moleculares parecen dejar claro que los primeros ocupantes de América habrían sufrido cuellos de botella evolutivos en su pasaje desde Asia a América. Bonatto y Salzano (1997a) detectan evidencias de disminución de la diversidad interna en los cuatro haplogrupos mitocondriales fundadores del Nuevo Mundo, que darían respaldo a la idea de un cuello de botella importante en el momento del ingreso. Novick et al. (1998) también reportan la existencia de cuellos de botella a partir del estudio de insertos *Alu*.

Estas poblaciones mongoloides, poseedoras de una morfología craneofacial diferenciada de la de los paleoamericanos, habrían ingresado en segundo lugar al continente, ya ocupado por los paleoamericanos, luego del mejoramiento climático acaecido a comienzos del Holoceno (11000 AAP). Luego, habrían reemplazado en algunas regiones, o bien se mestizaron en otras, con los paleoamericanos ya existentes. La aparición de esta morfología, llamada “mongoloide típica” por Lahr (1995, 1996) y que desde el punto de vista dentario sería sinodonte (Turner 1983, 1989, 1990), estaría dada por la especialización de una morfología generalizada, y de dentición sundadonte, que habrían poseído las poblaciones que ocuparon el sur de Asia a mediados del Pleistoceno. Este concepto de una fuente en el sureste asiático, que daría origen a la morfología mongoloide, es compatible con el modelo de origen único (Lahr 1995), en el cual una población indiferenciada de humanos modernos se habría expandido desde África hasta el sureste asiático durante la primera mitad del Pleistoceno superior. Desde esa primera población del sureste asiático habrían sido ocupadas Australia y Melanesia, el este y noreste asiático (donde habría evolucionado la morfología craneofacial especializada o mongoloide típica) y probablemente los primeros habitantes de América. En el caso del noreste asiático, los grupos de morfología especializada mongoloide/sinodonte habrían sufrido una fuerte expansión demográfica durante el Neolítico vinculada al cultivo del arroz (Lahr 1995). La fecha de este evento es producto de debate, pero en algún lugar del rango geográfico de ocupación en Asia, una población se especializó morfológicamente,

adquiriendo el patrón morfológico mongoloide (cráneos cortos y anchos, y caras altas, anchas y retraídas) y una dentición sinodonte. Esta población habría sufrido una expansión geográfica en el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano, y habría ocupado Mongolia, el Este Asiático, Siberia y de manera clinal, el sur de Asia (Lahr 1995). Los grupos especializados o “mongolizados” habrían dado origen a la mayoría de los amerindios durante este evento de expansión, solapándose en el interior de América con las poblaciones paleoamericanas, de morfología menos diferenciada (Lahr 1995, Neves et al. 2001).

VALIDEZ DE LOS MODELOS BASADOS EN NÚMEROS DE OLEADAS

Lamentablemente, el estado de conocimiento actual acerca de los linajes mitocondriales en América no logra solucionar el problema de las afinidades genéticas de los primeros habitantes del continente. Como se explica en una revisión reciente sobre la variación en el ADN mitocondrial americano (Eshleman et al. 2003), los análisis detallados de los haplotipos parecen brindar más información acerca de la ancestría que el simple estudio de la distribución de frecuencias de los haplogrupos, estudio en el cual se ha depositado el grueso del esfuerzo en los últimos años.

Así las cosas, debe tenerse en cuenta que el hecho de sostener un ingreso paleoamericano en América no está en contradicción directa con las principales conclusiones de los defensores del modelo de una única oleada. En efecto, nada impide que los grupos paleoamericanos hayan portado también alguno de los cuatro (o cinco) haplogrupos fundadores. Dado que no se tiene información de la variabilidad mitocondrial en las poblaciones antiguas de Asia, el hecho de que los haplogrupos confluyan en un ancestro único no brinda información alguna en relación al número de oleadas migratorias. En esta línea, Malhi et al. (2002) demostraron que la construcción de redes de haplotipos a partir de la región HVS1 del ADN mitocondrial da como resultado un esquema de altísima variabilidad, donde la existencia de haplotipos iguales en Asia y en América no significa necesariamente iguales por descendencia, sino por convergencia. Esto lleva a los autores a desestimar las inferencias con respecto al número de oleadas migratorias a partir de estimaciones de diversidad intra-haplogrupo.

Por otro lado los árboles genéticos no son equivalentes a los árboles poblacionales, y las inferencias acerca de las relaciones interpoblacionales derivadas de los árboles genéticos deben ser postuladas muy cautelosamente, especialmente porque cada gen tiene su propia historia evolutiva (Harpending et al. 1998, Karafet et al. 1999). Por otro lado, y a la luz de las evidencias arqueológicas que sustentan un ingreso costero plausible en un período de tiempo tan dilatado (65-11000 AAP) el concepto de “oleada migratoria” es totalmente obsoleto. El modelo de oleada única, así como el de tres oleadas, no constituye una explicación sólida a la variabilidad molecular, arqueológica, morfológica y lingüística en América. Simplemente es una descripción minuciosa de las frecuencias de los haplogrupos a uno y otro lado del Pacífico. Aunque no existe consenso al respecto (véase Eshleman et al. 2003) el estudio de la diversidad interna de cada uno de los linajes permitiría inferir la antigüedad relativa de cada uno de los haplogrupos. No obstante, una diversidad equivalente dentro de diferentes haplogrupos es sinónimo de origen único sólo si el número de haplotipos fundadores es el mismo (Eshleman et al. 2003). Por otro lado, cabe esperar que la evidencia mitocondrial se equipare a los datos provenientes de otros marcadores. Sin embargo, algunos análisis cladísticos de la variación en el cromosoma Y (Karafet et al. 1997, 1999) de grupos asiáticos y amerindios se ajustan perfectamente a un escenario de al menos dos expansiones de rango desde Asia hacia América (¿paleoamericanos y amerindios...?).

OTRAS FUENTES DE VARIABILIDAD EN LAS POBLACIONES AMERICANAS

Una vez aceptado un ingreso temprano, de morfología indiferenciada, y anterior al final de la última glaciación, cobra sentido la elevada diferenciación morfológica y genética observada actualmente. No obstante ello, cabe aclarar que las características demográficas del escenario de poblamiento temprano también habrían contribuido a generar los niveles de variabilidad altos y la baja estructura geográfica. En particular, el hecho de que exista alta diferenciación, combinado con una falta de estructura geográfica es un indicador de cambio evolutivo muy rápido, y el resultado de un patrón demográfico complejo, donde serían frecuentes los eventos de fisión y fusión de grupos familiares, la expansión demográfica, y la presencia de muchos grupos geográficos derivando independientemente. Algunos arqueólogos

especializados en el Plesitoceno tardío, como Borrero (2001), sostienen que el aumento de los radios de caza, o la instalación de miembros juveniles en el valle más cercano, alcanzan como mecanismos para explicar el poblamiento de grandes espacios, sin necesidad de recurrir a procesos de “exploración” intencionados o a grandes migraciones que prueban suerte en nuevos ambientes. Para el autor, la expansión de los grupos cazadores recolectores del Pleistoceno tardío es el resultado natural de patrones de movilidad normales a lo largo de muchas generaciones.

Tarazona-Santos et al. (2001) luego de estudiar seis microsátélites en el cromosoma Y de poblaciones sudamericanas, concluyen que la evolución de los linajes masculinos en el subcontinente es el producto de dos modelos demográficos diferentes. Por un lado, en la parte oeste o andina de Sudamérica las poblaciones habrían tenido mayores tamaños poblacionales y altas tasas de flujo génico entre ellas, lo que provocaría una tendencia hacia la homogeneización genética (menores valores de F_{st}). Por otro lado, los grupos que habitaron las tierras bajas de la cuenca amazónica habrían evolucionado en un marco de altas tasas de deriva génica y bajos niveles de flujo génico, con el consecuente aumento de la diferenciación (altos valores de F_{st}). A partir de un análisis de componentes funcionales del cráneo en poblaciones sudamericanas, González-José et al. (2003d) llegan a resultados similares, encontrando que los valores de F_{st} en poblaciones andinas es menor ($F_{st}= 0,125$) que en grupos de la cuenca Amazónica y Patagonia ($F_{st}= 0,179$). Por otro lado, la varianza residual tiende a ser mayor en grupos andinos que en grupos de tierras bajas, un resultado que está en la línea de lo encontrado en los microsátélites del cromosoma Y (ver figura 57 para una comparación de ambos resultados).

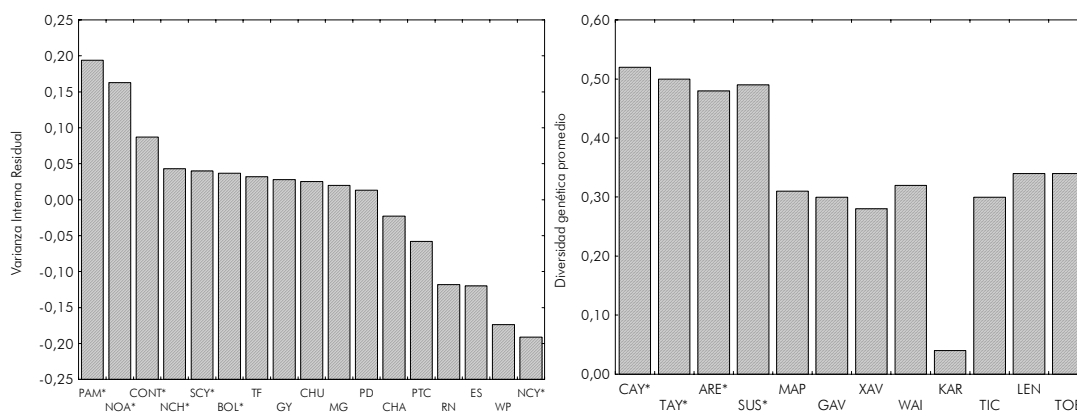


Figura 57: Comparación entre valores de diversidad interna obtenidos a partir de componentes funcionales del cráneo (a la izquierda, expresado en valores de varianza residual interna) y microsatélites del cromosoma Y (a la derecha, expresado en diversidad genética promedio). Grupos andinos o de origen andino señalados con un asterisco. PAM*: Pampas, NOA*: noroeste Argentino, CONT*: Contumaza (Colombia), NCH*: norte de Chile, SCY*: sur de cuyo, BOL*: Bolivia, TF: Tierra del Fuego, GY: Guayaquis (Paraguay), CHU: Tehuelches de Chubut, MG: Minas Gerais (Brasil), PD: Delta del Paraná, CHA: Chaco, PTC: Paltacalo (Ecuador), RN: Tehuelches de Río Negro, ES: Espíritu Santo (Brasil), WP: Pampas de San Blas, NCY*: norte de Cuyo. CAY*: Cayapa (Ecuador), TAY*: Tayacaja (Perú), ARE*: Arequipa (Perú), SUS*: Susque-Humauaqueño (Perú), MAP: Mapuche-Tehuelche, GAV: Gaviao-Zoro-Suruí (Brasil), XAV: Xavante (Brasil), WAI: Wai-Wai (Brasil), KAR: Karitiana (Brasil), TIC: Ticuna (Brasil), LEN: Lengua-Ayoreo (Paraguay), TOB: Tobas (Argentina). Tomado y modificado de González-José et al. 2003 y Tarazona-Santos et al. 2001).

FORMALIZACIÓN DE UN MODELO DE POBLAMIENTO PARA AMÉRICA

En base a lo discutido anteriormente se formalizará a continuación un modelo formal para el poblamiento del continente americano, detallando las principales evidencias a favor de cada punto.

- 1) América fue inicialmente poblada por grupos de morfología craneofacial indiferenciada, generalizada, o al menos, carente de los rasgos morfológicos que caracterizan a las poblaciones actuales del este asiático y a muchas poblaciones amerindias modernas. Esta población ancestral formaría parte del mismo *stock* que ocupa el sudeste asiático y puebla Australia y Melanesia desde hace unos 40000 AAP. A favor de este punto pueden detallarse la gran cantidad de estudios craneométricos realizados sobre series Paleoamericanas, su falta de similitud con grupos asiáticos del este y con la mayoría de los grupos amerindios, y su vínculo con grupos australianos/melanésicos y con restos del Pleistoceno tardío de China (Zhoukoudian).

- 2) Esta migración sigue una ruta costera a lo largo del Pacífico, y su fecha de ingreso al continente sería alrededor del 13500 AP. A favor de estos datos se sitúan las similitudes entre grupos de Baja California Sur y Paleoamericanos, las nuevas evidencias arqueológicas y glaciológicas provenientes de Norteamérica, la profundidad temporal de algunos sitios sudamericanos, y la continuidad genética existente entre los grupos de la costa pacífica de Norteamérica.
- 3) Sobre este primer estrato poblacional, se superponen grupos de morfología craneofacial especializada, que evolucionaron en Asia a partir de la última glaciación, y penetraron en América hace unos 11500 AAP. Las evidencias moleculares apuntan a algunas poblaciones actuales de Asia central como aquellas más relacionadas filogenéticamente con la mayoría de los Amerindios, aunque algunos resultados de análisis cladísticos moleculares estarían detectando marcadores de mayor antigüedad (¿introducidos por los paleoamericanos?). Estos grupos desplazan o se mestizan con los grupos paleoamericanos. Por algún mecanismo, su morfología se vuelve preponderante y se dispersa por gran parte del continente. A favor de esta observación se pueden listar los análisis craneofaciales que denotan una fuerte disrupción entre los patrones morfológicos del Holoceno temprano y del medio. La vía de ingreso de estas poblaciones puede haber sido tanto marina como terrestre, ya que en esas fechas el corredor de Alberta estaba libre de hielos.
- 4) Algunos relictos de poblaciones paleoamericanas logran persistir hasta épocas modernas en refugios configurados por áreas de alto aislamiento geográfico. Este sería el caso de los grupos de Baja California Sur, y más inciertamente Tierra del Fuego y Patagonia. Las evidencias morfológicas y paleoambientales de la península de Baja California, así como los análisis craneométricos y del de ADN antiguo de los grupos fuego-patagónicos parecen sustentar este postulado.

- 5) La dinámica de las poblaciones americanas, en tiempos posteriores a la exploración inicial, evoluciona hacia una especialización en la explotación del ambiente y se podría clasificar en dos grandes modelos demográficos/microevolutivos: uno andino, que propicia grandes tamaños poblacionales y tasas de flujo génico; y otro de tierras bajas, caracterizado por una fuerte deriva génica de los demos y bajos niveles de flujo génico.

El cúmulo de datos que se discute actualmente, y lo complejo de su interpretación, es un reflejo de cómo los mecanismos microevolutivos operan de forma compleja y conjunta para dar lugar a la variabilidad espacio/temporal. Por otro lado, la lectura integrada de los análisis realizados desde disciplinas tan diversas como la geología, la glaciología, la paleontología, la lingüística, la biología molecular, la biología del esqueleto, o la arqueología, habla a las claras del excelente laboratorio evolutivo que constituyó el poblamiento humano de América.

Esta visión holística de los problemas relacionados con la dispersión de nuestra especie en torno al globo es la llave maestra que permitirá comprender mejor la historia evolutiva de nuestro linaje.

CAPÍTULO IX

CONCLUSIONES Y EPÍLOGO

CONCLUSIONES

A continuación se detallan las conclusiones de la presente Tesis:

- a) La existencia de herramientas de análisis estadísticos basados en la teoría Genético Poblacional y una aproximación a la variabilidad craneana basada en la Teoría Craneofuncional permiten que el efecto de algunos factores ambientales, entendidos aquí como adaptación y plasticidad, puedan hacerse más o menos visibles en el patrón de relaciones inter-poblacionales. El correcto uso de estas herramientas, y una visión teórica más compleja de la variabilidad craneofacial, permiten una mejor comprensión del significado biológico de esta variación y facilitan una mejor estimación de las componentes genéticas y no genéticas del fenotipo en cuestión.
- b) Las matrices de correlación y covarianza entre rasgos son afectadas por factores funcionales o de desarrollo, lo que produce que los niveles de covariación sean altamente estables en diferentes poblaciones modernas de nuestra especie. La estabilidad de estas matrices está garantizada por un mecanismo de integración morfológica, que se manifiesta a nivel genético, evolutivo y funcional/de desarrollo.
- c) La variabilidad interpoblacional en esta covariación no tiene sentido filogenético alguno, como parece ocurrir a niveles taxonómicos superiores. Por el contrario, las distancias calculadas a partir de los rasgos, más allá de su covariación, reflejan mejor la filogenia de las poblaciones.
- d) Dado que estos patrones de covariación son altamente estables dentro de nuestra especie, su interrupción a lo largo de la historia del linaje humano podría haber sido una fuente importante de novedades evolutivas a partir de procesos heterocronos.
- e) Los resultados provenientes del estudio intra e interpoblacional de los grupos patagónicos sustentan un modelo de poblamiento en el cual los grupos fueguinos y del sur de la Patagonia presentan similitudes probablemente a causa de ancestría común y flujo génico limitado al sistema sur del continente y a la Tierra del Fuego. Las poblaciones del centro Patagónico probablemente evolucionaron

naron hacia un grado de diferenciación mediado por aislamiento por distancia. El modelo de poblamiento propuesto se completa considerando que los grupos del norte patagónico y del centro de Argentina recibieron altos niveles de flujo génico externo a las muestras consideradas. Este flujo génico está constituido por el fenómeno de Araucanización, la invasión de grupos de lengua *mapungdung* que entraron a Argentina desde Chile y ocuparon el norte de Patagonia y la región pampeana.

- f) Los modelos de poblamiento para Tierra del Fuego y Patagonia que se fundamentan principalmente en la evolución de estrategias de subsistencia divergentes o en la adaptación climática como factores principales del cambio, no explican la variabilidad observada en la morfología craneofacial de los grupos.
- g) En líneas generales, los tres grupos de marcadores craneofaciales empleados reflejan un buen ajuste al modelo descrito arriba, siendo la respuesta a los modelos evaluados más similar en las variables de Howells y en los estimadores de tamaño y forma craneofuncionales, y más difusa en los rasgos epigenéticos.
- h) El método Craneofuncional permitió detectar las principales regiones del cráneo responsables de la variación en las muestras de Tierra del Fuego y Patagonia. El componente masticatorio es responsable de la mayor proporción de la variación, diferenciando claramente a los grupos pampeanos (que estarían araucanizados) de los restantes grupos. Una explicación combinada, genético-ambiental, para estas diferencias es plausible, aunque las diferencias más importantes en cuanto a estrategia de vida o tipo de economía, esto es, cazadores marinos *versus* terrestres, no acarrearán grandes diferencias a nivel craneofuncional.
- i) Al igual que lo reportado desde la Biología Molecular, los espectros de variación craneofacial en América reflejan altos niveles de diferenciación, poca estructura geográfica, y grandes diferencias entre grupos paleoamericanos y la mayoría de los amerindios modernos.

Si bien los siguientes enunciados no son el fruto de un objetivo planteado al comienzo de la investigación, sino resultados de peso que han surgido tangencialmente durante el desarrollo de los análisis, se han incluido como conclusiones.

- j) Dentro de las poblaciones modernas, la muestra de Baja California Sur (con alta probabilidad), y los grupos fuego-patagónicos (con alguna incertidumbre), estarían vinculados filogenéticamente a las poblaciones Paleoamericanas del Holoceno temprano. Estos relictos estarían favorecidos por situaciones de aislamiento geográfico prolongado. Los registros paleoclimáticos (desde lo empírico), así como las conclusiones a, b y c (desde lo teórico) sugieren que la convergencia morfológica no ha sido provocada por adaptación al medio local o por causas no-genéticas.
- k) Estos resultados se explican satisfactoriamente a partir de un modelo de poblamiento que implique una ruta de entrada costera por Bering (alrededor de 13500 AAP) protagonizada por grupos asiáticos de morfología generalizada y que darían lugar a los demos paleoamericanos. Por otro lado, debe contemplarse un ingreso más tardío (11500 AAP) de grupos de morfología especializada o “mongolizada” provenientes del este asiático y demográficamente prolíficos luego de su ingreso en América.

EPÍLOGO

A lo largo de los cinco años de desarrollo de esta investigación, han surgido problemas o evidencias que obligaron a replantear la interpretación de los resultados, y el esquema del diseño experimental. Ello refleja el dinamismo de la investigación referida a la problemática del poblamiento americano.

Por ejemplo, la reinterpretación de los sitios más antiguos del continente y el hallazgo de nuevos sitios, usualmente genera un cambio de visión acerca de la dinámica de poblamiento, como parece ocurrir en estos días con el caso del sitio del Lago Ushki, en Kamchatka. Sumado a ello, los importantes avances en biología molecular y la mayor precisión a la hora de recabar datos en diferentes poblaciones, obligan a hacer esfuerzos denodados por lograr una interpretación única a evidencias cuya lectura puede, y suele, ser diferente de acuerdo al autor.

El hecho de contar con una muestra abundante, como por ejemplo la base de datos de William W. Howells, naturalmente habilita al investigador a plantearse preguntas no sólo referidas al problema puntual de las relaciones entre grupos, sino también aquellas referidas a la etiología y a la expresión de los rasgos que se utilizan como marcadores de cambio evolutivo. Así, en los primeros bosquejos de la tesis no se contemplaba un enfoque sobre la covariación de los rasgos estudiados, o el análisis del comportamiento de algunos rasgos puntuales en función de variables no genéticas muy básicas. Sin embargo la disponibilidad de los datos, el avance de esos estudios en otros taxa y la importancia de las conclusiones para el resto del esquema estadístico, fueron determinantes para incluir esos ítems.

Otros interrogantes que se han plasmado al concluir el conjunto de análisis y evaluar los resultados, como es lógico en cualquier dinámica de trabajo científico, quedan sin resolver. Por ejemplo, la falta de congruencia entre la taxonomía emanada de los rasgos epigenéticos *versus* aquella que es fruto de los rasgos craneométricos. Los datos y las pruebas volcados en este estudio no alcanzan para esclarecer este problema. Este ítem requiere la construcción de un diseño experimental *ad hoc* (estudio de la integración de los rasgos discontinuos a lo largo del desarrollo, comparación con taxonomías moleculares, estudio pormenorizado de diferentes familias de rasgos etc.).

Otro ejemplo lo constituye la posición de los grupos patagónicos y fueguinos en referencia a los paleoamericanos y a los restantes amerindios. Su posición sigue siendo ambigua, y la arqueología de Patagonia no ha proporcionado suficiente material como para encarar un estudio diacrónico de series antiguas y modernas en la región.

El abandono de ciertos reduccionismos en la jerga del poblamiento, como el concepto de oleadas, es un desafío que debe empapar a las diferentes disciplinas implicadas, y la superación de estos obstáculos planteará nuevos problemas que elevarán el nivel de la discusión en el debate. Queda por ver si, en las futuras discusiones en torno al poblamiento de una región en particular, la evidencia proveniente de los restos óseos contribuirá significativamente a avanzar en el estado de conocimiento.

BIBLIOGRAFÍA

- ACKERMANN RR (2002) Patterns of covariation in the hominoid craniofacial skeleton: implications for paleoanthropological models. *J. Hum. Evol.* 42:167-187.
- ACOSTA J DE (1589) *Historia Natural y Moral de las Indias*. Sevilla.
- ALBRECHT GH (1992) Assessing the affinities of fossils using canonical variates and generalized distances. *Hum. Evol.* 7:49-69.
- ALDUNATE C (1989) Estadío alfarero en el sur de Chile. En: HIDALGO JL, SCHIAPPACASSE F, NIEMEYER HF, ALDUNATE C, SOLIMANO I (eds.) *Culturas de Chile. Prehistoria, desde sus orígenes hasta los albores de la conquista*. Ed. Andres Bello, Santiago de Chile. Pags. 329-348.
- AMEGHINO F (1921) Le diprothomo d'après Schwalbe et d'après moi. *Anal. Mus. Nac. Buenos Aires.* 31:1-24.
- ANGEL JL (1981) History and development of paleopathology. *Am. J. Phys. Anthropol.* 56:509-515.
- ARNOLD SJ, PHILLIPS PC (1999) Hierarchical comparison of genetic variance-covariance matrices. II Coastal-island divergence in the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Evolution* 53:1516-1527.
- ARRIGONI G, PALEO MC (1991) Investigaciones arqueológicas en la región central del Golfo San Jorge (desde Punta Peligro, Pcia. del Chubut, hasta el límite con la Pcia. de Santa Cruz). *Shincal* 3:206-210.
- ASCHERO CA (1986) *Arqueología del Chubut: el Valle de Piedra Parada*. Dirección de Cultura, Rawson, Provincia de Chubut.
- ASCHERO CA (1996) El área Río Belgrano-Lago Posadas (Santa Cruz): problemas y estado de problemas. En: GÓMEZ OTERO J. (ed.): *Arqueología. Sólo Patagonia*. CENPAT-CONICET, Puerto Madryn. Pags. 17-26.
- AXELSSON G, HEDEGAARD B (1985) *Torus palatinus* in Icelandic schoolchildren. *Am. J. Phys. Anthropol.* 67:105-112.
- BAILLIET G, ROTHHAMMER F, CARNESE RF, BRAVI CM, BIANCHI NO (1994) Founder mitochondrial haplotypes in Amerindian populations. *Am. J. Hum. Gen.* 54:27-33.
- BAKER PA, SELTZER GO, FRITZ SC, DUNBAR RB, GROVE MJ, TAPIA PM, CROSS SL, ROWEE HD, BRODA JP (2001) The history of South American tropical precipitation for the past 25,000 years. *Science* 291:640-643.
- BEALS KM (1972) Head form and climatic stress. *Am. J. Phys. Anthropol.* 37:85-92.
- BEALS KM, SMITH CL, DODD SM (1983) Climate and the evolution of brachycephalization. *Am. J. Phys. Anthropol.* 62:425-37.
- BERCOVICH PG, IRISARRI LF (1998) Geografía general de la Patagonia. Situación ambiental. En: GODOY MANRÍQUEZ CJ (ed.): *El gran libro de la Patagonia Argentina*. Planeta Argentina, Buenos Aires. Pags. 225-404.
- BERMÚDEZ DE CASTRO JM (2002) *El Chico de la Gran Dolina : en los orígenes de lo humano*. Crítica, Barcelona.
- BERRY AC, BERRY RJ (1967) Epigenetic variation in the human cranium. *J. Anat.* 101:361-379.
- BIANCHI NO, BAILLIET G, BRAVI CM, CARNESE RF, ROTHHAMMER F, MARTÍNEZ-MARIGNAC VL, PENA S (1997) Origin of Amerindian Y-chromosomes as inferred by the analysis of six polymorphic markers. *Am. J. Phys. Anthropol.* 102:79-89.

