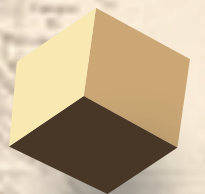


Trabajo de tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales

Diversificación Morfológica Craneofacial y diversidad en la dieta: el caso de la región Centro-Oeste de Argentina durante el Holoceno Tardío

Lumila Paula Menéndez

Directores: Sergio Ivan Perez y Valeria Bernal





Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Universidad Nacional de La Plata

**DIVERSIFICACIÓN MORFOLÓGICA CRANEOFACIAL Y DIVERSIDAD EN LA
DIETA: el caso de la región Centro-Oeste de Argentina durante el Holoceno tardío**

Lumila Paula Menéndez

Directores: Sergio Ivan Perez y Valeria Bernal

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

Año 2014

*a Lola,
por su maravillosa
y cálida sonrisa,
motor de mis
motivaciones.*

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecerles enormemente a mis directores, Ivan Perez y Vale Bernal, que me apoyaron desde el primer día, desde que les escribí con esta loca idea para hacer una tesis y enseguida aceptaron, acompañándome durante todo el proceso en múltiples aspectos. Me enseñaron a pensar un problema de investigación, a reparar en los detalles, a ser metódica, y a concluir un proyecto de la forma más prolija posible. Siempre tuvieron una excelente predisposición, y me brindaron lo mejor que tuvieron a su alcance para facilitarme algunas cuestiones difíciles de resolver. Además formaron un dúo que se complementó perfectamente, entre el foco de Ivan en los Métodos y Resultados, y el interés de Vale en las Introducciones, Marcos Conceptuales y Discusiones. Esa articulación entre la empiria y la teoría fue un combo ideal para mi formación y para la concreción de esta tesis.

También quiero agradecerle a Paula Novellino, mi codirectora de beca que también ofició de sucursal en Mendoza. Siempre me recibió de la mejor manera, y me ayudó con distintas cuestiones desde el acceso a las colecciones hasta el relevamiento de las caries, asistiéndome con cada asunto que necesité.

Mis más sinceros agradecimientos a mi amigo Fede Lotto con quien estoy eternamente en deuda, ya que me ayudó en todo tipo de cuestiones: desde prestarme una rutina para algún análisis o gráfico en R, ayudarme a editar algún gráfico vectorial, conseguirme algún paper o libro de difícilísimo acceso, sin olvidar las excelentes conversaciones y los cálidos mates que estuvieron siempre disponibles, tanto en los gratos y otros no tan gratos momentos compartidos. De las mejores compañías que pude haber tenido.

Estoy también muy agradecida con todas las personas que transitaron el equipo y formaron parte del grupo de trabajo. Gracias a mis compañeras de escritorio, Florencia Gordon y Marien Béguelin, por los mates convidados y por

compartir sus experiencias de cuando fueron doctorandas. Gracias a Paula Gonzalez quien realizó una lectura de este manuscrito aportando sus valiosas sugerencias. También a Natalia Brachetta Aporta, Lucas D'Addona, Virginia Cobos, Alejandro Serna, Romina Vázquez, Rocío Gambaro, Leticia Boloco, Sergio D'Abramo: todos ellos mediante la pregunta "¿Cómo va esa tesis?" me fueron transmitiendo cariño y motivaciones para seguir.

A mis compañeras de Laboratorio, Mari Anzelmo y Mema Barbeito Andrés, con quienes hemos compartido las más diversas charlas y discusiones, algunas bioantropológicas y otras que no tanto, gracias por lograr crear un ambiente ameno y cálido en el día a día de trabajo.

Agradezco a los arqueólogos cuyanos que supieron recibirme muy bien cuando viajé a estudiar las colecciones, con ellos hemos compartido lindas discusiones y ricos vinos en Cuyania, además de ayudarme a comprender un poco más las problemáticas arqueológicas de la región. Tanto los mendocinos Víctor Durán y Valeria Cortegoso, como los sanrafaelinos Gustavo Neme, Clara Otaola, Laura Salgán, Nuria Sagrañes, Mili Giardina, el Chetti y Salvador Paulides. Gracias particularmente a Fito Gil que siempre estuvo excelentemente predisposto respondiéndome enseguida a mis e-mails con las más diversas dudas y consultas.

Gracias a mis compañeros de cátedra: Cynthia Sáenz, Aurelia Di Berardino, Alejandro López García y Claudio Arca que me alentaron en todo momento para que ponga mis energías en mi trabajo de tesis, priorizándola por sobre el trabajo en la cátedra. Agradezco especialmente a Gisela Lamas que siempre me abrió las puertas no sólo de su cátedra, sino de su casa, y de sus ideas, invitándome a participar de sus proyectos, y compartiendo su visión de los problemas biológicos desde una disciplina fascinante como es la filosofía. Gracias también a Tito Dressino quien

me aportó criticismo gracias a su particular mirada de algunas cuestiones que se dan por sentado y en general no son cuestionadas.

Con un montón de personas conversamos acerca de variados temas, y me ayudaron a esclarecer un montón de aspectos, muchos de ellos respondieron desinteresadamente a mis inquietudes, y con varios intercambiamos e-mails y bibliografía: Ramiro Barberena, Violeta Killián Galván, Diego Andreoni, Laura Fuchs, Clara Scabuzzo, Paula Miranda, Verónica Seldés, Mario Arrieta, a ellos también les agradezco.

Montones de gracias a mi gran amiga arqueobotánica Loli Ciampagna, con quienes transitamos juntas toda la carrera de grado y la de posgrado también. No me alcanzan las palabras para agradecerle por compartir pacientemente tantos minutos, aguantando mis altibajos, sin importar la estación, la hora del día y la cuestión que me inquietaba. Gracias por estar siempre incondicionalmente.

Estoy también muy agradecida con Lei Estenoz con quien nos conocimos de forma casual en una etapa avanzada de la carrera de grado y desde entonces no nos hemos separado. Ella me apoyó y ayudó para no desenfocarme de la tesis y fue mi compañera de viajes y salidas desestresantes.

También estoy muy agradecida con mis compañeros de la carrera de grado, amigas y amigos antropólogos Nacho Liggera, Nati Lunazzi, Flor Quiroga, Clarita Aguinaga, Sole García, Agus Martínez, Mecha Corbat, Paz Pompei, Vero Trola, Vicky Lissa, Gonza Villanueva, Pato Corbat; la ecóloga Nadia Festante y los geólogos Guido Borzi, Héctor Campos, y Pablo García. Gracias especialmente a Dani Mansegosa que siempre me recibió y me brindó alojamiento cuando estuve de visita por Mendoza. Con ellos hemos compartido viajes, reuniones, y discusiones que aportaron sustancialmente a mi formación en las ciencias naturales en general.

Agradezco profundamente a mis amigas literalmente de toda la vida, con las que nos conocemos desde que tenemos uso de la memoria,

y hemos transitado juntas arduos caminos, que fueron mucho más agradables por estar cerca de ellas. A Paula Bellone, mi eterna compinche, que a pesar de estar lejos, no puede haber estado más cerca, nunca dejó de acompañarme, aconsejarme, apoyarme y recientemente me honró con el madrinazgo de Felipe. Yami Cardoso, con quien nos hemos cruzado durante toda la formación institucional, desde el jardín de infantes hasta la formación de posgrado en la misma Facultad, y por suerte la vida nos sigue encontrando y reencontrando, hoy como investigadoras de una misma disciplina. A Florencia Costantino y Ana Inés Perez Duhalde, por las risas cómplices y los divertidos momentos compartidos, ellas fueron siempre un sostén incondicional.

A las amistades más recientes, con quienes ya nos unen lazos permanentes, gracias por el apoyo constante, por sacarme a pasear un poco y permitirme un poco de distracción, en los momentos que un poco de aire fue necesario para seguir. Gracias a Ire Del Llano, Nuria Carrascosa, Mati Iseas, Cutu, Romi Padula, Diego Gennaro, Fede Bossi, Guille Gatti.

Gracias inmensas a Pía Liggera que con su creatividad, diseñó la tapa y contratapa, brindando una cuota de arte a este manuscrito. Gracias a Manuela Orbe por la traducción del resumen al inglés.

Gracias a mi maravillosa familia por confiar en mí y apoyarme constantemente, por remplazarme en tareas, por entender y estimular mi trabajo, por estar siempre dispuestos. Aprovecho para decirles lo que en la rutina a veces se hace difícil, pero no por eso deja de estar implícito: son infinitos los agradecimientos hacia ustedes. Unas especiales gracias a mamá Laura y a papá Gugui, a los mejores hermanos del mundo, que contagian su fanatismo pincharrata, Nano y el Ruso, y también a Juampi que es como un hermano más. A mis abuelos, que cariñosamente, mediante sus exquisitas comidas e indagaciones acerca mi trabajo, han sabido mimarme de la mejor manera posible. A mis tíos Marce, Pablo, Esteban, Augusto, Valentina, que siempre se interesaron en mi

trabajo, y han sabido darme una mano, cada uno a su manera, y no dejan de llenarme de su cariño. A Lola, por robarle tantas horas de su invaluable tiempo de niñez, por entenderme y acompañarme a su manera, por compartir esas largas horas de estar cada una enfrente a su computadora o sus libros. Gracias por ser tan compañera.

Agradezco a las muy buenas personas que forman parte de la División Antropología del Museo de La Plata. Mariano Del Papa y Andrés Di Bastiano, que han estado siempre disponibles para ayudarme con el material que fui necesitando, y se han bancado mi ritmo de mediciones, pidiéndoles a veces más de 50 cráneos por día. Gracias también a Cristina Muñe que con su metódico detalle en el armado de citas, me ha enseñado que los detalles expresan prolijidad y dedicación. Gracias a Héctor Pucciarelli, que como Jefe de División, me brindó un ameno lugar de trabajo para poder desarrollar mis tareas.

Gracias al personal de los Museos que visité, por permitirme el acceso a las colecciones allí alojadas: Luis Ballarini y Miriam Ayala (Museo Historia Natural de San Rafael), Clara Abal de Russo (Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas "Juan Cornelio Moyano", Mendoza), Beatriz Cañoman (Museo Regional de Malargüe), Claudia Aranda y Karina Zuccala (Museo Etnográfico "J.B. Ambrosetti", Buenos Aires) y Teresa Michieli (Instituto de Investigaciones Arqueológicas y Museo "Prof. Mariano Gambier").

Este trabajo de tesis ha sido posible de realizar mediante dos becas doctorales que me fueron otorgadas por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, y mediante tres proyectos dirigidos por mis directores: "Una aproximación bioarqueológica a la variación geográfica y temporal en los patrones de subsistencia humana en el Centro- Oeste de Argentina durante el Holoceno tardío" dirigido por Paula Novellino, "Diversificación morfológica en poblaciones humanas de Sudamérica" dirigido por Ivan Perez, y "Variación craneofacial y post-craneal

en poblaciones humanas del sur de Sudamérica: análisis de los procesos de diferenciación a múltiples escalas espaciales" dirigido por Valeria Bernal.

ÍNDICE Y ORGANIZACIÓN DE LOS CONTENIDOS

Agradecimientos.....	i
Índice y organización de los contenidos.....	v
Resumen.....	viii
Abstract.....	ix
I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. ÁREA DE ESTUDIO Y REGISTRO ARQUEOLÓGICO DEL COA.....	5
2.1 Características geográficas generales del COA.....	6
2.1.1 Unidades morfoestructurales, climáticas e hidrografía.....	6
2.1.1.1 Geomorfología y clima.....	6
2.1.1.2 Hidrografía.....	8
2.2 Unidades fito-zoogeográficas del COA.....	9
2.3 Sectores geográficos para el estudio del COA.....	12
2.4 El registro arqueológico del Centro-Oeste durante el holoceno tardío.....	12
III. ANTECEDENTES DE TRABAJOS BIOANTROPOLÓGICOS EN EL CENTRO-OESTE.....	18
3.1 Investigaciones bioantropológicas en el norte de Mendoza.....	19
3.1.1 Principios del siglo XX: Clasificación de los grupos humanos que habitaron la región.....	19
3.1.2 Mediados del siglo XX: Clasificación de los grupos humanos que habitaron la región y primeras aproximaciones a la dieta y al estado de salud.....	20
3.1.3 Fines del siglo XX: Analizando la interacción de las poblaciones humanas con el ambiente.....	21
3.1.4. Principios del siglo XXI: Integrando los procesos ecológicos y evolutivos.....	22
3.2 Investigaciones bioantropológicas en el sur de Mendoza.....	23
3.2.1 Segunda parte del siglo XX: Inicio de las investigaciones y clasificación de los grupos humanos que habitaron la región.....	23
3.2.2 Fines del siglo XX y principios de siglo XXI: Dieta y estado de salud de las poblaciones que habitaron la región.....	24
3.2.3 Principios del siglo XXI: Estudios morfológicos de las poblaciones que habitaron la región.....	24
3.3 Investigaciones bioantropológicas en San Juan.....	25
3.3.1 Principios a mediados del siglo XX: Recolección y clasificación de los grupos humanos que habitaron la región desde una perspectiva difusionista.....	26
3.3.2 Principios del siglo XXI: Primeros trabajos bioarqueológicos, análisis morfológicos y estudio de la dieta.....	26
IV. MARCO CONCEPTUAL.....	28
4.1 Generación de un fenotipo craneofacial individual.....	29
4.1.1. El origen de rasgos fenotípicos complejos.....	29
4.1.2. El crecimiento y desarrollo del cráneo.....	30
4.2 Procesos evolutivos aleatorios y no-aleatorios.....	32
4.2.1 Procesos evolutivos aleatorios.....	33
4.2.1.1 Mutaciones y Recombinación genética.....	34

4.2.1.2 Deriva génica.....	34
4.2.1.3 Flujo génico.....	35
4.2.1.4 Patrones resultantes de la acción de los procesos evolutivos aleatorios y el flujo génico.....	36
4.2.1.4a Modelo de Aislamiento por distancia.....	36
4.2.1.4b Efecto fundador serial.....	36
4.2.2 Procesos evolutivos no-aleatorios.....	37
4.2.2.1 Selección Natural.....	38
4.2.2.2 Plasticidad Fenotípica.....	39
4.3 Procesos evolutivos y ecológicos a través de múltiples escalas espaciales.....	40
4.4 Estudio de la variación morfológica en muestras humanas prehistóricas.....	42
4.4.1 Linajes poblacionales.....	42
4.4.2 Muestreo a partir de linajes poblacionales bioarqueológicos.....	43
4.4.3 Aproximación de las ciencias históricas.....	43
V. OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE TRABAJO.....	45
5.1 Objetivo general.....	46
5.2 Objetivos específicos.....	46
5.3 Hipótesis.....	46
VI. MATERIALES.....	48
6.1 Características de las muestras.....	49
6.2 Justificación y selección de las muestras.....	49
6.3 Escalas de análisis y número de individuos.....	50
6.3.1 Número de individuos analizados por estructura craneana según escala de análisis.....	53
6.4 Escala macro-regional.....	54
6.4.1 Noroeste Argentino.....	56
6.4.2 Sudeste de Pampa/Noreste de Patagonia.....	57
6.4.3 Centro-Oeste de Argentina.....	58
6.5 Escala regional: Centro-Oeste de Argentina.....	61
6.6 Escala micro-regional: norte y sur de Mendoza.....	64
6.6.1 Sitios del norte de Mendoza.....	66
6.6.2 Sitios del sur de Mendoza.....	70
VII.MÉTODOS.....	75
7.1 Definición de variables morfológicas y ecológicas utilizadas.....	76
7.2 Variables morfológicas.....	77
7.2.1 Morfometría.....	77
7.2.1.1 Definición.....	77
7.2.1.2 Morfometría tradicional.....	78
7.2.1.3 Morfometría geométrica.....	79
7.2.3 Tamaño, Forma y Forma Total.....	80
7.2.4 Selección y definición de puntos.....	81
7.2.5 <i>Semilandmarks</i>	84
7.2.6 Superposición de Procrustes.....	84
7.3 Variables ecológicas.....	85
7.3.1 Temperatura.....	85
7.3.2 Dieta.....	87
7.3.2.1 Fuerza de Mordida.....	87
7.3.2.2 Caries.....	90

7.3.2.3 Isótopos estables del carbono.....	91
7.4 Análisis estadísticos comparativos.....	93
7.4.1 Representaciones gráficas.....	93
7.4.1.1 Scatterplot.....	93
7.4.1.2 Boxplot.....	93
7.4.1.3 Wireframe.....	93
7.4.1.4 Mapa 2D	93
7.4.2 Métodos para el análisis de la variación morfológica.....	94
7.4.2.1 Análisis de componentes principales (ACP).....	94
7.4.2.2 Prueba de Lynch.....	95
7.4.3 Métodos para el análisis de la variación espacial de las variables morfológicas y ecológicas.....	96
7.4.3.1 Correlogramas e I de Moran.....	96
7.4.3.2 m_{12} de Procrustes.....	97
7.4.4 Métodos para analizar la asociación entre las variables morfológicas y ecológicas considerando el espacio geográfico.....	98
7.4.4.1 Regresión Espacial.....	98
7.4.4.2 Análisis Multivariado de la Varianza (MANOVA).....	100
VIII. ANÁLISIS PRELIMINARES.....	102
8.1 Estimación de la edad de muerte.....	103
8.2 Determinación del sexo de los individuos.....	104
8.3 Modificaciones culturales del cráneo.....	110
8.4 Error intraobservador.....	113
IX. RESULTADOS.....	116
9.1 Resultados escala macro-regional.....	117
9.1.1 Morfológicos.....	117
9.1.1.1 Tamaño.....	117
9.1.1.2 Forma.....	117
9.1.1.3 Forma total.....	120
9.1.1.4 Prueba de Lynch para la diversificación morfológica.....	122
9.1.2 Ecológicos.....	124
9.1.2.1 Distribución espacial de las variables ecológicas.....	124
9.1.2.2 Fuerza de Mordida.....	124
9.1.2.3 Relación entre IC y $\delta^{13}C$	127
9.1.3 Asociación entre variables morfológicas y ecológicas con el espacio y entre sí.....	127
9.1.3.1 Asociación de variables morfológicas con el espacio.....	127
9.1.3.2 Asociación de variables ecológicas con el espacio.....	129
9.1.3.3 Regresiones espaciales entre variables morfológicas y ecológicas.....	129
9.2 Resultados escala regional.....	131
9.2.1 Morfológicos.....	132
9.2.1.1 Tamaño.....	132
9.2.1.2 Forma.....	132
9.2.1.3 Forma total.....	134
9.2.1.4 Prueba de Lynch para la diversificación morfológica.....	135
9.2.2 Ecológicos.....	136
9.2.2.1 Distribución espacial de las variables ecológicas.....	136
9.2.2.2 Fuerza de Mordida.....	136
9.2.2.3 Relación entre IC y $\delta^{13}C$	138
9.2.3 Asociación entre variables morfológicas y ecológicas.....	139
9.2.3.1 Relación entre las variables morfológicas con el espacio: m_{12} de Procrustes.....	139
9.2.3.2 Relación entre las variables ecológicas con el espacio: m_{12} de Procrustes.....	139

