

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

**“LA ESTRUCTURA Y DINÁMICA DEL POBLAMIENTO
HUMANO DE PAMPA Y PATAGONIA CONTINENTAL
DURANTE EL HOLOCENO TARDÍO: UN ANÁLISIS DE RASGOS
EPIGENÉTICOS CRANEOFACIALES”**

MARIANO CARLOS DEL PAPA

DIRECTOR: Dr. HÉCTOR M. PUCCIARELLI

CO-DIRECTOR: Dr. ROLANDO GONZÁLEZ-JOSÉ

2013

**Este trabajo está dedicado
a mi esposa Ana Laura
y mis hijos Luca y Vicente**

Agradecimientos

La realización del trabajo de investigación que resulto en mi tesis doctoral, no podría haber sido llevada a cabo sin la colaboración de muchas personas.

Agradezco a mis directores Dr. Héctor M. Pucciarelli y Dr. Rolando González-José. Mi agradecimiento a los integrantes de la División Antropología del Museo de Ciencias Naturales (FCNyM), Marina Sardi, Ivan Perez, Valeria Bernal, Paula González, , Jimena Barbeito, Cristina Muñe y Andrés Di Bastiano. Gracias Diego Gobbo (División Arqueología) por la asistencia en las imágenes y al Dr. Vicente Dressino por facilitarme material bibliográfico.

También hago extensivo los agradecimientos a las personas e instituciones, que me permitieron utilizar sus muestras para mi trabajo: Dra. Inés Baffi y Lic. Claudia Aranda, Museo Etnográfico Juan B. Ambrosetti (FFyL-UBA), Dr. Rafael Goñi, Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano (Buenos Aires), Mg. Prof. Nieves Acevedo Contreras, Museo Nacional de Historia Natural (Santiago de Chile), Dra. Paula Novellino, Museo Municipal de Historia Natural (San Rafael, Mendoza).

Especialmente quiero agradecer a mi familia, mis padres Hugo y Magdalena, mis hermanos Alejo y Luciana, mis cuñados Diego, Carlos (Charly) y Anahí, mis suegros Hugo y Nelba y por supuesto a mis sobrinos Francesco, Maura, Vera, Genaro e Isidro. Gracias por su apoyo incondicional.

RESUMEN

El estudio del poblamiento inicial y la posterior estructuración de las poblaciones humanas, desde la transición Pleistoceno-Holoceno hasta los momentos históricos, ha sido objeto de estudio desde diferentes líneas de evidencia (arqueología, morfología, genética, lingüística, etc). En este contexto, el objetivo de este estudio es el de inferir la dinámica evolutiva de las poblaciones humanas que habitaron la región Pampeana y el norte de la región Patagónica del Holoceno tardío, mediante el análisis de la variabilidad epigenética craneofacial.

En términos generales, la tesis ha sido desarrollada en una primer parte teórica-conceptual, donde se hace especial énfasis en el desarrollo del concepto de epigenética, en el contexto de la ontogenia y filogenia -desde sus orígenes hasta las formulaciones más modernas- cuyo principal objetivo es el de comprender las interacciones entre las bases moleculares y su entorno, en el control tanto del crecimiento y desarrollo, como en la herencia de estructuras complejas como el cráneo. En segundo lugar, se han desarrollado un conjunto de técnicas para el relevamiento de muestras, pertenecientes a diferentes regiones de la República Argentina y la República de Chile y su posterior análisis, los cuales se desarrollaron en tres etapas:

1. Análisis previos: En esta primera etapa, los análisis estuvieron orientados a evaluar el error intraobservador, la representación diferencial en las frecuencias de ocurrencia de cada una de las variables producto del dimorfismo sexual, la asociación entre tamaño y cómo la deformación artificial de la bóveda, puede influir en la expresión de estas variables.
2. Análisis de variación epigenética craneofacial: Mediante la transformación de las frecuencias de cada variable, se estima la distancia biológica entre las poblaciones a partir del valor de la Distancia Media Medida estandarizada (sMMD).
3. Análisis de asociación: Las distancias obtenidas anteriormente son comparadas, mediante el test de Mantel, con matrices de distancias correspondientes a diferentes tipos de marcadores (moleculares, geográficos y diseños de matrices).

Los resultados obtenidos permiten concluir que, en los análisis de depuración el dimorfismo sexual sólo presentó influencia en una sola de las variables consideradas, la asociación entre el tamaño del cráneo y las variables epigenéticas muestran que existen diferencias significativas entre el tamaño del cráneo y los siguientes rasgos epigenéticos craneofaciales: Hueso Coronal, Canal Condilar, Foramen Oval Incompleto, Puente

Pterigo Alar, Foramen Mastoideo, Prominencia Mandibular y Espina Troclear. Por otro lado, la deformación artificial de la bóveda craneana influye en la expresión de los huesos wormianos durante el desarrollo postnatal, por lo tanto no son relevantes en los análisis de relaciones evolutivas. Esto apoya la importancia en el cuidado que se debe tener al elegir las variables óptimas para este tipo de estudios.

Los resultados de los análisis de variación epigenética craneofacial, muestran una estructuración geográfica de las muestras en estudio. Dicha estructuración está representada por tres núcleos principales, uno conformado por las muestras provenientes del área pericordillerana (Mapuches de Chile, sur de Mendoza, San Juan y Noroeste de Argentina), el segundo núcleo formado por las muestras de poblaciones de la región Pampeana (denominados como Pampas del centro de la región Pampeana y muestras del Delta del Paraná), y un tercer agrupamiento representado por las poblaciones del Noroeste de la Patagonia.

Los análisis de asociación comparando diferentes matrices de distancias han resultado negativos para las distancias biológicas epigenéticas, con la excepción de aquellos modelos de diseño que muestran a las costas del Atlántico y Pacífico como rutas de poblamiento y las que identifican tipos de subsistencia.

De este modo, a partir de los datos obtenidos con estos resultados, se puede inferir que la estructuración epigenética craneofacial fue producto de la interacción entre procesos microevolutivos, reguladores de las frecuencias génicas, que subyacen a la presencia de estas variables y a la influencia del entorno que controla el crecimiento y desarrollo del cráneo, mediante procesos epigenéticos, en algunos casos factibles de ser heredados. En términos del proceso de poblamiento de América del Sur, el mismo habría estado dominado por una primera etapa, durante la transición Pleistoceno-Holoceno, de dispersión (migración), a partir de dos rutas principales (Atlántico y Pacífico). Posteriormente, en el Holoceno temprano-medio, en momentos de asentamiento y desarrollo, las poblaciones se han configurado a partir de la presencia y grado de flujo génico entre las mismas. Durante el Holoceno tardío, con una relativa estabilidad medio ambiental y con la adquisición definitiva de formas alternativas de subsistencia, permitió la intervención de aquellos procesos epigenéticos que posibilitaron la configuración epigenética craneofacial particular de las poblaciones en estudio.

ABSTRACT

The study of the first settlement and the later human populations structuring, from the Pleistocene-Holocene transition to the historic moments, have been subject of study from different lines of evidence (archaeological, morphologic, genetic, linguistic, etc.). In this context, the aim of this study is to infer the evolution dynamics of human populations inhabiting La Pampa and northern Patagonia in the late Holocene by means of the analysis of craniofacial epigenetic variability.

In general terms, the thesis has a first theoretical-conceptual part, with special emphasis on the concept of epigenetics, in the context of ontogeny and phylogeny – from their origins to modern formulations – the main objective of which is to understand the interactions between the molecular bases and their environment in the control of the growth and development as well as the inheritance of complex structures like the skull. In the second part of the work, a group of techniques for sample survey and later analysis have been developed. The samples belong to different regions of Argentina and Chile and their analysis was carried out in three stages:

1. Previous analyses. In this first stage, the analyses were oriented to evaluate the intraobserver error, the differential representation in the occurrence frequencies of each of the variables product of sexual dimorphism, the association between size and how the artificial deformation of the vault can influence the expression of these variables.

2. Analysis of craniofacial epigenetic variation. By means of the frequencies transformation of each variable, the biologic distance among the populations is estimated from the value of the standardized Measures Mean Distance (sMMD).

3. Association analysis. The previously obtained distances are compared, by means of the Mantel test, against distance matrices corresponding to different types of markers (molecular, geographic and matrices designs).

The obtained results can lead to the conclusion that, in the previous analyses sexual dimorphism influenced only one of the considered variables, the association between the skull size and the epigenetic variables show that there are significant differences between the skull size and the following craniofacial epigenetic traits: coronal bone, condylar canal, incomplete foramen ovale, pterigo alar bridge, mastoid foramen, mandibular prominence and trochlear spine. On the other hand, the artificial deformation of the cranial vault influences the expression of the wormian bones during postnatal development; therefore, they are not relevant in the analyses of evolutionary

relations. This supports the importance that must be given to the choice of the proper variables for this type of study.

The results of the analyses of craniofacial epigenetic variation show a geographical structuring of the studied samples. The mentioned structuring is represented by three main cores. One is made up by the samples from the pericordilleran area (Mapuches from Chile, southern Mendoza, San Juan and northwestern Argentina). The second core is formed by the samples of the populations from La Pampa (called Pampas from the central Pampean region) and from Delta del Paraná. The third one is represented by the populations of northwestern Patagonia.

The association analyses comparing different distance matrices have been negative for the epigenetic biological distances, with the exception of those design models showing the Atlantic and Pacific coasts as settlement routes, identifying types of subsistence.

In this way, from the data obtained with these results, it can be inferred that the craniofacial epigenetic structuring was product of the interaction among microevolutionary processes, regulators of the genetic frequencies, underlying the presence of these variables and the influence of the environment controlling the growth and development of the skull, by means of epigenetic processes, in some cases inherited. As regards the settlement process in South America, it would have been dominated by a first stage of dispersion (migration) during the Pleistocene-Holocene transition with two main routes (Atlantic and Pacific). Later, in early-medium Holocene, in moments of settlement and development, populations have been conformed from the presence and degree of gene flow among them. During late Holocene, a relative environmental stability and the definite acquisition of alternative forms of subsistence favoured the intervention of those epigenetic processes that allowed for the craniofacial epigenetic configuration particular of the studied populations.

1.	Introducción.....	1
2.	Descripción del área de estudio.....	3
2.1.	Región Pampeana.....	3
2.2.	Región Patagónica.....	4
2.3.	Evolución del clima durante el Holoceno en Pampa y Patagonia.....	6
3.	Antecedentes en el estudio del poblamiento humano de América.....	10
3.1.	El período pre-científico.....	10
3.2.	El hombre fósil en América.....	10
3.3.	Enfoque tipologista.....	12
4.	Estado actual del conocimiento acerca de las relaciones evolutivas en Pampa y Norte de Patagonia.....	14
4.1.	Estudios de morfología tradicional en Pampa y Patagonia.....	14
4.2.	Morfometría geométrica en Pampa y Patagonia.....	15
4.3.	Rasgos epigenéticos craneofaciales en Pampa y Patagonia.....	15
4.4.	El registro arqueológico.....	18
4.4.1.	Arqueología de la región Pampeana.....	18
4.4.2.	Arqueología de Patagonia.....	19
4.5.	Los momentos históricos en Pampa y Patagonia.....	22
5.	Principales modelizaciones sobre el poblamiento y diversificación biológica de los primeros americanos.....	25
5.1.	Teoría de las tres migraciones.....	25
5.2.	Teoría de los dos componentes biológicos.....	26
5.3.	Teoría una oleada migratoria única.....	28
5.4.	Nuevas aproximaciones al estudio del poblamiento de América desde un enfoque integrador.....	30
5.4.1.	El papel de Beringia en la configuración de las poblaciones humanas americanas...	31
5.4.2.	La dinámica del poblamiento de América.....	32
5.4.3.	El ámbito circum-ártico.....	36
6.	El estudio de la variabilidad biológica desde un abordaje epigenético.....	41
6.1.	La epigenética, sus orígenes.....	43
6.2.	Sistemas de herencia epigenéticos.....	47
6.2.1.	Circuitos de retro alimentación autosuficientes.....	47
6.2.2.	Herencia estructural.....	48
6.2.3.	Marcas de cromatina.....	48
6.2.4.	La interferencia de ARN.....	49
6.3.	La relevancia evolutiva de los sistemas de herencia epigenéticos.....	50
6.4.	El surgimiento del paradigma Evo-Devo.....	51
6.5.	La epigenética en el desarrollo craneofacial y sus implicancias evolutivas.....	51
6.6.	Variación epigenética craneofacial y biología del desarrollo.....	53
6.6.1.	La teoría de la matriz funcional (Melvin Moss, 1962).....	54
6.6.1.1.	Los mecanismos de mecano trasducción celular.....	56
6.6.1.2.	Teoría de la red biológica (red de células óseas conectadas).....	56

6.6.2.	El enfoque integrador.....	57
7.	Objetivos y expectativas.....	59
8.	Materiales.....	60
8.1.	La muestra.....	61
8.1.1.	Noroeste de Argentina.....	61
8.1.2.	Cuyo.....	62
8.1.3.	Delta.....	62
8.1.4.	Pampa.....	62
8.1.5.	San Blas.....	63
8.1.6.	Isla Gama.....	63
8.1.7.	Valle inferior del río Negro.....	64
8.1.8.	Valle inferior del río Chubut.....	64
8.1.9.	Noroeste de Santa Cruz.....	64
8.1.10.	Tierra del Fuego.....	65
8.1.11.	Araucanía.....	65
8.2.	Las variables.....	66
9.	Métodos.....	71
9.1.	Análisis previos y depuración.....	71
9.1.1.	Efecto del error intra observador.....	71
9.1.2.	Asociación del sexo con las variables epigenéticas.....	73
9.1.3.	La influencia de la deformación craneofacial artificial en el desarrollo de las variables epigenéticas.....	74
9.1.3.1.	Materiales y métodos.....	75
9.1.3.1.1.	La muestra.....	75
9.1.3.1.2.	Morfometría geométrica.....	76
9.1.3.2.	Análisis.....	76
9.1.4.	El efecto del tamaño en el desarrollo de las variables epigenéticas.....	78
9.2.	Análisis de la variabilidad en la expresión de los rasgos epigenéticos craneofaciales.....	79
9.2.1.	Índice de fijación (F_{st}).....	80
9.2.2.	Cálculo de la medida media de la divergencia (MMD).....	81
9.2.3.	Matrices de distancias para marcadores neutros (haplogrupos mitocondriales).....	84
9.2.4.	Matrices de distancias geográficas.....	84
9.2.5.	Análisis de asociación entre matrices de distancia (Mantel).....	84
9.2.6.	Diseño de matrices.....	85
9.2.6.1.	Modelo de poblamiento por dos vías.....	85
9.2.6.2.	Modelo de poblamiento por dos vías con diferenciación andina.....	86
9.2.6.3.	Modelo económico-adaptativo.....	87
9.2.6.4.	Modelo regional-aislamiento geográfico.....	88
9.2.6.5.	Modelo de Araucanización de Cuyo, Pampa y Norte de Patagonia.....	89
9.2.6.6.	Modelo de Araucanización con diferenciación temporal.....	90

10.	Resultados.....	91
10.1.	La influencia de la deformación en la bóveda craneana.....	91
10.2.	Índice de fijación (F_{st}).....	100
10.3.	Cálculo de la divergencia en la media medida (MMD).....	101
10.4.	Cálculo de distancias para marcadores neutros (haplogrupos mitocondriales).....	106
10.5.	Análisis de la asociación entre matrices de distancia (Test de Mantel).....	107
11.	Discusión.....	110
11.1.	La influencia de la deformación en la bóveda craneana.....	110
11.2.	La variabilidad epigenética craneofacial.....	112
11.2.1.	La variabilidad epigenética craneofacial intrapoblacional.....	113
11.2.2.	La variabilidad epigenética craneofacial interpoblacional.....	114
11.2.2.1.	La configuración entre los conglomerados.....	114
11.2.2.2.	La configuración de los conglomerados.....	117
11.2.2.3.	El ajuste de los modelos de diseño.....	118
12.	Conclusiones.....	121
	BIBLIOGRAFÍA.....	123
	ANEXO I Definiciones variables epigenéticas craneofaciales.....	147
	ANEXO II Tablas.....	150
	ANEXO III Tablas de frecuencias.....	

Introducción

1. Introducción

La evidencia revela que hace aproximadamente unos 100000 AAP (principios del Pleistoceno superior) el hombre anatómicamente moderno es encontrado fuera de África (Lahr, 1996). Éste sería el inicio que llevaría al hombre a la exploración y poblamiento efectivo de la mayoría de los continentes y que se extendió hasta el extremo meridional de América del Sur, donde la presencia humana más antigua está datada en los 12780 AAP (límite entre el Pleistoceno terminal y el Holoceno temprano) (Dillehay, 1999).

Al igual que muchas otras especies, el *Homo sapiens sapiens* responde a los estímulos del entorno. Cualquier cambio en el medio que lo sustenta, producirá un cambio concomitante en sus estrategias de supervivencia. Ésta habilidad ha permitido desarrollar una de las conductas características más importantes en nuestra especie y que ha cumplido un rol fundamental en la configuración de la diversidad socio-cultural y biológica humana, como es la migración y ocupación exitosa de áreas no exploradas previamente por nuestra especie. Los cambios del entorno, entendidos como las modificaciones en las condiciones medioambientales, son producidos en gran medida por las fluctuaciones climáticas. El clima es un sistema complejo producto de la interacción entre diferentes factores como la atmósfera, los océanos, la superficie terrestre y su vegetación e hidrología, que varían de manera natural a escalas temporales que van desde las interanuales a milenios o más. Estos eventos son determinantes para la toma de decisiones en las sociedades cazadores-recolectoras, cuyo principal objetivo es el mantenimiento de un equilibrio entre las necesidades y los recursos que toman del ambiente.

En este contexto, el ser humano debe ser comprendido como producto de un fenómeno multidimensional, en el que coincide tanto lo biológico como lo socio-cultural, donde cada una de estas dimensiones está sujeta a potenciales modificaciones, producto de los mecanismos que la gobiernan. La dimensión biológica, nos incluye en el mundo natural, donde la selección natural, la mutación, la deriva génica y el flujo génico son los principales mecanismos responsables de la diferenciación biológica, actuando sobre el genotipo y el fenotipo. Desde su dimensión socio-cultural, el hombre transforma el entorno y se interrelaciona con otros seres humanos de forma consciente, para suplir sus necesidades, desarrollando una nueva dimensión gobernada por mecanismos diversos.

De lo anteriormente expuesto, se desprende que la reconstrucción histórica de los principales eventos, que resultan en la configuración socio-cultural y biológica de las poblaciones que habitaron la región Pampeana y Patagónica, durante el Holoceno tardío, es el producto de un complejo constructo (en el sentido epistemológico), resultado de la combinación de múltiples factores de manera particular.

El abordaje de esta complejidad, se ha visto cristalizada en múltiples líneas de evidencia, cuyo principal objetivo es aportar elementos en la discusión sobre la dinámica evolutiva de estas poblaciones humanas, que posteriormente se ha formalizado en teorías o modelos. Sin embargo, a pesar de la amplia producción científica, se debe tener en cuenta que el problema aún no ha alcanzado un consenso general en la comunidad científica. La necesidad de obtener dicho consenso, ha dirigido los esfuerzos a la utilización de un enfoque multidisciplinario, que permita una aproximación más adecuada a esta problemática.

El uso de variables epigenéticas craneofaciales, cuya manifestación es el resultado de mecanismos biológicos originales, abre un campo nuevo dentro del enfoque morfológico, para el aporte de nuevos elementos. En este sentido, aunque este estudio esté enfocado en el análisis de la variación en la expresión de los rasgos epigenéticos craneofaciales, se tendrá en consideración la utilización de medidas de diferente naturaleza, como matrices de marcadores neutros o matrices de relaciones hipotéticas (matrices de diseño), para verificar su posible correspondencia con estas variables.

Descripción de las áreas de estudio

2. Descripción de las áreas de estudio

2.1. Región Pampeana

Es una gran llanura que se encuentra entre los 31° y 39° de latitud Sur, en el centro-este de la República Argentina. Este extenso territorio se divide a su vez en Pampa Húmeda o Pampa Occidental y Pampa Seca o Pampa Oriental (Politis, 1984). El límite entre ambas subáreas está dado por la presencia de la isoieta de los 600mm, separando las provincias biogeográficas Pampeana de la Provincia del Espinal (Cabrera, 1976) (Figura 1). La Pampa Húmeda se divide en las siguientes subregiones, la Pampa elevada, zona pedemontana que se extiende desde las sierras pampeanas hacia el este hasta la Pampa deprimida que, coincidiendo con la cuenca del Salado, la separa de la Pampa ondulada del litoral fluvial argentino (ríos Paraná y de La Plata). Al oeste la Pampa medanosa y más al sur la Pampa interserrana. La Pampa Seca posee gran cantidad de cuencas con salinas o lagunas que se están secando y se encuentran en proceso de formar salinas. Las características de esta subregión están directamente determinadas por la escasez de lluvias, circunstancia que se acentúa en dirección al oeste. La sequedad lleva a que las pasturas naturales que caracterizan a la Pampa Húmeda, desaparezcan en la Pampa Seca, donde predomina el monte, especialmente de caldén, chañar y algarrobo. El bosque se va haciendo cada vez más ralo hacia el oeste, donde el clima se hace desértico y aumenta la presencia de cactus. Por otro lado, el clima de la región Pampeana se caracteriza por poseer un gradiente de continentalidad que aumenta desde el sudoeste hacia el noroeste, acrecentando las temperaturas promedio (Prado et al., 1987; Prieto, 1996).

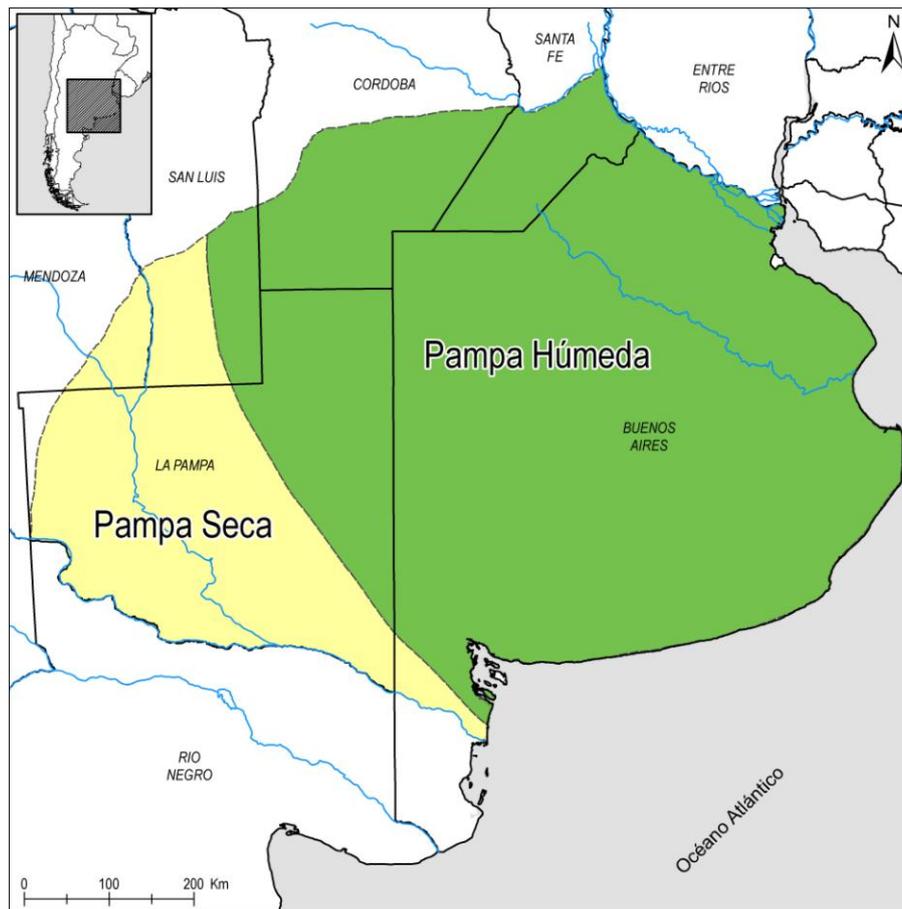


Figura 1. Región Pampeana con su respectiva división entre Pampa Seca y Pampa Húmeda.

2.2 Región Patagónica

La región Patagónica comprende los actuales territorios de Argentina y Chile, su límite norte está comprendido por el paralelo 39 de Latitud Sur, mientras que su límite meridional es el archipiélago de Tierra del Fuego, en el paralelo 55 de Latitud Sur. La Patagonia Argentina posee como límites naturales, al norte el río Barrancas y el río Colorado, éste último originado de la confluencia del río Barrancas y el río Grande (Mendoza). Su límite sur es el archipiélago de Tierra del Fuego, incluyendo el Canal de Beagle. Al oeste la topografía está dominada por la cordillera de los Andes, que corre de norte a sur, mientras que hacia el este se encuentra el litoral del océano Atlántico (Figura 2). En términos generales, el relieve del paisaje va decreciendo en sentido oeste-este, recorriendo desde la cordillera de los Andes, a través de la meseta, descendiendo luego hasta la costa Atlántica, la misma puede presentarse como acantilados o de forma suave (Gómez Otero et al., 1998). La hidrología está constituida principalmente, por la presencia de los ríos Colorado, Negro, Chubut, Deseado, Santa Cruz, Coyle y Gallegos,

estos presentan sus nacientes en la cordillera oriental y desembocan en el litoral marino. La Patagonia continental se separa de su porción insular (Tierra del Fuego) por la presencia del Estrecho de Magallanes, que con una extensión total de 600km de longitud recorre desde el oeste, área de los canales, hasta las mesetas de la costa Atlántica. Desde un punto de vista climático, el gradual estrechamiento de la porción meridional de América del Sur, determina la gran influencia oceánica. Esto resulta en una reducción de las temperaturas extremas y desarrolla estaciones con climas poco contrastados. Por otro lado, la cordillera de los Andes compone una gran barrera orográfica, que genera un fuerte gradiente oeste-este impidiendo el paso de la humedad de los vientos provenientes de Pacífico. Del mismo modo, puede señalarse la inexistencia de barreras orográficas transversales (con dirección oeste-este), lo cual implica un libre pasaje de las masas de aire provenientes del sur, rasgo muy importante en el caso de Patagonia (Malvárez et al., 2004). Otra variable a considerar, al momento de comprender los tipos climáticos de Patagonia, es la acción predominante de los centros de alta presión existentes sobre el océano Pacífico, los cuales cumplen un rol fundamental en la formación de fuentes de humedad para el continente y en la formación de sistemas de vientos principales que circulan de oeste a este (García, 1994). Con respecto a las precipitaciones, existe un fuerte condicionamiento de la cordillera de los Andes. Como resultado se genera una división bien marcada entre áreas húmedas al este y áridas y semi áridas del oeste. Cabrera y Willink (1973) proponen para ésta región la existencia de cuatro provincias biogeográficas, Provincia del Monte, Provincia Patagónica, Provincia Subantártica y Provincia Altoandina.

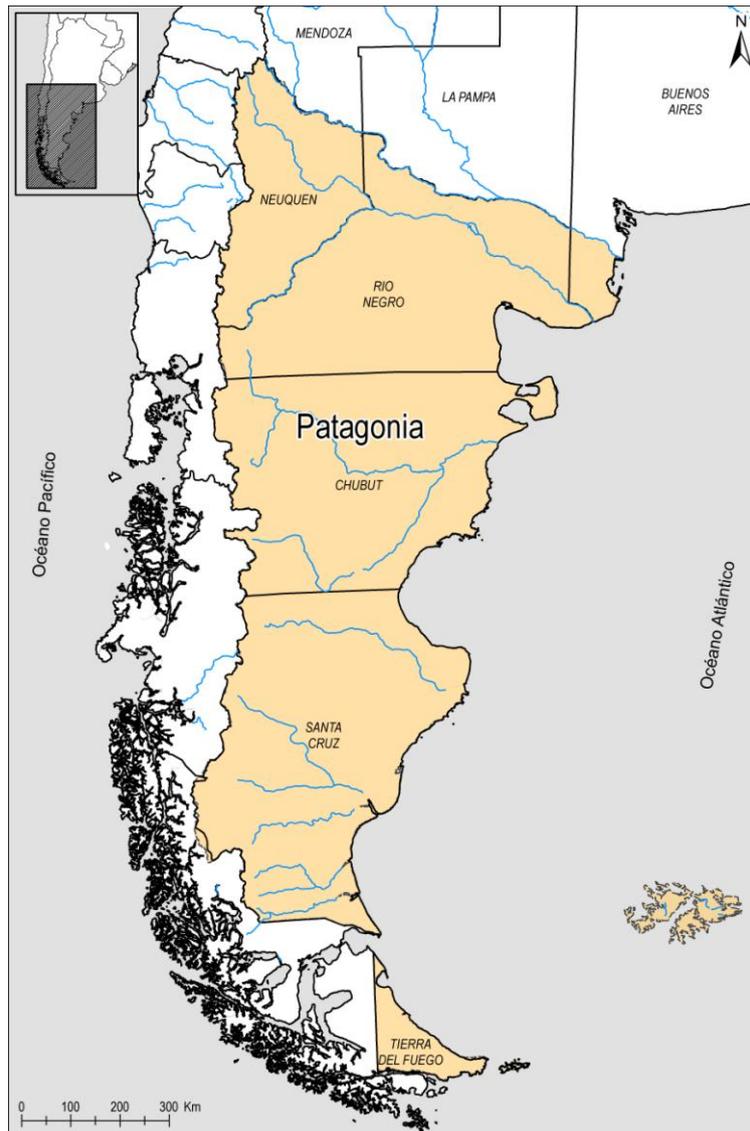


Figura 2. Región Patagónica.

2.3. Evolución del clima durante el Holoceno en Pampa y Patagonia

La historia del poblamiento humano del área meridional de América del Sur se extiende desde la transición entre el Pleistoceno final y el Holoceno temprano (Borrero, 2001). La reconstrucción paleoclimática cumple un rol fundamental para la confección de modelos que permitan comprender la dinámica evolutiva de las poblaciones humanas que habitaron la región Pampeana y Patagonia durante todo el Holoceno (Figura 3). Cada ecosistema donde está incluido el ser humano puede ser considerado como un sistema natural que es dependiente del clima, por lo tanto, mientras existan registros de

tales sistemas en el pasado, es posible deducir información paleoclimática de ellos (Bradley, 1985).

Una clave para comprender el estado actual de las reconstrucciones paleoclimáticas, es tener en cuenta que la existencia de múltiples tipos de registros (palinológicos, sedimentarios, paleontológicos, entre otros) y el tipo de alcance geográfico (ambientes locales y regionales), puede implicar resultados inconsistentes.

La transición Pleistoceno final-Holoceno temprano es caracterizada por el denominado Dryas Reciente (Younger Dryas) (Tonni et al., 1999). El mismo es representado por una fase de enfriamiento abrupto: para este momento el anticiclón del pacífico sur cobra mayor influencia, que se traduce en el desplazamiento del clima de la estepa patagónica, a 650km al noreste de su posición actual (Iriondo y García, 1993). Las evidencias para la región Patagónica muestran eventos de enfriamiento. Heusser y Rabassa (1987) registran para el noroeste de Patagonia (Parque Nacional Nahuel Huapi) el enfriamiento Huelmo-Mascardi, también hacen referencia a un periodo frío al final del último periodo glaciario. Sin embargo, datos palinológicos del sur de Chile no encuentran evidencias de un evento similar al Dryas Reciente para esa región (McCulloch et al., 2000). Para este momento en la región Pampeana datos palinológicos indican el desarrollo de plantas desérticas que crecen sobre dunas de arenas (Clapperton, 1993).

Posteriormente al abrupto enfriamiento del Dryas Reciente, las temperaturas tienden a subir paulatinamente hasta el Óptimo Climático. En la región Pampeana los estudios han permitido considerar que se producen cambios hacia condiciones más húmedas, en la transición miembro Guerrero y miembro río Salado. La misma está formada por un paleosuelo (Fidalgo et al., 1973), en el que se hallaron gasterópodos fechados en 9700±100 AAP, materia orgánica en 8900±130 AAP y carbonato pedogenético 10000±140 AAP. Para estos autores, este suelo puede representar un momento de deglaciación, dada la evidencia de una ingesión marina en la costa para el mismo momento. La porción superior del miembro río Salado representa el Óptimo Climático (Zárate y Flegenheimer, 1991). El clima se tropicaliza con presencia de fauna proveniente de territorios más al norte de Sudamérica, fuerte pedogénesis y desarrollo de fajas fluviales (Iriondo y Kröhling, 1995). La completa desaparición del anticiclón continental sudamericano produce la migración del clima pampeano 500 km al sudoeste, localizándose al norte de Patagonia (Iriondo, 1998). En la Patagonia, para el

sector extra andino la tendencia climática fue hacia condiciones más áridas, mientras que en la cordillera se comienzan a formar bosques (Heusser, 2003).

Las condiciones de fluctuaciones climáticas se mantuvieron durante el Holoceno tardío. En su periodo inicial, en la región Pampeana se registraron climas con características de aridez tendientes al mejoramiento. Como resultado de esto se originan condiciones de humedad y mayores temperaturas que duraron desde el siglo X hasta el siglo XIV. A este evento se lo conoce como la Anomalía Climática Medieval (ACM) (Williams y Wigley, 1983). Esto se traduce en un desplazamiento hacia el norte de Patagonia del ecotono Pampa-Patagonia (Stoessel et al., 2008). Para el mismo momento se registra en la región periandina del norte de Patagonia, un incremento de precipitaciones y de variabilidad climática (Bianchi, 2007). En la Patagonia Austral y Tierra del Fuego un clima frío y húmedo es reconocido por investigaciones dendroclimáticas (Stine, 1994) y por registros polínicos (Borromei y Nami, 2000). Estudios sedimentarios asociados a sitios arqueológicos, revelan la presencia de fluctuaciones climáticas vinculadas a la Anomalía Climática Medieval (Favier Dubois, 2002). A finales del siglo XIV se produce una inversión de las condiciones climáticas que se desarrollaron durante la Anomalía Climática Medieval. A este nuevo acontecimiento de oscilación se lo conoce como Pequeña Edad de Hielo (Fagan, 2001). Las evidencias demuestran que tuvo influencia tanto en Pampa como en Patagonia. Para la región Pampeana se describe como un evento de aridización, que se tornó significativo durante el siglo XVIII y principios del siglo XIX (Politis, 1984), esto último, fue apoyado por datos obtenidos en sedimentos de fondos de laguna (Laprida et al., 2009). Tanto la evidencia paleontológica y estratigráfica (Tonni et al., 1999) como faunística (Prevosti et al., 2004) demuestran la existencia de este evento. Para el norte de Patagonia se hallan pruebas de esto en procesos tales como avances glaciares (Glasser et al., 2002) y en datos dendrocronológicos (Villalba, 1990, entre otros). La reconstrucción paleoclimática muestra importantes cambios en la temperatura de verano. Condiciones más frías ocurrieron entre 1300 A.D. y 1380 A.D., entre 1520 A.D. y 1660 A.D., alrededor de 1800 A.D. y 1830 A.D. y durante la primera década del siglo XX (Figura 3).

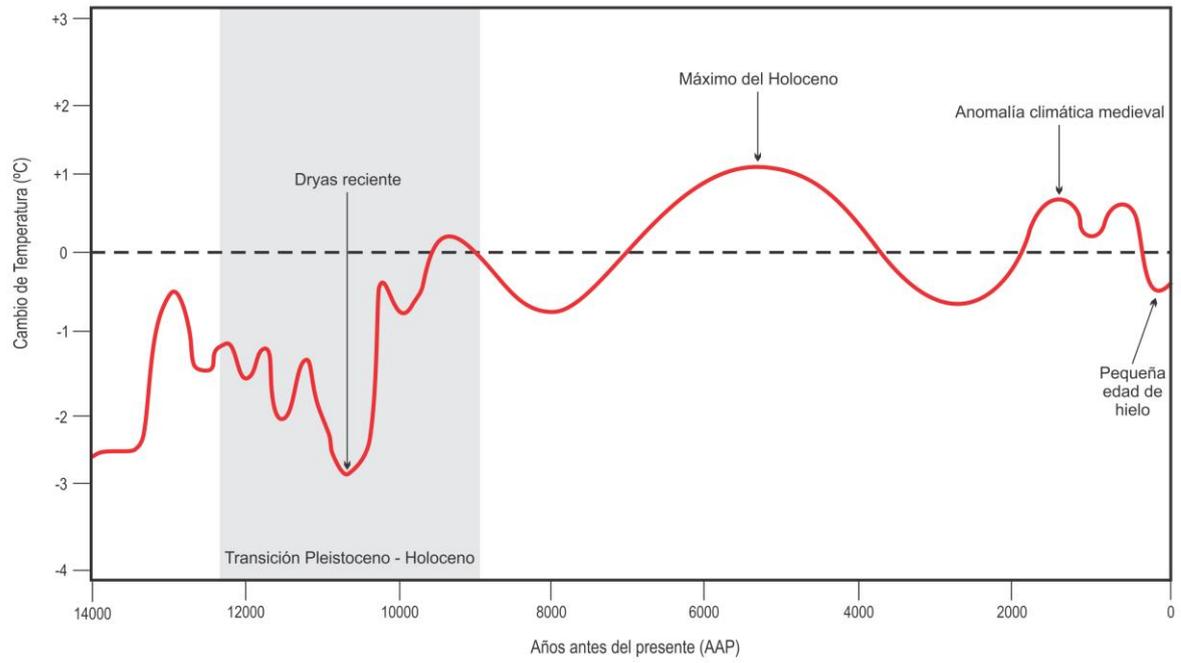


Figura 3. Fluctuación de las temperaturas desde finales del Pleistoceno hasta el Holoceno tardío final (tomado y modificado de Politis et al., 2004).

3. Antecedentes en el estudio del poblamiento humano de América

3. Antecedentes en el estudio del poblamiento humano de América

Abordar el problema del poblamiento humano de la región Pampeana y Patagónica y su consecuente diversificación, tanto en los aspectos biológicos como socio-culturales, ha requerido de la utilización de un conjunto muy amplio de evidencias, las cuales podemos dividir en dos aspectos fundamentales. Por un lado los aspectos biológicos, entre los que se destacan las investigaciones morfológicas (fenotipo) sobre las diferentes estructuras óseas (craneales y postcraneales) y la evidencia molecular (genotipo). Por otro lado, se cuenta con aquella evidencia material producto de las conductas humanas (registro arqueológico) que permite deducir modelos explicativos sobre este fenómeno. En este capítulo se tratarán los principales antecedentes y el estado actual del conocimiento, tendientes a explicar, desde diferentes abordajes, la dinámica evolutiva de las poblaciones humanas en estudio.

3.1. El período pre-científico

Desde la llegada de los primeros colonizadores europeos, los cronistas han puesto gran interés en la descripción de las sociedades indígenas con las que han tenido contacto (Vespucio, 1504; Pigafetta, 1998). Estas Crónicas de Indias, aportaron importante información sobre algunos aspectos de la vida cotidiana de estas poblaciones, incluso algunos de estos autores han especulado sobre el probable origen de las mismas (de Gomara, 1554; de Sahagún, 1558-1568; de las Casas 1875-1876; entre otros). Sin embargo, la naturaleza de dichas explicaciones se basaba en especulaciones subjetivas, producto más de la imaginación que de hechos observados.

No fue sino hasta mediados del siglo XIX, que comienzan los primeros trabajos con un enfoque científico-sistemático. Para América del Sur, los trabajos realizados por Peter Lund, en varias cavernas calcáreas ubicadas en Lagoa Santa, estado de Minas Gerais (Brasil) donde encontró restos humanos asociados a fauna extinta y los realizados por Florentino Ameghino en la provincia de Buenos Aires (Argentina), pueden ser considerados como pioneros en establecer una gran antigüedad en la presencia del hombre en América (Marcellino, 1985; Politis et al., 2009).

3.2. El hombre fósil en América

Los trabajos fundacionales de Florentino Ameghino (1876, 1880) se caracterizan por un corte netamente evolucionista y por atribuir una profunda antigüedad al hombre en las Pampas (período Terciario). Dicha determinación cronológica, fue realizada mediante el análisis de los suelos donde se encontraron los restos antrópicos, una práctica inevitable dada la falta de métodos radio isotópicos en esa época. En “La Antigüedad del Hombre en el Plata”, Tomos I y II (1880) Ameghino termina de desarrollar las principales ideas sobre el hombre fósil pampeano. En esta obra el autor propone que los indígenas de Tierra del Fuego, que se diferencian de los habitantes de Patagonia continental, son junto con Esquimales y Botocudos representantes actuales de la “raza primitiva”. A su vez, especula sobre el origen de las actuales poblaciones, proponiendo que las mismas están representadas por un conjunto heterogéneo, producto de continuos cruzamientos. Para 1884 se publica el libro “Filogenia”, donde Ameghino presenta su propuesta filogenética de los antropomorfos incluidos cuatro antecesores hipotéticos: *Prothomo*, *Diprothomo*, *Triprothomo* y *Tetraprothomo*. En 1906 el autor incorpora la idea de la descendencia del hombre primitivo de los monos del principio del terciario sudamericano. A su vez todos estos desarrollos teóricos, fueron acompañados por un conjunto de hallazgos que fortalecieron la doctrina Ameghiniana. En términos generales, para la primera década del siglo XX, la discusión sobre la antigüedad del hombre en la Pampa se resumía en los siguientes puntos:

1. Los restos encontrados por Ameghino, representaban los seres humanos más antiguos conocidos hasta el momento.
2. El esquema geocronológico de los suelos argentinos.
3. El origen y significado de las escorias y tierras cocidas atribuidas, por Ameghino, a la actividad antrópica.

Aunque la influencia de la obra de Florentino Ameghino sobre la discusión del origen del hombre en América, entre las dos últimas décadas del siglo XIX y la primer década del siglo XX, fue innegable (Marcellino, 1985), paulatinamente y desde otras perspectivas, algunos autores comenzaron a cuestionarla. Tal es el caso de Robert Lehmann-Nitsche, quién en 1907 publica una obra cuyo principal objetivo fue el de contar con mayor cantidad y mejor organizada información sobre los tres puntos mencionados. Una de las conclusiones más importantes a la que se llegó fue que, la antigüedad del hombre pampeano era menor a la propuesta por Ameghino (Lehmann-Nitsche, 1907). Sin embargo, si debemos señalar un momento en la historia de estas

investigaciones que hayan marcado un punto de inflexión, puede encontrarse durante el desarrollo del XVII Congreso de Americanistas realizado en Argentina en 1910. Esa ocasión permitió la llegada al país de investigadores de primera línea mundial, entre los que se destacaba el antropólogo estadounidense Ales Hrdlička y el italiano Aldobrandino Mochi, quienes analizaron los materiales y realizaron visitas a los sitios donde Ameghino efectuó sus principales hallazgos. Como respuesta a los enunciados de Ameghino, ambos autores escribieron sendos artículos (Mochi, 1910; Hrdlička, 1912) cuyas conclusiones fueron adversas a las propuestas Ameghinianas. A partir de ese momento y en décadas posteriores, la idea del hombre terciario cayó en descrédito casi total y la antigüedad del hombre americano fue cuestionada a la luz de los nuevos descubrimientos en relación al poblamiento asiático de América, colocando al hombre en Sudamérica en una posición Pleistoceno final-Holoceno temprano (Marcellino, 1985). Posteriormente los trabajos enfocados al estudio del hombre fósil Pampeano fueron en disminución: las refutaciones a las ideas de Ameghino, sumada a la muerte del mismo en 1911 precipitaron el final de una doctrina.

A partir de ese momento y hasta la actualidad, la discusión sobre el origen y composición de las poblaciones aborígenes, comenzaron a focalizarse en un origen extra americano. El primer argumento, orientado hacia estas ideas, fue desarrollado por Ales Hrdlička (1925), quien propuso que las poblaciones americanas constituían una única “raza” de origen mongólico y que el ingreso al continente se realizó por el Estrecho de Bering.

3.3. El enfoque tipologista

En las próximas dos décadas los trabajos antropobiológicos fueron orientados mayoritariamente hacia muestras de Patagonia. Todo este período está caracterizado por el paradigma tipologista. José Imbelloni (1923) analiza los índices neurocraneanos y tipos deformatorios de una muestra proveniente del Lago Buenos Aires. Concluye que durante el neolítico patagónico vivió allí una población braqui-platicéfala, proveniente de Chile. Posteriormente, partiendo de la concepción de Quatrefages (1879), acerca de la existencia de una raza dolicocefala americana o de Lagoa Santa, supone la existencia de una doble capa primitiva en sentido morfológico: la primera y más arcaica, de naturaleza tasmano australoide (Fuéguidos), baja estatura, dólico platicéfalo, meso leptoprosopos, leptorinos, mesoconcos y una segunda de naturaleza melanesoide (Imbelloni, 1937).

Marcelo Bórmida (1953-54), propone una crítica a la metodología previa utilizada para los análisis craneológicos en muestras de Patagonia. Recurre a un conjunto de técnicas nuevas con muestras bien contextualizadas. Uno de los capítulos más importantes de su trabajo está dedicado a la deformación artificial en Patagonia. Los resultados demuestran la amplia difusión de esta práctica entre los grupos patagónicos. El autor atribuyó todos los cráneos observados a la familia de los Tabulares Erectos (Imbelloni, 1923) y también propuso que: a) la deformación plano-lámbdica es la más reciente de las que aparecen en Patagonia, b) la deformación plano-frontal es más antigua que la anterior y c) la pseudo-circular es más antigua que la plano-lámbdica y al menos en la Laguna del Juncal, más antigua que la plano-frontal. Dicho esquema es utilizado en su propuesta sobre el poblamiento de Patagonia. Posteriormente todas estas cronologías relativas, sobre cráneos deformados, fueron confirmados por prácticas mediante fechados radiocarbónicos en el Noroeste de Patagonia [*i.e.* San Blas (Sanguinetti de Bórmida, 1999), el río Colorado (Martínez y Figuerero Torres, 2000)] y en varias regiones vecinas [*i.e.* el Sudeste de la región Pampeana (Madrid y Barrientos, 2000; Berón y Baffi, 2003), sur de Cuyo (Novellino et al., 2003, 2004), La Pampa (Baffi y Berón, 1992; Berón y Baffi, 2003) y la desembocadura del río Chubut (Gómez Otero y Dahinten, 1997-1998)].

4. Estado actual del conocimiento acerca de las relaciones evolutivas en Pampa y Norte de Patagonia

4.1. Estudios de morfología tradicional en Pampa y Patagonia

Entre la década de 1970 y 1980, con el advenimiento del paradigma genético-poblacional, la antropología biológica comienza un nuevo recorrido orientado hacia el estudio del poblamiento humano del subcontinente Sudamericano y el papel que ha cumplido este proceso en la estructuración de las poblaciones humanas que posteriormente habitaron esta macroregión (Rothhammer et al., 1984). A partir de la década de 1980 estos trabajos comenzaron a sistematizarse y en ese momento se comprendió que el estudio de la variación morfológica en el espacio y el tiempo permitía discernir posibles rutas migratorias, para entender el poblamiento de un territorio (*i.e.* Cocilovo, 1975; Cocilovo y Di Rienzo, 1984-1985; Mendonça et al., 1985; etc.). En este nuevo paradigma, el interés en las investigaciones se desplaza desde la taxonomía hacia los procesos microevolutivos, que resultan en la diferenciación a nivel morfológico (Perez, 2006).

Rothhammer et al. (1984), mediante el análisis de variables craneométricas en 29 muestras representativas de toda Sudamérica, postulan la existencia de dos rutas para el poblamiento humano de ésta macro región. Esta historia se habría iniciado en la porción septentrional de Sudamérica para luego extenderse hasta el sector meridional de los Andes centrales. Aquí se produce una escisión entre dos rutas migratorias, una hacia Chile central y otra por el noroeste de Argentina, que llega por un lado hasta Brasil y por otro hacia la Pampa y Tierra del Fuego. Una mirada más detallada sobre el problema, específicamente en lo que corresponde al actual territorio argentino, puede hallarse en la obra de Cocilovo y Di Rienzo (1984-1985), quienes desarrollaron un modelo del poblamiento de la República Argentina mediante la evaluación de las afinidades biológicas, usando técnicas de morfometría tradicional. Los resultados obtenidos permitieron inferir dos rutas de poblamiento del actual territorio argentino, por un lado una ruta de tradición andina, con una influencia en poblaciones del oeste y centro y otra de tradición litoral que habría interactuado con grupos amazónicos. Con respecto al problema de los grupos amazónicos y el rol que cumplieron en el poblamiento del noreste de Argentina, Cocilovo y Neves (1988-1989) proponen, a través del estudio comparativo con muestras del litoral centro-sur de Brasil (Río de Janeiro, San Pablo y Santa Catarina) y con material proveniente del litoral de Argentina (Paraná y noreste de Patagonia), desde un enfoque craneométrico, que la misma población del interior del Amazonas de la que derivan las poblaciones humanas del litoral centro-sur de Brasil, influyeron en la formación de los grupos del noreste de

Argentina, por lo menos para los períodos tempranos. Recientemente, nuevas investigaciones han permitido ampliar aún más las muestras estudiadas. Los resultados obtenidos de la evaluaciones realizadas, apoyan la idea general de un modelo de distribución dual entre las tierras bajas y las tierras altas (Pucciarelli et al., 2006).

4.2. Morfometría geométrica en Pampa y Patagonia

Durante las últimas décadas del siglo XX, se ha comenzado a utilizar un conjunto de técnicas alternativas a la morfometría tradicional. Estas nuevas técnicas, como la Morfometría Geométrica (Marcus, 1990), son adecuadas para el estudio estadístico de la variación y covariación de la forma de una estructura (Rohlf, 1998). La principal ventaja de este nuevo enfoque radica en que en la morfometría geométrica, se redefinen los conceptos de tamaño y forma, considerando a la forma como toda aquella información que permanece en una configuración bi o tridimensional de puntos, una vez que son eliminados los efectos de la traslación, la rotación y la escala de dicha configuración (Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2004). En los últimos años, la Morfometría Geométrica ha comenzado a tomar un rol preponderante en las investigaciones antropobiológicas orientadas al estudio de las relaciones evolutivas de las poblaciones humanas, que habitaron el actual territorio de la República Argentina, desde el Pleistoceno final hasta momentos históricos. Los análisis de la variabilidad morfológica craneofacial, entre poblaciones de Pampa y Patagonia, han demostrado altos niveles de variación morfológica (Bernal et al., 2006; Perez et al., 2007), fenómeno visto como resultado de un proceso complejo, con múltiples dimensiones, en el que no solo están involucrados mecanismos genéticos, sino que probablemente hayan intervenido factores ecológicos (Perez y Monteiro, 2009).

4.3. Rasgos epigenéticos craneofaciales en Pampa y Patagonia

La utilización del enfoque morfológico, concretamente a partir de los rasgos epigenéticos craneofaciales, data desde principios del siglo XX (Outes, 1912). El uso de los datos fue básicamente descriptivo, hasta la incorporación de medidas poblacionales de distancia. Estas medidas están basadas en el análisis de la frecuencia de rasgos epigenéticos (*e.g.* Medida Media de la Divergencia) a partir de la década de 1960 (Berry y Berry, 1967). Sin embargo, en relación al área de interés (Pampa y Patagonia), el desarrollo de este punto de vista ha sido escaso. De Stefano y Macchiarelli (1979; 1981) publicaron una serie de reportes sobre rasgos discontinuos de cráneos en una muestra de

Fueguinos, mayoritariamente Yámanas y comprueban la alta frecuencia de algunos rasgos particulares. González-José y colaboradores (2001a) formularon matrices de distancias biológicas, mediante la utilización de rasgos epigenéticos del cráneo en muestras de Patagonia, para evaluar la correspondencia con otros factores como la distancia geográfica y modelos de poblamiento. Se concluyó que las distancias biológicas se encuentran fuertemente asociadas con las distancias geográficas. Posteriormente, González-José (2003) plantea un modelo para el poblamiento de Patagonia continental e insular (Tierra del Fuego) y región pampeana, enfocado en analizar la morfología del cráneo, desde varias líneas de abordaje, que incluyen los rasgos epigenéticos craneofaciales. Sus principales conclusiones pueden resumirse en los siguientes puntos:

- 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 10000 y los 12000 AAP.
- 3) Las poblaciones fueguinas permanecieron aisladas del continente durante los últimos 8000 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 de 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.

Del Papa (2008), en un relevamiento de variables epigenéticas craneofaciales en muestras representativas de diferentes áreas del actual territorio de la República Argentina, con especial énfasis en Pampa y Patagonia, ha demostrado la existencia de un patrón similar al encontrado en trabajos previos (Rothhammer et al., 1984; Cocilovo y Di Rienzo, 1984-1985; González-José, 2003). Una adecuada interpretación debe incluir la idea de la existencia de dos escenarios microevolutivos producto de dos corrientes migratorias diferentes, que se desarrollaron en ecosistemas diferentes y aislados. Por un lado, una ruta desarrollada desde poblaciones escindidas, en la porción

sur de los Andes centrales, que recorrió la margen oriental de la cordillera de los Andes, cumpliendo un papel preponderante en la estructuración biológica de las poblaciones andinas y peri-andinas. Para la región pampeana y patagónica, su compleja dinámica microevolutiva puede ser explicada como el producto de la interacción de diferentes poblaciones, en distintos momentos del Holoceno, que influyeron en la estructuración biológica de las poblaciones que habitaron Pampa Húmeda (Delta), Pampa Seca y noreste de Patagonia (Valle inferior del río Negro, San Blas e Isla Gama). Para el litoral fluvial argentino se observan dos momentos: uno temprano en donde se considera la existencia de un ancestro común entre las poblaciones de cazadores-pescadores-recolectores del litoral central de Brasil, con las del Delta del Paraná (Cocilovo y Neves, 1988-1989). Para momentos más recientes, diferentes autores hallan una estructuración en la que se observa una fuerte relación entre el Delta del Paraná con muestras del norte de Patagonia (Torres Mazzuchi, 1975; Marcellino y Colantonio, 1993; González-José, 2003; Perez, 2006). A este fenómeno, que Cocilovo y Neves (1988-1989) denominaron como singularidad biológica, se lo puede interpretar como el producto de la acción de grupos provenientes del norte de Patagonia. Por último se considera que el proceso de Araucanización, durante el Holoceno tardío final, tuvo un papel preponderante en la reestructuración de las poblaciones de Pampa y norte de Patagonia. Este evento, que encuentra correlatos etnográficos (Casamiquela, 1990; Martinic, 1999) y arqueológicos (Mena, 1998), ha sido considerado como un fenómeno caracterizado por altos niveles de flujo génico (González-José, 2003).