- BIANCHI NO, CATANESI CI, BAILLIET G, MARTÍNEZ-MARIGNAC VL, BRAVI CM, VIDAL-RIOJA LB, HERRERA RJ, LÓPEZ-CAMELO S (1998) Characterization of ancestral and derived Y-chromosome haplotypes of New World native populations. *Am. J. Hum. Gen.* 63:1862-1871.
- BIRD J (1938) Antiquity and migrations of the early inhabitants of Patagonia. *Geog. Rev.* 28:270-275.
- BIRD J (1946a) The Alacaluf. En: STEWARD J (ed.) *Handbook of South American Indians*. Pags. 55-79.
- BIRD J (1946b) The archaeology of Patagonia. En: STEWARD J (ed.) *Handbook of South American Indians*. Pags. 17-24.
- BLUMENBACH JF (1776) Section II (On the Natural Variety of Mankind). En: COUNT EW (ed.) *This is Race*. Henry Schuman, New York. Pags. 25-39.
- BOAS F (1912) Changes in the Bodily Form of Descendants of Immigrants. *Am. Anthropol.* 14:530-562.
- BOGIN B (1988) *Patterns of human growth*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BONATTO SL, SALZANO FM (1997a) Diversity and age of the four major mtDNA haplogroups and their implications for the peopling of the New World. *Am. J. Hum. Gen.* 61:1413-1423.
- BONATTO SL, SALZANO FM (1997b) A single and early migration for the peopling of the Americas supported by mitochondrial DNA sequence data. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94:1866-1871.
- BOOKSTEIN FL (1991) *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BÓRMIDA M (1954) Los antiguos Patagones. Estudio de craneología. *Runa* 6:5-96.
- BORRERO LA (1979) Problemas geomorfológicos y cronológicos relacionados con materiales arqueológicos atribuidos a las industrias Solanense y Oliviense. *Sapiens* 4:117-121.
- BORRERO LA (1987) Replanteo de la Arqueología Patagónica. *Interciencia* 14:127-135.
- BORRERO LA (1990a) Evolución cultural divergente en la Patagonia Austral. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 19:133-140.
- BORRERO LA (1990b) Fuego-Patagonian bone assemblages and the problem of communal guanaco hunting. En: DAVIS LB, REEVES BOK (eds.) *Hunters of the recent past*. Unwin Hyman, Londres. Pags. 373-399.
- BORRERO LA (1995) Arqueología de la Patagonia. *Palimpsesto* 4:9-69.
- BORRERO LA (1997a) La extinción de la megafauna en la Patagonia. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 25:89-102.
- BORRERO LA (1997b) The origins of ethnographic subsistence patterns in Fuego-Patagonia. En: MCEWAN C, BORRERO LA, PRIETO A (eds.) *Patagonia. Natural history, prehistory, and ethnography at the uttermost end of the earth*. British Museum Press, Londres. Pags. 60-81.
- BORRERO LA (2001) *El poblamiento de la Patagonia. Toldos, milodones, volcanes*. Emecé, Buenos Aires.
- BORRERO LA, MCEWAN C (1997) The peopling of Patagonia. The first human occupation. En: MCEWAN C, BORRERO LA, PRIETO A (eds.) *Patagonia. Natural history, prehistory,*

- and ethnography at the uttermost end of the earth.* British Museum Press, Londres. Pags. 32-45.
- BORTOLINI MC, SALZANO FM, ZAGO MA, SILVA WA JR, WEIMER TA (1997) Genetic variability in two Brazilian ethnic groups: a comparison of mitochondrial and protein data. *Am. J. Phys. Anthropol.* 103:147-156.
- BOUGAINVILLE LA (1771) *Voyage autour du monde, par la frégate du roi La Boudeuse, et la flûte L'étoile en 1766, 1767, 1768, et 1769.* París.
- BOWCOCK AM, KIDD JR, MOUNTAIN JL, HEBERT JM, CAROTENUTO L, KIDD KK, CAVALLI-SFORZA LL (1991) Drift, admixture, and selection in human evolution: a study with DNA polymorphisms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88:839-43.
- BRADLEY RS (1999) *Paleoclimatology: Reconstructing Climates of the Quaternary.* Academic Press, San Diego.
- BRIDGES EL (1978) *El último confín de la Tierra.* Marymar, Buenos Aires.
- BROWN MD, HOSSEINI SH, TORRONI AM, BANDELT HJ, ALLEN JC, SCHURR TG, SCOZZARI R, CRUCIANI F, WALLACE DC (1998) mtDNA haplogroup X: an ancient link between Europe/Western Asia and North America? *Am. J. Hum. Gen.* 63:1852-1861.
- BUIKSTRA JE (1973) Epigentic distance: a study of biological variability in the Lower Illinois River region. En: *IX International Congress of Anthropological and Ethnological Sciences.* Pags. 272-299.
- BUIKSTRA JE, UBELAKER DH (1994) Standards for data collection from human skeletal remains. *Arkansas Archaeol. Surv. Res. Ser.* 44.
- BUIKSTRA JE, FRANKENBERG SR, KONIGSBERG LW (1990) Skeletal biological distance studies in American Physical Anthropology: recent trends. *Am. J. Phys. Anthropol.* 82:1-7.
- CALLEGARI-JACQUES SM, SALZANO FM, CONSTANS J, MAURIERES P (1993) Gm haplotypes distribution in Amerindians: relationship with geography and language. *Am. J. Phys. Anthropol.* 90:427-444.
- CAMPBELL L (1988) Review of "Language in the Americas" by J.H. Greenberg. *Language* 64:591-615.
- CANALS FRAU S (1950) *Prehistoria de América.* Ed. Sudamericana, Buenos Aires.
- CARATINI AL, INGOLD L, CROGNIER E, CARNESE RF (1996) Demografía genética de la población mapuche de Villa Obrera, General Roca, provincia de Río Negro. *Rev. Arg. Antrop. Biol.* 1:57-68.
- CARNESE FR (1995) Genetic markers in the aboriginal populations of Argentina. *Brazilian Journal of Genetics* 18:651-656.
- CARNESE FR, GOICOECHEA AS, REY JA, NIBORSKI RC, KOHAN AI, ARRAYAGO A (1993) Grupos sanguíneos en una población mapuche de Blancura Centro, provincia de Río Negro, Argentina. *Bol. Soc. Esp. Ant. Biol.* 14:31-42.
- CARNESE FR, CARATINI A, GOICOECHEA AS (1996) Demography and blood genetics of Argentinian Mapuche Indians. *Int. J. Anthropol.* 11:31-40.
- CARTMILL M (1999) The status of the race concept in Physical Anthropology. *Am. Anthropol.* 100:651-660.

- CASAMIQUELA RM (1964) *Estudio del nguillatún y la religión araucana*. Cuadernos del Sur, Inst. Hum. Univ. Nac. Sur, Bahía Blanca.
- CASAMIQUELA RM (1965) *Rectificaciones y ratificaciones. Hacia una interpretación definitiva del panorama etnológico de la Patagonia y área septentrional adyacente*. Cuadernos del Sur, Inst. Hum. Univ. Nac. Sur, Bahía Blanca.
- CASAMIQUELA RM (1970) La realidad arqueológica de la Patagonia Austral a la luz del panorama etnohistórico. *Rel. Soc. Arg. Antrop.* 5:105-115.
- CASAMIQUELA RM (1983) La significación del guanaco (*Lama guanicoe*) en el ámbito pampeano-patagónico. Aspectos corológicos, ecológicos, cronológicos y etnográficos. *Mundo Ameghiniano, Viedma.* 4.
- CASAMIQUELA RM (1985) *Bosquejo de una etnología de la provincia de Río Negro*. Ministerio de Educación y Cultura de la Provincia de Río Negro, Fundación Ameghino, Viedma.
- CASAMIQUELA RM (1990) Los pueblos indígenas de la Patagonia. *Ciencia Hoy* 2:18-28.
- CASAS B DE LAS (1875) *Historia de las Indias*. Madrid.
- CASTRO DE AGUILAR A, MORENO E (1988) Nuevos sitios arqueológicos en la costa norte de Santa Cruz. En: *Actas IX Cong. Nac. Arq. Arg.* Buenos Aires, Argentina. Pag. 118.
- CAVALLI-SFORZA LL, BODMER WF (1971) *The genetics of human populations*. WH Freeman, San Francisco.
- CAVALLI-SFORZA LL, PIAZZA A, MENOZZI P (1994) *History and geography of Genes*. Princeton University Press, Princeton.
- CHAPMAN A (1982) *Drama and Power in a Hunting Society: The Selknam of Tierra del Fuego*. Cambridge University Press, Cambridge.
- CHAPMAN A (1987) *La Isla de los Estados en la Prehistoria*. EUDEBA, Buenos Aires.
- CHERNOFF B, MAGWENE P (1999) Morphological integration: forty years later. En: OLSON EC, MILLER RL (eds.) *Morphological Integration*. Univ. of Chicago Press, Chicago. Pags. 319-353.
- CHEVERUD JM (1988) A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution.* 42:958-968.
- CHEVERUD JM (1995) Morphological integration in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) cranium. *Am. Nat.* 145:63-89.
- CHEVERUD JM (1996a) Quantitative genetic analysis of cranial morphology in the cotton-top (*Saguinus oedipus*) and saddle-back (*S. fuscicollis*) tamarins. *J. Evol. Biol.* 9:5-42.
- CHEVERUD JM (1996b) Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *Amer. Zool.* 36:44-50.
- CHEVERUD JM, BUIKSTRA JE (1978) A study of intragroup biological change induced by social group fission in *Macaca mulatta* using discrete cranial traits. *Am. J. Phys. Anthropol.* 48:41-46.
- CHEVERUD JM, BUIKSTRA JE (1981a) Quantitative genetics of skeletal nonmetric traits in the rhesus macaques of Cayo Santiago. I. Single trait heritabilities. *Am. J. Phys. Anthropol.* 54:43-49.
- CHEVERUD JM, BUIKSTRA JE (1981b) Quantitative genetics of skeletal nonmetric traits in the rhesus macaques of Cayo Santiago. II. Phenotypic, genetic, and environmental correlations between traits. *Am. J. Phys. Anthropol.* 54:51-58.

- CHEVERUD JM, BUIKSTRA JE (1982) Quantitative genetics of skeletal nonmetric traits in the rhesus macaques of Cayo Santiago. III. Relative heritability of skeletal nonmetric and metric traits. *Am. J. Phys. Anthropol.* 59:151-155.
- CLAPPERTON CM (1992) La última glaciación y deglaciación en el estrecho de Magallanes: implicaciones para el poblamiento de Tierra del Fuego. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 21:113-128.
- COCILOVO JA (1975) Estudio de dos factores que influyen en la morfología craneana en una colección patagónica: el sexo y la deformación artificial. *Rev. Inst. Antrop. Univ. Nac. Tucumán, Fac. Fil. y Letras.* 3:197-212.
- COCILOVO JA, MARCELLINO AJ (1973) Hacia una moderna taxonomía aborigen: el análisis estadístico en un espacio multidimensional. *Notas de Antropología Biológica, Serie Científica* 10:1-5.
- COCILOVO JA, DI RIENZO JA (1984) Un modelo biológico para el estudio del poblamiento prehispánico del territorio argentino. Correlación fenético-espacial. *Rel. Soc. Arg. Antrop.* 16:119-135.
- COCILOVO JA, GUICHÓN R (1985) Propuesta para el estudio de las poblaciones aborígenes del extremo austral de la Patagonia. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Soc.* 16:111-123.
- COCILOVO JA, GUICHÓN R (1994) La deformación craneana pseudocircular en el grupo prehistórico de Laguna del Juncal. *Antropología Biológica* 2:13-27.
- COMAS J (1967) El polimorfismo racial y sus implicaciones sociales. *Ans. Antrop.* 4:49-94.
- CONSTANTINESCU F (1999) Evidencias bioantropológicas para modos de vida cazador recolector terrestre y marítimo en los restos óseos humanos de Tierra del Fuego. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 26:137-174.
- COOK J (1768-1779) *Los Tres Viajes alrededor del Mundo*. Olañeta [1982], Palma de Mallorca.
- COOPER JM (1946a) The southern hunters: an introduction. En: STEWARD J (ed.) *Handbook of South American Indians*. Pags. 13-16.
- COOPER JM (1946b) The Patagonian and Pampean Hunters. En: STEWARD J (ed.) *Handbook of South American Indians*. Pags. 127-
- COOPER JM (1946c) The Ona. En: STEWARD J (ed.) *Handbook of South American Indians*. Pags. 107-126.
- COOPER JM (1946d) The Yaghan. En: STEWARD J (ed.) *Handbook of South American Indians*. Pags. 81-106.
- COSSEDDU GG, FLORIS G, VONA G (1979) Sex and side differences in the minor non-metrical cranial variants. *J. Hum. Evol.* 8:685-692.
- CRAWFORD MA (1998) *The origins of Native Americans. Evidence from Anthropological Genetics*. Cambridge University Press, New York.
- CRAWFORD MH, DUGGIRALA R (1992) Digital dermatoglyphic patterns of Eskimo and Amerindian populations: relationships between geographic, dermatoglyphic, genetic and linguistic distances. *Hum. Biol.* 64:683-704.
- CROGNIER E, ELIZONDO SM, CARATINI AL, ZUBIETA NI, NIBORSKI R, CARNESE RF (1996) Los comportamientos reproductivos de la población mapuche de la provincia de Río Negro. *Rev. Arg. Antrop. Biol.* 1:86-97.
- CUNNINGHAM RO (1871) *Notes on the natural history from the Strait of Magellan*. Edimburgo.

- DAHINTEN S (1996) Craneología funcional en poblaciones aborígenes extinguidas de la Patagonia Continental. *Informe de la Carrera del Investigador (CONICET)* 1:3-21.
- DAHINTEN SL, PUCCIARELLI HM (1986) Variations in sexual dimorphism in the skulls of rats subjected to malnutrition, castration, and treatment with gonadal hormones. *Am. J. Phys. Anthropol.* 71:63-67.
- DAHINTEN SL, PUCCIARELLI HM, MORENO FR (1988) Effect of gonadal activity on the cranial dimorphism of the rat. *Acta Anat. (Basel)* 132:324-326.
- DAHINTEN S, MUÑE MC, ZANINI M, PUCCIARELLI HM (1999) ¿Quiénes son los amerindios? Las poblaciones Centro y Sud Patagónicas y su relación con asiáticos, europeos y africanos. En: *Actas IV Jornadas Nacionales de Antropología Biológica. Jujuy, Argentina*. Pag. 19.
- DARWIN C (1854) *Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries Visited during the Voyage of H.M.S. Beagle Round the World*. Londres.
- DA SILVA WA, BORTOLINI MC, MEYER D, SALZANO FM, ELION J, KRISHNAMOORTY R, SCHNEIDER MPC, CASTRO DE GUERRA D, LAYRISSE Z, MENDEZ CASTELLAN H, AZEVEDO WEIMER T, ZAGO MA (1999) Genetic diversity of two african and sixteen South American populations determined on the basis of six hypervariable loci. *Am. J. Phys. Anthropol.* 109:425-437.
- DEKA R, SHRIVER MD, YU LM, FERREL RE, CHAKRABORTY R (1995) Intra and inter-populational diversity at short tandem repeat loci in diverse populations of the world. *Electrophoresis* 16:1659-1664.
- DE STEFANO GF, MACCHIARELLI R (1979) Traits discontinus dans un echantillon de cranes d`habitants de la Terre de Feu. *L'Anthropologie* 83:105-108.
- DE STEFANO GF, MACCHIARELLI R (1980) Caratteri metrici e non metrici in crani di Fueguini. *Rivista di Antropologia* 61:139-148.
- DEMARCHI DA, PANZETTA-DUTARI GM, COLANTONIO SE, MARCELLINO AJ (2001) Mitochondrial DNA haplogroups in Amerindian populations from the Gran Chaco. *Am. J. Phys. Anthropol.* 115:199-203.
- DEVOR EJ (1987) Transmission of human craniofacial dimensions. *J. Craniofacial Genet. Dev. Biol.* 7:95-106.
- DEVOR EJ, MCGUE M, CRAWFORD MH, LIN PM (1986) Trnasmissible and nontransmissible components of anthropometric variation in the Alexanderwohl Mennonites: II Resolution by Path Analysis. *Am. J. Phys. Anthropol.* 69:83-92.
- DILLEHAY TD (1976) Observaciones y consideraciones sobre la Prehistoria y la temprana época histórica de la región centro-sur de Chile. En: *Estudios antropológicos sobre los mapuches de Chile sur-central*. Universidad Católica de Temuco. Temuco, Chile.
- DILLEHAY TD (1999) The late pleistocene cultures of South America. *Evol. Anthropol.* 7:206-216.
- DILLEHAY TD (2000). *The Settlement of The Americas*. Basic Books, New York.
- DILLEHAY TD, COLLINS MB (1988) Early cultural evicence from Monte Verde in Chile. *Nature* 332:150-152.
- DIXON EJ (2001) Human colonization of the Americas: timing, technology and process. *Quat. Sc. Rev.* 20:277-299.
- D'ORBIGNY A (1839) *El Hombre Americano*. Futuro [1944], Buenos Aires.

- DRYDEN IL, MARDIA KV (1998) *Statistical shape analysis*. John Wiley & Sons, Chichester.
- DUCROS J (1980) Contribution a l'Anthropologie des Alakaluf à partir des données inédites de Louis Robin et José Emperaire. *Rel. Soc. Americanistes, Paris* 67:407-420.
- DUVIOLS JP (1997) The Patagonian Giants. En: MC EWAN C, BORRERO LA, PRIETO A (eds.) *Patagonia. Natural History, Prehistory and Ethnography at the Uttermost End of the Earth*. British Museum Press, Londres.
- EMPERAIRE J (1963) *Los nómades del Mar*. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago de Chile.
- EMPERAIRE J (1988) Paisajes y hombres prehistóricos de la Patagonia. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 18:79-94.
- ESHLEMAN JA, MALHI RS, GLENN SMITH D (2003) Mitochondrial DNA studies of Native Americans: conceptions and misconceptions of the population prehistory of the Americas. *Evol. Anthropol.* 12:7-18.
- EXCOFFIER L, SCHNEIDER S (1999) Why hunter-gatherer populations do not show signs of Pleistocene demographic expansions. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96:10597-10602.
- FAGUNDES NJR, BONATTO SL, CALLEGARI-JACQUES SM, SALZANO FM (2002) Genetic, geographic, and linguistic variation among South American Indians: possible sex influence. *Am. J. Phys. Anthropol.* 117:68-78.
- FALCONER DS (1985) *Introduction to quantitative genetics*. Longman, Londres.
- FALKNER I (1750) *Descripción de la Patagonia*. Biblioteca Centenaria [1911], La Plata.
- FERNÁNDEZ DE OVIEDO G (1535) *Historia General y Natural de las Indias, Islas y Tierra Firme del Mar Océano*. Sevilla-Salamanca.
- FERNÁNDEZ J, PANNARELLO HO (1991) Isótopos estables del carbono y paleodieta. *Shincal* 3: 149-161.
- FORSTER P, HARDING R, TORRONI A, Y BANDELT HJ (1996) Origin and evolution of Native American mtDNA variation: a reappraisal. *Am. J. Hum. Genet.* 59:935-945.
- FRANCISCUS RG, LONG JC (1991) Variation in human nasal height and breadth. *Am. J. Phys. Anthropol.* 85:419-27.
- FREZIER A (1712-1714) *Relación del viaje por el Mar del Sur*. Londres.
- GARCÍA-BOUR J, PÉREZ-PÉREZ A, PRATS E, TURBÓN D. (1998) Secuencias de mtDNA de Aborígenes de Tierra del Fuego-Patagonia y el origen de los Fueguinos. *Ans. Inst. Pat.* 26: 69-75.
- GARCÍA-MORO C (1992) Reconstrucción del proceso de extinción de los Selknam a través de los libros misionales. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 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 dynamics in extreme environments. *Am. J. Phys. Anthropol.* 9:699-708.
- GOEBEL T, WATERS MR, DIKOVA M (2003) The archaeology of Ushki Lake, Kamchatka, and the Pleistocene peopling of the Americas. *Science* 301:501-505.
- GOICOECHEA AS, CARNESE RF, DEJEAN C, AVENA SA, WEIMER TA, FRANCO MHLF, CALLEGARI-JACQUES SM, ESTALOTE AC, SIMOES MLMS, PALATNIK M, SALZANO FM (2001) Genetic relationships between Amerindian populations of Argentina. *Am. J. Phys. Anthropol.* 115:133-145.

- GOMARA FL DE (1554) *Historia General de las Indias*. Amberes.
- GÓMEZ OTERO J (1991) Discusión sobre el límite occidental del territorio de los proto-tehuelches y tehuelches meridionales en el extremo sur de la Patagonia (cuena del Río Gallegos). *Waxen* 6:5-22.
- GÓMEZ OTERO J (1995) Bases para una arqueología de la costa patagónica central (entre el Golfo San José y Cabo Blanco). *Arqueología* 5:61-103.
- GÓMEZ OTERO J, DAHINTEN S (1998) Costumbres funerarias y esqueletos humanos: variabilidad y poblamiento en la costa nordeste de la provincia del Chubut (Patagonia Argentina). *Rel .Soc. Arg. Antrop.* 21.
- GÓMEZ OTERO J, LANATA JL, PRIETO A (1998) Arqueología de la costa patagónica. *Revista de Arqueología Americana* 15:107-185.
- GÓMEZ OTERO J, BELARDI JB, TYKOT R, GRAMMER S (2000) Dieta y poblaciones humanas en la costa norte del Chubut (Patagonia Argentina). En: *Desde el país de los gigantes. Perspectivas arqueológicas en Patagonia*.
- GONZÁLEZ-JOSÉ R (1998) *Caracterización de las poblaciones extintas de cazadores-recolectores de la Patagonia a partir del estudio de Rasgos No-Métricos*. Seminario de Licenciatura. Facultad de Ciencias Naturales (Sede Puerto Madryn). Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Puerto Madryn.
- GONZÁLEZ-JOSÉ R, HERNANDEZ M (2003) El tamaño y la forma del cráneo en relación a la variación epigenética: relevamiento en colecciones nativas de Argentina. En: ALUJA MP, MALGOSA A, NOGUÉS R (eds.) *Antropología y Biodiversidad*. Edicions Bellaterra, Bellaterra. Pags. 220-228.
- GONZÁLEZ-JOSÉ R, ZAVATTI J, DAHINTEN SL (1999a) Influencia de los factores sexo, edad y deformación artificial sobre la variación discontinua en cazadores recolectores del Noreste de la Patagonia. *Rev. Arg. Antrop. Biol.* 2:201-210.
- GONZÁLEZ-JOSÉ R, ZAVATTI J, DAHINTEN SL (1999b) Divergencia biológica entre cazadores-recolectores de la Patagonia argentina. *Rev. Esp. Antrop. Biol.* 20:25-40.
- GONZÁLEZ-JOSÉ R, DAHINTEN S, LUIS M, HERNÁNDEZ M, PUCCIARELLI HM (2001a) Craniometric variation and peopling of the Americas: R matrix analysis and matrix permutation. *Am. J. Phys. Anthropol.* 114:71.
- GONZÁLEZ-JOSÉ R, DAHINTEN S, LUIS M, HERNÁNDEZ M, PUCCIARELLI HM (2001b) Craniometric variation and the settlement of the Americas: testing hypotheses by means of R matrix and matrix permutation tests. *Am. J. Phys. Anthropol.* 116:154-166.
- GONZÁLEZ-JOSÉ R, DAHINTEN S, HERNÁNDEZ M (2001c) The settlement of Patagonia: a matrix correlation study. *Hum. Biol.* 73:233-248.
- GONZÁLEZ-JOSÉ R, GARCÍA-MORO C, DAHINTEN S, HERNÁNDEZ M (2002) The origin of the Fuegian Patagonians: an approach to population history and population structure using R matrix and matrix permutation methods. *Am. J. Hum. Biol.* 14:308-320.
- GONZÁLEZ-JOSÉ R, VAN DER MOLEN S, GONZÁLEZ-PÉREZ E, HERNÁNDEZ M (2003a) Patterns of Phenotypic Covariation and Correlation in Modern Humans as Viewed from Morphological Integration. *Am. J. Phys. Anthropol.* (En Prensa).
- GONZÁLEZ-JOSÉ R, GONZÁLEZ-MARTÍN A, HERNÁNDEZ M, PUCCIARELLI HM, SARDI M, ROSALES A, VAN DER MOLEN S (2003b) Craniometric evidence for Palaeoamerican survival in Baja California. *Nature*. 425:62-65.

- GONZÁLEZ-JOSÉ R, RAMÍREZ ROZZI F, SARDI M, PUCCIARELLI HM, HERNÁNDEZ M (2003c) A test for selection on craniofacial functional components. (En Preparación).
- GOODALL CR (1991) Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *J. R. Stat. Soc. B.* 53:285-339.
- GOULD SJ (1979) On the importance of heterochrony for evolutionary biology. *Syst. Zool.* 28:224-226.
- GREEN RF, SUCHEY M, GOKHALE DV (1979) The statistical treatment of correlated bilateral traits in the analysis of cranial material. *Am. J. Phys. Anthropol.* 50:629-634.
- GREENBERG JH, TURNER II CG, ZEGURA SL (1986) The settlement of the Americas: a comparison of the linguistic, dental and genetic evidence. *Curr. Anthropol.* 27:477-495.
- GRISMER L (2000) Evolutionary biogeography on Mexico's Baja California peninsula: a synthesis of molecules and historical geology. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97:14017-14018.
- GRUHN R (1988) Linguistic evidence in support of the coastal route of earliest entry in the New World. *Man* 23:77-100.
- GRUHN R (1994) The Pacific Coast Route of Initial Entry: An Overview. En: BONNICHSEN R, STEELE DG (eds.) *Method and Theory for Investigating the Peopling of the Americas*. Center for the Study of the First Americans, Corvallis. Pags. 249-264.
- GRÜNEBERG H (1952) Genetical studies on the skeleton of the mouse XV. Relations between major and minor variants. *J. Genetics* 53:515-535.
- GUGLIELMINO-MATESSI CR, GLUCKMAN P, CAVALLI-SFORZA LL (1979) Climate and evolution of skull metrics in man. *Am. J. Phys. Anthropol.* 50:549-564.
- GUICHÓN RA (1995) Vías de análisis, problemas y discusiones en la antropología biológica actual de Tierra del Fuego. *Rel. Soc. Arg. Antrop.* 20:239-256.
- GUICHÓN RA, SANTANI ARAUJO E (1987) Restos óseos humanos de Isla Englefield, Magallanes, Chile. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Soc.* 17:2113-2117.
- GUICHÓN RA, MARTÍ I, ASPILLAGA A, COCILOVO JA, ROTHHAMMER F (1989) Contribución al conocimiento de las relaciones biológicas entre las poblaciones aborígenes de Patagonia Austral y Tierra del Fuego. *Runa* 19:27-39.
- GUICHÓN RA, VARELA HH, COCILOVO JA (1991) Variación somatométrica en las poblaciones aborígenes de Tierra del Fuego. *Simp. Biol. Hum. Arqueol. X Cong. Nac. Arqueol. Arg.* 2:162-173.
- GUICHÓN RA, SHIENDER G, MARINGOLO C, VALENCIO S (1997) Utilización de recursos marítimos y continentales en Patagonia Meridional. Estudio de isótopos estables. En: *Actas III Jor. Ant. Biol. Rep. Arg.* Rosario, Argentina.
- GUSINDE M (1937) *Die Feuerland Indianer*. Verlag St.Gabriel. Mödling, Viena.
- GUSINDE M (1979) *Expedición a Tierra del Fuego*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- HABERLE S (1997) Late Quaternary vegetation and climate history of the Amazon Basin: correlating marine and terrestrial pollen records. *Proc. Ocean. Drilling Program, Scientific Results* 155: 381-396.
- HALL BK (1987) Tissue interactions in the development and evolution of the vertebrate head. En: MADERSON PFA (ed.) *Development and evolutionary aspects of the neural crest*. Wiley-Interscience, New York. Pags. 215-259.

