

CAPÍTULO 3

Crecimiento, Dimorfismo Sexual y Desnutrición. Una Reseña desde la Antropología Biológica Experimental y Comparativa

Evelia Edith Oyhenart^{1,2*}, Silvia Lucrecia Dahinten^{3,4}

Growth and sexual dimorphism reflect the interaction between genetic composition and the capacity of human beings to respond to different environments. The underlying environmental factors cannot be easily detected with comparative methods, even though evidence in the literature suggests that nutritional factors may cause variations in growth and sexual differentiation patterns. In this regard, the results published by Pucciarelli in his doctoral thesis in 1971 showed that comparative studies in Biological Anthropology were not absolutely concluding. In cases of two or more contradictory explanations for the same factor supported by comparative evidence, the procedure applied had methodological limitations. Thus, Pucciarelli distinguished a clear function of the experimental method in Biological Anthropology, settling a question difficult to solve by comparative methodology. Here we present a review of the work by Héctor Pucciarelli and associate researchers addressing growth and sexual dimorphism through experimental models, employing rodents and primates, and later in human populations.

El crecimiento y el dimorfismo sexual (DS) reflejan la interacción de la composición genética y las capacidades de los seres humanos para reaccionar a diferentes ambientes. Es por ello que se los considera indicadores de la calidad del ambiente social, económico y político en los cuales las poblaciones viven (Tanner, 1981, 1986; Komlos, 1994). Sin embargo, los factores socio-ambientales que subyacen no han resultado fácilmente

¹*Instituto de Genética Veterinaria (IGEVET). Facultad de Ciencias Veterinarias. Universidad Nacional de La Plata-CONICET. La Plata. Argentina*

²*Cátedra de Antropología Biológica IV. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina*

³*Instituto de Diversidad y Evolución Austral. CENPAT-CONICET. Puerto Madryn. Argentina*

⁴*Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de la Patagonia SJB. Sede Puerto Madryn. Argentina*

*Correspondencia: IGEVET. Calle 60 y 118. 1900 La Plata. Argentina. oyhenart@fcnym.unlp.edu.ar

distinguibles por medio de los métodos comparativos. Vinculado a ello, los resultados obtenidos por Héctor Pucciarelli en su tesis doctoral “Variaciones Craneanas en Grupos Raciales Aborígenes de la República Argentina” (1971), lo llevaron a concluir que los estudios descriptivos-comparativos en Antropología Biológica no eran del todo concluyentes y que, ante dos o más explicaciones discordantes para un mismo hecho observado y si ambas sustentaban evidencia comparativa, se estaba frente a una limitación del método descriptivo-comparativo. Asumiendo las propuestas de Washburn y Detwiler (1943), Pucciarelli planteó que la aplicación del Método Experimental en Antropología Biológica, podría aportar soluciones a temas de difícil resolución mediante la metodología comparativa.

Así fue que Pucciarelli, introdujo y desarrolló la Antropología Biológica Experimental (ABE) en Latinoamérica (Scarano, 2003; Oyhenart y Cesani, 2016). Precisamente en 1974, publicó los trabajos que marcaron el inicio de su línea en Antropología Biológica Experimental (Pucciarelli, 1974a, b). El primero de ellos es un trabajo teórico metodológico donde puntualizó el concepto de sujeto y objeto experimental, experimentación directa e indirecta y los diferentes grupos que habrían de considerarse en una experimentación de objetivo antropobiológico, remarcando también la generalización de los resultados al grupo taxonómico común del sujeto y objeto experimental (Pucciarelli, 1974a). Los resultados del segundo trabajo, publicado en el *American Journal of Physical Anthropology*, tuvieron un alto impacto en la comunidad antropobiológica internacional al contrastar experimentalmente dos hipótesis rivales sobre la relación o no entre la frecuencia de expresión de huesos wormianos neurocraneanos y la deformación craneana artificial, práctica cultural muy extendida en poblaciones aborígenes de América del Sur y cuya relación no podía ser deslindada por la metodología comparativa (Pucciarelli, 1974b). Sus resultados fueron concluyentes respecto a la persistencia de wormianos en relación a la acción deformatoria sobre el neurocráneo de la rata, extendiendo posteriormente este modelo experimental a otros aspectos del crecimiento craneofacial de la rata (Pucciarelli, 1978). De esta forma, la introducción de la experimentación en Antropología Biológica le permitió estudiar el modo en que diversos factores ambientales actuaban sobre los patrones morfogénéticos de los individuos y de las poblaciones (Pucciarelli, 1991).