Fabra (2009), en un abordaje similar al propuesto por González-José (2003), incluye muestras provenientes de las Sierras Pampeanas (Córdoba), en la discusión sobre la dinámica evolutiva de Pampa y Patagonia. Los resultados obtenidos demuestran fuertes asociaciones entre las tres regiones. Una posible explicación podría estar dada por la existencia de flujo génico sostenido entre estas poblaciones, confirmado para el Holoceno medio y tardío, con un origen común.

4.4. El registro Arqueológico

4.4.1. Arqueología de la región Pampeana

Posteriormente a los desarrollos históricos culturales de las décadas de 1960 y 1970, especialmente caracterizados en la región Pampeana por los trabajos de Austral (1971) y Cigliano et al. (1971), comienza un período determinado por la utilización de conceptos elaborados desde una visión ecológica, donde se intentó buscar alternativas

teórico-metodológicas para la interpretación del registro arqueológico mediante un enfoque multidisciplinario (Politis, 1988). Uno de los principales exponentes de esta corriente fue el arqueólogo Guillermo Madrazo, quien en 1973 publica su modelo, basado en tres ejes principales: la antigüedad y las características del Tandiliense, la diversificación adaptativa de las sociedades pampeanas prehispanicas y el rol central del guanaco para la subsistencia aborigen al sur de la Depresión del río Salado. En su modelo, Madrazo planteó la existencia de dos “nichos”: uno de cazadores de venado al norte de la Depresión del Salado y otro de cazadores de guanaco al sur de este río. También propuso un tercer nicho de cazadores de fauna pleistocénica. Aunque no quedó explícito en ninguno de sus trabajos, que este concepto de nicho estaba asociado al de “nicho ecológico”, así parece haberlo concebido Madrazo (Madrazo, 1973). De esta manera, definió dos especies y un conjunto faunístico (el del Pleistoceno final) de relevancia para la subsistencia humana. Es cierto que estos tres nichos tenían algunos problemas que los hacían poco operativos, ya que se basaron en criterios disímiles y se sustentaron en un único elemento (una especie, un conjunto faunístico, o un tipo de punta de proyectil). Sin embargo, integraron un modelo que fue el primero en incorporar sistemáticamente a la subsistencia como un criterio para diferenciar a las sociedades del pasado. Hasta ese momento, las propuestas más populares se basaban exclusivamente en diferencias y similitudes tecno-tipológicas de los instrumentos líticos y de la alfarería.

A partir de 1980 y con el advenimiento del paradigma ecológico-sistémico, se comienza a ver un aumento significativo en la cantidad y en la diversidad de temas propuestos para la arqueología de la región Pampeana. En este contexto, Politis (1984) propone un modelo adaptativo regional, enfocado en el área interserrana, al Sudeste de la región Pampeana. El mismo es caracterizado por la existencia de una “Tradición Interserrana” definida por la continuidad temporal en la morfología de los materiales líticos manufacturados, así como en la explotación del guanaco como recurso principal y del venado, el ñandú y los armadillos como recursos complementarios u ocasionales. En años posteriores, Politis et al. (2004), mediante la utilización de gran cantidad de evidencia tecnológica, paleoambiental, paleontológica y radiocarbónica proveniente de las llanuras pampeanas de Argentina y Uruguay, propusieron un modelo para el poblamiento regional, donde las llanuras pampeanas fueron inicialmente pobladas por seres humanos hace 12300 AAP. Estos grupos, caracterizados como organizaciones sociales de tipo bandas de cazadores-recolectores con una alta movilidad residencial,

explotaban una amplia variedad de ambientes y usaban materias primas locales y exóticas. Parte de su dieta estaba constituida por el consumo generalizado de mamíferos terrestres, incluidos algunos mamíferos actualmente extinguidos (como caballo americano y el megaterio). Desde un punto de vista tecnológico, la presencia de un tipo particular de punta de proyectil, denominado “cola de pescado”, fue un denominador común que tuvieron con otros grupos contemporáneos del Cono Sur, entre 11000 y 10000 AAP. Estos datos no apoyarían la idea del poblamiento americano tardío, ni tampoco una ocupación muy temprana del continente.

4.4.2. Arqueología de Patagonia

La discusión sobre la antigüedad del poblamiento humano en la región patagónica, en el contexto de las investigaciones sobre la colonización del continente, debe sus primeras descripciones a los trabajos de Junius Bird, entre los años 1936 y 1937 de los sitios Cueva Fell y Palli Aike, en el extremo sur de la Patagonia. Los principales hallazgos estaban constituidos por restos de ocupaciones culturales en asociación con fauna actualmente extinta y fauna moderna, vinculados a puntas líticas del tipo que Bird denominó "cola de pescado" y otros instrumentos líticos, junto a fogones en forma de cubeta o bien a amplias áreas de quema (Bird, 1938). En Cueva Fell diferenció claramente cinco períodos culturales indígenas, previos al contacto con los europeos y un período histórico más reciente. Los restos culturales más profundos permitieron al autor definir su primer período dentro de la secuencia cultural propuesta (Massone, 2003). Dos fechados en Cueva Fell, uno de 10720 \pm 300 AAP y otro de 11000 \pm 170 AAP (Bird, 1983), posicionan al registro como el más antiguo en la transición Pleistoceno final-Holoceno temprano.

En la década de 1930, en el área norte de la provincia de Santa Cruz, comienzan a realizarse las primeras descripciones arqueológicas donde se hace mención al sitio arqueológico de Los Toldos (Aparicio, 1933). Sin embargo, los trabajos sistemáticos comenzaron con los sondeos y estudios de Menghin entre 1951 y 1952 y es a él a quien se deben los descubrimientos de las industrias líticas Toldense y Casapedrense (Menghin, 1952). El sitio se encuentra en un área conocida como Cañadón de las Cuevas y el paisaje está dominado por un grupo de abrigos rocosos y cuevas localizados al sur del río Deseado. De este conjunto, las cuevas mejor estudiadas y sobre las que se realizaron los hallazgos más significativos, son la número 3 y la número 13 y en las que se pudo establecer una secuencia arqueológica representativa de la meseta central

patagónica, que abarca un período que va desde el límite Pleistoceno final-Holoceno inicial (12600±600 AAP) hasta el Holoceno tardío (Cardich et al., 1973).

Posteriormente a la década de los 70 y al igual que en la región Pampeana, la arqueología en la región Patagónica, sufre profundos cambios conceptuales y metodológicos. La arqueología descarta de plano la utilización de conceptos tipológicos para la interpretación del registro arqueológico y comienza a desarrollarse una óptica ecológica y evolutiva, caracterizada por la utilización de múltiples líneas de abordaje (Lanata y Borrero, 1999). A partir de ese momento, las investigaciones dirigidas a diferentes escalas geográficas, tienden a integrar todos los datos hacia la discusión sobre el poblamiento de la porción meridional de Sudamérica.

Para comprender los procesos que permitieron el poblamiento humano de esta región, se debe tener en cuenta que la Patagonia está formada por un conjunto heterogéneo de paisajes, los cuales se han modificado desde el final del Pleistoceno hasta momentos históricos y que en muchos casos han sido verdaderos desafíos para estos primeros habitantes. En este sentido Borrero (1994-95), en su modelo para el poblamiento de esta región, propone que dicho proceso está basado en una jerarquización de los espacios disponibles para luego ser ocupados. Incorpora cuatro instancias en el proceso de dispersión, una primera etapa de exploración, seguida por la colonización, una ocupación efectiva y por último la saturación del espacio. Posteriormente, desarrolla el concepto de barrera permeable o filtro (Borrero, 2003) que en el caso de la Patagonia, está relacionado con la cordillera de los Andes, las mesetas centrales y el estrecho de Magallanes (Miotti y Salemme, 2004). Teniendo en cuenta esta primera aproximación hacia el desarrollo de un modelo regional y considerando la distribución de los fechados radiocarbónicos, desde los límites Pleistoceno final-Holoceno temprano, Miotti y Salemme (2004) han propuesto que el ingreso de los primeros grupos de cazadores-recolectores podría haber ocurrido por dos rutas diferentes, provenientes de una megapoblación escindida en el norte de América del Sur: una por el borde Pacífico y otra por la vertiente Atlántica. Desde ambos litorales y remontando los ríos hacia el interior del territorio, los grupos habrían alcanzado en forma diferida ambos flancos cordilleranos. Una primera etapa (13000-12000 AAP) de exploración y comienzos de colonización de las fachadas del Pacífico y el Atlántico, posteriormente entre los 11900-11000 AAP un segundo momento de desarrollo de paisajes colonizados. En tercer lugar, durante 10900-10000 AAP hay colonización efectiva, a partir de los 9900 AAP y hasta los 9000 AAP, comienza la consolidación

territorial, con mayor amplitud de movilidad humana a través de los Andes y probablemente hacia el norte y el sur. Durante el Holoceno medio (8000-7000 AAP) se produce la apertura del Estrecho de Magallanes y las poblaciones del N.O. de la Isla Grande quedan aisladas de los grupos del extremo sur del continente, de los que probablemente se hayan separado. La ausencia de fechados tempranos en el litoral Atlántico de la Patagonia, es entendida como consecuencia de que la línea costera durante los momentos de exploración y desarrollo de paisajes colonizados se encontraban a cientos de kilómetros desplazada hacia el este (Coronato et al., 1999). En el litoral del Pacífico la situación durante este mismo momento era diferente. Evidencia de esto es la presencia de sitios tempranos como Monte Verde de 12780+/-240 AAP (Dillehay, 1999). La costa del Océano Pacífico, desde la isla de Chiloé hasta Cabo de Hornos, estuvo poblada por grupos nómades marinos. El origen de estas sociedades, establecidas alrededor del Pleistoceno final-Holoceno temprano, se explica a través de dos modelos alternativos, desarrollados por Ocampo Ercilla y Hurtado (2005). El primero denominado como “Modelo de Transición” propone que durante el Holoceno medio, con el ascenso de la temperatura media, los lagos glaciares habitados por grupos de cazadores-recolectores con adaptación terrestre, se conectan con el mar y es en este momento en el que se registran las primeras ocupaciones humanas en ámbitos marítimos. El segundo modelo, basado en la hipótesis de poblamiento por vía marítima planteada a fines de la década de los setenta por Fladmark (1979), es el denominado “Modelo del Poblamiento Puramente Marino”, donde se propone que pequeños grupos aleutianos de gran movilidad podrían haber descendido desde el norte, a lo largo de la costa Pacífica y a partir de Chiloé, atravesar rápidamente las zonas más inhóspitas de los archipiélagos, para colonizar las regiones más acogedoras del Estrecho de Magallanes y del Canal de Beagle, hace seis o siete mil años. Esta idea viene sostenida desde un modelo más general, que involucra el poblamiento de América protagonizada por canoeros a lo largo de la costa del Pacífico (Fladmark, 1979) (Figura 4).

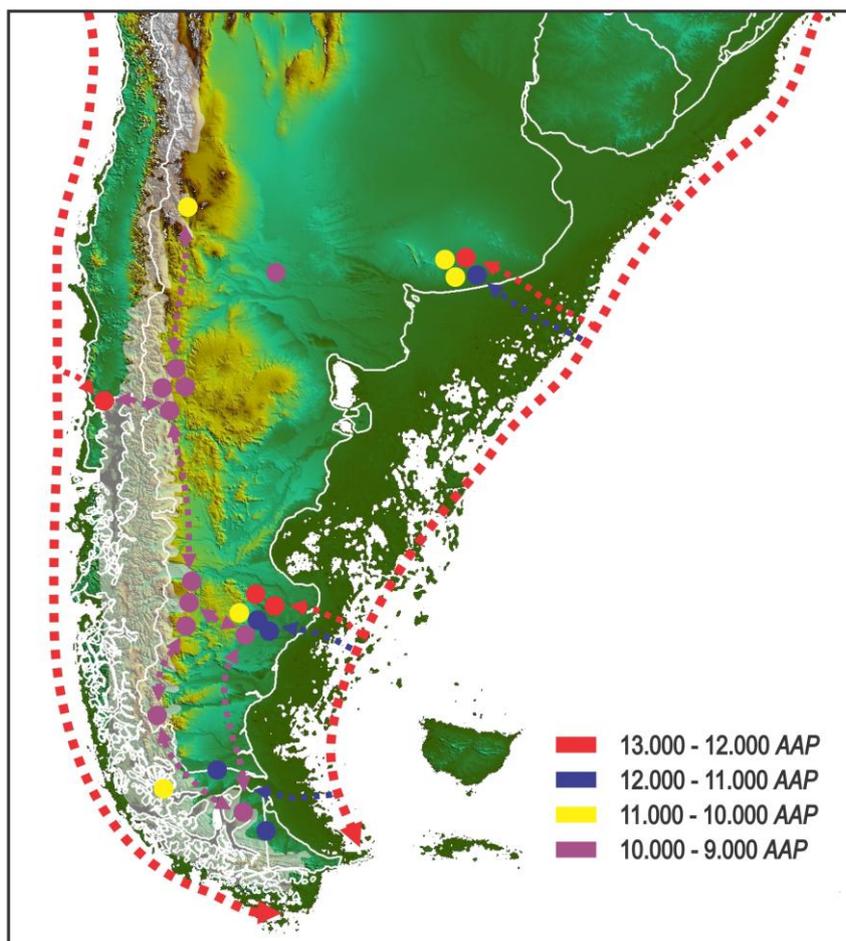


Figura 4. Esquemática de las principales rutas de poblamiento y su asociación con sitios arqueológicos correspondientes a los períodos entre la transición Pleistoceno-Holoceno y Holoceno temprano (tomado y modificado de Miotti y Salemme, 2004).

4.5. Los momentos históricos en Pampa y Patagonia

Una adecuada interpretación del fenómeno de la dinámica evolutiva humana debe contemplar la posibilidad de recopilar la mayor cantidad de evidencias posibles. Para el caso de la región Pampeana y Patagónica quizás uno de los fenómenos humanos que más pudieron haber influido en la reestructuración biológica de las poblaciones, durante el Holoceno tardío final, es el denominado proceso de Araucanización de las Pampas y norte de Patagonia, cuyo principal protagonista fue el pueblo Mapuche (González-José, 2003; Del Papa, 2008).

Los Mapuche, cuyo nombre proviene del vocablo mapudungun, mapu, «tierra», che, «gente»: «gente de la tierra», habitaron junto con los Picunches del centro de Chile y los Huilliche, el área comprendida entre el río Choapa y el archipiélago de Chiloé. La

prehistoria del área ocupada por estos grupos se remonta a los límites entre el Pleistoceno final y el Holoceno temprano. Cabe mencionar que en esta región, el sitio Monte Verde, con 12780+/-240 AAP (Dillehay, 1999), es uno de los más antiguos registrados en todo el continente americano.

Durante el Holoceno final se establecen las comunidades agrícolas tribales características y a partir del siglo XV el imperio Inca logró dominar a los grupos Picunches, no alcanzando estos objetivos en las regiones Mapuche y Huilliche. Sin embargo, para el siglo XVI, el contacto con los europeos, primero mediante la guerra y luego a través del comercio, inicia un proceso de profundos cambios socio-económicos en el pueblo mapuche. Una de las consecuencias más importantes que tuvieron lugar fue el desplazamiento desde sus territorios originales, primero al ámbito andino para luego trasladarse hacia el norte de Patagonia, Cuyo y Pampa. Este proceso involucró la incorporación, por parte de todas las comunidades afectadas, de múltiples elementos culturales, lingüísticos y biológicos, que lo transformó en un gran sistema social que ocupó los actuales territorios centrales de Argentina y Chile (Figura 5).



Figura 5. Máxima expansión del proceso de Araucanización a mediados del siglo XIX.

En esta sección se ha realizado un resumen sobre una pregunta que ha ocupado miles de páginas en los últimos quinientos años, si consideramos el período pre

científico y que a partir de la segunda mitad del siglo XIX ha sido foco del interés de la ciencia. Se expusieron los principales resultados obtenidos mediante múltiples líneas de abordaje. Una de las más importantes conclusiones está vinculada con la relevancia científica que ha tenido, en la comprensión del poblamiento del continente americano, el papel cumplido por las regiones de Pampa y Patagonia.

El interés está dado en diferentes aspectos de la investigación. Desde los aspectos geográficos, ya que entre ambas regiones definen un área de transición medio ambiental, desde el norte sub tropical hasta el sur sub antártico, cuyos límites han fluctuado, en dependencia a los cambios climáticos a través de todo el Holoceno. En muchos casos allanando la ocupación de nuevos territorios (congelamiento del estrecho de Magallanes) o desarrollando barreras naturales (desaparición del paleodelta y la planicie costera, para la formación del río de La Plata) (Politis et al., 2004), lo que indudablemente ha sido determinante en la dinámica evolutiva, y la consecuente estructuración biológica, de las poblaciones humanas que se asentaron en las correspondientes áreas.

La existencia de fechados radiocarbónicos efectivos, para los momentos más tempranos del poblamiento, y su continuidad a través del tiempo, junto con la existencia de técnicas subsistencia en común, entre ambas regiones, a partir de instrumentos similares (punta de proyectil cola de pescado), demuestran un proceso inicial, con elementos en común, pero que adaptaciones posteriores los han diferenciado. De esta manera, Sudamérica y las regiones que las integran constituyen casos excepcionales para el estudio de los procesos de dispersión y poblamiento.

Considerar la totalidad de los potenciales elementos y procesos, que permitan la evaluación del fenómeno migratorio humano, requeriría de un amplio desarrollo bibliográfico, cuyo objetivo no será planteado aquí. Sin embargo, una revisión por los principales modelos del poblamiento permitirá comprender la dimensión del problema.

5. Principales modelizaciones sobre el poblamiento y diversificación biológica de los primeros americanos

5. Principales modelizaciones sobre el poblamiento y diversificación biológica de los primeros americanos

La discusión sobre las posibles rutas y antigüedad de los eventos relacionados al proceso de poblamiento del continente americano, ha sido enriquecida durante el siglo XX, especialmente durante la segunda mitad, a la luz del hallazgo de nuevas evidencias, producto de nuevos paradigmas y desarrollos metodológicos y tecnológicos. Intentar realizar una descripción sobre la totalidad de los avances teóricos y técnicos efectuados en este campo, excede los objetivos de este trabajo, pues sólo se tratarán las principales propuestas realizadas.

5.1. Teoría de las tres migraciones

Esta teoría, publicada por primera vez en 1986 (Greenberg et al., 1986) propone un enfoque multidisciplinario para el abordaje de la diversidad humana en América. Se relevó evidencia lingüística, morfológica dental y genética (proteínas séricas). El modelo, basado principalmente en el dato lingüístico, plantea que el poblamiento de América se efectuó por tres oleadas migratorias independientes provenientes de Asia. Según estos autores la primera oleada fue estimada en 12000 AAP y estaría constituida por los actuales grupos de lenguas Amerindias. La segunda oleada es la representada por los grupos de lenguas Na-Dene, cuya dispersión geográfica está entre el interior de Alaska, la costa norte del Pacífico y sudoeste de Norte América. La tercera y más moderna sería de extracción Esquimo-Aleutiano y pobló el extremo norte del continente. La principal crítica que se ha realizado a este modelo, fue en torno a la escasa asociación entre los diferentes tipos de datos utilizados para los tres grupos representados (Campbell, 1988; Neves y Pucciarelli, 1989, 1990, 1991; Nichols, 1990; Ossenberg, 1992; Schanfield, 1992; González-José et al., 2001a, b, c).

A pesar de las críticas anteriormente mencionadas y la falta de respaldo en los posteriores hallazgos de diferente naturaleza, se debe tener en cuenta el papel que cumplió como generadora de hipótesis de trabajo y fuente de debate constante sobre el poblamiento americano (González-José, 2003) (Figura 6).

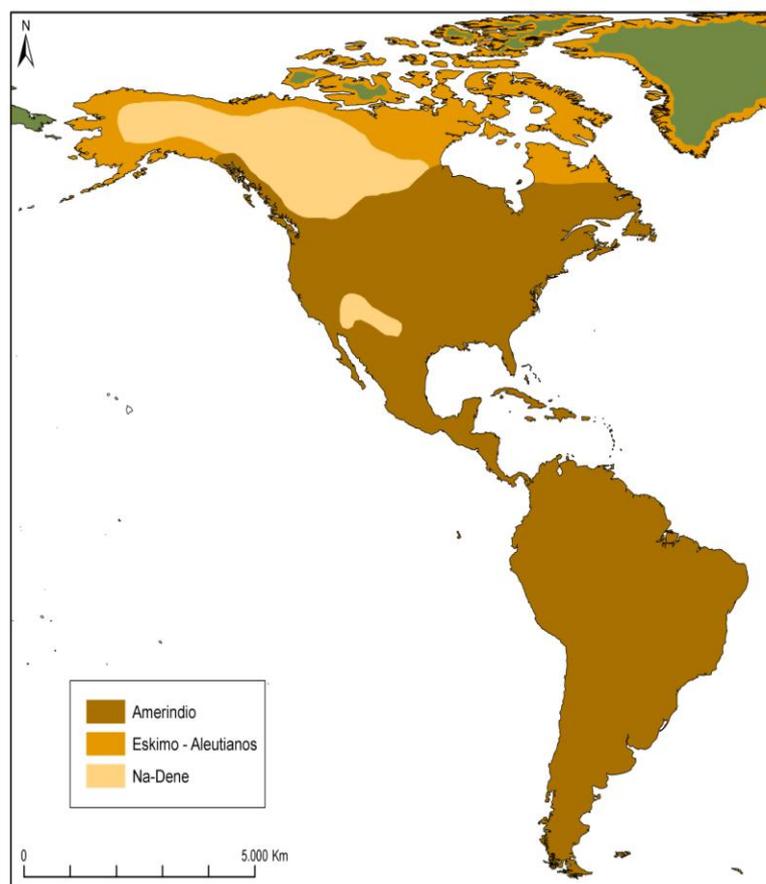


Figura 6. Mapa de América mostrando las distribuciones de los tres grupos lingüísticos u oleadas migratorias propuestas por Greenberg et al., 1986 (tomado y modificado de Crawford, 1998).

5.2. Teoría de los dos componentes biológicos

A finales de la década de 1980 se desarrolla un nuevo modelo explicativo sobre el poblamiento de América. El mismo, que en un principio fue denominado como “Teoría de las cuatro migraciones” (Neves y Pucciarelli, 1989, 1990, 1991; Neves et al., 1993, 1996a, b), consistía en agregar una cuarta e inicial capa migratoria, al modelo de Greenberg et al. (1986) y cuyo objetivo era explicar “el origen de los esqueletos paleoindios encontrados en América del Sur desde mediados del siglo XIX, que por su pequeño número fueron ignorados por los bioantropólogos o considerados extremos de variación en el contexto de los mongoloides” (Hubbe et al., 2003:44). Posteriormente, la idea de oleada o capa migratoria fue dejada de lado para comenzar a utilizar el concepto de “componente biológico”, esta idea se ajustaría más a la realidad “ya que un componente biológico humano pudo estar representado por varias capas migratorias e inversamente, una capa migratoria pudo transportar a más de un componente biológico”

(Pucciarelli, 2004:229). De esta manera, el modelo propuesto está concebido en la idea de que el poblamiento del continente americano fue realizado por dos componentes biológicos humanos provenientes de Asia. El primero denominado como Paleoamericano, cuya migración está datada en el límite entre el Pleistoceno final y el Holoceno temprano, alrededor de unos 15000 AAP, con probable trayecto circumpacífico. Estos grupos Paleoamericanos están representados por muestras tempranas del Noreste de Asia (Zhoukoudian Upper Cave, UC101 y UC103, China) (Neves y Pucciarelli, 1998), de Norte América (Spirit Cave y Wizard's Beach, Nevada, EE.UU., de alrededor de 9500 años de antigüedad) (Neves et al., 1999a), así como el Hombre de Kennewick (Powell y Neves, 1999). Para América del Sur se analizó 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) y Palli-Aike (Chile) fechado en al menos 7830 AAP (Neves et al., 1999b) y Arroyo Seco 2 con una antigüedad que oscila entre 8000 y 6300 AAP (Barrientos, 1997) (Argentina) (Steel y Politis, 2009). Cabe destacar que también se reconocen dos poblaciones históricas como representantes de este componente, los Pericúes de Baja California (México) y los Yamanas de Tierra del Fuego (González-José et al., 2003). La morfología craneofacial se caracteriza por poseer un cráneo robusto, angosto y alargado, con macizo facial poderoso, tendencia al prognatismo y dentición sundadonte (Pucciarelli, 2004). Posteriormente, en una segunda instancia, durante el Holoceno temprano (10000 AAP) se produce a través de Beringia, el ingreso de los denominados grupos amerindios, estos representan a casi la totalidad de los grupos étnicos que viven en el continente. La morfología craneofacial está caracterizada por cráneos más grandes, anchos y globulosos que los denominados Paleoamericanos. Una particularidad morfológica está constituida por una marcada amplitud bicigomática, tendencia al ortognatismo y dentición sinodonte. Estos rasgos estarían producidos por la adaptación al frío de estas poblaciones y forman parte del llamado proceso de mongolización (Pucciarelli, 2004) (Figura 7).

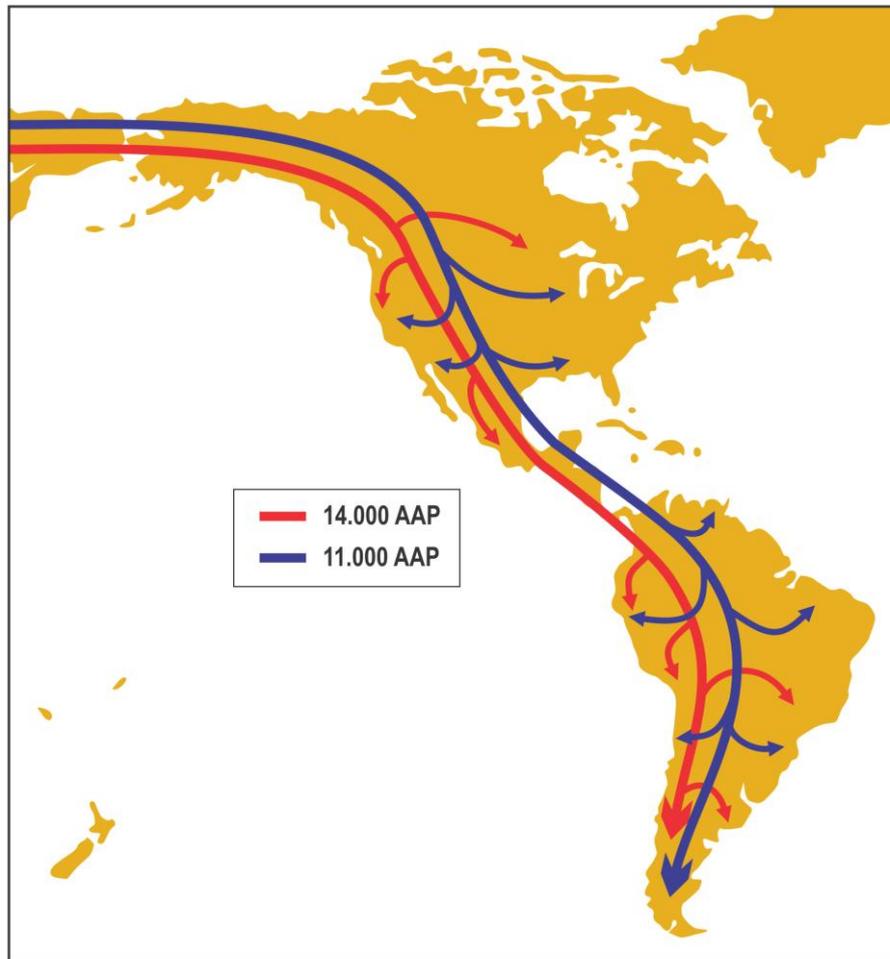


Figura 7. Modelo de migración transberingia de los Paleoamericanos desde el sudeste de Asia, formando el primer componente poblacional (14000 AAP) y de los Amerindios desde el noreste de Asia (Siberia), formando el segundo componente poblacional (11000 AAP) (tomado y modificado de Pucciarelli, 2004).

5.3. Teoría de la oleada migratoria única

Por último se hace mención a una teoría desarrollada a partir del trabajo realizado en paralelo por diferentes investigadores, cuyo denominador común fue el estudio de la variación de los haplogrupos de ADNmt. Estos haplogrupos trazan la ascendencia matrilineal desde nuestros orígenes y son frecuentemente utilizados para determinar las rutas migratorias. Una propiedad importante que ha establecido este material hereditario es que, asumiendo que la tasa de mutación es constante, la diferencia entre dos frecuencias de ADNmt puede ser utilizada como un marcador de tiempo relativo, desde la divergencia a partir de un antecesor común. De esta manera se han realizado varias estimaciones sobre la antigüedad de los primeros pobladores humanos en América.

Para las poblaciones amerindias se comprobó la presencia de cuatro linajes mitocondriales (Schurr et al., 1990), que fueron denominados como haplogrupos A, B, C y D (Torrioni et al., 1992), los mismos se hallan en el 97% de las poblaciones amerindias (Merriwether et al., 1995), el resto de las poblaciones no pueden ser adscriptas a ninguno de los cuatro haplogrupos, sino a un quinto linaje llamado X (Brown et al., 1998). En términos generales, las investigaciones concluyen que el proceso de migración fue producto de un único evento (Merriwether et al., 1995; Bianchi et al., 1997), originado en algún área entre Siberia y el territorio de Beringia (Bonatto y Salzano, 1997a), en un período que va entre los 30000 y 40000 AAP (González-José, 2003). A pesar del acuerdo mostrado, la presencia del haplogrupo X, anteriormente mencionado, complejiza el escenario ya que este se encuentra en poblaciones de aborígenes norteamericanos y europeos, mientras que está ausente en Asia y su antigüedad es estimada entre 12000 y 30000 AAP, haciendo suponer que estos pobladores tengan algún parentesco con grupos caucásicos (Brown et al., 1998) (Figura 8).

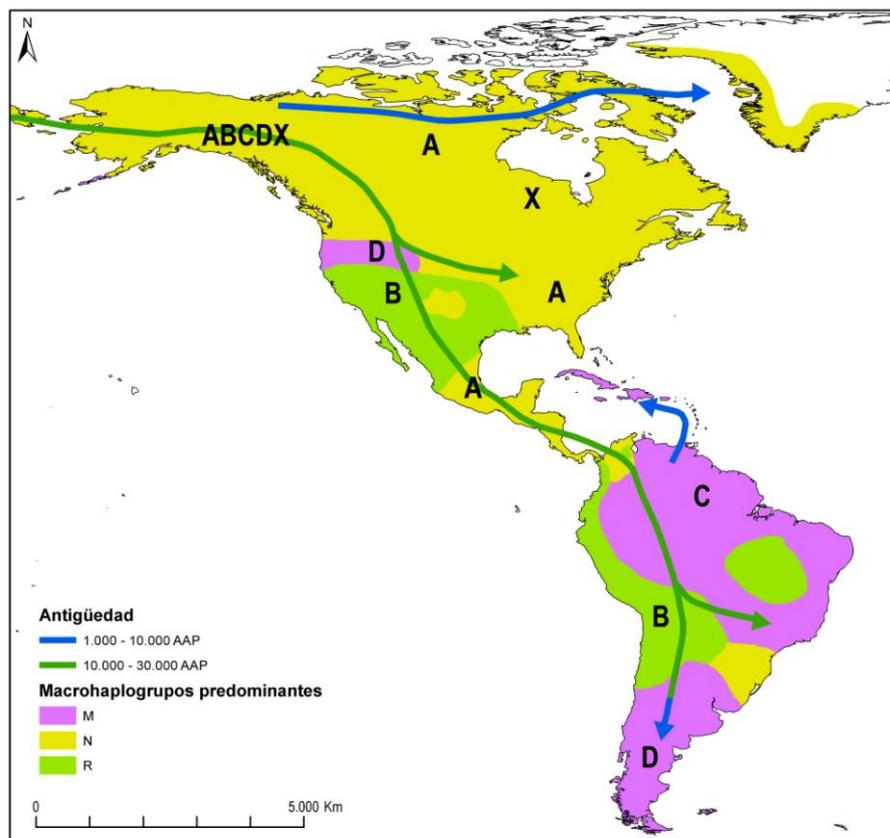


Figura 8. Esquema representando una única oleada de poblamiento para el continente americano.

Una alternativa a los estudios de la variabilidad del ADNmt, está relacionado al estudio de la caracterización de marcadores moleculares específicos del cromosoma Y. Los análisis de herencia uniparental en comunidades indígenas sudamericanas demostraron que cerca del 90% de los Amerindios actuales derivan de un único linaje paterno fundador, que colonizó América desde Asia a través de Beringia hace unos 22000 años y estos resultados concuerdan con la teoría "Out-of-Beringia" -Fuera de Beringia- propuesta por Bonatto y Salzano (1997b). Sin embargo, Bianchi y Martínez Marignac (2001) enfatizan en el hallazgo de otros linajes paternos entre los amerindios, lo cual puede ser el resultado de diferentes corrientes migratorias y es compatible con el poblamiento temprano del continente.

5.4. Nuevas aproximaciones al estudio del poblamiento de América desde un enfoque integrador

En los últimos años la discusión sobre los procesos de divergencia en poblaciones de América se ha focalizado en un abordaje integrador de los datos craneométricos y moleculares (análisis de haplogrupos ADNmt) para muestras tempranas y tardías (Perez et al., 2009), incluso para poblaciones etnográficas cuya morfología es descrita como Paleoamericano (Perez et al., 2007). Los resultados obtenidos muestran que, incluso cuando los individuos más viejos muestran rasgos atribuibles a cráneos del Paleoamericano, sus haplogrupos mitocondriales se agrupan junto con aquellas poblaciones, cuya morfología representa a los amerindios más tardíos. Los autores proponen que la diferenciación craneofacial fue un fenómeno local como resultado del azar (es decir, la deriva genética) y factores no aleatorios (por ejemplo, la selección y la plasticidad), alentados por un escenario en el que se produjo un rápido poblamiento y la gran diversidad ecológica de este continente (Perez y Monteiro, 2009; Perez et al., 2009).

Desde mediados de los años 90 y durante la primera década del siglo XXI, los avances en el desarrollo de nuevas propuestas, tendientes a desentrañar el proceso de colonización del Nuevo Mundo se han organizado en torno a la formulación de un conjunto de propuestas novedosas, cuyo abordaje encuentra sus antecedentes en la obra de Greenberg et al. (1986). Desde su publicación, las críticas han puesto en evidencia algunos aspectos metodológicos cuestionables al modelo de Greenberg (ver arriba). Sin embargo, cabe reconocer su papel como trabajo pionero en la utilización de un abordaje multidisciplinario.

Estos nuevos modelos de poblamiento, se han desarrollado gracias a un marco teórico integrador, donde los procesos microevolutivos son vistos como los principales productores de variabilidad biológica, que pueden ser registrados por marcadores neutrales (datos genéticos), para reconstruir patrones históricos o mediante la utilización de marcadores no neutrales y explicar respuestas de tipo adaptativo, por selección natural (González-José y Bortolini, 2011). Como consecuencia de este marco conceptual, se han ampliado las bases de datos, tanto para marcadores neutrales, como para marcadores autosómicos (Wang et al., 2007) y para los marcadores uniparentales (ADNmt y cromosoma Y) (Fagundes et al., 2007), así como para marcadores no neutrales (rasgos morfológicos craneofaciales) desde un enfoque clásico (Howells, 1973) o desde la morfometría geométrica (González-José et al., 2008). En este contexto, los estudios de simulación adquieren mucho interés, ya que permiten considerar la importancia de los marcadores genéticos durante la simulación de escenarios evolutivos específicos (Polly, 2004). La utilización de análisis estadísticos, permiten contrastar los datos con modelos demográficos alternativos, usando datos genéticos, entre los que se destacan técnicas como el Approximate Bayesian Computation (ABC), cuyo objetivo es el de recrear simulaciones sobre el crecimiento demográfico y potenciales rutas de migración (Fagundes et al., 2007; Ray et al., 2009). Todos estos nuevos avances han permitido la elaboración de una gran cantidad de evidencia para la discusión sobre la dinámica del poblamiento americano.

5.4.1 El papel de Beringia en la configuración de las poblaciones humanas americanas

Cabe recordar que Beringia fue vista como un lugar de paso, sin ningún rol importante, hasta los trabajos publicados por Bonatto y Salzano (1997a, b), donde se sugiere por primera vez el confinamiento de los primeros grupos humanos en esa región. Entre los 26000 y 18000 AAP aproximadamente (Fagundes et al., 2008) y como consecuencia del Último Máximo Glacial (UMG), se produce el retroceso de los niveles de los océanos en todo el planeta, permitiendo el surgimiento de nuevas tierras. En el caso del estrecho de Bering, dicho fenómeno se traduce en la formación del territorio de Beringia, que es ocupado por poblaciones humanas provenientes de Siberia (Tamm et al., 2007; Fagundes et al., 2008; González-José et al., 2008). Previo a la colonización inicial de América, estas poblaciones que habitaron Beringia, tuvieron el tiempo suficiente como para acumular mutaciones, que separaron a los linajes de los

americanos de los ancestros de Asia (Tamm et al., 2007; Fagundes et al., 2008). Este fenómeno, producido por un cuello de botella en Beringia, fue probablemente el responsable de la evolución de los linajes fundadores (Fagundes et al., 2007; González-José y Bortolini, 2011). Desde un punto de vista de la morfología clásica, el origen de las primeras poblaciones asiáticas, que posteriormente intervinieron en la migración hacia el este, pudieron haber estado en el Sudeste de Asia (Lahr, 1996; Lahr y Foley, 1998; Neves et al., 2005). Para Howells (1973) y Roseman (2004) el surgimiento de los rasgos especializados del noreste de Asia, proviene de una morfología generalizada del Pleistoceno tardío de Asia, que habría sufrido una especialización a los ambientes fríos.

Se conoce a Beringia como el territorio que durante el UMG se extendió entre el extremo noroeste de Siberia, el actual estrecho de Bering y la porción más oriental del actual territorio de Alaska. En este contexto, el registro arqueológico más temprano, remite al sitio Yana Rhinoceros Horn, localizado al noroeste de Beringia, con una antigüedad de 32000 AAP (Pitulko et al., 2004). En América, el registro más temprano corresponde a Swan Point (centro de Alaska), con una antigüedad de 14000 AAP (Holmes y Crass, 2003), cuyos artefactos comparten muchas cualidades tecnológicas con yacimientos del Paleolítico superior, en el centro de Siberia (*e.g.* Studenoe-2, Nizhni Idzhir, Cueva Khaergas, Cueva Diuktai) (Goebel et al., 2003). Después de ese momento, el registro muestra la presencia del complejo Nenana de Alaska central, con una antigüedad entre 13800 y 13000 AAP (Hoffecker y Elias, 2007).

5.4.2 La dinámica del poblamiento de América

La antigüedad de las poblaciones fundadoras que llegaron a América se ha convertido en uno de los núcleos más controvertidos en la discusión sobre la dinámica del poblamiento humano en el Nuevo Mundo. Gran parte de la disputa ha sido polarizada entre la postura a favor de un poblamiento tardío, que se produjo gracias a la formación del corredor libre de hielos, entre la placa Laurentina y la de hielo cordillerano, que ocupan el actual territorio de Canadá y cuya representación, en el registro arqueológico, está dada por la cultura Clovis, con una antigüedad de 13500 años ADP. Sin embargo, durante las últimas décadas del siglo XX y principios del siglo XXI, el aporte realizado desde diferentes disciplinas, ha permitido formular un escenario alternativo, donde el ingreso de las primeras poblaciones fundadoras tiene una antigüedad, cuyo rango de tiempo varía entre los 14000 AAP (Wang et al., 2007; Ray et

al., 2009) y los 18000 AAP (González-José et al., 2008), indicando momentos previos a la cultura Clovis.

Las principales evidencias genéticas, se encuentran en los estudios de análisis sobre genomas completos de ADNmt, los mismos confirman la presencia de subhaplogrupos autóctonos de América=A2 B2 C1 D1 y X2a, como sus linajes derivados (*e.g.* C1b, C1c y C1d) (Tamm et al., 2007; Fagundes et al., 2008). La distribución de estos haplogrupos en América es diferencial. El haplogrupo A decrece en frecuencia desde el norte hacia el sur, mientras que los haplogrupos C y D se incrementan en esa misma dirección (Schurr, 2004a). Por otro lado, el haplogrupo B no se distribuye de manera clinal, aparece con altas frecuencias en el sudoeste de Estados Unidos y la región Andina, como producto de eventos de poblamiento reciente (Merriwether et al., 1994, 1995; Malhi et al., 2001). El haplogrupo X se encuentra exclusivamente en América del Norte (Brown et al., 1998; Bolnick y Smith, 2003). Esta particularidad estaría reflejando el patrón original de asentamiento para el continente americano y la subsecuente diferenciación genética de las poblaciones en ciertas regiones geográficas (Schurr, 2004a). Para América Central los análisis de frecuencias muestran prácticamente la ausencia de los haplogrupos C y D (Batista et al., 1995; Kolman et al., 1996; González-Oliver et al., 2004; Melton et al., 2004), revelando el rol de la deriva génica y el efecto fundador en la extinción y fijación de haplotipos en esa región (Schurr, 2004a). Cabe destacar la presencia de un número de haplotipos que no están claramente ligados a ninguno de los cinco haplogrupos mencionados anteriormente (Merriwether et al., 1994, 1995; Lorenz y Smith, 1996, 1997; Ribiero-dos-Santos et al., 1996). La presencia de estos haplotipos, ha sido explicada como siendo derivados de los haplogrupos A-D que han perdido los segmentos utilizados como diagnósticos (Schurr y Wallace, 1999; Schurr, 2002, 2004b) (Figura 9).

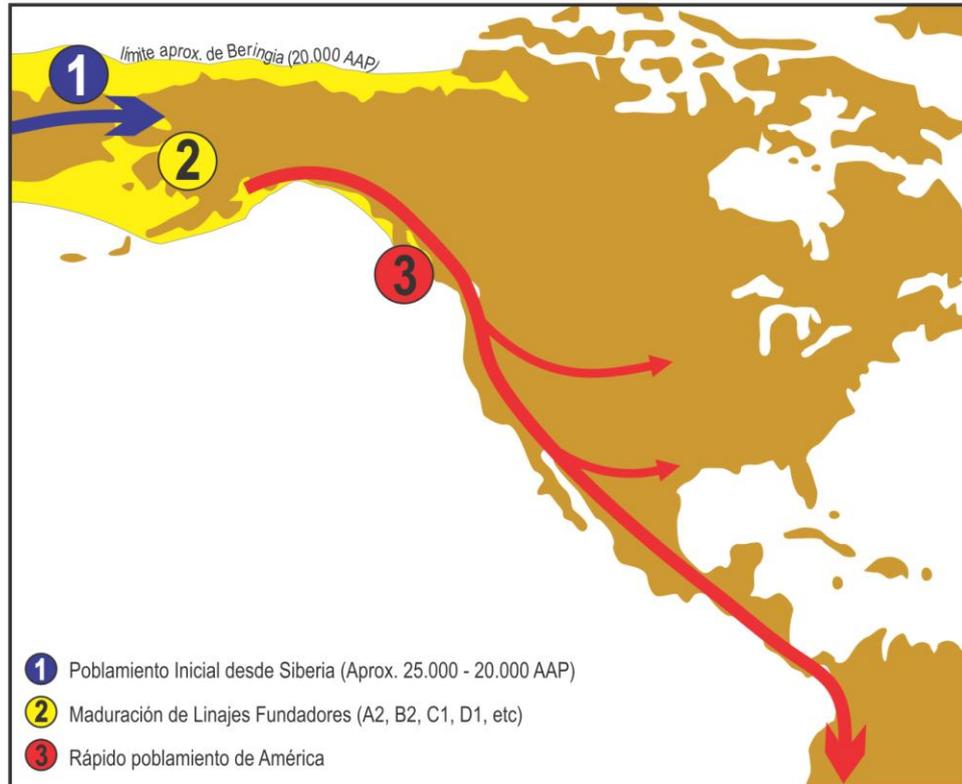


Figura 9. Esquema mostrando las principales etapas del flujo génico materno para las poblaciones humanas que colonizaron América. El poblamiento inicial de Beringia (en amarillo) (1), seguido por un alto de los ancestros de los nativos americanos, donde se desarrollan los linajes mitocondriales americanos (2), rápida dispersión por el continente (3) (tomada y modificada de Tamm et al., 2007).

Estudios realizados sobre linajes del cromosoma Y en América, reconocen la presencia de haplogrupos comunes entre el nuevo mundo y Siberia, estos incluyen a los haplogrupos Q-M3, R1a1-M17, P-M45, F-M89 y C-M130 (Schurr, 2004a). Dos de ellos representan a la mayoría de los nativos americanos, el Q-M3 y el P-M45. El Q-M3 aparece con frecuencias significativas en todas las poblaciones americanas, con un gradiente clinal norte-sur (Underhill et al., 1996, 1997; Bianchi et al., 1997; Santos et al., 1999; Lell et al., 2002).

El haplotipo P-M45 está también ampliamente distribuido entre nativos americanos y representa aproximadamente el 30% de los cromosomas Y (Ruiz-Linares et al., 1999; Santos et al., 1999; Lell et al., 2002). Análisis poligenéticos han revelado dos conjuntos del haplotipo P-M45. Uno, denominado P-M45a está ampliamente distribuido en toda América, mientras que hay un segundo, denominado P-M45b que aparece en América del Norte y Central (Lell et al., 2002; Bortolini et al., 2003). Los restantes haplogrupos, que representan el 5% de la variabilidad, se encuentran dispersos

entre América del Norte (haplogrupo C-M130) (Bergen et al., 1999; Lell et al., 2002; Bortolini et al., 2003) y en América Central (haplogrupo R1a1-M17) (Lell et al., 2002). La distribución limitada de estos haplogrupos menores sugiere que fueron llevados al nuevo mundo como parte de una expansión secundaria de antiguas poblaciones asiáticas (Schurr, 2004a).

Con respecto a los marcadores genéticos autosómicos, Schroeder et al. (2009) indentificaron que el alelo 9AR, en el locus autosómico del locus D9S1120, es muy frecuente en poblaciones nativas de América y está ausente en otras poblaciones del mundo. Esta distribución es consistente con la hipótesis de que todos los nativos americanos derivan de una población fundadora común, de acuerdo a un escenario como es representado en marcadores uniparentales (González-José y Bortolini, 2011). A pesar de mostrar patrones de variabilidad, estas poblaciones presentan el menor grado de diversidad genética en todo el mundo. Para algunos autores, este patrón describe un gradiente de diversidad norte-sur, hallándose los menores valores de variabilidad en América del Sur, lo que podría ser explicado por un único evento de dispersión (Wang et al., 2007). Estudios posteriores han mostrado que las diferencias de linajes en el cromosoma Y (Pinhasi y von Cramon-Taubadel, 2009) y ADNmt (Perego et al., 2010) en poblaciones del noreste de Asia, son menores que los de América del Norte y que éstos últimos a poblaciones de América del Sur. Este fenómeno podría explicarse como el producto de un pronunciado efecto fundador, en el comienzo de la colonización, a través del istmo de Panamá y/o un continuo flujo génico, entre poblaciones de América del Norte y Asia por una ruta circum-ártica, posterior a la formación del estrecho de Bering (González-José et al., 2008; González-José y Bortolini, 2011).

Por otro lado, los patrones de variación craneofacial observados en América del Norte y América del Sur no indican una pérdida dramática de variabilidad debido a las condiciones geográficas y paleoambientales, supuestamente responsables del cuello de botella (González-José y Bortolini, 2011). Los primeros americanos, eran poseedores de un patrón de alta diversidad, cuyo conjunto de rasgos generalizados, caracterizaban la morfología cráneo-facial en humanos del Pleistoceno tardío (Lahr, 1995). Así lo evidencian los cráneos de Lagoa Santa, que poseen similitud con poblaciones del Holoceno de América del Norte (González-José et al., 2003) y América del Sur (Pucciarelli et al., 2006). A pesar de resultar en conclusiones disímiles a las aportadas por la genética, es preciso tener en cuenta, que los rasgos morfológicos craneofaciales son determinados por efectos poligénicos (de muchos genes autosómicos), los cuales

presentan un tamaño efectivo de la población mayor que los marcadores uniparentales. Una señal fenotípica débil de la reducción genética debido al cuello de botella es un resultado esperado más bien que una contradicción entre marcadores genéticos y craneofaciales (González-José y Bortolini, 2011).

La ruta de dispersión de los primeros americanos desde el territorio de Beringia sigue aún en discusión, aunque el registro arqueológico es inadecuado para discutir este problema, el corredor costero del Pacífico parece haber estado habilitado para el uso humano desde hace unos 15000 AAP, mientras que el corredor de la planicie oriental de Canadá lo estuvo hace 13500 AAP (Mandryk et al., 2001). Sin embargo, el hallazgo de restos humanos fechados en 13000 AAP, en la costa pacífica del estado de California (Arlington Springs, Isla Santa Rosa), indica la presencia de los primeros americanos en la costa del Pacífico (Johnson et al., 2007). Al sur de los hielos canadienses, las investigaciones arqueológicas desde mediados del siglo XX fueron fuertemente influenciadas, por los hallazgos realizados en la localidad de Clovis (Nuevo México). Los primeros fechados colocaron a este sitio como el más temprano de América. Durante la segunda mitad del siglo XX, se consideró que Clovis representaba al complejo cultural más antiguo de América, cuya fechados tienen un rango temporal entre los 13200- 13100 AAP y los 12900-12800 AAP y se caracteriza por una amplia dispersión geográfica y una breve representación temporal en América del Norte (Goebel et al., 2003). Sin embargo, hallazgos posteriores en América del Norte (*e.g.* sitios Schaefer y Hebior), cuya antigüedad está fechada entre 14800 y 14200 AAP (Overstreet, 2005; Joyce, 2006) y en América del Sur (*e.g.* sitio Monte Verde) cuyo fechado más temprano es de 14600 AAP (Dillehay, 1999) aportan una importante evidencia a favor de una ocupación preclovis para el continente americano.

5.4.3 El ámbito circum-ártico

Una vez finalizado el UMG, durante el Pleistoceno final, el principal paso terrestre entre Asia y América desaparece, producto del avance del nivel de los océanos. Ante este nuevo escenario, las poblaciones humanas que habitaron y aún habitan el área circum-ártica, se han desenvuelto en una dinámica particular. La comprensión de los mecanismos evolutivos que determinaron la estructuración biológica de estas poblaciones, ha resultado en la elaboración del modelo de Flujo Génico Recurrente, cuyos principales aportes son realizados desde los marcadores neutrales bi parentales (Ray et al., 2009), marcadores neutrales uniparentales (Gilbert et al., 2008; Pinhasi y

von Cramon-Taubadel, 2009; Rasmussen et al., 2010), como también desde la morfología craneofacial (Howells, 1973; Hanihara, 2000) y la arqueología (Grønnow, 1994; Meldgaard, 2004). Este modelo concibe al área circum-ártica como un continuo, que durante todo el Holoceno fue afectado por un débil pero persistente flujo génico, entre Asia y América (González-José et al., 2008). Investigaciones posteriores permitieron, gracias a la evidencia genética proveniente de restos humanos, en el permafrost de Groenlandia (sitio Qeqertasussuk Saqqaq), sugerir un evento de expansión poblacional desde Siberia, con una antigüedad de 5000 AAP, que representaría a una población independiente de los nativos americanos y los Inuit, cuya estructura genética puede ser reconocida actualmente en ambos márgenes del estrecho de Bering (Rasmussen et al., 2010), lo que demostraría la existencia de flujo génico entre ambos continentes durante el Holoceno (Figura 10).

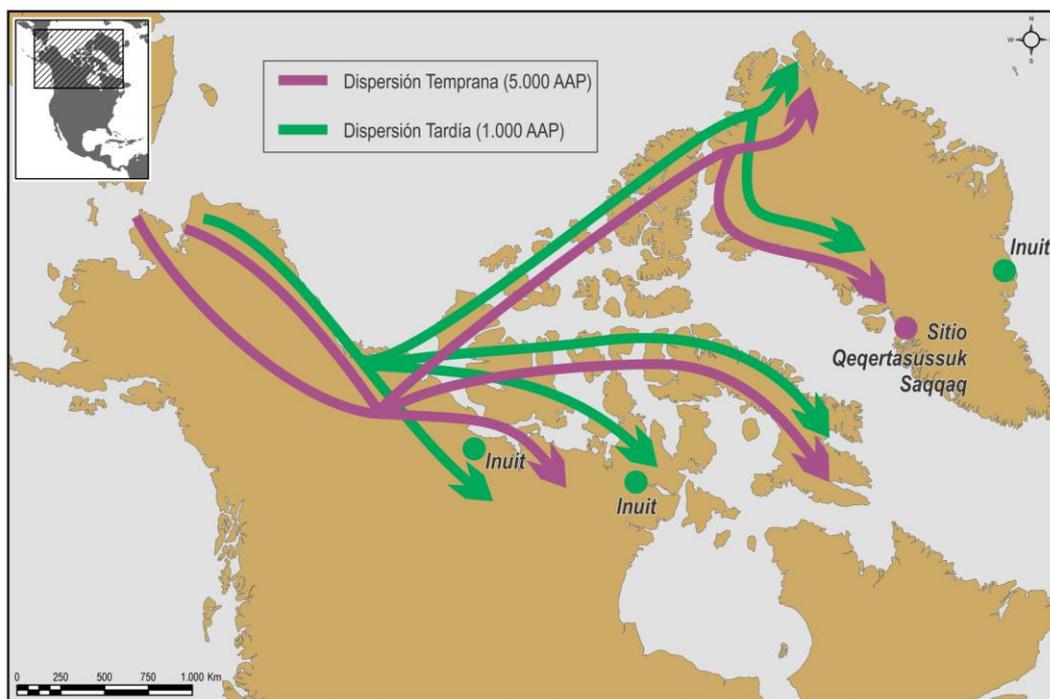


Figura 10. Esquema representando la dinámica del poblamiento del norte de América y Groenlandia durante el Holoceno. La evidencia genética y arqueológica demuestra un evento de dispersión temprana (5000 AAP) y un evento tardío (1000 AAP) (tomado y modificada de Gilbert et al., 2008).