9.2.3.3 Regresiones espaciales.....	139
9.3 Resultados escala micro-regional.....	140
9.3.1 Sur de Mendoza.....	140
9.3.1.1 Variables morfológicas.....	140
9.3.1.1.1 Tamaño.....	140
9.3.1.1.2 Forma.....	140
9.3.1.1.3 Forma total.....	142
9.3.1.1.4 Prueba de Lynch de diversificación morfológica.....	143
9.3.1.2 Variables ecológicas.....	143
9.3.1.2.1 Distribución espacial de las variables ecológicas.....	143
9.3.1.2.2 Fuerza de mordida.....	146
9.3.1.2.3 Relación entre IC y $\delta^{13}\text{C}$	146
9.3.1.3 Asociación entre variables morfológicas y ecológicas con el espacio y entre sí.....	146
9.3.1.3.1 Asociación entre las variables morfológicas con el espacio geográfico: m_{12} de Procrustes.....	146
9.3.1.3.2 Asociación entre las variables ecológicas con el espacio geográfico: m_{12} de Procrustes.....	146
9.3.1.3.3 MANOVA.....	147
9.3.1.3.4 Prueba de Levene.....	147
9.3.2 Norte de Mendoza.....	148
9.3.2.1 Variables morfológicas.....	148
9.3.2.1.1 Tamaño.....	148
9.3.2.1.2 Forma.....	148
9.3.2.1.3 Forma total.....	150
9.3.2.1.4 Prueba de Lynch de diversificación morfológica.....	150
9.3.2.2 Variables ecológicas.....	152
9.3.2.2.1 Distribución espacial de las variables ecológicas.....	152
9.3.2.2.2 Fuerza de mordida.....	152
9.3.2.2.3 Relación entre IC y $\delta^{13}\text{C}$	152
9.3.2.3 Asociación entre variables morfológicas y ecológicas con el espacio y entre sí.....	153
9.3.2.3.1 Asociación entre las variables morfológicas con el espacio geográfico: m_{12} de Procrustes.....	153
9.3.2.3.2 Asociación entre las variables ecológicas con el espacio geográfico: m_{12} de Procrustes.....	153
9.3.2.3.3 MANOVA.....	153
9.3.2.3.4 Prueba de Levene.....	154
9.4 Resultados Destacados.....	155
X. DISCUSIÓN.....	157
XI. CONSIDERACIONES FINALES Y PERSPECTIVAS FUTURAS.....	163
APÉNDICE 1. Puntos registrados en el presente estudio.....	166
APÉNDICE 2. Determinación del sexo de los individuos de la muestra.....	172
APÉNDICE 3. Resultados del error intraobservador a partir de coordenadas de landmarks.....	178
BIBLIOGRAFÍA.....	181

RESÚMEN

Los procesos evolutivos y ecológicos son importantes para modelar los patrones de variación morfológica entre las poblaciones humanas. Dentro de las dimensiones ecológicas, la dieta juega un rol fundamental en la variación craneofacial, debido tanto al efecto del tipo y cantidad de nutrientes consumidos sobre el crecimiento esquelético como al efecto localizado de fuerzas masticatorias. En este trabajo, se examinan estas dos dimensiones de la dieta y se evalúa su influencia en la diversificación morfológica de las poblaciones humanas del sur de Sudamérica durante el Holoceno tardío. Particularmente se estudia la relación entre la diversificación morfológica y la diversidad de la dieta en poblaciones humanas del Centro-Oeste de Argentina, ampliando y reduciendo la escala para una mejor comprensión de estos procesos. Los análisis fueron realizados a través de tres escalas: macro-regional (Noroeste Argentino, Centro-Oeste de Argentina, Noreste de Pampa/Sudeste de Patagonia), regional (Centro-Oeste de Argentina) y micro-regional (norte y sur de Mendoza).

Para estudiar este problema se relevaron variables morfométricas craneofaciales, así como dos componentes de la dieta -la composición y la dureza-. Estas variables fueron registradas para 474 individuos adultos de ambos sexos. La morfología craneofacial se estudió a partir de 84 coordenadas de *landmarks* y *semilandmarks* en 3D, las cuales permitieron delimitar el esqueleto facial, base y bóveda craneanas. Una extensión del método de Superposición Procrustes generalizado fue empleado para alinear las coordenadas de puntos y de esta manera estimar variables de forma. El tamaño centroide fue usado como una medida del tamaño global de los cráneos. La variación en forma fue resumida empleando el método de Componentes Principales. Este método también fue empleado para resumir un espacio de forma total, compuesto por las variables de forma más el logaritmo del tamaño centroide. La

composición de la dieta fue inferida a partir del Índice de Caries y datos de $\delta^{13}\text{C}$, mientras que la dureza fue estimada a partir de la sobrecarga masticatoria o Fuerza de Mordida, la cual fue calculada utilizando medidas de los principales músculos masticatorios y brazos de palanca. Se analizó la variación morfológica en las tres escalas, a través de análisis de Componentes Principales, *boxplots*, *wireframes* y la Prueba de Lynch para evaluar la diversificación morfológica. Asimismo se analizó la distribución de las variables morfométricas y ecológicas en el espacio, y se evaluó la asociación entre las mismas mediante regresiones espaciales y MANOVA.

Se encontró un patrón de cambio morfológico craneofacial caracterizado por maxilares más desarrollados y esqueletos faciales más alargados. Los resultados de regresión obtenidos ponen de relieve la importancia de estudiar la influencia de diferentes dimensiones de la dieta en la variación morfológica craneofacial. Los datos de dureza y composición de la dieta aquí medidos presentaron patrones de asociación disímiles con distintas propiedades morfométricas craneofaciales. Asimismo, la asociación entre la variación morfológica y estas dimensiones ecológicas difiere considerablemente según las escalas espaciales analizadas. Mientras que en las escalas espaciales menores, los procesos aleatorios explican una parte importante de la variación morfológica, en las escalas mayores los procesos no-aleatorios son los responsables de la variación morfológica entre las poblaciones humanas aquí estudiadas. A pesar de estas diferencias, el patrón de cambio morfométrico observado fue común a las diferentes escalas espaciales estudiadas.

En el contexto de las investigaciones desarrolladas en el Centro-Oeste de Argentina, los resultados obtenidos sugieren que los cambios en la dieta tuvieron un impacto relativamente rápido sobre los rasgos morfológicos craneofaciales. Estos cambios deben ser comprendidos considerando

que los procesos bioculturales no fueron homogéneos a los largo de toda la región siendo la incorporación de cultígenos más intensa en el actual territorio de San Juan con el desarrollo de prácticas agrícolas, y estableciéndose una zona *buffer* -caracterizada por la presencia de recursos heterogéneos- entre estas sociedades y los grupos cazadores-recolectores del sur de la región. Los principales cambios morfométricos observados en el tamaño y forma del esqueleto facial siguen el eje de cambio norte - sur en la proporción de cultígenos incorporados en la dieta y por lo tanto varían junto con la proporción de carbohidratos incorporados por las poblaciones de los extremos geográficos de la región. Por el contrario, la fuerza de mordida no muestra una contribución significativa tal que permita explicar el patrón de variación morfológica entre las muestras estudiadas.

En conjunto, los resultados obtenidos para las escalas espaciales analizadas sugieren que la

influencia de factores sistémicos relacionados con la composición de la dieta, más que de factores locales -como la sobrecarga masticatoria-, serían los principales agentes para explicar la diversificación morfológica de las poblaciones a escala macro-regional y en el Centro-Oeste de Argentina. La variación a escala micro-regional es concordante con expectativas de variación morfométrica intra-poblacional. Estos resultados difieren de los obtenidos para otras regiones del mundo. De esto se desprende que la dieta es un factor complejo que debe ser abordado integralmente considerando no sólo su dureza sino también su composición, para poder entender de una manera más completa, su asociación con la variación craneofacial. La complejidad del proceso de diversificación morfológica se advierte también en el hecho que los factores evolutivos y ecológicos involucrados presentaron una considerable variación entre escalas espaciales.

ABSTRACT

Evolutionary and ecological processes are important for modeling the patterns of morphological variation among human populations. Within the ecological dimensions, diet plays a key role in craniofacial variation, due both to the effect of the type and amount of nutrients consumed, on skeletal growth and the localized effect of masticatory forces. In this research, these two dimensions of the diet are discussed, and their influence in the morphological diversification of human populations from southern South America during the late Holocene is evaluated. In particular, the relationship between morphological diversification and dietary diversity in human populations from Central-West Argentina is studied, expanding and reducing the spatial scale to arrive at a better understanding of these processes. Analyses were performed considering three scales: macro-regional (Northwest Argentine, Central-West Argentina, Northern Pampa/Southeast Patagonia), regional (Central-West Argentina) and micro-regional (northern and southern Mendoza).

To study this problem, morphometric craniofacial variables and the two diet components - composition and hardness- were surveyed. These variables were registered in a total of 474 adult individuals of both sexes. Craniofacial morphology was studied through 84 coordinates of 3D landmarks and semilandmarks, which helped to delimit the facial skeleton, vault and cranial base. An extension of the generalized Procrustes Superimposition method was used to align the landmarks and semilandmarks coordinates, and thus estimate such shape variables. The centroid size was used as a measure of the overall size of the skull. Variation in shape was summarized using the method of Principal Components. This method was also employed to summarize a form space, comprising shape variables and the logarithm of centroid size. Diet composition was inferred from Caries Index and $\delta^{13}\text{C}$ data, while diet hardness was estimated from masticatory loading or Bite Force,

which was calculated using measurements of the main masticatory muscles and lever arms. Morphological variation in the three scales was analyzed by Principal Component Analysis, boxplots, wireframes and Lynch test to assess morphological diversification. Morphometric distribution and environmental variables in space was also analyzed, and the association between them was assessed using spatial regressions and MANOVA.

A pattern of morphological craniofacial change characterized by more developed jaws and elongated facial skeletons was found. The regression results obtained highlight the importance of studying the influence of different dimensions of diet on craniofacial morphological variation. The data of hardness and composition of diet measured here, showed dissimilar patterns of association with different craniofacial morphometric properties. Furthermore, the association between these morphological variation and ecological dimensions differs considerably across different spatial scales analyzed. While random processes explain an important part of the morphological variation in the smaller spatial scales, non-random processes are responsible for this variation in the major ones. Despite these differences, the pattern of morphometric change observed was common to the different spatial scales studied.

In the context of the research conducted in Central-West Argentina, the results obtained suggest that diet changes had a relatively rapid impact on craniofacial morphological features. In order to understand these changes, it must be considered that biocultural processes were not homogeneous throughout the entire region – the incorporation of cultigens being more intense in the present territory of San Juan due to the development of agricultural practices. Furthermore, a buffer-zone must be established, which is characterized by the presence of heterogeneous resources between these societies and hunter-gatherers groups of the southern region. The main morphometric changes observed in size and

shape of the facial skeleton follow the north-south axes of change in the proportion of cultigens used in the diet, and therefore vary with the proportion of carbohydrates which were incorporated by the groups of the geographical extremes of the region. By contrast, the biting force did not contribute significantly enough to allow a pattern did not contribute significantly such as to allow a pattern to explain morphological variation among the samples.

Overall, the results obtained for the spatial scales analyzed suggest that the influence of systemic factors related to the composition of the diet rather than local factors, such as chewing-overload, are the

principal factors that explain morphological diversification of populations from the macro-regional scale and Central-West Argentina. Morphological variation at the micro-regional scale is consistent with expectations of intra-population morphometric variation. These results differ from those obtained for other regions worldwide. It follows that the diet is a complex factor that must be addressed comprehensively considering not only its hardness but also its composition, in order to understand more fully its association with craniofacial variation. The complexity of morphological diversification is also evident in the fact that evolutionary and ecological factors involved have shown considerable variation across spatial scales.

I. INTRODUCCIÓN



I. INTRODUCCIÓN

Los patrones de variación morfológica entre poblaciones humanas son modelados por diversos factores evolutivos y ecológicos. Estos patrones pueden ser originados por procesos microevolutivos (deriva, flujo génico y selección natural) durante la divergencia de poblaciones espacialmente localizadas en contextos ambientales particulares. Asimismo, la variación morfológica entre poblaciones puede resultar de la influencia del ambiente durante la ontogenia (Carroll et al. 2007). Entre estos factores, la selección direccional y/o la plasticidad fenotípica pueden generar cambios morfológicos rápidos a nivel interpoblacional en periodos temporales breves (unas pocas generaciones) (Lynch 1990; Reznick et al. 1990; Hendry y Kinnison 1999; Carroll et al. 2007). Por lo tanto, las dimensiones ecológicas, así como el tiempo de divergencia, son importantes para comprender el proceso de diversificación morfológica en una región geográfica dada (Schluter 2000).

El clima y la dieta han sido considerados los factores ecológicos que mayor influencia podrían ejercer sobre la variación morfológica entre las poblaciones humanas (Stynder et al. 2007; Perez y Monteiro 2009). Numerosos estudios a escala mundial han señalado que mientras que el patrón de variación general del cráneo puede ser explicado, principalmente, por factores aleatorios (e.g. deriva génica; Relethford 1994; Roseman 2004), el esqueleto facial y la calota presentan una mayor asociación con factores ecológicos como la temperatura (Beals et al. 198a; Harvati y Weaver 2006). Por otro lado, varios trabajos han señalado la importancia de la dieta sobre la variación craneofacial a escala regional y han atribuido las diferencias encontradas en la morfología a la acción de diferentes cargas biomecánicas producto del consumo de dietas de diversa dureza (Carlson y Van Gerven 1977; González-José et al. 2005; Sardi et al. 2006; Stynder et al. 2007; Paschetta et al. 2010). En términos generales estos trabajos plantean que la consistencia de los alimentos

produce una sobrecarga mecánica que actúa diferencialmente en el complejo masticatorio, de manera que los grupos cazadores-recolectores —que consumirían dietas más duras— tienen mayores tamaños de esqueleto facial que los grupos agricultores —que tendrían una dieta más blanda—.

Alternativamente, son pocos los trabajos que consideran la composición de la dieta en estudios de morfología craneofacial, y en general plantean que la dieta tiene un efecto sistémico a nivel esquelético y que las mayores diferencias craneofaciales entre grupos que consumen alimentos con cantidades variables de micro y macro-nutrientes se registran también en la región facial (Perez y Monteiro 2009; Perez et al. 2011). Sin embargo, la importancia relativa de estas dimensiones de la dieta sobre la variación morfológica entre las poblaciones humanas no ha sido evaluada hasta el presente de manera conjunta.

Los estudios que evalúan la importancia de la dieta en la variación craneofacial mencionados más arriba, se han centrado en el análisis de muestras en escala regional (Carlson y Van Gerven 1977; González-José et al. 2005; Sardi et al. 2006; Stynder et al. 2007; Perez y Monteiro 2009; Paschetta et al. 2010; Perez et al. 2011), limitando nuestra comprensión de la influencia de diferentes factores ecológicos en la diversificación morfológica craneofacial a otras escalas espaciales. Dado que gran parte de la variabilidad ecológica es dependiente de la escala espacial (Levin 1992; García 2006), considerar la escala de manera explícita es de gran importancia en todo estudio de diversificación morfológica. El énfasis en el problema de la escala se debe a que estudios previos han mostrado que un mismo proceso ecológico puede generar patrones diferentes a distintas escalas espaciales, al estar regulado por mecanismos distintos en cada escala (García 2006; Wu y Li 2006). Hasta el presente en Sudamérica no existen trabajos sistemáticos orientados a estudiar

la influencia relativa de los factores ecológicos en la variación morfológica craneofacial a múltiples escalas espaciales. Estos estudios resultan particularmente relevantes para la evaluación de los factores mencionados debido a que —contrariamente a las hipótesis tradicionales que señalaban que los procesos que resultan en gran diversificación morfológica ocurrirían en escalas temporales y espaciales amplias— los trabajos recientes en biología evolutiva han mostrado que gran parte de la diversificación morfológica ocurre en escalas espaciales y temporales acotadas (ver revisión en Carroll et al. 2007).

En este contexto, el análisis de la diversidad morfológica craneofacial y la diversidad de la dieta en la escala del Centro Oeste de Argentina (COA) es de particular importancia para este tipo de estudios, ya que la misma es considerada la frontera sur de la agricultura prehispánica del maíz (Gil et al. 2006a). Desde su poblamiento en el límite Pleistoceno-Holoceno hasta hace 2500-2000 años AP el COA fue ocupado por grupos cazadores-recolectores que mantuvieron este tipo de organización socio-económica sin cambios significativos (Durán et al. 2006). La domesticación y emergencia de la agricultura se produjo en el área en un periodo relativamente breve, i.e. los últimos 2500 años (Gil et al. 2006a). Dado que el maíz, el principal recurso domesticado en la región, presenta valores nutricionales extremadamente bajos en términos de micro y macro-nutrientes esenciales para la vida, es esperable que haya tenido un fuerte impacto sobre la salud y la nutrición de las poblaciones (Larsen 2006). Conjuntamente, en este mismo momento se habría producido la incorporación de innovaciones tecnológicas (e.g. cerámica, entre otros) que indicarían cambios en las estrategias de subsistencia y formas de organización. Este proceso fue diferente al norte y al sur del área, mientras en las sociedades del norte se observa un proceso de sedentarización y de mayor dependencia en la agricultura (Lagiglia 2002; entre otros), las del sur mantuvieron un modo de vida móvil y economías extractivas hasta

el momento de contacto hispano-indígena (Gil 2002). En este sentido resulta de interés extender el análisis de estas variables al sur (Sudeste de Pampa/Noreste de Patagonia) y norte (Noroeste Argentino) de esta región.