La Desnutrición como Modelo Experimental en los Estudios de Crecimiento y Dimorfismo Sexual

Considerando que uno de los factores de mayor efecto sobre el crecimiento y la plasticidad fenotípica de las poblaciones humanas es la

nutrición, desde 1980 Pucciarelli consolidó una línea de trabajo a fin de determinar la influencia de la desnutrición sobre el crecimiento mediante el empleo del método experimental. Contrastó el efecto de diferentes grados de malnutrición proteico-calórica (MPC) y del déficit proteico (DP) sobre la variación continua y discontinua del cráneo empleando como sujetos experimentales dos niveles taxonómicos: roedores y primates.

Crecimiento y Desnutrición en Roedores

Uno de sus primeros trabajos le permitió concluir que las deficiencias nutricionales en la postlactancia, cuando actuaban en forma prolongada sobre el crecimiento, podían provocar mayor variación que los propios factores biológicos. Los factores nutricionales por ejemplo influyeron en el 55% de la distancia morfológica producida entre controles y desnutridos, mientras que el 45% restante correspondió a factores biológicos tal como la diferenciación subespecífica y el sexo (Pucciarelli, 1980). Mediante el estudio funcional de la variación craneofacial, según la teoría propuesta por van der Klaauw (1952), mostró una información esencialmente diferente de la basada en craneometría tradicional puesto que los resultados obtenidos indicaron mayor retraso cronológico en el componente masticatorio, respecto de los componentes respiratorio y neurocraneano (Pucciarelli, 1981). En relación a ello, las dimensiones craneanas fueron clasificadas, de acuerdo a la sensibilidad del crecimiento a la desnutrición, como rasgos invariables, nutricionalmente inestables o nutricionalmente estables (Pucciarelli y Niveiro, 1981). Posteriormente, Pucciarelli y Goya (1983) concluyeron que las modificaciones en el patrón de crecimiento craneofacial como consecuencia de las deficiencias nutricionales, podían ser explicadas por las diferentes reacciones del cerebro -funcionalmente asociado con el neurocráneo- y los músculos esqueléticos -funcionalmente asociados con el aparato masticatorio-. Informaron además que el déficit proteico retrasaba el crecimiento muscular como consecuencia de la disminución del tamaño celular sin modificar el número de células.

En el análisis de la robustez ósea encontraron que los huesos craneanos y los incisivos no se comportaban de manera uniforme frente a las deficiencias nutricionales por cuanto se observaban dos patrones: uno correspondiente a huesos que no se modificaban (base del cráneo y cuatro de los diez faciales) y otro que variaba de acuerdo al tipo de carencia nutricional. Así, el déficit proteico actuaba en los incisivos superiores e inferiores y en uno de los huesos faciales y el déficit proteico-calórico en los huesos de la bóveda y en los cinco huesos faciales restantes. Estas respuestas diferenciales se atribuyeron a las características histogenéticas y a los roles funcio-

nales de cada estructura y alertaron sobre el impedimento del empleo de la clasificación de la región facial según algunos de los patrones previamente definidos (Pucciarelli et al., 1984).

Resultados concordantes fueron hallados cuando Dahinten y Pucciarelli (1981, 1983) aplicaron un tratamiento experimental similar sobre la variación de rasgos craneanos epigenéticos. Los rasgos no métricos o epigenéticos son empleados frecuentemente para estudiar la historia biológica y divergencia genética de poblaciones humanas del pasado, asumiendo que presentan altos valores de heredabilidad (Carson, 2006). No obstante, se plantearon controversias sobre su empleo como indicadores de biodistancias (Ossenberg, 1970; Wijsman y Neves, 1986). Se contrastó entonces experimentalmente el comportamiento de estos rasgos en relación a la edad, el sexo, la variación subespecífica, la malnutrición proteico-calórica y el déficit proteico. Los resultados mostraron que no sólo la variación ambiental y biológica afectaban rasgos hipostósicos-hiperostósicos, sino que los caracteres teóricamente más estables como forámenes faciales y neurocraneanos también se modificaban (Dahinten y Pucciarelli, 1981, 1983; Dahinten, 1988).

Posteriormente, Pucciarelli conjuntamente con Oyhenart se interesaron en el análisis del crecimiento en las etapas gestacional y lactacional. Fue así que encontraron que la desnutrición proteico-calórica en madres gestantes provocaba un retardo del 30% en el crecimiento de las crías. El crecimiento cerebral resultó menos susceptible y altamente reversible y el muscular y masticatorio más susceptible y menos reversible. Los cambios en la morfología craneana indujeron a que se modificara la relación neuro-esplacnocráneo con posibilidad de ser restablecida por rehabilitación nutricional durante la lactancia. Por otra parte, se pudo corroborar que cuando la desnutrición acontecía durante la lactancia o en gestación más lactancia las consecuencias sobre el crecimiento eran más severas que cuando ocurría durante la gestación (Figura 1). En este sentido, la desnutrición lactacional afectaba el tamaño craneano, por reducción de todas las longitudes y además la forma, por modificación de la variación angular de los complejos fronto-etmo-facial y occipito-interparietal. Este cambio en el proceso de ortocefalización pudo ser revertido cuando a las madres desnutridas se les brindó suplementación proteica o de carbohidratos (Pucciarelli y Oyhenart, 1987a, b).