Como se ha expresado en los apartados 4 y 5, la adecuada comprensión del poblamiento de estas regiones, exige la utilización de un abordaje multidisciplinario. Dada la naturaleza de los restos óseos humanos y a diferencia de cualquier otro tipo de evidencia, los mismos son fuente de un amplio conjunto de información que permite una adecuada contextualización del objeto de estudio. La localización geográfica y la determinación cronológica, realizada mediante fechados radiocarbónicos a través del uso del colágeno óseo, ponen en relieve el uso de este tipo de materiales.

Los estudios de variación fenotípica esquelética, han estado tradicionalmente circunscriptos a las ciencias morfológicas. Desde un principio, se ha reconocido la existencia de una división fundamental en el esqueleto de los vertebrados, por un lado el esqueleto craneofacial y por otro lado el esqueleto postcraneal. La craneología y más específicamente la craneometría, será la disciplina encargada de aportar técnicas que permitan la cuantificación de diferentes aspectos fenotípicos en el cráneo. Desde mediados del siglo XIX, gracias a los avances dentro de la craneometría, junto con otras disciplinas, como la embriología, la taxonomía y posteriormente la genética, entre otras, (ver apartado 3), han permitido develar la complejidad del cráneo.

El estudio de la complejidad, en términos generales en biología y de manera más específica en morfología, para el análisis de estructuras tales como el cráneo, posee un hito en los trabajos pioneros de Sewall Wright (1918, 1921, 1934) a principios del siglo XX. En estos trabajos el autor propone el desarrollo de un modelo para cuantificar la relación causal entre las variables observadas. Basados en este concepto Mitteroecker y Bookstein (2007) desarrollan un modelo formal del desarrollo de factores comunes y locales que afectan diferencialmente a las variables fenotípicas (Figura 11).

Los factores locales contribuyen a la variación morfológica sólo dentro de los módulos, mientras que los factores comunes afectan las variables de diferentes módulos. Los módulos son elaborados como partes anatómicas (conjunto de variables anatómicas mensurables) que son influenciadas de manera separada por factores locales disociados, y a la vez son integrados a través de los factores de desarrollo común (Mitteroecker y Bookstein, 2007).

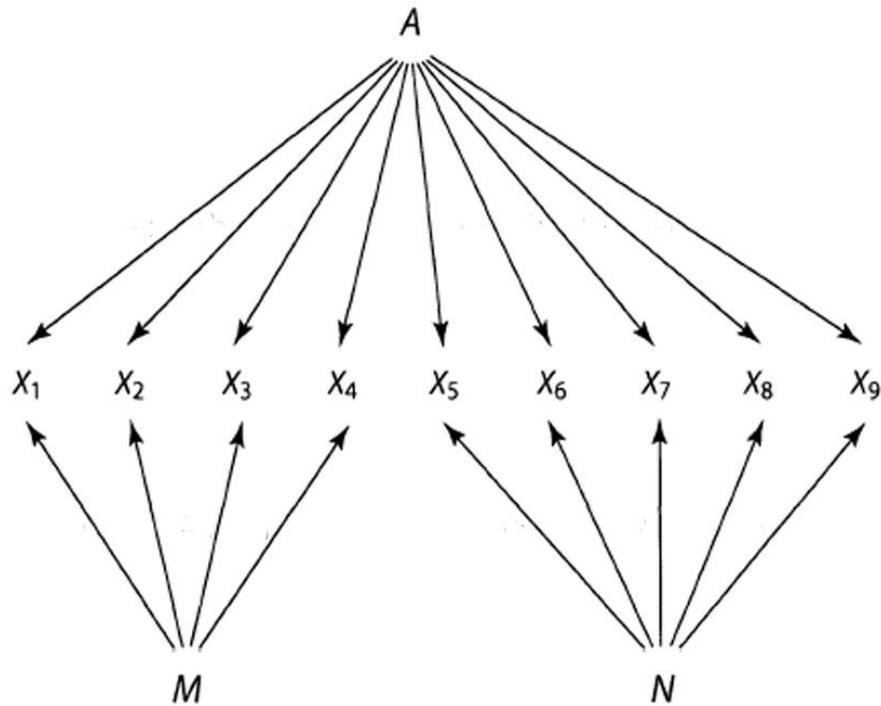


Figura 11. Modelo de desarrollo propuesto por Mitteroecker y Bookstein (2007), donde un factor común A, afecta la totalidad de los rasgos fenotípicos X_1, \dots, X_9 y dos factores locales M y N influyen sobre cuatro y cinco rasgos respectivamente. (tomada y modificada de Mitteroecker y Bookstein, 2007).

En el caso del estudio de la variación epigenética craneofacial, cuyos mecanismos reguladores y su manifestación fenotípica difieren de lo anteriormente mencionado, dada su naturaleza discontinua, este enfoque permite que se desarrollen módulos específicos a partir de diferentes criterios. Un criterio es el utilizado a partir del desarrollo ontogenético común (hipostóticos, hiperostóticos, vasos y nervios y wormianos) (Ossenberg, 1970; Buikstra y Ubelaker, 1994; Hannihara e Ishida, 2001a-e), otro criterio es el desarrollado a partir localización en las diferentes sub estructuras craneofaciales (cara, bóveda y base) (Corruccini, 1976). De esta manera poder realizar, por un lado, evaluaciones sobre procesos micro evolutivos de las muestras en estudio, a partir de la utilización de los módulos definidos y por otro lado analizar la asociación de los módulos con los factores comunes que los controlan, como el genotipo y con factores locales, vinculados a procesos ontogenéticos pre y post natales, como el impacto medio ambiental intra y extra uterino, la deformación artificial de la bóveda y las adaptaciones económicas.

6. El estudio de la variabilidad biológica desde un abordaje epigenético

6. El estudio de la variabilidad biológica desde un abordaje epigenético

Filmina 5. El uso del término “epigenética” tiene profundas raíces en la historia de la biología. El primer antecedente del uso del concepto de epigénesis lo encontramos en Aristóteles, quién en oposición a una postura preformista, proponía a la epigénesis como método de desarrollo embrionario. Este debate, que fue reavivado en varios momentos de la historia (William Harvey, 1651; Kaspar Friedrich Wolff, 1759), tuvo su fin a principios del siglo XIX. Gracias a la utilización de estudios embriológicos, se comprobó empíricamente la existencia de mecanismos epigenéticos, durante el desarrollo embrionario. Estos descubrimientos propiciaron la revitalización de los estudios embriológicos, en el campo de la sistemática y la evolución. Todo el siglo XIX es caracterizado por este tipo de abordaje y uno de sus mejores exponentes fue en efecto, Charles Darwin.

En “El origen de las Especies” Darwin (1859), fue uno de los impulsores en la utilización de la embriología comparada como método para comprender el fenómeno de la variabilidad en la naturaleza. En su obra, (1859) concluye que la comunidad de estructuras embriónicas representa a comunidades de descendencia. También consideró que las estructuras homólogas durante períodos larvales o embrionarios, se oscurecen durante la adultez. Este enfoque permitió dar luz a problemas de clasificación y el más notable fue el que permitió unificar a vertebrados e invertebrados dentro del reino animal (Gilbert, 2003). Con posterioridad, la embriología comparada dio lugar a la embriología evolutiva (la embriología como evidencia de la evolución). Los fundadores de esta nueva disciplina veían en la evolución un medio para delinear la clasificación natural del mundo animal. Uno de los principales representantes de la embriología evolutiva fue Ernst Haeckel, que consideró al desarrollo como clave para entender la evolución (Gilbert, 2003).

Sin embargo, a finales del siglo XIX se produce una ruptura entre los estudios embriológicos y la biología evolutiva. Se origina una nueva rama de la embriología, denominada embriología experimental, término acuñado por Wilhem Roux (1894). A partir de ese momento, comienza un período de descrédito para la embriología (que incluye todo abordaje morfológico del problema evolutivo) y sólo se profundiza aún más la brecha abierta, dando la oportunidad para el desarrollo del enfoque genético. Thomas Hunt Morgan (1932) en su libro “Las bases científicas de la evolución” propone la separación formal de la embriología de la genética y escribe: “la genética es el único método científicamente válido para estudiar la evolución”.

Este hecho, junto a otros eventos, entre los que se destaca el redescubrimiento de la obra de Mendel -a principios del siglo XX- fue sin dudas, una de las principales causas del desarrollo de la genética, en el contexto de las ciencias biológicas. Durante el siglo XX, fue la genética el principal protagonista en el desarrollo de ideas tendientes a comprender el funcionamiento de los mecanismos que determinan la expresión de los caracteres en los organismos. La formulación de la Teoría Sintética de la Evolución, fue la expresión concreta de dicho proceso. Durante la década de 1940 y 1950 comienza un fuerte desarrollo en la bioquímica y la genética. Uno de los resultados más importantes obtenidos está relacionado con establecer que los genes son los responsables de la producción de proteínas. En este período se reconoce la existencia de la molécula de ADN, se da cuenta de su estructura de doble hélice y su función (Watson y Crick, 1953a, b), estableciendo la relación de los genes, mediante el ADN, con la producción de proteínas. De esta manera se describe a la molécula de ADN como una estructura formada por dos cadenas polipéptidas, cuya función principal es la regulación y formación de proteínas, (proceso conocido como síntesis proteica), donde desde el ADN nuclear se envía hacia el citoplasma una señal, mediante el ARNm (mensajero), que es traducido en la secuenciación de aminoácidos para la formación de proteínas específicas. Una característica importante de la síntesis proteica es que el trayecto de traducción del ADN a las proteínas no puede tener un camino inverso (Crick, 1958). Posteriormente, este descubrimiento se transformó en el dogma central de la biología molecular. Investigaciones realizadas durante la década de 1960 resultaron en el descubrimiento de material hereditario extra nuclear hallado en mitocondrias y cloroplastos (Nass y Nass, 1963), mostrando la verdadera complejidad de la biología molecular.

A partir de ese momento, la discusión en torno al papel que tienen los genes en el control de la expresión fenotípica, encuentra un fuerte referente en el esquema sobre la síntesis de proteínas y la posibilidad de desarrollar técnicas que maximicen el poder de predicción, se hace más concreta. En el año 2001, con el aporte de nuevas tecnologías que permitieron un análisis más detallado de la naturaleza genética, se lograron los primeros resultados del Proyecto Genoma Humano, dando un primer panorama sobre la composición genómica de nuestra especie. Uno de los resultados más relevantes está relacionado con comprender que la estructura y función de nuestro ADN sólo puede ser entendida comprendiendo que el desarrollo de un fenotipo depende de un amplio conjunto de factores ambientales y de la interacción con la información genética.

El problema del control de los genes y el desarrollo, ha sido abordado desde mediados del siglo XX. Los genetistas advirtieron que muchos caracteres dependen de una red de interacciones entre genes, sus productos y el ambiente. En este contexto es que, a finales de la década de 1930, el embriólogo y genetista Conrad H. Waddington comienza a desarrollar un conjunto de definiciones tendientes a resolver algunos de los problemas planteados (ver abajo).

6.1. La epigenética, sus orígenes

La primera persona que llevó a cabo experimentos tendientes a explicar el fenómeno de la variación morfológica epigenética y que virtualmente podría ser reconocido como padre de la epigenética moderna fue Paul Kammerer. Este biólogo austriaco, defensor de la teoría lamarckiana de la evolución, dio a conocer en la década de 1920 sus experimentos con sapos parteros (*Alytes obstetricians*). Su principal objetivo era demostrar la herencia de rasgos adquiridos. La primera reacción de la comunidad científica fue de un fuerte entusiasmo. Sin embargo, en 1926 todo el prestigio de Kammerer colapsó cuando fue acusado de fraude. Seis semanas después se suicidó. Recientemente se han realizado revisiones de los experimentos de Kammerer y se ha llegado a la conclusión, que sus resultados coinciden con los de la epigenética moderna y apoyarían la legitimidad de sus trabajos (Vargas, 2009).

Unos años después e independientemente a los trabajos de Kammerer, comienza a generarse una serie de trabajos tendientes a integrar la biología del desarrollo con la teoría evolutiva. Entre los representantes de esta corriente se encontraban el embriólogo evolucionista ruso Iván Ivánovich Shmalgauzen y principalmente el embriólogo y genetista inglés Conrad Hal Waddington. Es en la obra de Waddington, donde encontramos por primera vez los principales conceptos tendientes a explicar la relación entre genotipo y fenotipo. Waddington acuñó el término epigenotipo, para representar la complejidad subyacente entre los genes y los productos de los genes y el ambiente, que intermedian entre el genotipo y el fenotipo. Del mismo modo, definió el término epigenética para la disciplina que estudia los factores no genéticos que intervienen en la determinación de la ontogenia (Waddington, 1939, 1942). En su trabajo publicado en 1953, desarrolló el concepto de “paisaje epigenético” (Waddington, 1953), por el que se concibe al proceso de desarrollo como un complejo paisaje de colinas y valles que descienden desde una meseta alta. En este paisaje epigenético, la meseta representa el estado inicial del desarrollo embrionario y los valles son las vías de desarrollo que

conducen a particulares estadios finales, como el funcionamiento de cualquier órgano (Figura 12). En su esquema (Figura 13), se pueden observar los procesos e interacciones que subyacen al paisaje y cómo es amoldado por las tensiones, en una red de cuerdas unidas a su superficie inferior. Los tensores representan los productos de los genes y los genes son las clavijas en el suelo. De modo que si se tiene en cuenta uno de los valles y se lo considera como el representante de un rasgo normal (*e.g.* desarrollo del ojo), se hace evidente que el desarrollo depende de la interacción de muchos genes (las clavijas) o condiciones que alteran las interacciones del producto de los genes (tensores), que pueden afectar la forma del paisaje epigenético y su fenotipo final. De esta manera y a pesar de las certezas sobre el estrecho vínculo entre genes y caracteres, se debe tener en cuenta que los determinantes en el desarrollo de los organismos están formados por un complejo de interrelaciones entre múltiples factores, que por supuesto incluyen a los genes y cuya principal característica es la imposibilidad de predicción en sus resultados (Jablonka y Lamb, 2005). Esto demuestra la presencia de mucha redundancia estructural y funcional en el genoma y que los caminos del desarrollo están fuertemente canalizados: muchas diferencias en los genes hacen muy poca diferencia al fenotipo. En términos del paisaje epigenético de Waddington, si una clavija (gen) es anulada, el proceso que ajusta la tensión sobre otros tensores podría dejar al paisaje sin modificaciones (Jablonka y Lamb, 2005). En este contexto es donde Waddington propone la definición de canalización (Waddington, 1942)

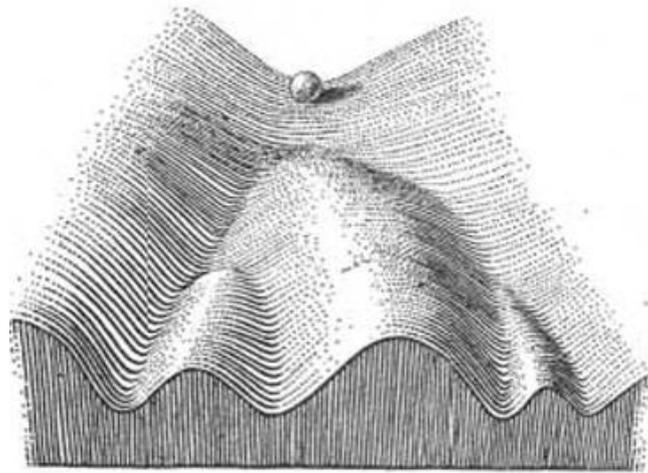


Figura 12. Paisaje epigenético de Waddington. Con esta imagen se representa el camino seguido por el desarrollo de un rasgo particular durante la ontogenia.

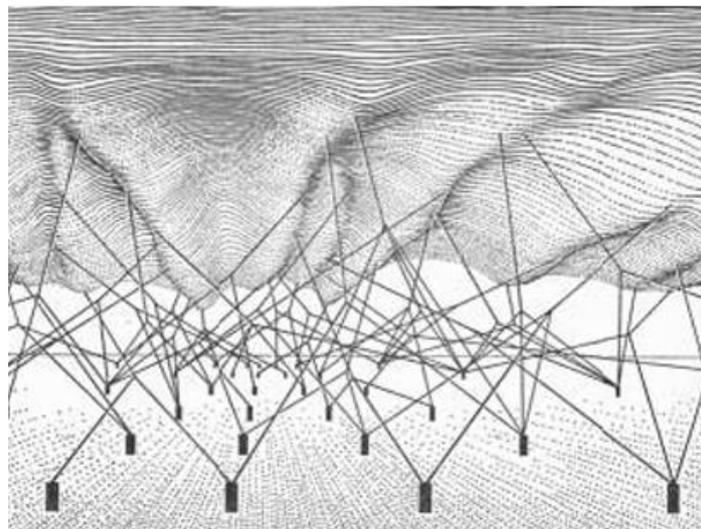


Figura 13. Mediante esta representación, se intenta graficar la complejidad subyacente en los procesos ontogenéticos descritos por Waddington.

Con este término, se quiere dar cuenta sobre una forma particular de restricción morfogénica en el desarrollo, donde la formación de anomalías en el genotipo (mutaciones) o pequeñas modificaciones en el ambiente, no llevaría necesariamente a fenotipos anormales (Waddington, 1942). Tuvieron que pasar varias décadas de desarrollo teórico y técnico para develar el verdadero rol de este proceso. La canalización actúa permitiendo que las mutaciones se acumulen en el genotipo, sin que se expresen en el fenotipo, impidiendo que se someta a la selección natural y generando

variación genética críptica a corto plazo (Gilbert, 2003). Sin embargo a largo plazo, puede actuar como capacitador para el cambio fenotípico, mediante la utilización de la variabilidad genética acumulada, que es estimulada durante períodos de cambios en las condiciones ambientales, para manifestarse en el fenotipo y ser finalmente seleccionada (Gilbert, 2003).

La existencia de éste proceso encuentra su explicación por un lado, en la redundancia genética y por otro lado, en la capacidad amortiguadora. La redundancia genética pudo ser determinada mediante experimentación. Se descubrió que a pesar de la inhabilitación de un gen y midiendo las consecuencias de ésta inhabilitación en el desarrollo, el efecto sustractivo no había causado ninguna influencia en el normal desarrollo del carácter (Morange, 2001). Por otro lado la capacidad amortiguadora consiste en absorber pequeñas variaciones genéticas y ambientales, permitiendo el desarrollo normal del carácter. En sus experimentos, Waddington (1942) había demostrado que un organismo al ser sometido a un estrés ambiental, podía responder sobrepasando los sistemas de amortiguación y modificar el fenotipo. Inclusive este fenotipo continuó siendo expresado, a pesar de no estar sometido a ningún tipo de estrés. De este modo el autor sugiere, que las características que originalmente se formaban en respuesta a los cambios medio ambientales se convertirían por selección natural en caracteres adquiridos, proceso que más tarde denominó asimilación genética (Waddington, 1942).

Conforme fue pasando el tiempo y el desarrollo del enfoque epigenético fue ganando terreno, se hizo necesaria la elaboración de nuevas y más amplias explicaciones que den cuenta de los mecanismos que actúan durante el desarrollo biológico. Todos estos avances en torno a las bases moleculares de la epigenética, permitieron una amplia comprensión de la relación entre genes y ambiente. Fundamentalmente en el trabajo de Robin Holliday (1987), que en palabras de Haig (2004) “fue la publicación que encendió la mecha de la explosión en el uso de la epigenética durante la década de 1990” y por la cual se dieron un conjunto de premisas, orientadas a formular la epigenética moderna.

Holliday estableció que la herencia epigenética se da en dos niveles, con un primer nivel en la transmisión de los cambios a través de la división mitótica de las células, durante el proceso de diferenciación celular. Y un segundo nivel donde los cambios epigenéticos pueden transmitirse de una generación a otra durante la meiosis (Holliday, 1987). En este contexto es donde se introduce el concepto de epimutación,

para dar cuenta de los cambios heredables en los genes que no son producidos por cambios en el ADN. Se establece que la programación epigenética define el estado de expresión de los genes (estado epigenético), que puede ser alterado por diferentes condiciones ambientales, influyendo en el fenotipo y en su comportamiento (Bedregal et al., 2010). De esta manera se llega a una reformulación del concepto de epigenética, definiéndola como el estudio de los cambios en la función de los genes, que son heredables por mitosis y/o meiosis y que no implican una modificación en la secuencia del ADN y que pueden ser reversibles (Holliday, 1987).

6.2. Sistemas epigenéticos de herencia

Todos estos avances han permitido ampliar significativamente el campo de conocimiento del fenómeno de la epigenética. La utilización de un Sistema de Herencia Epigenético EISs, del inglés Epigenetic Inheritance Systems) como marco explicativo, cumple un papel fundamental en la comprensión de este problema. Sin embargo, la mayoría de los biólogos tiende a vincular éste proceso con la ontogenia (aquellos procesos a través de los cuales el huevo fertilizado se desarrolla en un organismo adulto' con células especializadas, órganos y sistemas de órganos) haciendo hincapié en el rol de los EISs en la determinación y regulación de las actividades celulares, pero usualmente se suele pasar por alto su potencial evolutivo (Jablonka y Lamb, 2005).

Eva Jablonka y Marion Lamb (2005) con el objetivo de contextualizar los procesos epigenéticos en la problemática filogenética, proponen utilizar el término herencia epigenética celular, para diferenciarlo del sentido amplio “herencia epigenética”, que se utiliza para explicar su interacción con los fenómenos conductuales y simbólicos. De esta manera definen a la herencia epigenética celular, como la transmisión de células madres a células hijas, de las variaciones que no son el resultado de las diferencias en el ADN, que pueden ocurrir en células somáticas durante la mitosis y durante la división meiótica, en células germinales, por lo que su descendencia hereda la variación epigenética.

Las autoras proponen la existencia de cuatro tipos básicos de EISs:

6.2.1 Circuitos de retroalimentación autosuficientes.

Este tipo de sistema fue desarrollado teóricamente por primera vez en 1945 por el genetista Sewall Wright. A finales de 1950 fue descrito en bacterias y otros organismos, por lo que su significación en el sistema de memoria celular ha comenzado

a aclararse. Esencialmente, el producto de los genes (proteínas) actúa como un regulador que directa o indirectamente, mantiene su propia actividad transcripcional. La transmisión de estos productos durante la división celular resulta en los mismos estados de actividad de los genes de las células hijas. El concepto de “sistema de retroalimentación” significa que en las mismas condiciones, de no haber inducción, pueden darse dos tipos celulares genéticamente idénticos, en uno de los cuales el gen se activa y en el otro sigue inactivo. Las diferencias son originadas en las distintas historias de sus correspondientes ancestros, esto es, si han recibido o no la señal de activación del gen. Esta señal debe haber sido un cambio del ambiente externo o un factor de desarrollo interno o regulatorio u ocasionalmente, el estado ancestral de una célula debe haber cambiado como resultado del “ruido” producido a través de fluctuaciones aleatorias en el ambiente celular que rodea al gen.

6.2.2 Herencia estructural

Este tipo de herencia epigenética es muy diferente respecto de la anterior, ya que la herencia estructural está relacionada con las estructuras celulares y no con la actividad genética. Versiones alternativas de algunas estructuras celulares pueden ser heredadas, debido a la existencia de estructuras guías para la formación de otras similares estructuras similares en células hijas. Un buen ejemplo ha sido encontrado en ciliados, que son organismos unicelulares con filas ordenadas de cilias en la superficie exterior. La organización en filas de estas cilias es heredable. Una estructura en la célula madre actúa como una plantilla, que dirige el ensamble de las unidades de proteínas que forman una estructura similar en una célula hija. Aunque no se sabe exactamente cómo esto sucede, el punto clave es comprender que es la organización de la corteza lo que se cambia y se hereda y no los elementos constitutivos. A través de esta plantilla la membrana crece y se divide en células hijas. Cavalier-Smith (2000, 2004) llama a este conjunto de membranas auto perpetuantes como “membranoma” de las células, porque al igual que el genoma, lleva información hereditaria en sus estructuras. El “membranoma” ha cumplido un rol evolutivo importante en la formación de grupos bacterianos y en células eucariotas.

6.2.3 Marcas de cromatina

Las características no genéticas de la cromatina que son de interés para este trabajo, son aquellas que se transmiten de una generación a otra y permiten la

perpetuación de estados de actividad o inactividad en un gen. Estas diferencias alternativas, posibles de ser heredadas por la cromatina, son conocidas como “marcas de cromatina. Cómo estas marcas se establecen, cómo funcionan y cómo se transmiten a las células hijas, es una de las claves necesarias para entender el desarrollo. Una de las formas más conocidas de marcas de cromatina es la metilación del ADN.

Los primeros antecedentes en la literatura científica, que sugieren la existencia de algún mecanismo molecular capaz de actuar en el silenciamiento de la expresión de un gen, fueron hechos por Griffith y Mahler (1969). Estos autores propusieron el rol potencial de la metilación del ADN como mecanismo epigenético. Holliday y Pugh (1975) y Riggs (1975) de manera independiente, expusieron un modelo molecular para el interruptor de la actividad genética y también de la herencia de la actividad e inactividad genética. Esto se basó en la metilación enzimática de la citosina en el ADN, el cual también puede ser referido como modificación del ADN (Holliday, 2006). También se sugiere que la metilación del ADN tiene un fuerte efecto sobre la expresión de los genes y que los cambios en la metilación del ADN deben por lo tanto explicar la activación o desactivación genética durante el desarrollo. También se propuso que el patrón de metilación podría ser heredable, a través de la enzima conocida como metiltransferasa. Esto provee un mecanismo de herencia para los estados de metilación y no metilación y por lo tanto para un patrón dado de actividades genéticas (Holliday, 2006). La metilación se encuentra en todos los vertebrados, en plantas y en la mayoría de los invertebrados, hongos y bacterias, tienen un pequeño grupo metilo (CH₃) adjunto a una de sus bases. La cantidad y distribución de las bases que han sido “metiladas” varían ampliamente entre grupos, aunque en muchos casos se adjuntan a la citosina (C), por lo que esta base nitrogenada puede existir en estado de metilación (Cm) o no metilación (C) (Jablonka y Lamb, 2005).

6.2.4 La interferencia de ARN

En la interferencia del ácido ribonucleico (ARN) se produce un estado de silenciamiento transcripcional a través de la acción represiva entre pequeñas moléculas conocidas como siARNs (pequeños RNAs de interferencia), que provienen de moléculas mucho más grandes de ARNm. Estas moléculas causan la destrucción del ARNm anormales de las que derivaron.

Se debe tener en cuenta que, a pesar de que describen a las cuatro categorías de EISs como si fueran independientes entre sí, en realidad no lo son. Por ejemplo, las

moléculas de ARN (ARNi) que actúan en el silenciamiento genético, parecen estar muy asociadas con la metilación del ADN y las marcas de cromatina. A la vez algunas marcas de cromatina son generadas a través de procesos de herencia estructural.

Comprender todos los procesos de interacción entre los diferentes sistemas de herencia celular puede ser muy complejo. Es seguro que la transmisión de los fenotipos en células, depende de una combinación de estructuras hereditarias y lazos químicos que regulan la activación o inactivación en la expresión del genotipo.

6.3. La relevancia evolutiva de los sistemas de herencia epigenéticos

La herencia epigenética es un fenómeno común en organismos tanto unicelulares como multicelulares, con formas de reproducción no especializadas o de tipo asexual. Mediante la selección darwiniana clásica, generaciones de organismos con reproducción asexual podrían heredar variantes epigenéticas estables y generar cambios en el tiempo. De esta manera, las variaciones de transmisión por el sistema de herencia epigenética en plantas y animales que pueden reproducirse por algún tipo de fragmentación o reproducción asexual, podrían desempeñar un papel importante en su evolución (Jablonka y Lamb, 2005).

En el caso de la reproducción sexual, se ha pensado durante mucho tiempo que los efectos epigenéticos eran eliminados durante la gametogénesis, donde cada gameta debía partir desde un estado epigenético “neutral”. El descubrimiento durante la década de 1980 de la impronta genómica (“genomic imprinting”), permitió incluir a las especies con reproducción sexual dentro del fenómeno evolutivo, explicado desde la herencia epigenética. Mediante este mecanismo ciertos genes son expresados de forma específica, por marcas provenientes de alguno de los progenitores. En la producción de estas marcas intervienen la metilación y la modificación de las histonas. Filmina 26 Este es un proceso hereditario, independiente de la clásica herencia Mendeliana. Los alelos marcados se silencian, de manera que los genes son expresados sólo en el alelo no marcado de la madre o el padre. Estos marcadores epigenéticos descritos en plantas, insectos y mamíferos son establecidos en células sexuales y se transmiten a todas las células somáticas del organismo. Todo esto sugiere que un gran número de genes que afectan el fenotipo son influenciados por marcadores epigenéticos, que en su gran mayoría son determinados por las condiciones ambientales (Holliday, 2006).

Se ha establecido que las variaciones epigenéticas, heredadas de generación en generación, se crean a un ritmo más alto que las variaciones genéticas, más aún en

condiciones ambientales nuevas, donde este fenómeno puede reproducirse, ocurriendo múltiples variaciones epigenéticas al mismo tiempo. Otro elemento importante a considerar, es que las marcas epigenéticas se producen preferentemente en los genes que son inducidos a ser activos por nuevas condiciones, lo que no quiere decir que todos los cambios inducidos son adaptativos, pero incrementan la posibilidad de que la variación sea benéfica. Todos estos elementos, permiten comprender que la selección de variaciones epigenéticas puede ser muy rápida en comparación a la adaptación a través de cambios genéticos (Jablonka y Lamb, 2005).

6.4. El surgimiento del paradigma Evo-Devo

Desde una perspectiva histórica, podemos decir que el estudio de la evolución y desarrollo han interactuado en dos momentos específicos: un primer momento desde mediados del siglo XIX hasta principios del siglo XX (como ya fue descrito previamente) y un segundo momento desde el inicio del siglo XXI.

Este segundo período es la consecuencia del esfuerzo de muchos investigadores, que desde mediados del siglo XX han intentado la integración entre estos dos campos de la biología. Dicho esfuerzo se ha visto cristalizado en la formulación del paradigma Evo-Devo (del inglés Evolutionary Developmental Biology). Sus primeros lineamientos se realizaron a mediados de la década de 1970, con aportes desde la paleontología (Gould, 1977), la genética (Jacob, 1977) y la embriología (Raff y Kaufman, 1983). La disciplina encuentra su nacimiento formalmente durante el año 2000 (Gilbert, 2003). Ante el surgimiento de este nuevo paradigma, se debería esperar que el mismo accionara en detrimento de marcos conceptuales previos. Sin embargo, la utilización de esta nueva aproximación no refuta al neodarwinismo, sino que lo complementa en el marco de una teoría evolutiva mucho más sólida y unificada, incorporando mecanismos determinantes en el desarrollo fenotípico, como es el caso de los patrones de herencia no genética (Sistemas de herencia epigenéticos, EIS).

6.5. La variación epigenética craneofacial y sus implicancias evolutivas

La existencia de características morfológicas craneofaciales discontinuas ha sido descrita en la literatura científica desde el siglo XVII (Kerckring, 1670) y fueron denominadas de diferentes maneras. En un primer momento fueron consideradas meras anomalías esqueléticas (Blumenbach, 1776). Entre finales del siglo XIX y principios

del siglo XX, comenzaron a realizarse los primeros estudios comparativos entre poblaciones humanas (Bertelli, 1892).

A mediados del siglo XX, Grüneberg (1951, 1963) propuso que estas variables no siguen un patrón simple de herencia Mendeliana y para describir la naturaleza de su control genético, planteó la hipótesis de que la expresión de estos rasgos esqueléticos cuasi continuos tienen una impronta epigenética. Berry y Searle (1963) dirigen la atención hacia un problema que en años anteriores había trabajado Waddington, tendiente a confirmar que no toda la variación genotípica encuentra su correlato en el fenotipo. Considera que la variación discontinua de los fenotipos no es el producto sólo de la acción de los genes, sino que también es determinado en momentos posteriores, durante la ontogenia. A este tipo de variación la denominaron como “polimorfismo epigenético”. En palabras de los autores:

Este nombre es elegido para enfatizar la “tierra de nadie” que existe entre el estudio del genotipo, terreno de los genetistas, y el fenotipo, terreno de estudio de los taxonomistas. Usamos el término epigenética en el sentido de Waddington, para enfatizar el origen ontogenético de las discontinuidades, objeto de estudio, y que junto con los factores genéticos, determinan las principales características del “paisaje epigenético”, que interactúan con las fuerzas ambientales en los resultados finales (Berry y Searle, 1963).

En términos de relevancia evolutiva, los autores plantean que la asimilación genética de Waddington (1942), puede ser un mecanismo que explica la formación de variabilidad epigenética (polimorfismos epigenéticos). Waddington (1957, 1961) propone comprender su funcionamiento, teniendo en cuenta que la selección es realmente un factor que controla la capacidad de respuesta al medio ambiente. Tal selección tendería a alterar algunas de las interrelaciones entre los componentes del desarrollo (*i.e.* remodelación del paisaje epigenético), de modo que el carácter deseado se reproduce en una amplia gama de entornos diferentes.

La variación epigenética craneofacial no sigue un patrón simple de herencia Mendeliana y para describir la naturaleza de su control genético, Grüneberg (1951, 1963) ha propuesto la hipótesis de que los rasgos epigenéticos esqueléticos son cuasi continuos. En el desarrollo de estos rasgos se encuentran involucrados múltiples genes,

con efecto pequeño y aditivo y su presencia en el fenotipo está determinada por umbrales fisiológicos -o de otro tipo- relacionados con el desarrollo (Sjøvold, 1973; Saunders, 1989).

Falconer (1965, 1967) propone en su modelo del “umbral”, un método que permite cuantificar la medida en que el fenotipo (variables discontinuas) de los padres se transmite a su descendencia (heredabilidad) y supone la existencia de una graduación continua subyacente. La misma resulta en una escala graduada de la medida en que se expresa un carácter, encontrando que todos aquellos individuos que están por encima de cierto “valor umbral” expresarán el carácter (Figura 14).



Figura 14. Esquema mostrando la carga de un individuo para desarrollar el rasgo dependiendo de su posición en el umbral (tomada y modificada de Hauser y De Stefano, 1989).

6.6. Variación epigenética craneofacial y biología del desarrollo

En el contexto del estudio de la biología del desarrollo, la epigenética ha tenido un rol preponderante en la explicación de la diferenciación fenotípica craneofacial durante la ontogenia. En años recientes, se ha propuesto que el fenómeno epigenético está restringido al estudio de los mecanismos responsables de la transformación de una simple célula en un adulto complejo, donde la actividad reguladora de los genes queda subordinada a los procesos epigenéticos (Løvtrup, 1981). Esta definición que fue ampliamente aceptada, ha tenido posteriores avances en donde se ha destacado el papel

de los estímulos como desencadenantes en los procesos de desarrollo epigenético (van Limborgh, 1972; Hall, 1983). Un ejemplo clásico es el efecto de los movimientos mandibulares y su influencia en el desarrollo craneofacial. La tensión mecánica provocada sobre las estructuras involucradas durante la apertura y cierre de la mandíbula, ha desarrollado un estímulo que influencia el crecimiento músculo esquelético. Este concepto involucra a todo el proceso ontogenético, incluido el período fetal, considerando que los movimientos son funcionales en el sentido que permiten la coordinación del desarrollo (Bekoff, 1981) o promueve la diferenciación y crecimiento (Herring y Lakars, 1982), de esta manera se puede considerar que toda actividad funcional provee una fuente de estímulo epigenético (Herring, 1993).

Sin embargo, esta explicación sería parcial sino tenemos en cuenta que todos los procesos anteriormente mencionados, como parte del fenómeno del crecimiento y desarrollo de las diferentes estructuras craneofaciales, también son el producto del control subyacente de los genes. Es así que la historia de este tipo de investigaciones, estuvo signada por una tradición en la que se tendería a polarizar hacia uno de los dos tipos de interpretaciones (genética o epigenética), a pesar de que las alternativas no son mutuamente excluyentes, un ejemplo claro de esto es el concepto de asimilación genética de Waddington (1961) como un intento de fusionar ambos campos (Herring, 1993).

Posteriormente al advenimiento de la síntesis neodarwiniana y al completo dominio del discurso genético en la morfología, un conjunto de investigaciones llevaron al resurgimiento del interés en el estudio de la regulación epigenética sobre en la morfología del cráneo (Herring, 1993). En primer lugar se demostró un importante componente ambiental en la expresión de la variabilidad craneofacial (Atchley, 1993), por otro lado una gran cantidad de datos experimentales ha demostrado cuan fácil es alterada la forma craneana debido al estímulo de múltiples factores, como las bajas temperaturas (Heath, 1984), cargas impuestas, (Smith, 1981) y cambios de dieta (Beecher et al., 1983; Paschetta et al., 2010). Filmina 29

Actualmente, aunque no de manera uniforme, se destacan las combinaciones de información genética e instrucciones epigenéticas para la determinación del crecimiento del cráneo en forma de teorías, este enfoque multifactorial ha sido desarrollado ampliamente (Scott, 1953, 1956; van Limborg, 1972; Atchley y Hall, 1991; entre otros), destacando la teoría de la matriz funcional de Melvin Moss de 1962 y su revisión actualizada de 1997.

6.6.1. La hipótesis de la matriz funcional (Melvin Moss, 1962) Filmina 30

La teoría de la matriz funcional, cuyo principal antecedente se encuentra en el concepto funcional de crecimiento craneofacial de van der Klaauw, postula que la morfogénesis craneal se debe explicar en términos de la filogenia y que la forma del cráneo resulta de las funciones de los órganos adyacentes (Klaauw, 1948, 1952). A partir de estos lineamientos, Moss expandió esos conceptos y los convirtió en lo que se conoce como *Teoría de la Matriz Funcional*. En los puntos sobresalientes de esta teoría se propone que el origen, crecimiento y mantenimiento del esqueleto depende en gran medida de la matriz funcional que está formada por los tejidos blandos, músculos, nervios, glándulas, dientes y cavidades que realizan funciones específicas junto con las unidades esqueléticas constituidas por los huesos, cartílagos y tendones que protegen y soportan dicha matriz. Existen dos tipos de matrices: la *matriz periostal* y las *matrices capsulares*. La primera es parte de la matriz funcional, que tiene influencia directa sobre el hueso mediante el periostio y está formada por músculos, vasos sanguíneos, nervios, glándulas y dientes, que ejercen un tipo de control local sobre la osteogénesis e influye sobre la modelación de las estructuras, regulada por la actividad histológicamente observable del crecimiento en la adaptación del tejido óseo. El segundo tipo de matriz funcional, provoca un efecto amplio sobre tejidos y cavidades funcionales rodeadas por cápsulas. La matriz funcional capsular está constituida por dos capsulas:

1. *Capsula neurocraneal*: Formada por el espacio ocupado por la masa neural y su crecimiento debe ser compensatorio.
2. *Capsula orofacial*: Rodea y protege a los espacios oro-naso-faríngeos funcionales y su crecimiento volumétrico produce el crecimiento del esqueleto facial. Filmina 30

Filmina 31 En su obra de 1997, Melvin Moss realiza una extensa revisión sobre los principios de la Hipótesis de la Matriz Funcional. Propone un abordaje dialéctico, prevé la presentación más completa de una tesis genómica, una antítesis epigenética y una síntesis de la resolución. El autor plantea que ante la incorporación de avances en las ciencias biológicas, (bio ingeniería y software) se permite incrementar la comprensión de la Hipótesis de la Matriz Funcional hacia dos temas fundamentales: 1) los mecanismos de mecano trasducción celular y 2) la teoría de la red biológica. Mientras que la versión original de la Hipótesis de la Matriz Funcional ofrece sólo una descripción verbal de las función de la matriz perióstica y la respuesta de la unidad esquelética, suma a la Hipótesis de la Matriz Funcional los conceptos de mecano

trasducción y de biología computacional del hueso. ofrece también una cadena de explicaciones que se extiende desde los eventos epigenéticos de la contracción muscular, jerárquicamente hacia abajo, a través de los niveles celular y molecular, al genoma de la célula ósea y hacia arriba, a niveles histológicos en eventos de cambios adaptativos (Moss, 1997).

6.6.1.1. Los mecanismos de trasducción celular

Todas las células son perturbadas y responden a alteraciones en su entorno. Los procesos de detección mecánica permiten que una célula sienta y responda a una carga extrínseca, un atributo ampliamente distribuido en la biología (Lewontin, 1992; Holland, 1995) usado en los procesos de mecano recepción y de mecano transducción. El primero transmite un estímulo extracelular físico a un receptor, el último transduce o transforma el estímulo energético una señal intra celular, esto es la mecano transducción (Bonner, 1988) que es un tipo dado de señal celular de transductiva (Holland, 1992). Hay muchos procesos mecano transductivos; por ejemplo, los mecano-eléctricos y mecano-químicos. Cualquiera sea que esté en funcionamiento, la adaptación del hueso requiere de la subsecuente transmisión intercelular de señales traducidas (Moss, 1997). Las cargas, en tanto estímulos, son continuamente aplicadas a los tejidos óseos, tendiendo a deformar a la matriz extra celular y a las células óseas. Cuando el parámetro de un estímulo apropiado excede los valores del umbral, el tejido estimulado responde con un conjunto de procesos adaptativos en las células óseas.

6.6.1.2. Teoría de la red biológica (red de células óseas conectadas)

Todas las células óseas excepto los osteoclastos, están extensivamente interconectadas por uniones (Kauffman, 1993) que forman la red de células óseas conectadas. Las uniones o nexos intercelulares permiten a las células óseas una transmisión intercelular y subsecuente una información de la matriz funcional periostial, después de iniciada la mecanotransducción.

De esta manera la Hipótesis de la Matriz Funcional intenta desarrollar un modelo integrativo, que busca clarificar la cadena causal entre el genoma y el fenotipo. Su objetivo es identificar y describir exhaustivamente la serie de procesos biológicos iniciales y relacionarlos con sus mecanismos de respuestas (bioquímico y biofísico) subyacentes, que son eficaces en cada nivel jerárquico de la creciente complejidad estructural y operacional (Jorgensen, 1994). Se entiende a la epigenética, como todas

aquellas interacciones entre las células y sus productos que se manifiestan en el desarrollo y diferenciación craneofacial (Moehrlé y Paro, 1994). Se argumenta que la morfogénesis está regulada por la actividad, tanto de procesos y mecanismos genómicos como epigenéticos. Ambos son necesariamente causas, la actividad integrada provee las causas necesarias y suficientes de crecimiento y desarrollo. Los factores genómicos son considerados como intrínsecos y de causas anteriores- los factores epigenéticos son considerados como extrínsecos y/o producto de causas próximas (Moss, 1997).

6.6.2. El enfoque integrador

Como se ha podido apreciar en el desarrollo de este capítulo, el abordaje del problema epigenético, ha abarcado a los fenómenos ontogenético y filogenético de una manera separada. En los últimos años, se ha comenzado a desarrollar un enfoque integrador a este problema, cuyo principal objetivo gira en torno a la comprensión de aquellos mecanismos de control ontogenético, en los que están involucrados la interacción entre factores genéticos y medio ambientales (epigenéticos), que a la vez pueden ser heredados a las siguientes generaciones, brindándoles relevancia evolutiva.

Se establece que el tejido óseo está formado por una fuerte matriz extracelular mineralizada, con colágeno como principal proteína y diferentes tipos de células. Una de las principales características del tejido esquelético, está relacionado a los procesos de cambio en su estructura y composición durante el desarrollo ontogenético (Delgado-Calle et al., 2012). El modelado y remodelado son los procesos por los cuales el hueso se adapta a las influencias externas. El modelado óseo es el encargado de ganar masa esquelética y los cambios en el tamaño y forma que tienen lugar durante el período de crecimiento. El remodelado toma lugar reemplazando al hueso viejo por nuevo durante la vida, manteniendo la masa ósea, reparando microfracturas y permitiendo la adaptación a requerimientos físicos externos (Teti, 2011). Los principales responsables de controlar estos procesos son las células constitutivas del tejido óseo, conocidas como osteoclastos y osteoblastos. El origen de estas células, al igual que otras células como los condrocitos y células miogénicas, se encuentra en las células madres mesenquimales. Esto permite destacar la necesidad de mencionar a los mecanismos reguladores, en la diferenciación de dichas células, originadas a partir de las células madres mesenquimales durante el proceso de modelado y el posterior mantenimiento de los fenotipos maduros, que caracteriza al proceso de remodelado. De esta manera, el

proceso de diferenciación de las células madres mesenquimales en osteoblastos y estos, eventualmente evolucionando a otros tipos celulares (osteocitos, células de revestimiento del tejido óseo), involucra factores de transcripción y marcadores epigenéticos, como la metilación del ADN y la modificación de las histonas (Kang et al., 2007; Noble, 2008).

De esta manera, gracias a la formulación de un enfoque integrador, se puede establecer la relación existente entre los mecanismos que controlan la formación, desarrollo y adaptación del tejido óseo, con los procesos evolutivos de las poblaciones en estudio. Dado que las variables epigenéticas craneofaciales son estructuras óseas, que deben su presencia a múltiples factores, como ya han sido establecido con anterioridad, el análisis de sus frecuencias de aparición, serán significativas para la evaluación de procesos microevolutivos.

7. Objetivos y expectativas

7. Objetivos y expectativas

En resumen, el estudio del poblamiento humano del continente americano, ha sido abordado a través de la historia de las investigaciones científicas a partir de diferentes líneas de abordaje por lo que se han propuesto múltiples modelos explicativos. En las últimas décadas, la principal estrategia de investigación ha girado en torno a la utilización de un enfoque multidisciplinario. Es en este contexto en el que la dinámica evolutiva de las poblaciones humanas, que habitaron la Región pampeana y la Patagonia, durante el Holoceno tardío, ha tomado relevancia.

Dada la naturaleza de las variables consideradas dentro de este trabajo, se propone en primera instancia el desarrollo de los análisis previos para depuración de la muestra, los mismos estarán destinados a evaluar aspectos vinculados con el efecto del error intraobservador, la asociación del sexo con las variables epigenéticas, la influencia de la deformación craneofacial artificial en el desarrollo de las variables epigenéticas y el efecto del tamaño en el desarrollo de las variables epigenéticas (Capítulo 9.1).

En orden de poder priorizar los principales lineamientos de este estudio, se propone como objetivo general aportar al conocimiento de la historia microevolutiva de las poblaciones humanas que habitaron las regiones de Pampa y Patagonia continental durante el Holoceno tardío, analizando los patrones de variación epigenética del cráneo.

En términos específicos y como objetivos particulares, se plantea:

1. Obtener una matriz de datos correspondientes a rasgos epigenéticos del cráneo, en especímenes provenientes de la región Pampeano -Patagónica.
- 1.2. Obtener y evaluar distancias biológicas obtenidas en las muestras, mediante el uso de variables epigenéticas craneofaciales.
- 2.3. Calcular medidas de diferenciación poblacional sobre cada muestra.
- 3.4. Determinar el grado de distorsión que provoca la remoción o inclusión de determinado rasgo o módulo de rasgos en el estimador de distancia.
- 4.5. Evaluar el grado de correlación entre las distancias.
- 5.6. Evaluar el grado de correlación entre las matrices de distancia obtenidas con matrices de distancias hipotéticas (matrices de diseño) que reflejen diferentes escenarios de relaciones interpoblacionales, producto de diferentes hipótesis de poblamiento de la región.
- 6.7. Inferir los mecanismos que habrían intervenido en la variación epigenética de las poblaciones estudiadas

En función al conjunto de información obtenida, a través de los capítulos precedentes y lo descrito en los objetivos generales y particulares, se han generado una serie de expectativas orientadas a establecer la dinámica microevolutiva desde un enfoque epigenético craneofacial, que se detallan a continuación:

1. Debido a que las variables epigenéticas craneofaciales se presentan como caracteres umbral, se espera que las distancias entre poblaciones obtenidas de datos epigenéticas difieran o no se correlacionen con las distancias obtenidas de datos genéticos.
2. Dado que la variación epigenética craneofacial depende de la asimilación a condiciones medio ambientales estables, se espera que el patrón de diferencias entre poblaciones se estructure en función de las diferentes áreas geográficas en estudio.
3. Dadas las condiciones descritas en el punto anterior, cualquier evento que involucre el desplazamiento súbito de una población a otra, especialmente entre dos áreas geográficas distintas, como el registrado durante la Araucanización, no podría ser evaluado mediante este tipo de evidencias.
4. Dado que los rasgos epigenéticos craneofaciales son afectados por el ambiente, se espera algún grado de diferenciación entre poblaciones con distintas estrategias de subsistencias.
5. Dado que los rasgos analizados difieren en cuanto a su ubicación en el cráneo y en cuanto a su origen embriológico, se espera conocer si el patrón de variación entre poblaciones es modificado según que los rasgos analizados correspondan o no a diferentes módulos. Así, se espera inferir la acción de factores locales en el desarrollo de los rasgos epigenéticos.

8. Materiales

8. Materiales

Se realizó el relevamiento de muestras provenientes de la República Argentina (regiones del N.O.A., Cuyo, Delta, Pampa, San Blas, Isla Gama, Valle inferior del río Negro, Valle inferior del río Chubut, Noroeste de Santa Cruz y Tierra del Fuego) y república de Chile (regiones de Calama y Araucanía) (Tabla 1, Figura 15). La totalidad de las muestras están constituidas por individuos adultos, cuya asignación cronológica corresponde al Holoceno tardío medio-Holoceno tardío final.

Tabla 1: Composición de la Muestra.

	Región	N	Referencia
1	Noroeste de Argentina	89	Lehman-Nitsche, 1910
2	San Juan (Norte de Cuyo)	20	Lehman-Nitsche, 1910
3	Mendoza (sur de Cuyo)	18	Lagiglia, 1994
4	Delta	21	Torres, 1911
5	Región Pampeana	79	ten Kate, 1893; Lehman-Nitsche, 1910
6	San Blas–Isla Gama	34	Lehman-Nitsche, 1910
7	Valle inferior río Negro	120	Lehman-Nitsche, 1910
8	Valle inferior río Chubut	120	Lehman-Nitsche, 1910
9	Noroeste Santa Cruz	14	Goñi et al., 2000-2002
10	Tierra del Fuego	26	Catálogo MNHN
11	Araucanía	36	Catálogo MNHN
12	Calama	71	Catálogo MNHN
Total		648	



Figura 15. Distribución de las muestras estudiadas.

8.1. Composición de la muestra

8.1.1. Noroeste de Argentina

El material analizado proviene de las provincias de Salta y Catamarca, y se encuentra depositado en la División Antropología del Museo de La Plata. Para la provincia de Salta se utilizaron cráneos provenientes de Santa Rosa de Tastil (n=19) (Marcellino y Ringuelet, 1970), La Poma (n=31), Tolombón (n=7) e Incahuasi (n=5) (Lehmann-Nitsche, 1910). La muestra correspondiente a la actual provincia de

Catamarca, pertenece a diferentes sitios arqueológicos del área de Santa María (n=10) y Andalgalá (n=17). Son grupos agricultores que habitaron este área durante el Holoceno tardío final (1000-500 AAP) (Baffi y Cocilovo, 1989-1990).

8.1.2. Cuyo

La región cuyana está representada por dos muestras. Una proveniente del sector norte (provincia de San Juan, departamento de Calingasta) (n=20) producto de la actividad científica desplegada por el Museo de La Plata, durante finales del siglo XIX y principios del XX, en diferentes sitios arqueológicos en Calingasta (Lehmann-Nitsche, 1910). La asignación cronológica de los individuos provenientes de estos entierros se sitúa en el Holoceno tardío final (ca 1500-400 AAP) (Lehmann-Nitsche, 1910).

La muestra del sur de Cuyo (n=18), está constituida por restos provenientes de diferentes sitios arqueológicos del sur de Mendoza y en la actualidad se encuentran en el Museo Municipal de Historia Natural de la ciudad de San Rafael. El conjunto fue dividido en dos submuestras. Una correspondiente al Holoceno tardío inicial (ca. 2500-1500 AAP) y al Holoceno tardío final (ca. 1500-400 AAP) en base a fechados radiocarbónicos y deformación craneana artificial (tabular erecta plano-frontal y planolámbdica, respectivamente) (Novellino et al., 2003).

8.1.3. Delta

Los cráneos estudiados (n=21) provienen de cuatro túmulos artificiales (Túmulo I del río Paraná Guazú, Túmulo I del brazo Largo, Túmulo I del brazo Gutiérrez y Túmulo II del Paraná Guazú), excavados por Luis María Torres en las islas del delta paranaense, entre las provincias de Entre Ríos y Buenos Aires (Torres, 1911). Actualmente se encuentran en la División Antropología del Museo de La Plata (Lehmann-Nitsche, 1910). Estos restos arqueológicos están asociados con la Cultura Básica del Litoral, caracterizada por una economía de caza y pesca (Sardi et al., 2005).