Por lo expuesto anteriormente, en el presente trabajo se aborda el estudio de la importancia de diferentes factores ecológicos, particularmente diferentes dimensiones de la dieta, sobre la diversificación morfológica craneofacial a partir de distintas escalas espaciales: macro-regional, regional y micro-regional. En particular se evaluará la importancia relativa de la composición de la dieta (medida como la prevalencia de caries e isótopos del carbono) y el estrés masticatorio (estimado como fuerza de mordida mediante el tamaño y el brazo de palanca de músculos vinculados con la masticación). La escala macro-regional comprende muestras del Noroeste, Centro-Oeste Argentino y Noreste de Patagonia/Sudeste de Pampa. La escala regional abarca la región de Centro-Oeste (Mendoza y San Juan). Finalmente la escala micro-regional incluye la región norte y sur de Mendoza la cual fue subdividida en Tierras Altas/ Tierras Bajas y norte/sur de Mendoza, obteniéndose los siguientes agrupamientos: Norte-Tierras Altas, Norte-Tierras Bajas, Sur-Tierras Altas/La Payunia, Sur-Tierras Bajas.

Este trabajo se encuentra organizado en 12 capítulos. En el capítulo II se presentan las características geomorfológicas e hidrológicas del área de estudio, junto con las principales discusiones en torno al registro arqueológico del Holoceno tardío en el COA. Asimismo, se presenta y justifica la organización de la región de estudio en las áreas geográficas a partir de las cuales se abordaron los estudios posteriores. En el capítulo III se exhiben los antecedentes de los trabajos bioantropológicos en el COA, desde principios del siglo XX hasta la actualidad. En el capítulo IV se presenta el marco conceptual empleado, explicitando los conceptos principales que se utilizan a lo largo del trabajo. En el capítulo V se

despliegan los objetivos generales y específicos, así como las principales hipótesis que guiaron la presente investigación. En el capítulo VI se muestran los materiales utilizados describiendo en detalle las características de las muestras analizadas y la información contextual asociada a las mismas. En el capítulo VII se detallan los métodos morfométricos y estadísticos utilizados. En el capítulo VIII se presentan los resultados de los análisis realizados de manera preliminar – determinación de la edad, sexo, presencia de modificaciones culturales del cráneo y estimación del error intraobservador. En el capítulo IX se presentan los principales resultados organizados a través de las tres escalas espaciales planteadas para este trabajo. Finalmente, en el capítulo X se presenta la discusión de los principales resultados alcanzados, y en el capítulo XI las consideraciones finales y perspectivas futuras. Asimismo se incluyen 3 apéndices que se corresponden con tres tablas: los puntos registrados en el presente estudio (Apéndice 1), la determinación del sexo de cada individuo (Apéndice 2) y los resultados obtenidos del análisis del error intraobservador a partir de landmarks (Apéndice 3). Para finalizar se presenta la bibliografía citada a lo largo del manuscrito.

**II. ÁREA DE ESTUDIO Y REGISTRO ARQUEOLÓGICO
DEL CENTRO-OESTE ARGENTINO**



II. ÁREA DE ESTUDIO Y REGISTRO ARQUEOLÓGICO DEL COA

En este capítulo se describirán las características geográficas generales del área central de estudio, que corresponde a la región del Centro-Oeste de Argentina (COA). Se definen las unidades morfoestructurales, climáticas, e hidrografía y los principales recursos zoogeográficos y fitogeográficos de la región. Finalmente, se presentan las principales características del registro arqueológico del Holoceno tardío y en particular las evidencias que dan sustento a las discusiones en torno al problema de la incorporación de cultígenos en la región.

2.1 Características geográficas generales del COA

La región del Centro-Oeste de Argentina se extiende entre los 30° y 40° de latitud sur y los 66° y 69° de longitud oeste, y ocupa una superficie total aproximada de 240.000 km² (~90.000 km²=San Juan, ~150.000 km²=Mendoza). Se encuentra delimitada al oeste por la cordillera de los Andes que la separa de Chile, al sur por la provincia de Neuquén, al oeste por las provincias de San Luis y La Pampa, y al norte la provincia de La Rioja.

Cabe destacar que gran parte de la región forma parte de la denominada "Diagonal Árida" que se extiende desde el norte del Perú (5° latitud sur) hasta el estrecho de Magallanes (52° latitud sur), abarcando la mayor parte del oeste argentino, a sotavento de la cordillera de los Andes (Pereyra 2000). A grandes rasgos, es un área árida y semi-árida caracterizada por un clima subtropical con una alta evapotranspiración, precipitaciones bajas limitadas a la estación estival, y una temperatura media anual que oscila entre 10-18°C (Abraham et al. 2009).

En el presente apartado se describirán las condiciones ambientales características de la actualidad. Esto se debe a que en líneas generales se acepta que durante el Holoceno tardío (los últimos 3000 años AP) se configuraron las condiciones climáticas y los recursos vegetales y animales actuales (Paez et al. 2010; Zárate et al.

2010). Sin embargo, cabe destacar que ha sido un periodo de variabilidad climática irregular, vinculada a los eventos del Niño, la neoglaciación y la anomalía climática medieval (Zárate 2002). El fenómeno del Niño ocasionó un aumento de las precipitaciones en la alta cordillera, lo que tuvo como consecuencia una mayor disponibilidad de agua en las Tierras Bajas. La neoglaciación registrada hace 2500-2000 años AP y la anomalía climática medieval que dio lugar a la pequeña edad de hielo hace 400 años AP sugieren cambios donde se intercalaron periodos fríos y cálidos (Zárate et al. 2010).

2.1.1 Unidades morfoestructurales, climáticas e hidrografía

2.1.1.1 Geomorfología y clima. El relieve es un factor relevante en el COA, que a pesar de que presenta una gran heterogeneidad ambiental, más del 50% del territorio provincial se encuentra por sobre los 1.000 m.s.n.m., incluyendo picos montañosos de hasta casi 7.000 m.s.n.m. (Abraham 2000; Pereyra 2000). Procesos endógenos vinculados con la subducción de corteza oceánica en la costa pacífica fueron los generadores del relieve, que fue modelado más tarde por los procesos exógenos que configuraron el paisaje (González Díaz y Fauqué 1993). En el COA predominan tres centros principales de acción climática: la depresión del noroeste, y los anticiclones subtropicales semipermanentes del Atlántico y Pacífico (Capitanelli 1972). En el marco de un enfoque morfoclimático, se pueden identificar tres estructuras topográficas principales en sentido O-E que constituyen unidades morfoestructurales: altas montañas, pedemonte y planicies menores (Abraham 2000; Candia e Ibáñez 2000a, 2000b; Suvires 2000). Estas unidades a su vez se encuentran subdivididas en subestructuras (Figura 2.1). En el presente trabajo se agruparon dichas subestructuras en dos áreas principales, siguiendo a Aparicio (1966) que distingue un relieve positivo (TA) y otro negativo (TB), las cuales se indican a continuación:

1. TIERRAS ALTAS (TA): Altas Montañas/Payunia

- 1a. Las altas cumbres
- 1b. Precordillera y pedemonte
- 1c. Valles longitudinales de altura
- 1d. Sierras pampeanas
- 1e. Área volcánica de Payunia
- 2. TIERRAS BAJAS (TB):
 - 2. Planicies/Depresiones

Estas unidades se encuentran definidas sobre la base del relieve, masas de aire marítimo dominantes, tipo y estación del año en que se producen las precipitaciones, y el balance hídrico (Abraham 2000). Es decir, a partir de dichas unidades se pueden definir climas y comunidades fito-zoogeográficas particulares (Figura 2.1). Cabe destacar que a los fines de este trabajo, las unidades 1a-1e fueron agrupadas como TA, dado que presentan características comunes que las diferencian de 2 que corresponde a TB, agrupando bajo estas denominaciones a las muestras procedentes de los sitios arqueológicos ubicados en ambas regiones (Figura 2.1). A cada una de las unidades de relieve anteriormente mencionadas, le corresponde un clima característico, en función de las condiciones originales de las masas de aire dominantes y las transformaciones producidas en las mismas por la diversidad de unidades de relieve. La distribución de sedimentos avala este agrupamiento en TA/TB (Pazos et al. 1993), así como también estudios geomorfológicos tanto para San Juan (Aparicio 1966; Suvires 2000) como para Mendoza (Polanski 1954; Capitanelli 1972). El área de TA se encuentra bajo la acción del anticiclón del Pacífico, y coincide con las Provincias Fitogeográficas Andina, Patagónica y Prepuneña (Cabrera 1971), mientras que el área de TB está condicionada climáticamente por la influencia del anticiclón del Atlántico y desde el punto de vista fitogeográfico corresponde a la Provincia del Monte y en menor grado Espinal (Roig 1972).

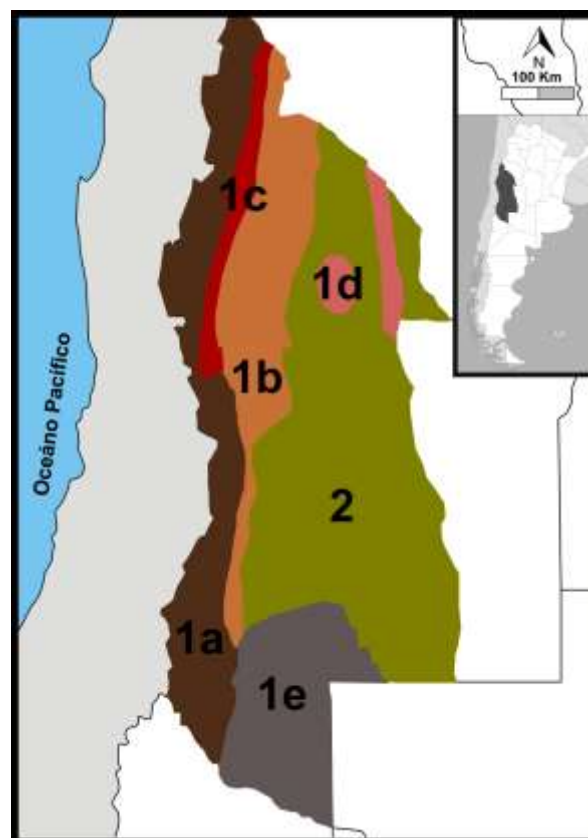


Figura 2.1. Unidades morfoestructurales y climáticas del COA: 1-TIERRAS ALTAS (en colores marrón, rojo, rosa, gris): (1a) Altas cumbres, (1b) Precordillera y Pedemonte, (1c) Valles longitudinales de altura, (1d) Sierras pampeanas, (1e) Payunia, y 2- TIERRAS BAJAS (en color verde): Planicies y depresiones. Modificado a partir de Capitanelli (1972) y Suvires (2000).

2.1.1.1.1. TIERRAS ALTAS. Se pueden identificar según Polanski (1954) las siguientes unidades morfoestructurales: la cordillera principal, la cordillera frontal, la precordillera, las laderas orientales de las montañas, las sierras pampeanas en San Juan, las huayquerías y el área volcánica de la Payunia (González Díaz y Fauqué 1993). Las altas cumbres montañosas (1a) ofrecen condiciones de altitud, pendiente, cambios de temperatura y diversidad climática que hacen que solo sea posible utilizar este nicho durante pocos meses al año, desde noviembre a marzo aproximadamente (Abraham 2000). El clima de las grandes montañas se encuentra determinado principalmente por las masas de aire que emite el anticiclón del Pacífico, lo que produce precipitaciones invernales de tipo nival. El clima, según la caracterización climática de Koeppen (1948), es de tipo nevado, e incluye los tipos de

hielo perpetuo, de tundra y clima seco de montaña. Se caracteriza por la ausencia de árboles, un régimen estacional nival invernal y precipitaciones estivales. La temperatura de todos los meses es inferior a 0-10° (Norte 2000; Pereyra 2000). La Precordillera, pedemonte (1b) y valles longitudinales de altura (1c) se encuentran hacia el este, y presentan una variada morfología, caracterizadas por un clima de transición, debido a que allí confluyen las masas de aire del Pacífico, Atlántico y la depresión del noroeste (Capitanelli 1972). Se caracterizan por un clima seco desértico (Koeppen 1948) con un invierno seco y frío, lluvias y temperaturas cálidas estivales (Pereyra 2000). Las sierras pampeanas (1d) se encuentran en el extremo noreste y sudeste de San Juan y corresponden a áreas de basamento metamórfico precámbrico (Suvires 2000). Se caracterizan por la combinación de un clima de estepa en el norte, con un invierno seco y precipitaciones estivales anuales >250 mm, y un clima de desierto en el sur caracterizado por un invierno seco y una menor cantidad de precipitaciones durante el verano (Pereyra 2000). El área volcánica de Payunia (1e) se encuentra ubicada en el sudeste de Mendoza, y presenta rasgos geomorfológicos que son considerados de Patagonia septentrional (Capitanelli 1972). Se caracteriza por la presencia de un campo volcánico complejo con un relieve irregular y planicies basálticas (Abraham 2000). En la región de la Payunia, el clima se encuentra determinado por la acción de las masas de aire del Pacífico, con la presencia de precipitaciones pluviales y en menor medida nivales, ambas durante el invierno, menos nivales y frías que la cordillera aunque más que en las planicies (Capitanelli 1972; Norte 2000).

2.1.1.1.2. TIERRAS BAJAS. Las planicies y depresiones (2) se extienden a partir de los flancos orientales de las montañas hacia el este con una altitud que oscila entre 300 y 1.500 m.s.n.m. y relieves de tipo suaves (González-Díaz 1972). Se incluyen en esta área la depresión de los Huarpes-Graben de Tunuyán, el sistema de médanos y guadales (González Díaz y Fauqué 1993), las depresiones Barreal-Rodeo, de la Travesía, y el Gran Bajo Oriental (Pereyra 2000). En esta área

predomina la acción del anticiclón del Atlántico, que emite su masa de aire cálida y húmeda aportando casi la totalidad del agua de precipitación (Capitanelli 1972). A su vez esta región recibe vientos cálidos y secos del anticiclón del Pacífico. Se caracteriza por un clima de desierto, con un régimen térmico cálido en el norte, como producto de la influencia de la depresión del noroeste, y fresco en el sur debido a que allí predomina la acción de las masas de aire anteriormente mencionadas.

2.2.2 Hidrografía. La región del COA tiene una media anual de precipitaciones de 250 mm con variaciones estacionales, longitudinales e interanuales fuertes. Existen dos patrones principales de precipitaciones: (1) precipitaciones invernales en TA y (2) precipitaciones estivales en TB (Capitanelli 1972; Pereyra 2000). Como consecuencia de las precipitaciones níveas originadas a partir de los glaciares de circo, se originan los principales sistemas de ríos de la región, los cuales incrementan su caudal como consecuencia de los deshielos producidos en las altas cumbres (Pazos et al. 1993; Zambrano y Torres 2000).

Los ríos de la región se originan en la cordillera de los Andes y la atraviesan en un sentido O/E (Figura 2.2), mientras que en otros sectores se desarrollan arroyos, cuerpos lacustres y humedales (Torres y Zambrano 2000; Zambrano y Torres 2000). El sistema hidrográfico del COA está formado principalmente por dos cuencas, la cuenca Cuyana en el norte, constituida por los sistemas Desaguadero-Salado, y la cuenca neuquina-surmendocina constituida por el sistema Grande-Barrancas (Benítez 1993; Moratello 1993; Suvires 2000). Todo el sistema hidrográfico del COA corresponde a la cuenca del río Colorado; salvo por el río Malargüe que desagua en la cuenca endorreica de Llancanelo (Fuentes y Velo 1993).

El sistema hidrográfico de San Juan está constituido por dos caudales principales, que integran el sistema Desaguadero-Salado: el río Jáchal en el norte, y el río San Juan en el sur (Suvires 2000). El río Jáchal atraviesa la provincia de San Juan en un sentido NO/SE, desembocando en el Desaguadero Superior (que allí toma el

nombre de Bermejo), mientras el río San Juan atraviesa la provincia en un sentido O/E, y también desemboca en el río Desaguadero. En el norte y centro de Mendoza, los ríos Mendoza, Tunuyán, Diamante y Atuel integran el sistema Desaguadero-Salado. En el sur de Mendoza, el río Grande se une con el Barrancas para formar el Colorado, que a su vez recibe por margen izquierda el Salado, ya en la provincia de La Pampa. Finalmente ambas cuencas desembocan en el río Colorado, de pendiente atlántica, que constituye el límite interprovincial natural entre la provincia de Mendoza y Neuquén.

Es decir, existen ocho cauces principales en la región, dos en San Juan y seis en Mendoza (Figura 2.2). De estos ocho caudales se debe destacar la importancia, para este trabajo, de los ríos San Juan, que delimita el norte del sur de San Juan, y el río Diamante, que delimita el norte del sur de Mendoza (Fuentes y Velo 1993), lo cual fue utilizado como un criterio para el agrupamiento de las muestras en las escalas regional y micro-regional. El río San Juan se ubica en el centro sur, se forma cerca de la localidad de Calingasta, recibiendo las aguas de los ríos Castaño, Melchor, Calingasta, Ansilta y Los Patos, y desemboca en el río Desaguadero en el límite de las provincias de San Juan y Mendoza. El río Diamante, nace en la laguna homónima que se encuentra al pie del Volcán Maipo, y dirige su curso hacia el sur, donde recibe el significativo caudal del río Borbollón, río Negro y Blanco, para finalmente desembocar en el río Salado en varios brazos y una serie de bañados. Esta demarcación permitió agrupar y delimitar geográficamente, los sitios arqueológicos ubicados en ambas provincias.

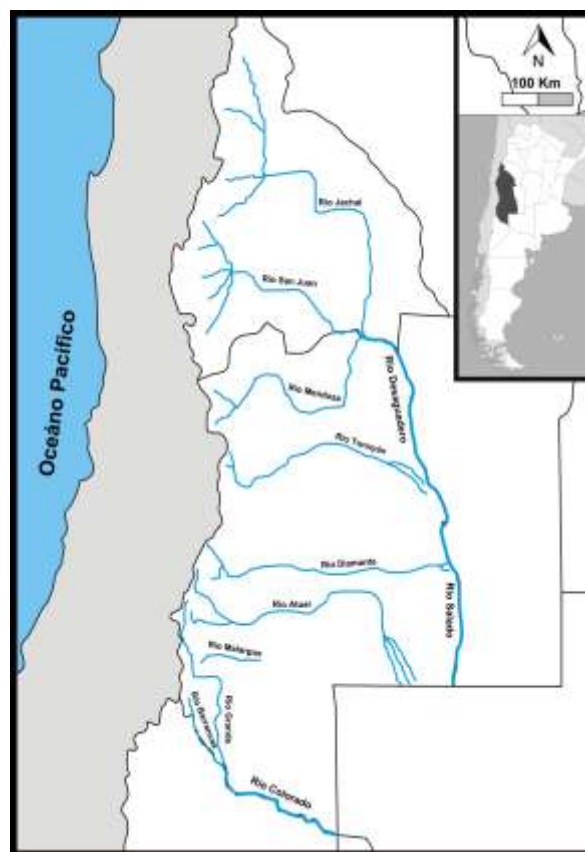


Figura 2.2. Mapa hidrográfico del COA. Modificado a partir de Capitanelli (1972) y Zambrano y Torres (2000).