A partir de estos trabajos Pucciarelli y su equipo se interesaron en el estudio de la variación ambiental del DS, rasgo de gran interés en estudios antropobiológicos. El DS es la expresión de la diferenciación entre los patrones de crecimiento masculinos y femeninos de una población y se

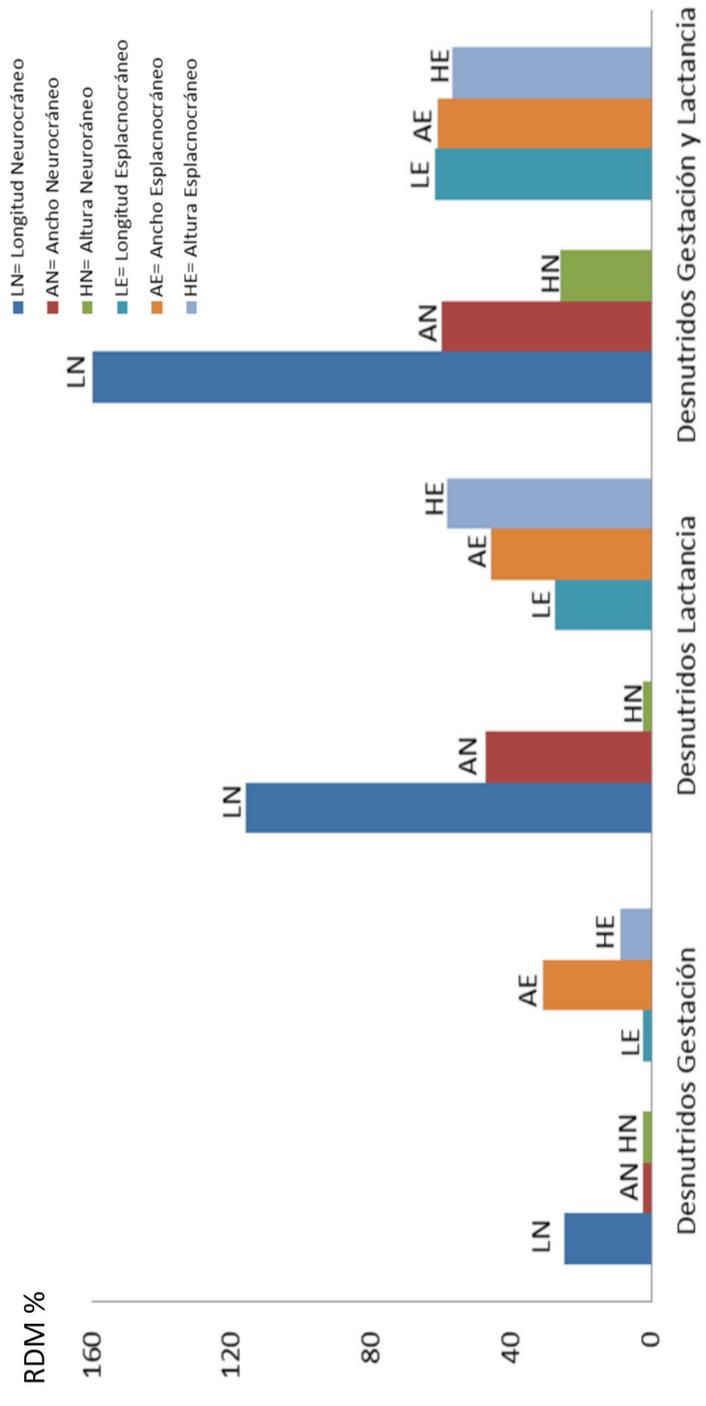


Figura 1. RDM % = $(Mc - Md / Mc) * 100$; donde Mc corresponde a la medición en el grupo Control y Md a la misma medición en el grupo Desnutrido.