8.1.4. Región Pampeana

La muestra de la región Pampeana (n=79), está representada por poblaciones Mapuche que se asentaron en esta área entre los siglos XVII y XVIII, provenientes de la región Andina (Sardi et al., 2005). Aunque se ha establecido una asignación cultural y lingüística Mapuche (ten Kate, 1893), esta es una asignación que tiene validez

etnográfica, pues estos grupos utilizaban la lengua Mapuche (mapungdung). El uso de este lenguaje se explicaría por haberse establecido en el área habitada por estos grupos, un sistema social de carácter interétnico, que involucró a grupos pampeanos y norpatagónicos, con poblaciones trasandinas o cordilleranas, formando una compleja estructura económica y social (Mazzanti, 2003). Sin embargo, no se han establecido los resultados microevolutivos de este importante proceso migratorio. Estos materiales se encuentran depositados en la División Antropología del Museo de La Plata (Lehmann-Nitsche, 1910).

8.1.5. San Blas

La península de San Blas se encuentra en el área ecotonal entre los ríos Colorado y Negro, al sur de la provincia de Buenos Aires sobre el litoral marino. Los cráneos utilizados (n=11) provienen de sitios excavados por Francisco P. Moreno (Moreno, 1876), por Tobías Büchele a finales del siglo XIX (Torres, 1922) y por Milcíades Alejo Vignati (Vignati, 1931) y se hallan en la División Antropología del Museo de La Plata (Lehmann-Nitsche, 1910). También se utilizaron cráneos de expediciones realizadas a mediados de la década de 1950 por Marcelo Bórmida (1953-54; Catálogo del ME) y que se encuentran en el Museo Etnográfico “Juan B. Ambrosetti” (n=10). Los individuos provenientes de los sitios de esta zona, fueron asignados al Holoceno tardío final (ca. 1500-400 AAP) en base a su deformación craneal artificial (tabular erecta plano-lámbdica), tipo de entierro secundario, contexto arqueológico (ver Outes, 1907; Torres, 1922; Vignati, 1931). Posteriores fechados radiocarbónicos han establecido una cronología entre el Holoceno tardío medio y el Holoceno tardío final (Bernal et al., 2008).

8.1.6. Isla Gama

Frente a la península de San Blas, dentro de la Bahía Anegada, se encuentra Isla Gama. Los cráneos estudiados (n=12) fueron colectados por Tobías Büchele y se encuentran en la División Antropología del Museo de La Plata. Los mismos fueron asignados al Holoceno tardío final (ca. 1500-400 AAP) en base a su deformación craneal artificial (tabular erecta plano-lámbdica) (Colantonio, 1981).

8.1.7. Valle inferior del río Negro

La totalidad de los cráneos (n=120) provenientes de esta área, corresponden a varios sitios arqueológicos situados en la margen de Laguna del Juncal. Ésta era un cuerpo de agua que se extendía paralelo a la margen sur del río Negro, en las inmediaciones de la actual ciudad de Viedma. Los sitios arqueológicos fueron excavados por Francisco P. Moreno durante la campaña realizada en el año 1873 (Moreno, 1874; Lehmann-Nitsche, 1910) y los materiales se encuentran en la División Antropología del Museo de La Plata. La asignación cronológica fue realizada mediante fechado radiocarbónico y estableció edades entre el Holoceno tardío inicial y el Holoceno tardío final. Esta submuestra fue, a su vez, dividida cronológicamente por el tipo de deformación craneal, como fue sugerido en primera instancia por Bórmida (1950, 1953-54) y posteriormente confirmado por fechados radiocarbónicos (Bernal et al., 2008).

8.1.8. Valle inferior del río Chubut

La muestra analizada (n=120) se encuentra en la División Antropología del Museo de La Plata. Fueron obtenidas en las excavaciones realizadas por Santiago Pozzi, en las inmediaciones de la ciudad de Trelew, a finales del siglo XIX (Lehmann-Nitsche 1910). Fueron asignados al Holoceno tardío inicial (ca. 2500-1500 AAP) y al Holoceno tardío final (ca. 1500-400 AAP) en base a su deformación craneal artificial (tabular erecta plano-frontal y plano-lámbdica, respectivamente) (Perez, 2006). Utilizando el mismo criterio que con las muestras del Valle inferior del río Negro fue dividida cronológicamente por el tipo de deformación craneal.

8.1.9. Noroeste de Santa Cruz

Los cráneos utilizados para su análisis (n=14), provienen de la cuenca del lago Salitroso (provincia de Santa Cruz, República Argentina). Los mismos son el producto de excavaciones sistemáticas realizadas desde principios del año 2000 (Goñi et al., 2000-2002). Análisis posteriores han permitido describir un conjunto de prácticas funerarias de particular variabilidad de las poblaciones humanas que habitaron esa región (Goñi et al., 2000-2002). En este contexto, se ha determinado la presencia de tres tipos específicos de prácticas funerarias, entierro tipo “nicho”, entierro “bajo bloques” y entierro de tipo “chenque”. Los nichos son oquedades rocosas naturales poco profundas, donde los cuerpos han sido depositados y cubiertos parcial o totalmente por procesos de

sedimentación natural. Los entierros bajo bloque son estructuras que combinan la utilización de bloques erráticos o afloramientos rocosos, a los que un agregado de rocas, permite ser utilizado como estructura funeraria. Por último, los chenques son estructuras totalmente artificiales, que se elaboran en el agregado de rocas, de contorno oval o circular y de no más de 50 cm de altura (Goñi et al., 2000-2002; García Guraieb, 2010). Cabe destacar que los tres tipos de modalidades de entierro, han podido ser agrupados en dos momentos cronológicos, los nichos y los entierros bajo bloques con fechados entre los 2600 y 2200 AAP y en los chenques se obtuvieron fechados entre 1200 y 350 AAP (Goñi, 2000-20002; Goñi y Barrientos 2004) (Tabla 2).

8.1.10. Tierra del Fuego

Martín Gusinde, un sacerdote católico de la Misión Salesiana, estudia de forma sistemática las diferentes sociedades que habitaron la Tierra del Fuego y áreas adyacentes entre los años 1918 y 1924. Producto de sus excavaciones, en los cementerios de isla Dawson, recuperó un conjunto de restos óseos. Parte de estos materiales se encuentran en el Museo de Historia Natural de Santiago de Chile. Se utilizaron cráneos (n=26) de esta colección, los cuales pertenecen a las poblaciones canoeras Alacaluf, que habitaron desde Puerto Montt hasta la desembocadura oriental del Estrecho de Magallanes. Los mismos fueron asignados cronológicamente al Holoceno tardío final (Catálogo MNHN).

8.1.11. Araucanía (Centro de Chile)

El material estudiado (n=36) ha sido asignado como Mapuche, procedente de la región de la Araucanía, República de Chile. La colección se encuentra en el Museo Nacional de Historia Natural de Santiago de Chile y su cronología ha sido establecida en el Holoceno tardío final y fue el producto de investigaciones realizadas por Latcham, Guevara y Oyarzúm (Catálogo MNHN).

8.1.12. Calama (Norte de Chile)

El material estudiado (n=71) asignado como Calama, procede de la región del Norte Grande, República de Chile. La colección fue el producto de las excavaciones sistemáticas llevadas a cabo por Max Uhle en 1912 y actualmente se encuentra en el Museo Nacional de Historia Natural de Santiago de Chile. Su cronología ha sido establecida en un período entre los siglos IX y XV (Uhle, 1913) (Catálogo MNHN).

	Región	Abrev.	Cronología	Referencia
1	Araucanía	M	Holoceno tardío final	Catálogo MNHN
2	Calama	NCHIL	Holoceno tardío final	Catálogo MNHN
3	Tierra del Fuego	PI	Holoceno tardío final	Catálogo MNHN
4	Noroeste de Argentina	NOA	Holoceno tardío final	Baffi y Cocilovo, 1989-1990
5	San Juan (Norte de Cuyo)	SJ	Holoceno tardío final	Lehman-Nitsche, 1910
6	Mendoza (sur de Cuyo)	SMti	Holoceno tardío inicial	Novellino et al., 2003
		SMtf	Holoceno tardío final	
7	Delta	D	Holoceno tardío final	
8	Región Pampeana	Pmp	Holoceno tardío final	Lehman-Nitsche, 1910
9	San Blas	SB	Holoceno medio final	Bernal et al., 2008
		SB	Holoceno tardío final	
10	Isla Gama	IG	Holoceno tardío final	Colantonio, 1981
11	Valle inferior río Negro	ViRNto ViRNsc ViRNnd	Holoceno tardío inicial	Bernal et al., 2008
		ViRNpl	Holoceno tardío final	
12	Valle inferior río Chubut	ViChnd	Holoceno tardío inicial	Perez, 2006
		ViChpl	Holoceno tardío final	
13	Noroeste Santa Cruz	SAC	Holoceno tardío inicial	Goñi et al., 2000-20002; Goñi y Barrientos, 2004
		SAC	Holoceno tardío final	

Tabla 2. Distribución cronológica de la muestra en estudio

8.2. Las variables

Se realizó el relevamiento de 23 variables epigenéticas craneofaciales (Tabla 3, Figura 16 a-e, Ossenberg, 1970; Buikstra y Ubelaker, 1994), cada uno de los cuales fue registrado como “presente” o “ausente”. Para solucionar el problema de la correlación entre lados (bilateralidad) en variables epigenéticas craneofaciales, se ha utilizado el método propuesto por Konigsberg (1990), donde se elige uno de los lados al azar, para cada rasgo y cada cráneo. En el caso de que sólo un lado es observable, éste será utilizado en el análisis.

Desde un punto de vista analítico, se propuso agrupar las variables epigenéticas craneofaciales usando dos criterios: por región (facial, bóveda y basicráneo o base; Corruccini, 1976) y en segundo lugar por origen tisular y tipo de desarrollo (Ossenberg, 1970; Dodo, 1974; Hauser y De Stefano, 1989; Hanihara y Ishida, 2001a-e) donde las

variables fueron clasificadas como rasgos hipostóticos, hiperostóticos, vasos y nervios y wormianos o huesecillos (Tabla 3).

Rasgos epigenético craneofacial	Abrev.	Región^a	Origen^b
Sutura Metópica ^c	SM	Bóveda	Hipostótico
Hueso Epiptérico ^c	HE	Bóveda	Hipostótico/Wormiano
Huesecillo Coronal ^c	HC	Bóveda	Hipostótico/Wormiano
Huesecillo Bregmática ^c	HB	Bóveda	Hipostótico/Wormiano
Huesecillo Sagital ^c	HS	Bóveda	Hipostótico/Wormiano
Huesecillo Apical ^c	HA	Bóveda	Hipostótico/Wormiano
Huesecillo Lambdoide ^c	HL	Bóveda	Hipostótico/Wormiano
Huesecillo Asteriónico ^c	HAs	Bóveda	Hipostótico/Wormiano
Huesecillo de la Escotadura Parietal ^c	HEP	Bóveda	Hipostótico/Wormiano
Foramen Mastoide ^c	FM	Bóveda	Vasos y Nervios
Hueso Inca ^c	HI	Bóveda	-----
Canal Condilar ^c	CC	Base	Vasos y Nervios
Canal Hipogloso Doble ^c	CHD	Base	Hiperostótico
Foramen Oval Incompleto ^c	FOI	Base	Hipostótico
Foramen Espinoso Incompleto ^c	FEI	Base	Hipostótico
Puente Pterigoespinoso ^c	PPtE	Base	Hiperostóticos
Puente Pterigoalar ^c	PPtA	Base	Hiperostóticos
Foramen Infraorbital Múltiple ^c	FIM	Cara	Vasos y Nervios
Escotadura Supraorbitaria ^c	ES	Cara	Vasos y Nervios
Foramen Supraorbitario ^c	FS	Cara	Vasos y Nervios
Sutura Infraorbitaria ^c	SI	Cara	Hipostótico
Torus Maxilar ^c	TM	Cara	Hiperostóticos
Espina Troclear ^d	ET	Cara	Hiperostóticos

a Corruccini (1976); b Hannihara e Ishida (2001a-e), c Buikstra y Ubelaker (1994); d Ossenberg (1970)

Tabla 3. Variables utilizadas

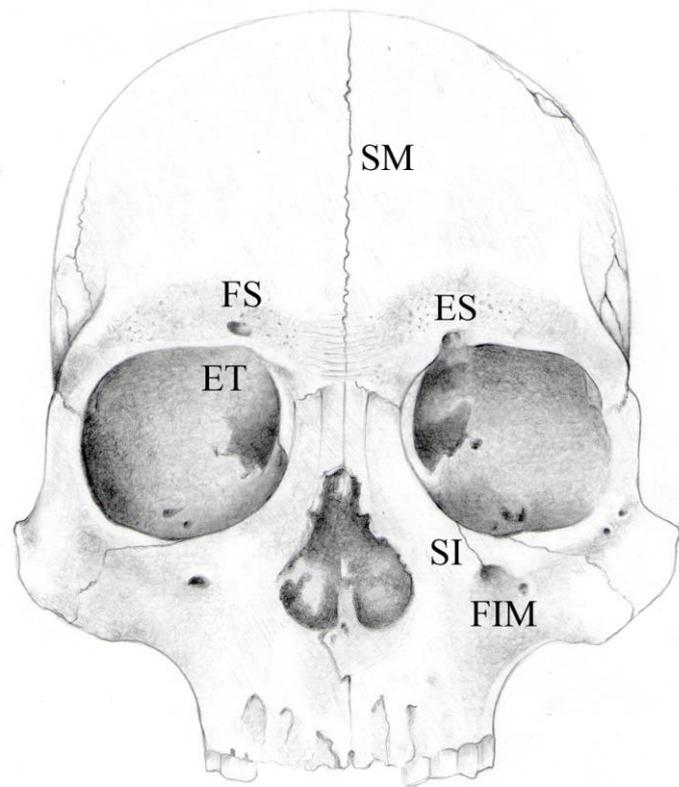


Figura 16a. Localización de las variables epigenéticas craneofaciales, vista desde norma frontal.

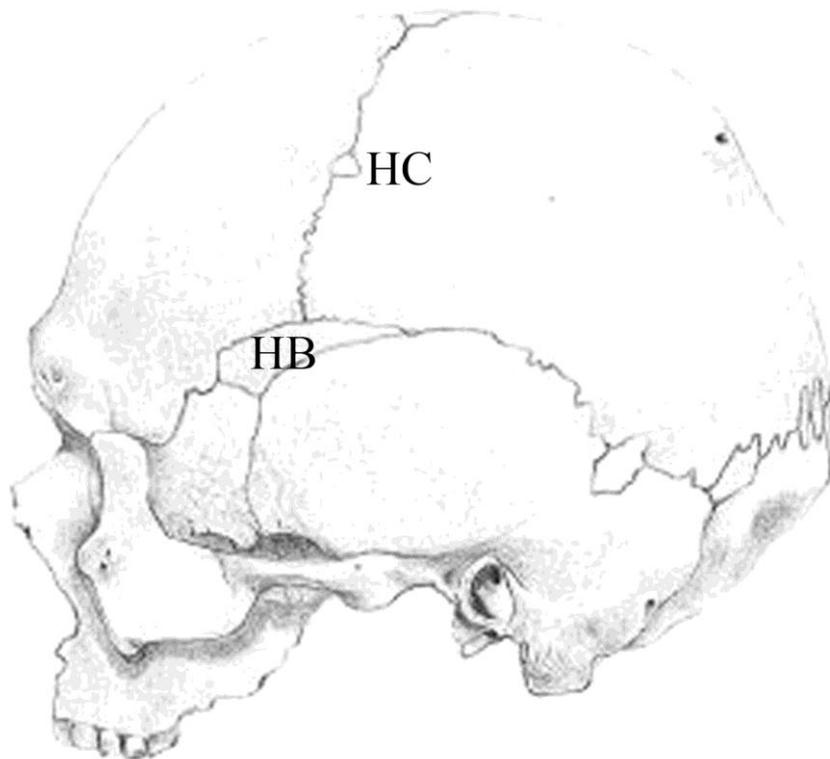


Figura 16b. Localización de las variables epigenéticas craneofaciales, vista desde norma lateral izquierda.

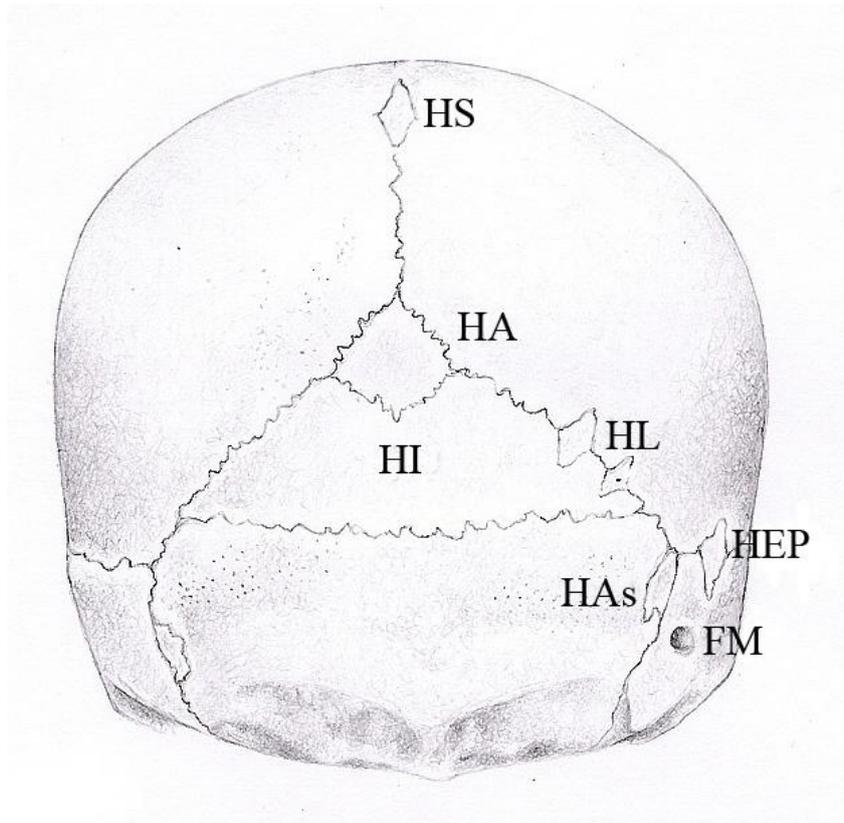


Figura 16c. Localización de las variables epigenéticas craneofaciales, vista desde norma posterior.

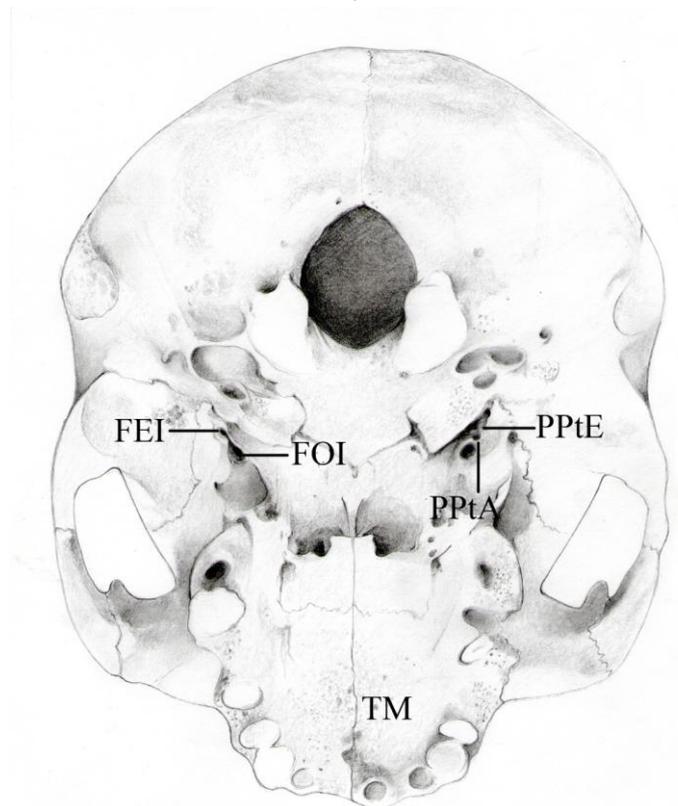


Figura 16c. Localización de las variables epigenéticas craneofaciales, vista desde norma basal.

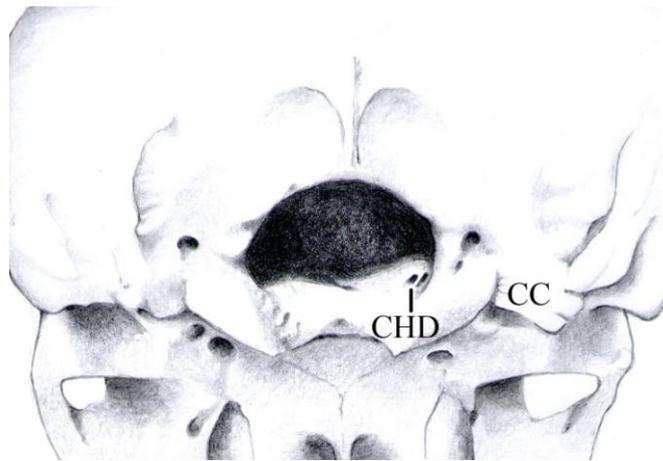


Figura 16e. Localización de las variables epigenéticas craneofaciales, vista desde norma posterobasal.

9. Métodos

9. Métodos

9.1. Análisis previos y depuración

9.1.1. Efecto del error intra-observador

Con el objetivo de evaluar el grado de error intra-observador en el relevamiento de variables craneofaciales no métricas, se empleó una muestra constituida por 100 cráneos de individuos adultos de ambos sexos, pertenecientes a las colecciones de la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la UNLP. Los cráneos fueron seleccionados por azar simple (Cochran y Cox, 1997) mediante la utilización de una tabla de números aleatorios aplicada al número de catálogo de cada espécimen. Aquellos cráneos que presentaban marcadas alteraciones postdepositacionales (*i.e.* pérdida de materia ósea) fueron descartados del muestreo. Se observaron 27 rasgos epigenéticos craneofaciales. El diseño observacional implementado consistió en tres series de observaciones, espaciadas temporalmente a intervalos regulares de siete días. En cada una de estas series, la observación se realizó tomando cada espécimen y registrando sobre él el total de las variables. Con el fin de estimar el grado de acuerdo entre las diferentes observaciones, se calcularon el índice de Kappa y la prueba de homogeneidad marginal de McNemar. Las comparaciones se realizaron sobre pares de observaciones con el fin de evaluar la existencia de alguna tendencia en la consistencia de las observaciones a través del tiempo.

El índice de Kappa (k), indica el grado de acuerdo que existe entre pares de observaciones por encima del esperado por el azar. Si el acuerdo observado es igual al esperado por azar el índice toma el valor de 0, en tanto que si es menor al esperado por el azar los valores del índice son negativos y para el máximo acuerdo, el valor es igual a 1. De manera complementaria puede analizarse la homogeneidad marginal (*i.e.* las proporciones de desacuerdo) para detectar errores sistemáticos en el registro de las variables. Para tablas de dos categorías y dos observaciones se empleó la prueba de McNemar (McNemar, 1947), los valores significativos indican que las proporciones marginales son diferentes y por lo tanto las observaciones difieren en la propensión a asignar los diferentes casos a una determinada categoría.

Los valores de las proporciones de acuerdo entre pares de observaciones para las variables registradas, fueron superiores a 0,70 para la mayor parte de las variables. Solamente la exostosis auditiva presenta un valor inferior. Los resultados del índice Kappa (k) presentaron valores inferiores a los de las proporciones de acuerdo, en todos

los casos. No hubo asociación entre los valores de k y la proporción de acuerdo. Esto puede ser consecuencia de algunas dificultades que presenta el cálculo del índice Kappa (Bernal et al., 2004). La exostosis auditiva es la única variable que presentó diferencias significativas reales, en las frecuencias no debidas a un problema analítico (Figura 17).

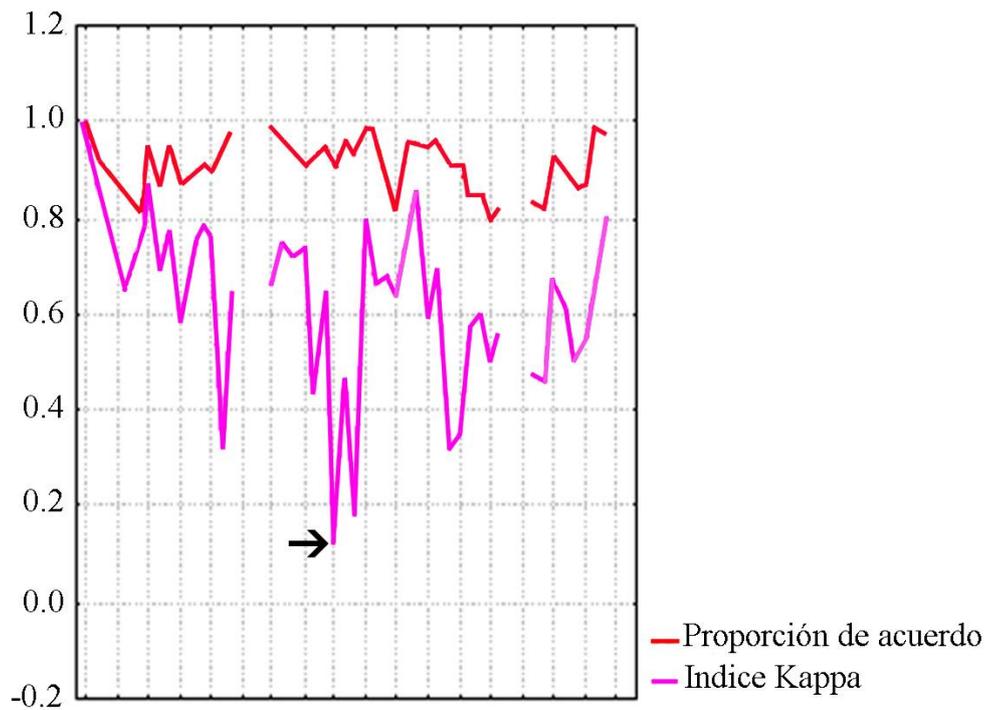


Figura 17. La flecha señala a la variable (Exostosis Auditiva) cuyo valor de índice Kappa es significativo. Los valores ausentes corresponden a aquellos pares de observaciones en los que al menos una de ellas era constante, y por lo tanto no fue posible realizar la prueba Kappa.

La prueba de McNemar permite analizar la homogeneidad marginal (i.e. las proporciones de desacuerdo) y detectar errores sistemáticos en el registro de las variables. Según los resultados de la prueba de McNemar sólo en tres variables (Hueso Occipital, Foramen Parietal y Foramen Cigomático Facial) se encontraron diferencias significativas, en las comparaciones correspondientes a las observaciones 2-3 (Figura 18).

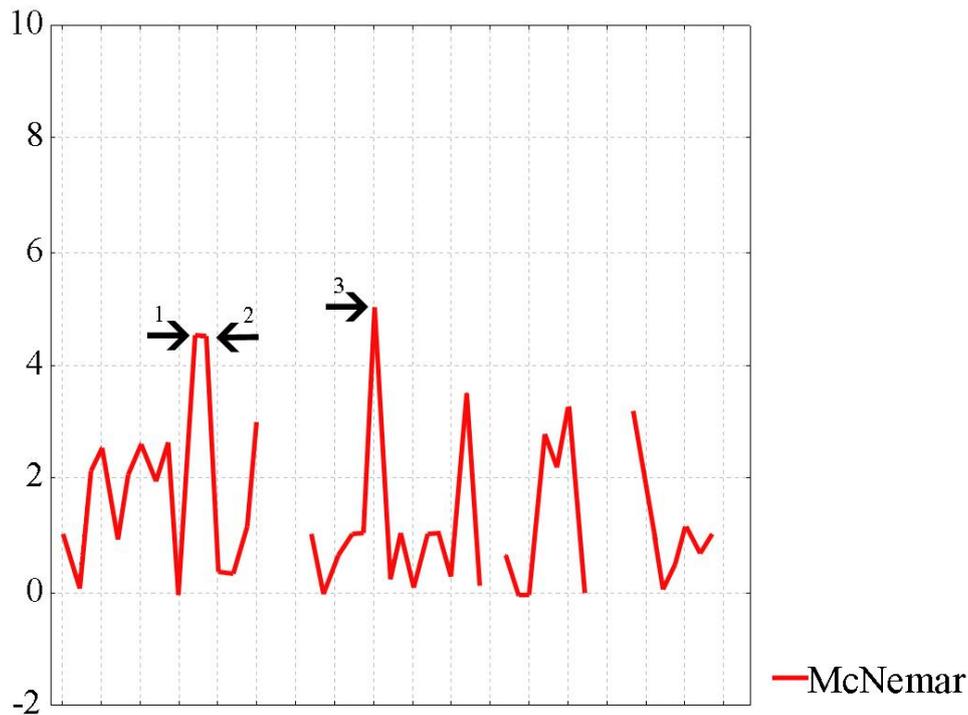


Figura 18. Las flechas señalizan aquellas variables, cuyos valores son significativos (1: Foramen Cigomático Facial; 2: Foramen Parietal; 3: Hueso Occipital). Los valores ausentes corresponden a aquellos pares de observaciones en los que al menos una de ellas era constante y por lo tanto no fue posible realizar la prueba de McNemar.

9.1.2. Asociación del sexo con las variables epigenéticas

Desde las primeras investigaciones sobre el estudio de las asociaciones biológicas a partir de estas variables, se ha puesto en discusión la existencia de interacción entre diferentes factores biológicos (*e.g.* sexo) y la expresión de los mismos. Berry y Berry (1967) postularon la inexistencia de tal asociación. Sin embargo, en años posteriores, varios autores han encontrado que la frecuencia de algunas de estas variables es afectada por el sexo (Corruccini, 1974; Saunders, 1989). La posible asociación de alguna variable con respecto al sexo, fue evaluada mediante pruebas de X^2 para tablas de contingencia de 2 x 2.

De los 23 rasgos epigenéticos craneofaciales estudiados, sólo el Hueso Bregmático se ha presentado invariante para todas las muestras. En los 22 rasgos restantes, 9 se presentan invariables para alguna de las muestras en estudio. Se encontraron grados significativos de asociación entre sexo y rasgo en tres variables, Sutura Infraorbital y Foramen Infraorbital Múltiple, para la muestra correspondiente a Mapuches y Hueso Apical para la muestra de Pampa Grande.

9.1.3. La influencia de la deformación craneofacial artificial en el desarrollo de las variables epigenéticas

Más allá de una variación genética considerable, diversos factores ambientales y materna también puede afectar a la expresión de rasgos epigenéticos (por ejemplo, nutrición, véase Saunders, 1989) en una forma extremadamente variable entre las poblaciones. En cuanto a los factores no hereditarios, deformación bóveda craneal ha sido el más estudiado en las poblaciones humanas (Ossenberg, 1970; Sjøvold, 1973; Konigsberg et al, 1993; O'Loughlin, 2004;). Aunque se ha demostrado que la deformación artificial de la bóveda craneal puede modificar la expresión genética de algunos rasgos epigenéticos (por ejemplo huesecillos o huesos wormianos; Ossenberg, 1970; Pucciarelli, 1974; O'Loughlin, 2004;), la mayoría de estas investigaciones han dado resultados contradictorios a la hora de establecer la importancia de esta influencia en los análisis de afinidad biológica. Estas contradicciones son probablemente debido al hecho de que en la mayoría de los estudios de la variación entre las deformaciones y entre las poblaciones no se discriminó correctamente (Konigsberg et al., 1993), y también porque el grado de la influencia de la deformación puede ser variable entre las poblaciones.

La deformación artificial de la bóveda craneal era un fenómeno cultural generalizado en varias regiones del mundo, y particularmente en América durante la época prehistórica (Hrdlička, 1912; Imbelloni, 1932; Dembo y Imbelloni, 1938). A finales del siglo XIX y principios del siglo XX numerosos estudios se han realizado para clasificar deformación craneal (por ejemplo Gosse, 1855, 1861; Broca, 1878, 1879; Topinard, 1879; Hrdlička, 1912; Imbelloni, 1924-1925; Dembo y Imbelloni, 1938; Neuman, 1942). Estas clasificaciones tradicionales fueron generadas principalmente por la agrupación de cráneos que presentan similitudes en la morfología externa de su bóveda (Imbelloni, 1924-25). Debido a las técnicas morfoscópicas aplicadas y el enfoque tipológico (véase Hull, 1992; Sober, 1980) que caracteriza esta primera fase de la investigación en antropología, se introdujo un sesgo significativo en el análisis de la variación de la deformación artificial de la bóveda craneal. Además de elaborar clasificaciones, los primeros estudios se interesaban también por la influencia de la deformación bóveda craneal humano en el análisis de la variación craneofacial (Imbelloni, 1924-25; Dembo y Imbelloni, 1938). Del mismo modo, los estudios más recientes (segunda mitad del siglo XX) se han interesado principalmente en los efectos de la deformación craneal bóveda sobre el crecimiento y desarrollo craneofacial (por

ejemplo, Corruccini, 1976; Cheverud et al., 1979, 1992; Richtsmeier et al., 1984; Antón, 1989; Antón y Weinstein, 1999; Kohn et al., 1993; Konigsberg et al., 1993; Frieß y Baylac, 2003), centrando sus análisis en la clasificación tradicional, sin centrarse en la variación global de la deformación de la bóveda craneal.

Debido a la amplia distribución y al elevado número de deformaciones artificiales de la bóveda craneal en América, y la importancia de los rasgos epigenéticos craneofaciales en los estudios de afinidad biológica para esta área, los objetivos de este trabajo son:

- a) Estudiar la influencia de la deformación artificial de la bóveda craneal en la manifestación de rasgos epigenéticos, dentro de muestras de restos humanos craneofaciales, incluidas en este trabajo.
- b) Establecer como la deformación artificial en la bóveda craneana, influye en el análisis de las relaciones evolutivas entre las poblaciones locales a una escala regional.

La variación craneana relacionados a la deformación artificial de restos humanos craneofaciales se analizaron por medio de métodos morfométricos geométricas (Marcus, 1990; Rohlf, 1990a; Rohlf y Marcus, 1993). Los principales avances de morfometría geométrica más de los enfoques tradicionales (Reyment et al., 1984; Marcus, 1990) se encuentra en el desarrollo de poderosos métodos estadísticos basados en modelos para la variación de la forma de una configuración completa de puntos que corresponden a las ubicaciones de los puntos de referencia morfológicos (Bookstein, 1991; Rohlf, 1999, 2000) y semilandmarks (Bookstein, 1997). Esto nos permite contrastar los estudios previos relacionados con deformaciones craneales y los rasgos epigenéticos utilizando un nuevo procedimiento, más objetivo y de mayor alcance.

9.1.3.1. Materiales y métodos

9.1.3.1.1 Las muestras

Las seis muestras de humanos adultos incluidas en este estudio corresponden a individuos de ambos sexos de la Patagonia, Pampa, San Juan y Noroeste de Argentina (Figura 15, Tabla 4). Dos muestras de la Patagonia (Valle inferior del río Negro y Valle inferior del río Chubut) se utilizaron en todos los análisis, mientras que las otras cuatro muestras sólo fueron utilizadas para evaluar el segundo objetivo. Los cráneos analizados son completos y se agruparon en muestras de acuerdo con la ubicación geográfica y el sexo. Estas muestras se encuentran en la División Antropología de la Facultad de

Ciencias Naturales y Museo UNLP (MLP) y en el Museo Etnográfico "Juan B. Ambrossetti" de la Facultad de Filosofía y Letras UBA (ME), Argentina.

Muestra	N°	M	F	Deformación*	Período	Referencias
Valle inferior río Chubut	ViRCh	ND: 25 D: 18	ND: 21 D: 8	Leve compression en la región del Lambda	Holoceno Tardío final	Lehmann-Nitsche (1910)
Valle inferior río Negro	ViRN	ND: 18 D: 17	ND: 17 D: 18	Compresión tanto en la región occipital y frontal, como leve expansion en el area posterior del hueso parietal	Holoceno Tardío inicial	Lehmann-Nitsche (1910); Catálogo del ME
<i>San Blas e Isla Gama</i>	SB-IG	ND: 5 D: 14	ND: 6 D: 15	Leve compression en la region lambdica	Holoceno Tardío inicial	Lehmann-Nitsche (1910); Catálogo del MLP y ME
Región Pampeana	Pmp	ND: 9 D: 8	ND: 8 D: 9	Leve compression en la region lambdica	Holoceno Tardío inicial	Lehmann-Nitsche (1910)
Valle Calchaqui	NOA	ND: 10 D: 7	ND: 4 D: 16	Leve compression en la region occipital y frontal	Holoceno Tardío inicial	Catálogo del ME
<i>San Juan</i>	SJ	ND: 11 D: 8	ND: 9 D: 7	Leve compression en la region occipital y frontal	Holoceno Tardío inicial	Lehmann-Nitsche (1910); Catálogo del MLP y ME

Tabla 4. La muestra utilizada para los análisis de la influencia en expresión de las variables epigenéticas craneofaciales de la deformación de la bóveda craneal (ViRN y ViRCh) y para los análisis de la expresión diferencial entre poblaciones (ViRN, ViRCh, SJ, Pmp, NOA y SB-IG).

9.1.3.1.2. Las variables

Las variables utilizadas y su método de registro ya fueron descriptos en el apartado 8.

9.1.3.1.3. Morfometría geométrica

Para los análisis morfométricos los cráneos se orientaron por el plano de Frankfurt y las imágenes digitales se obtuvieron en norma lateral (lado izquierdo) con una cámara digital Olympus Camedia C-3030. Se registraron las coordenadas para dos landmark [■; nasion (Buikstra y Ubelaker, 1994) y post-mastoides (intersección del contorno del hueso occipital y la apófisis mastoides)] y setenta y ocho semilandmarks (●) (Figura 19). Las imágenes digitales de las muestras se procesaron con el software

MakeFan6 (Sheets, 2003). Los puntos de referencia y las coordenadas semilandmarks se registraron por medio del software tpsDIG 1,40 (Rohlf, 2006).

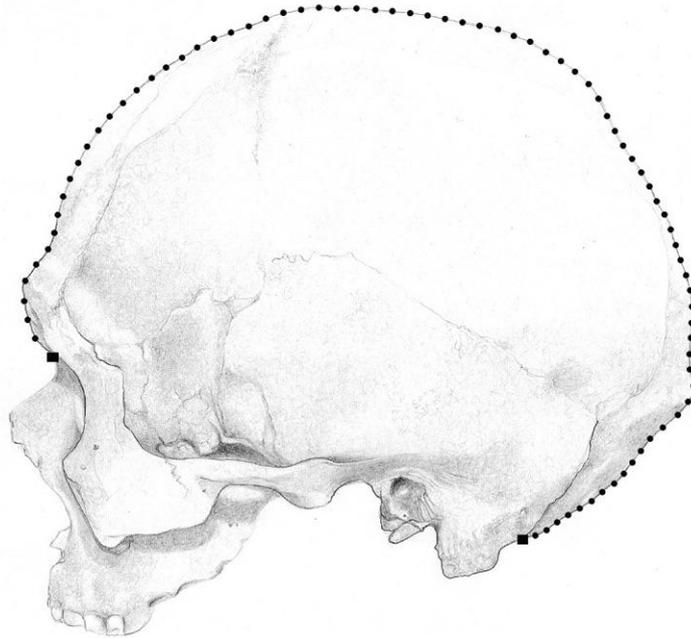


Figura 19. Landmarks (■) y semilandmarks (●) asignados para registrar las estructuras craneofaciales.

Los semilandmarks craneales en norma lateral fueron alineados utilizando el método de deslizamiento semilandmark propuesto por Bookstein y Green (Green, 1996; Bookstein, 1997). Esta operación amplía el Análisis de Procrustes Generalizado (GPA) (Gower, 1975; Rohlf, 1990a; Rohlf y Slice, 1990): además permite de forma óptima trasladar, escalar y rotar puntos de referencia, de esta manera los puntos semilandmark se deslizan a lo largo de la curva de contorno hasta que coincidan. Esto se hace porque los puntos individuales en las curvas no son, al parecer homólogos de sujeto a sujeto. En consecuencia, la variación a lo largo de direcciones tangentes no es sólo informativa y la coordenada perpendicular al contorno lleva la información sobre las diferencias entre las muestras o los grupos (Bookstein, 1997; Bookstein et al., 2002). En este estudio los semilandmarks se deslizan a lo largo de sus respectivas curvas con el fin de minimizar la distancia Procrustes entre el sujeto y una referencia (Sampson et al., 1996; Bookstein et al., 2002; Sheets et al., 2004; Perez et al., 2006), utilizando Semiland6 software (Sheets, 2003).

9.1.3.2. Los análisis

La variación de la forma, relacionada con la deformación dentro de las muestras correspondientes al Valle inferior del Río Negro y al Valle inferior del Río Chubut, se evaluó usando cálculo de disparidad de Foote (1993), que se define como las varianzas morfométricas o disparidad D:

$$D = \sum \frac{(d_i^2)}{(n-1)}$$

donde d_i representa la distancia de los especímenes al centroide del grupo. La disparidad se midió utilizando el software DisparityBox6 (Sheets, 2003), que utiliza la distancia Procrustes parcial como medida de d_i (Zelditch et al., 2004).

El análisis Thin-plate spline (Bookstein, 1989) se utilizó para cuantificar las diferencias de forma craneales entre las muestras y las configuraciones de consenso. El método de relative warps (RW) se utilizó para comparar las configuraciones de los puntos de referencia y semilandmarks (Bookstein, 1991; Rohlf, 1993). Los relative warps son vectores de componentes principales de las deformaciones parciales, que son variables generadas por las transformaciones de los análisis Thin-plate spline (Bookstein, 1989) más los vectores de componentes uniformes (Rohlf y Bookstein, 2003). Estos fueron utilizados para describir las principales tendencias en la variación entre muestras dentro de la forma de la muestra y entre las configuraciones de consenso de las muestras deformadas y no deformado (para una revisión sobre este tema ver Rohlf, 1993, 1996). Los análisis de relative warps se realizan por medio de la tpsRelw 1,44 software (Rohlf, 2006). Un aspecto importante de estos análisis es que se puede expresar los resultados de los análisis estadísticos como una deformación de cada caso sobre la forma media o de referencia (Bookstein, 1989, 1991; Rohlf, 1993, 1996). El parámetro alfa se utiliza con un valor 0, incluyendo todas las escalas de variación (Rohlf, 1993, 1996).

Con el fin de establecer la relación entre la deformación craneal y la presencia de rasgos epigenéticos dentro de una muestra (objetivo a), el primer relative warps (en un

espacio euclidiano), calculado a partir de los individuos de Valle inferior del Río Negro y Valle inferior del Río Chubut fue comparado con la primer coordinada principal (PCO; Gower, 1971) basada en la distancia de Manhattan, que se ha calculado a partir de diferentes tipos de arreglos de variables epigenéticas (por regiones y origen; ver Tabla 3). Un análisis de correlación de Pearson con permutaciones (10000) se utilizó con el fin de encontrar la asociación entre ellas (ver Digby y Kempton, 1987).

Por último, la influencia de la deformación craneal en el análisis de las relaciones evolutivas entre las muestras estudiadas sobre la base de rasgos epigenéticos (objetivo b) se evaluó mediante el uso de distancias euclidianas (Sokal, 1961) calculadas sobre la frecuencia de conjunto diferente de características (por regiones, ver Tabla 3). Las matrices de Euclides, fueron utilizadas para realizar un análisis de coordenadas principales (Gower, 1971), que nos permite adquirir el patrón de distribución entre las muestras. Aunque otras distancias se utilizan en el análisis de rasgos epigenéticos (por ejemplo sMMD, ver Sjøvold, 1973) dan como resultado un patrón de clúster similar (González José et al., 2001). Como los análisis de Relative Warps y Análisis de Coordinadas Principales -ambos en un espacio euclidiano, se utilizan a menudo como un análisis exploratorio de los patrones de variación de un conjunto de datos, se utilizó el análisis de Procrustes para comparar los patrones de ordenación producidas por los datos de los rasgos morfométricos y epigenéticos (es decir, frecuencia), en muestras de cráneos deformados y no deformados (Digby y Kempton, 1987; Gower, 1971; Peres-Neto y Jackson, 2001). Las ordenaciones de dos dimensiones se escalaron y se hace girar a fin de encontrar una superposición óptima para maximizar el ajuste (Gower, 1971). La suma del cuadrados residuales entre configuraciones en su superposición óptima puede ser entonces utilizado como una medida de asociación (m_{12} ; Gower, 1971). Un procedimiento de permutación (PROTEST) desarrollada por Jackson (1995) se utilizó después para evaluar la significación estadística de la adecuación de Procrustes (Permutación = 10000; Peres-Neto y Jackson, 2001). El análisis Procrustes se realizó utilizando Vegan 1.4.4 paquete de R 1.9.1 (Ihaka y Caballero, 1996).

9.1.4. El efecto del tamaño en el desarrollo de las variables epigenéticas

Por último, se consideró si el tamaño de los cráneos puede afectar la expresión de las variables epigenéticas craneofaciales. Para poner a prueba esta hipótesis se utilizó

una muestra con un total de 50 individuos adultos masculinos, provenientes del Valle inferior del río Chubut (n=25) y del Valle inferior del río Negro (n=25).

Las mismas fueron agrupadas por variable en dos submuestras¹, una representa a aquellos individuos en donde la variable se encuentra presente y otra submuestras que representa a aquellos individuos en donde la variable se encuentra ausente. A continuación, se obtuvo un estimador de tamaño para cada una de las submuestras, a partir de medidas cráneo funcionales principales de la cara y del neurocráneo (datos facilitados por el Dr. Héctor M. Pucciarelli y la Dra. Marina L. Sardi), y se realizó una prueba t de Student, para calcular si las medias geométricas, en el estimador de tamaño, entre las submuestras son significativamente diferentes.

Los resultados obtenidos muestran que las diferencias significativas se presentan de la siguiente manera: Hueso Coronal, Foramen Oval incompleto, Protuberancia Mandibular y Espina Troclear, se encuentran presentes en cráneos cuyo estimador de tamaño es menor, mientras que Canal Condilar y Foramen Mastoideo se encuentran presentes en cráneos cuyo estimador de tamaño es mayor (Tabla 5).

¹ Con la excepción de aquellas variables que se presentan constantes (metopismo, hueso bregmático y hueso apical)

Rasgos epigenéticos craneofaciales	<i>P</i>
Escotadura Supraorbitaria	0,54
Foramen Supraorbitario	0,92
Sutura Infraorbitaria	0,29
Foramen Infraorbitaria múltiple	0,74
Hueso Epiptérico	0,08
Hueso Coronal	0,03*
Hueso Sagital	0,12
Hueso Lambdoide	0,29
Hueso Asteriónico	0,13
Hueso Escotadura parietal	0,12
Hueso Inca	0,79
Canal Condilar	0,01*
Canal Hipogloso Doble	0,40
Foramen Oval Incompleto	0,00*
Foramen Espinoso Incompleto	0,79
Puente Pterigo Espinoso	0,81
Puente pterigo Alar	0,05*
Foramen Mastoideo	0,01*
Prominencia Mandibular	0,04*
Espina Troclear	0,00*

* $P \leq 0.05$

Tabla 5. Prueba t de Student para estimar diferencias entre tamaño y expresión de los rasgos epigenéticos craneofaciales.

9.2. Análisis de la variabilidad en la expresión de los rasgos epigenéticos craneofaciales

En este apartado se generarán matrices de distancias y parámetros poblacionales, con el objetivo de evaluar el grado de variación intra e inter grupal expresada en los rasgos epigenéticos craneofaciales de poblaciones de Pampa, Patagonia y áreas adyacentes. Las matrices se realizarán a partir del cálculo de la Medida Media de la Divergencia (MMD) que serán utilizados para varios análisis.

Las matrices obtenidas serán utilizadas para la realización de análisis de permutación dirigidos a calcular la asociación entre estas matrices de distancias fenotípicas (variables epigenéticas craneofaciales) con matrices de distancia en marcadores biológicos neutros, matrices de distancia geográfica y matrices de diseño.

A continuación se realiza una breve descripción de los análisis realizados.

9.2.1. Índice de fijación (F_{st})

Uno de los aportes más significativos de la genética de poblaciones al estudio de la variabilidad biológica humana es haber demostrado que la mayor parte de la variabilidad genética se encuentra dentro de las poblaciones, mientras que una pequeña fracción es producto de la diferenciación interpoblacional (Lewontin, 1972; Relethford, 2002). Este descubrimiento permitió desarrollar una nueva línea de abordaje en torno al análisis de la variabilidad biológica. Tradicionalmente, estos estudios fueron realizados a partir de la utilización de marcadores genéticos en grupos sanguíneos, polimorfismos del ADN mitocondrial, nuclear y del cromosoma Y. Sin embargo, posteriores desarrollos permitieron ampliar la naturaleza de los datos utilizados hacia el análisis de la varianza craneofacial (Relethford, 1994, 2002), de esta manera se demostró que los valores de F_{st} obtenidos a partir de variables de Howells son altamente congruentes con las estimadas a partir de marcadores neutros, arrojando valores de estructura poblacional prácticamente iguales. Posteriormente estos análisis fueron utilizados con otros tipos de marcadores craneofaciales como los componentes y rasgos epigenéticos craneofaciales (González-José y Hernández, 2003).

El índice de fijación F_{st} es una medida de diferenciación genética o poblacional (Relethford y Harpending, 1994) que muestra la variación total de la muestra. Genéticamente, y a modo de ejemplo, un valor F_{st} de 0.05 significa, que el 5% total de la variación resulta de las diferencias entre las muestras y un 95% reside en la variación dentro de las muestras (Kacirek et al., 2006).

Este tipo de parámetro, que originalmente fue concebido para su uso con frecuencias alélicas (Relethford y Lees, 1982; Relethford y Blangero, 1990; Relethford, 1994; Relethford y Harpending, 1994), posteriormente fue utilizado en datos fenotípicos continuos (Williams-Blangero y Blangero, 1989; Relethford y Blangero, 1990). En años posteriores, Konigsberg y Buikstra (2006) demostraron que el F_{st} puede ser de mucha utilidad en variables de naturaleza discontinua. Dependiendo de su valor, Hartl y Clark (1997) establecen el siguiente criterio para clasificar el grado de diferenciación entre poblaciones:

0.00 - 0.05	Diferenciación genética pequeña
0.05 - 0.15	Diferenciación genética moderada
0.15 - 0.25	Diferenciación genética alta
$F_{ST} > 0.25$	Diferenciación genética muy alta

Valores de F_{ST} (Tomado de Hartl y Clark, 1997)

En este caso se utilizará una fórmula simplificada para calcular F_{st} , modificada de Schillaci y Froehlich (2001) y puede expresarse de la siguiente manera:

$$F_{st} = \frac{C_{ii}}{2t + C_{ii}}$$

Donde t es el número de variables utilizadas y C_{ii} son las distancias al centroide de cada muestra.

En este caso se utilizan las matrices de distancia sMMD para obtener las distancias euclidianas de cada muestra al centroide de las tres primeras dimensiones de un escalamiento multidimensional realizado sobre la matriz de distancias, lo que permite obtener el valor C_{ii} de cada arreglo de variables (cráneo, bóveda, cara, base, hipostóticos, hiperostóticos, vasos, nervios y wormianos). Las grandes distancias entre muestras y centroide expresan una alta divergencia de las muestras a las medias genéticas agrupadas. Además, de forma análoga aunque no directamente comparable, la medida de F_{st} puede ser derivada de esta distancia media al centroide (Schillaci et al., 2009).

9.2.2. Medida media de la divergencia (MMD)

Para la evaluación de las relaciones biológicas entre las muestras estudiadas se utilizará la Medida Media de la Divergencia (MMD) (Sjøvold, 1973). Este estadístico ha demostrado ser una útil herramienta para explicar las relaciones evolutivas entre diferentes poblaciones, a partir de la utilización de los rasgos epigenéticos craneofaciales (Berry y Berry, 1967; Sjøvold, 1973; Verano, 1987; Sciulli, 1990; Ishida y Dodo, 1993; Ossenberg, 1994; Méndez y Salceda, 1995).

Para estimar las relaciones evolutivas entre las muestras estudiadas, es preciso transformar los valores de frecuencias iniciales mediante la transformación angular:

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

Donde: p=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 el número de rasgos considerados, N_{i1} y N_{i2} son el número de observaciones sobre los rasgos en la muestra 1 y 2, respectivamente y φ_{i1} φ_{i2} son los ángulos (expresados en radianes) resultantes de las transformaciones angulares, de las frecuencias de todos los rasgos observados en la muestra 1 y 2, respectivamente. El problema de evaluar los valores obtenidos de muestras con tamaño variable se soluciona transformando la matriz MMD en una matriz estandarizada (sMMD) de los valores de MMD (Sutter, 1997). Estos valores fueron calculados mediante la división de cada valor de MMD por su Desvío Estándar. Se sabe que un valor de sMMD mayor a 2,0 se considera estadísticamente significativo al nivel de probabilidad de 0,05 (Sjøvold, 1973).

Las relaciones calculadas en las matrices de distancia de sMMD, son expresadas gráficamente mediante el uso del escalamiento multidimensional para sus primeras tres dimensiones. A su vez se origina un valor de *stress*, que representa el grado de correspondencia entre el gráfico de dispersión y la matriz del cual se origina.

9.2.3. Matrices de distancias para marcadores neutros (haplogrupos mitocondriales)

Las frecuencias de haplogrupos mitocondriales fueron obtenidas de datos publicados (Tabla 6). Las mismas corresponden a las siguientes regiones: Araucanía

chilena (M), Tierra del Fuego (IA), Cuyo (Cu), Pampa Argentina (Pmp), Delta (D), Valle del río Chubut (Ch), Patagonia austral continental (Ps) y Valles Calchaquíes (NOA), que pretenden aproximarse a las muestras osteológicas estudiadas en esta tesis. La descripción de los métodos usados para extraer, amplificar y determinar los haplogrupos de ADNmt son detallados en Moraga et al. (2000), Demarchi et al. (2001) y Goicoechea et al. (2001).