2.2 Unidades fito-zoogeográficas del COA

Las mencionadas unidades morfoestructurales y climáticas (TA/TB) presentan asimismo características fito-zoogeográficas diferentes. Siguiendo la caracterización fito-zoogeográfica de Roig (1972) y Cabrera (1971) la región del COA forma parte del área Neotropical e incluye una gran diversidad de comunidades vegetales y animales. La presente descripción fitogeográfica fue realizada siguiendo a Cabrera (1971), Candia e Ibañez (2000a, 2000b) y Roig y colaboradores (2000), mientras que la descripción zoogeográfica fue realizada con base en Roig (1972) y Gambier (2000).

Con un criterio fitogeográfico, la región del COA está compuesta por el Dominio Andino-Patagónico (provincias Altoandina, Puneña y Patagónica), y el Dominio Chaqueño (provincias del Monte y del Espinal) (Cabrera 1971). Considerando la zoogeografía, dentro del Dominio Andino-Patagónico se encuentra la fauna de las

montañas, de las grandes alturas, pedemontana y de la estepa patagónica, mientras que dentro del Dominio Chaqueño se encuentra la fauna del monte y de los ambientes acuáticos salinos (Roig 1972).

Respecto a la distribución, casi la totalidad del centro y este del COA se encuentra ocupado por la provincia del Monte, aunque en el extremo este comienza una transición hacia la Provincia del Espinal (Andreoni 2014). El noroeste de la región está cubierto por porciones de las provincias Altoandina y Puneña, mientras que el sudoeste está cubierto por porciones de las provincias Altoandina y Patagónica. En este trabajo, se caracterizó la fito-zoogeografía de la región siguiendo las dos unidades anteriormente planteadas: TA, que se corresponde con el Dominio Andino-Patagónico, y TB que se corresponde con el Dominio Chaqueño. Si bien la extensión de las TA es menor que las TB en cuanto a superficie, presenta una mayor heterogeneidad biológica. A continuación se describe la fito-zoogeografía de ambas áreas.

2.2.1 TIERRAS ALTAS. El Distrito Altoandino Cuyano, que ocupa los altos andes de San Juan y Mendoza entre los 2.200 y 4.500 m.s.n.m. presenta un clima frío y seco, con nevadas en invierno, y heladas todo el año. La comunidad clímax es el pastizal que puede incluir diversas especies (*Stipa speciosa*, *Stipa scirpea*, *Stipa tenuissima*, *Stipa vaginata*, *Stipa chrysophylla*, *Poa holciformis*, géneros de *Festuca*). En las laderas se desarrollan estepas arbustivas de leña amarilla (*Adesmia pinifolia*) asociada con otras especies (*Ephedra andina*, *Berberis empetrifolia*, *Senecio uspallatensis*, *Mulinum ovalleanum*). En las cumbres hay hierbas formando placas en el suelo (*Adesmia subterranea*) o dispersas (*Menonvillea cuneata*, *Nassauvia lagascae*, *Tropaeolum polyphyllum*). En las vegas altoandinas predominan hierbas (*Adesmia bisexualis*, *Plantago barbata*, *Senecio breviscapus*), en las orillas de los arroyos hay praderas de hierbas (*Hordeum secalinum*, *Agrostis glabra*), y en los suelos más húmedos se desarrolla césped de varias especies (*Hypsela oligophylla*, *Werneria pygmaea*). La Provincia Puneña se extiende por las montañas y mesetas del

noroeste de la región entre los 3.400-4.500 m.s.n.m. hasta el noroeste de Mendoza donde desciende a 2.000 m.s.n.m. La vegetación predominante es la estepa arbustiva con comunidades de tolilla (*Fabiana densa*), chijua (*Psila boliviensis*) y añagua (*Adesmia horridiuscula*), acompañadas de otras especies arbustivas como rosita (*Junellia seriphioides*), leija (*Baccharis incarum*), canija (*Tetraglochin cristatum*), pingo-pingo (*Ephedra breana*) y algunas cactáceas bajas como airampu (*Opuntia soerenisii*). En algunas laderas y quebradas aparecen bosques de queñoa (*Polylepis tomentella*) y de churqui (*Prosopis ferox*), así como sociedades de cactáceas (*Trichocereus poco*, *Oreocereus celsianus*). Existen comunidades edáficas en las orillas de los ríos y depresiones con aguas de poca profundidad donde predomina la tola (*Parastrephia lepidophylla*, *Parastrephia phyllicaeformis*). En las vegas o ciénagas hay céspedes de varias especies (*Scirpus atacamensis*, *Juncus depauperatus*, *Plantago tubulosa*, *Hypsela oligophylla*). Finalmente, la Provincia Patagónica se extiende desde la precordillera de Mendoza hasta el norte de Tierra del Fuego. Particularmente, en el Distrito de la Payunia predomina la estepa arbustiva con matas de hojas reducidas y gramíneas herbáceas. Se caracteriza por las estepas del arbusto solupe (*Ephedra ochreatea*, *Neosparton aphhyllum*), que suele estar acompañado de otros arbustos (*Lycium chilense*, *Grindelia chiloensis*, *Junellia seriphioides*, *Chuquiraga rosulata*), y pastizales (*Stipa* spp.), estepas de otros arbustos como neneo (*Mulinum spinosum*), y melosa (*Grindelia chiloensis*), entre otros.

La fauna de las montañas presenta variaciones altitudinales, de manera que se pueden encontrar distintos conjuntos faunísticos en las diversas unidades ecológicas. La fauna de las grandes alturas es en general escasa, se ubica entre los 3.000-4.500 m.s.n.m. y se caracteriza por la presencia de aves (*Attagis gayi*, *Geossitta isabellina*, *Geossitta rufipennis*, *Geossitta cunicularia*, *Cynclodes atacamensis*, *Cynclodes Fuscus*) que utilizan los pastizales de altura para nidificar, en los peladeros se encuentran roedores (*Akodon andinus*, *Phyllotis darwini vaccarum*, *Ctenomys*

mendocinus) y lagartos (*Liolaemus fitzgeraldi*), grandes mamíferos como guanaco (*Lama guanicoe*), puma (*Puma concolor*) y zorro colorado (*Lycalopex culpaeus*). Luego, por debajo de los 2.500 m.s.n.m. se encuentra la fauna pedemontana, caracterizada por la presencia de una estepa arbustiva con fauna variada aunque escasa. Aquí se pueden encontrar grandes mamíferos como guanaco (*Lama guanicoe*), puma (*Puma concolor*) y el zorro gris (*Dusicyon griseus gracillis*), roedores (*Lagidium viscaccia*, *Ctenomys mendocinus*, *Microcavia australis*, *Abrocoma cinerea*, *Octomys mimax*, *Aconaemys fuscus*), edentados (*Chaetophractus villosus*, *Zaedyus pichiy*), murciélagos (*Histiotus montanus*, *Myotis chiloensis*), carnívoros medianos como el gato montés (*Felis geoffroyi salinarum*), el zorrino (*Conepatus chinga mendozus*), aves como el ñandú (*Pterocnemia pennata*), perdices (*Nothoprocta pentlandi*) y aves de rapiña como cóndor (*Vultur gryphus*), águilas (*Geranoaetus melanoleucus*, *Buteo polysoma*), carancho (*Phalco boenus albogularis*). En los arroyos y ríos tormentosos se pueden encontrar patos (*Lophoneta specularioides*, *Maerganetta armata*). En los valles intermontanos, se encuentra al tero (*Belanopterus cayaensis*), la becacina (*Phegornis mitcheli*), palomas (género *Metriopelia*), jilgueros (géneros *Sicalis* y *Spinus*), entre otras aves. Entre los reptiles se encuentran el sapo (*Bufo spinulosus*, *Telmatobius montanus*), la yarará (*Bothrops neuwiedi meridionalis*), el matuasto (*Leiosaurus paronae*), lagartos (*Phimaturus palluma*, *Cupriganus scapulatus*). En los arroyos serranos, se pueden encontrar bagres (*Pygidium borelli*, *Hathcheria* spp.). En la región de la Payunia, la cual constituye una meseta de aproximadamente 2.000 m.s.n.m con picos volcánicos, se encuentra la fauna de la estepa patagónica que ingresa en el territorio mendocino como una cuña. Entre los roedores se encuentran la rata (*Akodon longipilis hirtus*, *Reithrodon physodes*), y el tuco-tuco (*Ctenomys pontifex*), entre los mamíferos se destacan el guanaco (*Lama guanicoe*), puma (*Puma concolor*), zorro gris (*Dusicyon culpaeus magallanicus*), hurones (*Lyncodon patagonicus*, *Galictis cuja cuja*), el huemul (*Hippocamelus bisulcus*). Entre las aves se encuentra el ñandú (*Pterocnemia pennata*),

avutardas (*Chloephaga melanoptera*, *Chloephaga pieta*), la caminera (*Geositta cunicularia hellmaryi*), el coludo (*Asthenes modesta australis*), y el chingoto (*Zonotrichia capensis australis*). De los reptiles pueden encontrarse lagartos (*Leiosaurus bellii*, *Liolaemus elongatus*, *Liolaemus kriegii*), y el anuro (*Pelurodema bufonina*). En los arroyos y ríos es posible encontrar bagre (*Diplomystes chilensis*) y lamprea (*Geotria australis*).

2.2.2 TIERRAS BAJAS. La Provincia del Monte presenta una amplia extensión por centro-oeste de Argentina, desde el Valle de Santa María en Salta, centro de Catamarca y La Rioja, centro y este de San Juan y Mendoza, centro y este de Neuquén, oeste de La Pampa, centro y este del río Negro, hasta el noreste de Chubut. En términos generales la vegetación predominante es matorral o estepa arbustiva xerófila, sammófila o halófila, aunque incluye bosques marginales de algarrobos (*Prosopis flexuosa* var. *flexuosa*) o sauces. En cuanto a la flora, se destaca la presencia de jarillas (*Larrea divaricata*, *Larrea cuneifolia*, *Larrea nitida*) y arbustos como el tintitaco (*Prosopis torquata*), el alpataco (*Prosopis alpataco*), pichana (*Cassia aphylla*), la chilladora (*Chuquiraga erinacea*). Existen asociaciones de estas especies con mata sebo (*Monttea aphylla*), monte negro (*Bougainvillea spinosa*), y el retamo (*Bulnesia retama*). De la Provincia del Espinal, se introducen las especies que forman el clímax de la comunidad del espinal, el caldén (*Prosopis caldenia*) y el espinillo u aroma (*Acacia caven*).

La fauna del monte, se puede encontrar en las llanuras, que se ubican entre los 1.600 y 300 m.s.n.m (Capitanelli 1972) y presentan una diversidad de ecosistemas como pastizales, bosques de algarrobos y chañares, salinas con vegetación halófila y barreales. Si bien la fauna se encuentra distribuida en toda el área, se pueden encontrar hacia el noreste elementos chaqueños, hacia el sur elementos patagónicos y en menor medida pampeanos. Entre los roedores se encuentran varios ratones (*Marmosa pusilla*, *Graomys griseoflavus*, *Akodon varius*), cuises (*Microcavia australis*, *Galea musteloides*), la mara (*Dolichotis australis*), y la vizcacha (*Lagostomus maximus*). También se destacan la comadreja

(*Didelphis azarae*), peludos (*Chaetophractus villosus*, *Chaetophractus vellerosus*), el piche (*Zaedyus pichiy*), el mataco (*Tolypeutes mataco*) y el pichiciego (*Chlamyphorus truncatus*), felinos como gato montés (*Felis geoffroyi salinarum*) y el puma (*Felis concolor*). Entre las aves se encuentran perdices (*Nothura maculosa*, *Nothura darwini*, *Eudromia elegans*), el ñandú (*Rhea americana*), jotes (*Cathartes aura jota*), águila (*Buteo albicaudatus*), aguilucho (*Parabuteo unicinctus*), el gavilán (*Accipiter bicolor*), palomas (*Patagioenas picazuro*, *Columbina picui*, *Zenaida auriculata*), loro (*Cyanoliseus patagonus*), hornero (*Furnarius rufus*), carpinteros (*Colaptescampestroides*). Entre los reptiles se encuentran sapos (*Bufo arenarum*), ranas (*Leptodactylus ocellatus*), escuerzos (*Odontophrynus occidentalis*), boa de las viscacheras (*Constrictor constrictor*), boa coral (*Micrurus lemniscatus*), iguana (*Tupinambis rufescens*), lagartijas (*Teius teyou*, *Mabuya dorsovitata*), tortuga terrestre (*Geochelone chilensis*). Finalmente, persisten relictos de lo que fueron antiguos ambientes lénticos donde se concentra fauna de ambientes acuáticos salinos, en los que se destaca la presencia de diversas aves como las macaes (*Colymbus rolland chilensis*, *Aechmophorus major*), garza (*Ardea cocoi*, *Casmerodius albus egretta*), cuervo (*Plegadis guarauna*), flamenco (*Phoenicopterus ruber chilensis*), cisne (*Cygnus melancoriphus*), ganso (*Coscoroba coscoroba*), varias especies de patos (*Dendrocygma bicolor*, *Nettion flavirostre*, *Metopiana peposaca*, *Anas platalea*), la gallareta (*Rallus sanguinolentus*) y las taguas (*Fulica armillata*, *Fulica leucoptera*), entre otras aves.

2.3 Sectores geográficos para el estudio del COA

En síntesis, con base en las unidades morfoestructurales y climáticas descriptas anteriormente, y en concordancia con las unidades fito-zoogeográficas, se subdividió a la región del COA en dos áreas, Tierras Altas y Tierras Bajas. Dichas unidades a su vez fueron subdivididas en base a los dos cursos de agua principales que atraviesan la región en sentido O/E, el río San Juan y el río Diamante, obteniéndose un total de 7 áreas

geográficas para agrupar las muestras provenientes de los distintos sitios arqueológicos (Figura 2.3). Este agrupamiento se basa en los estudios morfoestructurales (Capitanelli 1972; González-Díaz 1972; Abraham 2000; Suvires 2000), climáticos (Capitanelli 1972; Norte 2000; Pereyra 2000), hidrográficos (Torres y Zambrano 2000, Zambrano y Torres 2000), fito-zoogeográficos (Cabrera 1971; Roig 1972) desarrollados previamente, y asimismo se encuentra en concordancia con las evidencias e interpretaciones del registro arqueológico de la región (Gambier 2000; Lagiglia 2002; Cortegoso 2004; Durán et al. 2004; Novellino et al. 2004; Gil et al. 2006a; Giardina 2010; Gil et al. 2010), ha sido explícitamente utilizado para estudios arqueológicos con muestras de Mendoza recientemente (Giardina 2010; Gil et al. 2011; Neme y Gil 2013; Otaola 2013; Andreoni 2014) y fue extendido en el presente trabajo para la provincia de San Juan. Cabe destacar que sólo se contó con muestras provenientes de las TA de San Juan, por lo que los individuos de esa provincia fueron agrupados latitudinalmente en NSJ y SSJ, sin diferenciar en TA/TB, y denominados de esta manera a los largo del presente trabajo.

2.4 El registro arqueológico del Centro-Oeste durante el Holoceno tardío

Tradicionalmente, se consideró a la subárea arqueológica Centro-Oeste como el límite austral del desarrollo agrícola del Área Andina Meridional (Rusconi 1962; Bibar 1966; Lagiglia 1968; Bárcena 2001; Lagiglia 2001). La misma comprende, para algunos autores, el territorio ubicado entre el río Jáchal-Zanjón (norte de San Juan) al río Diamante (sur de Mendoza), quedando excluidas las áreas noreste extremo de San Juan, sudeste de San Luis, y sur de Mendoza (Bárcena et al. 1985), mientras que para otros el área del sur de Mendoza quedaría incluida en el Centro-Oeste de Argentina, a pesar de que constituye una zona de transición con la región norpatagónica (Lagiglia 1968, 2002). En este trabajo, la región del COA queda delimitada por los ríos Jáchal-Zanjón al norte, Colorado al sur, Desaguadero al este, y los Andes al Oeste (Lagiglia 1976).

Se considera que hace alrededor de 3000 años AP se establecieron en el COA las condiciones climáticas actuales, caracterizadas por precipitaciones de verano en las Tierras Bajas y temperaturas más favorables en las Tierras Altas (Markgraf 1983; Zárate 2002; Zárate et al. 2010). Es en este momento cuando se registran un conjunto de cambios en el registro arqueológico como producto de cambios en la movilidad, subsistencia y tecnología de los grupos que habitaban la región (Gambier 2000; Gil 2002). A continuación, se describe el estado de conocimiento actual del registro arqueológico del Holoceno tardío a través de múltiples líneas de evidencia, y luego se presentan las principales discusiones en torno al problema de la incorporación de cultígenos en la región.

En términos arqueológicos, pueden distinguirse dos momentos en el Holoceno tardío, el Holoceno tardío inicial (4000-2000 años AP) y el Holoceno tardío final (2000-500 años AP). A principios del Holoceno tardío inicial (4000-2000 años AP) comenzaron a separarse los procesos culturales en las dos áreas, norte y sur del Centro-Oeste, que se encontraban divididas por un ecotono "cultural" dado por el río Diamante en el centro de Mendoza (Gil et al. 2010). Mientras que el área conformada por San Juan y el norte de Mendoza presenta mayor relación con los procesos acaecidos en el NOA, el sur de Mendoza permaneció vinculado con los procesos desarrollados en norpatagonia (Lagiglia 1974, 1977, 2002). Durante este momento del Holoceno las ocupaciones humanas del COA aumentaron notablemente, lo cual tuvo su correlato en el incremento del número de sitios arqueológicos, incluso en áreas previamente no ocupadas por los grupos humanos (Gambier 2000; Neme y Gil 2008, 2013). Existen un conjunto de factores que caracterizan este momento a lo largo de la región: a) aparecen las primeras evidencias de cultígenos prehispánicos: quinoa en la gruta de Los Morrillos en la cordillera de Ansilta (SO de San Juan), fechado en 3710 ± 110 años AP (Gambier 1977), quinoa y calabaza en Agua de La Tinaja I Uspallata (norte de Mendoza), fechado en 4500 ± 80 años AP (Bárcena et al. 1985), porotos, quinoa y maíz en la Gruta del Indio, en el Rincón del Atuel (sur de

Mendoza), fechados en 2210 ± 90 , 2200 ± 70 y 2065 ± 40 años AP respectivamente (Lagiglia 2001).