lo puede considerar también como resultado de la interacción genético ambiental (Pucciarelli, 1991). En efecto, varios autores han encontrado disminución del DS en poblaciones humanas sujetas a catástrofes como la Segunda Guerra Mundial (Grulich et al., 1953) y efectos climáticos súbitos (Brauer, 1982). Esta inhibición dimórfica fue descrita también en grupos de población de diferentes continentes sometidos a carencias socio-económicas (Tobias, 1970). En relación a ello, Stini (1969) y Tobias (1975) propusieron que la estimación del DS de una población podía ser tomada como indicador de estado nutricional de la misma. En forma concordante, Pucciarelli (1980) encontró que ratas alimentadas con dieta control mostraban dimorfismo craneano, mientras que en aquellas sujetas a malnutrición proteico-calórica y déficit proteico el dimorfismo craneofacial era inhibido o retrasado cronológicamente en su expresión (Figura 2). Se decidió entonces focalizar los estudios en el rol de la actividad hormonal gonadal (Dahinten y Pucciarelli, 1986). Para ello se contrastaron dos hipótesis: 1) La castración afectaba el dimorfismo craneano sexual (DCS) del mismo modo que la malnutrición y 2) El dimorfismo craneano sexual en ratas malnutridas podía ser restituido por tratamiento con estradiol y testosterona en machos y hembras, respectivamente. Los resultados mostraron que el dimorfismo craneano sexual inhibido por malnutrición fue restablecido por tratamiento con testosterona, no así por el estradiol. Asimismo, el diferente rol de las hormonas sexuales se evidenció en los animales castrados por cuanto mientras los machos difirieron de los sham-operados, las hembras no lo hicieron. Los autores concluyeron que la malnutrición afectaba el DCS a través de la disfunción gonadal en machos mediada por testosterona e inversamente, por el efecto “masculinizante” del estradiol en hembras que intensificó el efecto inhibitorio de la malnutrición (Dahinten y Pucciarelli, 1986). Posteriormente se encontraron resultados similares cuando se trataron a ratas castradas de ambos sexos con extractos gonadales. La castración en machos disminuyó las diferencias craneofaciales y la inyección de extracto testicular las restituyó y por el contrario, la castración en hembras incrementó la diferenciación craneofacial y la administración de extracto ovárico disminuyó dicha diferencia, indicando un efecto contrario de las hormonas sexuales sobre el DCS (Dahinten et al., 1988).

En el año 1987 Pucciarelli, interesado en avanzar en el conocimiento de la influencia de los factores endócrinos, se relacionó con investigadores de la Facultad de Ciencias Médicas de la UNLP y junto a César Gómez Dumm realizaron un estudio en células somatotropas. Observaron que la desnutrición inducía modificaciones ultraestructurales relacionadas con la reducción de la masa citoplásmica y de la cantidad de gránulos

	Edad (Días)				
	20	30	40	50	60
Neurocráneo					
Longitud	C				D
Ancho			C		
			D		
Altura	C				D
Esplacnocráneo					
Longitud		C			D
Ancho	D		C		
Altura	C	D			

Figura 2. Manifestación cronológica del dimorfismo craneano sexual en animales control (C) y desnutridos (D).

secretorios (Gómez Dumm et al., 1987). Vinculado a ello y al hecho que el DCS presente en control era inhibido por la desnutrición lactacional se analizó la acción del tratamiento con testosterona a machos y estradiol a hembras desnutridas. Fue así que la diferenciación sexual fue restablecida, por cuanto el tamaño craneano se incrementó en machos por acción de la testosterona y disminuyó en las hembras por efecto del estradiol. Estos resultados dieron cuenta, una vez más, de la relación entre estrés nutricional, disfunción de las hormonas sexuales y modificación de los patrones de crecimiento (Pucciarelli y Oyhenart, 1987a; Oyhenart y Pucciarelli, 1991). Por otra parte, la administración de hormona de crecimiento (GH) incrementó el DS al estimular el crecimiento tanto de machos como de hembras. En consecuencia se pudo determinar que la expresión del dimorfismo sexual estaba sujeta a un doble comando: (a) gonadal: como parte del proceso de diferenciación sexual y (b) hipofisario: como producto de diferencias en el ritmo de crecimiento en cada sexo (Oyhenart y Pucciarelli, 1992).

Crecimiento y Desnutrición en Primates

Pucciarelli se interesó luego en disminuir la distancia taxonó-

mica entre sujeto y objeto experimental. Para ello, comenzó una línea en primates platirinos, empleando *Saimiri sciureus* como modelo animal. Los trabajos, realizados mayoritariamente con Vicente Dressino, tuvieron como objetivo general analizar, tal como había sido estudiado previamente en ratas, el efecto de la desnutrición sobre el crecimiento. En líneas generales, la desnutrición durante la postlactancia modificó el crecimiento del complejo craneofacial y de los componentes funcionales mayores. En relación a los subcomponentes, los neurocraneos mostraron un comportamiento heterogéneo: mientras que el anteroneural se mantuvo estable, el medioneural aumentó y fue compensado por la disminución del posteroneural. A nivel del esplanocráneo, los subcomponentes masticatorio y respiratorio fueron los más afectados. La desnutrición también provocó cambios de la forma craneana, confirmando la existencia de interrelaciones funcionales entre los componentes (Pucciarelli et al., 1990; Dressino y Pucciarelli, 1996, 1997, 1999; Pucciarelli y Dressino, 1996).