Muestra	Haplogrupos ADNmt				Referencias
	A	B	C	D	
Ma	0,04	0,22	0,40	0,33	Horai et al. (1993)
IA	0,00	0,00	0,16	0,84	Lalueza Fox (1996)
Cu	0,15	0,06	0,48	0,31	García y Demarchi (2006)
Pmp	0,06	0,36	0,24	0,34	Bailliet et al. (1994)
D	0,13	0,38	0,50	0,00	Bertoni et al. (2004)
Ch	0,00	0,21	0,24	0,55	Goicoechea et al. (2001)
Ps	0,00	0,00	0,27	0,73	Lalueza Fox (1996)
NOA	0,06	0,50	0,00	0,44	Dejean et al. (2005)

Tabla 6. Frecuencias de haplogrupos en ADNmt para poblaciones de Sudamérica.

9.2.4. Matrices de distancias geográficas

La matriz de distancia geográfica, fue construida a partir de la diferencia en kilómetros, tomados en línea recta, entre las áreas correspondientes a las muestras en estudio. Dichas áreas provienen de un punto medio arbitrario, en correspondencia a la distribución de donde provienen las muestras en estudio (Tabla 7-Anexo Tablas).

9.2.5. Análisis de asociación de matrices de distancia (test de Mantel)

Las matrices de distancias sMMD obtenidas expresan el patrón de diferencias que existen entre las muestras usando como dato primario las frecuencias de los diferentes arreglos rasgos epigenéticos craneofaciales. Sin embargo, el fenómeno epigenético por sí solo, no puede explicar un fenómeno multicausal, ya que los procesos microevolutivos están sujetos a un conjunto de agentes, tanto biológicos como socio-culturales, que deben ser integrados a la interpretación. La cuantificación en forma de matrices de distancias es una herramienta útil y profusamente utilizada para representar los patrones de variación observados o inferidos en base a diversos tipos de fuentes. De esta manera pueden incorporarse al análisis, a modo comparativo, matrices de distancias lingüísticas, geográficas y ecológicas, entre otras.

El grado de correlación existente entre dos matrices se estimó utilizando el test de Mantel (Mantel, 1967).

$$Z_M = \sum X_{ij}Y_{ij}$$

Donde: X_{ij} e Y_{ij} son los elementos de las matrices X e Y , respectivamente.

La hipótesis nula de esta técnica (H_0) postula que las distancias/similitudes entre las variables de la matriz respuesta Y , no están linealmente correlacionados con las correspondientes distancias/similitudes en la matriz modelo X . Se trata por tanto, de evaluar si la asociación (positiva o negativa) es más robusta de lo que cabría esperar por puro azar. Siendo 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.

9.2.6. Matrices de Diseño

Otra categoría de matrices muy utilizadas en Antropología, son las denominadas matrices de diseño (Livshits et al., 1991; Sokal et al., 1992, 1997; Waddle, 1994; Waddle et al., 1998). Éstas son elaboradas a partir de la hipotética interacción entre dos factores que pueden explicar un fenómeno de divergencia (González-José, 2003).

Para el caso del poblamiento de la región Pampeana y Patagónica, las matrices de diseño fueron obtenidas teniendo en cuenta diversos escenarios de poblamiento que se describen a continuación:

9.2.6.1. Modelo de poblamiento por dos vías

Este modelo considera la existencia de dos rutas migratorias (Figura 20), a partir de las cuales se crean dos componentes biológicos, uno Atlántico (Delta, Pampa, San Blas-Isla Gama, ViRN y ViRCh) y otro Pacífico que se subdivide en este de la cordillera (Calama, Araucanos y Patagonia Insular) y oeste de cordillera (NOA, San Juan, sur de Mendoza).

Los valores asignados a las distancias (tabla 8–Anexo Tablas) se expresan en coeficiente de costo y se distribuyen de la siguiente manera:

- 1- Entre muestras vecinas: 0,5
- 2- Se considera la cordillera como un costo de 0,5, por lo que en este modelo se unen las muestras vecinas de cada lado de la cordillera como 0,5+0,5: 1

3- Valor entre componentes biológicos: 4

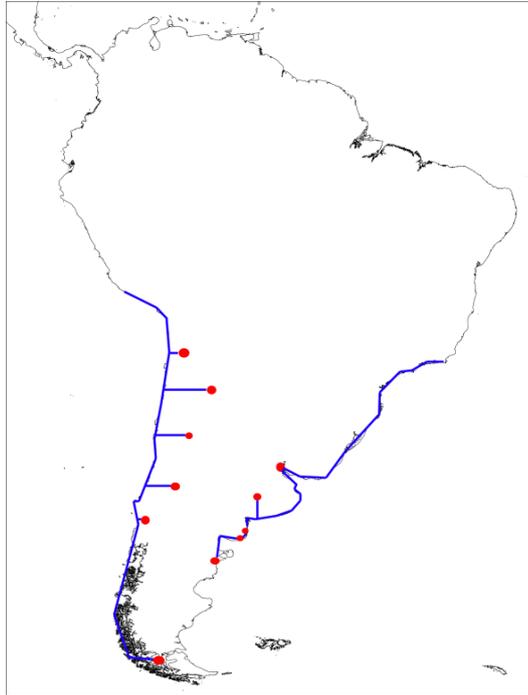


Figura 20. Hipotéticas rutas costeras para el poblamiento de Sudamérica.

9.2.6.2. Modelo de poblamiento por dos vías con diferenciación andina

A partir de las dos rutas se crean dos componentes biológicos (Figura 21), uno Atlántico (Delta, Pampa, San Blas-Isla Gama, ViRN y ViRCh) y otro pacífico (Calama, Araucanos, Patagonia Insular, NOA, San Juan y sur de Mendoza). A su vez, la cordillera de los Andes actúa como una barrera entre poblaciones que habitan a ambos lados de la misma. Los valores asignados a las distancias (Tabla 9-Anexo Tablas) se expresan en coeficiente de costo y se distribuyen de la siguiente manera:

- 1- Entre muestras vecinas: 0,5
- 2- Entre los subcomponentes andinos: 2,5
- 3- Valor entre componentes biológicos: 4

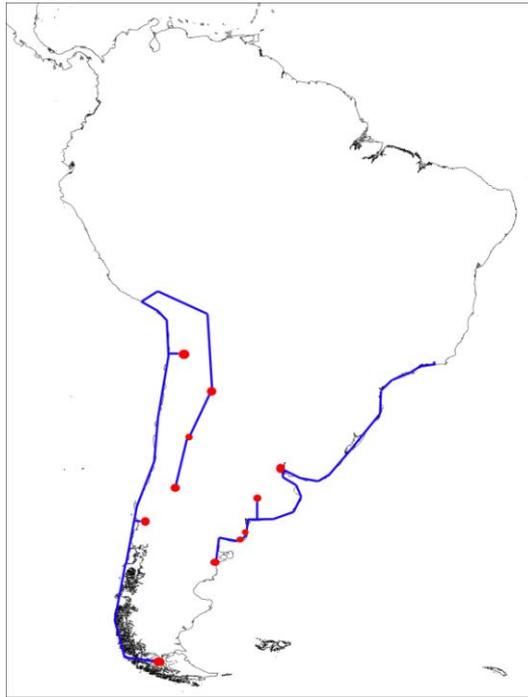


Figura 21. Esquema sobre el que se detalla el proceso de diferenciación andina.

9.2.6.3. Modelo económico-adaptativo

Las muestras son agrupadas a partir del tipo de economía (Figura 22), se dividen en dos grandes submuestras: Agricultores-Horticultores (Calama, NOA, San Juan, Araucanos). En este caso la barrera geográfica constituida por los Andes, no es considerada en el coeficiente de costo, las distancias entre cada muestra es de 0,5. Por otro lado tenemos los cazadores-recolectores que a su vez, se pueden dividir en cazadores-recolectores terrestres (Delta, Pampa, San Blas-Isla Gama, ViRN y ViRCh) y cazadores-recolectores marinos (Patagonia Insular), el coeficiente de costo entre cazadores-recolectores terrestres y cazadores-recolectores marinos se estableció en 1, mientras que el coeficiente de costo entre Agricultores-Horticultores y cazadores-recolectores en 4. Para este modelo se considera que las diferencias adaptativas pueden dificultar la interacción entre las poblaciones (Tabla 10-Anexo Tablas) y en resumen las distancias se consideran de la siguiente manera:

- 1 - Distancia entre poblaciones: 0,5
- 2 - Distancia entre cazadores-recolectores terrestres y marinos: 2
- 3 - Distancia entre cazadores-recolectores y agricultores-horticultores: 4

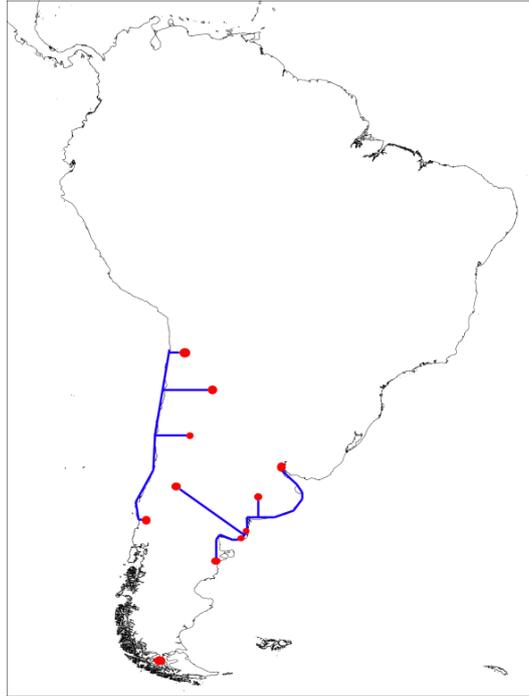


Figura 22. Modelo de diferenciación económico – adaptativo.

9.2.6.4. Modelo regional-aislamiento geográfico

Las poblaciones son separadas estrictamente por regiones ecológicas, suponiendo una mayor interacción entre ellas a través del tiempo. Con esto se quiere representar que, entre el momento de exploración inicial, el establecimiento efectivo de las poblaciones y hasta el Holoceno tardío, ningún mecanismo pudo crear diferencias significativas a nivel intrarregional en rasgos epigenéticos craneofaciales y que, entre regiones, el principal efecto fue producido por el aislamiento geográfico (Tabla 11-Anexo Tablas). Los valores de distancias son asignados:

- 1 - Valor entre poblaciones de la misma región: 0
- 2 - Valor entre regiones vecinas: 1
- 3 - Valor entre regiones no vecinas, se suma 1 por cada región que las separa, por ejemplo entre Patagonia Insular y NOA el valor es 3 (ViRCh 1+Pampa 1+NOA 1=3)

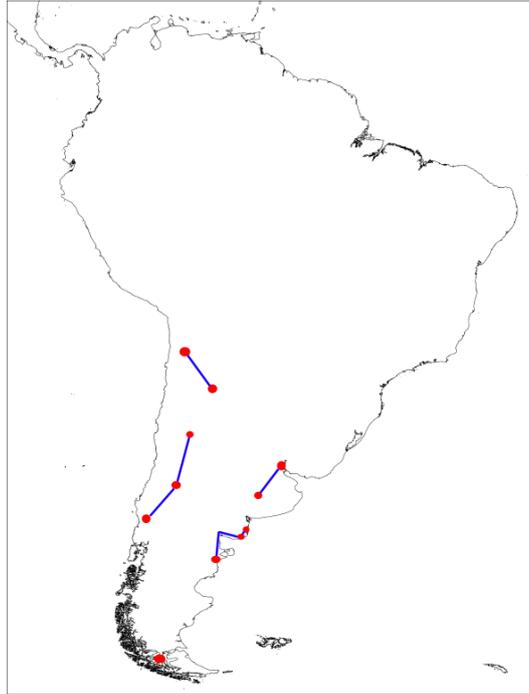


Figura 23. Representación del modelo regional-aislamiento geográfico.

9.2.6.5. Modelo de Araucanización de Cuyo, Pampa y Norte de Patagonia

La Araucanización fue un proceso que involucró la migración de poblaciones originarias de la Araucanía (Chile) hacia territorios al oriente de los Andes. Evidencias de este evento en territorio argentino se remontan a alrededor de 1000 AAP en áreas peri-andinas. Su máxima expansión se produce en períodos post-contacto, y el llamado “complejo ecuestre” (sistema socio-político y económico, fundamentado en el caballo como medio de transporte y bien comerciable) (Casamiquela, 1969) permitió absorber a muchas sociedades de la región Cuyana, Pampeana y Patagónica (Tabla 12-Anexo Tablas).

Para este modelo las poblaciones de Cuyo, Pampa y Patagonia se hayan vinculadas por el proceso migratorio conocido como Araucanización. Las distancias establecidas entre muestras, son las siguientes:

- 1 - Muestras de Cuyo, Pampa y Patagonia continental, entre muestras adyacentes 0,5, tomando como origen Araucanía.
- 2 - Araucanía y las muestras vinculadas, se cuantifican con el resto de las muestras con un valor de 3.

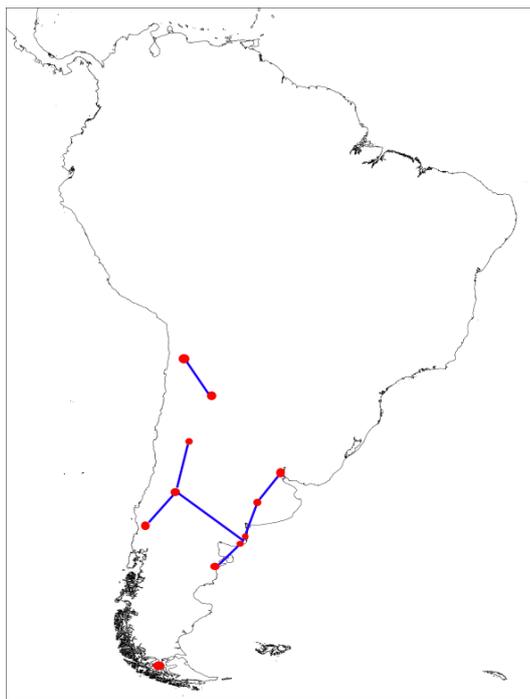


Figura 24. Modelo de Araucanización de Cuyo, Pampa y Norte de Patagonia.

9.2.6.6. Modelo de Araucanización con diferenciación temporal

Bajo este modelo, la diferenciación morfológica epigenética es influenciada por múltiples factores (naturales o culturales), que pueden modificar las distancias biológicas y que han sido previamente documentados. Por un lado, las fluctuaciones climáticas entre el Holoceno tardío inicial y Holoceno tardío final, han producido modificaciones en las economías entre los cazadores-recolectores (cambios adaptativos) y por otro lado, el proceso de Araucanización (migración) ha impactado sobre las poblaciones de Cuyo, Pampa y norte de Patagonia, durante el Holoceno tardío final. Como ha sido mencionado en el capítulo 4 el papel de la expansión Araucana, ha cumplido un rol fundamental en la estructuración biológica de las sociedades cazadoras recolectoras, que habitaron los actuales regiones de Pampa y norte de Patagonia.

En este contexto, se esperaría que existieran diferencias entre poblaciones que habitaron las mismas regiones en distintos momentos del Holoceno tardío (Tabla 13-Anexo Tablas).

En este modelo, para las muestras incluidas dentro del complejo Araucano (Cuyo, Pampa y norte de Patagonia) se aumenta en 0,5 unidades de distancia a los pares de poblaciones correspondientes al Holoceno tardío inicial y el Holoceno tardío final.

10. Resultados

10. Resultados

En esta sección, se presentan los principales resultados obtenidos en los análisis orientados a evaluar la influencia de la deformación artificial del cráneo sobre la expresión de las variables epigenéticas craneofaciales y las afinidades biológicas de las muestras en estudio. Con respecto al primer punto los resultados obtenidos permiten observar, por un lado la existencia del carácter continuo en la expresión fenotípica de las deformaciones artificiales de la bóveda craneana y por otro lado, se verifica que la deformación de la bóveda craneana, tiene influencia en la expresión diferencial de frecuencias de variables epigenéticas craneofaciales, correspondientes a la bóveda craneana.

Los resultados de los análisis de variación biológica muestran, primero la existencia de una alta variación intra poblacional. Segundo la presencia de estructuración geográfica, a partir de conglomerados arbitrariamente definidos. Por último, se ha verificado que las distancias biológicas tienen mejor ajuste, hacia los modelos de diseño elaborados a partir de de la existencia de dos vías principales de poblamiento.

10.1. La influencia de la deformación en la bóveda craneana

La variación de la forma dentro de los grupos de individuos no deformados y todos los individuos (deformados y no deformados) mostraron diferencias importantes para las muestras femeninas y los masculinas del Valle inferior de río Negro, mientras que las diferencias no se encontraron en las muestras Valle inferior de Chubut (Tabla 14).

	Distancia Procrustes Disparidad de Foote	Varianza de proporciones variables epigenéticas craneofaciales
<i>ViRCh todos masc.</i>	0.0008	0.111
<i>ViRCh masc. ND</i>	0.0008	0.100
<i>ViRCh todos fem.</i>	0.0007	0.090
<i>ViRCh fem. ND</i>	0.0006	0.089
<i>ViRN todos masc.</i>	0.0017	0.093
<i>ViRN masc. ND</i>	0.0006	0.082
<i>ViRN todos fem.</i>	0.0015	0.093
<i>ViRN fem. ND</i>	0.0008	0.084

Tabla 14. Valores de variación para métrica de la bóveda craneal y rasgos epigenéticos. Los individuos no deformados (ND) y deformados fueron determinados en base al primer RW de morfología lateral.

Los resultados para el análisis de relative warps de la bóveda craneal en norma lateral para Valle inferior de Chubut se representan gráficamente en las Figuras 25 y 26. La Figura 25a muestra las dos primeros scores para relative warps, en muestras masculinas pertenecientes al Valle inferior del Río Chubut, donde se observa una distribución continua de la morfología de la bóveda del cráneo alrededor de la forma media. La Figura 25b, en cambio, muestra las dos primeros scores para relative warps en muestras femeninas del Valle inferior del Río Chubut, donde dos grupos poco diferenciados pueden observarse a lo largo del primer relative warp (el punto de división para los dos grupos se puede establecer en el 0 del RW1).

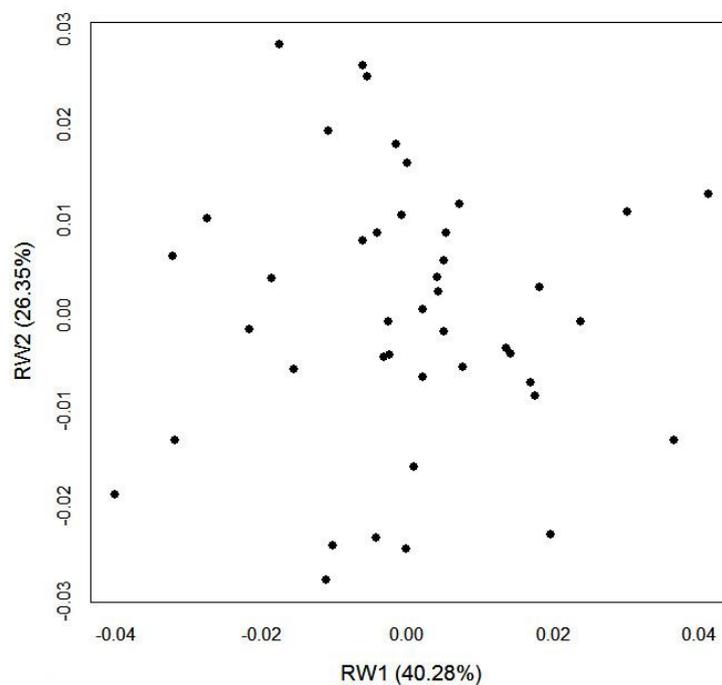


Figura 25a. Análisis de relative warps en norma lateral para muestras masculinas del Valle inferior del río Chubut.

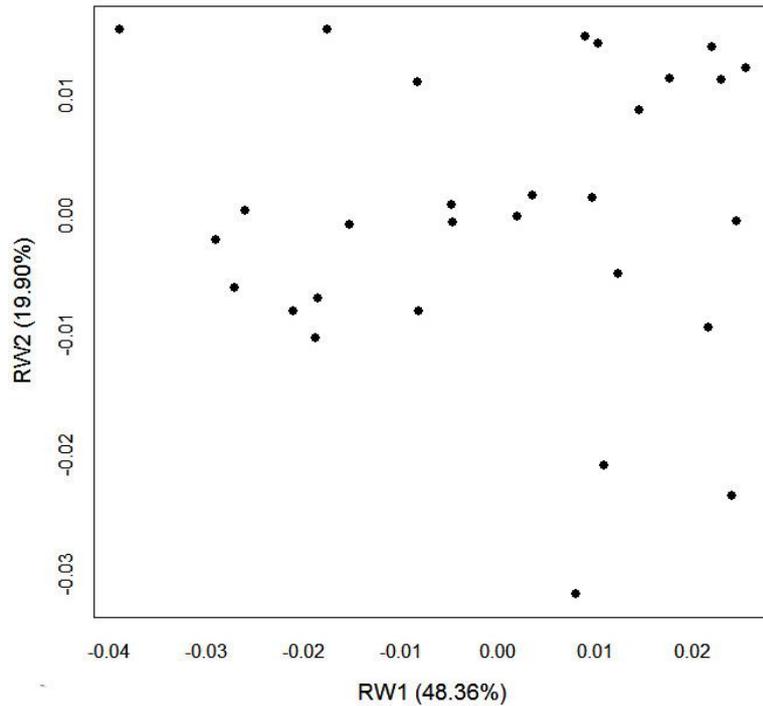


Figura 25b. Análisis de relative warps en norma lateral para muestras femeninas del Valle inferior del río Chubut.

La Figura 26 muestra las grillas de deformación de los valores negativos y positivos de los score 1 para los hombres (Figuras 26a y 26b) y mujeres (Figura 26c y 26d), con variaciones que se concentraron en las diferentes áreas del esquema. Las grillas correspondientes al valor positivo de score 1 para los individuos masculinos (Figura 26b), y el valor negativo para los individuos femeninos (Figura 26c) presenta una ligera compresión en la región de lambda.

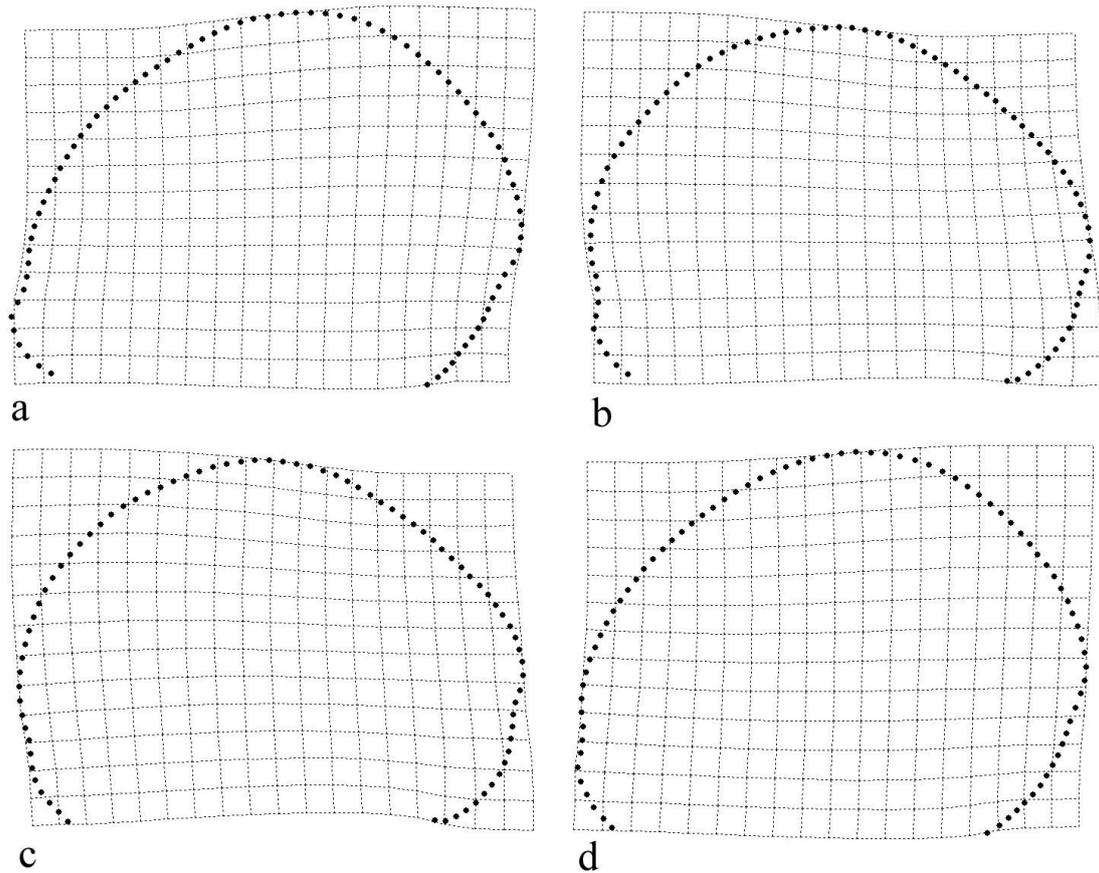


Figura 26. Grilla de deformación representando la variación a lo largo del eje correspondiente al primer RW, para masculinos (a - b) y femeninos (c - d).

Los resultados de los análisis de relative warps de la bóveda craneal en norma lateral para el Valle inferior del río Negro, se representan gráficamente en las Figuras 27 y 28. En las Figuras 27a y 27b se observan los dos primeros scores de relative warps para Valle inferior de Río Negro en muestras masculinas y femeninas, respectivamente, en los dos grupos se pueden observar claramente diferenciados a lo largo del primer RW.

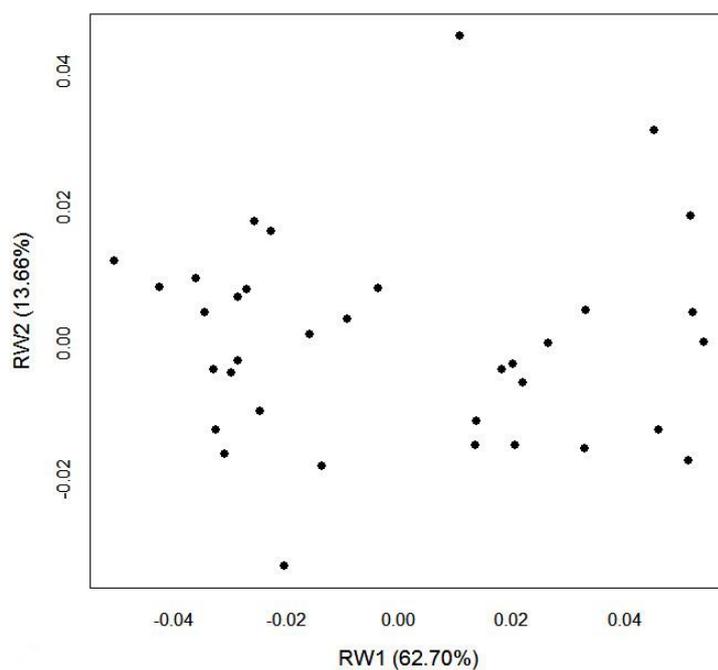


Figura 27a. Análisis de relative warps en norma lateral para muestras masculinas del Valle inferior del río Negro.

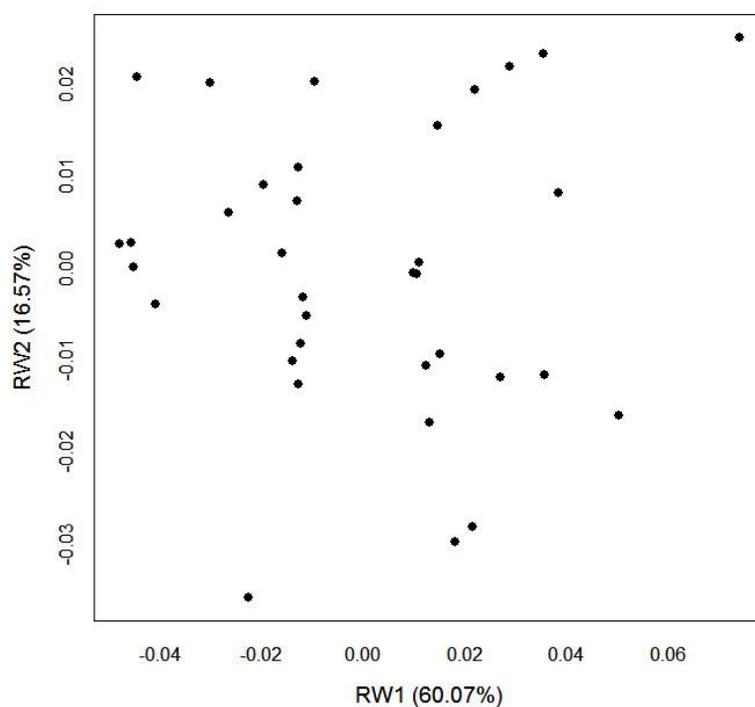


Figura 27b. Análisis de relative warps en norma lateral para muestras femeninas del Valle inferior del río Negro.

Las Figuras 28 muestran las grillas de deformación para valores negativos y positivos del score 1 para las muestras masculinas (Figuras 28a y 28b) y femeninas (Figuras 28c y 28d). El score de la grilla 1 para valores positivos de individuos masculinos y femeninos (Figuras 28b y 28d) presentan variaciones tanto en regiones occipitales como frontal, así como una expansión en el área posterior de los huesos parietales.

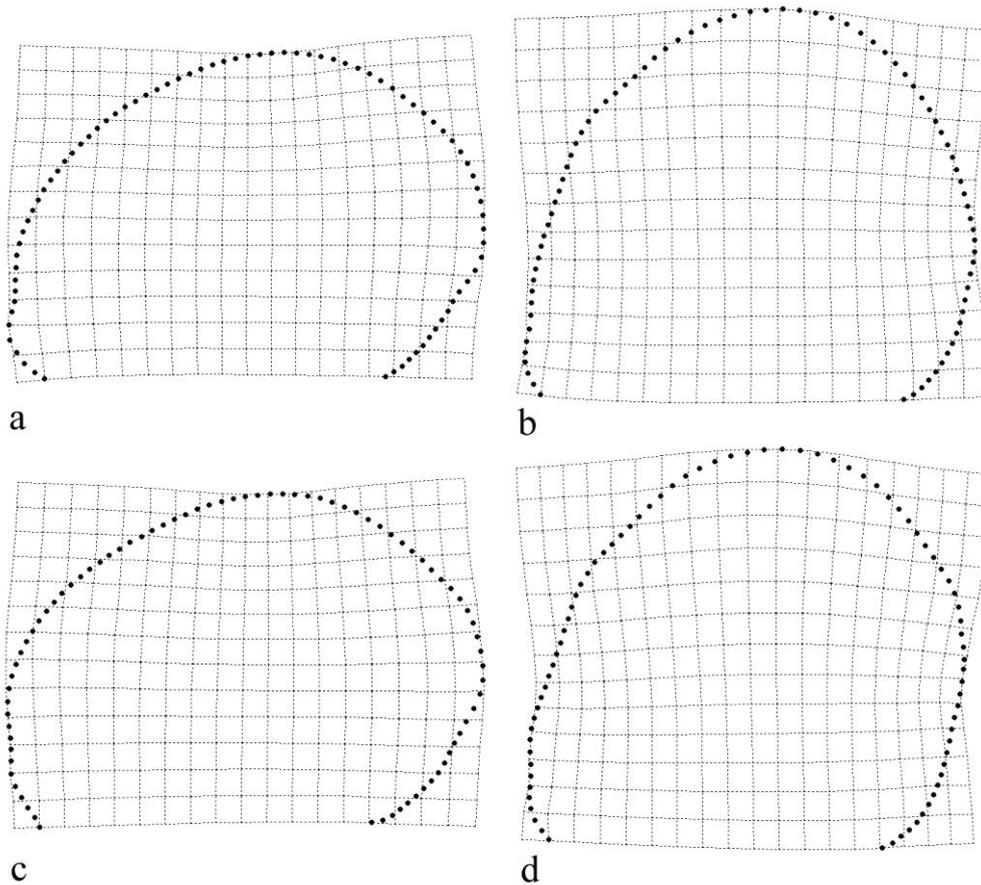


Figura 28. Grilla de deformación representando la variación a lo largo del eje correspondiente al primer RW, para masculinos (a - b) y femeninos (c - d).

Los resultados del análisis de correlación realizado sobre el primer RW de la forma de la bóveda craneal y la primera coordenada principal de rasgos epigenéticos, se muestran en la Tabla 15. La asociación entre el primer eje de rasgos métricos y epigenéticos es alto para bóveda craneal y huesos wormianos en muestras del Valle inferior del río Negro es alta. La muestra del Valle inferior del río Chubut (Tabla 15) no muestra asociación significativa.

Muestra	Todos Los rasgos	Region			Origen		
		Bóveda	Cara	Base	Wormianoss	Vasos y nervios	Hipostoticos y Hyperostoticos
<i>ViRN fem.</i>	0.145	0.167	0.087	0.035	0.165	0.095	0.005
<i>ViRN masc.</i>	0.046	0.356*	0.040	0.254	0.340*	0.107	0.179
<i>ViRCh fem.</i>	0.236	0.087	0.169	0.286	0.087	0.206	0.053
<i>ViRCh masc.</i>	0.071	0.021	0.131	0.023	0.021	0.102	0.058

*p ≤ 0.05

Tabla 15. Correlaciones entre el RW 1 (eje forma) y diferentes PCO 1 (eje epigenético) calculado por región y origen.

En la tabla 16 se observan las frecuencias de rasgos epigenéticos para estas dos muestras.

Variable	Region	Origen	ViRN F	ViRN M	ViRCh F	ViRCh M
MT	Bóveda	Hipostotico	0	0	0	0
EB	Bóveda	Wormiano	0	0	14	7
CO	Bóveda	Wormiano	0	3	0	2
SO	Bóveda	Wormiano	0	0	3	2
AB	Bóveda	Wormiano	0	9	7	2
LO	Bóveda	Wormiano	34	23	28	37
AsB	Bóveda	Wormiano	11	6	21	5
PNB	Bóveda	Wormiano	3	6	7	7
MF	Bóveda	Vasos y nervios	94	97	100	100
IB	Bóveda	-	3	3	0	9
FOI	Base	Hipostotico	9	3	7	0
FSI	Base	Hipostotico	29	20	14	7
CC	Base	Vasos y nervios	71	71	79	72
DHC	Base	Hiperostoticos	29	34	34	40
PsBS	Base	Hiperostoticos	31	51	21	81
PaBS	Base	Hiperostoticos	69	60	90	81
MTo	Cara	Hiperostoticos	3	3	24	16
IS	Cara	Hipostotico	26	17	69	51
FSM	Cara	Vasos y nervios	49	49	76	81
MIF	Cara	Vasos y nervios	31	46	28	35
NSM	Cara	Vasos y nervios	91	89	83	93
TS	Cara	Hiperostoticos	3	14	14	0

Tabla 16. Frecuencia de variables epigenéticas craneofaciales en el Valle inferior del Río Chubut y Río Negro.

Finalmente, la Figura 29 muestra la ordenación (resultado de los análisis de coordenadas principales) calculada a partir de las distancia euclídeanas obtenidas para los individuos no deformados (Figura 29a) y deformados (Figura 29b) en hombres y mujeres. La comparación visual de estas ordenaciones muestra que las distancias relativas entre las muestras son similares para las muestras de no deformados y deformados (Figura 29). El análisis Procrustes (Tabla 17) establece que ésta es una similitud significativa. Por el contrario, la comparación de Procrustes de estas ordenaciones con los análisis de coordenadas principales, calculadas para la bóveda craneal (principalmente huesos wormianos) en individuos deformadas y no deformadas, no muestran ninguna similitud significativa (Tabla 17). Cuando las variables de la bóveda del cráneo se excluyen del análisis, las ordenaciones no difieren de los análisis de coordenadas principales calculados con todos los rasgos (Tabla 17). El análisis realizado con Procustes entre RW y PCO no mostraron asociaciones significativas (y por lo tanto los resultados no se muestra).

	D todas las variables	ND todas las variables	D bóveda craneal	ND bóveda craneal	D cara y base	ND cara y base
D todas las variables	1					
ND todas las variables	0.88**	1				
D bóveda craneal	0.73	0.56	1			
ND bóveda craneal	0.76	0.62	0.68	1		
D cara y base	0.93**	0.78	0.60	0.63	1	
ND cara y base	0.83*	0.98**	0.50	0.47	0.75	1

* $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$

Tabla 17. Asociación (m_{12}) entre PCO ordenadas para el análisis de las muestras, calculada a partir de variables de la bóveda, la cara y la base para individuos deformados (D) e individuos no deformados (ND).

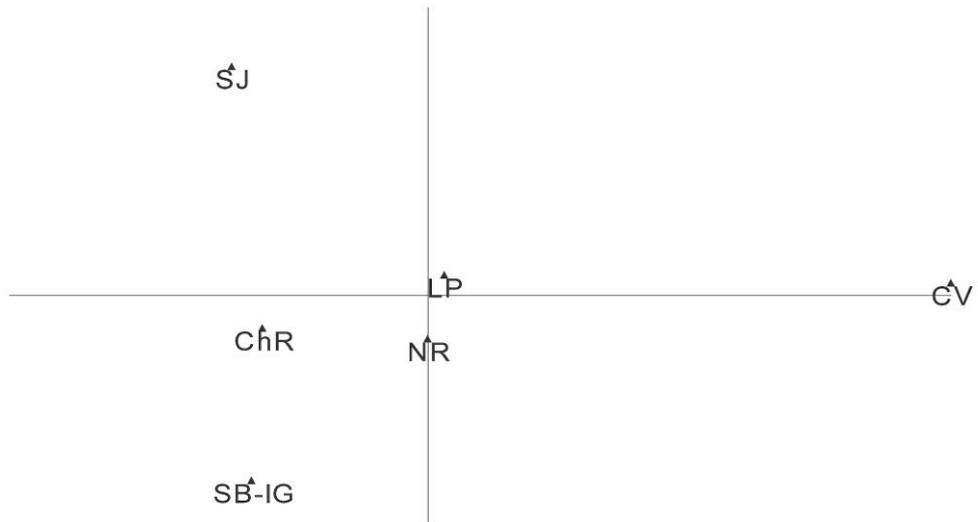


Figura 29a. Análisis de coordenadas principales calculadas en base a las distancias Euclídeanas para muestras no deformadas masculinas y femeninas.

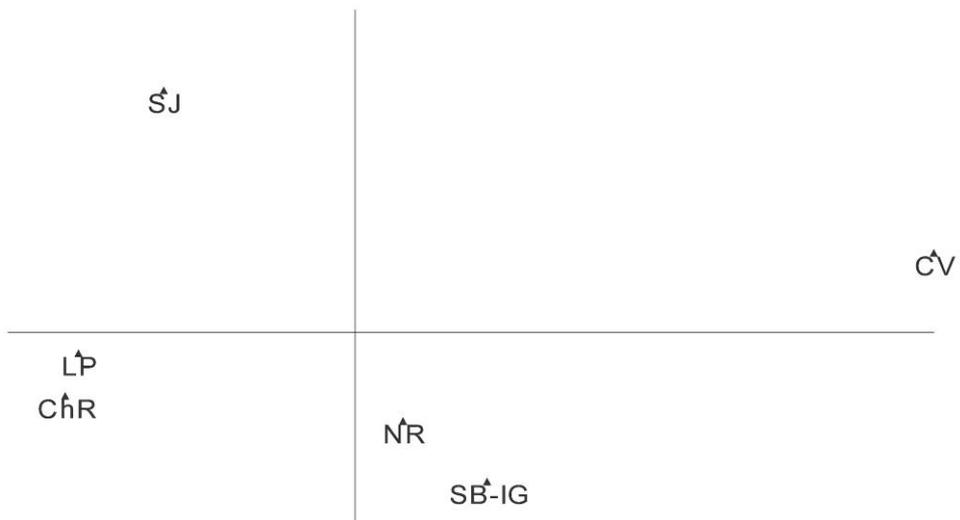


Figura 29b. Análisis de coordenadas principales calculadas en base a las distancias Euclídeanas para muestras deformadas masculinas y femeninas.

10.2. Índice de fijación (F_{st})

Los resultados obtenidos entre el valor mínimo ($F_{st}=0,01848354$) y el valor máximo ($F_{st}=0,02185314$) (Tabla 18), corresponden a las variables hiperostóticas y a los forámenes y escotaduras, respectivamente. Por otro lado, estos valores demuestran que la mayor parte de la varianza es de naturaleza intrapoblacional.

Arreglo	F_{st}
Cráneo	0,0201953
Base	0,01918954
Cara	0,02119871
Bóveda	0,02054377
Forámenes y escotaduras	0,02185314
Hiperostótico	0,01848354
Hipostóticos	0,0214156
Wormianos	0,02098502

Tabla 18. Valores del índice F_{st} para cráneo y los diferentes arreglos de variables

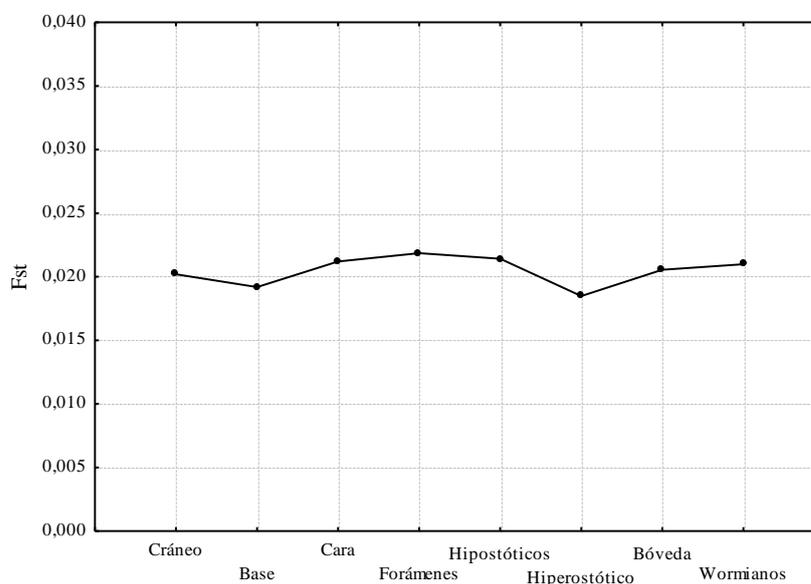


Figura 30. Fluctuación de los valores F_{st} para cráneo y los diferentes arreglos de variables utilizados.

10.3. Cálculo de la divergencia en la media medida (MMD)

Los resultados obtenidos en la evaluación de las afinidades biológicas de las muestras en estudio se resumen en las matrices de distancia MMD y sMMD siguiendo lo propuesto por Sjøvold (1973). Los cálculos fueron realizados, por un lado considerando la totalidad de las variables craneofaciales y por otro agrupándolas por el criterio de origen en el desarrollo (Corruccini, 1976) y por región (Hannihara e Ishida, 2001a-e). Las matrices para los diferentes arreglos, se encuentran en el Anexo Tablas (Tablas 19 a 26 – Anexo Tablas).

Teniendo en cuenta que sMMD se considera significativo para una probabilidad menor o igual a 0,05, cuando su valor supera al menos dos veces el de la desviación tipo y dado que las muestras utilizadas son de un tamaño pequeño, se utilizó el valor de sMMD. Se sabe que un valor de sMMD mayor a 2,0 se considera estadísticamente significativo al nivel de probabilidad de 0,05 (Sjøvold, 1973).

La representación gráfica de las matrices de distancias fue realizada mediante un Análisis de Escalamiento Multidimensional. Junto con la representación gráfica, éste estadístico calcula el grado de correspondencia entre el gráfico de dispersión tridimensional utilizado y la matriz de distancia del cual se origina. Dicho valor es denominado *valor de stress*, el mismo puede ser interpretado como el porcentaje de variabilidad que se pierde en la representación gráfica de las distancias provenientes de las matrices de sMMD. Así un valor de stress de 0.1 estará significando que el 90% de la variabilidad existente en la matriz de distancia puede ser observada en los gráficos tridimensionales.

Para una mejor visualización en la distribución de las muestras dentro del espacio tridimensional, se agrupó a las mismas a partir de dos criterios. Uno de subsistencia-medio ambiental, donde se visualizan tres grupos principales: Agricultores pericordilleranos, representados por las muestras del noroeste de Argentina, San Juan, Mapuches de la Araucanía (República de Chile) y el sur de la provincia de Mendoza, este último caso caracterizado por comunidades de economía cazadora-recolectora, pero que mantenían un fuerte vínculo con poblaciones agricultoras (Gil, 2003). Un segundo grupo formado por cazadores-recolectores provenientes del litoral atlántico del norte de Patagonia; y por último el grupo de cazadores-recolectores de la región Pampeana (centro de la provincia de Buenos Aires y Delta entrerriano). El segundo criterio utilizado fue el de la distribución dentro del espacio tridimensional, considerando los valores positivos por un lado y los negativos por otro para la dimensión 1 (D1).

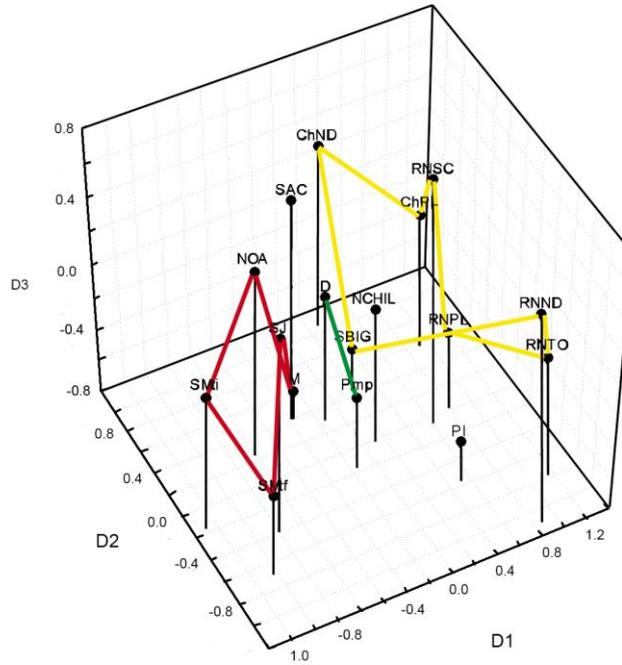


Figura 31. Escalamiento multidimensional obtenido del total de las variables epigenéticas craneofaciales a partir de distancias sMMD. En rojo poblaciones pericordilleranas, en verde poblaciones de la región Pampeana y en amarillo poblaciones del litoral atlántico del norte de Patagonia. Valor de stress: 0,1160. Variación total explicada: 88.4 %

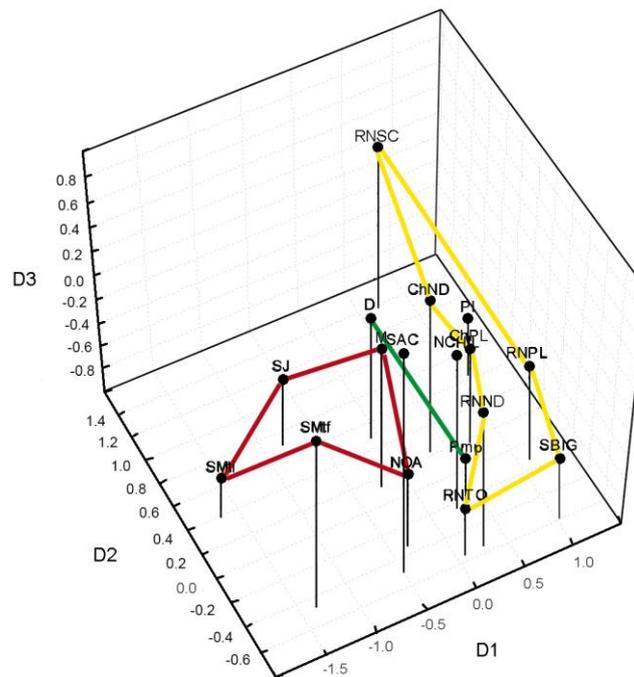


Figura 32. Distribución de las muestras a partir de las variables correspondientes a la base del cráneo en base a distancias sMMD. Valor de stress: 0,0617. Variación total explicada: 93.83 %

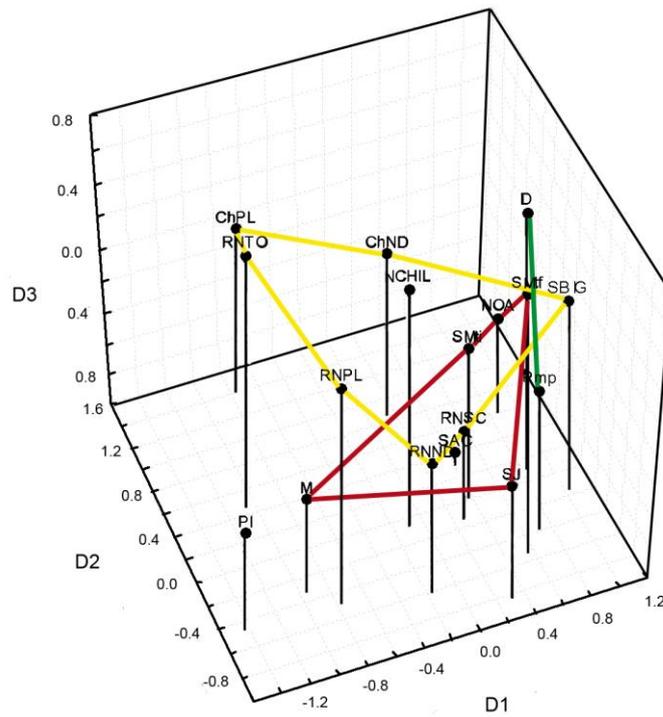


Figura 33. Distribución de las muestras a partir de las variables correspondientes a la bóveda del cráneo en base a distancias sMMD. Valor de stress: 0,112. Variación total explicada: 88.8 %

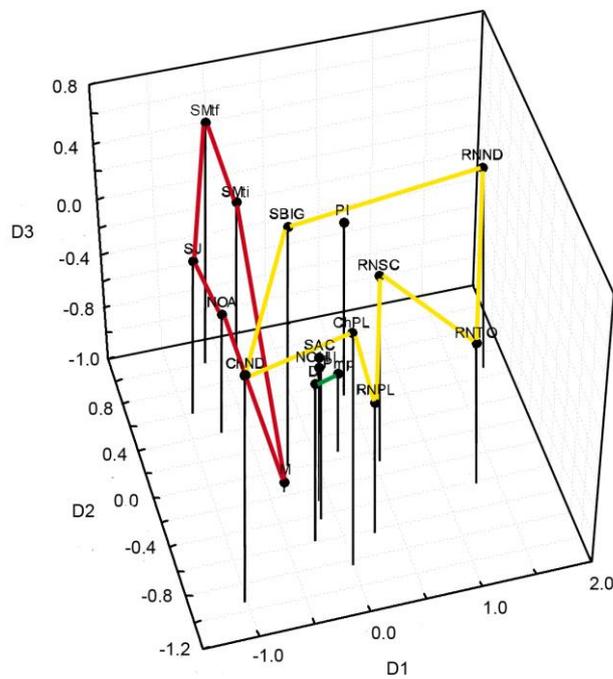


Figura 34. Distribución de las muestras a partir de las variables correspondientes a la región facial en base a distancias sMMD. Valor de stress: 0,093. Variación total explicada: 90.7 %

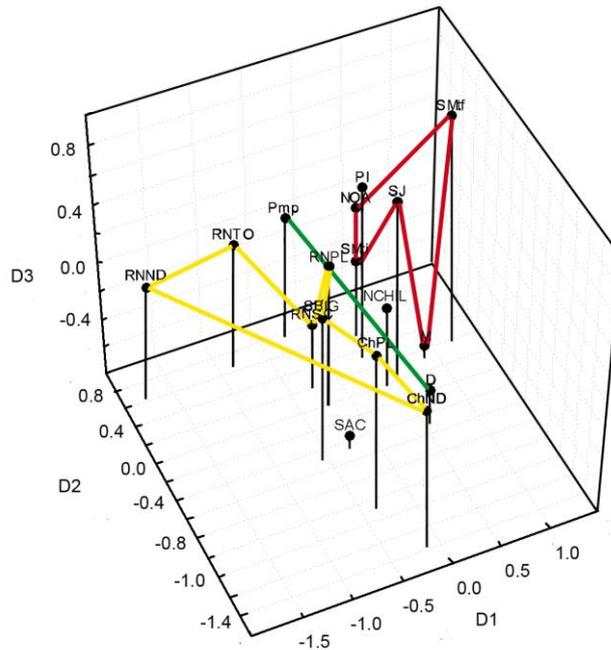


Figura 35. Distribución de las muestras a partir de las variables correspondientes a los vasos y nervios en base a distancias sMMD. Valor de stress: 0,074. Variación total explicada: 92.6 %

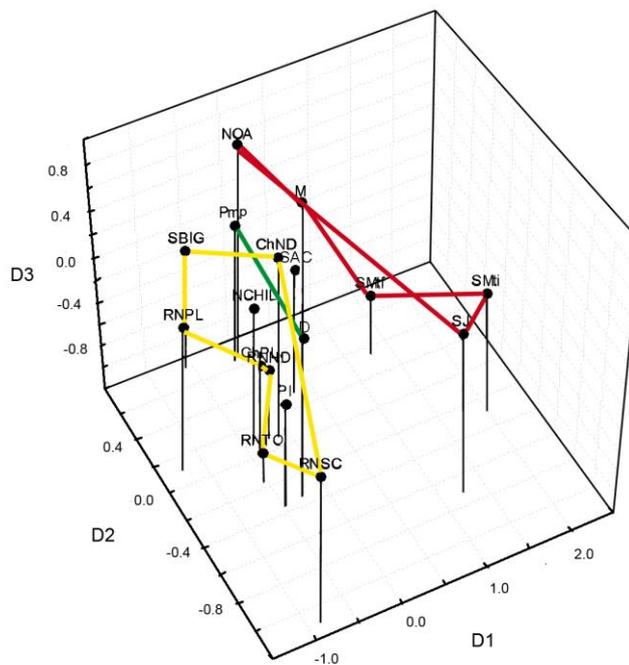


Figura 36. Distribución de las muestras a partir de las variables hiperostóticas en base a distancias sMMD. Valor de stress: 0,062. Variación total explicada: 93.8 %

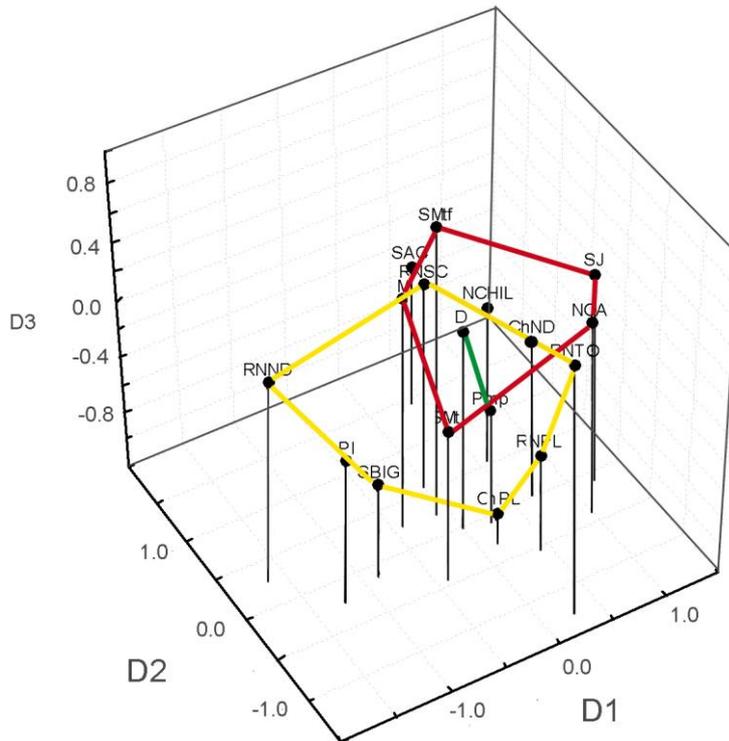


Figura 37. Distribución de las muestras a partir de las variables hipostóticos en base a distancias sMMD. Valor de stress: 0,047. Variación total explicada: 95.3 %

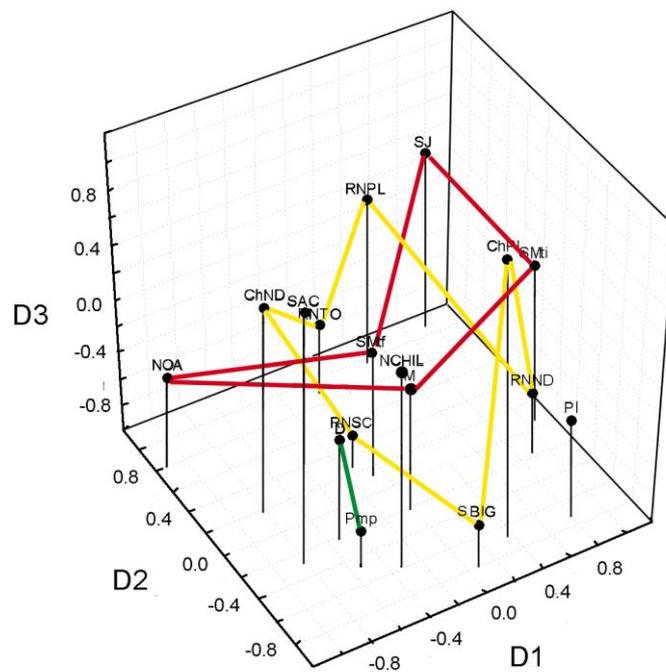


Figura 38. Distribución de las muestras a partir de las variables correspondientes a los huesos wormianos en base a distancias sMMD. Valor de stress: 0,158. Variación total explicada: 84.2 %

A partir de los resultados obtenidos, tanto de las matrices de distancia como de sus correspondientes gráficos realizados mediante Escalamiento Multidimensional, se pueden realizar las siguientes observaciones.