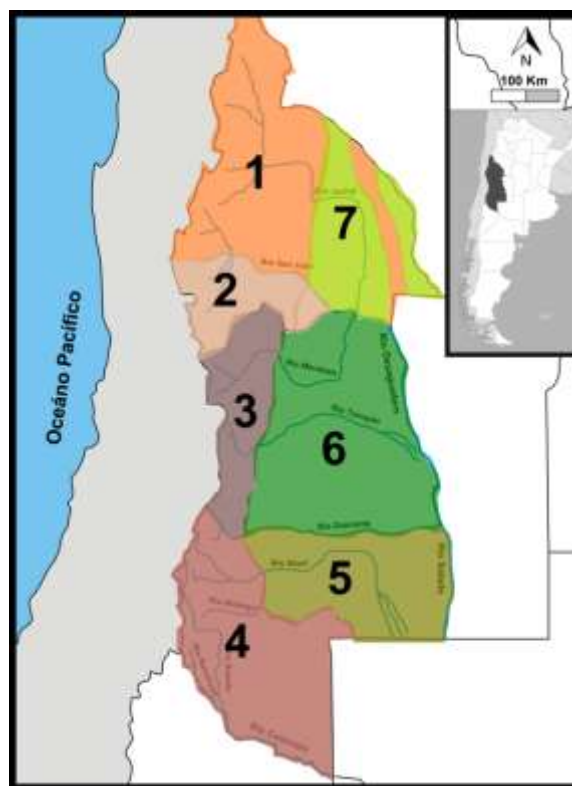


Figura 2.3. Mapa de las siete áreas geográficas en las que fueron agrupados los individuos de acuerdo a la procedencia de los sitios arqueológicos. Se indica en tonos de marrón las TA, y en tonos de verde las TB. Se numeraron los agrupamientos: (1) Norte de San Juan (NSJ), (2) Sur de San Juan (SSJ), (3) Norte de Mendoza Tierras Altas (NMta), (4) Sur de Mendoza Tierras Altas y Payunia (SMta), (5) Sur de Mendoza Tierras Bajas (SMtb), (6) Norte de Mendoza Tierras Bajas (NMtb), (7) San Juan Tierras Bajas. No se cuenta con muestras de individuos provenientes de esta última región, por lo que no será abordada en el presente trabajo.

Estos primeros cultivos habrían estado asociados a grupos humanos dispersos con bajas densidades demográficas, que pudieron producir los cultivos en microambientes específicos o acceder a los mismos por medio del intercambio (Gasco 2012). Cabe destacar que la transición de una estrategia basada en la recolección de vegetales a una de producción agrícola de pequeña escala no fue un proceso acelerado, y más importante aún, las economías extractivas nunca fueron abandonadas ni reemplazadas (Gambier 1977, 2000; Lagiglia 2001), es decir, estos grupos continuaron con una economía

extractiva basada en la caza y la recolección. Es más, se plantea que a lo largo de los principales cursos de agua se ubicarían los establecimientos agrícolas, en los cuales se habría mantenido el uso de recursos estacionales provenientes de la cordillera y precordillera (Lagiglia 2002; Durán et al. 2006), b) las primeras evidencias de cerámica aparecen más tardíamente. Se hallaron tiestos en San Juan en la Gruta de Los Morrillos en un nivel que tiene un fechado de 2500 ± 85 años AP (Gambier 1977) que podrían ser del estrato superior es decir de ~ 2200 años AP (Gambier 1988), y en el norte de Mendoza se halló cerámica en el sitio precordillerano Jagüel III con fechados que se ubican entre 2360 ± 100 y 1860 ± 80 años AP (Bárcena 1998).

Durante el Holoceno tardío final (2000-500 años AP) se incrementó notablemente la presencia de cultígenos, indudablemente asociado en el norte de la región a prácticas agrícolas. Estos grupos se encontrarían viviendo en aldeas con establecimientos agrícolas permanentes, producción de cerámica, tejidos en telar, cestería y manejo de animales domésticos (Lagiglia 2002; Cortegoso 2004; Durán et al. 2006; García 2010). Desde un enfoque histórico-cultural este momento fue caracterizado por la presencia de las culturas Punta del Barro-Calingasta, Angualasto y más tarde, Ansilta en San Juan (Gambier 1977, 1988, 2000), y Atuel II, Agrelo y Viluco en Mendoza (Canals Frau y Semper 1956; Lagiglia 1968, 1978, 2002). El registro bioarqueológico evidenció, durante estos momentos, altas frecuencias de caries y de abscesos, y bajos grados de desgaste dental (Novellino 2002; Novellino et al. 2004; Durán et al. 2014). Asimismo, los valores de isótopos estables del carbono se encuentran enriquecidos, lo que sugiere cambios en la dieta de las poblaciones (Gil et al. 2007, 2011), y estudios morfológicos craneofaciales sugieren una reducción del componente masticatorio, lo cual se considera esperable para individuos que consumieron dietas blandas (Sardi et al. 2006). Considerando que la región constituye el límite prehispánico de la agricultura, las mencionadas áreas habrían estado ocupadas por grupos con una gama de estrategias de subsistencia que van desde extractivas (sur de Mendoza) a productoras (norte

de Mendoza y San Juan) (Gil 1997-1998; García 2000; Bárcena 2001; Lagiglia 2001, 2002; Novellino et al. 2004) y cuya distinción tiene como correlato la diferenciación histórica entre los grupos Huarpes, sedentarios y agricultores, localizados en el norte, y los Puelches, móviles y cazadores-recolectores, en el sur de la región (Michieli 1979; Gambier 2000; Durán 2000; Neme 2002; Chiavazza 2008-2009; García 2010; Gil et al. 2011). Es importante enfatizar que las anteriores constituyen tendencias generales para el COA, sin embargo, tales cambios en el registro arqueológico no habrían ocurrido de igual manera en las áreas estudiadas (norte y sur de San Juan, norte y sur de Mendoza), ni tampoco en el mismo momento (Durán et al. 2006).

Existen una serie de controversias entre los distintos investigadores que estudian el registro arqueológico del Holoceno tardío del COA en cuanto a tres tópicos vinculados a la incorporación de cultígenos en la región: (a) CUANDO: ¿en qué momento fueron incorporados los cultígenos en el norte y sur del COA?, (b) CÓMO: ¿de qué manera llegaron los cultígenos a la región?, y (c) CUANTO: ¿cuál fue la importancia de los mismos en la dieta de estas poblaciones? A continuación se abordan las discusiones existentes en torno a estos tres ejes.

Respecto del momento en que fueron incorporados los cultígenos en la región: si bien existe un amplio consenso en cuanto a su presencia hace alrededor de 2000 años AP, y su ubicuidad con posterioridad al 1000 años AP (Bárcena et al. 1985; Gambier 2000; Lagiglia 2002; Gil et al. 2011), se cuestionan los fechados más tempranos que registran evidencias de cultígenos alrededor de 4000-3500 años AP. En San Juan, si bien algunos autores plantean que los cultígenos fueron incorporados a comienzos del Holoceno tardío inicial ~ 4000 años AP (Gambier 1977, 2000), otros plantean que dichos fechados presentan imprecisiones estratigráficas y disparidad en cuanto a la cantidad de restos botánicos recuperados, por lo que los mismos habrían sido incorporados durante el Holoceno tardío final ~ 2000 años AP (García 2010). Situaciones similares se presentan en el norte y en el sur de Mendoza. En el norte, en primer lugar se planteó

que los cultígenos fueron incorporados a comienzos del Holoceno tardío inicial ~4000 años AP (Bárcena et al. 1985; Bárcena 2001), pero más tarde García (1992) consideró que debe tenerse precaución con la asociación de agricultura con este nivel ya que el nivel siguiente tiene un fechado de 2340 años AP. Asimismo, en el sur de Mendoza se planteó la incorporación de cultígenos ~2000 años AP (Lagiglia 1963, 1997), cuyo rol fue cuestionado destacando la falta de evidencia para indicar la producción de los mismos (Gil y Neme 2010). Las recientes dataciones radiocarbónicas directas sobre maíz apoyan la cronología tardía (~2000 años AP) aunque el mismo habría tenido un rol relevante con posterioridad a 1000 años AP (Gil et al. 2009).

Respecto a la manera en que llegaron los cultígenos a la región, Gambier (2000), Lagiglia (2001) y Bárcena (2001) sostienen el modelo planteado por Canals Frau y Semper (1956) y González (1967) quienes plantearon una secuencia cultural caracterizada por la sucesión de procesos culturales encabezada por grupos agricultores iniciales sin cerámica. Estos grupos procederían del NOA y habrían arribado a la región con un pleno conocimiento de los procesos de selección, hibridización, mejoramiento genético de las variedades de cultígenos utilizadas (maíz, poroto, zapallo, quinoa) y de irrigación artificial, así como también habrían sido portadores de cestería y nuevas prácticas vinculadas al tratamiento dado a los muertos (Lagiglia 2002). Dichos grupos de origen andino habrían avanzado ganando territorios marginales que fueron factibles de ser cultivados (Lagiglia 2001). Estos grupos se corresponderían con la Cultura Atuel II (Lagiglia 2002) y Cultura Punta del Barro (Gambier 1988) para San Juan, que habrían desplazado a los cazadores-recolectores de la Cultura de Los Morrillos (Gambier 1985). Más tarde fueron sucedidas por las conocidas culturas cerámicas, en Mendoza, Agrelo, caracterizada por grupos poco numerosos con presencia de cerámica decorada, y Viluco que se correspondería con los Huarpes históricos (Bárcena 2001) y en San Juan: Calingasta, Angualasto y Ansilta (Gambier 1977, 2000). Sin embargo, algunos autores consideraron que los cultígenos habrían sido incorporados como

producto del intercambio con grupos del NOA y no por el establecimiento de grupos del NOA en la región (Gil 1997-98; Durán 2000; Neme 2002; Gil 2002; Gil et al. 2010; García 2010). En este sentido, se plantea que la presencia de cultígenos en el registro arqueológico del COA, no implicó necesariamente el establecimiento de sociedades agrícolas en la región (Gil et al. 2010), sino que por el contrario, la incidencia de la agricultura fue escasa (Novellino y Guichón 1997-98; Gil 1997-98, 2002, Neme 2002; Gil 2003; Novellino et al. 2004, 2010; Gil et al. 2011). Incluso algunos autores plantean que el establecimiento de la agricultura en el norte de Mendoza no habría sido posible, tal como lo sugiere la falta de evidencias de campos de cultivo, y tecnologías de irrigación (Maffera 2009), mientras que otros aducen que dicha infraestructura no habría sido necesaria debido a la presencia de espacios con disponibilidad natural de agua (Prieto 1985). Tampoco existe consenso en la interpretación de dicho proceso en el sur del COA. Mientras que Lagiglia (2001, 2002) considera que hubo una dispersión en sentido norte/sur de los grupos productores de alimentos, de manera que los pequeños grupos familiares de los valles fértiles del sur desarrollaron una agricultura incipiente, Bárcena (2001) considera que los cazadores-recolectores del sur incorporaron la cerámica pero no la agricultura por limitaciones ambientales, interpretando los hallazgos como producto de intercambios con grupos agricultores del norte de la región.

Por otro lado, los valores de isótopos muestran una tendencia con variación latitudinal, con un mayor consumo de recursos C_4 en el norte del COA, que decrece hacia el sur, donde se registra en los últimos 1000 años AP, valores enriquecidos que oscilan entre -14/-10% (Novellino et al. 2004; Gil et al. 2006a). En función de estas últimas interpretaciones se sugiere que si bien las poblaciones del norte adoptaron la agricultura y comenzaron los procesos de diferenciación social, las poblaciones del sur habrían tenido una subsistencia mixta (Durán 2000, 2002; Gil et al. 2010, 2011).

Respecto a las cantidades en que los cultígenos fueron incorporados en la dieta de las poblaciones de la región, los primeros trabajos

consideraron que la domesticación de plantas habría repercutido en todas las esferas organizacionales de estos grupos, que concomitantemente se habrían tornado más sedentarios (Lagiglia 1974; Bárcena et al. 1985; García 1992; Lagiglia 1999; Gambier 2000; Lagiglia 2001; Bárcena 2001; Lagiglia 2002). Si bien este puede ser el caso para los grupos del norte del COA, para los cuales se registra un conjunto de cambios vinculados al proceso de producción agrícola tales como sedentarismo, incorporación de cestería, textiles, almacenamiento de granos, complejos de estructuras habitacionales, entre otros (Gambier 2000; Bárcena 2001; Lagiglia 2002), tales rasgos no aparecen o aparecen de manera difusa en el sur de la región (Cortegoso 2004). En este sentido, recientemente se discutió el rol que las plantas domesticadas habrían tenido para las poblaciones del sur del COA, cuestionando el uso temprano de cultígenos, ya que los fechados más tempranos de Gruta del Indio provienen de un contexto funerario por lo que no habrían tenido un valor económico (Gil 2003). Asimismo, se propuso la posibilidad de la existencia de estrategias alternativas a la dicotomía entre grupos cazadores-recolectores/agrícolas y se empezaron a considerar variaciones espacio-temporales en la incorporación y en el uso de maíz (Gil 1997-98; Gil 2003; Novellino et al. 2004; Gil et al. 2006a; Gil et al. 2011). Dentro de este marco, se desarrollaron durante la última década un conjunto de trabajos y tesis doctorales que permitieron, mediante el análisis de distintos *proxis* (paleopatología, isótopos estables del $\delta^{13}\text{C}$, zooarqueología, arqueobotánica) proponer un patrón más complejo en cuanto a la subsistencia de las poblaciones del sur del COA, sobre todo para los últimos 1000 años AP (Gil 2003; Novellino et al. 2004; Gil et al. 2006a; Neme 2007; Gil et al. 2009; Gil et al. 2011). Los estudios de isótopos estables del carbono y de caries en el sur del COA (Novellino y Guichón 1999; Gil 2003; Novellino et al. 2004; Gil et al. 2006a) confirmaron que la importancia del maíz en la dieta de los grupos que vivieron en la región, habría sido baja en general, con valores de isótopos esperables para grupos cazadores-recolectores, una incidencia baja de caries, y un buen estado de salud, probablemente

asociado con el consumo de dietas mixtas (Novellino y Guichón 1997-98; Novellino y Neme 1999; Novellino et al. 2004). Asimismo, los valores enriquecidos de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ en Tierras Bajas, fueron puestos en consideración, ya que podrían ser interpretados como producto del consumo de animales herbívoros que optaron por el consumo de recursos C_4 que se encuentran ampliamente disponibles en Tierras Bajas y no así en Tierras Altas (Gil 2003; Novellino et al. 2004; Gil et al. 2006a; Llano 2008; Gil et al. 2010). Esta hipótesis se encuentra apoyada por los resultados obtenidos de la comparación entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ obtenidos de la fracción de colágeno y aquellos obtenidos a partir de apatita, encontrándose los primeros más enriquecidos que los últimos (Fernández y Panarello 1999-2001; Gil et al. 2006a; Llano 2010; Gil et al. 2010).

Otra discusión reciente gira en torno a la composición de la dieta de los grupos humanos que vivieron en el sur del COA durante los últimos 2000-1000 años AP. Se propuso para este momento un modelo de intensificación en la explotación de recursos (Neme 2007; Neme y Gil 2008, 2013) en el que el aumento de la cantidad de sitios y de fechados radiocarbónicos es interpretado como resultado de una mayor densidad poblacional (Neme et al. 2005; Neme 2007) y la caída en la frecuencia relativa de camélidos se vincula con un aumento en la diversidad de los taxones explotados (Neme 2007, 2009) y el consumo de recursos vegetales (Llano 2010). La intensificación en la explotación de los recursos fue planteada inicialmente para el valle del Atuel en particular y para las regiones de altura del sur de Mendoza en general, y habría sido una consecuencia del desbalance entre la densidad poblacional y la disponibilidad de recursos, permitiendo a los grupos humanos la extracción de mayor cantidad de recursos por unidad de área (Neme 2007). Otras evidencias que apoyan dicho modelo son fundamentalmente las tendencias temporales hacia el mayor uso y ocupación de espacios incluyendo espacios marginales como la cordillera y La Payunia (Neme 2007; Salgán 2013), y los trabajos arqueobotánicos realizados por Llano (2005, 2010) donde detecta un aumento en la diversidad de taxa y abundancia de restos de

plantas autóctonas encontradas como Chenopodiáceas, *Prosopis* y *Geoffroea*, algunas silvestres, otras alóctonas como *Chusquea culeu* y plantas domesticadas como maíz, zapallo, poroto y quinoa, destacando que estas últimas disminuyen notablemente entre hace 1000-500 años AP (Llano 2008, 2010).

Finalmente, considerando el conjunto de evidencias generadas durante décadas de trabajo desarrollado en la región, se puede plantear un patrón de alta heterogeneidad en cuanto a la subsistencia de las poblaciones del COA durante el Holoceno tardío (Neme y Gil 2013) caracterizado por la existencia de estrategias intermedias/mixtas/en mosaico (Gil et al. 1997-98; Durán 2002; Gil et al. 2010, 2011) esperables para un ambiente transicional/ecotonal/*buffer* como habría sido el COA durante el Holoceno tardío (Lagiglia 1977; Gil 2003).

**III. ANTECEDENTES DE TRABAJOS
BIOANTROPOLÓGICOS EN EL CENTRO-OESTE
DE ARGENTINA**



III. ANTECEDENTES DE TRABAJOS BIOANTROPOLÓGICOS EN EL CENTRO-OESTE DE ARGENTINA

En los próximos apartados se presenta la historia de las investigaciones bioantropológicas en el Centro-Oeste Argentino. La historia de las investigaciones difirió significativamente a lo largo de esta región. Mientras que en el norte de Mendoza las investigaciones comenzaron a desarrollarse a inicios del siglo XX, en San Juan y el sur de Mendoza comenzaron a mediados de siglo XX, con mayor énfasis, en la décadas de 1980 y 1990, respectivamente. Se presenta a continuación un desarrollo de los problemas que fueron abordados en cada una de estas 3 regiones desde los inicios hasta la actualidad.

3.1 Investigaciones bioantropológicas en el norte de Mendoza

3.1.1 Principios del siglo XX: Clasificación de los grupos humanos que habitaron la región

La región norte de Mendoza ha constituido, desde comienzos del siglo XX, un importante foco de atención para investigadores interesados en estudiar las características culturales y biológicas de los grupos humanos prehistóricos de Argentina (Reed 1918; Boman 1920; Torres 1923). Los primeros estudios que abordaron el registro bioarqueológico se desarrollaron desde una perspectiva teórico-metodológica netamente histórico-cultural difusionista. El propósito de estos estudios fue describir distintas características antropométricas y del ajuar que acompañaba a los individuos en los entierros, para cotejar con fuentes etnohistóricas la identidad de los grupos que habitaron la región.