Tal como se había realizado en los estudios endocrinológicos en ratas, Pucciarelli se relacionó con Gloria Cónsole, investigadora de la Facultad de Ciencias Médicas de la UNLP para analizar la desnutrición en el complejo craneofacial y en diferentes poblaciones de células pituitarias. En relación a ello informaron que el peso del cerebro no fue modificado debido posiblemente a una mayor densidad. Sin embargo, los valores de GH hipofisaria y prolactina fueron menores debido a la disminución del número celular. Concluyeron que si bien no se podía establecer una relación de causa-efecto entre los cambios neurocraneos, cerebrales y pituitarios, los cambios inmunohistoquímicos cuantitativos correlacionados con los hallazgos ultraestructurales resultaban evidentes (Cónsole et al., 2001a, b).

Por último, en el año 2000 Pucciarelli y su grupo de investigación realizaron, mediante el seguimiento longitudinal mensual durante dos años a partir del destete, las curvas de crecimiento craneano y post craneano de *Saimiri sciureus* control y en condiciones de desnutrición (Pucciarelli et al., 2000).

La Desnutrición en los Estudios de Crecimiento en Poblaciones Cosmopolitas y Aborígenes

A partir de 1983 con la recuperación del estado de derecho en Argentina, comenzó una nueva etapa para el país en general y para la Antropología Biológica en particular. Fue así que en la Universidad Nacional de La Plata se reincorporaron numerosos docentes e investigadores, entre los que figuraba Héctor Pucciarelli, en la Facultad de Ciencias Naturales y

Museo. En la Universidad de Buenos Aires, en la Facultad de Filosofía y Letras, se reorganizó la Sección de Antropología Biológica, perteneciente al Instituto de Ciencias Antropológicas de esa Institución. En esa sección Raúl Carnese comenzó a desarrollar líneas de investigación en genética de poblaciones y demografía genética. Este contexto, favoreció el contacto entre los equipos de investigación de Antropología Biológica de la UBA, de la UNLP, representado por Héctor Pucciarelli, del Hospital de Niños “Sor María Ludovica” por Luis Guimarey y del Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET) por Silvia Dahinten. El objetivo fue promover la realización de trabajos sobre crecimiento y DS en poblaciones cosmopolitas y aborígenes.

Los primeros trabajos fueron realizados en 1993 en Villa IAPI, un barrio ubicado en el conurbano bonaerense, cuyos habitantes tenían carencias económicas y sociales producidas por altos índices de desempleo -la mayoría de los hombres adultos eran trabajadores de la construcción y el resto trabajadores temporales, subempleados o desempleados- y deficiencias en el saneamiento ambiental. El estudio antropométrico consistió en el relevamiento de siete variables antropométricas de niños de 6 a 14 años. Los resultados indicaron que los niños de Villa IAPI tenían retraso del crecimiento lineal, fundamentalmente a expensas del acortamiento de los miembros inferiores, disminución de la masa muscular y aumento del panículo adiposo. El DS también estaba modificado pudiendo diferenciarse ontogénicamente dos patrones, uno temprano y otro tardío. El DS temprano, vinculado a la etapa prepuberal estuvo representado por la diferenciación en tamaño del perímetro cefálico -mayor en varones- y de los pliegues subcutáneos tricipital y subescapular -mayor en mujeres-. El DS tardío se asoció a la superioridad femenina en los valores medios del peso corporal y la estatura sentado. Por otra parte, el comienzo de la preponderancia en la talla de los varones se retrasó hasta los 14 años de edad. Estos cambios condujeron a los autores a considerar que el ambiente en el que crecían los niños de Villa IAPI no era óptimo. La mayor vulnerabilidad de los varones les permitió apoyar la hipótesis de “mejor canalización femenina de crecimiento” propuesta originalmente por Tanner (1962) (Guimarey et al., 1993; Pucciarelli et al., 1993). En 1993, publicaron los resultados del trabajo realizado en San Clemente del Tuyú, una localidad ubicada frente a la costa atlántica en la provincia de Buenos Aires. En este caso, el estudio antropométrico realizado en niños de 7 a 13 años de edad se acompañó por un análisis referido a la ocupación laboral de los padres. De ello resultó que los niños cuyos padres tenían niveles de ocupación bajos, fueron los que presentaban mayor déficit global del