En el caso de la muestra correspondiente al N.O. de la provincia de Santa Cruz (SAC) se asocian usando los dos criterios al polígono de poblaciones pericordilleranas para los siguientes arreglos: cráneo, base, hiperostóticos, hipostóticos. Por último, la muestra perteneciente al norte de Chile, a pesar de no cumplir con el requisito de subsistencia-medio ambiental, se agrupa a valores similares sobre el eje de la dimensión 1 correspondiente a las muestras del norte de Patagonia.

10.4. Cálculo de distancias para marcadores neutros (haplogrupos mitocondriales)

A partir de las frecuencias de los haplogrupos se realizó el cálculo de las distancias genéticas entre pares de poblaciones. Se utilizó la distancia de Nei (1973, 1977). La misma es una medida de distancia genética que estima el número de mutaciones que, a nivel de los nucleótidos, se han ido acumulando en las secuencias del ADN de dos linajes desde el momento de su divergencia original. Su cálculo se realizó mediante la utilización del software NTSYSpc 2.1 y sus resultados pueden observarse en la Tabla 27.

	Ma	IA	Cu	Pm	De	Ch	Ps	NOA
Ma	0.00							
IA	0.34	0.00						
Cu	0.06	0.40	0.00					
Pm	0.07	0.37	0.26	0.00				
De	0.22	1.92	0.29	0.29	0.00			
Ch	0.10	0.08	0.23	0.09	0.71	0.00		
Ps	0.23	0.01	0.26	0.31	1.30	0.05	0.00	
NOA	0.38	0.43	0.81	0.10	0.77	0.20	0.48	0.00

Tabla 27. Distancias de Nei calculadas de las frecuencias de haplogrupos Sudamericanos

10.5. Análisis de la asociación entre matrices de distancia (Test de Mantel)

Una vez obtenidas las matrices de distancias interpoblacionales a partir de las variables epigenéticas craneofaciales, se realizaron los correspondientes análisis orientados a evaluar el grado de asociación existente por un lado, entre los diferentes arreglos de distancias de matrices sMMD y las matrices de diseño elaboradas en el

apartado 9.2.4, mostrando potenciales escenarios de poblamiento. Por otro lado se calculó su asociación a partir de la utilización de matrices obtenidas de las distancias geográficas en kilómetros y por marcadores moleculares (haplogrupos mitocondriales) para poblaciones de América del Sur.

	r	p
Cráneo	0.30814	0.0045
Base	0.20646	0.0223
Cara	0.20823	0.0134
Bóveda	0.07177	0.1922
Forámenes y escotaduras	0.14127	0.0550
Hiperostóticos	0.24444	0.0168
Hipostóticos	-0.05919	0.7343
Wormianos	0.11807	0.1054

Tabla 28. Modelo de poblamiento por dos vías

	r	p
Cráneo	0.32689	0.0029
Base	0.22685	0.0195
Cara	0.21880	0.0132
Bóveda	0.09319	0.1553
Forámenes y escotaduras	0.12252	0.1030
Hiperostóticos	0.26761	0.0146
Hipostóticos	-0.08405	0.8059
Wormianos	0.14167	0.0810

Tabla 29. Modelo de poblamiento por dos vías con diferenciación andina

	r	p
Cráneo	0.32689	0.0029
Base	0.22685	0.0195
Cara	0.21880	0.0136
Bóveda	0.22685	0.0195
Forámenes y escotaduras	0.12252	0.1012
Hiperostóticos	0.26761	0.0140
Hipostóticos	-0.08405	0.8057
Wormianos	0.14167	0.0793

Tabla 30. Modelo económico-adaptativo

	r	p
Cráneo	-0.06233	0.6760
Base	-0.14654	0.8362
Cara	-0.00502	0.4753
Bóveda	0.06285	0.2666
Forámenes y escotaduras	-0.09822	0.7127
Hiperostóticos	-0.07074	0.6526
Hipostóticos	0.09948	0.2163
Wormianos	0.18861	0.0761

Tabla 31. Modelo regional-aislamiento geográfico

	r	p
Cráneo	-0.22373	0.9364
Base	-0.27100	0.9439
Cara	-0.22422	0.9087
Bóveda	0.17139	0.1409
Forámenes y escotaduras	-0.22279	0.8772
Hiperostóticos	-0.22635	0.8978
Hipostóticos	0.01115	0.4302
Wormianos	0.34656	0.0184

Tabla 32. Modelo de Araucanización de Cuyo, Pampa y norte de Patagonia

	r	p
Cráneo	-0.21894	0.9314
Base	-0.22051	0.8778
Cara	-0.24916	0.9425
Bóveda	0.13470	0.1873
Forámenes y escotaduras	-0.26390	0.9384
Hiperostóticos	-0.16931	0.8114
Hipostóticos	-0.00651	0.4718
Wormianos	0.29245	0.0394

Tabla 33. Modelo de Araucanización con diferenciación temporal

	r	p
Cráneo	-0.12360	0.1469
Base	-0.05844	0.3379
Cara	-0.13902	0.0716
Bóveda	0.07951	0.7480
forámenes y escotaduras	-0.23155	0.0514
Hiperostóticos	-0.03774	0.3942
Hipostóticos	-0.01659	0.4492
wormianos	0.14322	0.8840

Tabla 34. Distancias biológicas vs Distancias geográficas en kilómetros

	r	p
Cráneo	-0.07029	0.3849
Base	-0.03291	0.4857
Cara	-0.32750	0.0638
Bóveda	0.28974	0.0920
Forámenes y escotaduras	-0.29785	0.0991
Hiperostóticos	-0.08654	0.4331
Hipostóticos	0.14881	0.2498
Wormianos	0.28861	0.0945

Tabla 35. Distancias biológicas vs. distancias genéticas

11. Discusión

11. Discusión

Los objetivos de esta tesis, han sido desarrollados con el fin de poder aportar elementos a la discusión sobre el fenómeno del poblamiento, en momentos tardíos, de la región pampeana y norte de Patagonia. Debido a su complejidad y al estado poco avanzado de la discusión, los aportes realizados desde diferentes enfoques, permite el enriquecimiento del marco general sobre el conocimiento de este problema. En este contexto, es en el que se desarrollan diferentes técnicas, para la evaluación de la deformación de la bóveda del cráneo y su influencia en la manifestación diferencial en las frecuencias de este tipo de variables, como la variación epigenética craneofacial y su posterior interpretación.

11.1. La influencia de la deformación en la bóveda craneana

Tradicionalmente, los análisis de deformación artificial de la bóveda craneal se realizaron con categorías discretas (es decir, presencia-ausencia). Sin embargo, el análisis, por medio de métodos de la morfometría geométrica, permitió considerar la totalidad de la variación craneana relacionados a la deformación artificial de una manera continua, permitiendo un nuevo abordaje de la relación entre la deformación y la expresión craneal rasgos epigenéticos.

Estos resultados indican que, en algunas muestras, las deformaciones artificiales de la bóveda craneal alteran la variación y covariación de las características métricas y epigenéticas. Los huesos wormianos de la muestra del Valle inferior del río Negro, en particular. La muestra del Valle inferior del Río Chubut es la única donde la influencia de la deformación artificial de la bóveda craneal no está claro para los rasgos epigenéticos (Tabla 16). Por otra parte, las muestras del Valle inferior del Río Chubut y del Valle inferior del río Negro difieren en dos aspectos. En primer lugar, la deformación artificial presenta características diferentes, con la muestra del Valle inferior del Río Chubut mostrando una ligera compresión en la región de lambda, mientras que en el Valle inferior del río Negro encontramos tanto las regiones occipital y frontal como las más influenciadas, además de una expansión en la zona posterior de los huesos parietales. En segundo lugar, las dos muestras difieren en la expresión de rasgos epigenéticos, en particular para las muestras del Valle inferior del río Negro, presentando una frecuencia de 0 para algunos huesos wormianos (Tabla 17). Esto sugiere, en concordancia con los análisis anteriores (Pucciarelli, 1974) que la presencia de rasgos epigenéticos es independiente de la deformación, mientras que su frecuencia

covaría con él. Esto implica también que sobre el grado de influencia de la deformación craneal sobre la frecuencia de rasgos epigenéticos, mientras más marcada sea la deformación craneana artificial, mayor es la influencia (por ejemplo, Valle inferior del río Negro, Tabla 15 y las Figuras 27 y 28).

Un consenso sobre el nivel de influencia que la deformación artificial bóveda craneal tiene sobre el desarrollo de variables epigenéticas entre las poblaciones humanas no se ha alcanzado en trabajos anteriores. Cerca de un centenar de años atrás, Dorsey (1897) sugirió que la alta frecuencia relativa de los huesecillos coronales en una muestra de cráneos Kwakiutl, fue causado por la deformación anular practicada por este grupo. Por el contrario, Sullivan (1922) no fue capaz de encontrar una clara asociación entre la deformación y frecuencias discretas rasgo de muestras norteamericanas. Un inconveniente para la mayoría de estos estudios es que no se puede comparar las frecuencias de rasgos epigenéticos entre cráneos deformados dentro de las poblaciones individuales, por lo que era imposible decir si las diferencias en las frecuencias de rasgos se debieron a la deformación o simple variación entre poblaciones (Konigsberg et al., 1993). Más recientemente, Corruccini (1976), Cheverud et al. (1979) y Richtsmeier et al. (1984) han documentado la interdependencia de variación epigenética y métrica en el cráneo humano. Propusieron que existen correlaciones ambientales entre los aspectos morfológicos de los cráneos y es posible que la deformación pudiera actuar conjuntamente sobre ambos variación epigenética y métrica, al menos a nivel local dentro del cráneo.

De la misma forma, un importante acuerdo se ha alcanzado por el hecho de que la deformación craneana artificial modifica la expresión de huesos wormianos (Ossenberg, 1970; Sjøvold, 1973; Pucciarelli, 1974; Konigsberg et al, 1993; White, 1996; O'Loughlin, 2004). Los huesos wormianos se encuentran en las fontanelas o "área temporalmente sin osificar de la bóveda craneal (hueso bregmático en fontanela anterior; osículo lambdoid en fontanela posterior, hueso Eiptérico en la fontanela anterolateral, hueso Asterionic en fontanela posterlateral, y el osículo sagital del feto en la fontanela sagital) (Pucciarelli, 1974; Barnes, 1994), y terminan su desarrollo durante la vida postnatal, cuando estas fontanelas están osificados. Según Ossen5berg (1970) las deformaciones tanto artificiales como patológicas alteran la formación de osículos en las suturas. O'Loughlin (2004) también indica que todos los tipos de deformación craneal (ya sea cultural o como el resultado de craneosinostosis) afecta a la frecuencia de ciertos tipos de huesos wormianos. Por lo tanto, la deformación artificial es una

fuelle de retraso en la osificación de las suturas y estimula la formación de centros de osificación accidentales en el tejido membranoso persistente, permitiendo la formación de huesos wormianos (Ossenberg, 1970; Pucciarelli, 1974; Barnes, 1994). En este sentido, Konigsberg et al. (1993) han señalado que los rasgos cuyo desarrollo se sabe que ocurre específicamente en el período fetal no se ven afectados por la deformación, mientras que esto modificará las frecuencias de los rasgos epigenéticos que terminan su desarrollo durante la vida postnatal y que están cerca de áreas de alteración máxima de crecimiento (como algunos huesecillos craneales de la bóveda). Del mismo modo, otros rasgos epigenéticos como vasos y nervios, que se forman más rápidamente durante la vida embrionaria y fetal y se derivan del condrocraáneo (Lieberman et al, 2000a, b; Sperber, 2001), se verán menos afectados por la deformación de la bóveda artificial craneana en la vida postnatal.

Por otro lado, Konigsberg et al. (1993) sugiere que, aunque la deformación artificial bóveda craneal puede influir en el patrón de frecuencia relativa de unos pocos rasgos craneanos epigenéticos, estos efectos son mínimos y la influencia sobre las relaciones evolutivas resultantes de las poblaciones humanas es insignificante. Los resultados de este estudio apoyan parcialmente la sugerencia propuesta por Konigsberg et al. (1993), que muestra que la deformación artificial bóveda craneal no influye mucho en el patrón de variación de características entre las muestras epigenéticas. Sin embargo, los huesos wormianos se ven afectados por la deformación artificial en muestras con una fuerte deformación craneal (es decir, muestras del Valle inferior del río Negro).

La exclusión de estos rasgos, o su uso junto con numerosos otros rasgos, permite obtener resultados que estén de acuerdo con la variación espacial de las muestras estudiadas. Los patrones obtenidos en estos análisis están de acuerdo con la variación espacial observada en la zona, sobre todo para el San Juan y muestras Valle Calchaquí, que están espacialmente separados de las otras muestras analizadas (ubicado en la Patagonia).

11.2. La variabilidad epigenética craneofacial

Producto de los análisis de variabilidad en la expresión de rasgos epigenéticos craneofaciales, para muestras de Pampa, Patagonia continental y áreas adyacentes, se puede observar como se distribuyen las diferentes muestras, dentro de un espacio tridimensional definido, a partir de los análisis de escalamiento multidimensional (EMD). Dicha configuración es producto de la interacción de factores cuyos resultados,

no sólo hablan sobre las diferenciaciones entre los grupos a partir de conglomerados arbitrariamente designados (noreste de Patagonia, Pampa y Pericordilleranos), sino que también deben dar cuenta de aquellos procesos, que actúan a favor de la asociación de las muestras a nivel epigenético craneofacial dentro de cada conglomerado.

Con el fin de organizar dicha información, se realizan primero las argumentaciones relacionadas a las explicaciones sobre la variabilidad intrapoblacional, principalmente mediante el uso de medidas como el índice de fijación F_{st} y otros tipos de evidencias que pueden afectar a la dinámica interna de cada muestra, principalmente vinculado a evaluar la asociación con distancias moleculares. Posteriormente se desarrollarán las principales ideas, en torno a la explicación sobre cuales pueden ser los mecanismos por los que las muestras se organizan en conglomerados definidos y se diferencian de los otros conglomerados. Por último, se desarrollan las principales argumentaciones en torno a la asociación entre distancias epigenéticas craneofaciales y los modelos de diseño.

11.2.1. La variabilidad epigenética craneofacial intrapoblacional

Los resultados obtenidos en el cálculo del índice de fijación F_{st} (Tabla 18, Figura 30) muestran, por un lado que entre un 79% (variables hiperostóticas) y 82% (variables forámenes y escotaduras) de la variabilidad es producto de las diferencias dentro de las muestras, y por otro lado la existencia de un alto grado de homogeneidad en los valores. Dado que los resultados pueden ser explicados a luz de los mecanismos genéticos poblacionales (flujo génico, deriva génica, aislamiento), tradicionalmente estos han sido establecidos como los principales argumentos para explicar el fenómeno de variación intragrupal.

Sin embargo, como ya ha mencionado anteriormente (ver apartado 6.3. La relevancia evolutiva de los sistemas de herencia epigenéticos), se describe la presencia de un tercer componente como determinante del fenotipo (Rakyan y Beck, 2006). La existencia de mecanismos de herencia epigenética (herencia no genética), donde la variación epigenética puede ser transmitida a la descendencia, y expresado mediante las diferencias en la presencia de frecuencias de epialelos en la siguiente generación (Gómez et al. 2006), es un fenómeno que ha sido descrito para especies con reproducción sexual como los mamíferos, incluidos los seres humanos (Suter y Mertz, 2004; Flanagan et al., 2006). De esta manera, la fluctuación de frecuencias de epialelos podría discutirse apelando a los mismos mecanismos que explican la fluctuación de

frecuencias alélicas en poblaciones biológicas. También deben considerar que existen particularidades en la dinámica de expresión fenotípica, relacionadas a la tasa diferencial de respuesta al medio ambiente, con respecto a los marcadores genéticos que tiene este tipo de herencia (Holliday, 2006). Complementariamente, la no asociación obtenida en los resultados de los análisis de Mantel, tanto entre distancias epigenéticas craneofaciales y distancias geográfica (Tabla 34) como distancias epigenéticas craneofaciales y distancias biológicas neutras (Tabla 35), podrían estar reflejando parte de este problema. De esta manera, el papel que ha cumplido la estabilidad medio ambiental, durante el Holoceno tardío, habría sido el factor principal para la estructuración de estas poblaciones.

11.2.2. La variabilidad epigenética craneofacial interpoblacional

11.2.2.1 La configuración entre los conglomerados

Los resultados sobre el análisis de la variabilidad epigenética craneofacial interpoblacional indican que, para el Holoceno tardío final existe un patrón de distribución geográfico en sentido este-oeste. Los valores obtenidos, siguiendo el criterio de Sjøvold (1973) demuestran la existencia de valores estadísticamente significativos en las matrices sMMD, que permite sustentar la distribución en el espacio tridimensional para los diferentes tipos de arreglos de variables, incluido el cráneo (ver Tablas 17 a 24). Estos patrones de asociación, establecidos en los diferentes arreglos de variables muestran que, considerando la totalidad de variables epigenéticas craneofaciales y para los arreglos de variables base, cara, vasos y nervios e hipostóticos, existe una tendencia a la agrupación de las poblaciones (conglomerados) siguiendo un criterio de subsistencia-medio ambiental.

A la vez estos patrones se ven sustentados por una clara diferenciación a través del eje de la dimensión 1 (D1). De esta manera, se da una distribución entre poblaciones del litoral atlántico del norte de Patagonia por un lado (ViRN, ViRCh, y SBIG), poblaciones del Delta (D) y Pampa (Pmp) por otro y un tercer grupo formado por muestras provenientes del área pericordilleranas (NOA, SJ, SMTi, SMTf y M). Para el resto de las muestras se puede observar que el ajuste a este tipo de arreglo es menor. Patagonia Insular (PI) se asocia, usando los dos criterios, al polígono de Patagonia para los siguientes arreglos: cráneo, base, cara, hiperostóticos e hipostóticos (Figuras 31 a 38).

En el caso del noreste de Patagonia y la región Pampeana, la configuración espacial encontrada, en los diferentes análisis demuestra una compleja dinámica microevolutiva, producto de la interacción de diferentes poblaciones, en distintos momentos del Holoceno, que influyeron en la estructuración biológica de los grupos que habitaron, por un lado Pampa húmeda (Delta) y Pampa seca y por otro el noreste de Patagonia (Valle inferior del río Negro, San Blas e Isla Gama). Para el litoral fluvial argentino se observan dos momentos, uno temprano en donde se considera la existencia de un ancestro común entre las poblaciones de cazadores-pescadores-recolectores del litoral central de Brasil con las del Delta del Paraná (Cocilovo y Neves, 1988-1989). Para momentos más recientes, diferentes autores hallan una estructuración en la que se observa una fuerte relación entre el Delta del Paraná con muestras del norte de Patagonia, a este fenómeno que Cocilovo y Neves (1988-1989) denominaron como singularidad biológica, se lo puede interpretar como el producto de la acción de grupos provenientes del norte de Patagonia. La fuerte asociación observada en este trabajo con respecto al material comprendido por las muestras de Pampa seca y noreste de Patagonia, puede ser entendida teniendo en cuenta su proximidad geográfica. En tal sentido González-José (2003) propone para este sector 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.

Por último queda por discutir el papel que tuvo el proceso de Araucanización en la reestructuración de las poblaciones en estudio. Para el caso de este trabajo, se ha considerado que la muestra de Pampa seca tiene una asignación cultural y lingüística Mapuche (ten Kate, 1893). Esta es una asignación que tiene validez etnográfica, pues realmente estos grupos utilizaban la lengua Mapuche (mapungdung). El uso de este lenguaje se explicaría por haberse establecido en el área habitada por estos grupos, un sistema social de carácter interétnico, que involucró a grupos pampeanos y norpatagónicos, con poblaciones trasandinas o cordilleranas, formando una compleja estructura económica y social (Mazzanti, 2003). El papel de la Araucanización en el norte de Patagonia, la región Pampeana y el área pericordillerana y su significación en la estructuración biológica de las poblaciones que fueron afectadas, es materia de amplia discusión en el trabajo de González-José (2003). En el mismo se proponen una

serie de escenarios hipotéticos que permitan explicar la variación morfológica de estas poblaciones. En sus conclusiones el autor manifiesta que grupos del norte de Patagonia y del centro de Argentina recibieron altos niveles de flujo génico constituido por el fenómeno de Araucanización, producto de la migración de grupos de lengua mapungdung que entraron a Argentina desde Chile y ocuparon el norte de Patagonia y la región Pampeana durante momentos tardíos. Sin embargo, se desconoce todavía el grado de afinidad biológica entre este grupo y los Mapuches de Chile.

En el caso de las poblaciones pericordilleranas, el desplazamiento de poblaciones desde la porción meridional de los Andes centrales hacia el noroeste de Argentina, postulada en otros trabajos (Rothhammer et al., 1984) puede ser corroborado por el registro arqueológico. En este sentido el desarrollo de la domesticación de plantas y animales en toda la región andina fue parte de un proceso general que ocurrió en los Andes sur-centrales y que posteriormente se extendió tanto hacia el noroeste de Argentina (Rothhammer et al., 1984) como a las actuales provincias de San Juan y norte de Mendoza (Castro y Tarragó, 1992; Gambier, 1993; Planella y Tagle, 2004; Sardi et al., 2005). De esta manera se puede entender que el grado de flujo génico entre diferentes regiones puede haber estado condicionado por factores culturales, que resultan en un mayor o menor aislamiento y la consiguiente diferenciación genética (Varela et al., 2004). Por otro lado, para el sur de Mendoza, la evidencia arqueológica demuestra una alta movilidad y ocupaciones de corto término, con una economía cazadora-recolectora (Lagiglia, 2002). La región constituida por las muestras del sur de Mendoza y San Juan es un área que para el Holoceno tardío está formada arqueológicamente por dos subáreas divididas por el río Diamante: la subárea norte habitada por los agricultores Huarpes, y la subárea sur por los Puelches, cuya economía estaba basada en la caza y la recolección. Los habitantes de la subárea sur nunca desarrollaron las tecnologías necesarias para la domesticación de plantas (Gil, 2003), aunque existe evidencia arqueológica sobre la presencia de restos de cultivos en sitios datados entre los 1900-2200 AAP (Hernández, 2002). En el mismo sentido, los análisis de isótopos estables sobre huesos humanos indican una pequeña proporción de cultígenos en la dieta de los grupos que habitaron el sur de Mendoza durante el Holoceno tardío (Gil, 2003; Novellino et al., 2004). Sin embargo, aún no está claro cómo interpretar la presencia de estos cultígenos, en el sentido de si son producidos de forma local o no.

11.2.2.2. La configuración de los conglomerados

En las muestras correspondientes al noreste de Patagonia, se observa que su distribución en el espacio es mucho más heterogénea que el resto de las muestras en estudio. Esta condición de heterogeneidad puede encontrar una explicación posible en las propias características de las muestras, debido a que son las que tienen una mejor representación entre del Holoceno tardío inicial y el Holoceno tardío final. Las muestras correspondientes al Valle inferior del Río Chubut (Perez, 2006) no deformado y con deformación plano lambdaica y las muestras del Valle inferior del Río Negro no deformados y con deformación tabular oblicuo (Bernal et al., 2008) poseen una asignación cronológica correspondiente al Holoceno tardío inicial, a diferencia del resto de las muestras que pertenecen tanto al Holoceno tardío medio (San Blas) como al Holoceno tardío final (San Blas, Isla Gama, Valle inferior del Río Negro plano lambdaico y Valle inferior del Río Chubut plano lambdaico). Esta idea daría mayor fortaleza al argumento sobre como estos caracteres pueden fijarse rápidamente, ya que durante la transición del Holoceno tardío medio y Holoceno tardío final, se verifica globalmente la última gran modificación climática, conocida como Anomalía Climática Medieval. Las restantes dos muestras de Patagonia, correspondientes al noroeste de Santa Cruz, SAC y Tierra del Fuego, PI y que de manera arbitraria, [según los criterios ya mencionados en capítulo 10.2. Cálculo de la divergencia en la media medida (MMD)] no han sido consideradas dentro del conglomerado, se han comportado de manera marginal con respecto al resto de las muestras de esta región. Dicho fenómeno pudo ser el resultado de haber quedado al margen de flujo génico mantenido, por las poblaciones del norte de Patagonia con otros grupos, especialmente en momentos tardíos (González-José 2003).

En el caso de la región pampeana, las muestras del Delta de la provincia de Buenos Aires y Entre Ríos (D) y las provenientes de localidades del centro y suroeste de la Provincia de Buenos Aires (Pmp), constituyen el conglomerado más consistente que se pueda observar. Dada la naturaleza de la muestra proveniente del centro y suroeste de la Provincia de Buenos Aires (Pmp), cuya constitución proviene de un conjunto de poblaciones culturalmente heterogéneas, sobre la que no existe certeza sobre su filiación biológica, aunque no se descarta que la acción de la araucanización haya producido cierta homogenización, no debería suprimirse la idea de un vínculo biológico con el Delta, debido a su cercanía geográfica. Así mismo, los resultados obtenidos por otros

investigadores (Cocilovo y Neves, 1988-1989; González-José, 2003), son coincidentes con los obtenidos en este trabajo, dando mayor robustez a estos argumentos.

La estructuración interpoblacional, a la que se ajusta el conglomerado formado por aquellas poblaciones correspondientes a las regiones pericordilleranas presentan una mayor concentración en la distribución dentro del espacio tridimensional. El proceso de estructuración, en estas poblaciones puede ser explicado a partir de un conjunto de eventos, formalizados a partir del uso de múltiples líneas de evidencias. Un primer evento, que cronológicamente puede ser determinado como más temprano, son los procesos interacción en el intercambio de bienes, incluidos productos alimenticios, cuya ocurrencia ya ha sido demostrada en el registro arqueológico (Gil, 2003), entre poblaciones agricultoras del norte, más específicamente entre el actual territorio de la provincia de San Juan y cazadores – recolectores del sur de Mendoza. Un segundo evento, podría estar vinculando a las poblaciones pericordilleranas del actual territorio de la república Argentina con los Mapuche del centro de Chile mediante el proceso de Araucanización. Ambos procesos reconocen un denominador común en el flujo génico sostenido, entre todo este conglomerado a través del Holoceno tardío. Los resultados obtenidos, para las muestras del Chile (NCHIL) no muestran la asociación esperada por la cercanía geográfica al resto de las muestras pericordilleranas. Estos resultados son coincidentes con los encontrados en trabajos previos, donde se observa que las poblaciones humanas, que habitaron el noroeste de Argentina y norte de Chile, se han desarrollado independientemente debido a que la cordillera andina ejerció una fuerte influencia en el proceso de diferenciación biológica (Cocilovo et al., 2001).

Siguiendo el modelo propuesto por Falconer (1965, 1967) estas variables cuyo control en el desarrollo dependen de la interrelación entre el genotipo con el entorno, han sido denominadas como “caracteres umbral”. En este modelo se propone que en las poblaciones existe una “carga” para el desarrollo de cada rasgo, representado no sólo por la tendencia individual heredada para el desarrollo (los genes), sino también el conjunto de combinaciones de circunstancias que hacen más o menos probable que suceda el evento. La aparición del rasgo en cada individuo depende de su posición relativa al umbral (ver Figura 14). Si la carga pasa cierto punto (el umbral) entonces el carácter se manifiesta en el fenotipo. Superpuesta a la distribución genética está la influencia del ambiente (interna y externa) que juega un papel predominante en el desarrollo de las variables, ya que un individuo situado genéticamente por debajo del

umbral puede ser empujado hacia el área en la que se manifiesta la variable, producto del efecto ambiental.

En este contexto, la observación de la distribución de los promedios en las frecuencias observadas para cada arreglo considerado² ³, correspondientes a los módulos Base, Cara, Hiperostóticos y Vasos y Nervios, obtenidas para muestras del Holoceno tardío inicial, denominados como Pericordilleranos tempranos (SMti) y Noreste de Patagonia tempranos (RNTO, RNSC, RNND y CHND) por un lado y por otro las muestras del Holoceno tardío final denominados como Pericordilleranos tardíos (M, NCHIL, SMtf, SJ y NOA), Pampa (Pmp y D) y Noreste de Patagonia tardíos (SBIG, RNPL y CHPL) muestran que las diferencias en la distribución de los promedios en las frecuencias, se da entre los conglomerados y no dentro de ellos (Figuras 39 y 40; Tabla Anexo III d y III e). Como se observa en la figura 39 las frecuencias para ambas regiones del cráneo (Cara y Base), varían de manera inversa entre las muestras tempranas y las tardías, tanto en Precordillera y NE de Patagonia hay diferencias entre poblaciones tempranas y tardías, en Precordillera disminuyen los rasgos de la cara y aumentan los rasgos de la base, mientras que en el NE de Patagonia ocurre un proceso inverso. En la figura 40 los promedios de las frecuencias permiten observar un patrón que varía de manera inversa entre la región Pericordillerana y el NE de Patagonia para las variables Hiperostóticas y Vasos y Nervios.

De esta manera, la configuración de los promedios en las frecuencias obtenidos para cada combinación de circunstancias consideradas (ubicación tiempo-espacio de cada muestra), permiten suponer que las diferencias observadas, a nivel epigenético craneofacial, han sido producto de la interacción de un conjunto de factores. En primer lugar, el papel de las diferentes dietas entre los grupos cazadores-recolectores y los grupos agricultores, o fuertemente influenciado por la agricultura, pone en relevancia el rol la alimentación (en el contexto de la influencia medio ambiental), para el desarrollo de la variación epigenética craneofacial. Por un lado, el aporte diferencial, de elementos nutricios en comparación a los de los grupos cazadores – recolectores (Saunders, 1989) y por otro lado los aspectos mecánicos, vinculados a los movimientos y su intensidad en el proceso masticatorio, como estímulo mecánico para el desarrollo de las variable epigenética craneofacial (Moss, 1997). En segundo lugar, cabe destacar que la

² Dado que los arreglos de variables correspondientes tanto a la bóveda como hiperostóticos están formados en gran medida por los huesos wormianos, los mismos fueron excluidos de esta comparación.

³ Para una mejor explicación ver acápite 9.1.3.

existencia de diferencias en ciertos atributos morfológicos, tales como el tamaño del cráneo, pueden ser considerados como un factor que influencia en la expresión de la variación de algunos rasgos epigenéticos craneofaciales (Hauser y De Stefano, 1989). Como se observa en el acápite 9.1.4. los resultados obtenidos muestran que hay diferencias significativas en la expresión de variables hiperostóticas y vasos y nervios. Las variables hiperostóticas se encuentran presentes en cráneos con promedio de tamaños mayor y los vasos y nervios para los de menor tamaño. En estos últimos años, estudios sobre la relación entre tamaño y robustez⁴, han permitido confirmar la existencia de una asociación significativa entre ambos fenómenos (Lahr y Wright, 1996; Rosas y Bastir, 2002), reportándose la existencia de elevados niveles de robustez entre las poblaciones de cazadores-recolectores de Patagonia durante el Holoceno tardío (Lahr 1995; Lahr y Wright 1996; Gonzalez-José 2003), siendo una de las principales hipótesis, el papel cumplido por las adaptaciones al clima frío, propio de región Patagónica (Bernal et al. 2006). Así, se podría establecer que ciertas condiciones medio ambientales, en este caso el clima frío, puede ser también un factor importante al momento de inhibir o estimular el desarrollo de ciertas variables epigenéticas craneofaciales.

⁴ La robustez es definida como el grado de desarrollo de superestructuras del cráneo (De Azevedo et al. 2010)

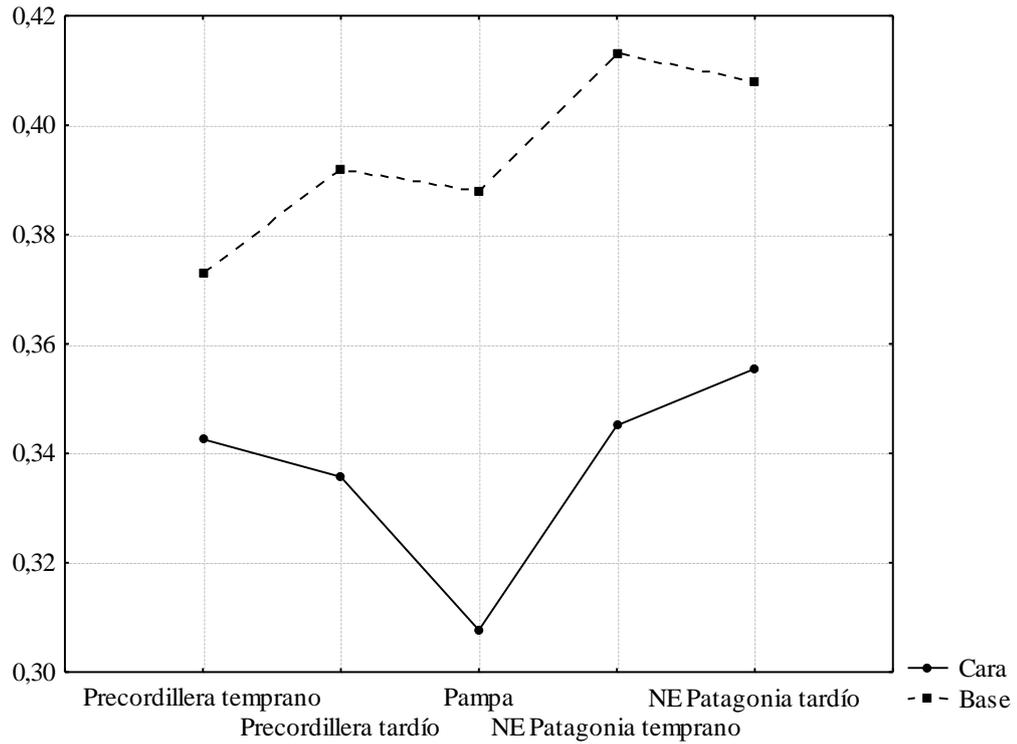


Figura 39. Distribución de los promedios de las frecuencias en las variables a partir del arreglo por región, considerando la diferenciación temporal.

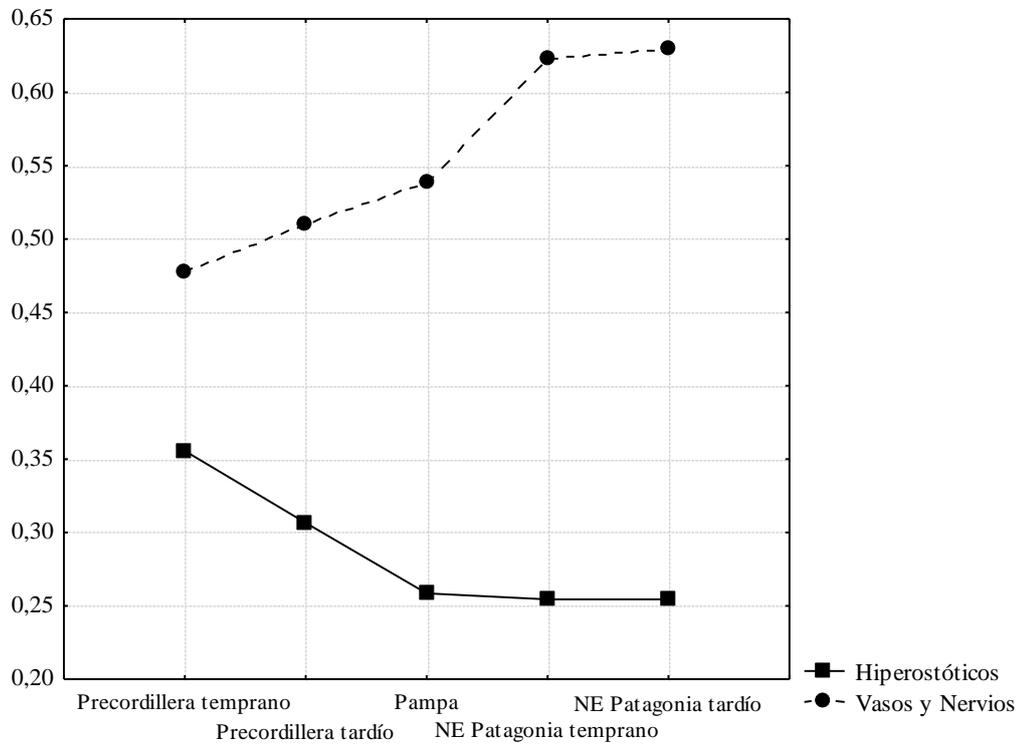


Figura 40. Distribución de los promedios de las frecuencias en las variables a partir del arreglo por origen ontogénico, considerando la diferenciación temporal.

11.2.2.3. El ajuste de los modelos de diseño

Los resultados obtenidos en los análisis de asociación (Mantel), entre las distancias epigenéticas craneofaciales y los diferentes modelos de diseño, permiten observar que la variación epigenética craneofacial, se asocia significativamente sólo con tres de los modelos de diseño. El primero de estos, es el modelo de poblamiento por dos vías (Figura 20; Tabla 28), luego el modelo de poblamiento por dos vías con diferenciación andina (Figura 21; Tabla 29) y el tercer modelo es el económico-adaptativo (Figura 22; Tabla 30). Su principal característica es la existencia de tres conglomerados entre el este (Pampa, Delta y litoral atlántico patagónico) y el oeste (área pericordillerana). En términos interpretativos, este grado de asociación entre las distancias epigenéticas craneofaciales y los tres primeros modelos, dan un fuerte sustento a la idea, sobre que la dinámica en este tipo de rasgos, está asociada de manera significativa a factores medio ambientales y estrategias de supervivencia.

Cabe destacarse que para el caso de las distancias biológicas, calculadas desde los huesos wormianos, los valores no son ponderados ya que los mismos son marcadamente influenciados por la deformación artificial del cráneo, práctica habitual entre las poblaciones en estudio (ver apartado 9.1.3.).

En el caso de los restantes modelos, estos no poseen asociación significativa. El modelo regional y de aislamiento geográfico (Figura 23; Tabla 31), está formulado sobre la base de un conjunto de relaciones interpoblacionales hipotéticas. Esto ha permitido plantear vínculos, entre las muestras en estudio, tendientes a ponderar algunas relaciones y desestimar otras. Un ejemplo claro de esta situación puede estar dado por la manera en que se asocian las muestras del noroeste de Argentina (NOA) con las del norte de Chile (NCHIL) en este modelo, o la marcada diferenciación entre los conglomerados de la región pampeana y el norte de Patagonia. En ambos casos el planteo se desarrolla en total desacuerdo con los resultados obtenidos para este trabajo y otros antecedentes sobre el tema.

En los modelos de Araucanización de Cuyo, Pampa y norte de Patagonia (Figura 24; Tabla 32) y en el modelo de Araucanización con diferenciación temporal (Figura 30; Tabla 33) el proceso de migración, de estas poblaciones trasandinas (uno de los mejores documentados en la historia de los pueblos originarios de América), debería estar reflejado en los resultados obtenidos. Sin embargo, encontramos en los resultados un patrón esperado para el área pericordillerana y una menor asociación con los conglomerados de Pampa y norte de Patagonia. El caso de la Araucanización, a la luz de

la evidencia epigenética craneofacial, podría ser interpretado como un evento realizado en dos etapas. Una primera etapa, que podríamos denominar como Araucanización pericordillerana, es mucho más temprana que en la región pampeana (Mena, 1998) y se caracterizó por un flujo sostenido, con poblaciones agricultoras del norte, a través de un nicho ecológico similar. Una segunda etapa, fue la Araucanización de la región pampeana y norte de Patagonia, que a diferencia de la región pericordillerana, fue un proceso rápido, con amplia distribución geográfica, en la que se involucraron diferentes nichos ecológicos. De esta manera el impacto que tuvo este evento, sobre marcadores biológicos tales como los rasgos epigenéticos craneofaciales, no pudieron quedar expresadas en aquellas poblaciones, que habitaron las amplias llanuras de Pampa y norte de Patagonia.

12. Conclusiones

12. Conclusiones

Se sintetizan las principales conclusiones alcanzadas durante el presente trabajo de Tesis:

- a) Los análisis previos de depuración han mostrado que la influencia del sexo no es significativa en la expresión de este tipo de variables. Los análisis de asociación entre el tamaño del cráneo y variables epigenéticas craneofaciales muestran que existen diferencias significativas en el tamaño del cráneo para los siguientes rasgos epigenéticos craneofaciales: Hueso Coronal, Canal Condilar, Foramen Oval Incompleto, Puente Pterigo Alar, Foramen Mastoideo, Prominencia Mandibular y Espina Troclear.
- b) Con respecto a la deformación artificial de la bóveda del cráneo, ha sido corroborada su influencia en la frecuencia de aparición de variables epigenéticas craneofaciales y que dicha influencia se acentúa con el grado de deformación.
- c) Los análisis de afinidades biológicas realizados a partir de diferentes arreglos de variables epigenéticas demuestran que, en algunos casos se produce una distorsión en la manera en que se presentan los resultados obtenidos. Para las variables de la bóveda craneana y los huesos wormianos es clara la influencia de la deformación artificial de la bóveda, en la manifestación de sus frecuencias por poblaciones.
- d) Los análisis de correlación muestran escasa asociación entre este tipo de datos y los verificados para distancias moleculares en poblaciones actuales y distancias geográficas de las poblaciones en estudio.
- e) Los análisis de correlación, entre las distancias epigenéticas craneofaciales y diferentes matrices de diseño, muestran una fuerte asociación vinculada a aquellos modelos que describen las principales vías migratorias, para el poblamiento del sector meridional de América del Sur y el modelo económico adaptativo.

- f) El papel de la Araucanización, en el proceso de estructuración biológica, para la porción meridional de América del sur, ha ejercido una influencia, que desde el punto de vista epigenético craneofacial, puede ser registrado, en aquellos sectores en los que el mismo fue desarrollado de forma sostenida como es el caso de las muestras que forman el conglomerado pericordillerano.

- g) La Araucanización para el norte de Patagonia y Pampa, fue un evento excepcionalmente documentado, que dado sus características (rápida expansión en un amplio espacio geográfico), no pudo ser reflejado en la estructuración de la variabilidad epigenética craneofacial para las muestras de estas regiones.

Bibliografía

- Ameghino F. 1876 [1914]. El hombre cuaternario en la Pampa. Primeros trabajos científicos. En: Torcelli A. editor. Obras Completas. Vol. 2. La Plata: Taller de Impresiones Oficiales.
- Ameghino F. 1880. La antigüedad del hombre en el Plata. París-Buenos Aires: G. Masson-Igon Editores.
- Ameghino F. 1884. Filogenia. Principios de clasificación transformista basados sobre leyes naturales y proporciones matemáticas. Buenos Aires: Félix Lajouane Editor.
- Ameghino F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé Supérieur et du Tertiaire de Patagonia, avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. Anales del Museo Nacional de Buenos Aires. Serie 3, VIII:1-508.
- Anton SC. 1989. Intentional cranial vault deformation and induced changes of the cranial base and face. *Am J Phys Anthropol* 79(2):253-267.
- Anton SC, Weinstein KJ. 1999. Artificial cranial deformation and fossil Australians revisited. *J Hum Evol* 36:195-209.
- Aparicio F de. 1933. Viaje preliminar de exploración en el territorio de Santa Cruz. Publicaciones del Museo Antropológico y Etnográfico de la Facultad de Filosofía y Letras. Universidad de Buenos Aires. Serie A, 3:71-92.
- Atchley WR, Hall BK. 1991. A model for the development and evolution of complex morphological structures. *Biological Reviews* 66(2):101-157.
- Austral AG. 1971. El yacimiento arqueológico Vallejo en el noroeste de la provincia de La Pampa. Contribución a la sistematización de la prehistoria y arqueología de la región pampeana. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* V(2):49-152.
- Baffi EI, Berón M. 1992. Los restos óseos humanos de Tapera Moreira (La Pampa), y la deformación artificial en la región pampeana. *Análisis tentativo. Palimpsesto* 1:25-36.
- Baffi EI, Cocilovo JA. 1989-1990. Evaluación del impacto ambiental en una población prehistórica: el caso de Las Pirguas (Salta, Argentina). *Revista de Antropología* 4(8):39-43.
- Bailliet G, Rothhammer F, Carnese FR, Bravi CM, Bianchi NO. 1994. Founder mitochondrial haplotypes in Amerindian populations. *Am J Hum Genet* 54:27-33.
- Barnes E. 1994. Developmental defects of the axial skeleton in paleopathology. Colorado: University Press of Colorado.
- Barrientos G. 1997. Nutrición y dieta de las poblaciones aborígenes prehispánicas del Sudeste de la región pampeana. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina.
- Batista O, Kolman CJ, Bermingham E. 1995. Mitochondrial DNA diversity in the Kuna amerindis in Panamá. *Hum Mol Genet* 4:921-929.
- Bedregal P, Shand B, Santos MJ, Ventura-Juncá P. 2010. Aportes de la epigenética en la comprensión del desarrollo del ser humano. *Rev méd Chile* 138(3):366-372.

- Beecher RM, Corruccini RS, Freeman M. 1983. Craniofacial correlates of dietary consistency in a nonhuman primate. *J Craniofac Genet Dev Biol* 3(2):193-202.
- Bekoff A. 1981 Behavioral embryology of birds and mammals: neuroembryological studies of the development of motor behavior. En: Immelmann K, Barlow GW, Petrinovitch L, Main M, editores. Behavioral development: the riefels interdisciplinary project. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bergen AW, Wang C-Y, Tsai J, Jefferson K, Dey C, Smith KD, Park SC, Tsai SJ, Goldman D. 1999. An asian-native american paternal lineage identified by RPS4Y resequencing and by microsatellite haplotyping. *Ann Hum Genet* 63:63-80.
- Bernal V, Gonzalez P, Perez I, Del Papa M. 2004. Evaluación del error intraobservador en bioarqueología. *Intersecciones en Antropología* 5:129-140.
- Bernal V, González PN, Perez SI, Pucciarelli HM. 2008. Entierros humanos del noreste de Patagonia: nuevos fechados radiocarbónicos. *Magallania* 36(2):125-134.
- Bernal V, Perez SI, Gonzalez PN. 2006. Variation and causal factors of craniofacial robusticity in Patagonian hunter-gatherers from late Holocene. *Am J Hum Biol* 18:748-765.
- Berón MA, Baffi EI. 2003. Procesos de cambio cultural en los cazadores recolectores de la provincia de La Pampa, Argentina. *Intersecciones en Antropología* 4:29-43.
- Berry AC, Berry RJ. 1967. Epigenetic variation in the human cranium. *J Anat* 101(2):361-379.
- Berry RJ, Searle AG. 1963. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton. *Proceedings of the Zoological Society of London* 140(4):577-615.
- Bertelli D. 1892. Forami mentonieri nell'uomo ed in altri mamiferi. *Monitore Zoologico Italiano* 3:52-55.
- Bertoni B, Figueiro G, Cabans G, McDonough JE, Bluteau C, Merriwether D, Sans M. 2004. Primerassecuencias de ADN mitocondrial de indígenas prehistóricos del Uruguay. En: Beovide L,
- Barreto I, Curbelo C, editores. X Congreso Uruguayo de Arqueología: La arqueología uruguayana ante los desafíos del nuevo siglo. Montevideo: CD-RomMultimedia Didáctico.
- Bianchi MM. 2007. El cambio climático durante los últimos 15.000 años en Patagonia norte: reconstrucciones de la vegetación en base a polen y carbón vegetal sedimentario. Universidad Nacional del Comahue: *Boletín Geográfico*. p 39-53.
- Bianchi NO, Bailliet G, Bravi CM, Carnese RF, Rothhammer F, Martínez-Marignac VL, Pena SDJ. 1997. Origin of amerindian Y-chromosomes as inferred by the analysis of six polymorphic markers. *Am J Phys Anthropol* 102(1):79-89.
- Bianchi NO, Martínez Marignac VL. 2001. Aporte de la genética y antropología molecular a los derechos de los indígenas argentinos por la posesión de tierras. En Tinant EL, editor. *Genética y Justicia*. Consejo Departamental La Plata. Instituto de Estudios Judiciales. Suprema Corte de Justicia de la Provincia de Buenos Aires.
- Bird J. 1938. Antiquity and migrations of the early inhabitants of Patagonia. *The Geographical Review* 28:250-275.

- Bird J. 1983. Enterratorios paleoindios con cremación en las cuevas de Pali Aike y Cerro Sota en Chile meridional. *Anales del Instituto de la Patagonia* 14:55-65.129
- Blumenbach JF. 1776. *De generis humani varietate nativa liber. Cvm figvris aeri incis.* Göttingen: Vandenhoeck.
- Bolnick DA, Smith DG. 2003. Unexpected patterns of mitochondrial DNA variation among native americans from the Southeastern United States. *Am J Phys Anthropol* 122(4):336-354.
- Bonato SL, Salzano FM. 1997a. 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.
- Bonato SL, Salzano FM. 1997b. Diversity and age of the four major mtDNA haplogroups, and their implications for the peopling of the New World. *Am J Hum Genet* 61:1413-1423.
- Bonner JT. 1988. *The evolution of complexity by means of natural selection.* Princeton: Princeton University Press.
- Bookstein FL. 1989. Principal warps: Thin-plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 11:567-585.
- Bookstein FL. 1991. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology.* Cambridge: Cambridge University Press.
- Bookstein FL. 1997. Landmark methods for forms without landmarks: localizing group differences in outline shape. *Medical Image Analysis* 1:225-243.
- Bookstein FL, Streissguth AP, Sampson PD, Connor PD, Barr HM. 2002. Corpus callosum shape and neuropsychological deficits in adult males with heavy fetal alcohol exposure. *Neuroimage* 15(1):233-251.
- Bórmida M. 1950. Cementerios indígenas prehispánicos en la zona de la Laguna del Juncal. *Anales del Museo Nahuel Huapi* 2:101-108.
- Bórmida M. 1953-54. Los antiguos Patagones. Estudio de craneología. *Runa* VI(1-2):55-96.
- Borrero LA. 1994-1995. Arqueología de la Patagonia. *Palimpsesto* 4:9-69.
- Borrero LA. 2001. *El poblamiento de la Patagonia.* Buenos Aires: Emecé Editores S.A.
- Borrero LA. 2003. Taphonomy of the Tres Arroyos 1 rockshelter, Tierra del Fuego, Chile. *Quaternary International* 109-110:87-93.
- Borromei AM, Nami H. 2000. Contribución a la paleoecología de la cuenca del río Chico en el extremo sur de la provincia de Santa Cruz: el aporte de la palinología. *Arqueología Contemporánea* 6:105-122.
- Bortolini MC, Salzano FM, Thomas MG, Stuart S, Nasanen SP, Bau CH, Hutz MH, Layrisse Z, Petzl- Eler ML, Tsuneto LT, Hill K, Hurtado AM, Castro-de-Guerra D, Torres MM, Groot H, Michalski R, Nymadawa P, Bedoya G, Bradman N, Labuda D, Ruiz-Linares A. 2003. Y-chromosome evidence for differing ancient demographic histories in the Americas. *Am J Hum Genet* 73(3):524-539.
- Bradley RS. 1985. *Quaternary paleoclimatology: methods of paleoclimatic reconstruction.* Londres: Allen & Unwin Inc.