Los trabajos se iniciaron con la excavación de entierros post-hispánicos hallados en Viluco (departamento de San Carlos), y en la región de las Lagunas de Guanacache (departamento de Lavalle) (Reed 1918; Boman 1920; Torres 1923; Debenedetti 1928). Los primeros análisis de estos sitios se centraron en el estudio de los materiales que formaban parte del ajuar que acompañaba los entierros con el fin de establecer la cronología y adscripción étnica. Los

materiales culturales recuperados que acompañaban los entierros de Viluco (cuentas de vidrio, cerámica, textiles) permitieron postular que los mismos corresponderían a los grupos históricos conocidos como Huarpes, los cuales se localizaban en los actuales territorios de Mendoza, San Juan y San Luis al momento de la conquista (Torres 1923; Métraux 1929; Lagiglia 1976). Boman (1920) atribuyó los restos de Cuyo a los Diaguitas, y redujo el área de ocupación de los Huarpes a las llanuras alrededor de las grandes lagunas de Guanacache. Canals Frau (1942) posteriormente plantea que los grupos humanos de Cuyo eran fundamentalmente Huarpes. También se planteó en estos momentos la existencia de vínculos entre los habitantes de la región y los grupos humanos del Norte de Argentina (Boman 1920) y de Arica en Chile (Vignati 1937). La mayoría de los investigadores de principios de siglo coincidía en que los grupos del área practicaban el cultivo del maíz -apoyándose en los datos brindados por las crónicas- aunque no había acuerdo sobre la intensidad con que realizaban esta actividad (Boman 1920; Métraux 1929).

En la década de 1940 comenzaron a realizarse estudios más específicos sobre los restos óseos humanos orientados a clasificar la variación biológica y a establecer las relaciones y afinidades biológicas y culturales con otros grupos humanos a nivel regional y continental. Tales estudios se efectuaron desde una aproximación metodológica comparativa-descriptiva a partir de las características cuantitativas y cualitativas de la morfología, principalmente del cráneo, el cual era considerado como un “elemento racial diagnóstico”. En este contexto, Constanzó (1942) analizó una pequeña muestra de individuos procedentes de Uspallata e Isla Grande (Lagunas de Guanacache) en conjunto con muestras del sur de Mendoza y San Juan. Mediante la consideración de medidas craneofaciales y de la modificación cultural del cráneo -tipo tabular erecto- estableció importantes similitudes con grupos Ándidos a la vez que señaló la homogeneidad que presentaban los individuos de San Juan y Mendoza. Por otro

lado, Canals Frau (1950) postuló a partir de estudios craneométricos que los habitantes de la región no corresponderían al grupo racial Ándido sino al Huárpido, el cual constituiría una “unidad taxonómica diferenciada”.

Si bien los primeros trabajos restringieron el estudio de los restos óseos a descripciones generales sobre las características de los entierros y se orientaron a estimar el número de individuos, uno de los mayores méritos es que han contribuido a generar valiosas series osteológicas que constituyeron la base de los estudios bioantropológicos en el área.

3.1.2 Mediados del siglo XX: Clasificación de los grupos humanos que habitaron la región y primeras aproximaciones a la dieta y al estado de salud

Durante la década de 1950 tuvo lugar una discusión de alcances internacionales con base en la variación morfológica observada en el norte mendocino. Canals Frau (1956) postuló la existencia del grupo Huárpido -extendido geográficamente por San Juan, Mendoza y occidente de San Luis- como una “unidad taxonómica diferenciada” con características morfológicas corporales particulares y con vinculaciones cercanas a los grupos Láguídos. Los Huárpidos conservarían caracteres australoides primitivos (alta estatura, región facial alargada, cráneo dolicoide, gran pilosidad) y habrían ingresado en el mismo continente americano como producto de las dos primeras oleadas pleistocénicas. Esta propuesta alteraba la clasificación existente de las razas humanas (Imbelloni 1938) y fue cuestionada por Imbelloni, quien en un principio la atribuyó a una confusión de los rasgos raciales característicos de los grupos Pámpidos por parte de Canals Frau. Sin embargo, Imbelloni finalmente introdujo modificaciones en su tabla clasificatoria, a la cual agregó la “raza Huárpida” (Imbelloni 1950).

En un trabajo posterior, Canals Frau y Semper (1956) definieron la cultura de Agrelo a partir de la excavación de dos sitios arqueológicos ubicados en el Departamento de Luján: Patronato y Barranca. Este trabajo tiene una perspectiva teórico-metodológica difusionista, aunque también

pueden reconocerse elementos de una perspectiva evolucionista cultural, ya que plantea etapas de evolución donde la cultura Agrelo habría precedido a los Huárpidos históricos que serían según los autores, sus descendientes. Ambos grupos presentan cráneos modificados culturalmente del tipo tabular-erecto, lo cual es atribuido al uso de cunas que llevaban las madres en la espalda para cargar a sus niños. Las evidencias morfológicas craneofaciales y en poscráneo le permitieron constatar la relación entre Huarpe y Agrelo. En un trabajo posterior Canals Frau (1963) hizo una presentación sintética de los Huarpes, describiendo las actividades de subsistencia principalmente agrícolas, pero que incluían en menor medida caza, pesca y recolección de plantas como los frutos de algarrobo y raíces de totora.

Los trabajos realizados por Rusconi (1938a, 1941, 1962, 1964, 1967) estuvieron orientados a la excavación de un importante número de sitios de entierro, la curación, catalogación y documentación tanto cualitativa como cuantitativa del rango de variación esqueletaria, tanto patológica como normal. Los mismos constituyen la fuente de información disponible más grande en términos de tamaños muestrales, y más abarcativa en cuanto a las variables relevadas sobre las poblaciones de la región. Analizó individuos procedentes de Potrero Las Colonias, El Canal, Túmulos I, II, III (Uspallata), Lagunas del Rosario, Viluco (San Carlos), Tunuyán, Las Barrancas (Maipú), Papagayos, Rivadavia, entre otros sitios. Calculó medidas morfológicas en cráneo y poscráneo y relevó caries, destacando su presencia en adultos y su ausencia en subadultos y juveniles (Rusconi 1938b, 1946). Dado que la mayoría de las caries eran interdentes, las atribuyó a la permanencia de ligamentos y otras partículas de origen animal en avanzado grado de descomposición. También destacó la presencia de desgaste dental en adultos, el cual habría sido producido por las partículas silíceas y otras rocas que acompañaban a los alimentos (Rusconi 1938b). Si bien el autor consideraba que estos grupos eran agrícolas (Rusconi 1962, 1964) no vinculó las caries con alimentos provenientes de una dieta de base agrícola.

Al mismo tiempo, Cigliano (1962) realizó un trabajo donde aborda el estudio de las modificaciones culturales realizadas en la dentición de un individuo procedente de Guaymallén. En el mismo describió la mutilación de los dos primeros premolares superiores.

Durante la década de 1970 se destacan los trabajos de Bárcena, quien realizó estudios de antropología física a partir de los nuevos hallazgos del área, y de Schobinger quien describió diversos elementos culturales recuperados en los sitios. Bárcena (1969-70) analizó un esqueleto recuperado en Los Sauces (Departamento de Tunuyán) perteneciente a momentos precolombinos, que presentaba una excelente conservación de los huesos y obtuvo imágenes radiográficas que dieron cuenta de un buen estado de salud. En el mismo momento, Schobinger (1969-70) recuperó un osario en Chacras de Coria que atribuyó a momentos anteriores a la Conquista (1000 a 1500 años AP). Considerando la elevada estatura de los individuos, planteó que serían atribuibles a la "raza pámpida o patagónida", pero debido a la presencia de algunos elementos como los tembetás finalmente los atribuyó a la cultura de Agrelo. Relacionó estos hallazgos con el enterratorio múltiple de Barrancas del Departamento de Maipú. Más tarde, Bárcena (1974-1976) planteó una crítica a los trabajos de Rusconi (1962), y revisó los materiales estudiados por él, provenientes de distintos sitios del Valle de Uspallata (Usina Sur, Potrero del Canal Túmulo I y II, Potrero Las Colonias y Monte del Algarrobillo). Consideró que los individuos de Uspallata-Usina Sur, habrían pertenecido a un grupo con características Pámpidas, similar a los grupos de Río Negro y Neuquén y no Huárpidas, como los otros individuos de Uspallata y del Norte de Mendoza en general. Este grupo de Uspallata-Usina Sur no habría tenido una actividad agrícola desarrollada y debido a la abrasión dentaria infirió que se habría alimentado con una dieta dura.

Entre principios de la década del 1980 y fines de la década de 1990, las investigaciones sobre restos óseos humanos se vieron interrumpidas. Esto respondió en parte a la falta de investigadores interesados en el estudio de la biología esquelética y de un marco teórico-

metodológico que permitiese expandir y enriquecer el conocimiento pre existente.

3.1.3 Fines del siglo XX: Analizando la interacción de las poblaciones humanas con el ambiente

A fines de la década de 1990, el interés por los restos óseos humanos en el Centro-Oeste de Argentina, se revitalizó en el marco de estudios que adoptaron una perspectiva biocultural (Goodman et al. 1984, 1988; Bush y Zvelebil 1991). En este contexto, las investigaciones estuvieron guiadas por preguntas específicas vinculadas a la salud de las poblaciones considerando las interacciones dinámicas con el medioambiente y el sistema cultural (Novellino y Guichón 1996, 1999; Novellino et al. 1996). Con este fin, se evaluó la presencia y prevalencia de múltiples indicadores esqueléticos como caries, abscesos, enfermedades periodontales, cribra orbitalia, grado y patrón de desgaste dental y defectos del esmalte (hipoplasias del esmalte), que permiten inferir el status de salud oral y el grado de estrés metabólico-sistémico que podrían haber experimentado los grupos de la región.

En el área norte de Mendoza esta línea de investigación se inició en 1998 con el estudio de los restos óseos recuperados en el cementerio indígena denominado Cápiz Alto (Departamento de San Carlos), correspondiente al primer siglo del período post-contacto (siglos XVI-XVII) con la presencia de 23 individuos que habrían consumido una dieta mixta (Novellino y Guichón 1997-1998; Novellino y Durán 1998; Novellino et al. 1999; Durán y Novellino 1999; Durán y Novellino 2003). En este sentido, los estudios en Cápiz Alto permitieron establecer que el área donde se emplaza el sitio estaba ocupada por grupos sedentarios con una economía mixta, basada en la agricultura, el pastoreo, la caza y recolección. De los cinco individuos adultos, la mayoría presentaba evidencias de osteoartritis en diferentes grados y en distintas articulaciones, y solamente un individuo presentó hipoplasia dental. Particularmente, se pudo determinar que el individuo 12 (14-16 años) corresponde al primer caso registrado de la enfermedad Legg-Calvé-Perthes en un esqueleto de origen arqueológico en

Argentina (Ponce y Novellino 2014). Esta enfermedad de muy baja prevalencia, es provocada por una interrupción en el suministro de sangre a la epífisis de la cabeza femoral en crecimiento después de un evento traumático, y resulta en un deterioro de la cabeza del fémur, cadera y articulaciones del miembro inferior que podría haber implicado severas limitaciones para la movilidad. En general, los resultados del análisis bioantropológico indicaron la ausencia de indicadores de estrés nutricional y de traumas, sugiriendo un buen estado de salud en la población de Cápiz (Novellino et al. 1999).

Asimismo, se realizaron estudios tendientes a comparar indicadores de salud y dieta entre los grupos localizados en el norte de Mendoza y San Juan, y los habitantes del sur de Mendoza (Novellino y Guichón 1997-1998). Los resultados obtenidos indicaron un significativo aumento en el porcentaje de caries y abscesos dentales en el norte, mientras el desgaste dental presentó la tendencia inversa. Esto sugiere diferencias en la composición y dureza de los alimentos consumidos, caracterizándose las poblaciones del norte de Mendoza y San Juan por un mayor consumo de alimentos cariogénicos. Sin embargo, las muestras analizadas procedentes del norte de Mendoza fueron muy reducidas y por lo tanto, las tendencias observadas se consideraron preliminares.

3.1.4. Principios del siglo XXI: Integrando los procesos ecológicos y evolutivos

A partir de un marco teórico ecológico-evolutivo, proyectos de investigación recientes se orientaron a estudiar los procesos vinculados a los cambios en la subsistencia en el Centro-Oeste Argentino durante el Holoceno medio-tardío mediante el empleo simultáneo e integrado de diversas líneas de evidencia arqueológica (tecnológica, faunística, isotópica) y bioantropológica (morfológica, paleopatológica) (Gil et al. 2009; Novellino et al. 2010). Los principales objetivos de estos proyectos fueron, por un lado, estudiar la dinámica poblacional en términos de procesos migratorios y demográficos en el contexto de los cuales se originaron o

adquirieron las prácticas agrícolas, y por otro lado, evaluar el impacto de tales prácticas sobre la salud, nutrición y demografía de las poblaciones humanas. Estos temas fueron abordados a partir del análisis de los restos óseos provenientes de excavaciones recientes, como así también de individuos presentes en colecciones de museos.

Se han localizado y excavado tres importantes sitios de entierro: B6 en Barrancas (departamento de Maipú) y Barrio Ramos en Uspallata (departamento de Las Heras) en Mendoza. El primero de ellos, que cuenta con fechados de 2260 ± 80 AP (LP-2387) y 2251 ± 49 AP (AA98707), está compuesto por un número mínimo de 34 individuos localizados en entierros primarios y secundarios (Novellino et al. 2013). El sitio Barrio Ramos, con un fechado de 583 ± 43 AP (AA98708) fue excavado en el contexto de un rescate, donde se recuperaron 6 individuos con distintos grados de completitud (3 adultos y 3 infantiles). Asimismo, el análisis conjunto de los restos óseos procedentes de muestras de museos recuperadas desde el comienzo de las investigaciones en la región, y de aquellos provenientes de excavaciones recientes, ha permitido profundizar en el conocimiento de las poblaciones del área (Gil et al. 2009; Novellino et al. 2010, 2013; D'Addona et al. 2011; Menéndez et al. 2011, 2012; Menéndez 2012; Ponce y Novellino 2014).

La variación en las modificaciones artificiales del cráneo en el norte y sur de Mendoza y San Juan, fueron analizadas por D'Addona y colaboradores (2011), quienes distinguieron, mediante el empleo de métodos estadísticos multivariados, distribuciones que no presentan solapamientos importantes. La muestra de tierras altas del norte de Mendoza presentó un aplanamiento fronto-occipital probablemente intencional, y se diferenció de la muestra del sur de Mendoza la cual presentó modificaciones craneanas no-intencionales caracterizadas por el aplanamiento en la región del lambda. La muestra de San Juan presentó mayores diferencias morfológicas (un aplanamiento fronto-occipital levemente diferente del descripto para el norte de Mendoza) cuando fue comparada con los otros grupos. En este caso, tal como en el Norte de

Mendoza, las modificaciones del cráneo habrían sido realizadas de manera intencional para producir una morfología específica que constituiría probablemente una expresión de la identidad grupal (D'Addona et al. 2011). Estos análisis arrojaron dos resultados relevantes: por una parte que la muestra del norte de Mendoza se diferenció tanto a nivel regional (de la del sur de Mendoza) como a nivel suprarregional (de la de San Juan), lo cual permitió hipotetizar acerca de la existencia de procesos socio-culturales vinculados a la construcción identitaria y a la conformación de fronteras sociales y territoriales entre las regiones analizadas. Por otro lado, estos resultados permitieron expandir el límite geográfico de las modificaciones craneanas intencionales, vinculadas con procesos de diferenciación étnica, hasta el norte de Mendoza, y postular esta región como un espacio de transición entre el límite sur de las deformaciones craneanas intencionales y el límite norte de las modificaciones craneanas no-intencionales probablemente resultantes del empleo de cunas para el transporte de los niños.

La subsistencia de las poblaciones del norte de Mendoza ha sido abordada tanto a partir de valores de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, como con algunos indicadores de estrés metabólico-sistémico y dieta. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en colágeno y apatita, y de $\delta^{15}\text{N}$ indican una gran variabilidad en la proporción de recursos C_4 consumidos durante los últimos 2500 años, y sugieren que el maíz habría tenido un rol relevante solo con posterioridad a 1000 años AP (Gil et al. 2009). El análisis de los indicadores de estrés metabólico-sistémico y dieta, presentaron baja frecuencia de hipoplasias del esmalte y criba orbitalia, y una alta frecuencia de caries. Aunque la cantidad de caries observada varía según el área geográfica y el periodo temporal considerado, el rango se encuentra dentro de lo esperado para poblaciones con dietas basadas en vegetales domesticados o dietas mixtas. En conjunto, estas evidencias han permitido documentar la existencia de un amplio rango de dietas, probablemente mixtas, con aportes variables de productos de la caza-recolección y recursos domesticados, que contrariamente a lo planteado por los modelos

tradicionales, no estarían asociados a un deterioro de la salud en las poblaciones.

Los resultados obtenidos hasta el presente remarcan la importancia del área centro-norte de Mendoza para expandir nuestro conocimiento sobre poblaciones difícilmente asignables a las categorías cazadores-recolectores o agricultores y que generalmente se encuentran subrepresentadas en el registro bioarqueológico.

3.2 Investigaciones bioantropológicas en el sur de Mendoza

3.2.1 Segunda parte del siglo XX: Inicio de las investigaciones y clasificación de los grupos humanos que habitaron la región

A partir de la década de 1950, Humberto Lagiglia comenzó a realizar las primeras investigaciones arqueológicas sistemáticas en el sur de Mendoza, que comenzaron en el Rincón del Atuel (Lagiglia 1956). Estas investigaciones fueron realizadas dentro de un marco histórico-cultural cuyo propósito fue definir secuencias culturales de ocupaciones humanas en la región y su vinculación con regiones aledañas. En ese marco, se excavó una gran cantidad de sitios que permitió recuperar abundante material arqueológico que incluyó restos óseos humanos. Sin embargo, el conjunto de restos óseos humanos fue escasamente analizado en ese momento. Los primeros antecedentes de trabajos realizados a partir de restos óseos humanos del sur de Mendoza, se registran recién en la década de 1960/70. Fueron estudiadas las prácticas mortuorias de individuos procedentes de Malargüe, las cuales fueron comparadas con costumbres hispánicas y ritos de grupos humanos de la región (Agüero Blanch 1963). Posteriormente, en el año 1976 se registran dos trabajos, por un lado Lagiglia (1976) realizó estudios bioantropológicos a partir de un párvulo momificado de la región del río Atuel. El investigador determinó la edad del individuo a través del estudio de las fontanelas y puntos de osificación de distintos huesos, para lo cual el individuo fue radiografiado. Asimismo realizó mediciones antropométricas, y estableció su

cronología en base al ajuar y fechados radiocarbónicos. Por otro lado, Calafat (1976) estudió la presencia de modificaciones culturales del cráneo en 25 individuos (adultos y subadultos) procedentes del Enterratorio K884 de Colonia Alvear. Luego, en la década de 1980 se excavó el sitio arqueológico Jaime Prats (Lagiglia 1988) donde se recuperaron más de 50 enterratorios de individuos adultos y subadultos, la mayoría de los cuales se encontraron dispuestos como entierros secundarios.