- HAMMEL HT (1960) Response to cold by the alacaluf indians (a first report on a 1959 expedition). *Curr. Anthropol.* 1:146.
- HANKEN J, THOROGOOD P (1993) Evolution and development of the vertebrate skull: the role of pattern formation. *Trends. Ecol. Evol.* 8:9-15.
- HARPENDING HC, JENKINS T (1973) Genetic distance among Southern African populations. En: CRAWFORD MH, WORKMAN PL (eds.) *Methods and Theories of Anthropological Genetics*. University of New Mexico Press, Albuquerque. Pags. 177-199.
- HARPENDING HC, WARD RH (1982) Chemical systematics and human populations. En: NITECKI M (ed.): *Biochemical aspects of evolutionary biology. Genetic structure of small populations*. University of Chicago Press, Chicago. Pags. 213-261.
- HARPENDING HC, BATZER MA, GURVEN M, JORDE LB, ROGERS AR, SHERRY ST (1998) Genetic traces of ancient demography. *Proc Natl Acad Sci USA* 95:1961-1967.
- HAUSER G, DE STEFANO GF (1989) *Epigenetic variants of the human skull*. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung (Nagele u. Obermiller), Stuttgart.
- HERNÁNDEZ I (1992) *Los indios de Argentina*. F. Mapfre, Buenos Aires.
- HERNÁNDEZ M (1992) Morfología craneal de las etnias de la Tierra del Fuego: diferencias sexuales e intergrupales. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 21:81-98.
- HERNÁNDEZ M (2001) *Proyecto Docente de Biología Humana*. Facultad de Biología, Universitat de Barcelona, Barcelona.
- HERNANDEZ M, LALUEZA C, GARCÍA-MORO C (1997a) Fuegian cranial morphology: the adaptation to a cold, harsh environment. *Am. J. Phys. Anthropol.* 103:103-117.
- HERNANDEZ M, GARCÍA-MORO C, LALUEZA C (1997b) Antropometría del esqueleto postcranial de los Aonikenk. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 25:35-44.
- HERNANDEZ M, GARCÍA-MORO C, LALUEZA C (1998) Stature estimation in extinct Aonikenk and the myth of Patagonian gigantism. *Am. J. Phys. Anthropol.* 105:545-551.
- HERRERA A (1728-1730) *Historia General de las Indias Occidentales*. Madrid.
- HOFFecker JF, POWERS WR, GOEBEL T (1993) The colonization of Beringia and the peopling of the New World. *Science* 259:46-53.
- HOPKINS DM (1982) Aspects of paleogeography of Beringia during the late Plesitocene. En: HOPKINS DM, MATTHEWS JV, SCHWEGER CE, YOUNG SB (eds.) *Paleoecology of Beringia*. Academic Press, New York. Pags. 3-28.
- HOWELLS WW (1973) *Cranial Variation in Man. Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology*. Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- HOWELLS WW (1989) *Skull shapes and the map. Papers of the Peabody Museum*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- HRDLÍČKA A (1925) The origin and antiquity of the American Indian. En: *Ann. Rep. Smith. Inst. for 1923*. Washington. Pags. 481-494.
- HUMBOLDT A (1810) *Vues des cordillères et monuments des peuples indigènes de l'Amerique*. París.
- HUMBOLDT A (1822-27) *Personal narrative of travels to the equinoctial regions of the new continent during the years 1799-1804*. Londres.
- HYADES P, DENIKER J (1891) *Mission Scientifique du Cap Horn [1882-1883]*. Paris.

- IMBELLONI J (1933) Los pueblos deformadores de los Andes. La deformación intencional de la cabeza como arte y como elemento diagnóstico de las culturas. *Ans. Museo.Nac. Hist. Nat. Bs. As.* 27.
- IMBELLONI J (1938) Tabla clasificatoria de los indios. Regiones biológicas y grupos raciales humanos de América. *Physis* 12:229-249.
- IMBELLONI J (1949) Los Patagones. Características corporales y psicológicas de una población que agoniza. *Runa* 2:5-58.
- ISHIDA H, DODO Y (1993) Nonmetric cranial variation and the populational affinities of the Pacific peoples. *Am. J. Phys. Anthropol.* 90:49-57.
- ISHIDA H, DODO Y (1997) Cranial variation in prehistoric human skeletal remains from the Marianas. *Am. J. Phys. Anthropol.* 104:399-410.
- JOSEPHANS HW, FEDJE DW, PIENITZ R, SOUTHERN J (1997). Early humans and rapidly changing Holocene sea levels in the Queen Charlotte Islands-Hecate Strait, British Columbia, Canada. *Science* 277:71-74.
- KAMMINGA J, WRIGHT RVS (1988) The Upper Cave at Zhoukoudian and the origins of the Mongoloid. *J.Hum. Evol.* 17:739-767.
- KARAFET TM, ZEGURA SL, VUTURO-BRADY J, POSUKH O, OSIPOVA L, WIEBE V, ROMERO F, LONG JC, HARIHARA S, JING F, DASHNYAM B, GERELSAIKHAN T, OMOTO K, HAMMER MF (1997) Y-chromosome markers and trans-Bering strait dispersals. *Am. J. Phys. Anthropol.* 102:301-314.
- KARAFET TM, ZEGURA SL, POSUKH O, OSIPOVA L, BERGEN A, LONG JC, GOLDMAN D, KLITZ W, HARIHARA S, DE KNIJFF P, WIEBE V, GRIFFITHS RC, TEMPLETON AR, HAMMER MF (1999) Ancestral asian source(s) of New World Y-chromosome founder haplotypes. *Am. J. Hum. Gen.* 64:817-831.
- KAUFMAN L, CARNESE FR, GOICOECHEA A, DEJEAN A, SALZANO F, HUTZ M (1998) Beta-globin gene cluster haplotypes in the Mapuche Indians of Argentina. *Gen. Mol. Biol.* 21:435-437.
- KELLY R, TODD T (1989) Coming into the Country: Early Paleoindian hunting and mobility. *Am. Antiq.* 53:231-244.
- KEMALOGU YK, KOBAYASHI T, NAKAJIMA T (2000) Associations between the Eustachian tube and craniofacial skeleton. *Int. J. Pediatr. Otorhinolaryngol.* 53:195-205.
- KEYEUX G, RODAS C, GELVEZ N, CARTER D (2002) Possible migration routes into South America deduced from mitochondrial DNA studies in Colombian amerindian populations. *Hum. Biol.* 74:211-233.
- KING PP, FITZ ROY R (1839) *Narrative of the surveying voyages of his Majesty's ships Adventure and Beagle. Proceedings of the first expedition, 1826-30.* Londres.
- KLAUW CJ VAN DER (1948) Size and position of the functional components of the skull. *Arch. Neerl. Zool.* 9:1-559.
- KOLMAN CJ, SAMBUUGHIN N, BERMINGHAM E (1996) Mitochondrial DNA analysis of mongolian populations and implications for the origin of New World founders. *Genetics* 142:1321-1334.
- KONIGSBERG LW (1990) Analysis of prehistoric biological variation under a model of isolation by geographic and temporal distance. *Hum. Biol.* 62:49-70.
- KONIGSBERG LW (1997) Comments on matrix permutation tests in the evaluation of competing models for modern human origins. *J. Hum. Evol.* 32:479-488.

- KONIGSBERG LW (2000) Quantitative variation and genetics. En: STINSON S, BOGIN B, HUSS-ASHMORE R, O'ROURKE D (eds.) *Human Biology. An evolutionary and biocultural perspective*. Wiley Liss, New York. Pags. 135-162.
- KONIGSBERG LW, BLANGERO J (1993) Multivariate quantitative genetic simulations in anthropology with an example from the South Pacific. *Hum. Biol.* 65:897-915.
- KONIGSBERG LW, OUSLEY SD (1995) Multivariate quantitative genetics of anthropometric traits from the Boas data. *Hum. Biol.* 67:481-498.
- KONIGSBERG LW, KOHN LPA, CHEVERUD JM (1993) Cranial deformation and nonmetric trait variation. *Am. J. Phys. Anthropol.* 90:35-48.
- KOREY K (1980) The incidence of bilateral nonmetric skeletal traits: a reanalysis of sampling procedures. *Am. J. Phys. Anthropol.* 53:19-23.
- LAHR MM (1995) Patterns of modern human diversification: implications for Amerindian origins. *Yearb. Phys. Anthropol.* 38:163-198.
- LAHR MM (1996) *The Evolution of modern human diversity : a study of cranial variation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- LAHR MM, FOLEY R (1998) Towards a theory of modern human origins: geography, demography, and diversity in recent human evolution. *Yearb. Phys. Anthropol.* 41:137-176.
- 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 (1995) *Recuperación de DNA mitocondrial y caracterización de variabilidad en poblaciones antiguas*. Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona, Barcelona.
- LALUEZA C (2003) *El Color sota la pell*. Rubes, Fundació Catalana per a la Recerca, Barcelona.
- LALUEZA C, HERNANDEZ M, GARCÍA-MORO C (1996) Craniometric analysis in groups from Tierra del Fuego/Patagonia and the peopling of the south extreme of the Americas. *Hum. Evol.* 11:217-224.
- LALUEZA C, HERNANDEZ M, GARCÍA-MORO C (1997a) La morfología facial de las poblaciones fueguinas : ¿reflejo de una adaptación al frío ? *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 25:45-58.
- LALUEZA C, PÉREZ-PÉREZ A, PRATS E, CORNUDELLA L, TURBÓN D (1997b) Lack of founding Amerindian mitochondrial DNA lineages in extinct aborigines from Tierra del Fuego-Patagonia. *Hum. Mol. Gen.* 6:41-46.
- LANATA JL (2000) *The world's southernmost foragers. The native diversity of Tierra del Fuego*. (manuscrito)
- LANATA JL, BORRERO LA (1999) The archaeology of hunter-gatherers in South America. Recent history and new directions. En: POLITIS GG, ALBERTI B (eds.) *Archaeology in Latin America*. Routledge, Taylor and Francis Group, Londres y Nueva York. Pags. 76-89.
- LANDE R (1979) Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. *Evolution.* 33:402-416.
- LANDE R (1980) The genetic covariance between characters maintained by pleiotropic mutations. *Genetics.* 94:203-215.
- LARSEN CL (1997) *Bioarchaeology: interpreting behavior from the human skeleton*. Cambridge University Press, Cambridge.

- LEGOUPIL D (1985) Los indios de los archipiélagos de la Patagonia. Un caso de adaptación a un ambiente adverso. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 16:45-52.
- LEGOUPIL D, FONTUGNE M (1997) El poblamiento marítimo en los archipiélagos de Patagonia: núcleos antiguos y dispersión reciente. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 25:75-87.
- LEHMANN-NITSCHKE R (1899) Convivencia del hombre con un gran desdentado y un equino en las cavernas patagónicas. *Rev. Mus. La Plata* 9:455-472.
- LEHMANN-NITSCHKE R (1904) Tipos de cráneos y cráneos de razas. *Rev. Mus. La Plata* 11:159.
- LELL JT, SUKERNIK RI, STARISOVSKAYA YB, SU B, JIN L, SCHURR TG, UNDERHILL P, WALLACE DC (2002) The dual origin and siberian affinities of Native American Y chromosomes. *Am. J. Hum. Gen.* 70:192-206.
- LEWONTIN RC (1972) The apportionment of human diversity. *Evol. Biol.* 6: 381-398.
- LIEBERMAN DE (1995) Testing hypotheses about recent human evolution from skulls. *Curr. Anthropol.* 36:159-197.
- LIEBERMAN DE, ROSS CF, RAVOSA MJ (2000) The primate cranial base: ontogeny, function, and integration. *Yrbk. Phys. Anthropol.* 43: 117-169.
- LIPSCHUTZ A, MOSTNY G, ROBIN L (1946) The bearing of ethnic and genetic conditions on the blood groups of three Fuegian tribes. *Am. J. Phys. Anthropol.* 4:301-321.
- LIPSCHUTZ A, MOSTNY G, HELFRITZ H, JELDES F, LIPSCHUTZ M (1947) Physical characteristics of Fuegians. *Am. J. Phys. Anthropol.* 5:295-322.
- LISTA R (1894) *Una raza que desaparece: los indios Tehuelche*. Buenos Aires.
- LIVSHITS G, SOKAL RR, KOBYLIANSKY E (1991) Genetic affinities of Jewish populations. *Am. J. Hum. Gen.* 49:131-146.
- LLOP E, HARB R, MORENO E, ASPILLAGA EF, ROTHHAMMER F (1995) Genetic composition of the last Yamana indians from South America. *Homo* 45:207-214.
- LLOP E, HARB R, MORENO E, ROTHHAMMER F (2002) Genetic marker variation in coastal populations from Chile. *Homo* 53:170-177.
- LOTHROP SE (1928) *The indians of Tierra del Fuego*. Contributions from the Museum of the American Indian, vol. X, Nueva York.
- LUIS MA, LUSTIG AL, SARDI ML, PONCE PV, PUCCIARELLI HM (1999) Posición de los araucanos en un contexto asiático-europeo II: metodología Howelliana. *Rev. Arg. Antrop. Biol.* 2:187-200.
- LUIS MA, SARDI ML (2000) Comparaciones entre las técnicas craneofuncional y howelliana para explicar una prueba de diferenciación poblacional. *VI Cong. Asoc. Latinoamericano Antrop. Biol.* Pag. 74.
- LYNCH M, WALSH B (1998) *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sinauer Associates, Sunderland.
- MALHI RS, ESHLEMAN JA, GREENBERG JA, WEIS DA, SCHULTZ SHOOK BA, KAESTLE FA, LORENZ JG, KEMP BM, JOHNSON JR, GLENN SMITH D (2002) The structure of diversity within New World mitochondrial DNA haplogroups: implications for the prehistory of North America. *Am. J. Hum. Gen.* 70:905-919.
- MANLY BFJ (1994) *Multivariate statistical methods. A primer*. Chapman and Hall, Londres.

- MANTEL N (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* 27:209-220.
- MANZY G, VIENNA A, HAUSER G (1996) Developmental stress and cranial hypostosis by epigenetic trait occurrence and distribution: an exploratory study on the Italian Neandertals. *J. Hum. Evol.* 30:511-527.
- MARELLI CA (1915) Craneología de las primitivas poblaciones de la Patagonia. *Ans. Museo. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires* 26:31-92.
- MARKS J (1995) *Human biodiversity genes, race, and history*. Aldine de Gruyter, Nueva York.
- 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.
- MARTIN R, SALLER K (1957) *Lehrbuch der Anthropologie: in systematischer Darstellung mit besonderer Berücksichtigung der anthropologischen Methoden*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- MARTINIC M (1982) *La Tierra de los Fuegos*. Municipalidad de Porvenir, Punta Arenas.
- MARTINIC M (1989) El genocidio selknam: nuevos antecedentes. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Soc.* 19:23-28.
- MARTINIC M (1995) *Los Aonikenk. Historia y Cultura*. Ed. Universidad de Magallanes, Punta Arenas.
- MARTINIC M (1999) Dawsonians o Selkkar: otro caso de mestizaje aborigen histórico en Magallanes. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 27:79-88.
- MASSONE M (1989) Los cazadores de Tierra del Fuego. En: HIDALGO JL, SCHIAPPACASSE F, NIEMEYER HF, ALDUNATE C, SOLIMANO I (eds.) *Culturas de Chile, Prehistoria*. Ed. Andrés Bello, Santiago de Chile. Pags. 349-366.
- MASSONE M (1996) Hombre temprano y paleoambiente en la región de Magallanes: evaluación crítica y perspectivas. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 24:82-98.
- MCEWAN C., BORRERO LA, AND PRIETO A. (1997) *Patagonia. Natural History, Prehistory and ethnography at the Uttermost end of the Earth*. British Museum Press, Londres.
- MCCULLOCH RD (1994) *Palaeoenvironmental evidence for the Late Wisconsin/Holocene transition in the Strait of Magellan, southern Patagonia*. Tesis Doctoral. Universidad de Aberdeen, Aberdeen.
- 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 (eds.) *Patagonia. Natural history, prehistory, and ethnography at the uttermost end of the earth*. British Museum Press, Londres. Pags. 12-31.
- MCGRATH JW, CHEVERUD JM, BUIKSTRA JE (1984) Genetic correlations between sides and heritability of asymmetry for nonmetric traits in rhesus macaques on Cayo Santiago. *Am. J. Phys. Anthropol.* 64:401-11.
- MCKUSICK VA (1994) *Mendelian inheritance in man: a catalog of human and genetic disorders*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- MCMANUS DA, CREAGER JS, ECHOLS RJ, HOLMES ML (1983) The Holocene transgression on the Arctic flank of Beringia. En: MASTER PM, FLEMMING NC (eds.) *Quaternary Coastlines and Marine Archaeology: Towards the Prehistory of Land Bridges and Continental Shelves*. Academic Press, Nueva York. Pags. 365-388.

- MELTZER DJ (1997) Monte Verde and the Pleistocene peopling of the Americas. *Science* 276:754-755.
- MENA F (1987) Investigaciones sobre cazadores continentales en Aisén, Chile. *Com. I Jornadas de Arq. de la Pat. Gob. Pcia. Chubut. Sr. Hum.* 2:161-170.
- MENA F (1997) Middle to late Holocene adaptations in Patagonia. En: McEwan C, Borrero LA, Prieto A (eds.) *Patagonia. Natural history, prehistory, and ethnography at the uttermost end of the earth*. British Museum Press, Londres. Pags. 46-59.
- MENGHIN OFA (1952) Fundamentos cronológicos de la Prehistoria de la Patagonia. *Runa*. 5:23-43.
- MERRIWETHER DA, ROTHHAMMER F, FERREL 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.
- MESA N, MONDRAGÓN MC, SOTO ID, PARRA MV, DUQUE C, ORTIZ BARRIENTOS D, GARCÍA LF, VÉLEZ ID, BRAVO ML, MÚNERA JG, BEDOYA G, BORTOLINI MC, RUIZ-LINARES A (2000) Autosomal, mtDNA, and Y-chromosome diversity in Amerinds: pre- and post-columbian patterns of gene flow in South America. *Am. J. Hum. Gen.* 67:1277-1286.
- MORAGA ML, 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.
- MORELL V (1990) Confusion in earliest America. *Science* 248:439-441.
- MORENO FP (1874) Description des cimetières et paraderos préhistoriques de Patagonie. *Revue d'Anthropologie* 3.
- MORENO FP (1879) *Viaje a la Patagonia Austral*. Ediciones Solar Hachette [1969], Buenos Aires.
- MORTON NE (1975) Kinship, information, and biological distance. *Theor. Pop. Biol.* 7:246-255.
- MOSS ML (1958) The pathogenesis of artificial cranial deformation. *Am. J. Phys. Anthropol.* 16:269-286.
- MOSS ML (1973) A functional cranial analysis of primate craniofacial growth. *Symp. IVth Int. Congr. Primat.* 3:191-208.
- MOSS ML, YOUNG RW (1960) A functional approach to craniology. *Am. J. Phys. Anthropol.* 18: 281-291.
- MUNFORD D, ZANINI MC, NEVES WA (1998) Human cranial variation in South America: implications for the settlement of the New World. *Brazilian Journal of Genetics* 18:673-688.
- MUNIZAGA JR (1980) Paleoindio en Sudamérica. Restos óseos humanos de las cuevas de Palli Aike y Cerro Sota, Provincia de Magallanes, Chile. En: *Homenaje al Doctor Gustavo Le Paige, S.J.* Universidad del Norte, Antofagasta, Chile. Pags. 19-30.
- MUNIZAGA JR (1987) Deformación craneana intencional en América. *Revista Chilena de Antropología* 6:113-147.
- MUSTERS GCH (1871) *At home with the Patagonians*. Londres.

- NEEL JV (1978) The population structure of an Amerindian tribe, the Yanomama. *Ann. Rev. Genet.* 12:365-415.
- NEEL JV, BIGGAR RJ, SUKERNIK RI (1994) Virologic and genetic studies relate Amerind origins to the indigenous people of the Mongolia/Manchuria/southeastern Siberia region. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91:10737-10741.
- NEVES WA, BLUM M (2000) The Buhl Burial: a comment on Green et al. *Am. Antiq.* 65:191-193.
- NEVES WA, PUCCIARELLI HM (1989) Extra continental biological relationships of early South American human remains: a multivariate analysis. *Ciencia e Cultura, J. Braz. Assoc. Adv. Sc.* 41:566-575.
- NEVES WA, PUCCIARELLI HM (1990) The origin of the first Americans: an analysis based on the cranial morphology of early South American human remains. *Am. J. Phys. Anthropol.* 81:274.
- NEVES WA, PUCCIARELLI HM (1991) Morphological affinities of the first Americans: an exploratory analysis based on early South American human remains. *J. Hum. Evol.* 21:261-273.
- NEVES WA, PUCCIARELLI HM (1998) The Zhoukoudian Upper Cave skull 101 as seen from the Americas. *J. Hum. Evol.* 34:219-222.
- NEVES WA, MEYER D, PUCCIARELLI HM (1993) The contribution of the morphology of early south and north American skeletal remains to the understanding of the peopling of the Americas. *Am. J. Phys. Anthropol.* 16:150-151.
- NEVES WA, MEYER D, PUCCIARELLI HM (1996a) Early skeletal remains and the peopling of the Americas. *Revista de Antropologia. Sao Paulo USP.* 39:121-139.
- NEVES WA, MUNFORD D, ZANINI MC (1996b) Cranial morphological variation and the colonization of the New World: towards a four migration model. *Am. J. Phys. Anthropol.* 22:176.
- NEVES WA, ZANINI MC, MUNFORD D, PUCCIARELLI HM (1997) O povoamento da América à luz da morfologia craniana. *Revista USP São Paulo* 34:96-105.
- NEVES WA, PROUS A, POWELL JF, OZOLINS EG (1998) Lapa Vermelha IV Hominid 1: Morphological affinities of the earliest known American. *Am. J. Phys. Anthropol.* 26:169.
- NEVES WA, MUNFORD D, ZANINI MC, PUCCIARELLI HM (1999a) Cranial morphological variation in South America and the colonization of the New World: towards a four migration model? *Ciencia e Cultura, J. Braz. Assoc. Adv. Sc.* 51:151-165.
- NEVES WA, POWELL JF, PROUS A, OZOLINS EG, BLUM M (1999b) Lapa Vermelha IV hominid 1: morphological affinities of the earliest known American. *Gen. Mol. Biol.* 22:1-5.
- NEVES WA, POWELLS JF, OZOLINS EG (1999c) Extra-continental morphological affinities of Palli-Aike, Southern Chile. *Interciencia* 24:258-263.
- NEVES WA, POWELLS JF, OZOLINS EG (1999d) Modern human origins as seen from the peripheries. *J. Hum. Evol.* 37:129-133.
- NEVES WA, POWELLS JF, OZOLINS EG (1999e) Extra-continental morphological affinities of Lapa Vermelha IV, hominid I: a multivariate analysis with progressive numbers of variables. *Homo* 50:263-282.

- NEVES WA, BLUM M, PROUS A, POWELL JF (2001) Paleoindian skeletal remains from Santana do Riacho I, Minas Gerais, Brazil: archaeological background, chronological context and comparative cranial morphology. *Am. J. Phys. Anthropol.* 32:112-113.
- 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.* 45:759-782.
- NICHOLS J (1990) Linguistic diversity and the first settlement of the New world. *Language.* 66:475-521.
- NORDENSKIÖLD E (1900) Kacttagelser och fynd i grottor vid Ultima Esperanza i sidvestra patagonien. *Koglinga Svenska Vetenskamps. Akademien Handlingar* 33:1-24.
- NOVICK GE, NOVICK CC, YUNIS J, YUNIS E, ANTUNEZ DE MAYOLO P, SCHEER WD, DEININGER PL, STONEKING M, YORK DS, BATZER MA, HERRERA RJ (1998) Polymorphic Alu insertions and the Asian origin of Native American populations. *Hum. Biol.* 70:23-29.
- ODEN NL, SOKAL RR (1992) An investigation of three matrix permutation tests. *J. Classif.* 9:275-290.
- OLSON EC, MILLER RL (1958) *Morphological Integration*. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- O'ROURKE DH (2000) Genetics, geography, and human variation. En: STINSON S, BOGIN B, HUSS-ASHMORE R, O'ROURKE D (eds.) *Human Biology. An evolutionary and biocultural perspective*. Wiley Liss, Nueva York. Pags. 87-133.
- O'ROURKE DH, MOBARRY A, SUÁREZ BK (1992) Patterns of genetic variation in Native America. *Hum. Biol.* 64:417-434.
- 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 (1997) El sitio Shamakush I (Tierra del Fuego, Argentina). *Rel. Soc. Arg. Antrop.* 21:215-265.
- ORQUERA LA, PIANA EL (1999) *La vida material y social de los Yámana*. EUDEBA, Buenos Aires.
- ORQUERA LA, PIANA EL, TAPIA DE BRADFORD AH (1987) Evolución adaptativa humana en la región del canal Beagle. *1^{as} Jornadas de Arqueología de la Patagonia. Gobierno de la Provincia del Chubut. Serie Humanidades.* 2:201-209.
- ORTÍZ-TRONCOSO O (1975) Los yacimientos de Punta Santa Ana y Bahía Nueva (Patagonia Austral). Excavaciones y fechados radiocarbónicos. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 6:93-122
- ORTÍZ-TRONCOSO O (1989) Ancestros de los pescadores australes. En: HIDALGO JL, SCHIAPPACASSE F, NIEMEYER HF, ALDUNATE C, SOLIMANO I (eds.) *Culturas de Chile, Prehistoria*. Ed. Andrés Bello, Santiago de Chile Pags. 367-379.
- OSSENBERG NS (1976) Within and between race distances in population studies based on discrete traits of the human skull. *Am. J. Phys. Anthropol.* 45:701-716.
- OSSENBERG NS (1977) Congruence of distance measures based on cranial discrete traits, cranial measurements and linguistic-geographic criteria in five Alaskan populations. *Am. J. Phys. Anthropol.* 47:93-98.
- OSSENBERG NS (1992) Native people of the American Northwest: population history from the perspective of skull morphology. En: AKAZAWA T, AOKI K, KIMURA T (eds.) *The evolution and dispersal of modern humans in Asia*. Okusen-sha, Tokyo. Pags. 493-530.

- OSSENBERG NS (1994) Origins and affinities of the Native peoples of Northwestern North America: the evidence of non-metric cranial traits. En: BONNICHSEN R, STEELE DG (eds.) *Method and theory to investigating the peopling of the Americas*. Center for the Study of the First Americans, Corvallis. Pags. 79-115.
- OUTES FF (1912) Cráneos indígenas del departamento de Gualeguaychú. *Ans. Soc. Cient. Arg.* 73:5-37.
- OUTES FF (1915) La gruta sepulcral del cerrito de las calaveras. *Ans. Museo Nac. Hist. Nat. Buenos Aires* 27:365-400.
- OYHENART EE, TORRES MF, PUCCIARELLI HM, DAHINTEN SL, CARNESE FR (2000) Growth and sexual dimorphism in aborigines from Chubut (Argentina) I: body analysis. *Acta Med. Auxol.* 32:105-113.
- PENA S, SANTOS FR, BIANCHI NO, BRAVI CM, CARNESE RF, ROTHHAMMER F, GERELSAIKHAN T, MUNKHTUJA T, OYUNSUREN T (1995) A major founder y-chromosome haplotype in Amerindians. *Nat. Gen.* 11:15-16.
- PEREIRA DA SILVA MA (1974) Les dermatoglyphes digito-palmaires des indiens Alakaluf des Archipels de Patagonia Occidentale. *Bull. Mem. Soc. d'Anthrop. de Paris* 13:85-108.
- PÉREZ I, BARRIENTOS G (2001) Variabilidad morfológica craneofacial en el valle inferior de Río Negro: implicaciones para el análisis de la dinámica poblacional en nordpatagonia y en el sudeste de la región pampeana. *Rev. Arg. Antrop. Biol.* 3:92.
- PÉREZ-PÉREZ A, LALUEZA C (1992) Indicadores de presión ambiental en aborígenes de Fuego-Patagonia. Un reflejo de la adaptación a un ambiente adverso. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 21:99-108.
- PERIZONIUS WRK (1979) Non-metric cranial traits: sex difference and age dependence. *J. Hum. Evol.* 8:679-684.
- PESAGNO ESPORA MA (1971) *Los Fueguinos*. Dept. Hist. Nav., Buenos Aires.
- PIANA EL (1984) Arrinconamiento o adaptación en Tierra del Fuego. En: *Ensayos de Antropología Argentina*. Editorial de Belgrano, Buenos Aires. Pags. 15-110.
- PIELOU EC (1984) Probing multivariate data with random skewers: a preliminary to direct gradient analysis. *Oikos* 42:161-165.
- PIETRUSEWSKY M (2000) Metric Analysis of Skeletal Remains: Methods and Applications. En: KATZENBERG MA, SAUNDERS SR (eds.) *Biological anthropology of the human skeleton*. Wiley-Liss, Nueva York. Pags. 375-415.
- PIGAFETTA A (1520) *Primer viaje en torno del globo*. Colección Austral [1941], Buenos Aires.
- PISANO VALDÉS E (1977) Fitogeografía de Fuego-Patagonia chilena. I Comunidades vegetales entre las altitudes 52 y 56 grados Sur. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Nat.* 8:121-250.
- PONS ER (1971) Dermatoglifos digitales en indios mapuches. *Trabajos de Antropología* 16:1-5.
- PONS ER (1973) Dermatoglifos palmares en indios mapuches. *Trabajos de Antropología* 16:253-259.
- POWELL JF, NEVES WA (1999) Craniofacial morphology of the first americans: pattern and process in the peopling of the New World. *Yearb. Phys. Anthropol.* 42:153-188.
- POWELL JF, STEELE DG (1993) A multivariate craniometric analysis of North American Paleoindian remains. *Curr. Res. Pleist.* 9:59-61.
- PRIETO A (1984a) Cuadro cronológico de referencia bioambiental para Patagonia austral y Tierra del Fuego. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 15:47-50.