- Broca P. 1878. Sur des crânes et des objets d'industrie provenant des fouilles de M. Ber à Tiahuanaco (Pérou). *Bulletins de la Société d'anthropologie de Paris* 1(1-2):230-235.
- Broca P. 1879. Sur un mode peu connu de déformation toulousaine. *Bulletins de la Société d'anthropologie de Paris* 2(2):699-701.
- Brown MD, Hosseini SH, Torroni A, Bandelt HJ, Allen JC, Schurr TG, Scozzari R, Cruciana F, Wallace DC. 1998. mtDNA haplogroup X: an ancient link between Europe/Western Asia and North America? *Am J Hum Genet* 63:1852-1861.
- Buisktra JE, Ubelaker DH. 1994. Standards for data collection from human skeletal remains. *Arkansas Archaeological Survey Research Series N° 44*.
- Cabrera AL. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. Tomo II. Fascículo 1. Buenos Aires: ACME. p 1-85*.
- Cabrera AL, Willink A. 1973. Biogeografía de América Latina. *Monografías Científicas de la OEA* 13:83-96.
- Campbell L. 1988. Review of "Language in the Americas" by Joseph H. Greenberg. *Language* 64:591-615.
- Cardich A, Cardich L, Hajduk A. 1973. Secuencia arqueológica y cronológica radiocarbónica de la Cueva 3 de Los Toldos (Santa Cruz, Argentina). *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 7:85-123.
- Casamiquela RM. 1969. Pruebas etnohistóricas de la filiación tehuelche septentrional de los Querandíes. Un nuevo panorama etnológico del área pan-pampeana y patagónica adyacente. Santiago de Chile: Ministerio de Educación. Dirección de Bibliotecas y Museos.
- Casamiquela RM. 1990. Los pueblos indígenas. *Ciencia Hoy* 2(7):18-28.
- Castro V, Tarragó M. 1992. Los inicios de la producción de alimentos en el cono sur de América. *Revista de Arqueología Americana* 6:91-124.
- Cavalier-Smith T. 2000. Membrane heredity and early chloroplast evolution. *Trends in Plant Sciences* 5:174-182.
- Cavalier-Smith T. 2004. The membranome and membrane heredity in development and evolution. En: Horner DS, Hirt RP, editores. *Organelles, genomes and eukaryote phylogeny an evolutionary synthesis in the age of genomics*. London: Taylor and Francis. p 335-352.
- Cigliano ME, Schmitz P, Caggiano MA. 1971. Sitios cerámicos prehispánicos en la costa septentrional de provincia de Buenos Aires y de Salto Grande, Entre Ríos. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas CXCI(III-IV):129-191*.
- Clapperton CM. 1993. *Quaternary geology and geomorphology of south America*. Amsterdam: Elsevier Science Publishers.
- Cochran W, Cox GM. 1997. *Diseños experimentales*. México: Editorial Trillas.
- Cocilovo JA. 1975. Estudio de dos factores que influyen la morfología craneana en una colección andina: el sexo y la deformación artificial. *Revista del Instituto de Antropología Serie* 3, 2:197-212.

- Cocilovo JA, Di Rienzo J. 1984-1985. Un modelo biológico para el estudio del poblamiento prehispánico del territorio argentino. Correlación fenético-espacial. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 16(N.S.):119-135.
- Cocilovo JA, Neves WA. 1988-1989. Afinidades biológicas entre las poblaciones prehistóricas del litoral del Brasil y de Argentina. Primera aproximación. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 17(2):31-56.
- Cocilovo JA, Varela HH, Valdano SG. 2001. Estructura de la población antigua de la Quebrada de Humahuaca. En: Berberían EE, Nielsen AE, editores. *Historia argentina prehispánica*. Córdoba. Argentina: Editorial Brujas. p 264-287.
- Colantonio S. 1981. Craneología indígena de San Blas e Isla Gama (Pcia. de Bs. As.). *Publicaciones del Instituto de Antropología* 37:31-48.
- Coronato A, Salemme M, Rabassa J. 1999. Palaeoenvironmental conditions during the early peopling of Southernmost south America (Late glacial-Early Holocene, 14-8 ka B.P.). *Quaternary International* 53/54:77-92.
- Corruccini RS. 1974. An examination of the meaning of cranial discrete traits for human skeletal biological studies. *Am J Phys Anthropol* 40:425-446.
- Corruccini RS. 1976. The interaction between nonmetric and metric cranial variation. *Am J Phys Anthropol* 44(2):285-294.
- Crawford MA. 1998. *The origins of native americans. Evidence from anthropological genetics*. New York: Cambridge University Press.
- Crick FHC. 1958. On protein synthesis. The biological replication of macromolecules. *Symposium of the Society of Experimental Biology* 12:138-163.
- Cheverud JM, Buikstra JE, Twichell E. 1979. Relationship between non-metric skeletal traits and cranial size and shape. *Am J Phys Anthropol* 50(2):191-198.
- Cheverud JM, Kohn LAP, Konigsberg LW, Leigh SR. 1992. Effects of fronto-occipital artificial cranial vault modification on the cranial base and face. *Am J Phys Anthropol* 88(3):323-345.
- Darwin CR. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray.
- de Gomara FL. 1554. *Historia general de la conquista de México*. México: Juan Millares Ostos.
- Dejean CB, Keyser-Tracqui C, Crubézy E, Blandin P, Dugoujon JM, Ludes B, Avena S, Goicoechea AS, Carnese FR. 2005. ADN antiguo en restos esqueléticos precolombinos de Pampa Grande, Prov. de Salta, Argentina. *Rev Arg Antrop Biol* 7(1):58.
- de Las Casas FB. 1875-1876. *Historia de las Indias*. Madrid: M. Ginesta.
- Delgado-Calle J; Garmilla P, Riancho JA. 2012. Do epigenetic marks govern bone mass and homeostasis? *Curr Genomics* 13:252-263.
- Demarchi DA, Panzetta-Dutari GM, Motran CC, Basualdo MA, Marcellino AJ. 2001. Mitochondrial DNA haplogroups in Amerindian populations from the Gran Chaco. *Am J Phys Anthropol* 115:199-203.

- Dembo A, Imbelloni J. 1938. Deformaciones intencionales del cráneo de carácter étnico. Buenos Aires: J. Anesi. de Sahagún B. 1558-1568. Historia general de las cosas de Nueva España. México: Editorial Porrúa.
- De Stefano GF, Macchiarelli R. 1979. Traits discontinus dans un échantillon de crânes d'habitants de la Terre de Feu. *L'Anthropologie* 83(1):105-108.
- De Stefano GF, Macchiarelli R. 1981. Caratteri metrici e non-metrici in crani di Fuegini. *Rivista di Antropologia LX I(1980-1981):139-148.*
- Del Papa MC. 2008. Estructuración espacial de la variación biológica humana en la República Argentina durante el Holoceno tardío final a través de los rasgos epigenéticos craneofaciales. *Rev Arg Antrop Biol* 10(2):21-41.
- Del Papa MC, Perez SI. 2007. The influence of artificial cranial vault deformation on the expression of cranial nonmetric traits: Its importance in the study of evolutionary relationships. *Am J Phys Anthropol* 134(2):251-262.
- Digby PGN, Kempton RA. 1987. *Multivariate analysis of ecological communities*. London: Chapman and Hall.
- Dillehay TD. 1999. The late Pleistocene cultures of south America. *Evol Anthropol* 7(6):206-216.
- Dodo Y. 1974. Nonmetrical cranial traits in the Hokkaido Ainu and the northern Japanese of recent times. *J Anthropol Soc Nippon* 82:31-51.
- Dorsey GA. 1897. Wormian bones in artificially deformed Kwakiutl crania. *Am Anthropol* A10(6):169-173.
- Fabra M. 2009. El poblamiento prehispánico de Córdoba: una interpretación a partir de evidencias bioantropológicas. Serie Tesis de Postgrado. Centro de Publicaciones Facultad de Filosofía y Humanidades. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba. Argentina.
- Fagan BM. 2001. *The little ice age: how climate made history, 1300-1850*. Santa Barbara: Basic Books.
- Fagundes NJR, Kanitz R, Eckert R, Valls ACS, Bogo MR, Salzano FM, Smith DG, Silva-Jr WA,
- Zago MA, Ribeiro-dos-Santos AK, Santos SEB, Petzl-Erler ML, Bonatto SL. 2008. Mitochondrial population genomics supports a single pre-Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas. *Am J Hum Genet* 82:583-592.
- Fagundes NJR, Ray N, Beaumont M, Neuenschwander S, Salzano FM, Bonatto SL, Excoffier LE. 2007. Statistical evaluation of alternative models of human evolution. *Proc Natl Acad Sci USA* 104(45):17614-17619.
- Falconer DS. 1965. The inheritance of liability to certain diseases, estimated from the incidence among relatives. *Ann Hum Genet* 29(1):51-76.
- Falconer DS. 1967. The inheritance of liability to diseases with variable age of onset, with particular reference to diabetes mellitus. *Ann Hum Genet* 31(1):1-20.

- Favier Dubois CM. 2002. Un suelo referible al período cálido medieval en Patagonia Austral y norte de Tierra del Fuego (Argentina). Aspectos cronológicos y paleoclimáticos. *Estudios Geológicos* 57(3-4):95-102.
- Fidalgo F, De Francesco F, Colado U. 1973. Geología superficial de las Hojas Castelli, J. M. Cobo y Monasterio (Provincia de Buenos Aires). *Actas 5° Congreso Geológico Argentino* 4:27-39.
- Fladmark KR. 1979. Routes: alternative migration corridors for early man in North America. *American Antiquity* 44:55-69.
- Flanagan JM, Pependikyte V, Pozdniakovaite N, Sobolev M, Assadzadeh A, Schumacher A, Zangeneh M, Lau L. 2006. Intra- and interindividual epigenetic variation in human germ cells. *Am J Hum Genet* 79:67-84.
- Foote M. 1993. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity. *Paleobiology* 19(4):403-419.
- Frieß M, Baylac M. 2003. Exploring artificial cranial deformation using elliptic Fourier analysis of procrustes aligned outlines. *Am J Phys Anthropol* 122(1):11-22.
- Gambier M. 1993. Prehistoria de San Juan, Argentina. San Juan: Editorial Fundación Universidad Nacional de San Juan.
- García A, Demarchi DA. 2006. Incidencia de linajes parentales amerindios en poblaciones del norte de Córdoba. *Rev Arg Antrop Biol* 8(1):57-72.
- García NO. 1994. South America climatology. *Quaternary International* 21:7-27.
- García Guraieb S. 2010. Bioarqueología de cazadores-recolectores del Holoceno tardío de la cuenca del lago Salitroso (Santa Cruz): Aspectos paleodemográficos y paleopatológicos. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Filosofía y Letras. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires. Argentina.
- Gil A. 2003. The Zea mays in the archaeological record on the frontier American: cronology and their role in the diet. *Curr Anthropol* 44(2):295-300.
- Gilbert MT, Kivisild T, Grønnow B, Andersen PK, Metspalu E, Reidla M, Tamm E, Axelsson E, Götherström A, Campos PF, Rasmussen M, Metspalu M, Higham TF, Schwenninger JL, Nathan R, De Hoog CJ, Koch A, Møller LN, Andreasen C, Meldgaard M, Villems R, Bendixen C, Willerslev E. 2008. Paleo-Eskimo mtDNA genome reveals matrilineal discontinuity in Greenland. *Science* 320(5884):1787-1789.
- Gilbert SF. 2003. The morphogenesis of evolutionary developmental biology. *Int J Dev Biol* 47(7-8):467-477.
- Glasser NF, Hambrey MJ, Aniya M. 2002. An advance of Soler Glacier, North Patagonian Icefield, at c. AD 1222-1342. *The Holocene* 12:113-120.
- Goebel T, Waters MR, Dikova M. 2003. The archaeology of Ushki Lake, Kamchatka, and the Pleistocene peopling of the Americas. *Science* 301(5632):501-505.

Goicoechea AS, Carnese FR, Dejean CB, Avena SA, Weimer TA, Franco MH, Callegari-Jacques MS, Estalote A, Simoes ML, Palatnik M, Salomoni P, Salzano FM. 2001. Genetic relationships between amerindian populations of Argentina. *Am J Phys Anthropol* 115:133-143.

Gómez LM; Páez MC, Anaya JM. 2006. Epigenética y epigenómica de la artritis reumatoide. *Revista Médica* 14(1):48-60.

Gómez Otero J, Dahinten S. 1997-1998. Costumbres funerarias y esqueletos humanos: variabilidad y poblamiento en la costa nordeste de la provincia de Chubut (Patagonia Argentina). *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología XXII-XXIII*:101-124.

Gómez Otero J, Lanata JL, Prieto A. 1998. Arqueología de la costa atlántica patagónica. *Revista de Arqueología Americana* 15:107-185.

González-José R. 2003. El poblamiento humano de la Patagonia: Análisis de la variación craneofacial en el contexto del poblamiento de América. Tesis Doctoral Inédita. Universidad de Barcelona. Barcelona. España.

González-José R, Bortolini MC. 2011. Integrating different biological evidences around some microevolutionary processes: bottlenecks and Asian-American arctic gene flow on the New World settlement. *Evolution, Education and Outreach* 4:232-243.

González-José R, Bartolini MC, Santos FR, Bonatto SL. 2008. The peopling of America: craniofacial shape variation on a continental scale and its interpretation from an interdisciplinary view. *Am J Phys Anthropol* 137(2):175-187.

González-José R, Dahinten S, Hernández M. 2001a. The settlement of Patagonia: a matrix correlation study. *Hum Biol* 73(2):233-248.

González-José R, Dahinten S, Luis M, Hernández M, Pucciarelli HM. 2001b. Craniometric variation and peopling of the Americas: R matrix analysis and matrix permutation. *Am J Phys Anthropol* 114:71.

González-José R, Dahinten SL, Luis MA, Hernández M, Pucciarelli HM. 2001c. Craniometric variation and the settlement of the Americas: testing hypotheses by means of R-matrix and matrix correlation analyses. *Am J Phys Anthropol* 116(2):154-165.

González-José R, González-Martín A, Hernández M, Pucciarelli HM, Sardi M, Rosales A, Van der Molen S. 2003. Craniometric evidence for Palaeoamerican survival in Baja California. *Nature* 425(6953):62-65.

González-José R, Hernández 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, editores. *Antropología y Biodiversidad*. Bellaterra: Ediciones Bellaterra. p 220-228.

González-Oliver A, Ascunce MS, Mulligan CJ. 2004. Comparison of Y-chromosome and mitochondrial genetic diversity in Panamanian Amerinds. *Am J Phys Anthropol Suppl* 123(38):102.

Goñi RA, Barrientos G. 2004. Poblamiento tardío y movilidad en la cuenca del lago Salitroso. En: Civalero MT, Fernández PM, Guráieb AG, editores. *Contra viento y marea: arqueología de Patagonia*. Buenos Aires: Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano.

p 313-324.

Goñi RA, Barrientos G, Cassiodoro G. 2000-2002. Condiciones previas a la extinción de las poblaciones humanas del sur de Patagonia: una discusión a partir del análisis del registro arqueológico de la cuenca del lago Salitroso. Cuadernos del INAPL 19:249-266.

Gosse L-A. 1855. Essai sur les déformations artificielles du crâne. Annales d'hygiène Publique et de Médecine Légale 2/3:317-393.

Gosse L-A. 1861. Questionnaire relatif aux déformations artificielles du crâne. BSAP 2:101-104.

Gould SJ. 1977. Ever since Darwin: reflections in Natural History. New York: WW Norton.

Gower JC. 1971. Statistical methods of comparing different multivariate analyses of the same data. En: Hodson FR, Kendall DG, Tautu P, editores. Mathematics in the archaeological and historical sciences. Edinburgh: Edinburgh University Press. p 138-149.

Gower JC. 1975. Generalized Procrustes analysis. Psychometrika 40(1):33-51.

Green WDK. 1996. The thin-plate spline and images with curving features. En: Mardia KV, Gill CA, Dryden IL, editores. Proceedings in image fusion and shape variability techniques. Leeds:Leeds University Press. p 79-87.

Greenberg JM, Turner II CG, Zegura SL. 1986. The settlement of the Americas: comparisons of linguistic, dental, and genetic evidence. Current Anthropology 27:477-497.

Griffith JS, Mahler HR. 1969. DNA ticketing theory of memory. Nature 223:580-582.

Grønnow B. 1994. Qeqertasussuk - the archaeology of a frozen Saqqaq site in Disko Bugt, West Greenland. En: Morrison D, Pillon J-L. editores. Threads of arctic prehistory: Papers in honour of William E. Taylor, Jr. Canadian Museum of Civilization. Mercury Series. Archaeological Survey of Canada Paper 149:197-238.

Grüneberg H. 1951. The genetics of a tooth defect in the mouse. Proceedings of the Royal Society of London Serie B 138:437-451.

Grüneberg H. 1963. The pathology of development; a study of inherited skeletal disorders in animals. New York: Wiley-Liss.

Haig D. 2004. The (dual) origin of epigenetics. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology LXIX:1-4.

Hall BK. 1983. Epigenetic control in development and evolution. En: Goodwin BC, Holder N, Wylie CG, editores. Development and evolution. Cambridge: Cambridge University Press. p 353- 379.

Hanihara T. 2000. Frontal and facial flatness of major human populations. Am J Phys Anthropol 111(1):105-134.

Hanihara T, Ishida H. 2001a. Os incae: variation in frequency in major human populations. J Anat 197:137-152.

Hanihara T, Ishida H. 2001b. Frequency variations of discrete cranial traits in major human populations: I. Supernumerary ossicle variations. J Anat 198:689-706.

- Hanihara T, Ishida H. 2001c. Frequency variations of discrete cranial traits in major human populations: II. Hypostotic variations. *J Anat* 198:707-725.
- Hanihara T, Ishida H. 2001d. Frequency variations of discrete cranial traits in major human populations: III. Hyperostotic variations. *J Anat* 199:251-272.
- Hanihara T, Ishida H. 2001e. Frequency variations of discrete cranial traits in major human populations: IV. Vessel and nerve related variations. *J Anat* 199:273-287.
- Hartl DL, Clark AG. 1997. Principles of populations genetics. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- Harvey W. 1651. *Exercitationes de generatione animalium*. London: Pulleyn.
- Hauser G, De Stefano GF. 1989. Epigenetic variants of the human skull. Stuttgart: Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung.
- Heath ME. 1984. The effects of rearing-temperature on body conformation and organ size in young pigs. *Comp Biochem Physiol B* 77(1):63-72.
- Hernández A. 2002. Paleoetnobotánica en el sur de Mendoza. En: Gil A, Neme G, editores. Entre montañas y desiertos: arqueología del sur de Mendoza. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Antropología, Serie Libros. p 103-118.
- Herring SW. 1993. Formation of the vertebrate face: epigenetic and functional influences. *Amer Zool* 33(4):472-483.
- Herring SW, Lakars TC. 1982. Craniofacial development in the absence of muscle contraction. *J Craniofacial Genet Dev Biol* 1(4):341-357.
- Heusser CJ. 2003. Ice age southern Andes, a chronicle of paleoecological events. *Developments in Quaternary Sciences* 3:1-240.
- Heusser CJ, Rabassa J. 1987. Cold climate episode of younger Dryas age in Tierra del Fuego. *Nature* 328:609-611.
- Hoffecker JF, Elias SA. 2007. Human ecology of Beringia. New York: Columbia University Press.
- Holland JH. 1992. Adaptation in natural and artificial systems: an introductory analysis with applications to biology, control and artificial intelligence. MIT Press/Bradford Books Edition.
- Holland JH. 1995. Hidden order. How adaptation builds complexity. Reading, MA: Addison-Wesley.
- Holliday R. 1987. The inheritance of epigenetic defects. *Science* 238(4824):163-170.
- Holliday R. 2006. Epigenetics: a historical overview. *Epigenetics* 1(2):76-80.
- Holliday R, Pugh JE. 1975. DNA modification mechanisms and gene activity during development. *Science* 187(4173):226-232.
- Holmes CE, Crass BA. 2003. Early cultural components in central Alaska: an update from Swan Point. Fairbanks: 30th Annual Meeting of the Alaska Anthropological Association.
- Horai S, Kondo R, Nakagawa-Hattori Y, Hayashi S, Sonoda S, Tajima K. 1993. Peopling of the

- Americas, founded by four major lineages of mito-chondrial DNA. *Mol Biol Evol* 10:23-47.
- Howells WW. 1973. Cranial variation in man. A study by multivariate analysis of patterns of differences among recent human populations. *Papers of the Peabody Museum of Archeology and Ethnology*. Cambridge: Harvard University.
- Hrdlička A. 1912. Artificial deformations of the human skull, with especial reference to America. Buenos Aires: Actas XVII Congreso Internacional de Americanistas. p 147-149.
- Hrdlička A. 1925. The origin and antiquity of the American Indian. Washington: Smithsonian Institution Annual Report 1923. p 481-494.
- Hubbe M, Mazziua ETA, Atui JPV, Neves W. 2003. A primeira descoberta da América. São Paulo: Sociedade Brasileira de Genética.
- Hull D. 1992. The effects of essentialism on taxonomy: Two thousand years of stasis. En: Ereshefsky M, editor. *The units of evolution. Essays on the nature of species*. Cambridge, MA: The MIT Press. p 199-225.
- Ihaka R, Gentleman R. 1996. R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5(3):299-314.
- Imbelloni J. 1923. Habitantes neolíticos del Lago Buenos Aires. Documento para la Antropología Física de la Patagonia Austral. *Revista del Museo de La Plata* XXVII:85-160.
- Imbelloni J. 1924-1925. Deformaciones intencionales del cráneo en Sudamérica. Parte III. Polígonos craneanos aberrantes. *Revista del Museo de La Plata* XXVIII:329-407.
- Imbelloni J. 1937. Fuéguidos y Láguídos. Posición actual de la raza paleo-americana o de Lagoa Santa. *Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* XXXIX:6-103.
- Iriondo M. 1998. Loess in Argentina: Temperate and tropical. Excursion Guide N°3. Province of Entre Ríos. *Internacional Union for Quaternary Reserch. Internacional Join Field Meeting*. p 1-12.
- Iriondo MH, García NO. 1993. Climatic variations in the Argentine plains during the last 18,000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 101:209-220.
- Iriondo M, Kröhling D. 1995. El sistema eólico pampeano. *Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino"* 5(1):1-68.
- Ishida H, Dodo Y. 1993. Nonmetric cranial variation and the populational affinities of the Pacific peoples. *Am J Phys Anthropol* 90(1):49-57.
- Jablonka E, Lamb MJ. 2005. *Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.
- Jackson DA. 1995. PROTEST: a PROcrustean randomization TEST of community environment concordance. *Écoscience* 2(3):297-303.
- Jacob F. 1977. Evolution and tinkering. *Science* 196(4295):1161-1166.
- Johnson JR, Stafford Jr. TW, West GJ, Rockwell TK. 2007. Before and after the younger Dryas: chronostratigraphic and paleoenvironmental research at Arlington Springs, Santa Rosa Island,

- California. American Geophysical Union Joint Assembly. Acapulco. Eos 88(23). Joint Assembly Supplement. p 42A-03.
- Jorgensen R. 1994. Developmental significance of epigenetic impositions on the plant genome: A paragenetic function for chromosomes. *Developmental Genetics* 15(6):523-532.
- Joyce DJ. 2006. Chronology and new research on the Schaefer mammoth (*Mammuthus primigenius*) site, Kenosha County, Wisconsin, USA. *Quaternary International* 142-143:44-57.
- Kang MI, Kim HS; Jung YC; Kim YH; Hong SJ; Kim MK; Baek KH; Kim CC; Rhyu MG. 2007. Transitional CpG methylation between promoters and retroelements of tissue-specific genes during human mesenchymal cell differentiation. *J Cell Biochem* 102:224-239.
- Kauffman SA. 1993. *The origins of order. Self-organization and selection in evolution.* Oxford: Oxford University Press. Kerckring TT. 1670. *Spicilegium anatomicum, continens observationum anatomicarum rariorum centurian unam.* Amsterdam: Andreas Frisius.
- Klaauw CJ van der. 1948. 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. *Archives Néerlandaises de Zoologie* 9:1-176.
- Klaauw CJ van der. 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. *Archives Néerlandaises de Zoologie* 8:369-559.
- Kohn LAP, Leigh SR, Jacobs SC, Cheverud JM. 1993. Effects of annular cranial vault modification on the cranial base and face. *Am J Phys Anthropol* 90(2):147-168.
- Kolman CJ, Sambuughin N, Bermingham E. 1996. Mitochondrial DNA analysis of Mongolian populations and implications for the origin of New World founders. *Genetics* 142(4):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, Kohn LAP, Cheverud JM. 1993. Cranial deformation and nonmetric trait variation. *Am J Phys Anthropol* 90(1):35-48.
- Lagiglia HA. 2002. Arqueología prehistórica del sur mendocino y sus relaciones con el centro oeste argentino. En: Gil AF, Neme GA, editores. *Entre montañas y desiertos: arqueología del sur de Mendoza.* Buenos Aires: Sociedad Argentina de Antropología. p 43-64.
- Lahr MM. 1995. Patterns of modern human diversification: implications for Amerindian origins. *Yearb Phys Anthropol* 38(S21):163-198.
- Lahr MM. 1996. *The evolution of modern human cranial diversity: A study in cranial variation.* Cambridge: Cambridge University Press.
- Lahr MM, Foley RA. 1998. Towards a theory of modern human origins: Geography, demography, and diversity in recent human evolution. *Yearb Phys Anthropol* 107(S27):137-176.
- Lalueza-Fox C. 1996. Mitochondrial DNA haplo-groups in four tribes from Tierra del Fuego-Patagonia: inferences about the peopling of the Americas. *Hum Biol* 68:855-871.

- Lanata JL, Borrero LA. 1999. The archaeology of hunter gatherers in south America. Recent history and new directions. En: Politis GG, Alberti B, editores. *Archaeology in Latin America*. New York: Routledge. p 76-89.
- Laprida C, Orgeira MJ, García Chapori N. 2009. El registro de la pequeña edad de hielo en lagunas pampeanas. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 65(4):603-611.
- Lehmann-Nitsche R. 1907. Nouvelles recherches sur la formation Pampéenne et l'homme fossile de la République Argentine. *Revista del Museo de La Plata XIV(2ª Serie I):143-488*. 139
- Lehmann-Nitsche R. 1910. Catálogo de la Sección Antropología del Museo de La Plata. Buenos Aires: Imprenta Coni Hnos.
- Lell JT, Sukernik RI, Starikovskaya YB, Su B, Jin L, Schurr TG, Underhill PA, Wallace DC. 2002. The dual origin and Siberian affinities of native american Y chromosomes. *Am J Hum Genet* 70(1):192-206.
- Lewontin RC. 1972. The apportionment of human diversity. *Evol Biol* 6:381-398.
- Lewontin RC. 1992. *Biology as ideology: The doctrine of DNA*. New York: Harper.
- Lieberman DE, Mowbray KM, Pearson OM. 2000a. Basicranial influences on overall cranial shape. *J Hum Evol* 38:291-315.
- Lieberman DE, Ross CF, Ravosa MJ. 2000b. The primate cranial base: Ontogeny, function, and integration. *Yearbook of Physical Anthropology* 43:117-169.
- Linares Fleitas G. 2001. Escalamiento multidimensional: Conceptos y enfoques. *Revista de Investigación Operacional* 22(2):173-183.
- Livshits G, Sokal RR, Kobylansky E. 1991. Genetic affinities of jewish populations. *Am J Hum Genet* 49(1):131-146.
- Lorenz JG, Smith DG. 1996. Distribution of four founding mtDNA haplogroups among native North Americans. *Am J Phys Anthropol* 101(3):307-323.
- Lorenz JG, Smith DG. 1997. Distribution of sequence variation in the mtDNA control region of native North Americans. *Hum Biol* 69(6):749-776.
- Løvtrup S. 1981. Introduction to evolutionary epigenetics. En: Scudder GGE, Reveal JL, editores. *Evolution today*. Pittsburgh: Carnegie-Mellon University. p 139-144.
- Madrazo G. 1973. Síntesis de arqueología pampeana. *Etnia* 17:13-25.
- Madrid P, Barrientos G. 2000. La estructura del registro arqueológico del sitio Laguna Tres Reyes 1 (Provincia de Buenos Aires): nuevos datos para la interpretación del poblamiento humano del sudeste de la región pampeana a inicios del Holoceno tardío. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología XXV:179-206*.
- Malhi RS, Schultz BA, Smith DG. 2001. Distribution of mitochondrial DNA lineages among native American tribes of Northeastern North America. *Hum Biol* 73(1):17-55.
- Malvárez AI, Kandus P, Carbajo A. 2004. Distribución regional de los turbales en Patagonia (Argentina y Chile). En: Blanco DE, de la Balze VM, editores. *Los turbales de la Patagonia*.

- Bases para su inventario y la conservación de su biodiversidad. Buenos Aires: Wetlands International-América del Sur. p 23-29.
- Mandryk CAS, Josenhans H, Fedje DW, Mathewes RW. 2001. Late quaternary paleoenvironments of Northwestern North America: implications for inland versus coastal migration routes. *Quaternary Science Reviews* 20:301-314.
- Mantel NA. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27:209-220.
- Marcellino AJ. 1985. La antropología física en Argentina. En: La evolución de las ciencias en la República Argentina 1872-1972. Tomo X. Buenos Aires: Sociedad Científica Argentina. p 105-151.
- Marcellino AJ, Colantonio S. 1993. Relaciones morfológicas de los aborígenes prehispánicos del territorio argentino. VII: la región serrana de Córdoba. *Revista de Junta Provincial de Historia de Córdoba* 15:113-135.
- Marcellino AJ, Ringuélet S. 1973. Estudio antropológico físico de los restos de Tastil. En: Cigliano EM, editor. Santa Rosa de Tastil; una población preincaica argentina. Buenos Aires: Editorial Cabargón. p 405-494.
- Marcus LF. 1990. Traditional morphometrics. En: Rohlf FJ, Bookstein FL, editores. Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. Special Publication Number 2. Ann Arbor. Michigan: University of Michigan, Museum of Zoology. p 77-122.
- Martínez G, Figuerero Torres MJ. 2000. Sitio arqueológico La Petrona (Partido de Villarino, provincia de Buenos Aires): Análisis de las modalidades de entierro en el área sur pampeana. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 25:227-248.
- Martinic M. 1999. Dawsonians o Selkhar: otro caso de mestizaje aborígen histórico en Magallanes. *Anales del Instituto de la Patagonía* 27:79-88.
- Massone M. 2003. Fell 1 hunters' fire hearths in Magallanes area by the end of the Pleistocene. En: Miotti L, Salemme M, Flegenheimer N, editores. Where the south winds Blow Texas A & M University Press, College Station: Center for the Study of First Americans. p 153-159.
- Mazzanti D. 2003. Territorialidad y sociedades indígenas durante los últimos 1000 años. *Actas V Jornadas de Sociedades Indígenas Pampeanas*. Mar del Plata: LARBO. p 6-11.
- McCulloch RD, Bentley MJ, Purves RS, Hulton NRJ, Sugden DE, Clapperton CM. 2000. Climatic inferences from glacial and palaeoecological evidence at the last glacial termination, southern South America. *Journal of Quaternary Science* 15(4):409-417.
- McNemar Q. 1947. Note on the sampling error of the difference between correlated proportions or percentages. *Psychometrika* 12(2):153-157.
- Meldgaard M. 2004. Ancient harp seal hunters of disko bay. Subsistence and settlement at the Saqqaq culture site Qeqertasussuk (2400-1400 BC), West Greenland. *Meddelelser om Grønland/Monographs on Greenland, Man & Society* 30:1-189.
- Melton PE, Papihia SS, Briceno I, Bernal J, Crawford MH. 2004. mtDNA variation in Chibchan speaking groups from Sierra Nevada de Marta, northwest Colombia. *Am J Hum Biol* 16:214.

- Mena F. 1998. Middle to late Holocene adaptations in Patagonia. En: McEwan C, Borrero LA, Prieto A, editores. Patagonia. Natural history, prehistory, and ethnography at the uttermost end of the earth. London: British Museum. p 46-59.
- Mendez MG, Salceda SA. 1995. Metric and non-metric variants in prehistoric populations of Argentina. *Rivista di Antropologia (Roma)* 73:145-158.
- Mendonça OJ, Bordach MA, Garro AL. 1985. Antropología física del sitio prehistórico Potrero de Garay (Pcia. de Córdoba). *Comechingonia* 3(5):89-121.
- Menghin O. 1952. Fundamentos cronológicos de la prehistoria de Patagonia. Runa V, Buenos Aires.
- Merriwether DA, Rothhammer F, Ferrell RE. 1994. Genetic variation in the New World: ancient teeth, bone, and tissue as sources of DNA. *Experientia* 50(6):592-601.
- 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(4):411-430.
- Miotti LL, Salemme MC. 2004. Poblamiento, movilidad y territorios entre las sociedades cazadorasrecolectoras de Patagonia. *Complutum* 15:177-206.
- Mitteroecker P, Bookstein FL. 2007. The conceptual and statistical relationship between modularity and morphological integration. *Syst Biol* 56:818-836.
- Mochi A. 1910. Appunti sulla Paleoantropologia Argentina. *Archivio per l'Antropologia e la Etnologia* 40:203-254.
- Moehrle A, Paro R. 1994. Spreading the silence: epigenetic transcriptional regulation during *Drosophila* development. *Dev Genet* 15:478-484.
- Moraga M, Rocco P, Miquel J, Nervi F, Llop E, Chakraborty R, Rothhammer F, Carvalho P. 2000. Mitochondrial DNA poly-morphisms in Chilean aboriginal populations: implications for the peopling of the Southern Cone of the continent. *Am J Phys Anthropol* 113:19-29.
- Morange M. 2001. The misunderstood gene. Cambridge: Harvard University Press.
- Moreno F. 1874. Cementerios y paraderos prehistóricos de la Patagonia. *Anales Científicos Argentinos* 1:2-13.
- Moreno F. 1876. Viaje a la Patagonia septentrional. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 1:182-197.
- Morgan TH. 1932. The scientific basis of evolution. New York: W.H. Norton & Company, Inc.
- Moss ML. 1962. The functional matrix. En: Kraus BS, Reidel RA, editores. *Vistas in orthodontics*. Philadelphia: Lea and Febiger. p 85-98.
- Moss ML. 1997. The functional matrix hypothesis revisited. 4. The epigenetic antithesis and the resolving synthesis. *Am J Orthod Dentofacial Orthop* 112(4):410-417.
- Nass MM, Nass S. 1963. Intramitochondrial fibers with DNA characteristics. I. Fixation and electron staining reactions. *J Cell Biol* 19:593-611.

- Nei M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 70:3321-3323.
- Nei M. 1977. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann Hum Genet* 41:225-233.
- Neuman GK. 1942. Types of artificial cranial deformation in the eastern United States. *Am Antiq* 7:306-310.
- Neves WA, Hubbe M, Okumura MMM, González-José R, Figuti L, Eggers S, De Blasis PAD. 2005. A new early Holocene human skeleton from Brazil: implications for the settlement of the New World. *J Hum Evol* 48:403-414.
- Neves WA, Meyer D, Pucciarelli HM. 1993. The contribution of the morphology of early South and Northamerican skeletal remains to the understanding of the peopling of the Americas. *Am J Phys Anthropol Supplement* 16:150-151.
- Neves W, Meyer D, Pucciarelli H. 1996a. Early skeletal remains and the peopling of the Americas. *Revista de Antropologia. São 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, Powell JF, Ozolins EG. 1999a. Extra-continental morphological affinities of Lapa Vermelha IV, Hominid I: a multivariate analysis with progressive number of variables. *Homo* 50:263-282.
- Neves WA, Powell JF, Ozolins EG. 1999b. Extra-continental morphological affinities of Palli Aike, southern Chile. *Interciencia* 24:258-263.
- Neves WA, Pucciarelli HM. 1989. Extra-continental biological relationships of early south american human remains: a multivariate analysis. *Ciencia e Cultura* 41(6):566-575.
- Neves WA, Pucciarelli HM. 1990. The origin of 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.
- Nichols J. 1990. Linguistic diversity and the first settlement of the New World. *Language* 66:475-521.
- Noble BS. 2008. The osteocyte lineage. *Arch Biochem Biophys* 473:106-111.
- Novellino PS, Barrientos G, Perez SI, Bernal V, Béguelin M. 2003. Morfometría de las poblaciones humanas tardías del sur de Mendoza. *Rev Arg Antrop Biol* 5(1):97.
- Novellino P, Gil A, Neme G, Durán V. 2004. El consumo de maíz en el Holoceno tardío del oeste Argentino: isótopos estables y caries. *Revista Española de Antropología Americana* 34:85-110.
- Ocampo Ercilla C, Hurtado P. 2005. El poblamiento marítimo de los canales occidentales de la

Patagonia: desde Chiloé hasta Cabo de Hornos. En: Chile: País Oceánico. Chile: Ocho Libros Editores. p 567-579.

O'Loughlin VD. 2004. Effects of different kinds of cranial deformation on the incidence of wormian bones. *Am J Phys Anthropol* 123(2):146-155.

Ossenberg NS. 1970. The influence of artificial cranial deformation on discontinuous morphological traits. *Am J Phys Anthropol* 33(3):357-372.

Ossenberg NS. 1992. Native people of the American Northwest: population history from the perspective of skull morphology. En: Akazawa T, Aoki K, Kimura T, editores. *The evolution and dispersal of modern humans in Asia*. Tokyo: Okusen-sha. p 493-530.

Ossenberg NS. 1994. Origins and affinities of the native peoples of northwestern of North America: The evidence of cranial nonmetric traits. En: Bonnichsen R, Steele D, editores. *Method and theory for investigating the peopling of the Americas*. Oregon: Center for the Study of the First Americans. Oregon State University. p 79-115.

Outes F. 1907. Arqueología de San Blas (provincia de Buenos Aires). *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 16:249-273.

Outes FF. 1912. Cráneos indígenas del departamento de Gualeguaychú. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 73:5-37.

Overstreet DF. 2005. Late-Glacial ice marginal adaptation in southeastern Wisconsin. En: Bonnichsen R, Lepper BT, Stanford D, Waters MR. *Paleoamerican origins: Beyond Clovis*. Center for the Study of the First Americans. Texas A&M. University Press, College Station. p 183-195.

Paschetta C, de Azevedo S, Castillo L, Martínez-Abadías N, Hernández M, Lieberman D, González- José R. 2010. The influence of masticatory loading on craniofacial morphology: a test case across technological transitions in the Ohio Valley. *Am J Phys Anthropol* 141:297-314.

Perego UA, Angerhofer N, Pala M, Olivieri A, Lancioni H, Kashani BH, Carossa V, Ekins JE, Gomez-Carballa A, Huber G, Zimmermann B, Corach D, Babudri N, Panara F, Myres NM, Parson W, Semino O, Salas A, Woodward SR, Achilli A, Torroni A. 2010. The initial peopling of the Americas: A growing number of founding mitochondrial genomes from Beringia. *Genome Res* 20(9):1174-1179.

Peres-Neto PR, Jackson DA. 2001. How well do multivariate data sets match? The advantages of a Procrustean superimposition approach over the Mantel test. *Oecologia* 129:169-178.

Perez SI. 2003. Morfometría de poblaciones humanas prehistóricas: Una comparación de técnicas tradicionales y geométricas. *Intersecciones en Antropología* 4:121-129.

Perez SI. 2006. El poblamiento holocénico del sudeste de la región pampeana: Un estudio de morfometría geométrica craneofacial. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. Argentina.

Perez SI, Bernal V, Gonzalez PN. 2006. Differences between sliding semi-landmarks methods, in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *J Anat* 208(6):769-784.

Perez SI, Bernal V, Gonzalez PN. 2007. Morphological differentiation of aboriginal human populations from Tierra del Fuego (Patagonia): implications for south american peopling. *Am J Phys Anthropol* 133:1067-1079

- Perez SI, Bernal V, Gonzalez PN, Sardi M, Politis GG. 2009. Discrepancy between cranial and DNA data of early americans: implications for american peopling. PLoS ONE 4(5): e5746. doi:10.1371/journal.pone.0005746.
- Perez SI, Monteiro LM. 2009. Non-random factors in modern human morphological diversification: a study of craniofacial variation in southern south american populations. Evolution 63:978-993.
- Pigafetta A. 1998. Noticia del primer viaje en torno al mundo. Valencia: Ediciones Grial.
- Pinhasi R, von Cramon-Taubadel N. 2009. Craniometric data supports demic diffusion model for the spread of agriculture into Europe. PLoS ONE 4(8):e6747. doi:10.1371/journal.pone.0006747.
- Pitulko VV, Nikolsky PA, Girya EY, Basilyan AE, Tumskoy VE, Koulakov SA, Astakhov SN, Pavlova EY, Anisimov MA. 2004. The Yana RHS site: humans in the Arctic before the last glacial maximum. Science 303(5654):52-56.
- Planella MT, Tagle BA. 2004. Inicios de presencia de cultígenos en la zona central de Chile, períodos Arcaico y Alfarero temprano. Chungará 36:387-399.
- Politis G. 1984. Climatic variations during historical times in eastern Buenos Aires pampas, Argentine. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 2:133-161.
- Politis G. 1988. Paradigmas, modelos y métodos en la arqueología de la Pampa Bonaerense. En: Yacobaccio H, editor. Arqueología Argentina Contemporánea. Buenos Aires: Ediciones Búsqueda. p 59-107.
- Politis G, Martínez G, Bonomo M. 2004. Revisión del sitio Zanjón Seco 2 (Área Interserrana Bonaerense) en base a nuevos datos y análisis. En: Gradín C, Oliva F, editores. La región Pampeana -su pasado arqueológico-. Rosario: Universidad Nacional de Rosario. p 73-88.
- Politis GG, Prates L, Perez SI. 2009. El poblamiento de América. Arqueología y bioantropología de los primeros americanos. Buenos Aires: Colección Ciencia Joven 35-EUDEBA.
- Polly DP. 2004. On the simulation of the evolution of morphological shape: Multivariate shape under selection and drift. Palaeontologia Electronica 7(2):1-28.
- Powell JF, Neves WA. 1999. Craniofacial morphology of the first Americans: Pattern and process in the peopling of the New World. Yearb Phys Anthropol 110(S29):153-188.
- Prado JL, Menegaz AN, Tonni EP, Salemme MC. 1987. Los mamíferos de la fauna local Paso Otero (Pleistoceno tardío), Provincia de Buenos Aires. Aspectos paleoambientales y bioestratigráficos. Ameghiniana 24(3-4):217-233.
- Prevosti FJ, Bonomo M, Tonni EP. 2004. La distribución de *Chrysocyon brachyurus* (Illiger, 1811) (Mammalia: Carnívora: Canidae) durante el holoceno en la argentina: implicancias paleoambientales. Mastozoología Neotropical. Journal of Neotropical Mammalogy 11(1):27-43.
- Prieto AR. 1996. Late quaternary vegetational and climatic changes in the Pampa grassland of Argentina. Quaternary Research 45:73-88.

- Pucciarelli HM. 1974. The influence of experimental deformation on neurocranial Wormian bones in rats. *Am J Phys Anthropol* 41(1):29-37.
- Pucciarelli HM. 2004. Migraciones y variaciones craneofacial humana en América. *Complutum* 15:225-247.
- Pucciarelli HM, Neves WA, González-José R, Sardi ML, Ramirez Rozzi F, Struck A, Bonilla MY. 2006. East-West cranial differentiation in human pre-columbian populations of south America. *HOMO* 57(2):133-150.
- Quatrefages A de. 1879. L'Homme fossile de Lagoa-Santa (Bresil) et ses descendants actuels. *Cong Anthropol de Moscou* 3:321-402. (1881. Also in *Comptes-Rendus* 93(22):882-884).
- Raff RA, Kaufman TC. 1983. *Embryos, genes, and evolution: The developmental-genetic basis of evolutionary change*. New York: Macmillan Publishing.
- Rakyan VK, Beck S. 2006. Epigenetic variation and inheritance in mammals. *Curr Opin Genet Dev* 16(6):573-577.
- Rasmussen M, Li Y, Lindgreen S, Pedersen JS, Albrechtsen A, Moltke I, Metspalu M, Metspalu E, Kivisild T, Gupta R, Bertalan M, Nielsen K, Gilbert MT, Wang Y, Raghavan M, Campos PF, Kamp HM, Wilson AS, Gledhill A, Tridico S, Bunce M, Lorenzen ED, Binladen J, Guo X, Zhao J, Zhang X, Zhang H, Li Z, Chen M, Orlando L, Kristiansen K, Bak M, Tommerup N, Bendixen C, Pierre TL, Grønnow B, Meldgaard M, Andreassen C, Fedorova SA, Osipova LP, Higham TF, Ramsey CB, Hansen TV, Nielsen FC, Crawford MH, Brunak S, Sicheritz-Pontén T, Villems R, Nielsen R, Krogh A, Wang J, Willerslev E. 2010. Ancient human genome sequence of an extinct Palaeo-Eskimo. *Nature* 463(7282):757-762.
- Ray N, Wegmann D, Fagundes NJ, Wang S, Ruiz-Linares A, Excoffier L. 2009. A statistical evaluation of models for the initial settlement of the american continent emphasizes the importance of gene flow with Asia. *Mol Biol Evol* 27(2):337-345.
- Relethford JH. 1994. Craniometric variation among modern human populations. *Am J Phys Anthropol* 95:53-62.
- 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(3):249-270.
- Relethford JH, Lees FC. 1982. The use of quantitative traits in the study of human population structure. *Yearbook of Physical Anthropology* 25:113-132.
- Reyment RA, Blackith RE, Campbell NA. 1984. *Multivariate morphometrics*. New York: Academic Press.
- Ribiero-dos-Santos AKC, Santos SEB, Machado AL, Guapindaia V, Zago MA. 1996. Heterogeneity of mitochondrial DNA haplotypes in Pre-Columbian natives of the Amazon region. *Am J Phys Anthropol* 101(1):29-37.
- Richtsmeier JT, Cheverud JM, Buikstra JE. 1984. The relationship between cranial metric and

- nonmetric traits in the rhesus macaques from Cayo Santiago. *Am J Phys Anthropol* 64(3):213-222. Riggs AD. 1975. X inactivation, differentiation, and DNA methylation. *Cytogenet Cell Genet* 14:9-25.
- Rohlf FJ. 1990a. Morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematic* 21:299-316.
- Rohlf FJ. 1990b. Rotational fit (Procrustes) methods. En: Rohlf FJ, Bookstein FL, editores. *Proceedings of the Michigan Morphometric Workshop. Special Publication N° 2*. Ann Arbor, Michigan: University of Michigan Museum of Zoology. p 227-236.
- Rohlf FJ. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. En: Marcus LF, Bello E, García-Valdecasas A, editores. *Contributions to Morphometrics. Madrid: Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales* 8. p 131-159.
- Rohlf FJ. 1996. Morphometric spaces, shape components and the effects of linear transformations. En: Marcus LF, Corti M, Loy A, Slice D, Naylor G, editores. *Advances in Morphometrics*. New York: Plenum Press. p 117-129.
- Rohlf FJ. 1998. On application of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny. *Systematic Biology* 47:147-158.
- Rohlf FJ. 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of Classification* 16:197-223.
- Rohlf FJ. 2000. Statistical power comparisons among alternative morphometric methods. *Am J Phys Anthropol* 111:463-478.
- Rohlf FJ. 2006. tps serie softwares. Disponible en <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Rohlf FJ, Bookstein FL. 2003. Computing the uniform component of shape variation. *Syst Biol* 52(1):66-69.
- Rohlf FJ, Marcus LF. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution* 8:129- 132.
- Rohlf FJ, Slice DE. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool* 39:40-59.
- Roseman CC. 2004. Detecting interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form by using matched molecular and morphometric data. *Proc Natl Acad Sci USA* 101:12824-12829.
- Rothhammer F, Cocilovo JA, Quevedo S. 1984. El poblamiento temprano de Sudamérica. *Chungará* 13:99-108.
- Roux W. 1894. The problems, methods, and scope of developmental mechanics. En: Maienschein JM, editor. *Defining biology. Biological lectures delivered at the Marine Biological Laboratory of Woods Hole*. Boston: Woods Hole. p 149-190.
- Ruiz-Linares A, Ortiz-Barrientos D, Figueroa M, Mesa N, Munera JG, Bedoya G, Velez ID, Garcia LF, Perez-Lezaun A, Bertranpetit J, Feldman MW, Goldstein DB. 1999. Microsatellites provide evidence for Y chromosome diversity among the founders of the New World. *Proc Natl Acad Sci USA* 96:6312-6317.

- Sampson PD, Bookstein FL, Sheehan FH, Bolson EL. 1996. Eigenshape analysis of left ventricular outlines from contrast ventriculograms. En: Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor GJP, Slice DE, editores. *Advances in morphometrics*. New York: Plenum Press. p 211-234.
- Sanguinetti de Bórmida AC. 1999. Proyecto norpatagonia. Arqueología de la costa septentrional. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias de Buenos Aires*: 1-35.
- Santos FR, Pandya A, Tyler-Smith C, Pena SDJ, Schanfield M, Leonard WR, Osipova L, Crawford MH, Mitchell RJ. 1999. The central Siberian origin for native American Y chromosomes. *Am J Hum Genet* 64:619-628.
- Sardi ML, Ramírez Rozzi F, González-José, R, Pucciarelli HM. 2005. South Amerindian craniofacial morphology: Diversity and implications for Amerindian evolution. *Am J Phys Anthropol* 128(4):747-756.
- Saunders SR. 1989. Nonmetric skeletal variation. En: İşcan MY, Kennedy KAR, editores. *Reconstruction of life from the skeleton*. New York: Alan R. Liss. p 95-108.
- 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(3):381-402.
- Schillaci MA, Froehlich JW. 2001. Nonhuman primate hybridization and the taxonomic status of Neanderthals. *Am J Phys Anthropol* 115(2):157-166.
- Schillaci MA, Irish JD, Wood CCE. 2009. Further analysis of the population history of ancient Egyptians. *Am J Phys Anthropol* 139(2):235-243.
- Schroeder KB, Jakobsson M, Crawford MH, Schurr TG, Boca SM, Conrad DF, Tito RY, Osipova LP, Tarskaia LA, Zhadanov SI, Wall JD, Pritchard JK, Malhi RS, Smith DG, Rosenberg NA. 2009. Haplotypic background of a private allele at high frequency in the Americas. *Mol Biol Evol* 26(5):995-1016.
- Schurr TG. 2002. A molecular anthropological view of the peopling of the Americas. *Athena Rev* 3(2):59-77.
- Schurr TG. 2004a. The peopling of the New World: Perspectives from molecular anthropology. *Annu Rev Anthropol* 33:551-583.
- Schurr TG. 2004b. An anthropological genetic view of the peopling of the New World. En: Barton CM, Clark GA, Yesner DR, Pearson GA, editores. *The settlement of the American continents: A multidisciplinary approach to human biogeography*. Tucson: The University of Arizona Press. p 11-27.
- Schurr TG, Ballinger SW, Gan YY, Hodge JA, Merriwether DA, Lawrence DN, Knowler WC, Weiss KM, Wallace DC. 1990. Amerindian mitochondrial DNAs have rare mutations at high frequencies, suggesting they derived from four primary maternal lineages. *Am J Hum Genet* 46(3):613-623.
- Schurr TG, Wallace DC. 1999. MtDNA variation in native Americans and Siberians and its implications for the peopling of the New World. En: Bonnicksen R, editor. *Who were the first Americans*. Proc 58th Annu Biol Colloq. Oregon State. Corvallis, OR: Cent Study First Am. p 41-77.
- 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(1):19-29.
- Scott JH. 1953. The cartilage of the nasal septum. *British Dental Journal* 95:37-43.
- Scott JH. 1956. Growth at facial sutures. *American Journal of Orthodontics* 42(5):381-387.
- Sheets HD. 2003. IMP-Integrated morphometrics package. Department of Physics. Canisius College. Buffalo, New York.
- Sheets HD, Keonho K, Mitchell CE. 2004. A combined landmark and outline-based approach to ontogenetic shape change in the Ordovician Trilobite *Triarthrus becki*. En: Elewa A, editor. *Applications of morphometrics in paleontology and biology*. New York: Springer. p 67-81.
- Sjøvold T. 1973. The occurrence of minor non-metrical variants in the skeleton and their quantitative treatment for population comparisons. *Homo* 24:204-233.
- Smith DW. 1981. Mechanical forces and patterns of deformation. En: Connelly TG, Brinkly LL, Carlson BM, editores. *Morphogenesis and pattern formation*. New York: Raven Press. p 215- 232.
- Sober E. 1980. Evolution, population thinking, and essentialism. *Philosophy of Science* 47(3):350-383.
- Sokal RR. 1961. Distance as a measure of taxonomic similarity. *Syst Zool* 10:70-79.
- Sokal RR, Harding RM, Lasker GW, Mascie-Taylor CGN. 1992. A spatial analysis of 100 surnames in England and Wales. *Ann Hum Biol* 19(5):445-476.
- Sokal RR, Oden NL, Thomson BA. 1992. Origins of the Indo-Europeans: genetic evidence. *Proc Natl Acad Sci USA* 89(16):7669-7673.
- Sokal RR, Oden DL, Thompson BA. 1997. A simulation study of microevolutionary inferences by spatial autocorrelation analysis. *Biol J Linn Soc* 60:73-93.
- 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.
- Sperber GH. 2001. *Craniofacial development*. London: BC Decker Inc.
- Steel J, Politis G. 2009. AMS 14C dating of early human occupation of southern South America. *Journal of Archaeological Science* 36:419-429.
- Stine S. 1994. Extreme and persistent drought in California and Patagonia during mediaeval time. *Nature* 369:546-549.
- Stoessel L, Bogan S, Martínez G, Agnolin FL. 2008. Implicaciones paleoambientales de la presencia del género *Ceratophrys* (anura, ceratophryinae) en contextos arqueológicos de la transición pampeano-patagónica en el Holoceno Tardío (curso inferior del río Colorado, Argentina). *Magallania* 36(2):195-203.
- Sullivan LR. 1922. The frequency and distribution of some anatomical variations in American crania. *Anthropol Papers Am Mus Nat Hist* 23:203-258.
- Sutter RC. 1997. Dental variation and biocultural affinities among prehistoric populations from the coastal valleys of Moquegua, Perú, and Azapa, Chile. Ph. D. Dissertation. University of

Missouri-Columbia.