3.2.2 Fines del siglo XX y principios de siglo XXI: Dieta y estado de salud de las poblaciones que habitaron la región

A fines de la década del 1990, se retomaron los estudios en el área, los cuales estuvieron centrados en el análisis de bioindicadores: particularmente la frecuencia de caries y abscesos, el grado de desgaste dental, la prevalencia de criba orbitalia e hipoplasias del esmalte. El primer estudio realizado comprendió el análisis de los individuos del cementerio de Jaime Prats (2040±120 años AP; Novellino et al. 1996). En los adultos se encontró un desgaste dental muy alto en general, y una baja frecuencia de caries (26%) (Novellino y Guichón 1995; Novellino et al. 1996). Posteriormente, se analizaron los sitios procedentes de toda la región sur de Mendoza. Los resultados mostraron un aumento de la presencia de caries y abscesos en el período Posthispanico (50% y 36,4%) respecto al período anterior 2500-500 años AP (33% y 19%). Por otra parte, se observó un bajo número de individuos con hiperostosis porótica y criba orbitalia, así como también con la presencia de hipoplasia dental (Novellino 2002). Se realizaron también estudios comparativos entre bioindicadores del sur mendocino con los relevados para el norte de Mendoza y San Juan, cuyos resultados señalaron la existencia de diferencias latitudinales en la presencia de caries y abscesos que fueron mayores en la región del norte (Novellino y Guichón 1997-1998). Asimismo, se realizó un estudio de hipoplasias del esmalte dental en los restos óseos humanos del sur mendocino, como una línea de corroboración independiente para evaluar la

existencia de estrés nutricional asociado a las etapas iniciales de un proceso de intensificación en la explotación de recursos. Los resultados mostraron un porcentaje muy bajo de hipoplasia dental (9%), siendo en su mayoría procedentes de la zona de tierras bajas de la región y del período 1000-2000 años AP. Este porcentaje señaló un bajo índice de estrés nutricional, incluso inferior a lo esperable para grupos cazadores-recolectores, con lo cual se debilitó la hipótesis acerca de la posible existencia de una crisis alimenticia generalizada en esta región en los últimos 2000 años (Novellino y Gil 2007). Se realizaron estudios bioarqueológicos a partir de los individuos recuperados en Rincón del Atuel 1 (Gil et al. 2008) de manera que se determinó sexo, edad, estatura, presencia de paleopatologías actividades cotidianas. De los 4 individuos analizados, se encontró hipoplasia en dos de ellos, un leve festón osteofítico en uno de los individuos de mayor edad, y una salud bucal buena en términos generales, con desgaste dental alto y una sola caries.

Recientemente, Salgán y colaboradores (2012) analizaron los restos óseos humanos de 5 individuos provenientes del sitio Bajada de las Tropas 1, localizado en la cuenca del río Malargüe, con una cronología de entre 307-523±42 años AP. Se realizaron análisis bioarqueológicos que permitieron identificar evidencias paleopatológicas de estrés corporal extremo en los momentos previos a la muerte, tanto en individuos adultos como subadultos, y se obtuvieron valores de isótopos estables para colágeno óseo ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) y apatita ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$) que dieron cuenta de una dieta compuesta, principalmente, por recursos C_3 .

3.2.3 Principios del siglo XXI: Estudios morfológicos de las poblaciones que habitaron la región

Se realizaron numerosos trabajos morfométricos en la región empleando distintos marcos conceptuales que apuntaron a resolver diferentes problemas. Por un lado, un conjunto de trabajos utilizaron las muestras de restos óseos humanos de Mendoza en el marco de investigaciones más amplias que incluyeron otras muestras (González-José et al. 2005; Perez 2006;

Bernal 2008; Fabra 2009; Béguelin 2011; Paschetta 2012), y por otro lado se realizaron investigaciones más específicas con muestras exclusivamente de la región (Sardi et al. 2006; Béguelin et al. 2006). Entre los interrogantes abordados se destacan, el análisis de la existencia de variación morfológica a través del tiempo (Béguelin et al. 2006), y la influencia del ambiente sobre la variación morfológica, ya sea utilizando escalas geográficas amplias (González-José et al. 2005) como la escala del COA (Sardi et al. 2006).

Béguelin y colaboradores (2006) estudiaron mediante distintas líneas de evidencia bioarqueológica (morfología dental, craneofacial y postcraneal), muestras de restos óseos humanos del sur de Mendoza, para evaluar la existencia de variación morfológica en el Holoceno tardío. Estos investigadores esperaban encontrar cambios como producto de la dispersión de poblaciones norpatagónicas con posterioridad a la Anomalía Climática Medieval (ACM) (ca. 800-1350 AD), tal como ocurrió en el norte de Patagonia y áreas adyacentes. Sin embargo, no encontraron una diferenciación biológica entre las muestras del Holoceno tardío inicial y del Holoceno tardío final. Atribuyeron estos resultados a la ausencia de concordancia entre los interrogantes, que se desprenden de un análisis supra-regional, y la base de información regional que sería necesaria para responderlos.

Desde una perspectiva craneofuncional¹, González-José y colaboradores (2005) proponen una aproximación estadística para detectar la magnitud y localización de procesos no-aleatorios sobre componentes funcionales craneofaciales. Empleando 18 poblaciones de cazadores-recolectores y de agricultores sudamericanos, concluyeron que los factores ambientales ejercieron una influencia considerable sobre el

tamaño y la forma del componente masticatorio. Sin embargo, consideran que la variación observada no es lo suficientemente grande como para diferenciar claramente entre las estrategias de subsistencia, dado que la variación craneofacial entre las poblaciones sigue siendo mayor. También encontraron diferenciación morfométrica craneofacial entre las muestras de cráneos que presentaron modificaciones culturales y aquellos que no, y una estrecha vinculación entre las muestras del sur de Mendoza con las del norte de Patagonia del Holoceno tardío (González-José et al. 2005; Rhode y Arriaza 2006).

También mediante una aproximación craneofuncional, Sardi y colaboradores (2006), evaluaron la influencia de la dieta en la diferenciación morfológica empleando muestras del norte y sur de Mendoza, consideradas como agricultores y cazadores-recolectores respectivamente. Los resultados encontrados describen un tamaño craneofacial menor para los cazadores-recolectores respecto de los agricultores, el cual se expresa principalmente en el componente masticatorio y posteroneural. Concluyen que la subsistencia es el principal factor asociado a la diferenciación morfológica entre los dos grupos, excluyendo al flujo génico y otros procesos neutrales. Asimismo, atribuyen el menor tamaño craneofacial en general de los agricultores, al bajo consumo proteico en la dieta. La reducción del componente masticatorio y posteroneural se deberían al menor estrés masticatorio de los grupos agricultores como consecuencia del consumo de dietas más blandas.

3.3 Investigaciones bioantropológicas en San Juan

Las investigaciones bioantropológicas en San Juan comenzaron a mediados del siglo XX y en un primer momento estuvieron centradas en la descripción de los restos humanos momificados naturalmente que fueron encontrados. La mayoría de estos trabajos se limitan a mencionar la presencia de restos óseos humanos en distintos sitios de la región (Debenedetti 1917; Vignati 1932; Schobinger 1964, 1969-1970; González 1967; Sacchero 1974/1976; Gambier 1977, 1985,

¹ El enfoque craneofuncional fue desarrollado por Moss (1973), quien planteó la Hipótesis de la Matriz Funcional, que establece que la forma del cráneo refleja las principales funciones de los órganos adyacentes (Moss y Young 1960). En base a esto propone abordar el estudio del cráneo en componentes funcionales, cada uno integrado por una matriz funcional que incluye todos los tejidos blandos, cavidades y órganos implicados en el desempeño de una función y por una unidad esquelética que comprende los tejidos óseos, tendones y ligamentos que dan soporte biomecánico a la matriz.

1996-1997, 2000; Michieli 2001a, 2001b), y sólo unos pocos realizan análisis bioantropológicos a partir de los restos óseos recuperados (Constanzó 1944; Schobinger 1964, 1967, 1974; Pastore 1977, 1985; Durán et al. 2014). Asimismo, recientemente se analizaron los isótopos estables a partir de los restos óseos humanos para caracterizar la dieta de los grupos que habitaron la región (Gil et al. 2006b, 2011).

3.3.1 Principios a mediados del siglo XX: Recolección y clasificación de los grupos humanos que habitaron la región desde una perspectiva difusionista.

Entre los primeros trabajos en San Juan, se destacan las expediciones realizadas por Francisco Moreno para el Museo de La Plata, quien recolectó, entre los años 1883 y 1884, restos óseos humanos que constituyen actualmente las colecciones de antropología. Este investigador recolectó 36 cráneos y 25 esqueletos completos en las localidades de La Majadita, Jáchal y Tamberías de Bella Vista (Farro 2009). A estas se le suman las expediciones realizadas para la Facultad de Filosofía y Letras de Buenos Aires dirigidas por Debenedetti (1916) en los valles de Calingasta y Angualasto principalmente. Más tarde, Sacchero (1974-76) realizó prospecciones en el valle del río Blanco-Jáchal donde describe cementerios indígenas, material óseo en superficie e individuos en urnas mortuorias. Posteriormente, Gambier (1977, 1985, 1988) mencionó la presencia de restos óseos en sitios arqueológicos atribuibles a grupos culturales que denominó Ansilta (N=7, 6 adultos, 1 subadulto) y Morrillos (N=7, 3 adultos, 4 subadultos), los cuales se corresponden con fases de la secuencia cultural y cronológica que plantea el autor para la región. Asimismo, Gambier describe la presencia de restos óseos humanos en el valle de Iglesia, en los sitios Barrealito y Cerro Calvaria del valle de Calingasta, entre otros (Gambier 1996-97).

Entre los primeros trabajos bioantropológicos, se encuentra el de Constanzó (1944) que estudió una momia hallada en la localidad de Hilario (Calingasta), que se encuentra depositada en el Museo Etnográfico de Buenos Aires, a la cual le determinó la edad y estimó su

estatura. Asimismo, en el año 1964 fue descubierta "la momia del Cerro el Toro" que representó un hallazgo de suma importancia en la región. La misma fue encontrada en la cumbre de dicho cerro junto a elementos que formaban parte del ajuar que lo acompañaba (textiles, sandalias, plumas, entre otros). Se tomaron radiografías para analizar si presentaba modificaciones culturales del cráneo no visibles a simple vista, también se estimó la edad y se calculó la estatura (Schobinger 1964, 1967, 1974).

Posteriormente, comenzaron a realizarse trabajos craneométricos (Pastore 1977, 1985) a partir de individuos adultos procedentes de las grutas de Los Morrillos de Ansilta. Estos restos presentaron diversos estados de conservación, desde restos esqueléticos hasta restos momificados naturalmente. En estos trabajos, se analizó el estado de conservación de los restos, se tomaron medidas métricas de huesos largos y del cráneo, y se realizaron análisis craneotrigonométricos. La autora concluyó que se trata de individuos con cráneos altos y estatura media/alta, con modificaciones culturales del cráneo y una cierta influencia mongoloide.

Estos primeros trabajos y excavaciones realizados en la primer parte del siglo XX fueron abordados a partir de un marco conceptual difusionista, cuyo principal interés era construir secuencias de culturas que se sucedieron en el tiempo y estudiar sus relaciones con culturas adyacentes.

3.3.2 Principios del siglo XXI: Primeros trabajos bioarqueológicos, análisis morfológicos y estudio de la dieta

Los trabajos que se desarrollaron en San Juan se han focalizado en el registro arqueológico, en tanto que el análisis del registro bioarqueológico recibió escasa atención. Los trabajos de Teresa Michieli se centraron en el estudio de los textiles utilizados por los grupos humanos que vivieron en San Juan. En sus estudios, la investigadora describe el contexto en el que los mismos fueron hallados haciendo alusión al sexo y la edad de los individuos que los portaban. Entre estos individuos se destacan la

"momia de los Chinguillos", que es un infante de cinco meses, un párvulo del sitio "Las Bóvedas"(2001a), cuatro fardos funerarios de Angualasto con tres adultos y un subadulto (2001b), un adulto con buena conservación en Villa Corral y dos individuos del sitio "El Despunte" de los cuales uno es un adulto femenino y otro un subadulto (Michieli 2006), entre algunos ejemplares.

Numerosos trabajos analizan muestras de individuos de San Juan como parte de investigaciones más amplias que incluyen también otras muestras. Estos trabajos fueron realizados para estudiar diversas temáticas: el poblamiento holocénico del sudeste de la región pampeana (Perez 2006), el poblamiento de las sierras pampeanas de Córdoba (Fabra 2009), el rol de las plantas silvestres y morfometría dental en grupos cazadores-recolectores del norte de Patagonia (Bernal et al. 2007), alometría durante la ontogenia y diversificación de la forma craneana en poblaciones humanas de sudamérica (Gonzalez et al. 2011), la influencia de la carga masticatoria en la morfología craneofacial (Paschetta et al. 2010), patrones geográficos de variación craneofacial y relaciones genéticas entre distintas poblaciones (Fabra 2009; Fabra y Demarchi 2011, 2012). Las muestras de San Juan empleadas en tales trabajos, proceden principalmente de las antiguas colecciones del Museo de La Plata, y fueron recolectadas a principios de siglo XX por Aguiar en Calingasta (1907) y por expediciones realizadas por Moreno para el museo, a fines del siglo XIX en Tamberías de Bella Vista, Jáchal, y La Majadita.

Recientemente, se excavó y se estudiaron los individuos procedentes de ARQ-43 en Gualcamayo (Durán et al. 2014). En este sitio se recuperaron 5 entierros con un número mínimo de 25 individuos de todas las categorías etáreas y ambos sexos, cuyos fechados indican un rango temporal entre 2360-1090 años AP. Se determinó el sexo y la edad de los individuos, se calculó la estatura, se realizaron análisis del estado de salud de los individuos, morfométricos, y de isótopos estables. Los análisis morfométricos mostraron diferencias temporales en la base del cráneo y el contorno de la bóveda, el cráneo más antiguo se

caracterizó por un alargamiento anteroposterior y la ausencia de modificaciones culturales, mientras los más tardíos manifestaron una modificación cultural leve de la región lámbdica (Durán et al. 2014). Las muestras presentaron un buen estado de salud y los datos isotópicos permitieron concluir que la incorporación del maíz en las poblaciones del valle de Gualcamayo ocurrió con posterioridad al año 1100 AP, con un rol poco significativo en la dieta. En conjunto, estos resultados coinciden con los obtenidos previamente para la Provincia de San Juan, y apoyan la hipótesis de que estas poblaciones habrían mantenido una economía mixta con una baja proporción de productos vegetales domesticados (Durán et al. 2014).

Finalmente, en los últimos años se realizaron trabajos orientados a analizar isótopos estables a partir de restos óseos humanos para caracterizar la dieta de los grupos que habitaron la región (Gil et al. 2006b, 2011). Se estudiaron muestras óseas, dentales y de pelo de 10 individuos humanos provenientes de los sitios Sorocayense, Hilario, Cerro Calvario, Angualasto y Gruta 1 de Los Morrillos que abarcan una cronología entre 600 y 4000 años AP. Los resultados mostraron una amplia variación en el consumo de plantas C₃ y C₄, con un cambio entre hace 1000 y 500 años AP hacia un consumo más alto de plantas C₄ en momentos más tardíos.

A pesar de que existen numerosos restos óseos humanos procedentes de excavaciones arqueológicas y de antiguas colecciones de museo son escasos los trabajos bioantropológicos y bioarqueológicos que incluyan muestras de San Juan. Hasta el momento no se cuenta con trabajos morfométricos que analicen las muestras de San Juan, específicamente, para abordar problemas particulares de dicha región.

IV. MARCO CONCEPTUAL



IV. MARCO CONCEPTUAL

En el presente capítulo se exponen las bases conceptuales que dan sustento a este trabajo. En primer lugar, se discuten los procesos que conducen a la generación de un fenotipo craneofacial individual. Segundo, se describen los procesos evolutivos neutrales involucrados en el cambio y mantenimiento de los patrones de variación intra e inter poblacionales. En tercer lugar, se expone el concepto de nicho ecológico y los factores evolutivos y del desarrollo relevantes en contextos ecológicos. Asimismo, se definen las escalas espacial y temporal características de los procesos evolutivos y factores ecológicos que actúan sobre la variación intra e inter poblacional. Finalmente, se discuten las particularidades del estudio de los factores ecológicos y evolutivos en poblaciones humanas prehistóricas.

4.1 Generación de un fenotipo craneofacial individual

4.1.1 El origen de rasgos fenotípicos complejos

El origen de los rasgos fenotípicos ha sido entendido a partir de dos modelos principalmente: a) el Mapa Genotipo-Fenotipo (Lewontin 1974;

Wagner 1996; Wagner y Altenberg 1996), que focaliza en la relación entre genes y rasgos fenotípicos, a partir de lo cual el genotipo es la causa directa de la variación fenotípica; y b) el Mapa de Desarrollo (Waddington 1957; Atchley y Hall 1991; Hallgrímsson y Lieberman 2008; Klingenberg 2008) que considera las trayectorias del desarrollo que median entre los genes y los rasgos fenotípicos. Este último modelo ofrece una perspectiva más amplia que permite incorporar explícitamente además de la variación genética, el micro y macro ambiente así como otros procesos que durante el desarrollo son relevantes para la conformación de una estructura fenotípica compleja (Figura 4.1).

Dentro del marco conceptual del mapa del desarrollo, el origen de un fenotipo complejo, como la morfología craneana, es producto de la integración de componentes celulares que tienen distintos orígenes embriológicos, se desarrollan a tasas específicas y se encuentran bajo el control de distintos factores (por ejemplo, factores de crecimiento, morfogenes) durante el desarrollo. Dichos componentes actúan durante la ontogenia de manera tal que se encuentran coordinados espacio-temporalmente (Atchley y Hall 1991).