crecimiento evidenciado por la menor longitud de las piernas en relación a la estatura total. Nuevamente, el impacto fue mayor en los varones confirmando la mayor ecorresistencia del sexo femenino (Bolzán et al., 1993). Los resultados descriptos anteriormente llevaron a Pucciarelli junto con Guimarey y Carnese, a publicar un trabajo de síntesis sobre la influencia ambiental sobre el crecimiento y la diferenciación sexual (Guimarey et al., 1995; Pucciarelli et al., 1996). En relación a los estudios realizados en poblaciones aborígenes cabe mencionar el trabajo realizado en la población mapuche de Río Negro y que constituye la única referencia que existe para Argentina (Carnese et al., 1994). A partir de 1996, los estudios colaborativos, entre los investigadores de la UBA, el CENPAT y la UNLP, se centraron en una de las tres poblaciones Tehuelche que residían en Patagonia. Dicha población estaba asentada en la reserva de El Chalía, ubicada en el Departamento de Río Senguer, al sud-oeste de la provincia de Chubut. El objetivo de estos estudios fue analizar crecimiento, dimorfismo sexual e indicadores de estrés nutricional en la población infanto-juvenil y adulta. Uno de estos trabajos fue pionero en los estudios de crecimiento y dimorfismo sexual al considerar variables neurales y faciales. Así, el crecimiento neural fue alométricamente modificado y el facial presentó mayor tamaño, cambio que fue explicado por mecanismos adaptativos en tanto que históricamente estas poblaciones predominantemente cazadoras-recolectoras presentaban mayores estructuras masticatorias, relacionadas con el estilo de vida. El análisis de la diferenciación sexual indicó inversión dimórfica en variables neurales y faciales. Por otra parte, los individuos adultos y seniles tenían marcado dimorfismo sexual aunque menor estatura respecto de los tehuelche históricos. Además, toda la población mostró elevadas prevalencias de hipoplasia de esmalte dental y apiñamiento dentario, indicadores de estrés ambiental que conjuntamente con los demás cambios observados se asociaron a la pobreza en la que vivían dichas poblaciones (Oyhenart et al., 2000; Torres et al., 2000, 2002, 2003).

Posteriormente, en 2005 Pucciarelli conjuntamente con investigadores de Brasil estudiaron tres comunidades Caboclo de Isla de Marajó (Estado de Pará, Brasil). Paricatuba era la comunidad más tradicional, Marajó-Açu se dedicaba a la extracción y comercialización de la fruta de açai y Praia Grande había adoptado una agricultura mecanizada, practicaba la ganadería y tenía una organización religiosa cooperativa. Los resultados confirmaron el llamado “modelo latinoamericano” de desnutrición, es decir, baja prevalencia de retraso del crecimiento y emaciación, con predominio del primero sobre el segundo. En preadolescentes, encontraron que las frecuencias de bajo peso y retraso del crecimiento fueron mayores en Paricatuba y

Marajó-Açu respecto a Praia Grande. El dimorfismo sexual en los jóvenes se presentó en las tres comunidades, con valores mayores de tejido adiposo en mujeres que en hombres. Sin embargo, los varones adultos de Praia Grande tuvieron mayor proporción de tejido muscular y las mujeres de tejido adiposo respecto a las otras dos aldeas. Las importantes diferencias en contenido de grasa y músculo entre aldeas junto con las prevalencias bajas de desnutrición encontradas en Praia Grande, mostraron que esta población estaba, en términos generales, menos estresada. El estado nutricional encontrado en personas de Praia Grande les resultó intrigante porque, tenían el nivel más bajo de proteínas y calorías en la ingesta de las tres comunidades llevándolos a formular dos hipótesis. La primera de ellas fue que la amplitud de la dieta era tan importante como la cantidad de la ingesta de alimentos necesaria para el crecimiento físico y el desarrollo. En este sentido, Praia Grande presentaba la dieta más diversificada de las tres comunidades. La segunda era que el proceso de organización cooperativa ofrecía las mejores condiciones de saneamiento para la comunidad. En síntesis, las tres comunidades presentaban algún tipo de estrés nutricional, no obstante Praia Grande estaba en mejores condiciones sugiriendo mejor calidad de vida, presumiblemente debido a la occidentalización (Pucciarelli et al., 2005).

Consideraciones Finales

La introducción del Método Experimental en Antropología Biológica no alejó a Héctor Pucciarelli del objetivo de la disciplina, la diversidad humana, sino que la replanteó en el conjunto de tendencias que intervienen en la diferenciación microevolutiva de las poblaciones actuales y pasadas (Pucciarelli, 1989, 1991). Esto se vio reflejado en el desarrollo de la Antropología Biológica Experimental con numerosos e importantes resultados que sin lugar a dudas sirvieron y sirven para la interpretación de los estudios realizados en poblaciones humanas.

Literatura Citada

- Brauer GW. 1982. Size sexual dimorphism and secular trend: Indicators of subclinical malnutrition? En: Hall RL, editor. Sexual dimorphism in *Homo sapiens*: A question of size. New York: Praeger. p 245-259.
- Bolzán AG, Guimarey LM, Pucciarelli HM. 1993. Crecimiento y dimorfismo sexual de escolares según la ocupación laboral paterna. Arch Latinoam Nutr 43(2):132-138.
- Carnese FR, Pucciarelli HM, Pinotti LV, Dubois CMF. 1994. Estándares de crecimiento normal en la población mapuche de Río Negro.