- PRIETO A (1984b) Los Selk'nam: una sociedad satisfecha. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 15:71-79.
- PUCCIARELLI HM (1972) Relaciones entre huesos wormianos y otros rasgos neurocraneanos sobre un grupo racial homogéneo. *Sep. Anal. Soc. Cient. Argentina* 194:233-243.
- PUCCIARELLI HM (1974) The influence of experimental deformation on neurocranial wormian bones in rats. *Am. J. Phys. Anthropol.* 41:29-38.
- PUCCIARELLI HM, DRESSINO V, NIVEIRO M (1990) Changes in skull components of the squirrel monkey evoked by growth and nutrition. An experimental study. *Am. J. Phys. Anthropol.* 81:535-543.
- PUCCIARELLI HM, SARDI ML, LUIS MA, LUSTIG AL, PONCE PV, ZANINI MC, NEVES WA (1999) Posición de los araucanos en un contexto asiático-europeo I: Metodología craneofuncional. *Rev. Arg. Antrop. Biol.* 2:163-186.
- PUCCIARELLI HM, MUÑE MC, OYHENART EE, ORDEN AB, VILLANUEVA ME, RODRIGUEZ RE, PONS ER (2000) Growth of skeletal components in the young squirrel monkey (*Saimiri sciureus boliviensis*): a longitudinal experiment. *Am. J. Phys. Anthropol.* 112:57-68.
- RAMÍREZ-ROZZI F, D'ERRICO F, ZÁRATE M (2000) Le site paléo-indien de Piedra Museo (Patagonie). Sa contribution au débat sur le premier peuplement du continent américain. *C. R. Acad. Sci. Paris* 331:311-318.
- RELETHFORD JH (1988) Effects of English admixture and geographic distance on anthropometric distance on anthropometric variation and genetic structure in 19th century Ireland. *Am. J. Phys. Anthropol.* 76:111-124.
- RELETHFORD JH (1991) Genetic drift and anthropometric variation in Ireland. *Hum. Biol.* 63:155-165.
- 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 (2002) Apportionment of global human genetic diversity based on craniometrics and skin color. *Am. J. Phys. Anthropol.* 118:393-398.
- RELETHFORD JH, BLANGERO J (1990) Detection of differential gene flow from patterns of quantitative variation. *Hum. Biol.* 62:5-25.
- RELETHFORD JH, HARPENDING HC (1994) Craniometric variation, genetic theory and modern human origins. *Am. J. Phys. Anthropol.* 95:249-270.
- RELETHFORD JH, CRAWFORD MH, BLANGERO J (1997) Genetic drift and gene-flow in post famine Ireland. *Hum. Biol.* 69:443-465
- RIDDLE BR, HAFNER DJ, ALEXANDER LF, JAEGER JR (2000) Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular desert biota. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97:14438-14443.
- RIGHTMIRE GP (1976) Metric versus discrete traits in African skulls. En: GILES E, FRIEDLAENDER JS (eds.) *The measures of man. Methodologies in Biological Anthropology.* Peabody Museum Press, Harvard. Pags. 383-407.
- RIVAS PH, OCAMPO CE, ASPILLAGA EF (1999) Poblamiento temprano de los canales patagónicos: el núcleo ecotonal septentrional. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 27:221-230.

- ROFF DA (1996) The evolution of genetic correlations: an analysis of patterns. *Evolution* 50:1392-1403.
- ROGERS AR, HARPENDING HC (1983) Population structure and quantitative characters. *Genetics* 105:985-1002.
- ROGERS J, MAHANEY MC, ALMASY L, COMUZZIE AG, BLANGERO J (1999) Quantitative trait linkage mapping in anthropology. *Yearb. Phys. Anthropol.* 42:127-151.
- ROHLF FJ (1993) Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. En: MARCUS LF, BELLO E, GARCÍA-VALDECASA A (eds.). *Contributions to morphometrics*. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Pags. 131-190.
- ROHLF FJ (1999) Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *J. Classif.* 16:197-223.
- ROMUALDI C, BALDING D, NASIDZE IS, RISCH G, ROBICHAUX M, SHERRY ST, STONEKING M, BATZER MA, BARBUJANI G (2002) Patterns of human diversity, within and among continents, inferred from biallelic DNA polymorphisms. *Gen. Res.* 12:602-612.
- ROOSEVELT AC, LIMA DA COSTA M, LOPES MACHADO C, MICHAH M, MERCIER N, VALLADAS H, FEATHERS J, BARNETT W, IMAZIO DA SILVEIRA M, HENDERSON A, SLIVA J, CHERNOFF B, REESE DS, HOLMAN JA, TOTH N, SCHICK K (1996) Paleoindian cave dwellers in the Amazon: the peopling of the Americas. *Science* 272:373-384.
- ROSALES-LÓPEZ A, FUJITA H (2000) *La Antigua California Prehispánica: la Vida Costera en El Conchalito*. INAH, México.
- ROTHHAMMER F, DIXON M (1969) Microevolution in human Chilean populations. VI. Dermatoglyphics in Araucanian Indians. *Zeitsch. F. Morphol. U. Anthropol.* 61:217-223.
- ROTHHAMMER F, SILVA C (1989) Peopling of Andean South America. *Am. J. Phys. Anthropol.* 78:403-410.
- ROTHHAMMER F, SILVA C (1990) Craniometrical variation among south American prehistoric populations: climatic, altitudinal, chronological and geographic contributions. *Am. J. Phys. Anthropol.* 82:9-17.
- 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.
- SAHAGÚN B DE (1558-1568) *Historia General de las Cosas de la Nueva España*. Madrid.
- SALA A, PENACINO G, CARNESE RF, CORACH D (1999) Reference database of hypervariable genetic markers of Argentina: application for molecular anthropology and forensic casework. *Electrophoresis* 20:1733-1739.
- SALZANO FM, CALLEGARI-JACQUES SM (1988) *South American Indians. A case study in evolution*. Clarendon Press, Oxford.
- SANTOS FR, PANDYA A, TYLER-SMITH C, PENA S, SCHANFIELD MS, LEONARD WR, OSIPOVA L, CRAWFORD MH, JOHN MITCHELL R (1999) The central siberian origin for Native American Y-chromosomes. *Am. J. Hum. Gen.* 64:619-628.
- SARDI ML (2002) *Diferenciación craneofacial en aborígenes de la Patagonia y su relación con grupos americanos y extra-americanos*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata, La Plata.

- SARDI ML, PUCCIARELLI HM (2001) Influencia de la deformación artificial indeterminada en las comparaciones craneanas interpoblacionales. *Rev. Arg. Antrop. Biol.* (En prensa).
- SCHANFIELD MS (1992) Immunoglobulin allotypes (Gm and Km) indicate multiple founding populations of Native Americans: evidence of at least four migrations to the New World. *Hum. Biol.* 64:381-402.
- SCHURR TG, BALLINGER SW, GAN Y, HODGE JA, MERRIWETHER DA, LAWRENCE DN, KNOWLER WC, WEISS KM, WALLACE DC (1990) Amerindian mitochondrial DNA's have rare mutations at high frequencies, suggesting they derived from four primary maternal lineages. *Am. J. Hum. Gen.* 46:613-623.
- SCHWARTZ JH, TATTERSALL I (1996) Significance of some previously unrecognized apomorphies in the nasal region of *Homo neanderthalensis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 93:10852-10854.
- SCIULLI PW (1990) Cranial metric and discrete trait variation and biological differentiation in the terminal Late Archaic of Ohio: the Duff site cemetery. *Am. J. Phys. Anthropol.* 82:19-29.
- SERGI G (1887) *Antropologia fisica della Fueguia*. Istituto Antropologico della Università di Roma, Roma.
- SIEGEL S, CASTELLAN J (1995) *Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta*. Trillas, México DF.
- SILVA WA, BONATTO SL, HOLANDA AJ, RIBEIRO-DOS-SANTOS AK, PAIXAO BM, GOLDMAN GH, ABE-SANDES K, RODRIGUEZ-DELFIN L, BARBOSA M, PAÇÓ-LARSON ML, PETZL-ERLER ML, VALENTE V, SANTOS SEB, ZAGO MA (2002) Mitochondrial genome diversity of Native Americans supports a single early entry of founder populations into America. *Am. J. Hum. Gen.* 71:187-192.
- SJØVOLD T (1973) The occurrence of minor non-metrical variants in the skeleton and their quantitative treatment for population comparison. *Homo.* 24:204-233.
- SJØVOLD T (1984) A report on the heritability of some cranial measurements and non metric traits. En: VAN VARK GN Y HOWELLS WW (eds.) *Multivariate statistical methods in physical anthropology*. Reidel Publishing Company, Dordrecht. Pags. 223-246.
- SMITH KK (1996) Integration of structures during development in mammals. *Am. Zool.* 36:70-79.
- SMOUSE PE, LONG JC (1992) Matrix correlation analysis in anthropology and genetics. *Yearb. Phys. Anthropol.* 35:187-213.
- SMOUSE PE, LONG JC, SOKAL RR (1986) Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Syst. Zool.* 35:627-632.
- SOKAL RR, ODEN NL (1978a) Spatial autocorrelation in biology I. Methodology. *Biol. J. Linn. Soc.* 10:199-228.
- SOKAL RR, ODEN NL (1978b) Spatial autocorrelation in biology II. Some biological implications and four applications of evolutionary and ecological interest. *Biol. J. Linn. Soc.* 10:229-249.
- SOKAL RR, ROHLF FJ (1995) *Biometry; the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman, Nueva York.
- SOKAL RR, ODEN NL, THOMSON BA (1992) Origins of the Indo-Europeans: genetic evidence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89:7669-7673.

- SOKAL RR, ODEN NL, WALKER JL, WADDLE DM (1997) Using distance matrices to choose between competing theories and an application to the origin of modern humans. *J. Hum. Evol.* 32:501-522.
- SOTO-HEIM P (1994) Les hommes de Lagoa Santa (Brésil). Caractères anthropologiques et position parmi d'autres populations paléindiennes d'Amérique. *L'Anthropologie* 98:81-109.
- SPARKS CS, JANTZ RL (2002) A reassessment of human cranial plasticity: Boas revisited. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 99:14636-14639.
- STANFORD D (1996) Foreshaft sockets as possible Clovis hafting devices. *Curr. Res. Pleist.* 13:44-46.
- STEELE G, POWELL JF (1992) Peopling of the Americas: paleobiological evidence. *Hum. Biol.* 64:303-336.
- STEELE G, POWELL JF (1993). Paleobiology of the first Americans. *Evol. Anthropol.* 2:138-146.
- STEELE G, POWELL JF (1999) Peopling of the Americas: a historical and comparative perspective. En: Bonnichsen R (ed.) *Who were the first americans?* Center for the study of the first americans, Oregon State University, Corvallis. Pags. 97-126.
- SUSANNE C (1975) Genetic and environmental influences on morphological characteristics. *Ann. Hum. Biol.* 2:279-287.
- SUSANNE C (1977) Heritability of anthropological characters. *Hum. Biol.* 49:573-80.
- SZATHMÁRY EJE (1986) Comments to Greenberg's et al. paper. *Curr. Anthropol.* 27:490.
- SZATHMÁRY EJE (1984) Peopling of northern North American: clues from genetic studies. *Acta Anthropogenética* 8:79-109.
- SZATHMÁRY EJE (1993a) mtDNA and the peopling of the Americas. *Am. J. Phys. Anthropol.* 53:793-799.
- SZATHMÁRY EJE (1993b) Genetics of aboriginal North Americans. *Evol. Anthropol.* 1:202-220.
- TARAZONA-SANTOS E, CARVALHO-SILVA DR, PETTENER D, LUISELLI D, DE STEFANO GF, MARTINEZ-LABARGA C, RICKARDS O, TYLER-SMITH C, PENA S, SANTOS FR (2001) Genetic differentiation in South Amerindians is related to environmental and cultural diversity: evidence from the Y-chromosome. *Am. J. Hum. Gen.* 68:1485-1496.
- TATTERSALL I (2002) *The Monkey in the mirror: essays on the science of what makes us human.* Oxford University Press, Oxford.
- TEMPLETON AR (1999) Human races: a genetic and evolutionary perspective. *Am. Anthropol.* 100:632-650.
- TEMPLETON AR, ROUTMAN E, PHILLIPS C (1995) Separating population structure from population history: a cladistic analysis of the geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes in the Tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Genetics* 140:767-782.
- TEN KATE H (1893) Contribution a la craniologie des Araucans Argentins. *Rev. Mus. La Plata* 4:209-220.
- TEN KATE H (1905) Materiaux pour servir á l'anthropologie des Indiens de la République Argentine. *Rev. Mus. La Plata* 12:35-57.
- TESTUT L (1899) *Tratado de Anatomía Humana.* Salvat, Barcelona.

- TORRES LM (1911) *Los primitivos habitantes del Delta del Paraná*. Universidad Nacional de La Plata. La Plata.
- TORRES MF, OYHENART EE, DAHINTEN SL, CARNESE RF, PUCCIARELLI HM (1999) Crecimiento de una población infanto-juvenil de la provincia del Chubut. *Rev. Arg. Antrop. Biol.* 2:107-122.
- TORRONI AM, SCHURR TG, YANG CC, SZATHMÁRY EJ, WILLIAMS RC, SCHANFIELD MS, TROUP GA (1992) Native American mtDNA analysis indicates that the Amerind and Nadene populations were founded by two independent migrations. *Genetics* 130:153-162.
- TORRONI AM, SCHURR TG, CABELL MF, BROWN MD, NEEL JV, LARSEN M, SMITH DG, VULLO CM, WALLACE DC (1993) Asian affinities and continental radiation of the four founding Native American mtDNAs. *Am. J. Hum. Gen.* 53:563-590.
- TURNER CGII (1976) Dental evidence on the origins of Ainu and Japanese. *Science* 193:911-913.
- TURNER CGII (1983) Sinodonty and Sundadonty. En: VASILIEVSKY RS (ed.) *Late pleistocene and Early Holocene Cultural connections of Asia and America*. USSR Academy of Science, Siberian Branch, Novosibirsk. Pags. 72-76.
- TURNER CGII (1989) Teeth and prehistory in Asia. *Science* 260:888-896.
- TURNER CGII (1990) Major features of sundadonty and sinodonty, including suggestions about East Asian microevolution, population history and Late Pleistocene relationships with Australian aboriginals. *Am. J. Phys. Anthropol.* 82:295-317.
- TYRELL AJ, CHAMBERLAIN AT (1998) Non-metric trait evidence for modern human affinities and the distinctiveness of Neanderthals. *J. Hum. Evol.* 34:549-554.
- URBANEK M, GOLDMAN D, LONG JC (1996) The apportionment of dinucleotide repeat diversity in Native Americans and Europeans. a new approach to measuring gene identity reveals asymmetric patterns of divergence. *Mol. Biol. Evol.* 13:943-953.
- VARELA HH, COCILOVO JA (2002) Genetic drift and gene flow in a prehistoric population of the Azapa Valley and Coast, Chile. *Am. J. Phys. Anthropol.* 118:259-267.
- VARELA HH, COCILOVO JA, GUICHÓN R (1994) Evaluación de la información somatométrica por Gusinde sobre los aborígenes de Tierra del Fuego. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 22:193-205.
- VARELA HH, COCILOVO JA, GUICHÓN R (1997) Evaluation of the craniometric information published by Gusinde on the natives from Tierra del Fuego. *Homo* 48:125-134.
- VAULX H DE LA (1901) *Voyage en Patagonie*. Paris.
- VERNEAU R (1903) *Les Anciens Patagons*. Collection de Memoires et Documents publiés par ordre de S.A.S. Le Prince Albert I, Mónaco.
- VERNEAU R, DE LA VAULX H (1902) Les anciens habitants des rives du Colhué Huapi (Patagonia). *Congrés International des Americanistes, Paris*.
- VIDAL HJ (1999) The Yamana of Tierra del Fuego. En: LEE RB, DALY R (eds.) *Cambridge Encyclopedia of hunters and gatherers*. Cambridge University Press, Cambridge. Pags. 114-118.
- VIRCHOW R (1879) Drei Patagonier. En: *Verhandlungen d. Berliner Gesellschaft f. Anthr.* Berlín. Pags. 198-204.
- VON EICKSTED E (1934) *Rassenkunde und Rassengeschichte der Menschheit*. Stuttgart.

- WADDINGTON CH (1957) *The strategy of the genes*. George Allen and Unwin Ltd, Londres.
- WADDLE DM (1994) Matrix correlation tasts support a single origin for modern humans. *Nature* 368:452-454.
- WADDLE DM, SOKAL RR, RUDAN P (1998) Factors affecting population variation in Eastern Adriatic isolates (Croatia). *Hum. Biol.* 70:845-864.
- WALLIS S (1773) *An account of a voyage round the world in the years 1756, 1757 and 1758 by Samuel Wallis, Esq. Comander of his Majesty's ship the Dolphin*. Hawkesworth.
- WATKINS WS, RICKER CE, BAMSHAD MJ, CARROLL ML, NGUYEN SV, BATZER MA, HARPENDING HC, ROGERS AR, JORDE LB (2001) Patterns of ancestral human diversity: an analysis of Alu-insertion and restriction-site polymorphisms. *Am. J. Hum. Gen.* 68:738-752.
- WHITE TD, ASFAW B, DEGUSTA D, GILBERT H, RICHARDS GD, SUWA G, HOWELL CF. (2003) Pleistocene Homo sapiens from Middle Awash, Ethiopia *Nature* 423:742-747.
- WILLEY GR (1966) *An introduction to American Archaeology*. Prentice-Hall, Nueva Jersey.
- WILLIAMS-BLANGERO S, BLANGERO J (1989) Anthropometric variation and the genetic structure of the Jirels of Nepal. *Hum. Biol.* 61:1-12.
- WOLPOFF MH (1980) *Paleoanthropology*. Knopf, Nueva York.
- WRIGHT S (1968) *Evolution and the genetics of populations: a treatise*. University of Chicago Press, Chicago.
- YESNER DR, FIGUERERO TORRES MJ, GUICHÓN R, BORRERO LA (1991) Análisis de isótopos estables en esqueletos humanos:confirmación de patrones de subsistencia etnográficos para Tierra del Fuego. *Shincal* 3:182-191.
- ZAGO MA, SILVA WA JR, TAVELLA MH, SANTOS SEB, GUERREIRO JF, FIGUEIREDO MS (1996) Interpopulational and intrapopulational genetic diversity of Amerindians as revealed by six variable number of tandem repeats. *Hum. Hered.* 46:274-289.
- ZAPATER H (1978) *Aborígenes Chilenos a través de Cronistas y Viajeros*. Ed. Andres Bello, Santiago de Chile.
- ZEBALLOS E (1960) *Viaje al país de los Araucanos*. Hachette, Buenos Aires.

ANEXOS



ANEXO I DESCRIPCIÓN DE LOS CARACTERES UTILIZADOS

AI.1 VARIABLES DE HOWELLS Y MARTIN

A continuación se presentan las variables de Howells y Martin utilizadas en el presente estudio, su descripción y su localización en el cráneo. Dada su amplia utilización en estudios de craneometría, cada medida está encabezada por el código de tres letras implementado por Howells (1973) o el código alfanumérico de la técnica de Martin y Saller (1957). Entre paréntesis se presenta la denominación en inglés de acuerdo a Howells (1973). En aquellas variables equivalentes en ambos autores, se indica la equivalencia entre paréntesis, además de la denominación en inglés.

GOL LONGITUD GLABELO-OCCIPITAL (M1, *GLABELLO-OCCIPITAL LENGTH*).

Largo máximo del cráneo, desde la glabella, sobre el plano sagital medio.

BNL LONGITUD BASION-NASION (M5, *BASION-NASION LENGTH*).

Distancia entre el basion y el nasion.

BBH ALTURA BASION- BREGMA (M17, *BASION-BREGMA HEIGHT*).

Distancia desde el bregma hasta el basion.

XCB ANCHURA MÁXIMA DEL CRÁNEO (M8, *MAXIMUM CRANIAL BREADTH*).

Anchura eurion-aurion.

XFB ANCHURA FRONTAL MÁXIMA (M10, *MAXIMUM FRONTAL BREADTH*).

Anchura máxima tomada sobre la sutura coronal, perpendicular al plano medio.

ZYB ANCHURA BICIGOMÁTICA (M45, *BIZYGOMATIC BREADTH*).

Anchura máxima a través de los arcos cigomáticos, donde se encuentre, perpendicular al plano medio.

AUB ANCHURA BIAURICULAR (M11, *BIAURICULAR BREADTH*).

Anchura exterior mínima a lo largo de las raíces de los procesos cigomáticos, donde se encuentren.

ASB ANCHURA BIASTERIÓICA (M12, *BIASTERIONIC BREADTH*).

Distancia directa entre ambos asterion.

BPL LONGITUD BASION-PROSTION (M40, *BASION-PROSTHION LENGTH*).

Largo facial, desde el basion hasta el prostion.

NPH ALTURA NASION-PROSTION (M48, *NASION-PROSTHION LENGTH*).

Altura facial superior, desde el nasion hasta el prostion.

NLH ALTURA NASAL (*NASAL HEIGHT*).

Altura promedio (entre el lado izquierdo y el derecho) desde el nasion hasta el punto más bajo en el borde de la apertura nasal.

NLB ANCHURA NASAL (M54, *NASAL BREADTH*).

Distancia entre los bordes anteriores de la apertura nasal, en su parte más ancha.

MAB ANCHURA DEL PALADAR (M61, *PALATE BREADTH*).

Anchura máxima a través de los bordes alveolares, perpendicular al plano medio.

MDH ALTURA DE LA MASTOIDES (*MASTOID HEIGHT*).

Largo en proyección del proceso mastoideo, perpendicular al eje órbita-meato auditivo, en el plano vertical.

OBH ALTURA ORBITAL (M52, *ORBIT HEIGHT*).

Altura entre los bordes superior e inferior de la órbita, perpendicular al eje mayor de la órbita y atravesándolo.

OBB ANCHURA ORBITAL (*ORBIT BREADTH*).

Anchura de la órbita, desde el ectoconquio hasta el dacrion, aproximando el eje longitudinal que divide la órbita en partes superior e inferior iguales.

DKB ANCHURA INTERORBITAL (*INTERORBITAL BREADTH*).

Anchura a través del hueso nasal, de un dacrion al otro.

ZMB ANCHURA BIMAXILAR (*BIMAXILLARY BREADTH*).

Anchura a través de los maxilares, de un cigomaxilar anterior a otro.

FMB ANCHURA FRONTAL (*BIFRONTAL BREADTH*).

Anchura a través del hueso frontal, entre el frontomalar anterior de cada lado: e.g., el punto más anterior en la sutura fronto-malar.

EKB ANCHURA BIORBITAL (M44, *BIORBITAL BREADTH*).

Anchura a través de las órbitas desde un ectoconquio hasta el otro.

IML LONGITUD INFERIOR DEL MALAR (*MALAR LENGTH, INFERIOR*).

Distancia directa desde el cigomaxilar anterior hasta el punto más bajo de la sutura cigomaxilar en la superficie externa, en el lado izquierdo.

FRC CUERDA NASION-BREGMA O FRONTAL (M29, *NASION-BREGMA [FRONTAL] CHORD*).

Distancia directa entre el nasion y el bregma, tomada en el plano medio y en la superficie externa.

PAC CUERDA BREGMA-LAMBDA O PARIETAL (M30, *BREGMA-LAMBDA [PARIETAL] CHORD*).

Distancia directa entre el bregma y el lambda, tomada en el plano medio y en la superficie externa.

OCC CUERDA LAMBDA-OPISTHION U OCCIPITAL (M31, *LAMBDA-OPISTHION [OCCIPITAL] CHORD*).

Distancia directa entre el lambda y el opisthion, tomada en el plano medio y en la superficie externa.

M9 ANCHURA POSTORBITAL O ANCHURA FRONTAL MÍNIMA (*MINIMUM FRONTAL BREADTH*)

Anchura mínima medida en la constricción postorbital, sobre el hueso frontal.

M43 ANCHURA FACIAL SUPERIOR (*OUTER TEMPORAL BREADTH*)

Anchura biorbitaria medida desde el frontomalar temporal izquierdo al derecho

M46 ANCHURA BIMAXILAR (*BIMAXILLARY BREADTH*)

Anchura a través de los maxilares, de un cigomaxilar a otro. A diferencia de ZMB, el punto cigomaxilar puede no ser la zona más anterior a lo largo de la sutura.

M55 ALTURA NASAL (*NASAL HEIGHT*)

Altura de la nariz, tomada entre el nasion y el punto nasoespinal.

AI.2 COMPONENTES FUNCIONALES DEL CRÁNEO

En este apartado se presentan los componentes funcionales utilizados en el presente estudio, su descripción, y su localización en el cráneo. Cada componente funcional está definido por una longitud (L), una anchura (A) y una altura (H) y están definidos según Pucciarelli et al. (1990, 1999, 2000). Se encabeza cada descripción con la codificación implementada por los mismos autores y utilizada en esta tesis. Además, en la tabla AI.1 se presentan los índices estimadores de tamaño (o volumétricos) y forma (o morfométricos) que se obtienen a partir de ellos. Equivalencias con variables de Howells o Martin entre paréntesis.

COMPONENTES MAYORES

COMPONENTE NEUROCRANEANO

- NL: Distancia nasion-lambda
- NA: Distancia eurion-aurion (XCB)
- NH: Distancia basion-bregma (BBH)

COMPONENTE FACIAL

- FL: Distancia basion-prostion (BPL)
- FA: Anchura frontal mínima (M9)
- FH: Distancia nasion-prostion (NPH)

COMPONENTES MENORES

COMPONENTE NEUROCRANEANO ANTERIOR

- NAL: Distancia nasion-bregma (FRC)
- NAA: Distancia pterion-pterion
- NAH: Distancia directa desde el bregma hasta la parte media de la sutura eseno-occipital

COMPONENTE NEUROCRANEANO MEDIO

- NML: Distancia bregma-lambda (PAC)
- NMA: Distancia eurion-aurion (XCB)
- NMH: Distancia basion-inflexión parietal

COMPONENTE NEUROCRANEANO POSTERIOR

- NPL: Distancia lambda-opistocráneo
- NPA: Distancia asterion-asterion (ASB)
- NPH: Distancia lambda-opistion (OCC)

COMPONENTE ÓTICO

- OTL: Desde el extremo externo del hueso timpánico hasta el extremo interno del peñasco
- OTA: Ancho del conducto auditivo externo
- OTH: Altura del conducto auditivo externo

COMPONENTE ÓPTICO

- OL: Profundidad desde el plano de la órbita hasta el forámen óptico
- OA: Distancia dacrion-ectocnquio (OBB)
- OH: Altura de la órbita, perpendicular a la anchura (OBH)

COMPONENTE RESPIRATORIO

RL: Distancia directa entre el nasoalveolar y el extremo más saliente de la espina nasal posterior

RA: Máxima apertura nasal (NLB)

RH: Nasion-nasoespinal (M55)

COMPONENTE MASTICATORIO

ML: Distancia medida desde el borde inferior de la sutura cigomaxilar hasta el borde posterior de la fosa glenoidea

MA: Distancia entre el surco anterior a la cresta esfenotemporal y el punto inferior de la sutura cigotemporal

MH: Distancia entre la intersección de la línea temporal superior con la sutura coronal y el punto inferior de la sutura cigotemporal

COMPONENTE ALVEOLAR

AL: Distancia prostion- M3 en el lado izquierdo

AA: Anchura de M2 a M2

AH: Distancia medida desde la parte media de la apertura nasal hasta el punto entre I1 e I2.

Tabla Al.1: Fórmulas utilizadas para calcular los índices volumétricos y morfométricos. En cursiva se presentan los Componentes Funcionales mayores.