Sutter RC, Mertz L. 2004. Nonmetric cranial trait variation and prehistoric biocultural change in the Azapa Valley, Chile. *Am J Phys Anthropol* 123:130-145.

Tamm E, Kivisild T, Reidla M, Metspalu M, Smith DG, Mulligan CJ, Bravi CM, Rickards O, Martinez-Labarga C, Khusnutdinova EK, Fedorova SA, Golubenko MV, Stepanov VA, Gubina MA, Zhadanov SI, Ossipova LP, Damba L, Voevoda MI, Dipierri JE, Villems R, Malhi RS. 2007. Beringian standstill and spread of Native American founders. *PLoS ONE* 2(9):e829.

ten Kate H. 1893. Contribution a la craneologie des Araucans argentins. *Revista del Museo de La Plata* 4:209-220.

Teti A. 2011. Bone development: overview of bone cells and signaling. *Curr Osteoporos Rep* 9:264- 273.

Tonni EP, Cione AL, Figini AJ. 1999. Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the Late Pleistocene and Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 147(3-4):257-281.

Topinard P. 1879. Des déformations ethniques du crâne. *Revue d'Anthropologie* 2:496-506.

Torres LM. 1911. Los primitivos habitantes del Delta del Paraná. Buenos Aires: Universidad Nacional de La Plata. Biblioteca Centenaria 4.

Torres LM. 1922. Arqueología de la península San Blas (provincia de Buenos Aires). *Revista del Museo de La Plata* 26:473-532.

Torres Mazzuchi M del H. 1975. Estudio antropológico de esqueletos de aborígenes de Río Segundo (Pcia. de Córdoba, Argentina). *Revista del Instituto de Antropología. Universidad Nacional de Tucumán, Tercera Serie* 2:147-169.

Torrioni AM, Schurr TG, Yang CC, Szathmáry EJ, Williams RC, Schanfield MS, Troup GA, Knowler WC, Lawrence DN, Weiss KM. 1992. Native American mitochondrial DNA analysis indicates that the Amerind and the Nadene populations were founded by two independent migrations. *Genetics* 130(1):153-162.

Underhill PA, Jin L, Lin AA, Mehdi SQ, Jenkins T, Vollrath D, Davis RW, Cavalli-Sforza LL, Oefner PJ. 1997. Detection of numerous Y chromosome biallelic polymorphisms by denaturing high performance liquid chromatography. *Genome Res* 7(10):996-1005.

Underhill PA, Jin L, Zemans R, Oefner PJ, Cavalli-Sforza LL. 1996. A pre-Columbian Y chromosome-specific transition and its implications for human evolutionary history. *Proc Natl Acad Sci USA* 93(1):196-200.

Uhle M. 1913. Los indios atacameños. *Revista Chilena de Historia y Geografía* 9:105-111.

van Limborgh J. 1972. The role of genetic and local environmental factors in the control of postnatal craniofacial morphogenesis. *Acta Morphol Neerl Scand* 10(1):37-47.

Varela HH, González MF, Torres MF, Cocilovo JA. 2004. Estructura de la población prehistórica del noroeste argentino (Sector septentrional). Distribución de características epigenéticas. *Rev Arg Antrop Biol* 6(1):77-102.

- Vargas AO. 2009. Did Paul Kammerer discover epigenetic inheritance? A modern look at the controversial midwife toad experiments. *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 312(7):667-678.
- Verano JW. 1987. Cranial microvariation at Pacatnamu: A study of cemetery population variability. Ph. D. Dissertation in Anthropology. University of California. Los Angeles.
- Vespucio A. 1504. *Mundus novus*. Editorial de Augsburg, Johannes Otmar.
- Vignati M. 1931. Investigaciones antropológicas en el litoral marítimo subatlántico bonaerense. *Notas Preliminares del Museo de La Plata* 1:19-31.
- Villalba R. 1990. Climatic fluctuations in northern Patagonia during the last 1000 years as inferred from tree ring records. *Quaternary Research* 34:346-360.
- Waddington CH. 1939. *An introduction to modern genetics*. New York: Macmillan.
- Waddington CH. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150:563-565.
- Waddington CH. 1953. Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution* 7(2):118-126.
- Waddington CH. 1957. *The strategy of the genes: A discussion of some aspects of theoretical biology*. London: Allen and Unwin.
- Waddington CH. 1961. Genetic assimilation. *Adv Genet* 10:257-290.
- Waddle DM. 1994. Matrix correlation tests support a single origin for modern humans. *Nature* 368(6470):452-454.
- Waddle DM, Sokal RR, Rudan P. 1998. Factors affecting population variation in eastern Adriatic isolates (Croatia). *Hum Biol* 70(5):845-864.
- Wang S, Lewis CM, Jakobsson M, Ramachandran S, Ray N, Bedoya G, Rojas W, Parra MV, Molina JA, Gallo C, Mazzotti G, Poletti G, Hill K, Hurtado AM, Labuda D, Klitz W, Barrantes R, Bortolini MC, Salzano FM, Petzl-Erler ML, Tsuneto LT, Llop E, Rothhammer F, Excoffier L, Feldman MW, Rosenberg NA, Ruiz-Linares A. 2007. Genetic variation and population structure in native Americans. *PLoS Genet* 3(11):e185.
- Watson JD, Crick FHC. 1953a. Molecular structure of nucleic acids. A structure for deoxyribose nucleic acid. *Nature* 171(4356):737-738.
- Watson JD, Crick FHC. 1953b. Genetical implications of the structure of deoxyribonucleic acid. *Nature* 171:964-967.
- White CD. 1996. Sutural effects of fronto-occipital cranial modification. *Am J Phys Anthropol* 100(3):397-410.
- Williams LD, Wigley TML. 1983. A comparison of evidence for Late Holocene summer temperature variations in the Northern Hemisphere. *Quaternary Research* 20(3):286-307.
- Wolff KF. 1759. *Theoria generationis*. Doctoral Dissertation. Halae ad Salam (Halle an der Saale). Disponible en <http://books.google.com>
- Wright S. 1918. On the nature of size factors. *Genetics* 3:367-374.
- Wright S. 1921. Correlation and causation. *J Agric Res* 20:557-585.

- Wright S. 1932. General, group and special size factors. *Genetics* 15:603-619.
- Zárate M, Flegenheimer N. 1991. Geoarchaeology of the Cerro La China locality (Buenos Aires, Argentina): Site 2 and site 3. *Geoarchaeology* 6(3):273-294.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL. 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. London: Elsevier Academic Press.

ANEXO I. Definiciones de las variables epigenéticas craneofaciales

1. **Sutura Metópica:** Localizada en la línea media del hueso frontal, desde el bregma al nasion. Persistencia de la sutura interfrontalis, la cual usualmente se cierra durante el octavo año de vida. La sutura puede presentarse completa o parcialmente extendida a corta distancia del nasión.
2. **Hueso Epiptérico:** Huesecillo sutural o Wormiano, localizado en la unión de los huesos frontal, parietales, temporales y esfenoides.
3. **Huesecillo Coronal:** Huesecillo sutural o Wormiano, localizado en la sutura coronal.
4. **Huesecillo Bregmático:** Huesecillo sutural o Wormiano, localizado en la unión de los parietales y frontal, formado dentro de la fontanela anterior.
5. **Huesecillo Sagital:** Huesecillo sutural o Wormiano, localizado en la sutura sagital.
6. **Huesecillo Apical:** Huesecillo sutural o Wormiano, localizado en el lambda, dentro de la fontanela posterior.
7. **Huesecillo Lambdoide:** Huesecillo sutural o Wormiano, localizado en la sutura lambdoide.
8. **Huesecillo Asteriónico:** Huesecillo sutural o Wormiano, localizado en la unión de los huesos occipital, parietal y temporal.
9. **Huesecillo de la Escotadura Parietal:** Huesecillo sutural o Wormiano, localizado en la escotadura parietal, entre la porción escamoza del temporal y el parietal.

10. **Foramen Mastoide:** Foramen localizado en la porción posterior al proceso mastoideo, usualmente sobre el hueso temporal y ocasionalmente sobre el occipital o sobre la sutura occipito mastoideo.
11. **Hueso Inca:** Falla en la osificación del centro de fusión primaria de la porción escamosa del hueso occipital.
12. **Canal Condilar:** Canal abierto dentro de la fosa condilar en posición lateral a los cóndilos occipitales que termina en una fosa de posición anterior.
13. **Canal Hipogloso Doble:** El canal hipogloso está localizado en la porción superior del cóndilo occipital, normalmente en un ángulo perpendicular al eje principal del cóndilo. El canal hipogloso puede estar dividido por espinas localizadas dentro del canal que varían en su grado de desarrollo. Es presente en cualquiera de sus estadios de desarrollo.
14. **Foramen Oval Incompleto:** Foramen oval en el hueso esfenoides abierto al foramen lacerum.
15. **Foramen Espinoso Incompleto:** Foramen espinos no desarrollado en el hueso esfenoides que se abre al foramen lacerum.
16. **Puente Pterigo-espinoso:** Puente óseo producto de la fusión de la lamina lateral entre la placa del pterigoideo lateral del esfenoides y la espina angularis. Está presente en cualquiera de sus estadios de desarrollo.
17. **Puente Pterigo-alar:** Puente óseo producto de la fusión de una lámina lateral entre la placa del pterigoideo lateral del esfenoides y la superficie inferior de las alas mayores. Está presente en cualquiera de sus estadios de desarrollo.
18. **Foramen Infraorbital Múltiple:** Se encuentra situado en la superficie anterior del maxilar por debajo del margen infraorbitario, por encima de la fosa canina. Debe verificarse que la abertura llega al piso de la órbita.

19. **Escotadura Supraorbitaria:** Se presenta en el margen supraorbital del hueso frontal. Se diferencia del Foramen Supraorbitario, por la ausencia de espícula ósea que cierre el canal.

20. **Foramen Supraorbitario:** Se presenta en el margen supraorbital del hueso frontal. Para ser registrada como presente deben estar las aberturas orbital y externa.

21. **Sutura Infraorbitaria:** Localizada en la superficie del hueso facial. La sutura completa se extiende entre el margen inferior de la órbita hasta el foramen infraorbitario.

22. **Torus Maxilar:** Puente óseo o serie de nódulos que se desarrollan en la cara lingual del maxilar entre los premolares y los molares.

23. **Espina Troclear:** Pequeña espícula o tubérculo óseo sobre la pared medial de la órbita cerca del ángulo supero medial.

ANEXO III- Tablas de frecuencias

A continuación se encuentra tabulado el promedio de las frecuencias de cada variable epigenética craneofacial utilizada, en la evaluación de las relaciones biológicas en estudio Anexo Tabla IIIa,b y c. Las tablas III d y e corresponden a las frecuencias por arreglo de variables.

	ES	FS	SI	FIM	HE
M	0,444	0,417	0,333	0,194	0,028
NCHIL	0,606	0,423	0,493	0,197	0,000
SMti	0,611	0,444	0,333	0,000	0,000
SMtf	0,667	0,278	0,333	0,167	0,000
SJ	0,650	0,450	0,650	0,050	0,000
NOA	0,661	0,387	0,613	0,113	0,032
PMP	0,759	0,304	0,468	0,203	0,025
DEL	0,381	0,524	0,381	0,238	0,000
SBIG	0,576	0,545	0,242	0,242	0,000
RNPL	0,731	0,462	0,538	0,192	0,038
RNTO	0,923	0,231	0,538	0,231	0,000
RNSC	0,760	0,400	0,360	0,280	0,000
RNND	0,944	0,194	0,111	0,417	0,000
CHPL	0,682	0,727	0,477	0,227	0,114
CHND	0,746	0,821	0,537	0,254	0,090
SAC	0,571	0,500	0,500	0,500	0,000
PI	0,615	0,346	0,192	0,077	0,115

Tabla Anexo III a. Promedio de las frecuencias en las variables epigenéticas craneofaciales

	HA	HL	HAs	HEP	HI
M	0,083	0,111	0,000	0,000	0,028
NCHIL	0,056	0,155	0,028	0,042	0,056
SMti	0,000	0,111	0,111	0,111	0,000
SMtf	0,056	0,278	0,056	0,056	0,000
SJ	0,100	0,050	0,150	0,000	0,000
NOA	0,113	0,355	0,145	0,048	0,016
PMP	0,063	0,114	0,152	0,025	0,013
DEL	0,000	0,238	0,143	0,095	0,000
SBIG	0,061	0,152	0,242	0,030	0,061
RNPL	0,000	0,038	0,038	0,000	0,038
RNTO	0,000	0,231	0,000	0,000	0,231
RNSC	0,040	0,280	0,080	0,000	0,000
RNND	0,028	0,139	0,028	0,000	0,000
CHPL	0,023	0,318	0,068	0,000	0,159
CHND	0,030	0,239	0,119	0,015	0,045
SAC	0,143	0,500	0,071	0,000	0,000
PI	0,077	0,038	0,000	0,000	0,038

Tabla 36. Continúa

	CC	CHD	FOI	FEI	PPtE
M	0,500	0,167	0,056	0,111	0,250
NCHIL	0,620	0,239	0,042	0,056	0,225
SMti	0,556	0,222	0,111	0,167	0,611
SMtf	0,556	0,000	0,000	0,167	0,667
SJ	0,650	0,000	0,050	0,200	0,300
NOA	0,677	0,129	0,032	0,113	0,387
PMP	0,658	0,228	0,013	0,101	0,342
DEL	0,571	0,095	0,048	0,143	0,143
SBIG	0,818	0,303	0,000	0,091	0,212
RNPL	0,692	0,385	0,000	0,077	0,077
RNTO	0,615	0,385	0,000	0,385	0,308
RNSC	0,560	0,120	0,080	0,080	0,000
RNND	0,806	0,278	0,028	0,083	0,306
CHPL	0,705	0,182	0,000	0,045	0,136
CHND	0,642	0,194	0,030	0,075	0,149
SAC	0,571	0,286	0,143	0,000	0,500
PI	0,692	0,269	0,000	0,077	0,115

Tabla Anexo III b. Continúa

	PPtA	FM	TM	ET
M	0,639	0,750	0,278	0,194
NCHIL	0,718	0,859	0,155	0,042
SMti	0,333	0,778	0,444	0,000
SMtf	0,500	0,722	0,611	0,000
SJ	0,650	0,900	0,500	0,000
NOA	0,790	0,823	0,371	0,016
PMP	0,772	0,886	0,215	0,076
DEL	0,571	0,857	0,095	0,048
SBIG	0,909	0,939	0,273	0,030
RNPL	0,808	0,923	0,038	0,077
RNTO	0,769	0,923	0,000	0,000
RNSC	0,680	0,880	0,080	0,000
RNND	0,694	0,944	0,111	0,000
CHPL	0,727	0,955	0,091	0,023
CHND	0,672	0,881	0,284	0,060
SAC	0,571	0,929	0,214	0,071
PI	0,615	0,885	0,115	0,000

Tabla Anexo III c. Continúa

	Cara	Base
Precordillera temprano	0,343	0,373
Precordillera tardío	0,336	0,392
Pampa	0,308	0,388
NE Patagonia temprano	0,345	0,413
NE Patagonia tardío	0,355	0,408

Tabla Anexo III d. Promedio de las frecuencias considerando el arreglo por región.

Dado los resultados obtenidos en los análisis sobre la influencia de la deformación artificial de la bóveda, esta región no es tenida en cuenta.

	Hipostóticos	Hiperostóticos	Vasos y Nervios
Precordillera temprano	0,167	0,356	0,478
Precordillera tardío	0,224	0,307	0,510
Pampa	0,192	0,259	0,538
NE Patagonia temprano	0,192	0,254	0,623
NE Patagonia tardío	0,190	0,254	0,630

Tabla Anexo III e. Promedio de las frecuencias considerando el arreglo por origen ontogenético.

	M	PI	SM Tard	SM Tem	Cuyo	Pmp	D	SBIG	RN PL	RN TO	RN SC	RN ND	Ch PL	Ch ND	NOA	NCHIL
M	0															
PI	0.5	0														
Sm Tard	1	1.5	0													
SM Tem	1	1.5	0	0												
Cuyo	1.5	2	0.5	0.5	0											
Pmp	4	4	4	4	4	0										
D	4	4	4	4	4	0.5	0									
SBIG	4	4	4	4	4	0.5	1	0								
RN PL	4	4	4	4	4	1	1.5	0.5	0							
RN TO	4	4	4	4	4	1	1.5	0.5	0	0						
RN SC	4	4	4	4	4	1	1.5	0.5	0	0	0					
RN ND	4	4	4	4	4	1	1.5	0.5	0	0	0	0				
Ch PL	4	4	4	4	4	1.5	2	1	0.5	0.5	0.5	0.5	0			
Ch ND	4	4	4	4	4	1.5	2	1	0.5	0.5	0.5	0.5	0	0		
NOA	2	2.5	2	2	1.5	4	4	4	4	4	4	4	4	4	0	
NCHIL	2	2.5	2	2	1.5	4	4	4	4	4	4	4	4	4	1	0

Matriz de diseño

Tabla 7

	M	PI	SM Tard	SM Tem	Cuyo	Pmp	D	SBI G	RN PL	RN TO	RN SC	RN ND	Ch PL	Ch ND	NOA	NCH IL
M	0															
PI	0,5	0														
Sm Tard	2,5	2,5	0													
SM Tem	2,5	2,5	0	0												
Cuyo	2,5	2,5	0,5	0,5	0											
Pmp	4	4	4	4	4	0										
D	4	4	4	4	4	4	0									
SBIG	4	4	4	4	4	0,5	1	0								
RN PL	4	4	4	4	4	1	1,5	0,5	0							
RN TO	4	4	4	4	4	1	1,5	0,5	0	0						
RN SC	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	0					
RN ND	4	4	4	4	4	1	1,5	0,5	0	0	0	0				
Ch PL	4	4	4	4	4	1,5	2	1	0,5	0,5	0,5	0,5	0			
Ch ND	4	4	4	4	4	1,5	2	1	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0		
NOA	2,5	2,5	1	1	0,5	4	4	4	4	4	4	4	4	4	0	
NCHIL	0,5	1	2,5	2,5	2,5	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	0

Tabla 8.

	M	PI	SM Tard	SM Tem	Cuyo	Pmp	D	SBI G	RN PL	RN TO	RN SC	RN ND	Ch PL	Ch ND	NOA	NCH IL
M	0															
PI	0,5	0														
Sm Tard	2,5	2,5	0													
SM Tem	2,5	2,5	0	0												
Cuyo	2,5	2,5	0,5	0,5	0											
Pmp	4	4	4	4	4	0										
D	4	4	4	4	4	0,5	0									
SBIG	4	4	4	4	4	0,5	1	0								
RN PL	4	4	4	4	4	1	1,5	0,5	0							
RN TO	4	4	4	4	4	4	1,5	0,5	0	0						
RN SC	4	4	4	4	4	1	1,5	0,5	0	0	0					
RN ND	4	4	4	4	4	1	1,5	0,5	0	0	0	0				
Ch PL	4	4	4	4	4	1,5	2	1	0,5	0,5	0,5	0,5	0			
Ch ND	4	4	4	4	4	1,5	2	1	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0		
NOA	2,5	2,5	1	1	0,5	4	4	4	4	4	4	4	4	4	0	
NCHIL	0,5	1	2,5	2,5	2,5	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	0

Tabla 9

	M	PI	SM Tard	SM Tem	Cuyo	Pmp	D	SBIG	RN PL	RN TO	RN SC	RN ND	Ch PL	Ch ND	NOA	NCHIL
M	0															
PI	4	0														
Sm Tard	4	2	0													
SM Tem	4	2	0	0												
Cuyo	0,5	4	4	4	0											
Pmp	4	2	1	1	4	0										
D	4	2	0,5	0,5	4	0,5	0									
SBIG	4	2	0,5	0,5	4	0,5	0,5	0								
RN PL	4	2	1	1	4	0,5	0,5	0,5	0							
RN TO	4	2	1	1	4	0,5	0,5	0,5	0,5	0						
RN SC	4	2	1	1	4	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0					
RN ND	4	2	1	1	4	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0				
Ch PL	4	2	0,5	0,5	4	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0			
Ch ND	4	2	0,5	0,5	4	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0		
NOA	1	4	4	4	0,5	4	4	4	4	4	4	4	4	4	0	
NCHIL	0,5	4	1	1	0,5	4	4	4	4	4	4	4	4	4	0,5	0

Tabla 10

	M	PI	SM Tard	SM Tem	Cuyo	Pmp	D	SBIG	RN PL	RN TO	RN SC	RN ND	Ch PL	Ch ND	NOA	NCHIL
M	0															
PI	3	0														
Sm Tard	0,5	3	0													
SM Tem	0,5	3	0	0												
Cuyo	1	3	0,5	0,5	0											
Pmp	1,5	3	0,5	0,5	1,5	0										
D	2	3	1,5	1,5	2	0,5	0									
SBIG	1	3	0,5	0,5	1	0,5	1	0								
RN PL	1	3	0,5	0,5	1	1	1,5	0,5	0							
RN TO	1	3	0,5	0,5	1	1	1,5	0,5	0	0						
RN SC	1	3	0,5	0,5	1	1	1,5	0,5	0	0	0					
RN ND	1	3	0,5	0,5	1	1	1,5	0,5	0	0	0	0				
Ch PL	1	3	0,5	0,5	1	1	1,5	0,5	0	0	0	0	0			
Ch ND	1	3	0,5	0,5	1	1	1,5	0,5	0	0	0	0	0	0		
NOA	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	0	
NCHIL	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	0

Tabla 11

M HTaf	PI HTaf	SM Tard HTaf	SM TempHT AI	Cuyo HTaf	Pmp HTaf	D HTaf	SBIG HTaf	RNPL HTaf	RNTO HTaI	RNSC HTaI	RNND HTaf	RChPL HTaf	RChND HTaf	NOA HTaf	NCHIL HTaf
--------	---------	--------------	--------------	-----------	----------	--------	-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	------------	------------	----------	------------

MHTaf	0																	
PIHTaf	3	0																
SM HTaf	0,5	3	0															
SM HTai	1,5	3,5	0,5	0														
CuyoHTaf	1	3	0,5	1	0													
PmpHTAF	1,5	3	0,5	1,5	1,5	0												
DHTaf	2	3	1,5	2	2	0,5	0											
SBIG HTaf	1	3	0,5	1	1	0,5	1	0										
ViRN PLHTaf	1	3	0,5	1	1	1	1,5	0,5	0									
VIRN TOHTAI	1,5	3,5	0,5	0,5	1	1,5	2,5	1	0,5	0								
ViRN SC HTAI	1,5	3,5	0,5	0,5	1	1,5	2,5	1	0,5	0	0							
VIRN NDHTAF	1	3	0,5	1	1	1	1,5	0,5	0	0,5	0,5	0						
ViRCh PLHTAF	1	3	0,5	1	1	1	1,5	0,5	0	0,5	0,5	0	0					
VIRCh NDHTAF	1	3	0,5	1	1	1	1,5	0,5	0	0,5	0,5	0	0	0				
NOAHTAF	3	3	3	3,5	3	3	33	3	3	3,5	3,5	3	3	3	0			
NCHIL HTaf	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3,5	3,5	3	3	3	3	3	0	0

Tabla 12

Cráneo

	M	PI	SMtf	SMti	SJ	Pmp	D	SBIG	RNPL	RNTO	RNSC	RNND	CHPL	CHND	SAC	NOA	NCHIL
M	0	0,056	0,1526	0,1435	0,124	0,0611	0,0557	0,1228	0,0934	0,2124	0,1255	0,1849	0,1246	0,0961	0,0801	0,0948	0,0241
PI	1,105	0	0,1852	0,2291	0,1665	0,0807	0,1166	0,1047	0,0313	0,1237	0,0881	0,0951	0,0802	0,1321	0,2127	0,1508	0,0567
SMtf	1,4207	1,8634	0	0,0509	0,0853	0,1312	0,0998	0,2113	0,2713	0,314	0,2712	0,2516	0,2928	0,2019	0,2051	0,1078	0,1295
SMti	1,1116	2,3052	0,4709	0	0,0374	0,1262	0,1392	0,2108	0,3509	0,3346	0,2631	0,2173	0,2889	0,2241	0,1643	0,0662	0,1552
SJ	1,4474	1,7269	0,8095	0,3545	0	0,0823	0,1041	0,1469	0,2033	0,3054	0,145	0,2394	0,1987	0,131	0,1902	0,0447	0,1039
Pmp	0,6777	1,1032	1,5592	1,4991	1,0195	0	0,0595	0,0311	0,0433	0,1233	0,1029	0,0862	0,0912	0,0694	0,0758	0,0221	0,0147
D	0,1029	1,225	0,9584	1,3361	1,027	0,7502	0	0,0678	0,0802	0,1972	0,0309	0,1718	0,0899	0,0635	0,076	0,0757	0,0172
SBIG	0,1874	1,2297	2,2254	2,2202	1,5987	0,4628	0,7488	0	0,0657	0,188	0,1201	0,1201	0,0678	0,0729	0,1227	0,0702	0,0427
RNPL	0,8706	0,3484	2,7297	3,5307	2,1081	0,592	0,8429	0,7723	0	0,0495	0,07	0,1212	0,0341	0,0716	0,1836	0,1507	0,0319
RNTO	2,7414	1,1266	2,6623	2,8368	2,6469	1,2838	1,7257	1,7775	0,4511	0	0,1549	0,0989	0,1222	0,22	0,2581	0,2045	0,0999
RNSC	1,3324	0,9691	2,7068	2,6256	1,49	1,3877	0,3222	1,3956	0,7701	1,4008	0	0,0961	0,0933	0,0974	0,1221	0,1372	0,0597
RNND	3,5888	1,1392	2,6929	2,3254	2,6501	1,3229	1,9314	1,5348	1,4523	0,9476	1,1383	0	0,1493	0,2133	0,1379	0,1911	0,1147
CHPL	1,358	1,0003	3,2365	3,1934	2,2764	1,4959	1,0476	0,9076	0,425	1,2023	1,1492	1,5094	0	0,0111	0,1193	0,1075	0,061
CHND	1,7541	1,7666	2,3574	2,617	1,5921	1,2883	0,7862	1,0572	0,9571	2,26	1,2848	3,1847	0,1771	0	0,0887	0,0699	0,0566
SAC	0,2052	1,9829	1,7757	1,422	1,6843	0,8142	0,6802	1,1898	1,7119	2,0671	1,1302	1,3561	1,2062	0,9389	0	0,0678	0,0469
NOA	1,3951	1,9939	1,2473	0,7656	0,5374	0,4014	0,9281	1,0035	1,9929	2,0861	1,7893	2,813	1,6808	1,223	0,7123	0	0,0415
NCHIL	0,3635	0,7646	1,5214	1,8239	1,2716	0,2765	0,2139	0,625	0,4306	1,032	0,7933	1,7293	0,9808	1,0248	0,4995	0,7354	0

Tabla 14. Distancias MMD (sobre la diagonal principal) y SMMD (debajo de la diagonal principal) obtenidas de acuerdo a Sjøvold (1973) utilizando rasgos epigenéticos.

		Cara																
	M	PI	SMtf	SMti	SJ	Pmp	D	SBIG	RNPL	RNTO	RNSC	RNND	CHPL	CHND	SAC	NOA	NCHIL	
M	0	0,056	0,1526	0,1435	0,124	0,0611	0,0557	0,1228	0,0934	0,2124	0,1255	0,1849	0,1246	0,0961	0,0801	0,1307	0,0505	
PI	0,6706	0	0,0829	0,1464	0,2083	0,1145	0,0723	0,048	0,1226	0,203	0,0189	0,2052	0,1566	0,3333	0,2147	0,1579	0,0748	
SMtf	1,6329	0,4687	0	0,0511	0,0035	0,2156	0,2621	0,148	0,3272	0,5607	0,2641	0,5749	0,2977	0,328	0,4006	0,0805	0,1902	
SMti	1,5354	0,8279	0,2656	0	0,022	0,122	0,265	0,0852	0,3451	0,5186	0,1867	0,3307	0,3351	0,3116	0,191	0,0468	0,1594	
SJ	1,373	1,214	0,0185	0,1172	0	0,1382	0,2418	0,1588	0,2453	0,4668	0,2205	0,6015	0,2219	0,1934	0,2232	0	0,118	
Pmp	0,9372	0,8803	1,4392	0,8143	0,9615	0	0,1055	0,071	0,0257	0,1648	0,0461	0,2376	0,1298	0,185	0,0409	0,044	0,0101	
D	0,626	0,4272	1,414	1,4294	1,341	0,7482	0	0,0013	0,0351	0,3175	0,0625	0,434	0,0332	0,1622	0	0,1425	0	
SBIG	1,5691	0,3171	0,8758	0,5042	0,9712	0,5936	0,0078	0	0,1076	0,3727	0,0482	0,2796	0,0579	0,1016	0,0061	0,0989	0,0267	
RNPL	1,1197	0,7658	1,8502	1,9511	1,4291	0,1974	0,2076	0,71	0	0,0552	0,0132	0,3174	0,0148	0,1403	0,0412	0,1212	0	
RNTO	2,035	1,0387	2,6716	2,4711	2,2737	0,9645	1,5614	1,9798	0,2825	0	0,0234	0,1611	0,2317	0,47	0,2938	0,3237	0,1861	
RNSC	1,4864	0,1167	1,4809	1,0473	1,2736	0,349	0,3658	0,3148	0,0817	0,1188	0	0,0953	0,0464	0,1936	0,0478	0,1284	0,022	
RNND	2,4182	1,3817	3,4576	1,9888	3,742	2,0492	2,7414	2,0072	2,1372	0,8674	0,6345	0	0,4129	0,5685	0,3258	0,4568	0,3287	
CHPL	1,7096	1,0976	1,8493	2,0819	1,4289	1,1964	0,2171	0,4349	0,1036	1,2808	0,3211	3,183	0	0,0271	0,0401	0,1531	0,043	
CHND	1,4349	2,5052	2,1522	2,045	1,3211	1,9295	1,1283	0,8272	1,0545	2,7136	1,4347	4,7699	0,2423	0	0,07	0,1596	0,1294	
SAC	0,7872	1,1246	1,9488	0,9294	1,1108	0,2469	0	0,0334	0,2157	1,3219	0,2484	1,8	0,2278	0,4162	0	0,1025	0	
NOA	1,0816	1,1733	0,5239	0,3042	0	0,4495	0,9815	0,7944	0,9005	1,8557	0,9413	3,7793	1,346	1,5684	0,605	0	0,0381	
NCHIL	0,4281	0,5669	1,256	1,0527	0,8117	0,1066	0	0,2195	0	1,08	0,1645	2,7861	0,388	1,3157	0	0,3793	0	

Tabla 15. Distancias MMD (sobre la diagonal principal) y SMMD (debajo de la diagonal principal) obtenidas de acuerdo a Sjøvold (1973) utilizando rasgos epigenéticos.

	Base																
	M	PI	SMtf	SMti	SJ	Pmp	D	SBIG	RNPL	RNTO	RNSC	RNND	CHPL	CHND	SAC	NOA	NCHIL
M	0	0,0326	0,0927	0,2181	0,0697	0,0131	0	0,1552	0,1055	0,0752	0,1263	0,039	0,0483	0	0,0616	0,0162	0
PI	0,2195	0	0,2705	0,3891	0,2064	0,0328	0,0044	0,0489	0	0,0607	0,0981	0,008	0	0	0,1866	0,0872	0,0053
SMtf	0,5575	1,5297	0	0,151	0,2106	0,1708	0,143	0,4564	0,4536	0,215	0,5536	0,1576	0,3359	0,2159	0,0474	0,159	0,1813
SMti	1,3115	2,1999	0,785	0	0,0481	0,2488	0,2165	0,5064	0,6093	0,3577	0,6879	0,3209	0,3562	0,3374	0,3299	0,1739	0,335
SJ	0,4336	1,203	1,123	0,2565	0	0,1388	0,0075	0,2998	0,3501	0,25	0,2491	0,1732	0,1673	0,1229	0,292	0,059	0,1543
Pmp	0,1128	0,2523	1,14	1,6607	0,966	0	0,0477	0,0305	0,0597	0,023	0,257	0	0,0274	0,0209	0,0954	0	0
D	0	0,026	0,7716	1,168	0,0414	0,338	0	0,1755	0,1028	0,1068	0,0338	0,0539	0,0248	0	0,1506	0,0413	0,0053
SBIG	1,1142	0,3228	2,7004	2,9965	1,8333	0,2553	1,0888	0	0	0,0555	0,2909	0,0207	0,0259	0,0805	0,2839	0,0673	0,0672
RNPL	0,7104	0	2,5648	3,445	2,0402	0,4589	0,6072	0	0	0,0572	0,1238	0,0472	0	0,0472	0,2786	0,1333	0,0363
RNTO	0,4047	0,3105	1,0244	1,7042	1,2177	0,1347	0,5254	0,2948	0,2926	0	0,3445	0,055	0,1126	0,0968	0,3203	0,0712	0,0881
RNSC	0,8406	0,6067	3,1046	3,858	1,439	1,9465	0,1977	1,8987	0,7657	1,7503	0	0,2469	0,1139	0,0712	0,4026	0,2754	0,1358
RNND	0,2866	0,0535	0,9477	1,9303	1,0776	0	0,3405	0,1484	0,3181	0,2961	1,6436	0	0,0205	0,0115	0,0747	0,0093	0
CHPL	0,3722	0	2,0868	2,2128	1,0771	0,2521	0,1625	0,1945	0	0,6221	0,7885	0,1579	0	0	0,1911	0,0593	0,0104
CHND	0	0	1,4169	2,2143	0,8396	0,2183	0	0,6556	0,3181	0,5591	0,5274	0,0969	0	0	0,1169	0,0407	0
SAC	0,3402	0,9775	0,2307	1,605	1,4533	0,5756	0,7574	1,5469	1,4594	1,4412	2,0942	0,413	1,0852	0,6952	0	0,1021	0,0528
NOA	0,1344	0,6476	1,0342	1,1312	0,3993	0	0,2847	0,5407	0,9904	0,408	2,0189	0,0771	0,521	0,4005	0,6028	0	0,0193
NCHIL	0	0,04	1,1971	2,2121	1,0609	0	0,0375	0,5523	0,2751	0,511	1,0146	0	0,0935	0	0,3154	0,1927	0

Tabla 16. Distancias MMD (sobre la diagonal principal) y SMMD (debajo de la diagonal principal) obtenidas de acuerdo a Sjøvold (1973) utilizando rasgos epigenéticos.

Bóveda																	
	M	PI	SMtf	SMti	SJ	Pmp	D	SBIG	RNPL	RNTO	RNSC	RNND	CHPL	CHND	SAC	NOA	NCHIL
M	0	0	0,1671	0,0643	0,0759	0,0869	0,2057	0,1666	0,0327	0,0659	0,0628	0,0129	0,1149	0,0935	0,1282	0,1313	0,0336
PI	0	0	0,2344	0,1763	0,1266	0,1165	0,3053	0,2394	0,018	0,1439	0,1747	0,0909	0,1354	0,1149	0,2862	0,1993	0,0852
SMtf	1,005	1,3256	0	-0,026	0,0541	0,026	-0,079	0,0395	0,0642	0,2106	0,0442	0,0352	0,2555	0,0942	0,1897	0,0872	0,033
SMti	0,3869	0,9969	0	0	0,029	0,0103	-0,043	0,0272	0,1221	0,1544	0	0	0,159	0,0448	0	0	0
SJ	0,4723	0,7378	0,2886	0,1549	0	0	0,0933	0,016	0,0617	0,2696	0,0034	0	0,2442	0,1084	0,1049	0,096	0,0486
Pmp	0,7499	0,8951	0,1739	0,069	0	0	0,0437	-0,002	0,0574	0,2143	0,0315	0,0447	0,1264	0,0184	0,1138	0,0324	0,032
D	1,2991	1,803	0	0	0,5172	0,3097	0	0,0378	0,1225	0,2126	0,0152	0,0536	0,2184	0,0758	0,1101	0,048	0,0451
SBIG	1,1978	1,5815	0,2341	0,1614	0,0978	0	0,2349	0	0,1163	0,1837	0,0454	0,0895	0,139	0,049	0,1146	0,048	0,0354
RNPL	0,2204	0,1124	0,3631	0,6902	0,3597	0,4411	0,7234	0,7684	0	0,0631	0,0939	0,0288	0,1102	0,0668	0,2795	0,191	0,06
RNTO	0,355	0,7362	1,0034	0,7359	1,3132	1,2542	1,0457	0,9767	0,3229	0	0,1381	0,1128	0,056	0,1411	0,2272	0,2166	0,0363
RNSC	0,418	1,0802	0,2481	0	0,0196	0,2388	0,0891	0,2964	0,5804	0,7016	0	-0,036	0,1325	0,0527	0	0,0262	0,0267
RNND	0,0951	0,6121	0,2119	0	0	0,3854	0,3386	0,6431	0,1939	0,6072	0	0	0,1791	0,0936	0,0516	0,1192	0,0315
CHPL	0,8861	0,9494	1,587	0,9878	1,5724	1,1643	1,4297	1,0461	0,7727	0,3095	0,9176	1,3805	0	0,0105	0,1599	0,1097	0,1199
CHND	0,7844	0,8635	0,6179	0,2938	0,7405	0,1918	0,5275	0,3997	0,5019	0,8146	0,3909	0,7857	0,0936	0	0,1035	0,0181	0,0571
SAC	0,7082	1,4995	0,9228	0	0,5221	0,6864	0,5535	0,6249	1,4641	1,0224	0	0,285	0,9084	0,6155	0	0,0087	0,083
NOA	1,1725	1,599	0,6125	0	0,7014	0,3576	0,3569	0,417	1,5327	1,3411	0,2076	1,0644	1,0406	0,1924	0,0555	0	0,0634
NCHIL	0,3078	0,6977	0,2355	0	0,3613	0,3661	0,3409	0,315	0,4908	0,2273	0,2154	0,2885	1,1701	0,6271	0,536	0,6818	0

Tabla 17. Distancias MMD (sobre la diagonal principal) y SMMD (debajo de la diagonal principal) obtenidas de acuerdo a Sjøvold (1973) utilizando rasgos epigenéticos.

Forámenes y escotaduras

	M	PI	SMtf	SMti	SJ	Pmp	D	SBIG	RNPL	RNTO	RNSC	RNND	CHPL	CHND	SAC	NOA	NCHIL
M	0	0,0437	0,1119	0	0,0533	0,104	0	0,1283	0,0846	0,2411	0,0544	0,484	0,1917	0,2296	0,064	0,039	0,0068
PI	0,2686	0	0,0123	0	0	0	0,0424	0,0351	0	0,0691	0,0215	0,272	0,1181	0,2183	0,1352	0	0
SMtf	0,6141	0,0632	0	0,0637	0	0,1715	0,1642	0,2512	0,1377	0,2759	0,193	0,6346	0,2736	0,3231	0,4133	0,0439	0,1142
SMti	0	0	0,3025	0	0,0049	0	0,0474	0,1331	0,0186	0,0319	0	0,2437	0,2141	0,2533	0,0986	0	0
SJ	0,3024	0	0	0,0237	0	0,0157	0,0418	0,0342	0	0,0833	0,0216	0,3227	0,0659	0,1463	0,1475	0	0
Pmp	0,819	0	1,0451	0	0,0995	0	0,1145	0,0736	0	0	0	0,109	0,1402	0,2181	0,0753	0,0062	0,0105
D	0	0,2284	0,8089	0,2337	0,2116	0,7412	0	0,03	0,0468	0,2782	0,0535	0,4824	0,0815	0,1425	0	0,0511	0
SBIG	0,8418	0,2118	1,358	0,7197	0,1911	0,5626	0,17	0	0	0,1726	0,0543	0,0662	0,0019	0,0962	0,0215	0,0535	0,0264
RNPL	0,5202	0	0,7107	0,0961	0	0	0,2523	0	0	0	0	0,1423	0,0075	0,0783	0,0177	0	0
RNTO	1,185	0,3227	1,2	0,1389	0,3703	0	1,2489	0,8377	0	0	0	0	0,2116	0,2854	0,1378	0,0681	0,0827
RNSC	0,3305	0,1217	0,9879	0	0,114	0	0,2858	0,3242	0	0	0	0,1201	0,0716	0,1138	0	0,0084	0
RNND	3,247	1,6722	3,4841	1,338	1,8328	0,8581	2,7817	0,4341	0,8748	0	0,73	0	0,3548	0,454	0,2305	0,2625	0,2631
CHPL	1,3491	0,7558	1,5517	1,2141	0,3874	1,1796	0,4871	0,0133	0,0479	1,0678	0,4524	2,4966	0	0	0,0481	0,1182	0,078
CHND	1,7583	1,4978	1,9354	1,5176	0,9119	2,0766	0,9046	0,7164	0,5369	1,5044	0,7701	3,4769	0	0	0,1036	0,1811	0,1397
SAC	0,3229	0,6468	1,8355	0,438	0,6704	0,4146	0	0,1072	0,0848	0,5659	0	1,1627	0,2493	0,5624	0	0,1203	0,0199
NOA	0,2948	0	0,2609	0	0	0,058	0,3213	0,3928	0	0,3563	0,0564	1,9823	0,9486	1,6247	0,6482	0	0
NCHIL	0,0526	0	0,6882	0	0	0,1014	0	0,1983	0	0,4381	0	2,0353	0,6429	1,2967	0,1084	0	0

Tabla 18. Distancias MMD (sobre la diagonal principal) y SMMD (debajo de la diagonal principal) obtenidas de acuerdo a Sjøvold (1973) utilizando rasgos epigenéticos.

Wormianos

	M	PI	SMtf	SMti	SJ	Pmp	D	SBIG	RNPL	RNTO	RNSC	RNND	CHPL	CHND	SAC	NOA	NCHIL
M	0	0	0,1944	0,0711	0,0839	0,1099	0,2391	0,2061	0,0516	0,0104	0,0662	0,0041	0,1007	0,119	0,1506	0,1935	0,044
PI	0	0	0,2685	0,1987	0,1381	0,1441	0,352	0,2986	0,0367	0,1213	0,1938	0,0909	0,1383	0,1482	0,3336	0,2904	0,1374
SMtf	1,0672	1,386	0	0	0,0855	0,0344	0	0,0147	0,0642	0,0775	0,0717	0,0586	0,1872	0,0904	0,2522	0,1346	0,0184
SMti	0,3901	1,0259	0	0	0,0554	0,0156	0	0	0,1337	0,0101	0	0	0,0715	0,0311	0	0	0
SJ	0,4765	0,7344	0,4163	0,2698	0	0	0,131	0	0,0602	0,1473	0,0217	0,0048	0,1726	0,1065	0,1494	0,1372	0,0441
Pmp	0,8656	1,0109	0,2097	0,0948	0	0	0,0541	0	0,0732	0,1538	0,038	0,0514	0,0878	0,0195	0,1427	0,0501	0,0412
D	1,379	1,8978	0	0	0,663	0,3499	0	0,0112	0,1327	0,0784	0,0354	0,0791	0,1413	0,0669	0,1552	0,0775	0,0413
SBIG	1,3525	1,8013	0,0795	0	0	0	0,0632	0	0,151	0,1903	0,0187	0,0693	0,1564	0,0667	0,1078	0,0461	0,0522
RNPL	0,3171	0,2092	0,3316	0,6899	0,3202	0,5135	0,7152	0,9105	0	0,0243	0,0968	0,0164	0,1081	0,0904	0,3255	0,2661	0,0946
RNTO	0,051	0,5663	0,3369	0,0439	0,6547	0,8219	0,352	0,9235	0,1136	0	0	0	0,0799	0,1208	0,1004	0,2086	0,0227
RNSC	0,4025	1,0942	0,3673	0	0,1143	0,2629	0,1893	0,1118	0,5467	0	0	0	0,0367	0,0377	-0,039	0,0406	0,0119
RNND	0,0272	0,559	0,3215	0	0,0275	0,405	0,4562	0,4548	0,1009	0	0	0	0,0902	0,0844	0,0812	0,1402	-0,003
CHPL	0,7089	0,8851	1,0616	0,4052	1,0146	0,7387	0,844	1,0744	0,6915	0,4031	0,2319	0,6349	0	0	0,0755	0,0662	0,1361
CHND	0,9111	1,0167	0,5415	0,1865	0,6637	0,1854	0,4249	0,4969	0,6205	0,6366	0,2553	0,6468	0	0	0,1046	0,0264	0,0901
SAC	0,7598	1,5956	1,1201	0	0,6789	0,7858	0,7123	0,5365	1,5569	0,4123	0	0,4094	0,3916	0,5678	0	0,0116	0,093
NOA	1,4607	1,9686	0,799	0	0,8466	0,4668	0,4867	0,3381	1,8041	1,0916	0,2714	1,0583	0,5306	0,237	0,0627	0	0,0886
NCHIL	0,3402	0,9501	0,1111	0	0,2765	0,398	0,264	0,3924	0,654	0,12	0,0811	0	1,1214	0,8361	0,5076	0,8057	0

Tabla 19. Distancias MMD (sobre la diagonal principal) y SMMD (debajo de la diagonal principal) obtenidas de acuerdo a Sjøvold (1973) utilizando rasgos epigenéticos.

Hiperostótico

	M	PI	SMtf	SMti	SJ	Pmp	D	SBIG	RNPL	RNTO	RNSC	RNND	CHPL	CHND	SAC	NOA	NCHIL
M	0	0,1745	0,3027	0,4856	0,2772	0,0196	0,0453	0,1199	0,1875	0,3811	0,3822	0,1695	0,0987	0,0079	0,0108	0,0638	0,0397
PI	1,0728	0	0,3364	0,6964	0,3501	0,1139	0,0013	0,1117	0,0581	0,0656	0,0551	0	0	0,0443	0,1223	0,1859	0,0133
SMtf	1,6622	1,7364	0	0,1329	0,2563	0,2719	0,3564	0,4452	0,7285	0,5649	0,8234	0,2305	0,4347	0,2994	0,0459	0,3141	0,3063
SMti	2,666	3,5944	0,6308	0	0,0387	0,4855	0,5514	0,6685	1,1731	1,0468	1,0624	0,555	0,6876	0,5108	0,3557	0,497	0,5804
SJ	1,5741	1,8623	1,2478	0,1883	0	0,2888	0,2349	0,3544	0,7083	0,7426	0,4806	0,331	0,324	0,2189	0,3083	0,2886	0,3068
Pmp	0,1546	0,7989	1,6573	2,9588	1,8345	0	0,0757	0,02	0,134	0,1864	0,3782	0,0487	0,0561	0,0315	0	0,031	0
D	0,261	0,0068	1,7549	2,7156	1,1889	0,4903	0	0,1682	0,0936	0,1661	0,0852	0,0565	0	0,0133	0,0857	0,0567	0,0057
SBIG	0,7853	0,6729	2,4041	3,6101	1,9777	0,1522	0,9525	0	0,0976	0,2064	0,3116	0,0731	0,0682	0,0526	0,1165	0,1313	0,029
RNPL	1,1522	0,3314	3,7605	6,0551	3,7674	0,9401	0,5045	0,5879	0	0,2191	0,1527	0,1128	0,0193	0,1209	0,2242	0,1989	0,0523
RNTO	1,8729	0,3066	2,4572	4,5534	3,3018	0,996	0,7458	1,0008	1,0231	0	0,3166	0,007	0,0756	0,2872	0,177	0,3925	0,1067
RNSC	2,323	0,3111	4,2151	5,4389	2,5344	2,6154	0,455	1,8565	0,8619	1,4686	0	0,5196	0,0796	0,1895	0,5196	0,3936	0,2092
RNND	1,137	0	1,2657	3,0474	1,8797	0,3834	0,3257	0,4791	0,6932	0,0345	2,4671	0	0,0153	0,0828	0,0233	0,1809	0,005
CHPL	0,6947	0	2,4652	3,8991	1,9046	0,4717	0	0,4677	0,1238	0,3817	0,5029	0,108	0	0,0256	0,1108	0,1101	0
CHND	0,0605	0,3042	1,7934	3,0599	1,3646	0,2997	0,0842	0,3911	0,8298	1,5138	1,2818	0,6339	0,2085	0	0,0606	0,0193	0,0044
SAC	0,0545	0,5849	0,204	1,5799	1,4007	0	0,3934	0,5794	1,0721	0,727	2,4671	0,1175	0,5747	0,329	0	0,0222	0,0139
NOA	0,4816	1,2611	1,8652	2,9506	1,782	0,2892	0,3562	0,9623	1,3488	2,0542	2,6338	1,3659	0,8836	0,1732	0,1197	0	0,0724
NCHIL	0,3069	0,0921	1,8466	3,4986	1,9259	0	0,0362	0,2178	0,3616	0,5654	1,4266	0,0385	0	0,0405	0,0757	0,659	0

Tabla 20. Distancias MMD (sobre la diagonal principal) y SMMD (debajo de la diagonal principal) obtenidas de acuerdo a Sjøvold (1973) utilizando rasgos epigenéticos

Hipostótico

	M	PI	SMtf	SMti	SJ	Pmp	D	SBIG	RNPL	RNTO	RNSC	RNND	CHPL	CHND	SAC	NOA	NCHIL
M	0	0,0497	0	0,0027	0,0829	0,0067	0	0,0307	0,0729	0,1764	0	0,0561	0,0753	0,0259	0,126	0,0684	0,0086
PI	0,2369	0	0,1229	0	0,3378	0,0889	0,0549	0	0,107	0,2713	0,0806	0	0,0727	0,169	0,3454	0,2592	0,148
SMtf	0	0,4915	0	0,0459	0,0555	0,0401	0	0,0984	0,1461	0,1661	0	0,0812	0,1628	0,0528	0,1543	0,0792	0,0345
SMti	0,0116	0	0,1686	0	0,1059	0	0	-0,056	0	0,0121	0,0413	0,079	0,0088	0,0562	0,3516	0,0889	0,0681
SJ	0,3649	1,3919	0,2095	0,3995	0	0,0268	0,0115	0,2506	0,043	0,0184	0,0742	0,4439	0,12	0,0042	0,2349	0	0,0385
Pmp	0,0412	0,4831	0,1892	0	0,1318	0	0	0,0452	0	0,0957	0,0066	0,1937	0	0	0,1604	0,0063	0
D	0	0,2293	0	0	0,0451	-0,14	0	0,0234	0,029	0,0831	0	0,0829	0,048	0	0,1416	0,0153	0
SBIG	0,1556	0	0,4115	0	1,0823	0,2668	0,1026	0	0,0532	0,1914	0,0599	0,0251	0,0347	0,1157	0,3176	0,1873	0,1055
RNPL	0,347	0,4726	0,584	0	0,1773	0	0,1211	0,248	0	0,0888	0,0761	0,2849	0	0	0,2009	0,0024	0,0105
RNTO	0,6714	0,9816	0,5595	0,0407	0,0635	0,3959	0,2889	0,7184	0,3214	0	0,2345	0,437	0,1834	0,1565	0,6559	0,1029	0,2176
RNSC	0	0,3526	0	0,1637	0,3029	0,0354	0	0,2764	0,3329	0,8426	0	0,0754	0,0738	0,006	0,0419	0,0512	0
RNND	0,2914	0	0,3454	0,3359	1,9526	1,1815	0,3702	0,1272	1,3563	1,6635	0,3548	0	0,234	0,2417	0,3473	0,3775	0,2209
CHPL	0,4106	0,3603	0,7149	0,0385	0,5462	0	0,2221	0,1842	0	0,7168	0,3612	1,2755	0	0,0128	0,1711	0,0517	0,0517
CHND	0,1536	0,8982	0,2451	0,2608	0,0204	0	0	0,665	0	0,6389	0,0315	1,4337	0,081	0	0,0812	0	0
SAC	0,4922	1,2795	0,5309	1,2095	0,8265	0,6841	0,5032	1,2229	0,7442	2,0872	0,154	1,357	0,6872	0,3415	0	0,146	0,0372
NOA	0,4001	1,362	0,3644	0,4089	0	0,0453	0,0746	1,0621	0,0126	0,4173	0,2654	2,208	0,3212	0	0,6097	0	0,0046
NCHIL	0,0518	0,7931	0,161	0,318	0,187	0	0	0,6119	0,0561	0,8929	0	1,3237	0,3212	0	0,1571	0,0324	0

Tabla 21. Distancias MMD (sobre la diagonal principal) y SMMD (debajo de la diagonal principal) obtenidas de acuerdo a Sjøvold (1973) utilizando rasgos epigenéticos