- Facultad de Filosofía y Letras de la Universidad de Buenos Aires. Serie Extensión Universitaria 1:1-51.
- Carson EA. 2006. Maximum likelihood estimation of human craniometric heritabilities. *Am J Phys Anthropol* 131(2):169-180.
- Cónsole GM, Oyhenart EE, Jurado SB, Riccillo FL, Pucciarelli HM, Gómez Dumm CL. 2001a. Effect of undernutrition on cranial components and somatotroph-lactotroph pituitary populations in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus boliviensis*). *Cells Tissues Organs* 168:272-284.
- Cónsole GM, Jurado SB, Oyhenart EE, Ferese C, Pucciarelli HM, Gómez Dumm CL. 2001b. Morphometric and ultrastructural analysis of different pituitary cell populations in undernourished monkeys. *Braz J Med Biol Res* 34:65-74.
- Dahinten SL. 1988. Influencia de la malnutrición proteico-calórica en ratas, sobre la diferenciación del fenotipo craneano. Un estudio de Antropología Biológica Experimental. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. Argentina.
- Dahinten SL, Pucciarelli HM. 1981. Effect of age, sex and nutrition on discontinuous traits of rat skull. *Acta Anat* 110(2):159-163.
- Dahinten SL, Pucciarelli HM. 1983. Effects of protein-calorie malnutrition during suckling and post-weaning periods on discontinuous cranial traits in rats. *Am J Phys Anthropol* 60:425-430.
- 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* 132:324-326.
- Dressino V, Pucciarelli HM. 1996. Efecto nutricional sobre el crecimiento craneofacial de *Saimiri sciureus* (Cebidae). Un estudio experimental. *Rev Arg Antrop Biol* 1:98-112.
- Dressino V, Pucciarelli HM. 1997. Cranial growth in *Saimiri sciureus* (Cebidae) and its alteration by nutritional factors: A longitudinal study. *Am J Phys Anthropol* 102(4):545-554.
- Dressino V, Pucciarelli HM. 1999. Growth of functional cranial components in *Saimiri sciureus boliviensis* (Cebidae). A longitudinal study. *Growth Dev Aging* 63(3):111-127.
- Gómez Dumm CLA, Pucciarelli HM, Dressino V. 1987. Quantitative ultrastructural study of somatotrophic cells in malnourished weanling rats. *Acta Anat* 129:200-202.

- Greulich WW, Crismon CS, Turner ML, Greulich ML, Okumoto Y. 1953. The physical growth and development of children who survived the atomic bombing of Hiroshima or Nagasaki. *J Pediatr* 43(2):121-145.
- Guimarey LM, Carnese FR, Pinotti LV, Pucciarelli HM, Goicoechea AS. 1993. Crecimiento en escolares de Villa IAPI (Quilmes, Buenos Aires, Argentina). *Arch Latinoam Nutr* 43(2):139-145.
- Guimarey LM, Carnese FR, Pucciarelli HM. 1995. La influencia ambiental en el crecimiento humano. *Ciencia Hoy* 5(30):41-47.
- Komlos J. 1994. On the significance of anthropometric history. En: Komlos J, editor. *Stature, living standards and economic development. Essays in anthropometric history*. Chicago: University of Chicago Press. p 210-220.
- Ossenberg NS. 1970. The influence of artificial cranial deformation on discontinuous morphological traits. *Am J Phys Anthropol* 33(3):357-371.
- Oyhenart EE, Pucciarelli HM. 1991. The influence of gonadic hormones on skull differences in rats malnourished during lactation. *Acta Physiol Pharmacol Ther Latinoam* 41:287-293.
- Oyhenart EE, Pucciarelli HM. 1992. Sexual cranial dimorphism in malnourished rats treated with growth hormone. *Growth Dev Aging* 56:179-184.
- Oyhenart EE, Cesani MF. 2016. El método experimental en antropología biológica. Historia y actualidad en Argentina. *Rev Arg Antrop Biol* 18(1):1-9. Doi:10.17139/raab.2016.0018.01.07
- 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(2):105-113.
- Pucciarelli HM. 1971. Variaciones craneanas en grupos raciales aborígenes de la República Argentina. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. Argentina.
- Pucciarelli HM. 1974a. El método experimental en Antropología Biológica. *Etnía* 19:1-7.
- Pucciarelli HM. 1974b. The influence of experimental deformation on neurocranial wormian bones in rats. *Am J Phys Anthropol* 41(1):29-38.
- Pucciarelli HM. 1978. The influence of experimental deformation on craniofacial development in rats. *Am J Phys Anthropol* 48:455-462.
- Pucciarelli HM. 1980. The effects of race, sex, and nutrition on craniofacial differentiation in rats. A multivariate analysis. *Am J Phys Anthropol* 53:359-368.