Índices Estimadores de Tamaño	Código	Fórmula
<i>Índices Mayores</i>		
Índice Volumétrico Neurocraneano	IVN	$(NL*NA*NH)^{1/3}$
Índice Volumétrico Facial	IVF	$(FL*FA*FH)^{1/3}$
<i>Índices Menores</i>		
Neurocráneo		
Índice Volumétrico Anteroneural	IVNA	$(NAL*NAA*NAH)^{1/3}$
Índice Volumétrico Mesoneural	IVNM	$(NML*NMA*NMH)^{1/3}$
Índice Volumétrico Posteroneural	IVNP	$(NPL*NPA*NPH)^{1/3}$
Índice Volumétrico Ótico	IVOT	$(OTL*OTA*OTH)^{1/3}$
<i>Índice Neurocraneano Total</i>	<i>INT</i>	<i>$(IVNA+IVNM+IVNP+IVOT)$</i>
Esplacnocráneo		
Índice Volumétrico Óptico	IVO	$(OL*OA*OH)^{1/3}$
Índice Volumétrico Respiratorio	IVR	$(RL*RA*RH)^{1/3}$
Índice Volumétrico Masticatorio	IVM	$(ML*MA*MH)^{1/3}$
Índice Volumétrico Alveolar	IVA	$(AL*AA*AA)^{1/3}$
Índice Facial Total	IFT	$(IVO+IVR+IVM+IVA)$
Índices Estimadores de Forma		
<i>Índice Morfométrico Neurofacial</i>	<i>IMNF</i>	<i>IVN/IVF</i>
Índice Morfométrico Anteroneural	IMNA	$100 * IVNA/INT$
Índice Morfométrico Mesoneural	IMNM	$100 * IVNM/INT$
Índice Morfométrico Posteroneural	IMNP	$100 * IVNP/INT$
Índice Morfométrico Ótico	IMOT	$100 * IVOT/INT$
Índice Morfométrico Óptico	IMO	$100 * IVO/IFT$
Índice Morfométrico Respiratorio	IMR	$100 * IVR/IFT$
Índice Morfométrico Masticatorio	IMM	$100 * IVM/IFT$
Índice Morfométrico Alveolar	IMA	$100 * IVA/IFT$

AI.3 RASGOS EPIGENETICOS

Se describen aquí los rasgos epigenéticos considerados en este trabajo. Se han analizado los rasgos de acuerdo a las definiciones de Hauser y De Stefano (1989), a excepción del rasgo inflexión del surco sagital, que se analizó de acuerdo a Buikstra y Ubelaker (1994). Se incluye además la denominación en latín (en *italica*) y la codificación de cuatro letras utilizada en esta tesis.

Tabla A1.2: Rasgos epigenéticos utilizados en este estudio.

Rasgo	Código	Denominación en Latín
Sutura Metódica	SUME	<i>Sutura Metopica</i>
Hendidura Supraorbitaria	HESU	<i>Incisura Supraorbitalis</i>
Foramen Supraorbitario	FOSU	<i>Foramen Supraorbitalis</i>
Sutura Infraorbitaria	SUIN	<i>Sutura Infraorbitalis</i>
Foraminas Infraorbitarias Múltiples	FOIM	<i>Foramen Infraorbitale Accesorium</i>
Foramen Etmoides Anterior Exsutural	FEAE	<i>Foramen Ethmoidale Anterius Extrasuturale</i>
Foramen Etmoides Posterior	FEPO	<i>Foramen Ethmoidale Posterius</i>
Espina Troclear	ESTR	<i>Spina Trochlearis</i>
Foramen Nasal	FONA	<i>Foramina Nasalia</i>
Tubérculo Cigomaxilar	TUZI	<i>Tuberculum Zygomaxillare</i>
Foraminas Cigomático-faciales	FOCI	<i>Foramen Zygomatico-Faciale</i>
Hueso Epiptérico	HUEP	<i>Os Epiptericum</i>
Wormiano Coronal	WOCO	<i>Ossicula Suturae Coronalis</i>
Wormiano Bregmático	WOBR	<i>Ossiculum Fonticuli Maioris</i>
Wormiano Sagital	WOSA	<i>Ossicula Suturae Sagittalis</i>
Wormiano Apical	WOAP	<i>Ossiculum Fonticuli Minoris</i>
Wormiano Lamboideo	WOLA	<i>Ossicula Suturae Lambdoideae</i>
Wormiano Asteriónico	WOAS	<i>Ossiculum Fonticuli Mastoidei</i>
Wormiano Occipito Mastoideo	WOOM	<i>Ossicula Suturae Occipito-Mastoideae</i>
Wormiano en la Hendidura Parietal	WHEP	<i>Ossiculum Incisurae Parietalis</i>
Hueso del Inca	HUIN	<i>Os Incae</i>
Canal Condilar	CACO	<i>Canalis Condylaris</i>
Faceta Condilar Doble	FCOD	<i>Facies Condylaris Bipartita</i>
Canal Hipogloso Dividido	CAHI	<i>Canalys Hypoglossalis</i>

Tabla A1.2: (continuación).

Rasgo	Código	Denominación en Latín
Inflexión del Surco Sagital Superior	ISSS	-
Foramen Oval Incompleto	FOVI	<i>Foramen Ovale Dehiscens</i>
Foramen Espinoso Incompleto	FESI	<i>Foramen Spinosum Dehiscens</i>
Puente Pterigo Espinoso	PPES	<i>Ponticulus Pterygospinosus</i>
Puente Pterigo Alar	PPAL	<i>Ponticulus Pterigo-alarys</i>
Dehiscencia Timpánica	DETI	<i>Foramen Acusticum Huschkei</i>
Puente en el Foramen Yugular	PUFY	<i>Ponticuli Foraminis Jugularis</i>
Torus Palatino	TOPA	<i>Torus Palatinus</i>
Exostosis Auditiva	EXAU	<i>Torus Auditivus</i>
Foramen Occipital	FOOC	<i>Foramen Occipitale</i>
Foramen Parietal	FOPA	<i>Foramen Parietale</i>
Foramen Mastoideo	FOMA	<i>Foramen Mastoideum</i>
Foramen Mental	FOME	<i>Foramen Mentale</i>
Torus Mandibular	TOMA	<i>Torus Mandibularis</i>
Puente Milohioideo	PUMI	<i>Ponticulus Mylohyoideus</i>

ANEXO II: ANÁLISIS DE PERMUTACIÓN DE MATRICES

AII.1 EL TEST DE MANTEL

El grado de asociación o correlación entre dos matrices suele estimarse a partir de la prueba de Mantel para la correspondencia de matrices (Mantel 1967). El objetivo de la prueba de Mantel es estimar si los elementos de dos matrices muestran correlación.

Sean N poblaciones, para las cuales calculamos $N(N-1)$ distancias (o afinidades) entre pares de poblaciones, a partir de dos tipos distintos de datos, y llámese X a un grupo de distancias e Y al otro (en la práctica la mayoría de matrices de distancia son simétricas, de manera que $\Delta_{ij}=\Delta_{ji}$). Llámese a las dos matrices de distancia obtenidas $D_{XX}=\{\Delta_{Xij}\}$ y $D_{YY}=\{\Delta_{Yij}\}$, respectivamente, ambas de dimensión N . Compútese entonces Z_{XY} , una sumatoria de los productos elemento por elemento de las dos matrices (producto de Hadamard) tal que:

$$Z_{XY} = D_{XX} \otimes D_{YY} = \sum_{i \neq j}^N \Delta_{Xij} \Delta_{Yij}$$

Los elementos de D_{XX} no son mutuamente independientes, existen solamente $(N-1)$ contrastes independientes. El estadístico Z_{XY} es transformado usualmente a un coeficiente de correlación (r_{XY}) cuya magnitud no es dependiente de la escala, facilitando así la interpretación de la correlación entre las matrices de distancia. El coeficiente de correlación r_{XY} se obtiene de la siguiente manera:

$$r_{XY} = \frac{SP(X, Y)}{[SS(X) \cdot SS(Y)]^{1/2}}$$

donde SP equivale a suma de productos y SS a suma de cuadrados. En el caso en que X es tratada como una variable aleatoria (en lugar de considerarla como un predictor de Y), r_{XY} es igual al coeficiente de correlación producto-momento de Pearson y será igual a 1 si hay una dependencia lineal perfecta entre las dos matrices de distancia, o bien será igual a 0 si no hay relación entre ellas.

Para evaluar si r_{XY} es significativamente diferente de cero se requiere un análisis de permutación (Mantel 1967, Smouse y Long 1992), que no requiere conocimiento previo de la distribución de Z . La correlación observada es evaluada contra una distribución de coeficientes de correlación obtenidos luego de permutar las filas y las columnas de una de las

matrices, mientras la otra se mantiene constante. Si las dos matrices son independientes, entonces la reorganización del orden de las filas y columnas no debería originar ningún cambio significativo en la correlación observada. El procedimiento realiza un conteo de los coeficientes Z que están por debajo, son iguales, o están por encima del Z observado en las matrices originales. La probabilidad de obtener un coeficiente Z específico se calcula dividiendo 1 más el número de ciclos de permutación que resultaron en coeficientes Z iguales o mayores que el valor observado, por 1 más el número total de permutaciones realizadas.

Con matrices de dimensión N hay $N!$ permutaciones posibles. Para matrices pequeñas, ($N \leq 7$) se pueden enumerar exhaustivamente las permutaciones, pero para matrices más grandes se requiere una muestra aleatoria de las $N!$ permutaciones posibles (Smouse y Long 1992).

En este estudio las correlaciones observadas fueron evaluadas contra una muestra de referencia de 9999 coeficientes de correlación obtenidos luego de permutar las filas y las columnas de una de las matrices. Los análisis de permutación de matrices fueron realizados mediante el programa NTSYS Pc v. 2.1 (rutina mxcomp).

AII.2 EL TEST DE SMOUSE-LONG-SOKAL

En algunas ocasiones, es de suma utilidad emplear dos o más matrices de distancia (X_1, X_2, \dots, X_n) para predecir elementos de una matriz de "respuesta" en particular (Y). En estos casos, es frecuente que los elementos de varias de las matrices X estén correlacionados entre sí, con lo cual la información será en cierta medida redundante. Así, es necesario estimar qué tan bien las matrices individuales X predicen la matriz Y , cuánta información adicional es provista por la adición particular de una matriz X , dado que las otras han sido previamente incluidas en el análisis. Smouse et al. (1986) presentan un método regresional que permite estimar la asociación entre una matriz X_i e Y cuando los efectos de X_j se han vuelto constantes (y viceversa) mediante la utilización de los coeficientes de regresión de Y en X_i o en X_j .

ANEXO III ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA

El objetivo de este anexo es proporcionar información descriptiva y tabulada sobre las series analizadas. Las tablas fueron construidas con el fin de brindar al lector la posibilidad de incorporar las series estudiadas aquí a otros estudios.

Los parámetros básicos de las Variables de Howells y Martin y Saller pueden observarse en las tablas AIII.1a (series en función del origen geográfico y la deformación, datos estandarizados a valores z en función de cada sexo) y AIII.1b (series en función del origen geográfico, sólo individuos no deformados, separados por sexo y sin estandarizar).

En la tabla AIII.2 se presentan los estadísticos de posición y dispersión correspondientes a los índices volumétricos y morfométricos de los componentes funcionales del cráneo, para individuos no deformados y separados por sexo.

Finalmente, en la tabla AIII.3 se listan el número de cráneos por cada muestra y la cantidad de veces que el rasgo estuvo presente, además de las frecuencias, lo que permite utilizar la información con fines comparativos y recalculer distancias.

Tabla AIII.1a: Medias y Desviaciones Estándar para las Variables de Howells y Martin y Saller (ver anexo I para una descripción de las variables), en función del origen geográfico y la presencia (D) o ausencia (ND) de deformación artificial. Datos estandarizados a valores z dentro de cada sexo. Los códigos de los grupos son iguales a los de la Tabla 2. Tamaños muestrales entre paréntesis.

Muestra Deform. Vbe..	TFMA				TFTE				SSCR			
	D(3)		ND(45)		D(9)		ND(44)		D(12)		ND(22)	
	Media	D. E.	Media	D. E.	Media	D. E.	Media	D. E.	Media	D. E.	Media	D. E.
GOL	0,135	1,195	0,525	0,772	-0,644	0,747	1,084	0,665	-0,005	0,725	0,655	0,674
BNL	-0,570	1,324	0,253	0,836	-0,605	0,692	0,588	0,813	0,166	0,878	0,491	1,115
BBH	-0,060	0,832	-0,479	0,838	-0,602	0,873	-0,018	0,701	0,032	0,721	-0,328	0,855
XCB	0,542	0,839	0,072	0,591	0,679	0,822	0,116	0,610	1,182	0,554	0,475	0,822
XFB	-0,157	0,710	-0,036	0,746	0,755	1,262	0,103	0,672	0,809	0,873	0,381	1,063
ZYB	0,347	1,212	0,274	0,761	1,162	0,843	0,518	0,722	1,125	0,853	0,755	0,866
AUB	0,402	1,341	0,233	0,681	1,333	0,782	0,663	0,616	1,536	0,699	0,532	1,257
ASB	1,136	0,261	-0,187	0,895	0,056	1,046	0,160	0,884	0,435	0,922	0,264	1,477
BPL	0,195	1,216	0,409	0,839	-0,131	1,280	0,389	0,670	-0,095	0,865	0,221	1,033
NPH	-0,003	1,338	-0,057	0,778	1,057	0,695	0,614	0,793	0,767	0,818	0,644	0,900
NLH	0,333	1,203	0,135	0,924	1,290	1,070	0,413	0,736	0,864	0,793	0,720	1,200
NLB	-1,216	0,579	-0,330	0,903	0,228	0,638	-0,176	1,014	-0,036	0,868	0,147	0,977
MAB	-0,478	1,461	-0,345	0,874	0,395	0,995	-0,180	0,865	-0,403	0,809	0,359	1,056
MDH	-1,770	2,751	-0,238	1,158	0,272	1,024	0,097	1,073	0,017	1,099	0,130	0,871
OBH	0,012	0,893	0,055	0,949	0,740	0,894	0,036	0,869	-0,185	0,975	0,417	0,943
OBB	-0,588	0,739	0,081	0,992	0,554	0,761	0,532	0,885	-0,131	1,052	0,693	1,133
DKB	-0,196	0,982	-0,147	0,966	0,049	1,129	-0,131	0,997	0,034	0,983	0,466	0,901
ZMB	-1,707	1,044	-0,880	0,708	0,343	0,959	-0,101	0,938	0,104	0,994	0,237	1,098
FMB	-0,124	0,998	-0,006	0,977	0,647	0,688	0,497	0,815	0,219	1,206	0,692	1,177
EKB	-0,054	0,960	0,071	0,938	0,562	0,796	0,559	0,895	0,313	1,132	0,937	1,062
IML	0,834	1,276	0,279	0,933	0,444	0,686	0,259	0,886	0,307	0,895	0,372	0,959
FRC	-0,080	0,775	-0,033	0,936	1,013	1,303	0,699	0,825	0,488	0,592	0,634	0,751
PAC	0,469	1,581	0,016	0,720	-1,012	0,841	0,436	0,806	-0,529	0,989	-0,222	0,693
OCC	-0,296	0,941	0,127	0,804	-0,193	1,415	0,208	0,877	-0,220	0,826	0,006	0,798
M9	-0,760	1,676	0,178	0,920	0,352	1,167	0,183	0,904	0,448	0,804	0,548	1,065
M43	-0,510	1,165	0,076	0,906	0,710	0,780	0,612	0,854	0,352	0,990	0,768	1,085
M46	-1,354	1,053	-0,547	0,826	0,574	0,882	-0,113	0,825	0,139	0,857	0,226	1,008
M55	-0,231	1,243	0,196	0,906	1,243	1,172	0,373	0,739	0,562	0,772	0,403	1,019

Tabla AIII.1a: (Continuación).

Muestra Deform.	LACH				NECH				NERN			
	D(29)		ND(12)		D(25)		ND(27)		D(45)		ND(16)	
	Vbe.	Media	D. E.	Media	D. E.	Media	D. E.	Media	D. E.	Media	D. E.	Media
GOL	0,280	0,820	0,460	0,591	-0,363	0,773	0,296	0,858	-0,600	0,619	-0,078	0,773
BNL	0,267	1,117	0,074	1,102	-0,051	0,534	0,400	0,945	0,641	0,998	0,457	1,188
BBH	0,070	1,016	-0,128	0,978	0,248	0,780	0,068	0,880	1,028	1,130	0,623	1,122
XCB	0,880	0,704	0,714	0,737	0,470	0,874	0,285	0,657	0,831	1,017	-0,021	0,670
XFB	0,597	0,748	0,511	1,058	0,283	0,781	0,304	0,787	0,934	0,987	0,169	0,681
ZYB	0,899	1,151	0,701	1,486	0,453	0,654	0,639	1,171	0,365	0,775	-0,159	0,526
AUB	1,031	0,932	0,875	1,145	0,405	0,646	0,443	1,047	0,637	0,683	0,218	0,587
ASB	0,373	0,976	0,088	1,266	0,236	1,100	0,338	0,950	0,634	1,051	-0,030	0,928
BPL	0,367	1,214	-0,252	0,819	-0,042	0,760	0,605	1,003	0,653	1,004	0,631	1,137
NPH	0,556	1,024	0,420	1,129	-0,074	0,721	0,338	0,837	0,424	0,806	0,379	0,754
NLH	0,499	0,966	0,604	1,034	-0,262	0,835	0,147	0,896	0,331	0,861	0,227	0,872
NLB	0,464	0,956	0,009	0,828	-0,180	1,083	0,238	0,891	0,102	0,924	0,170	0,926
MAB	0,352	1,239	0,131	1,154	-0,392	0,924	0,271	1,171	0,400	0,841	0,131	0,936
MDH	-0,170	0,810	0,097	1,106	0,002	0,884	0,545	0,894	-0,205	1,046	-0,440	1,387
OBH	0,385	0,897	0,607	1,013	0,285	0,869	0,155	0,582	0,564	0,802	0,423	0,699
OBB	-0,216	1,076	-0,296	1,378	-0,011	1,137	-0,459	0,890	-0,483	0,848	-0,663	0,916
DKB	0,566	0,901	0,473	1,029	0,156	0,893	0,199	0,980	0,601	0,974	0,654	0,823
ZMB	0,750	1,314	0,219	1,124	0,440	0,802	0,685	0,963	0,639	0,751	0,545	0,722
FMB	0,621	1,072	0,198	1,533	0,109	0,757	0,415	1,119	0,230	0,750	0,140	0,791
EKB	0,573	1,106	0,385	1,633	0,192	0,845	0,412	1,055	0,211	0,717	0,038	0,798
IML	0,242	1,187	0,154	1,760	-0,095	0,894	0,251	0,953	-0,172	0,967	-0,011	0,801
FRC	0,471	0,645	0,350	0,915	0,041	0,653	0,185	1,055	0,133	1,036	0,319	0,817
PAC	-0,482	2,175	0,147	0,734	-0,211	0,941	0,080	0,936	-0,428	0,852	0,193	0,867
OCC	0,076	0,950	0,215	1,032	0,010	0,913	-0,009	0,921	0,411	1,066	0,245	1,011
M9	0,429	0,799	0,456	1,224	0,209	0,926	0,382	0,861	0,505	1,039	0,103	0,829
M43	0,685	0,914	0,399	1,297	0,414	0,667	0,613	0,862	0,106	0,819	0,073	0,618
M46	0,658	1,333	0,113	1,093	0,241	0,711	0,608	1,000	0,548	1,126	0,404	0,722
M55	0,259	0,926	0,239	1,138	-0,493	0,987	-0,218	0,819	0,414	0,920	0,389	0,845

Tabla AIII.1a (Continuación).

Muestra Deform.	LAJU				NPRE				RPAM			
	D(17)		ND(21)		D(8)		ND(20)		D(23)		ND(23)	
	Vbe.	Media	D. E.	Media	D. E.	Media	D. E.	Media	D. E.	Media	D. E.	Media
GOL	0,129	0,678	0,786	0,572	-0,831	0,667	-0,668	1,129	-1,271	0,520	-0,550	0,894
BNL	0,437	0,726	0,570	1,107	-0,607	0,702	-0,981	0,966	-0,480	0,789	-0,591	1,032
BBH	0,715	1,006	0,713	0,933	-0,194	0,806	-0,653	0,878	0,247	0,966	-0,113	1,054
XCB	-0,560	0,648	-0,474	0,606	0,774	0,790	-0,343	0,805	0,613	0,702	-0,060	0,773
XFB	-0,662	0,619	-0,334	0,403	0,641	0,876	-0,464	0,900	0,475	0,995	-0,032	0,970
ZYB	-0,665	0,782	-0,227	0,672	-0,245	0,614	-0,035	0,869	0,246	0,808	-0,370	0,779
AUB	-0,355	0,558	-0,162	0,704	0,297	0,405	-0,279	0,811	0,420	0,675	-0,193	0,675
ASB	-0,325	0,608	-0,066	0,600	0,153	0,713	-0,581	1,056	0,330	0,909	-0,496	0,978
BPL	0,194	0,550	0,146	0,611	-0,990	0,834	-1,062	1,065	-0,684	0,965	-0,693	0,963
NPH	0,304	0,805	0,706	0,555	-0,614	1,112	-0,699	0,768	-0,059	0,772	-0,024	0,857
NLH	0,095	0,780	0,406	0,601	-0,565	0,632	-0,766	0,890	0,110	0,614	-0,017	0,893
NLB	-0,177	1,331	0,220	0,924	0,219	1,130	-0,491	1,269	0,051	1,160	0,082	0,964
MAB	-0,022	0,960	0,414	0,945	-0,113	1,270	-0,219	1,235	-0,004	1,302	0,003	1,204
MDH	-0,193	0,909	0,144	0,910	-0,818	1,432	-0,535	0,992	-0,360	0,676	-0,336	0,805
OBH	0,436	0,917	0,635	0,748	-0,005	0,962	-0,087	0,894	0,592	0,731	0,325	0,888
OBB	-0,004	0,828	0,407	0,764	0,308	0,562	-0,231	0,855	0,784	0,586	0,428	0,856
DKB	0,093	0,531	0,112	0,762	0,261	1,005	-0,015	1,014	-0,500	1,154	-0,018	0,840
ZMB	-0,333	0,681	0,312	0,809	-0,762	0,461	-0,223	0,969	-0,076	1,035	-0,352	1,109
FMB	-0,465	0,729	0,036	0,633	-0,105	0,968	-0,367	0,821	0,134	0,940	0,106	0,880
EKB	-0,482	0,676	0,139	0,691	0,037	1,085	-0,023	0,879	0,212	0,954	0,151	0,978
IML	-0,411	0,768	0,025	0,723	-0,480	1,067	-0,645	0,978	-0,494	0,655	-0,360	0,957
FRC	1,051	0,900	0,822	0,887	-0,623	0,858	-0,337	1,065	-0,538	0,795	-0,320	0,831
PAC	0,018	0,691	0,530	0,989	0,097	0,434	-0,200	0,811	-0,703	0,956	-0,041	0,841
OCC	0,793	0,846	0,623	0,916	-0,983	0,627	-0,464	1,112	-1,001	0,925	-0,429	0,709
M9	-0,640	0,771	-0,053	0,784	-0,363	0,601	-0,812	0,910	-0,266	1,151	-0,214	0,994
M43	-0,719	0,637	-0,127	0,646	-0,264	0,819	-0,863	0,812	-0,032	0,838	-0,236	0,845
M46	-0,570	0,788	0,143	0,787	-0,176	0,737	-0,184	0,969	0,146	0,972	-0,520	1,071
M55	0,443	0,843	0,685	0,814	-0,659	0,737	-0,991	0,948	0,082	0,857	-0,213	0,915

Tabla AIII.1a: (Continuación).

Muestra Deform.	DPA		TLAT				SGAX			
	ND(30)		D(10)		ND(39)		D(32)		ND(7)	
	Media	D. E.	Media	D. E.	Media	D. E.	Media	D. E.	Media	D. E.
GOL	0,741	0,607	-0,985	0,858	-0,633	0,551	-1,278	0,581	-0,930	0,888
BNL	0,835	0,783	-0,897	1,380	-0,521	0,687	-0,644	0,762	0,022	1,104
BBH	1,093	0,912	-0,106	0,893	-0,297	0,825	-0,308	0,505	-0,108	0,410
XCB	0,123	0,618	0,545	0,913	-0,332	0,674	0,472	0,830	0,117	0,495
XFB	0,163	0,725	0,383	0,950	-0,304	0,661	0,580	0,804	-0,121	0,481
ZYB	0,263	0,767	-0,775	0,611	-0,800	0,707	-0,402	0,994	-0,559	0,728
AUB	-0,087	0,817	-0,497	0,309	-0,817	0,592	-0,240	0,750	-0,526	0,539
ASB	0,414	1,023	-0,378	1,480	-0,451	0,863	0,127	0,937	-0,057	0,539
BPL	0,554	0,926	-1,099	1,438	-0,543	0,799	-0,163	0,953	0,038	1,152
NPH	0,559	0,807	-0,690	1,458	-0,608	0,791	-0,262	0,862	-0,174	0,753
NLH	0,862	0,787	-0,367	0,860	-0,661	0,974	-0,238	0,782	-0,250	0,937
NLB	0,392	0,805	-0,327	1,146	-0,570	0,872	0,222	1,219	-0,036	0,923
MAB	0,070	1,044	-0,159	0,865	0,068	0,854	0,234	1,099	-0,212	0,723
MDH	0,194	0,728	0,144	0,875	0,368	0,765	0,226	0,636	-0,213	1,221
OBH	0,608	1,063	-0,270	0,756	-0,433	0,771	-0,204	0,884	-0,207	1,086
OBB	1,275	0,947	-0,163	0,742	-0,268	0,471	0,049	0,780	0,091	0,828
DKB	0,200	0,734	-0,561	0,563	-1,147	0,809	-0,415	0,843	-0,722	0,907
ZMB	0,245	0,651	-0,680	0,953	-0,733	0,971	-0,376	0,805	-0,325	0,462
FMB	0,670	0,889	-1,096	0,758	-1,188	0,705	-0,513	0,974	-0,521	0,846
EKB	0,596	0,854	-1,038	0,830	-1,127	0,694	-0,456	0,967	-0,551	0,730
IML	-0,118	1,078	-0,591	1,057	-0,557	0,760	-0,134	0,844	-0,471	1,278
FRC	0,643	0,753	-0,758	0,774	-0,834	0,709	-1,106	0,694	-0,891	0,614
PAC	0,615	0,541	-0,100	1,010	-0,314	0,791	-0,353	0,650	-0,781	0,708
OCC	0,863	1,007	-0,757	0,603	-0,247	0,900	-0,863	0,933	-0,148	0,792
M9	0,260	0,933	-0,379	0,872	-0,739	0,632	0,015	0,969	-0,017	0,653
M43	0,413	0,896	-1,209	0,734	-1,117	0,713	-0,430	0,918	-0,523	0,824
M46	0,007	0,695	-0,540	0,863	-0,436	0,988	-0,256	0,857	-0,329	0,900
M55	0,568	0,829	-0,469	0,864	-0,809	0,931	-0,443	0,808	-0,752	0,870

Tabla AIII.1a: (Continuación).