- Pucciarelli HM. 1981. Growth of the functional components of the rat skull and its alteration by nutritional effects. A multivariate analysis. *Am J Phys Anthropol* 56:33-41.
- Pucciarelli HM. 1989. Contribución al concepto de Antropología Biológica. *Revista de Antropología* 7:27-31.
- Pucciarelli HM. 1991. Nutrición y morfogénesis craneofacial. Una contribución de la Antropología Biológica Experimental. *Interciencia* 16(5):248-253.
- Pucciarelli HM, Niveiro MH. 1981. Effet de la malnutrition sur le developpement de l'ontogenese cranio-faciale. *Cahiers d'Anthropologie* 2:97-109.
- Pucciarelli HM, Goya RG. 1983. Effects of post-weaning malnutrition on the weight of the head components in rats. *Acta Anat* 115(3):231-237.
- Pucciarelli HM, Oyhenart EE. 1987a. Influence of food restriction during gestation on craniofacial growth of the weanling rat. *Acta Anat* 129:182-187.
- Pucciarelli HM, Oyhenart EE. 1987b. Effects of maternal food restriction during lactation on craniofacial growth in weanling rats. *Am J Phys Anthropol* 72:67-75.
- Pucciarelli HM, Dressino V. 1996. Orthocephalization in the post-weaning squirrel monkey. *Am J Phys Anthropol* 101(2):173-181.
- Pucciarelli HM, Oyhenart EE, Terreros MC. 1984. Variations of rat skull bone robusticity evoked by malnutrition. *Am J Phys Anthropol* 64:119-124.
- Pucciarelli HM, Dressino V, Niveiro MH. 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, Carnese FR, Pinotti LV, Guimarey LM, Goicoechea AS. 1993. Sexual dimorphism in schoolchildren of the Villa IAPI neighborhood (Quilmes, Buenos Aires, Argentina). *Am J Phys Anthropol* 92:165-172.
- Pucciarelli HM, Carnese FR, Guimarey LM. 1996. Desnutrición y dimorfismo sexual. *Ciencia Hoy* 34:53-59.
- Pucciarelli HM, Muñe MC, Oyhenart EE, Orden AB, Villanueva ME, Rodríguez RR, 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.
- Pucciarelli HM, Neves WA, Melcher SS, Murrieta RSS. 2005. Nutritional status and sexual dimorphism in three amazonian caboclo communities. *Anthropologie* XLIII/1:63-75.

- Scarano ER. 2003. El desarrollo y consolidación del paradigma experimental en Antropología Biológica. RUNA XXIV:7-26.
- Stini WA. 1969. Nutritional stress and growth: Sex difference in adaptive response. *Am J Phys Anthropol* 31(3):417-426.
- Tanner JM. 1962. *Growth at adolescence*. Oxford: Blackwell Scientific Publication.
- Tanner JM. 1981. *A history of the study of human growth*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Tanner JM. 1986. Growth as a mirror for the conditions of society, secular trends and class distinctions. En: Demirjian A, editor. *Human growth: A multi-disciplinary review*. London: Taylor and Francis. p 3-34.
- Tobias PV. 1970. Puberty, growth, malnutrition and the weaker sex-and two new measures of environmental betterment. *Leech* 40:101-107.
- Tobias PV. 1975. Anthropometry of disadvantaged peoples: studies in Southern Africa. En: Watts ES, Johnston FE, Lasker GW, editores. *Biosocial interrelations on populations adaptations*. The Hague: Mouton Publishers. p 287-305.
- Torres MF, Oyhenart EE, Dahinten SL, Carnese FR, Pucciarelli HM. 2000. Growth and sexual dimorphism in aborigines from Chubut (Argentina). II: Head and face analysis. *Acta Med Auxol* 32:115-123.
- Torres MF, Oyhenart EE, Pucciarelli HM, Dahinten SL, Carnese FR. 2002. Aging and sexual dimorphism in aborigines from Chubut (Argentina). *Anthropologie* XL/1:89-94.
- Torres MF, Oyhenart EE, Dahinten SL, Carnese FR, Pucciarelli HM. 2003. Análisis de indicadores de estrés nutricional en una comunidad aborigen de Argentina. En: Aluja Ma P, Malgosa A, Nogués R Ma, editores. *Antropología y biodiversidad*. Barcelona: Edicions Bellaterra. p 502-509.
- van der Klaauw CJ. 1952. Size and position of the functional components of the skull. A Contribution to the knowledge of the architecture of the skull, based on data in the literature. *Arch Neerl Zool* 9:1-556.
- Washburn SL, Detwiller SB. 1943. An experiment bearing on the problems of physical anthropology. *Am J Phys Anthropol* 1:171-190.
- Wijsman EM, Neves W. 1986. The use of non-metric variation in estimating human populations admixtures: A test case with brasilian blacks, whites and mulattos. *Am J Phys Anthropol* 70:395-479.