Muestra Deform.	OLMO				BCS	
	D(10)		ND(8)		ND(24)	
Vbe.	Media	D. E.	Media	D. E.	Media	D. E.
GOL	-1,003	0,745	-0,472	0,881	0,964	0,657
BNL	-0,649	0,747	-0,667	0,890	0,057	0,678
BBH	-0,113	0,787	-0,066	0,340	-1,198	1,066
XCB	0,419	0,872	-1,027	0,827	-1,526	0,754
XFB	0,487	0,582	-0,654	0,613	-1,412	0,772
ZYB	-0,373	0,855	-0,787	0,769	-0,434	0,588
AUB	-0,252	0,561	-1,032	0,590	-0,920	0,432
ASB	-0,065	0,988	-0,983	1,118	-0,413	0,629
BPL	-0,352	0,389	-0,547	1,029	0,540	0,814
NPH	-0,560	0,810	-0,676	0,796	0,095	0,590
NLH	-0,489	0,677	-0,601	0,856	-0,073	0,515
NLB	0,418	1,030	0,364	1,016	0,298	0,907
MAB	0,087	1,082	-0,012	1,048	-0,064	0,756
MDH	0,719	0,421	0,557	0,823	1,062	0,614
OBH	-0,642	0,649	-0,823	0,694	-1,282	1,011
OBB	0,412	0,726	0,111	0,721	-0,051	0,758
DKB	-0,933	1,190	-0,968	0,857	-0,214	0,691
ZMB	-0,418	0,762	-0,501	0,899	0,474	0,837
FMB	-0,285	0,884	-0,718	0,930	-0,079	0,729
EKB	-0,167	0,813	-0,594	0,543	-0,005	0,772
IML	-0,275	0,487	-0,777	0,765	0,465	0,732
FRC	-0,546	0,924	-1,125	0,502	0,013	0,838
PAC	-0,508	0,836	0,269	0,767	0,716	0,837
OCC	-0,347	1,464	-0,337	0,910	0,173	0,951
M9	-0,034	0,853	-0,687	0,623	-0,823	0,931
M43	-0,397	0,881	-0,799	0,679	-0,101	0,784
M46	-0,306	0,753	-0,416	1,101	0,304	0,747
M55	-0,971	0,524	-0,881	0,667	-0,284	0,583

Tabla AIII.1b: Medias y Desviaciones Estándar para las variables de Howells y Martin y Saller (ver anexo I para una descripción de las variables), en función del origen geográfico y el sexo (F, femenino; M, masculino). Datos sin estandarizar, sólo individuos no deformados. Los códigos de los grupos son iguales a los de la Tabla 2. Tamaños muestrales entre paréntesis.

Muestra	TFMA				TFTE				SSCR			
	F (28)		M (17)		F (20)		M (24)		F (8)		M (14)	
	Vbe.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	
GOL	179,5	7,6	186,6	5,2	183,3	4,5	192,7	6,9	182,0	4,7	187,1	6,7
BNL	100,0	4,3	103,3	2,9	101,0	4,2	105,1	3,2	100,6	5,0	104,6	5,0
BBH	131,8	5,6	135,4	4,2	133,6	3,8	139,0	4,4	131,3	6,0	137,3	4,6
XCB	139,4	5,2	141,9	2,8	138,8	5,3	143,5	4,0	140,5	4,5	146,8	7,3
XFB	114,9	5,0	116,8	3,6	114,8	4,7	119,1	3,8	115,6	5,2	121,4	7,5
ZYB	134,7	5,7	142,9	4,0	135,7	4,9	144,9	4,8	138,6	6,2	145,5	5,9
AUB	126,8	5,2	131,8	4,0	129,4	4,3	135,9	4,6	128,6	6,3	134,9	10,7
ASB	107,1	4,5	110,1	3,7	108,5	3,9	112,0	4,3	108,4	6,6	112,8	7,2
BPL	99,9	4,8	101,8	3,5	99,3	3,6	102,1	3,2	101,0	4,7	99,9	5,1
NPH	69,7	4,4	73,0	3,5	73,6	3,5	76,5	4,8	71,9	5,9	78,0	4,0
NLH	50,8	3,6	52,9	2,2	51,5	2,5	54,3	2,7	51,8	5,7	55,8	3,0
NLB	24,3	1,7	24,7	1,5	24,1	1,3	25,4	2,1	25,3	1,0	25,5	2,1
MAB	63,2	2,9	65,0	3,2	63,0	2,4	66,4	3,4	64,9	2,5	68,1	4,3
MDH	22,4	5,0	28,7	3,5	24,1	5,0	29,1	3,4	23,2	4,4	29,7	2,5
OBH	35,4	2,2	35,8	1,6	35,1	2,2	36,0	1,5	36,1	1,6	36,6	2,3
OBB	40,7	2,3	42,4	2,1	41,1	1,7	44,0	2,1	41,9	2,8	43,9	2,5
DKB	21,1	2,4	21,4	1,7	21,0	2,2	21,7	2,3	21,5	1,2	23,6	2,4
ZMB	88,1	4,0	93,1	3,3	90,9	4,0	98,4	5,4	92,3	5,8	100,1	5,7
FMB	96,7	4,2	101,2	3,3	98,2	2,6	103,7	3,7	99,6	3,9	103,9	5,3
EKB	97,4	3,9	100,5	3,1	98,1	3,0	103,5	3,6	99,9	3,7	104,5	4,4
IML	29,4	2,1	32,9	3,8	29,8	1,9	32,2	3,2	28,6	2,8	33,4	2,8
FRC	109,4	4,5	111,1	5,9	111,6	3,7	117,5	5,2	112,3	4,3	116,2	4,2
PAC	107,4	5,7	112,4	5,5	110,2	6,3	115,4	6,0	104,5	5,7	110,5	5,0
OCC	97,0	5,3	97,5	4,4	97,5	5,6	98,3	5,3	97,2	4,8	96,6	5,0
M9	94,2	4,4	96,5	2,5	93,7	3,3	97,1	3,8	95,6	3,7	98,2	4,5
M43	105,0	4,3	110,3	3,3	107,2	2,7	112,7	4,3	107,8	4,0	113,3	5,1
M46	96,2	4,3	100,7	4,0	97,4	3,4	104,0	4,7	100,6	5,4	104,7	5,1
M55	51,3	3,2	53,4	3,0	51,9	2,2	54,4	2,8	51,6	5,0	54,8	2,6

Tabla All.1b: (Continuación).

Muestra	LACH				NECH				NERN				
	Sexo F (7)		Sexo M (5)		Sexo F (14)		Sexo M (13)		Sexo F (10)		Sexo M (6)		
	Vbe.	Media	D.E.	Media	D.E.	Vbe.	Media	D.E.	Vbe.	Media	D.E.	Vbe.	Media
GOL	179,3	6,3	185,6	3,4	177,3	6,3	184,9	9,1	173,2	7,2	183,2	6,1	
BNL	99,9	5,2	101,6	4,9	100,1	3,9	104,5	4,5	99,5	5,0	106,5	5,4	
BBH	135,1	6,9	135,8	4,0	134,8	5,1	139,0	5,6	138,0	5,6	142,5	8,7	
XCB	145,4	6,4	145,2	2,9	141,2	4,6	143,6	5,6	138,4	3,6	141,7	7,6	
XFB	117,9	8,1	121,0	4,3	117,1	4,9	119,3	4,9	115,6	3,3	119,0	5,9	
ZYB	139,0	12,7	143,6	4,3	135,5	9,0	147,0	6,2	131,6	3,3	140,3	4,1	
AUB	131,7	10,2	136,0	3,1	127,5	8,6	134,6	6,1	125,9	2,7	133,2	6,4	
ASB	109,2	7,7	110,3	2,5	109,2	3,9	113,0	5,0	108,4	3,9	109,9	5,1	
BPL	95,1	4,7	100,2	3,2	101,5	4,7	102,1	5,4	99,6	5,6	105,0	5,8	
NPH	73,0	6,2	74,4	5,9	71,2	4,6	76,0	4,3	72,1	2,8	75,2	5,9	
NLH	53,3	2,9	53,2	4,1	50,7	3,1	53,2	3,3	51,3	2,5	52,8	3,9	
NLB	24,7	0,9	25,5	2,2	25,3	1,2	25,8	2,0	25,3	1,6	25,5	1,9	
MAB	64,6	4,1	67,0	4,2	65,1	4,0	67,5	4,3	64,0	1,8	68,1	4,9	
MDH	24,6	4,9	28,6	3,8	25,7	2,3	31,0	4,3	22,8	4,6	26,0	6,8	
OBH	36,7	2,7	36,8	1,3	35,5	1,4	36,1	1,0	36,2	1,6	36,5	1,3	
OBB	39,3	3,7	42,4	1,8	39,7	2,0	40,9	2,0	39,0	2,1	40,7	2,1	
DKB	21,9	2,5	23,8	1,9	21,4	2,3	22,8	2,2	22,3	2,1	24,3	1,0	
ZMB	93,1	7,2	99,8	4,1	95,4	4,4	102,3	5,7	94,2	2,9	102,7	4,5	
FMB	96,7	7,5	103,2	3,3	98,4	5,4	102,9	3,2	96,5	2,7	103,2	3,7	
EKB	97,7	8,0	103,0	3,2	98,3	4,8	102,3	3,3	96,4	3,1	101,8	2,8	
IML	28,6	4,9	33,0	6,2	29,7	2,3	32,2	3,5	28,8	1,6	31,5	3,6	
FRC	110,9	6,1	114,4	3,0	111,1	5,4	112,2	6,1	110,7	3,8	114,2	5,8	
PAC	109,1	6,7	112,4	5,0	109,6	5,6	110,9	8,4	109,0	7,9	113,5	5,5	
OCC	97,4	7,2	98,4	5,8	94,9	5,3	98,2	6,2	97,1	7,1	99,3	5,0	
M9	95,9	6,0	97,0	3,7	94,8	3,8	97,7	3,2	92,7	3,8	98,0	2,1	
M43	106,6	7,3	111,5	2,7	107,9	4,3	112,0	3,2	104,7	3,1	110,8	1,7	
M46	98,3	7,0	105,9	2,7	101,9	5,2	106,9	5,1	100,8	3,2	106,0	4,6	
M55	52,6	3,3	52,0	4,1	49,7	3,0	52,4	2,7	51,8	2,7	54,3	3,6	

Tabla AIII.1b: (Continuación).

Muestra	LAJU				NPRE				RPAM			
	F (11)		M (10)		F (18)		M (2)		F (15)		M (8)	
	Vbe.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	
GOL	181,7	4,7	189,1	5,7	167,5	8,6	192,5	0,7	171,0	8,9	175,4	5,1
BNL	102,3	4,1	103,7	5,7	93,4	3,5	106,0	1,4	96,3	4,8	99,3	4,7
BBH	138,8	5,7	142,6	5,8	130,0	5,5	138,3	0,4	132,6	5,5	139,9	7,5
XCB	134,6	4,6	138,8	4,9	135,2	6,0	145,5	0,7	139,1	6,1	139,3	4,7
XFB	112,0	2,4	116,5	2,7	111,2	5,7	118,0	1,4	114,2	6,4	118,0	5,6
ZYB	131,5	5,5	139,2	3,3	132,4	5,2	144,5	12,0	130,8	5,4	137,8	5,2
AUB	123,9	6,0	129,5	3,6	121,6	4,7	139,5	2,1	124,3	4,9	127,8	3,9
ASB	106,9	3,0	111,5	2,6	104,4	4,8	114,3	1,8	105,2	4,5	109,4	5,0
BPL	99,1	2,5	99,9	3,5	90,7	3,8	105,5	6,4	94,9	4,7	95,1	5,1
NPH	74,2	1,9	76,7	3,8	65,5	3,0	78,0	2,8	70,1	4,8	72,7	3,8
NLH	52,0	1,9	53,6	2,2	47,2	2,9	53,5	0,7	50,2	2,7	52,4	4,0
NLB	25,3	1,2	25,7	2,1	24,0	2,3	24,0	2,8	25,1	1,9	25,4	1,5
MAB	65,7	3,3	67,8	3,3	62,5	3,4	73,5	3,5	64,4	4,4	65,9	3,6
MDH	24,7	4,7	28,9	2,0	21,2	3,4	32,8	0,4	23,3	2,6	26,2	3,8
OBH	36,7	1,3	36,9	2,0	35,0	1,9	36,3	1,8	36,5	1,7	35,3	1,8
OBB	41,4	1,9	43,2	1,5	40,0	2,0	41,6	0,6	41,3	1,8	43,5	2,3
DKB	21,3	1,8	22,6	1,6	21,0	2,2	24,0	1,4	21,5	2,0	21,5	1,5
ZMB	93,6	4,6	100,1	3,9	90,8	4,6	101,6	9,1	91,3	5,6	94,9	6,2
FMB	96,7	3,1	101,6	1,7	95,0	3,0	102,3	5,2	97,3	3,4	101,4	3,8
EKB	97,4	3,4	101,1	1,7	96,8	3,3	101,7	4,7	97,4	3,7	101,3	4,1
IML	29,7	2,5	30,7	1,4	26,5	2,6	33,0	4,2	28,4	2,9	29,3	2,6
FRC	113,5	4,9	116,9	5,1	106,3	5,2	119,0	0,0	107,4	4,7	110,4	4,2
PAC	112,2	8,3	115,2	7,4	105,1	5,3	120,0	7,1	107,9	7,0	110,6	6,3
OCC	98,2	3,0	102,9	7,5	92,3	6,9	100,0	4,2	93,6	4,6	93,9	4,0
M9	92,3	3,3	96,7	2,9	89,4	3,8	96,1	2,7	93,4	4,4	93,6	2,6
M43	104,1	3,3	109,5	2,3	100,6	3,3	109,7	4,6	104,4	3,7	107,8	3,5
M46	99,7	4,9	104,3	2,8	97,2	4,0	108,5	10,6	97,5	5,4	98,6	4,6
M55	52,4	2,8	56,0	3,0	46,5	3,2	53,0	2,8	49,7	2,4	52,3	4,5

Tabla All.1b: (Continuación).

Muestra	DPAR				TLAT				SGAX			
	Sexo F (18)		Sexo M (12)		Sexo F (15)		Sexo M (24)		Sexo F (4)		Sexo M (3)	
	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.
GOL	182,2	5,9	187,3	4,2	168,6	5,8	176,8	4,2	169,0	2,7	170,7	12,7
BNL	103,1	3,5	105,2	3,6	96,1	3,8	100,1	2,6	98,1	3,5	103,3	7,0
BBH	142,3	5,2	143,2	5,5	132,6	4,3	136,8	5,3	133,9	2,8	137,7	2,5
XCB	139,6	4,6	142,7	5,0	138,0	5,9	138,2	4,2	140,3	4,8	141,7	1,2
XFB	115,4	4,7	119,3	4,3	114,6	4,6	115,0	3,2	113,8	3,4	117,3	3,0
ZYB	135,4	4,9	141,5	5,5	127,1	5,6	135,7	4,2	130,0	5,4	136,0	5,0
AUB	124,3	5,8	130,2	5,9	120,1	5,0	124,4	3,5	120,8	3,8	127,7	4,7
ASB	110,0	5,7	112,8	3,2	106,0	3,9	109,0	4,1	107,3	3,0	111,3	2,3
BPL	99,8	4,0	103,7	5,4	94,1	4,4	97,7	3,7	98,8	1,6	99,0	9,2
NPH	73,2	3,8	75,9	5,1	65,5	3,9	71,1	4,3	68,8	2,8	73,0	6,2
NLH	53,4	2,3	55,2	3,2	47,9	2,9	50,4	3,8	48,5	3,5	53,0	3,0
NLB	25,9	1,3	25,6	1,6	23,4	1,8	24,6	1,3	25,0	0,8	25,0	2,6
MAB	64,3	3,7	66,9	3,6	63,6	3,1	67,3	2,8	63,8	2,5	65,3	2,9
MDH	25,4	2,6	28,3	3,0	25,6	3,4	29,8	2,7	24,8	3,4	25,7	6,1
OBH	36,1	2,4	37,7	1,9	34,1	1,7	34,9	1,6	35,0	2,2	35,0	3,0
OBB	43,8	1,7	44,4	2,5	40,1	1,0	41,5	1,1	41,3	2,2	41,7	1,2
DKB	21,8	1,7	22,3	1,5	18,4	2,3	19,7	1,4	19,5	1,3	20,7	3,2
ZMB	94,9	3,5	97,5	2,5	88,2	7,2	94,5	3,3	91,5	2,4	95,4	2,5
FMB	100,2	3,4	102,6	3,3	91,9	3,0	96,5	2,7	95,5	3,8	98,0	3,0
EKB	100,3	2,6	101,2	3,9	92,3	3,2	96,2	2,4	95,5	3,8	97,4	0,5
IML	28,5	3,5	31,2	2,9	26,8	3,0	30,1	1,7	27,5	2,4	30,0	6,0
FRC	112,6	4,3	115,7	3,8	103,9	4,1	108,2	3,8	105,0	1,4	106,3	5,5
PAC	113,6	3,8	115,0	4,7	106,3	6,9	108,5	5,5	105,0	4,5	101,7	3,5
OCC	102,4	6,9	100,8	4,7	92,6	5,4	96,9	5,5	94,0	1,6	97,7	8,1
M9	94,2	4,3	97,3	3,0	91,2	2,7	92,8	2,2	93,3	2,1	96,0	3,6
M43	107,4	4,1	110,4	3,5	100,1	3,9	105,0	2,5	103,8	3,2	106,0	4,0
M46	99,3	2,5	103,1	4,6	96,3	7,0	101,9	3,4	99,3	3,5	99,3	4,6
M55	52,4	2,6	55,0	3,3	47,5	2,9	50,5	3,5	47,0	3,8	51,7	1,5

Tabla AIII.1b: (Continuación).

Muestra	OLMO				BCS			
	F (4)		M (4)		F (12)		M (12)	
	Vbe.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media
GOL	167,8	3,2	181,0	10,4	184,1	5,6	189,9	6,2
BNL	94,5	4,2	100,5	3,9	99,7	3,3	101,8	2,7
BBH	133,7	2,2	138,5	2,2	125,6	5,3	133,0	7,1
XCB	131,0	6,2	133,8	7,4	124,9	6,0	132,4	4,7
XFB	111,3	4,2	113,2	3,8	104,0	4,5	111,1	4,7
ZYB	126,3	4,8	137,0	5,7	130,5	3,9	137,4	4,1
AUB	115,3	1,7	126,0	5,0	117,5	3,6	125,3	2,1
ASB	103,5	3,5	106,4	7,0	105,5	2,4	109,6	3,4
BPL	95,6	6,8	96,6	4,1	102,0	5,0	101,2	2,6
NPH	66,8	5,4	69,5	3,1	70,3	2,7	74,3	3,7
NLH	47,8	2,1	51,0	4,1	49,4	2,1	53,0	1,3
NLB	25,0	2,0	26,5	1,7	25,3	1,6	26,0	1,7
MAB	62,0	4,1	68,8	1,0	63,7	3,2	66,6	1,9
MDH	26,0	2,8	30,8	3,9	27,7	1,8	32,9	2,7
OBH	33,9	1,3	33,5	1,7	32,7	2,1	32,8	2,3
OBB	40,3	1,0	43,0	2,2	40,3	1,8	42,2	1,7
DKB	19,0	2,7	20,0	0,8	21,3	1,1	21,1	1,9
ZMB	89,8	5,0	95,5	5,1	94,6	4,5	100,8	4,3
FMB	93,8	4,7	98,5	3,0	96,5	2,5	100,8	3,4
EKB	94,5	2,4	98,3	2,1	97,2	2,6	100,2	3,5
IML	25,3	2,1	30,5	1,9	29,9	1,7	33,3	2,6
FRC	101,8	3,0	107,5	1,9	107,7	4,0	114,1	5,0
PAC	110,9	5,1	112,6	7,1	110,6	5,8	119,3	5,6
OCC	94,0	6,9	95,0	5,0	97,3	6,3	98,0	5,6
M9	91,0	2,7	93,0	2,4	89,7	3,0	93,2	4,3
M43	102,3	3,1	105,5	2,9	104,5	2,5	109,3	4,2
M46	95,7	5,7	102,8	6,2	99,8	3,2	105,9	4,4
M55	47,5	2,4	50,0	2,6	48,8	2,6	52,8	1,2

Tabla AIII.2: Medias y Desviaciones Estándar para los índices volumétricos y morfométricos de los componentes funcionales (ver anexo I para una descripción de las variables), en función del origen geográfico y el sexo (F, femenino; M, masculino). Datos sin estandarizar, sólo individuos no deformados. Los códigos de los grupos son iguales a los de la Tabla 2. Tamaños muestrales entre paréntesis.

Muestra	TFMA				TFTE				SSCR			
	F (28)		M (17)		F (20)		M (24)		F (8)		M (14)	
	Vbe.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	
IVN	146,6	4,7	150,6	2,7	148,2	3,4	154,2	3,1	147,2	3,2	152,6	3,7
IVF	86,8	3,0	89,5	2,1	88,1	2,3	91,1	2,9	88,5	4,2	91,4	2,6
IVNA	113,0	4,0	115,0	3,0	114,3	3,3	119,2	3,1	113,7	3,8	117,8	4,0
IVNM	96,6	6,2	99,1	5,5	94,5	4,8	96,5	4,1	93,5	2,2	93,5	6,8
IVNP	68,1	6,8	69,4	6,3	70,9	6,1	74,2	8,3	70,1	3,4	71,5	8,0
IVOT	14,7	0,9	15,3	0,6	15,5	1,2	15,8	1,1	15,7	1,6	15,2	0,7
INT	292,4	12,8	298,9	10,5	295,2	8,0	305,6	10,8	292,9	7,7	298,0	10,1
IVO	42,2	1,4	43,2	1,5	42,5	1,4	44,0	1,4	42,8	2,0	43,5	1,7
IVR	40,1	1,5	41,6	1,7	40,5	1,5	42,4	1,8	40,9	1,8	42,4	1,7
IVM	58,1	2,4	60,3	1,6	58,2	2,7	61,0	2,7	58,5	2,9	61,4	2,1
IVA	41,7	2,5	43,3	2,4	43,9	1,9	45,0	2,9	43,0	2,7	45,4	2,5
IFT	182,2	4,2	188,4	6,0	185,0	4,0	192,4	6,4	185,1	8,6	192,7	5,1
IMNF	1,7	0,1	1,7	0,1	1,7	0,1	1,7	0,0	1,7	0,1	1,7	0,0
IMNA	38,7	1,0	38,5	1,2	38,7	1,0	39,0	1,1	38,8	0,8	39,6	1,5
IMNM	33,0	1,5	33,2	1,2	32,0	1,5	31,6	1,3	31,9	0,6	31,4	1,8
IMNP	23,3	1,7	23,2	1,6	24,0	1,6	24,2	2,1	23,9	1,0	24,0	2,4
IMOT	5,0	0,4	5,1	0,3	5,3	0,4	5,2	0,4	5,3	0,5	5,1	0,3
IMO	23,2	0,8	22,9	0,6	23,0	0,6	22,9	0,8	23,1	0,7	22,6	0,6
IMR	22,0	0,6	22,1	0,5	21,9	0,9	22,1	0,8	22,1	0,4	22,0	0,8
IMM	31,9	1,2	32,0	0,4	31,4	1,1	31,7	0,7	31,6	0,4	31,9	0,9
IMA	22,9	1,1	23,0	0,8	23,7	0,7	23,4	1,0	23,2	0,6	23,6	1,0

Tabla AIII.2: (Continuación).

Muestra	LACH				NECH				NERN			
	F (7)		M (5)		F (14)		M (13)		F (10)		M (6)	
	Vbe.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media
IVN	149,3	5,5	152,0	2,8	148,4	3,3	152,1	4,3	147,4	3,2	152,2	4,8
IVF	87,3	4,9	89,7	3,5	88,1	3,0	91,1	3,0	87,3	2,5	91,8	4,4
IVNA	115,9	6,3	117,7	3,5	114,6	2,9	115,9	3,4	114,2	3,4	117,9	4,3
IVNM	95,2	8,2	99,2	8,2	96,9	6,0	96,8	6,6	99,7	6,1	100,5	11,9
IVNP	71,3	6,2	70,7	3,0	70,7	4,1	72,9	5,4	70,9	6,4	70,4	6,8
IVOT	15,1	0,2	15,0	1,3	14,9	0,5	15,0	0,6	15,4	0,9	15,7	1,1
INT	297,5	15,8	302,6	11,2	297,1	8,1	300,6	9,7	300,2	12,9	304,5	20,1
IVO	42,2	2,4	43,0	1,3	42,2	1,1	43,2	1,1	41,9	1,3	43,3	1,0
IVR	40,2	2,0	41,6	1,7	40,0	1,7	41,8	1,8	40,6	1,9	42,1	2,4
IVM	58,9	3,1	59,8	2,1	58,4	1,3	58,4	2,1	57,0	1,1	56,9	0,6
IVA	42,4	3,2	45,1	2,1	42,8	2,9	45,5	2,1	43,6	2,6	45,2	3,5
IFT	183,7	8,5	189,5	5,4	183,4	4,4	188,9	5,2	183,2	3,9	187,5	6,9
IMNF	1,7	0,1	1,7	0,0	1,7	0,1	1,7	0,0	1,7	0,0	1,7	0,1
IMNA	39,0	1,9	38,9	0,7	38,6	1,3	38,6	1,0	38,1	1,1	38,8	1,6
IMNM	32,0	1,5	32,8	1,6	32,6	1,5	32,2	1,5	33,2	1,1	32,9	1,9
IMNP	24,0	1,4	23,4	1,3	23,8	1,0	24,3	1,6	23,6	1,5	23,1	1,3
IMOT	5,1	0,2	5,0	0,4	5,0	0,2	5,0	0,3	5,1	0,3	5,2	0,7
IMO	22,9	0,8	22,7	0,4	23,0	0,7	22,9	0,6	22,9	0,8	23,1	0,6
IMR	21,9	0,7	22,0	0,7	21,8	0,7	22,1	0,5	22,2	0,8	22,4	0,5
IMM	32,1	1,0	31,5	0,8	31,9	0,8	30,9	0,8	31,1	0,8	30,4	0,9
IMA	23,1	1,0	23,8	0,7	23,3	1,2	24,1	0,8	23,8	1,1	24,1	1,0

Tabla AIII.2: (Continuación).

Muestra	LAJU				NPRE				RPAM			
	F (11)		M (10)		F (18)		M (2)		F (15)		M (8)	
	Vbe.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media
IVN	148,8	3,0	153,4	4,3	141,3	4,7	154,7	1,6	144,5	5,0	147,4	2,8
IVF	87,9	1,5	90,4	2,2	81,0	1,8	92,5	3,9	85,3	3,7	86,5	2,7
IVNA	114,8	3,6	118,4	4,2	110,1	4,5	117,9	4,4	111,7	4,1	116,1	3,9
IVNM	94,1	6,9	96,7	5,1	90,6	6,4	93,6	8,1	94,6	7,2	92,3	9,8
IVNP	65,2	3,2	70,5	4,1	66,3	3,4	77,6	8,7	68,0	6,2	70,4	2,4
IVOT	15,9	1,4	17,1	1,9	13,1	1,6	15,5	0,9	13,9	1,3	13,7	1,8
INT	290,0	10,1	302,7	10,3	280,0	11,8	304,6	11,5	288,2	12,6	292,5	10,6
IVO	42,6	1,2	43,1	1,4	40,4	1,6	42,4	0,8	41,7	1,5	42,3	1,7
IVR	41,0	1,1	42,8	1,5	37,3	1,5	40,9	3,4	39,7	1,4	40,8	2,3
IVM	55,6	2,9	57,7	2,4	52,6	2,6	60,9	6,1	54,3	2,9	56,6	3,7
IVA	44,8	1,8	46,0	2,3	40,5	2,9	49,4	0,1	42,3	3,1	42,8	1,6
IFT	184,0	5,9	189,6	4,2	170,7	5,1	193,7	8,9	177,9	6,2	182,5	6,9
IMNF	1,7	0,0	1,7	0,1	1,7	0,0	1,7	0,1	1,7	0,1	1,7	0,0
IMNA	39,6	0,6	39,1	1,4	39,3	1,3	38,7	2,9	38,8	1,8	39,7	1,7
IMNM	32,4	1,4	31,9	0,9	32,3	1,4	30,7	1,5	32,8	1,6	31,5	2,5
IMNP	22,5	1,4	23,3	0,9	23,7	1,0	25,4	1,9	23,6	1,6	24,1	1,2
IMOT	5,5	0,4	5,7	0,6	4,7	0,5	5,1	0,5	4,8	0,4	4,7	0,5
IMO	23,1	0,6	22,7	0,7	23,7	0,8	21,9	1,4	23,4	0,5	23,2	0,5
IMR	22,3	0,3	22,6	0,6	21,8	0,9	21,1	0,8	22,3	0,4	22,3	1,1
IMM	30,2	0,9	30,4	0,9	30,8	1,0	31,4	1,7	30,5	1,1	31,0	1,1
IMA	24,3	0,5	24,3	1,1	23,7	1,5	25,5	1,1	23,7	1,4	23,5	0,8

Tabla AIII.2: (Continuación).

Muestra	DPAR				TLALT				SGAX			
	F (18)		M (12)		F (15)		M (24)		F (4)		M (3)	
	Vbe.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media
IVN	152,0	3,9	154,8	3,0	143,4	3,2	147,0	2,6	144,9	1,9	146,1	4,0
IVF	88,3	3,1	91,4	2,9	82,5	3,0	86,4	2,0	85,9	1,7	88,5	6,1
IVNA	115,9	4,0	118,9	2,7	110,4	2,9	113,2	3,2	111,3	0,6	113,7	3,6
IVNM	102,8	5,5	101,8	4,4	87,9	5,6	90,6	4,1	84,1	2,5	85,3	1,2
IVNP	71,0	5,6	74,0	5,4	72,9	3,4	73,6	3,1	70,6	2,9	76,2	6,2
IVOT	14,4	1,1	14,4	0,9	14,0	1,3	15,1	1,0	13,8	0,6	15,0	1,2
INT	304,0	11,2	309,2	7,9	285,1	8,2	292,6	7,3	279,8	4,6	290,1	10,6
IVO	42,9	1,5	43,7	1,6	40,9	0,9	42,2	1,0	41,6	1,7	42,2	1,1
IVR	41,2	0,9	41,9	1,6	38,0	1,7	39,9	1,3	38,9	1,7	40,3	1,9
IVM	57,1	2,5	60,2	2,6	51,9	3,1	56,0	2,5	53,9	2,5	57,2	3,1
IVA	42,6	2,6	44,1	2,9	40,1	2,8	44,3	2,1	41,2	3,9	43,2	5,0
IFT	183,9	4,8	190,0	6,5	170,9	6,8	182,3	4,8	175,6	2,8	182,9	10,1
IMNF	1,7	0,0	1,7	0,1	1,7	0,1	1,7	0,0	1,7	0,0	1,7	0,1
IMNA	38,1	0,9	38,5	0,9	38,7	1,0	38,7	0,9	39,8	0,7	39,2	0,8
IMNM	33,8	1,2	32,9	1,1	30,8	1,4	31,0	1,1	30,0	0,6	29,4	1,1
IMNP	23,3	1,4	23,9	1,5	25,6	1,1	25,2	0,6	25,2	0,6	26,2	1,2
IMOT	4,7	0,4	4,7	0,3	4,9	0,3	5,2	0,4	4,9	0,2	5,2	0,2
IMO	23,3	0,7	23,0	0,6	23,9	0,8	23,1	0,6	23,7	1,2	23,1	1,2
IMR	22,4	0,5	22,1	0,6	22,3	0,9	21,9	0,5	22,1	0,8	22,0	0,5
IMM	31,0	0,9	31,7	1,0	30,3	0,8	30,7	0,9	30,7	1,1	31,3	0,1
IMA	23,2	1,2	23,2	1,0	23,5	0,9	24,3	0,8	23,4	2,2	23,5	1,5

Tabla AIII.2: (Continuación).

Muestra	OLMO				BCS				
	Sexo	F (4)		M (4)		F (12)		M (12)	
	Vbe.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.
IVN		141,6	1,8	146,7	3,2	140,1	4,8	147,5	4,5
IVF		83,4	3,9	85,4	1,6	86,3	2,0	88,8	2,7
IVNA		108,6	1,5	113,4	0,4	107,1	3,6	114,2	4,2
IVNM		85,8	6,4	82,8	4,9	85,8	4,0	90,8	4,4
IVNP		63,2	19,1	74,7	9,0	76,1	5,2	75,5	6,1
IVOT		14,2	1,1	14,9	0,8	16,6	1,5	17,7	1,7
INT		271,8	21,4	285,7	9,9	285,6	10,2	298,2	12,4
IVO		40,9	0,6	42,2	1,7	41,2	1,1	41,9	1,7
IVR		39,0	0,9	40,8	2,4	39,5	1,4	41,8	1,0
IVM		52,3	3,1	57,0	3,3	55,8	1,9	59,4	2,3
IVA		41,9	2,7	44,8	2,2	43,8	2,0	45,0	2,2
IFT		174,1	6,0	184,9	7,6	180,2	4,0	188,1	4,8
IMNF		1,7	0,1	1,7	0,0	1,6	0,1	1,7	0,0
IMNA		40,1	2,8	39,7	1,6	37,5	0,9	38,3	1,0
IMNM		31,7	3,0	29,0	1,5	30,0	1,0	30,5	1,2
IMNP		22,9	5,7	26,1	2,5	26,6	1,4	25,3	1,3
IMOT		5,3	0,7	5,2	0,3	5,8	0,4	5,9	0,4
IMO		23,5	0,6	22,8	0,3	22,8	0,5	22,3	0,6
IMR		22,4	0,6	22,1	0,5	21,9	0,6	22,2	0,7
IMM		30,0	1,1	30,8	1,0	30,9	0,8	31,6	0,8
IMA		24,1	0,8	24,3	1,3	24,3	0,9	23,9	0,8

Tabla AIII.3: Frecuencias de los rasgos epigenéticos estudiados (ver Anexo 1 para una descripción de las variables), en función del origen geográfico, el sexo y la deformación artificial. Los códigos de los grupos son iguales a los de la Tabla 2. n: número de cráneos estudiados; +: número de cráneos con el rasgo presente; %: porcentaje de individuos con el rasgo presente.

Muestra	SUME			HESU			FOSU			SUIN			FOIM			FEAE		
	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%
TFMA	48	1	2,08	48	34	70,83	48	22	45,83	48	13	27,08	48	6	12,50	46	39	84,78
TFTE	53	1	1,89	53	31	58,49	53	31	58,49	52	15	28,85	52	5	9,62	53	49	92,45
SSCR	34	3	8,82	34	18	52,94	34	15	44,12	34	7	20,59	34	3	8,82	30	24	80,00
LACH	41	0	0,00	41	19	46,34	41	23	56,10	41	21	51,22	41	7	17,07	39	30	76,92
NECH	52	1	1,92	52	23	44,23	52	30	57,69	52	21	40,38	52	11	21,15	40	24	60,00
NERN	61	0	0,00	61	35	57,38	61	25	40,98	61	19	31,15	61	8	13,11	47	34	72,34
LAJU	38	3	7,89	38	24	63,16	38	12	31,58	37	6	16,22	37	13	35,14	34	16	47,06
NPRE	28	3	10,71	28	13	46,43	28	14	50,00	23	9	39,13	26	5	19,23	26	16	61,54
RPAM	46	29	63,04	46	21	45,65	46	22	47,83	46	27	58,70	46	9	19,57	44	36	81,82
DPAR	30	3	10,00	30	12	40,00	30	20	66,67	27	11	40,74	30	5	16,67	17	16	94,12
TLALT	48	2	4,17	48	27	56,25	48	26	54,17	48	32	66,67	48	7	14,58	47	45	95,74
SGAX	39	0	0,00	39	17	43,59	39	24	61,54	39	22	56,41	39	11	28,21	25	25	100,00
OLMO	18	0	0,00	18	7	38,89	18	9	50,00	18	13	72,22	18	6	33,33	11	10	90,91
BCS	24	0	0,00	24	13	54,17	24	13	54,17	24	8	33,33	24	4	16,67	20	20	100,00
NOA	25	9	36,00	25	16	64,00	25	10	40,00	25	12	48,00	25	7	28,00	25	12	48,00
NCHIL	44	0	0,00	44	18	40,91	44	21	47,73	43	25	58,14	43	2	4,65	44	37	84,09
CUYO	29	7	24,14	29	14	48,28	29	16	55,17	29	12	41,38	29	7	24,14	28	8	28,57
Total	658	62	9,42	658	342	51,98	658	333	50,61	647	273	42,19	653	116	17,76	576	441	76,56
Muestra	FEPO			ESTR			FONA			TUZI			FOCI			HUEP		
	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%
TFMA	47	43	91,49	48	1	2,08	46	28	60,87	48	19	39,58	48	42	87,50	48	5	10,42
TFTE	53	51	96,23	53	1	1,89	48	29	60,42	53	24	45,28	53	46	86,79	50	2	4,00
SSCR	32	27	84,38	34	0	0,00	32	20	62,50	34	20	58,82	34	31	91,18	31	1	3,23
LACH	41	34	82,93	41	0	0,00	34	19	55,88	41	26	63,41	41	33	80,49	40	5	12,50
NECH	46	40	86,96	52	0	0,00	46	19	41,30	52	31	59,62	52	48	92,31	49	2	4,08
NERN	53	46	86,79	61	1	1,64	56	29	51,79	61	36	59,02	61	49	80,33	57	5	8,77
LAJU	34	28	82,35	38	1	2,63	31	8	25,81	38	12	31,58	37	28	75,68	35	4	11,43
NPRE	26	22	84,62	28	0	0,00	19	10	52,63	27	8	29,63	27	22	81,48	24	4	16,67
RPAM	45	42	93,33	46	0	0,00	41	31	75,61	46	21	45,65	46	38	82,61	45	5	11,11
DPAR	21	20	95,24	30	0	0,00	23	18	78,26	29	12	41,38	30	26	86,67	29	3	10,34
TLALT	44	43	97,73	48	0	0,00	45	31	68,89	48	26	54,17	48	33	68,75	46	5	10,87
SGAX	26	26	100,00	39	1	2,56	36	32	88,89	39	21	53,85	39	33	84,62	34	1	2,94
OLMO	15	13	86,67	18	1	5,56	17	13	76,47	17	8	47,06	17	14	82,35	16	0	0,00
BCS	20	19	95,00	24	1	4,17	23	21	91,30	24	11	45,83	24	23	95,83	23	0	0,00
NOA	25	23	92,00	25	0	0,00	20	16	80,00	25	19	76,00	25	19	76,00	25	1	4,00
NCHIL	44	43	97,73	44	0	0,00	41	26	63,41	44	27	61,36	43	40	93,02	43	3	6,98
CUYO	28	21	75,00	29	0	0,00	29	15	51,72	29	18	62,07	29	25	86,21	29	1	3,45
Total	600	541	90,17	658	7	1,06	587	365	62,18	655	339	51,76	654	550	84,10	624	47	7,53

Tabla All.3: (continuación).

Muestra	WOCO			WOBR			WOSA			WOAP			WOLA			WOAS		
	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%
TFMA	41	2	4,88	40	0	0,00	45	1	2,22	48	3	6,25	48	8	16,67	47	4	8,51
TFTE	44	2	4,55	48	0	0,00	48	1	2,08	51	1	1,96	51	6	11,76	52	2	3,85
SSCR	28	1	3,57	30	0	0,00	31	4	12,90	31	5	16,13	30	13	43,33	31	5	16,13
LACH	40	3	7,50	40	0	0,00	40	2	5,00	40	5	12,50	40	17	42,50	40	4	10,00
NECH	45	1	2,22	44	0	0,00	42	2	4,76	45	2	4,44	48	19	39,58	50	1	2,00
NERN	55	1	1,82	51	0	0,00	52	2	3,85	52	5	9,62	54	16	29,63	60	4	6,67
LAJU	34	4	11,76	34	0	0,00	35	1	2,86	35	3	8,57	36	14	38,89	37	6	16,22
NPRE	26	0	0,00	26	0	0,00	25	3	12,00	25	3	12,00	26	6	23,08	28	5	17,86
RPAM	45	0	0,00	44	0	0,00	42	0	0,00	44	6	13,64	42	11	26,19	46	9	19,57
DPAR	28	0	0,00	30	0	0,00	30	0	0,00	28	2	7,14	28	10	35,71	30	6	20,00
TLALT	48	1	2,08	48	0	0,00	47	1	2,13	47	10	21,28	48	26	54,17	48	8	16,67
SGAX	39	0	0,00	39	0	0,00	37	1	2,70	38	5	13,16	38	13	34,21	39	4	10,26
OLMO	17	1	5,88	16	0	0,00	13	1	7,69	15	2	13,33	15	6	40,00	17	1	5,88
BCS	22	1	4,55	23	0	0,00	21	1	4,76	22	2	9,09	22	10	45,45	22	0	0,00
NOA	25	2	8,00	25	0	0,00	25	0	0,00	24	4	16,67	24	12	50,00	25	4	16,00
NCHIL	44	1	2,27	44	0	0,00	39	2	5,13	41	2	4,88	39	11	28,21	44	2	4,55
CUYO	29	1	3,45	29	1	3,45	29	2	6,90	28	6	21,43	28	11	39,29	28	4	14,29
Total	610	21	3,44	611	1	0,16	601	24	3,99	614	66	10,75	617	209	33,87	644	69	10,71
Muestra	WOOM			WHEP			HUIN			CACO			FCOD			CAHI		
	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%
TFMA	48	2	4,17	48	4	8,33	48	1	2,08	48	39	81,25	48	13	27,08	48	19	39,58
TFTE	53	2	3,77	53	2	3,77	52	1	1,92	52	48	92,31	49	6	12,24	52	17	32,69
SSCR	31	2	6,45	31	1	3,23	34	1	2,94	32	24	75,00	31	4	12,90	33	8	24,24
LACH	40	6	15,00	40	2	5,00	41	2	4,88	39	29	74,36	37	7	18,92	39	12	30,77
NECH	51	11	21,57	51	6	11,76	52	0	0,00	45	34	75,56	43	5	11,63	45	16	35,56
NERN	59	10	16,95	61	8	13,11	61	3	4,92	59	50	84,75	57	8	14,04	59	19	32,20
LAJU	37	8	21,62	37	6	16,22	38	2	5,26	34	27	79,41	34	12	35,29	35	10	28,57
NPRE	28	4	14,29	28	5	17,86	28	1	3,57	27	21	77,78	23	1	4,35	27	7	25,93
RPAM	46	3	6,52	46	5	10,87	46	1	2,17	45	33	73,33	43	4	9,30	45	15	33,33
DPAR	30	2	6,67	30	4	13,33	30	0	0,00	26	20	76,92	23	5	21,74	26	2	7,69
TLALT	47	12	25,53	48	4	8,33	48	1	2,08	47	40	85,11	46	1	2,17	47	11	23,40
SGAX	39	4	10,26	39	3	7,69	39	2	5,13	33	30	90,91	32	1	3,13	32	3	9,38
OLMO	17	2	11,76	17	0	0,00	17	2	11,76	13	11	84,62	12	1	8,33	12	1	8,33
BCS	22	1	4,55	24	0	0,00	24	1	4,17	22	19	86,36	21	0	0,00	22	3	13,64
NOA	25	7	28,00	25	4	16,00	25	3	12,00	24	23	95,83	23	3	13,04	24	2	8,33
NCHIL	42	7	16,67	44	7	15,91	44	2	4,55	44	41	93,18	44	3	6,82	44	11	25,00
CUYO	28	4	14,29	28	3	10,71	29	0	0,00	24	18	75,00	23	1	4,35	25	2	8,00
Total	643	87	13,53	650	64	9,85	656	23	3,51	614	507	82,57	589	75	12,73	615	158	25,69

Tabla AIII.3: (continuación).

Muestra	ISSS			FOVI			FESI			PPES			PPAL			DETI		
	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%
TFMA	48	16	33,33	48	0	0,00	48	11	22,92	48	2	4,17	48	8	16,67	48	21	43,75
TFTE	51	9	17,65	53	0	0,00	53	7	13,21	53	5	9,43	53	10	18,87	53	31	58,49
SSCR	33	8	24,24	34	1	2,94	34	5	14,71	34	8	23,53	34	7	20,59	34	7	20,59
LACH	40	5	12,50	41	1	2,44	41	8	19,51	41	10	24,39	41	9	21,95	41	9	21,95
NECH	49	19	38,78	50	1	2,00	50	10	20,00	50	5	10,00	50	6	12,00	52	15	28,85
NERN	60	20	33,33	60	2	3,33	61	18	29,51	61	6	9,84	60	9	15,00	61	28	45,90
LAJU	35	13	37,14	38	1	2,63	38	15	39,47	38	3	7,89	38	10	26,32	38	8	21,05
NPRE	28	12	42,86	27	6	22,22	28	10	35,71	28	3	10,71	28	5	17,86	28	11	39,29
RPAM	44	16	36,36	44	1	2,27	46	13	28,26	46	6	13,04	46	10	21,74	46	11	23,91
DPAR	29	9	31,03	30	1	3,33	30	6	20,00	30	3	10,00	30	3	10,00	30	3	10,00
TLALT	47	15	31,91	45	0	0,00	46	3	6,52	47	11	23,40	47	17	36,17	48	19	39,58
SGAX	37	15	40,54	36	0	0,00	39	1	2,56	38	4	10,53	39	17	43,59	39	14	35,90
OLMO	16	4	25,00	14	0	0,00	17	7	41,18	17	1	5,88	17	9	52,94	18	4	22,22
BCS	23	4	17,39	24	0	0,00	23	1	4,35	23	4	17,39	23	8	34,78	24	6	25,00
NOA	25	9	36,00	25	0	0,00	25	3	12,00	25	2	8,00	25	4	16,00	25	10	40,00
NCHIL	42	17	40,48	44	0	0,00	44	15	34,09	44	5	11,36	44	16	36,36	44	22	50,00
CUYO	27	9	33,33	29	0	0,00	29	10	34,48	29	5	17,24	29	6	20,69	29	11	37,93
Total	634	200	31,55	642	14	2,18	652	143	21,93	652	83	12,73	652	154	23,62	658	230	34,95
Muestra	PUFY			TOPA			EXAU			FOOC			FOPA			FOMA		
	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%	n	+	%
TFMA	48	3	6,25	48	32	66,67	48	3	6,25	48	9	18,75	48	41	85,42	48	44	91,67
TFTE	53	0	0,00	52	12	23,08	53	1	1,89	51	14	27,45	53	28	52,83	52	48	92,31
SSCR	34	0	0,00	33	24	72,73	34	0	0,00	34	12	35,29	34	25	73,53	34	29	85,29
LACH	39	3	7,69	40	31	77,50	41	0	0,00	41	7	17,07	41	20	48,78	41	40	97,56
NECH	44	1	2,27	51	23	45,10	52	0	0,00	51	14	27,45	51	14	27,45	52	46	88,46
NERN	60	2	3,33	61	30	49,18	61	0	0,00	59	8	13,56	60	20	33,33	61	52	85,25
LAJU	35	1	2,86	38	10	26,32	37	0	0,00	35	3	8,57	37	12	32,43	37	33	89,19
NPRE	27	1	3,70	26	9	34,62	28	0	0,00	28	14	50,00	28	16	57,14	28	25	89,29
RPAM	45	4	8,89	46	8	17,39	46	0	0,00	46	21	45,65	46	27	58,70	46	39	84,78
DPAR	27	1	3,70	28	0	0,00	30	3	10,00	29	16	55,17	30	12	40,00	30	28	93,33
TLALT	46	6	13,04	48	5	10,42	48	1	2,08	48	8	16,67	48	18	37,50	48	40	83,33
SGAX	32	0	0,00	39	7	17,95	39	2	5,13	39	9	23,08	39	17	43,59	39	36	92,31
OLMO	13	0	0,00	18	1	5,56	18	0	0,00	17	2	11,76	17	5	29,41	18	14	77,78
BCS	24	5	20,83	23	1	4,35	24	4	16,67	24	7	29,17	24	12	50,00	24	17	70,83
NOA	25	6	24,00	25	8	32,00	25	0	0,00	23	12	52,17	25	14	56,00	25	23	92,00
NCHIL	44	2	4,55	44	39	88,64	44	0	0,00	44	26	59,09	44	29	65,91	44	33	75,00
CUYO	26	1	3,85	28	6	21,43	29	1	3,45	25	16	64,00	29	11	37,93	29	26	89,66
Total	622	36	5,79	648	246	37,96	657	15	2,28	642	198	30,84	654	321	49,08	656	573	87,35

Tabla AIII.3: (continuación).

Muestra	FOME			TOMA			PUMI		
	n	+	%	n	+	%	n	+	%
TFMA	28	1	3,57	28	1	3,57	28	13	46,43
TFTE	29	2	6,90	29	0	0,00	28	1	3,57
SSCR	21	1	4,76	21	0	0,00	20	2	10,00
LACH	27	1	3,70	27	0	0,00	27	4	14,81
NECH	30	2	6,67	30	0	0,00	30	5	16,67
NERN	27	2	7,41	27	0	0,00	27	3	11,11
LAJU	6	1	16,67	6	0	0,00	6	1	16,67
NPRE	13	2	15,38	13	1	7,69	12	1	8,33
RPAM	25	1	4,00	25	0	0,00	25	6	24,00
DPAR	15	0	0,00	15	0	0,00	15	5	33,33
TLALT	42	0	0,00	42	0	0,00	42	10	23,81
SGAX	38	3	7,89	38	0	0,00	38	3	7,89
OLMO	12	0	0,00	12	0	0,00	12	1	8,33
BCS	7	0	0,00	7	0	0,00	6	0	0,00
NOA	15	1	6,67	15	1	6,67	15	4	26,67
NCHIL	18	2	11,11	18	0	0,00	18	3	16,67
CUYO	14	0	0,00	14	0	0,00	14	5	35,71
Total	367	19	5,18	367	3	0,82	363	67	18,46

ANEXO IV: EL MODELO RELETHFORD-BLANGERO

Uno de los objetivos principales del análisis estadístico en estudios morfométricos actuales es obtener matrices de distancia y parámetros poblacionales que permitan identificar la variabilidad intra e interpoblacional. Un enfoque vigente y de suma utilidad para tal fin es el de Relethford y Blangero (1990), cuyo desarrollo matemático se presenta en este Anexo. El modelo Relethford-Blangero es un derivado del modelo Harpending-Ward (1982), que fue desarrollado originariamente para su utilización en datos de frecuencias alélicas. Posteriormente fue extendido su uso al análisis univariado y multivariado de caracteres cuantitativos por Relethford y Blangero 1990, con lo cual podemos aplicar este modelo a las variables craneofaciales.

AIV.1 EL MODELO DE HARPENDING Y WARD

Harpending y Ward (1982) presentaron un modelo simple, pero sumamente valioso para examinar las variaciones de un patrón esperado de variabilidad genética. Básicamente, el modelo implica el cálculo de la relación esperada entre la heterocigosidad de una población y su distancia genética a un promedio regional. De esta manera, la heterocigosidad esperada puede ser comparada con la heterocigosidad observada. La dirección y la magnitud de la diferencia entre ambos valores proporcionan información acerca del flujo génico diferencial con el universo externo a la región en cuestión (Relethford y Blangero 1990).

Si bien el modelo fue desarrollado para su utilización en datos de frecuencias alélicas, posteriormente fue extendido su uso al análisis univariado y multivariado de caracteres cuantitativos por Relethford y Blangero (1990).

El potencial teórico y empírico de este modelo ha quedado plasmado en diversas publicaciones basadas tanto en dermatoglifos (Crawford y Duggirala 1992) como en caracteres antropométricos (Relethford y Blangero 1990, Relethford 1991, Williams Blangero y Blangero 1989), craneométricos (Konigsberg y Blangero 1993, Konigsberg y Ousley 1995, Powell y Neves 1999, Relethford 1994, Relethford y Harpending 1994) y epigenéticos (Konigsberg 1990).

El modelo es planteado de la siguiente manera. Dados n loci con dos alelos en cada locus, el modelo Harpending-Ward establece que la heterocigosidad esperada de la población

$i [E(H_i)]$ es función de la heterocigosidad total de la región (H_t) y de la distancia genética entre la población i y el centroide regional (r_{ii}). Es decir que,

$$E(H_i) = H_t(1 - r_{ii}) \quad . \quad (1)$$

Esta ecuación proporciona una línea de regresión esperada de la heterocigosidad en la distancia genética desde el centroide, con intercepto H_t y pendiente $-H_t$ (Harpending y Ward 1982). Para dos alelos en cada locus, la heterocigosidad total de la región (H_t) es calculada bajo el supuesto de panmixia completa como:

$$H_t = \sum 2 \bar{p}_k \bar{q}_k / n \quad (2)$$

donde \bar{p}_k y \bar{q}_k son las frecuencias alélicas medias ponderadas para el locus k y la sumatoria es a lo largo de los n loci. Las frecuencias alélicas medias se calculan como:

$$\begin{aligned} \bar{p}_k &= \sum w_i p_{ik} \quad , \\ \bar{q}_k &= 1 - \bar{p}_k \quad , \end{aligned} \quad (3)$$

donde w_i es el cociente entre el tamaño poblacional de la población i y el número poblacional total, p_{ik} es la frecuencia de un alelo en el locus k en la población i y la sumatoria es sobre todos los grupos. Este valor ponderal o "peso" w está basado en los tamaños *poblacionales* relativos, no en los tamaños *muestrales* relativos (Relethford y Blangero 1990).

La heterocigosidad observada en la población i se computa como:

$$H_i = \sum 2 p_{ik} q_{ik} / n \quad , \quad (4)$$

donde la sumatoria es sobre los n loci. Bajo el supuesto de que las poblaciones experimentan el mismo flujo génico de la misma fuente (un universo exterior “homogéneo”), la heterocigosidad esperada y observada para la población i debería ser la misma. Si tanto la tasa, como el origen del flujo génico “externo” son diferentes entre las poblaciones, entonces la relación esperada no se mantendrá para todas las poblaciones.

Además de la heterocigosidad total y poblacional, otra medida relevante obtenida en el modelo Harpending-Ward es la distancia genética al centroide, r_{ii} , que se obtiene a partir de una matriz de relaciones convencionales o matriz R . La distancias genéticas de las poblaciones al centroide regional se hallan en la diagonal de una matriz R de varianzas y covarianzas alrededor de la media regional de frecuencias alélicas (Harpending y Jenkins 1973). Para cada alelo, los elementos de la matriz R para las poblaciones i y j se obtienen de la siguiente manera:

$$r_{ij} = (p_i - \bar{p})(p_j - \bar{p}) / \bar{p}(1 - \bar{p}) \quad . \quad (5)$$

La matriz R es entonces promediada para todos los alelos. La matriz R proporciona una estimación de la afinidad genética relativa en la región considerada. Esto quiere decir que mide las desviaciones de la frecuencia media de alelos en esa región. Las matrices R reúnen algunas propiedades que les brindan gran utilidad para estudiar las relaciones genéticas entre las poblaciones (Relethford y Harpending 1994). El promedio ponderado de r_{ij} es igual a cero para todos los valores de i y j . Los pares de poblaciones que presentan valores positivos de r_{ij} son más similares genéticamente que el promedio, y los pares de poblaciones con valores r_{ij} negativos son menos similares genéticamente que el promedio.

El promedio ponderado r_{ii} ubicado en la diagonal de la matriz R es igual a

$$r_{ii} = (p_i - \bar{p})^2 / \bar{p}(1 - \bar{p}) \quad (5b)$$

y provee una estimación del parámetro F_{st} de Wright (1968), que es una medida de microdiferenciación poblacional. El valor F_{st} fluctúa entre 0 (toda la diversidad genética de

una especie es compartida igualmente por las poblaciones sin existir diferencias genéticas entre las mismas) y 1 (toda la diversidad genética de la especie se concentra en diferencias fijas entre las poblaciones, no habiendo diversidad genética dentro de las mismas). Debe tenerse en cuenta que, si bien es de gran utilidad, el F_{st} *per se* no discrimina entre las posibles causas de la diferenciación genética (Templeton 1999).

Los elementos de una matriz R pueden ser fácilmente convertidos a distancias genéticas: $d_{ij}^2 = r_{ii} + r_{jj} - 2r_{ij}$ (Harpending y Jenkins 1973, Relethford y Harpending 1994). Los elementos diagonales de la matriz R (r_{ii}) son las distancias genéticas de cada población al “centroide”, definido en términos de frecuencias alélicas promediadas para todas las poblaciones.

AIV.2 EXTENSIÓN DEL MODELO A LOS CARACTERES CUANTITATIVOS (MODELO RELETFORD-BLANGERO, 1990)

Los parámetros descritos anteriormente pueden calcularse a partir de caracteres cuantitativos. El desarrollo completo de esta ampliación puede consultarse en Relethford y Blangero (1990). En esta sección se expondrán solamente los pormenores del cálculo de valores F_{st} (Relethford 1994) y la obtención de distancias genéticas mínimas a partir de caracteres cuantitativos (Williams Blangero y Blangero 1989).

El valor F_{st} puede ser estimado a partir de rasgos cuantitativos utilizando un modelo de herencia poligénica con efectos aditivos e iguales (Relethford 1994, Relethford y Blangero 1990, Williams Blangero y Blangero 1989). Utilizando la teoría corriente en la Genética Cuantitativa para loci con dos alelos pueden considerarse, por ejemplo, los valores α , 0 y $-\alpha$ como los valores genotípicos de los tres genotipos en un locus dado. Este modelo también asume que estos valores genotípicos son los mismos para todos los loci (Rogers y Harpending 1983). La media fenotípica puede escribirse como:

$$\bar{x}_i = 2\alpha p_i \quad (6)$$

para la población i , y

$$\bar{x} = 2\alpha\bar{p} \quad (7)$$

para la población total.

La varianza genética total aditiva g_t (bajo el supuesto de panmixia) puede también ser escrita en términos de frecuencias alélicas como:

$$g_t = 2\alpha^2 \bar{p}(1 - \bar{p}). \quad (8)$$

Sin embargo, este valor no puede ser estimado directamente a partir de los datos (Relethford y Blangero 1990) y debe obtenerse a través de la relación

$$g_t = \frac{g_w}{1 - F_{st}}, \quad (9)$$

donde g_w es la varianza genética aditiva acumulada intragrupal (Rogers y Harpending 1983). Sustituyendo las ecuaciones (6) y (7) por el numerador en la ecuación (5b), y reemplazando las ecuaciones (8) y (9) por el denominador en la ecuación (5b) se obtiene

$$r_{ii} = \frac{c_{ii}(1 - F_{st})}{2}, \quad (10)$$

Aquí, C_{ii} es igual a

$$c_{ii} = \frac{(\bar{X}_i - \bar{X})^2}{g_w} \quad (11)$$

La media total (\bar{x}) y la varianza genética aditiva intragrupal (g_w) son obtenidas como estimaciones ponderadas a través de todas las muestras, y la ponderación es a partir de los tamaños poblacionales (Relethford 1994).

La ampliación multivariada de este método, basada en g grupos y t caracteres será utilizada en este análisis. Primeramente, todos los datos deben convertirse en “scores” estandarizados por variable. Posteriormente se calcula una matriz $g \times t$ (Δ) consistente en las desviaciones de las medias grupales de la media total (agrupando todas las poblaciones). En tercer lugar se calcula la matriz varianza-covarianza genética aditiva intragrupal (G). A continuación se computa una matriz de codivergencias (C):

$$C = \Delta G^{-1} \Delta', \quad (12)$$

donde la prima (') indica transposición de matriz. Esta matriz es dividida entonces por t con el fin de obtener un valor promedio para todos los rasgos (C/t). Es así como el valor F_{st} es definido como:

$$F_{st} = \sum_{i=1}^g w_i r_{ii}, \quad (13)$$

y la substitución de los elementos de la diagonal de la matriz C/t por c_{ii} en la ecuación (10) combinada con la ecuación (13) resulta en

$$F_{st} = \frac{(1 - F_{st}) \sum_{i=1}^g w_i c_{ii}}{2t}. \quad (14)$$

Reemplazando, F_{st} es igual a:

$$F_{st} = \frac{\left(\sum_{i=1}^g w_i C_{ii} \right)}{\left(2t + \sum_{i=1}^g w_i C_{ii} \right)}. \quad (15)$$

El factor de ponderación w_i es definido por lo general en términos de tamaño poblacional. Téngase en cuenta que el valor F_{st} se refiere (tanto en este caso como en estudios de marcadores moleculares) a la variación alrededor de un arreglo de frecuencias alélicas observadas, y no al arreglo de frecuencias ancestrales, que no es conocido nunca (Relethford 1994).

El cálculo de la matriz G de varianzas-covarianzas genéticas aditivas intragrupalas requiere cierta información acerca de las heredabilidades de los marcadores utilizados. Si éstos no están disponibles, la matriz de varianzas-covarianzas fenotípicas intragrupalas (V) puede utilizarse para obtener una estimación del valor F_{st} *mínimo* (Williams Blangero y Blangero 1989). Esta aproximación asume que todas las heredabilidades son igual a 1 ($G=V$), y que la matriz de covarianzas aditivas genéticas es proporcional a la matriz de covarianzas fenotípicas. Dado que $G = h^2 V$, donde h^2 es la heredabilidad del rasgo, entonces si h^2 aumenta G disminuye y en consecuencia el F_{st} también. El valor mínimo se obtiene cuando $h^2=1$ (Williams Blangero y Blangero 1989).

El valor F_{st} mínimo es un parámetro conservativo, e implica que la diferenciación genética es *al menos* tan grande como la estimada bajo el supuesto que $G=V$. De esta manera, el F_{st} mínimo debería ser inferior al estimado a partir de marcadores moleculares (Relethford 1994). La medida en que será inferior el F_{st} mínimo con respecto al real, viene determinada

por la heredabilidad promedio de todos los rasgos. Una aproximación puede realizarse tomando como valores de heredabilidad las estimaciones para rasgos craneométricos y epigenéticos que se hallan en la literatura (Devor 1987, Devor et al. 1986, Sjøvold 1984). Estas aproximaciones asumen una alta correspondencia entre matrices de correlación fenotípica y genética, correspondencia que es apoyada en la revisión de análisis en genética cuantitativa realizada por algunos autores (Cheverud 1988, González-José et al. 2003a, Relethford 2002).

La distancia biológica puede ser obtenida a partir de caracteres cuantitativos y del modelo Harpending-Ward utilizando una adaptación de la distancia de Mahalanobis (Williams Blangero y Blangero 1989). La distancia generalizada de Mahalanobis calculada a partir de variación fenotípica es descrita como:

$$d^2_{P(ij)} = \left(\bar{\mathbf{x}}_i - \bar{\mathbf{x}}_j \right)' \mathbf{P}^{-1} \left(\bar{\mathbf{x}}_i - \bar{\mathbf{x}}_j \right), \quad (16)$$

donde $\bar{\mathbf{x}}_i$ ($\bar{\mathbf{x}}_j$) es el vector de medias del rasgo para las poblaciones i-ésima (j-ésima) y P es la matriz de covarianzas fenotípicas intragrupal. Asumiendo un modelo poligénico aditivo para los rasgos, en el cual la esperanza de las desviaciones ambientales sea cero, se demuestra que estas distancias fenotípicas son, además, la *mínima distancia genética posible* (Williams Blangero y Blangero 1989). Esto se observa fácilmente considerando un solo rasgo. La varianza fenotípica, compuesta por una componente genética y otra ambiental ($\sigma^2_P = \sigma^2_G + \sigma^2_E$), debe ser mayor o igual que la varianza genética, porque

$$\sigma^2_P \geq \sigma^2_G, \quad (17)$$

La fórmula univariada de la Distancia de Mahalanobis es:

$$d^2_{P(ij)} = \frac{\begin{pmatrix} - & - \\ \bar{X}_i - \bar{X}_j \end{pmatrix}}{\sigma^2_P}. \quad (18)$$

De esta ecuación se deduce fácilmente que la distancia fenotípica será siempre menor que o igual que la distancia genética, porque

$$\frac{\begin{pmatrix} - & - \\ \bar{X}_i - \bar{X}_j \end{pmatrix}}{\sigma^2_P} \leq \frac{\begin{pmatrix} - & - \\ \bar{X}_i - \bar{X}_j \end{pmatrix}}{\sigma^2_G}. \quad (19)$$

La relación entre distancia fenotípica y distancia genética también se cumple para el caso multivariante. Esto se demuestra reescribiendo la ecuación (16) e incorporando la matriz de distancias generalizadas completa. Williams Blangero y Blangero (1989) reestructuran el problema en términos de covarianzas y codivergencias entre poblaciones. Sea X una matriz de medias poblacionales de dimensiones g poblaciones por t rasgos. Sea una matriz, Δ , de desviaciones de las medias poblacionales del centroide poblacional total, definida como:

$$\Delta = (I - 1w')X, \quad (20)$$

donde I es una matriz identidad ($g \times g$), 1 es un vector de g unos, y w es un vector formado por tamaños poblacionales relativos (Williams Blangero y Blangero 1989).

La matriz de codivergencias fenotípicas estandarizada, C_p , se denota como

$$C_p = \Delta P^{-1} \Delta'. \quad (21)$$

Morton (1975) demostró la relación entre codivergencia y la distancia generalizada (e.g. $d_{ij}^2 = c_{ii} + c_{jj} - 2c_{ij}$). Esta relación puede ser escrita usando la nomenclatura matricial:

$$D^2_P = (C_P \otimes I)J + J(C_P \otimes I) - 2C_P, \quad (22)$$

donde J es una matriz ($g \times g$) de unos y \otimes significa producto de Hadamard.

La matriz de distancias genéticas puede ser escrita de la misma manera:

$$D^2_G = (C_G \otimes I)J + J(C_G \otimes I) - 2C_G, \quad (23)$$

donde $C_G = \Delta G^{-1} \Delta'$ y G representa la matriz de covarianzas genéticas aditivas para los rasgos poligénicos considerados.

Puede ahora demostrarse que D^2_P representa una matriz conteniendo las mínimas distancias genéticas derivadas de la variación fenotípica. Téngase en cuenta que las distancias fenotípicas entre poblaciones serán proporcionales a las distancias genéticas sólo cuando G sea proporcional a P (Williams Blangero y Blangero 1989).

Tanto las distancias como los valores F_{st} y las varianzas fenotípicas intra e intergrupales descritas más arriba fueron calculadas mediante el programa estadístico Rmet for Windows v. 5.0, disponible en el sitio <http://konig.la.utk.edu/relethsoft.html> y desarrollado por el Dr. John Relethford de la State University of New York.

ANEXO V: ANÁLISIS MORFOGEOMÉTRICO: BAJA CALIFORNIA-PALEOAMERICANOS - AMERINDIOS - ASIÁTICOS

Durante el año 2002 se comenzó a montar una base de datos de imágenes digitalizadas de cráneos humanos. Un primer análisis comprendiendo las series BCS, TLAT y cráneos paleoamericanos puede consultarse en González-José et al. (2003b). Recientemente (Junio y Julio de 2003), la base de datos fue expandida a otras poblaciones de América, Asia y Oceanía. La digitalización de imágenes permite el análisis de la variación de la forma a partir de la Morfometría Geométrica. A continuación se presenta sucintamente el análisis morfogeométrico preliminar de estas series.

El objetivo principal es evaluar, a partir de la base de datos ampliada, las afinidades morfológicas entre Baja California Sur, Paleoamericanos, otros grupos Amerindios y otros grupos de Asia y Oceanía. La muestra utilizada se presenta en la tabla AV.1.

La Morfometría Geométrica se centra en el análisis de la forma a partir del estudio estadístico de los cambios en las coordenadas cartesianas de los puntos de interés homólogos o *landmarks*. Forma, se define como “toda la información geométrica que resta una vez que se han eliminado del objeto los efectos de escala, rotación y traslación (*location*)” (Dryden y Mardia 1998). Así por ejemplo, la forma de un cráneo consiste en todas las propiedades geométricas del cráneo que permanecen inalteradas cuando se lo re-escala, rota y traslada en un sistema de coordenadas arbitrario. Un método usual para eliminar los efectos de escala, rotación y traslación es el método generalizado de sobreimposición de Procrustes (Goodall 1991, Rohlf 1999). Estas formas invariantes son las que se comparan mediante la estadística multivariante clásica. La variación en la forma es descrita por la diferencia entre cada individuo y una referencia, luego de haber sido aplicada la sobreimposición de Procrustes. Luego, cada individuo es representado por sus *partial warp scores*, que describen la contribución de cada individuo a la deformación de la referencia, definida por todos los individuos. El cálculo de los *partial warp scores* se desarrolla en Bookstein (1991). Los *scores* resultantes de cada individuo se representan en una *weight matrix*, de acuerdo a Rohlf (1993). Las n columnas de esta matriz ($=n$ coordenadas $- 6$) reflejan puramente el cambio no-uniforme, esto es, el cambio en la forma consistente en los desplazamientos no-lineales de los *landmarks*, ubicados en diferentes regiones del objeto. La *weight matrix* puede entonces ser utilizada como una nueva fuente de datos para la estadística multivariante clásica, con el fin de explorar diferencias entre y dentro de los grupos. Se presentan a continuación los resultados del análisis canónico realizado sobre la *weight matrix*, análisis que permite visualizar las diferencias entre los grupos estudiados.

Otros análisis más exhaustivos hechos sobre la base de datos reducida pueden consultarse en González-José et al. (2003b).

Tabla AV.1: Muestras utilizadas en el análisis morfogeométrico: cronología, sexo, y tamaño muestral.

Población/Espécimen/Procedencia	Cronología	Sexo (f/m)	Código	N
Ainú, Japón	Modernos	3/7	AIN	10
Alta California, USA	Modernos	21/27	ACA	48
Aborígenes, Australia	Modernos	16/20	AUS	36
Baja California Sur, México	Modernos	11/12	BCS	23
Calama, Chile	Modernos	11/10	CAL	21
Paltacalo, Ecuador	Modernos	27/28	ECU	55
Esquimales, Groenlandia	Modernos	26/18	ESK	44
Mapure, Venezuela	Modernos	17/21	MAP	38
Ancón, Perú	Modernos	19/17	PER	36
Ourga, Siberia	Modernos	16/12	SIB	28
Tlatelolco, México	Modernos	12/14	TLA	26
Patagonia	Modernos	22/23	PAT	45
Herto, Etiopía	160000-154000 AAP	M?	herto	1
Liujiang, Guangxi Zhuang, China	60000 AAP ?	F	Liu	1
Upper Cave, Zhoukoudian, China	10175 ± 360 AAP	M	UC101	1
Wizard Beach, USA	9225 AAP	M	wizard	1
Peñon III, México	10755+-75 AAP	F	peñon	1
Metro Balderas, México	9000 AAP	M	metro	1
Cueva del Tecolote, México	10,500 AAP	M	teco	1
Chimalhuacán, México	10,500 AAP	M	chima	1
Santana do Riacho, Brasil	8200-9500 AAP	F	srIII	1
Santana do Riacho, Brasil	8200-9500 AAP	M	sr1XXII	1
Lagoa Santa, Brasil	9,330 ± 69 AAP	F	luzia	1
Total				421

El análisis se llevó a cabo sobre imágenes en vista lateral de los cráneos, y se digitalizaron 15 *landmarks* que se describen en la figura AV.1. Por otro lado, los cambios de forma mayores en vista lateral proyectada fueron ilustrados a través del método *Thin-Plate Spline* (Bookstein 1991). Este método permite expresar las diferencias de forma a partir de la deformación de una parrilla luego de que los *landmarks* de un espécimen (la “referencia”) son forzados a coincidir con los *landmarks* de otro (el “target”). En este caso se trabajó con las deformaciones producidas por los individuos “consenso”, esto es, el individuo hipotético resultante de la forma promedio para cada muestra.

Los resultados del análisis canónico se presentan en la figura AV.2. En la dispersión de las muestras de acuerdo a su posición en torno a las dos primeras raíces canónicas se percibe, además de la alta variabilidad presente en las muestras de amerindios modernos, que la única muestra moderna asociada claramente en cuanto a su morfología con los restos paleoamericanos, así como con los restos más antiguos conocidos para Asia del este, es la de Baja Cali-

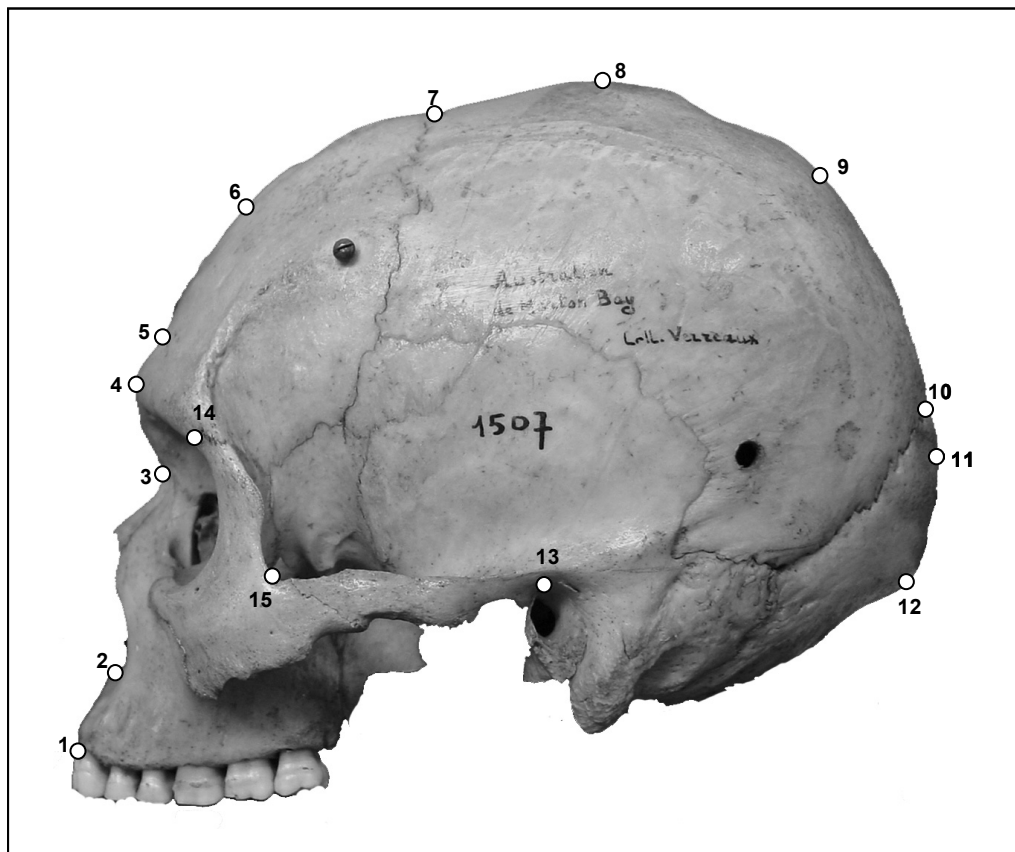


Figura AV.1: Landmarks utilizados: 1 protion, 2 nasoespinal, 3 nasion, 4 glabella, 5 punto más infero-posterior en la línea media por encima de la glabella (frontex), 6 punto medio de mayor elevación entre nasion y bregma (metopion), 7 bregma, 8 vertex, 9 punto medio de mayor elevación entre vertex y lambda, 10 lambda, 11 opistocráneo, 12 inion, 13 porion, 14 punto maxilofrontal y 15 yugal.

fornia Sur. El único espécimen paleoamericano que se asocia mejor con otra muestra es SR1XII, que presenta grandes afinidades con las series de Alta California y Ecuador. El fósil más antiguo conocido para nuestra especie, el cráneo de Herto (White et al. 2003) también se ubica más próximo a BCS que a otras muestras.

Ahora bien: ¿en qué se basan estas diferencias y semejanzas en términos morfológicos? En la figura AV.3 se presentan las parrillas de deformación y gráficos de vectores resultantes de las pruebas de *Thin-Plate Spline*, comparando una referencia dada por los 11 cráneos no modernos (al final de la tabla AV.1) y 4 poblaciones "target" seleccionadas en función de su posición en el análisis canónico: BCS, ESK, AUS y MAP. Podría decirse que estas muestras representan el extremo de variación y representarían todas las variantes morfológicas implicadas en este análisis.

La observación de las parrillas de deformación, así como la magnitud y dirección de los vectores asociados a cada *landmark* (que marcan la dirección y la magnitud del cambio que implicaría llevar el *landmark* desde la ubicación en la referencia hasta la ubicación en el *target*), permiten determinar la localización y el tipo de cambio en la forma.

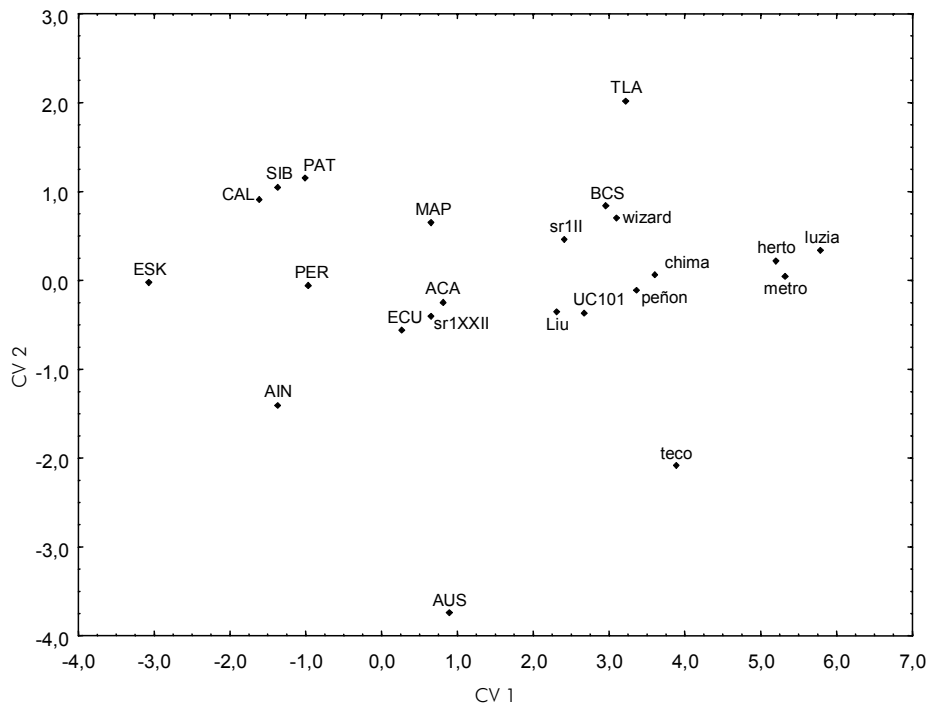


Figura AV.2: Dispersión de las muestras en torno a las dos primeras raíces canónicas. Los especímenes no modernos se presentan en letras minúsculas, de acuerdo a los códigos presentados en la Tabla AV.1.

En las muestras estudiadas, la mayor cantidad de cambio se da en la región asociada a la glabella, el nasion, el maxilofrontal y el yugal, puntos cuya relación da una idea del grado de aplastamiento facial. En efecto, el grupo Esquimal genera una gran deformación en la referencia utilizada, dada básicamente por la proyección del maxilofrontal y el yugal hacia adelante y por un retroceso en la glabella y el espacio supraglabelar. En estas zonas del cráneo, las muestras de australianos y californios generan una deformación mucho menor, y la muestra de amerindios de Venezuela provoca un cambio intermedio. En cuanto a la altura de la cara y el prognatismo, estos dos aspectos se observan en el comportamiento de los *landmarks* 1 y 2 (prosthion y nasoespinal). En relación a la referencia, BCS y AUS presentan caras más bajas y ligeramente más prognatas, siendo inverso el resultado en ESK e intermedio en MAP. La zona nucal también es foco de un cambio morfológico importante, aunque de interpretación más difícil. En términos generales, las cuatro muestras tienden a tener una menor distancia entre el lambda y el opistocráneo que la referencia, siendo esta tendencia menos acusada en BCS. Al mismo tiempo, las cuatro muestras tienden a tener cráneos más altos que la referencia, lo que queda evidenciado en los vectores de desplazamiento del porion. Nuevamente, la muestra que menos se distancia en este aspecto de la referencia, es BCS.

Estas pruebas, si bien preliminares, parecen corroborar la idea de que los habitantes de Baja California Sur se diferencian claramente de la mayoría de los grupos amerindios modernos, y comparten grandes semejanzas con los cráneos más antiguos reportados para el continente americano y para otras áreas continentales.

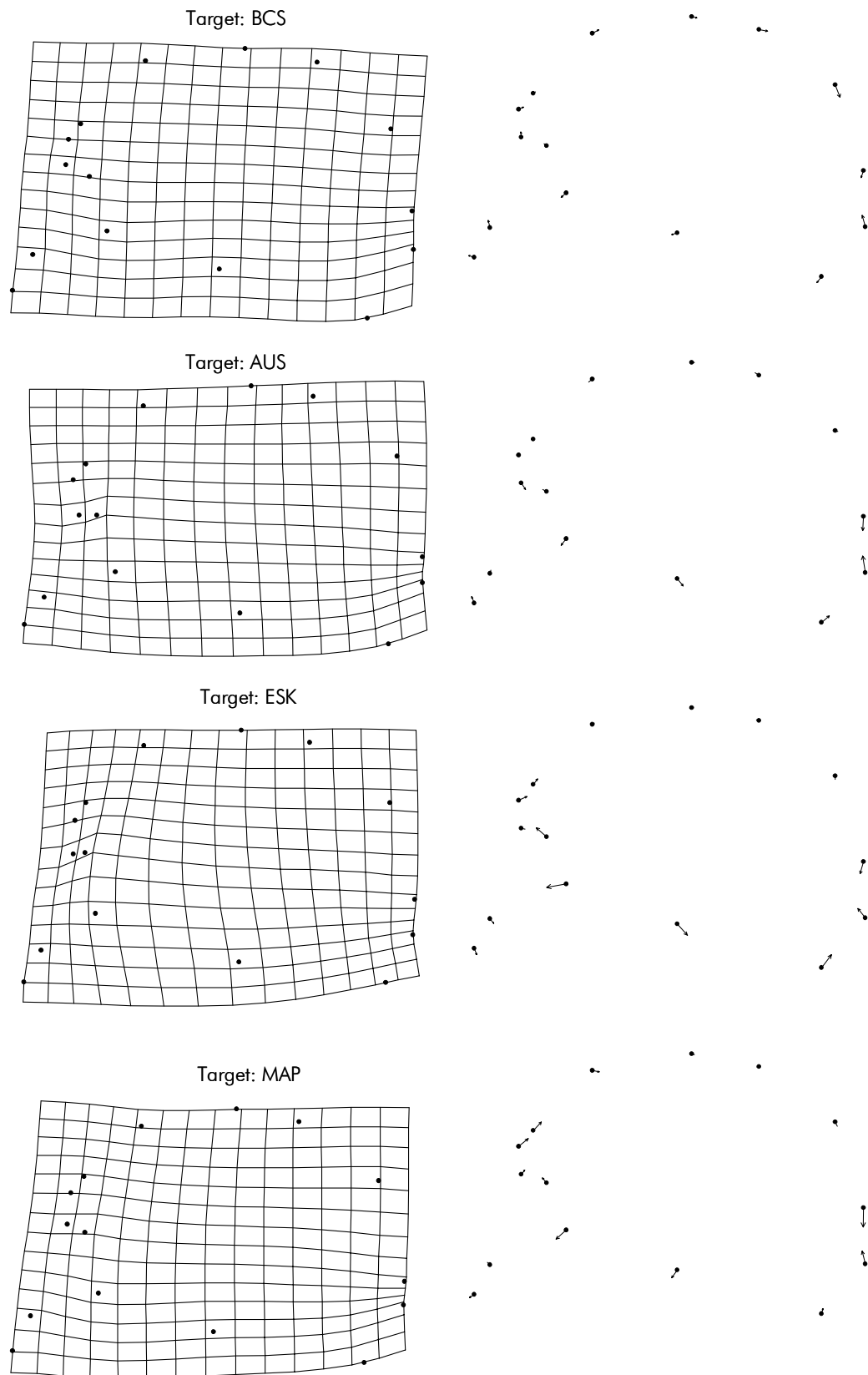


Figura AV.3: Pruebas *Thin-Plate Spline* destinadas a comparar la serie de cráneos nomodernos (referencia) y BCS, AUS, ESK y MAP (*targets*). A la izquierda se presentan las parillas de deformación y a la derecha los plots de vectores, reflejando la dirección y magnitud del desplazamiento necesario para superponer el *landmark* de la referencia sobre el del *target*.