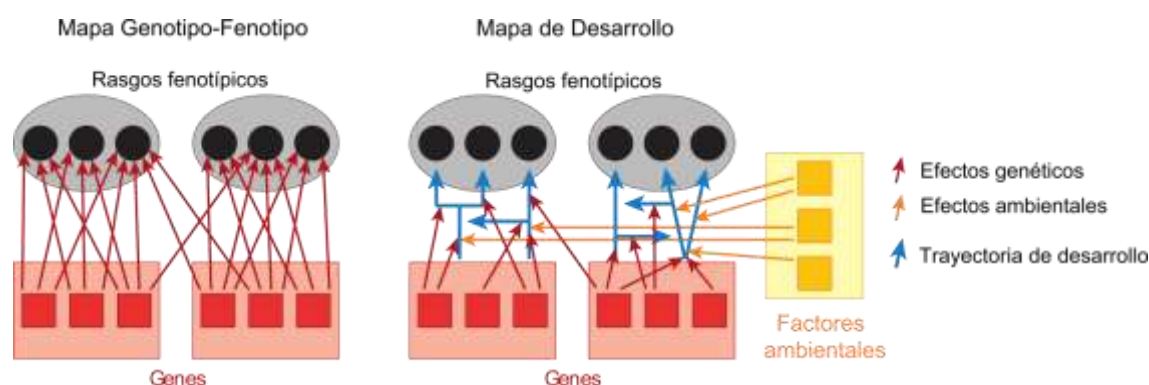


Figura 4.1. Comparación mapas Genotipo-Fenotipo y de Desarrollo. Tomado de Klingenberg (2008).

Los factores que controlan el crecimiento, desarrollo y morfogénesis en mamíferos son cuatro: 1) genéticos intrínsecos, 2) epigenéticos o procesos del desarrollo, 3) genéticos maternos y 4) ambientales. Los factores genéticos intrínsecos comienzan a actuar tempranamente en el desarrollo a través de la producción de proteínas estructurales, enzimas con actividades catalíticas específicas, moléculas de adhesión a superficies

celulares, factores de crecimiento local, entre otros. Los factores epigenéticos son particularmente importantes en este modelo y están involucrados en la expresión e interacción genética en un ambiente intra o extra uterino particular, con una acción que puede ser local o global. Los distintos procesos del desarrollo actúan como las capas de un palimpsesto y dejan su impronta en la variación fenotípica de la estructura

(Hallgrímsson y Lieberman 2008). Una simplificación de los procesos que contribuyen a la variación craneana se puede observar en la Figura 4.2. Los efectos genéticos maternos comprenden un conjunto de interacciones intrauterinas entre el

genoma del individuo y el de su madre, ocurriendo pre y postnatalmente. Por último, los factores ambientales extrauterinos alteran los procesos de desarrollo interactuando con los factores genéticos y epigenéticos.

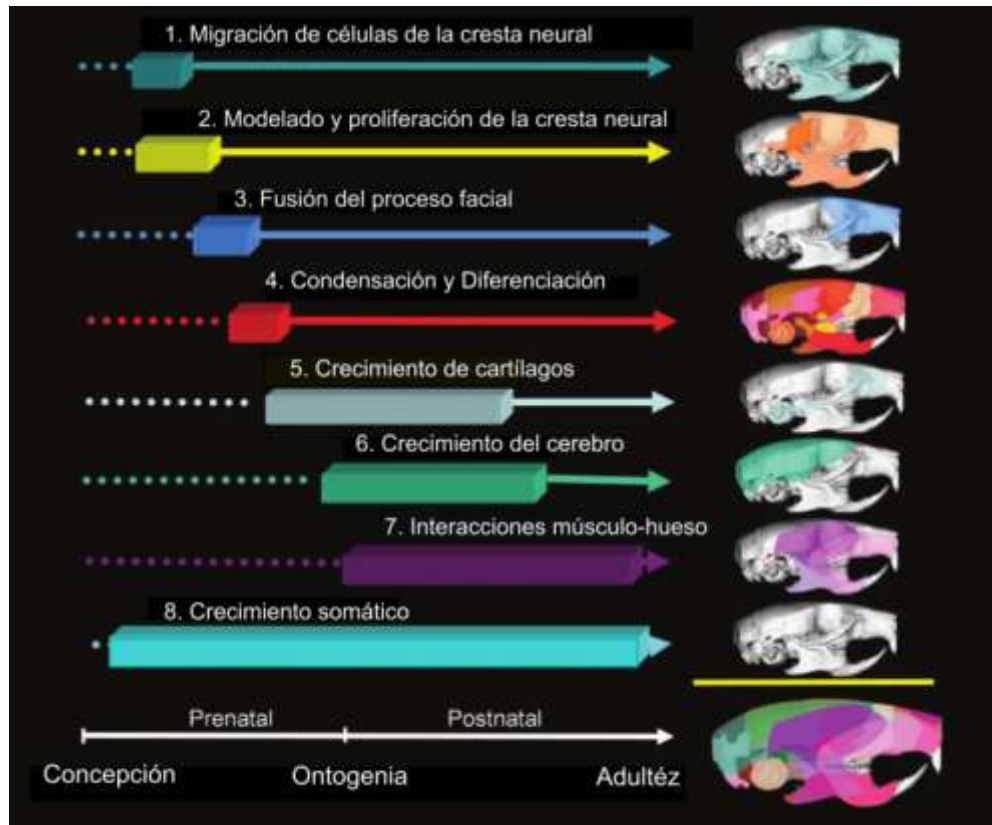


Figura 4.2. Esquema de los principales procesos de desarrollo que actúan en el cráneo de mamíferos. Tomado de Hallgrímsson y Liebermann (2008).

En este marco se considera que la evolución fenotípica se produce como resultado de cambios en las trayectorias de desarrollo a través de alteraciones en los procesos de desarrollo, es decir, de las estructuras y/o procesos regulatorios necesarios para formar una estructura fenotípica compleja, mutaciones genéticas y los factores ambientales (Gould 1977; Oster y Alberch 1982; Atchley y Hall 1991).

4.1.2 El crecimiento y desarrollo del cráneo

En particular, el crecimiento y desarrollo del cráneo de mamíferos es un proceso complejo que involucra múltiples primordios embrionarios, la interacción entre diversos tipos de tejidos,

influencias hormonales y distintos modos de osificación (Cheverud 1995; Sperber 2001).

Con base en sus características diferenciales, en los patrones de desarrollo y propiedades funcionales, el cráneo puede ser dividido en dos regiones: (a) el neurocráneo, que se origina principalmente a partir del mesodermo paraxial, protege y rodea al cerebro, y (b) el cráneo visceral o facial, que se origina de la cresta neural, mediante el cual se desarrollan las funciones de alimentación y respiración (Cheverud 1995; Sperber 2001; Ackermann y Cheverud 2004). Aunque estas regiones están conectadas y se relacionan entre sí, también funcionan y crecen de manera relativamente independiente, dado que están influenciadas por el crecimiento de distintos órganos y la acción de diversos factores

hormonales. Mientras que el neurocráneo completa su crecimiento relativamente temprano en la vida postnatal, el esqueleto facial continúa creciendo. Estos períodos de crecimiento temprano y tardío se encuentran bajo controles hormonales distintos y posiblemente control genético antagonico, de manera que los factores de crecimiento del esqueleto facial se activan cuando el crecimiento del neurocráneo se completa (Cheverud 1995).

Existen efectos globales y locales que afectan el crecimiento y desarrollo del cráneo completo y de las estructuras craneanas que lo componen. Entre los efectos globales, el estado nutricional es uno de los factores más importantes en la regulación del crecimiento y, en consecuencia, del tamaño final del adulto (Nijhout 2003a; Gonzalez et al. 2011). Un mediador clave es la insulina, que conecta la nutrición, con el metabolismo corporal, regulando el crecimiento del cuerpo y sus partes (Nijhout 2003b). En respuesta a señales sistémicas como la nutrición, fuentes endocrinas (glandulares, células neurosecretoras) producen señales de insulina, lo que resulta en un control centralizado del crecimiento. Particularmente, en el caso del crecimiento óseo, la hormona del crecimiento (GH) estimula indirectamente la incorporación de sulfato en el cartílago, a través del factor insulínico (IGF1) que constituye un mediador de los efectos hormonales en los órganos blanco (Lupu et al. 2001). Experimentos en *Drosophila* han demostrado que una nutrición insuficiente, conlleva una condición de insulina baja, y finalmente el organismo alcanza tamaños corporales menores (Hyun 2013). Por lo tanto, la vía de control de crecimiento en el que GH/IGF participan constituye el principal determinante del tamaño corporal (Lupu et al. 2001).

Entre los efectos locales, podemos destacar el desarrollo del neurocráneo, que se ve afectado por el crecimiento del cerebro, que impacta diferencialmente, generando un patrón que da lugar al reconocimiento de dos regiones neurocraneanas: (a1) la bóveda, que protege y cubre el cerebro, y (a2) la base que es donde apoya el cerebro, además de formar un pasaje de protección para la médula, nervios y vasos

craneanos (Cheverud 1995). El mesénquima que da lugar a la bóveda craneana surge en la ontogenia como una cápsula membranosa que rodea al cerebro en desarrollo. Esta membrana tiene dos capas, una capa interna que se origina en la cresta neural, y una capa externa de origen mixto, tanto de la cresta neural como del mesodermo paraxial. La primera forma dos de las meninges (piamadre y aracnoides) mientras la última forma la duramadre, y una membrana superficial con propiedades condrogénicas y osteogénicas. La ontogénesis de esta última capa, se diferencia en: una porción externa, que da lugar a la bóveda y se desarrolla mediante osificación intramembranosa¹ rodeando al cerebro, y una porción interna de la capa se ubica en el piso del cerebro, y se desarrolla posteriormente mediante osificación endocondral¹, dando lugar a la formación de la base craneana (Sperber 2001; Morris-Kay y Wilkie 2005).

El esqueleto facial se desarrolla mediante osificación intramembranosa¹ a partir de centros de osificación del mesénquima de la cresta neural. El crecimiento del esqueleto facial es lento y prolongado, finaliza con la completitud del aparato masticatorio mediante la erupción de los terceros molares (18 a 25 años de edad). El emplazamiento del esqueleto facial de manera antero-superior a la base craneana determina la influencia de esta última sobre el primero. Asimismo, la interposición

¹ El hueso se forma por dos modos de diferenciación del tejido mesenquimático que se originan a partir del mesodermo paraxial o cresta neural, mediante de una matriz de osteoblastos que se calcifican por la depositación de apatita cristalina. Las dos variedades de osificación se denominan intramembranosa y endocondral, cuya distinción es útil a nivel embriológico de osteogénesis pero es indistinguible en la estructura del hueso del adulto (Sperber 2001). Durante la séptima semana después de la concepción, las células mesenquimáticas se condensan como preludio a ambos tipos de osificaciones. En la osificación intramembranosa las células se diferencian en osteoblastos que inducen a la matriz ósea, formando un centro de osificación. En la osificación endocondral las células mesenquimáticas condensadas forman una matriz cartilaginosa de glicoproteínas creándose un cartílago modelo del futuro hueso. Una vez que está mineralizada, la matriz ósea forma un anillo de periostio alrededor del cartílago, el cual es reemplazado por hueso para completar la osificación. El crecimiento de los huesos endocondrales depende de la expansión del cartílago remanente y su conversión paulatina a hueso.

de tres conjuntos de órganos de los sentidos (visión, olfato, audición) entre el neurocráneo y el esqueleto facial influye en el crecimiento de este último (Cheverud 1995; Sperber 2001). El aparato masticatorio (que comprende los huesos maxilares, sus articulaciones, musculatura y los dientes), también influye fuertemente sobre el desarrollo craneofacial.

La relación entre la musculatura y el esqueleto es tanto fisiológica como física. Si bien ambos sistemas difieren en cuanto al origen embriológico, se encuentran regulados por los mismos genes y hormonas, y comparten una relación funcional de soporte y movimiento del cuerpo (Herring 2011). Respecto al origen embriológico, la musculatura del aparato masticatorio se origina a partir del mesénquima del primer arco branquial, el cual es invadido por el cuarto somito, dando lugar a los 4 músculos masticatorios: masetero, temporal, pterigoideo medio y pterigoideo lateral, que se diferencian como entidades individuales, luego migran y se insertan en sus respectivos sitios de origen en el cráneo y de inserción en la mandíbula. Las fibras musculares se insertan al hueso poco tiempo después de su diferenciación, influyendo considerablemente en la formación del mismo, particularmente a medida que los músculos empiezan a ejercer fuerzas que inducen su respuesta (Sperber 2001). La interacción funcional entre músculos y huesos comienza relativamente tarde en la cronología de desarrollo pero tiene una duración permanente (Herring 2011).

El aspecto más importante de la interacción entre músculos y huesos es mecánico, ya que los músculos son la principal fuente de sobrecarga de los huesos. Los huesos responden a dicha sobrecarga mecánica en muchos niveles: proliferación celular, diferenciación esquelética, modelado y remodelado (Herring 1993a, 2011; Lieberman 2011). Diversos experimentos realizados en monos, ratas y conejos han permitido demostrar que fuerzas excesivas y repetitivas promueven la osteogénesis y remodelado secundario del hueso cortical, dando lugar a una mayor densidad ósea y un aumento de diámetro del hueso (Ravosa et al. 2008; Herring 2011). Se ha considerado que este tipo de

respuesta del hueso a los estímulos musculares es epigenética en el sentido de Waddington (1942), ya que constituyen cambios no heredables (aunque bajo control) en las actividades de ciertos genes que dan lugar a un fenotipo particular (Herring 1993b; Herring 2011).

Finalmente, podemos señalar que mientras la diferenciación y el crecimiento de la base craneana está sujeta a mínima influencia ambiental, la bóveda y el esqueleto facial se encuentran bajo una menor determinación genética pero fuertemente influenciados por factores ambientales locales. Con respecto a los tiempos de formación y desarrollo, si bien los componentes craneanos se encuentran formados al momento del nacimiento, la bóveda crece rápidamente en respuesta a la temprana expansión del cerebro, mientras el aparato masticatorio es el último sistema en alcanzar la madurez (Cheverud 1995; Sperber 2001). Resumiendo, con base en el origen embriológico, desarrollo y funciones desempeñadas, el estudio del cráneo puede abordarse mediante la siguiente subdivisión: (a1) bóveda craneana: de origen filogenético reciente, cubre y protege al cerebro, formada por osificación intramembranosa a partir del mesodermo paraxial principalmente, y una porción de la cresta neural; (a2) base craneana: deriva filogenéticamente del antiguo piso craneano, es donde apoya el cerebro, además de formar un pasaje para la médula, nervios y vasos craneanos, formada por osificación endocondral a partir de la cresta neural; y (b) esqueleto facial: deriva filogenéticamente de los arcos branquiales modificados, formada por osificación intramembranosa a partir de la cresta neural, vinculada a las funciones de la visión, olfato, respiración y masticatoria.

4.2 Procesos evolutivos aleatorios y no-aleatorios

Los cambios fenotípicos intergeneracionales en una población o linaje de organismos, así como aquellos observados entre varias poblaciones contemporáneas, son el resultado de la acción de procesos evolutivos que operaron sobre la variación heredable presente en la población ancestral (Felsenstein 1985; Barton et

al. 2007; Perez et al. 2009). Este proceso de diversificación fenotípica se produce cuando una población ancestral se ramifica en el espacio en unidades evolutivas independientes, y cambia bajo la influencia de factores evolutivos aleatorios tales como deriva, mutación y eventualmente flujo génico (apartado 4.2.1). A lo largo de este proceso de ramificación, las poblaciones también pueden cambiar como respuesta a la variación en las múltiples dimensiones del nicho ecológico mediante la influencia de factores determinísticos como selección y plasticidad fenotípica (apartado 4.2.2). El proceso de diversificación puede ser representado matemáticamente mediante un modelo como el de movimiento Browniano², que ha sido ampliamente utilizado en biología evolutiva para interpretar el cambio aleatorio de los caracteres que se produce en un ambiente homogéneo (Felsenstein 1985), o mediante el modelo de Ornstein-Uhlenbeck, que considera el efecto de factores determinísticos (Hansen 1997).

4.2.1 Procesos evolutivos aleatorios

En este primer apartado vamos a considerar un escenario hipotético donde una población ancestral se diversifica en poblaciones descendientes en un determinado espacio geográfico, sin la existencia de variación en las dimensiones del nicho ecológico. En este escenario los cambios fenotípicos inter-generacionales, así como los patrones de variación fenotípica observables entre poblacionales contemporáneas, son el resultado de procesos evolutivos aleatorios (i.e. mutaciones, deriva) actuando durante la diversificación poblacional (i.e., nacimiento de nuevas poblaciones), y pueden ser representados por un modelo de movimiento Browniano (Figura

4.3). Dicho modelo de evolución neutral, se encuentra implícito cuando se utiliza el método comparativo para estudiar rasgos cuantitativos, y tiene sólo en cuenta la acción de procesos aleatorios como la deriva (Butler y King 2004). Con posterioridad a la división de la población ancestral las poblaciones locales descendientes generalmente intercambian genes a través del flujo génico.

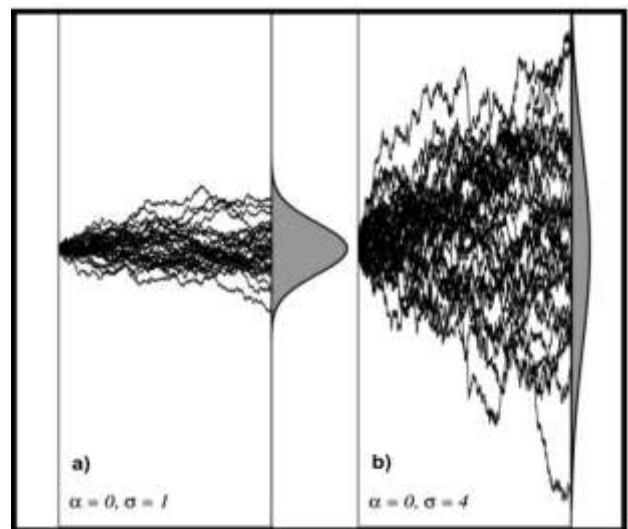


Figura 4.3. Modelo de Movimiento Browniano. Se muestra el efecto de la variación del valor de σ (parámetro que mide la intensidad de las fluctuaciones aleatorias en el proceso evolutivo), en un proceso simulado desde $t=0$ a $t=1$ (eje de las X) para un carácter fenotípico con variación continua (eje de las Y). Cada panel muestra 30 simulaciones de un proceso aleatorio y la distribución del estado final (las curvas de Gauss a la derecha). En cada lapso temporal, el fenotipo tiene una probabilidad igual e independiente de incrementarse o disminuir su valor. Se observa que cuando se aumenta el valor de σ , da lugar a un proceso de deriva más fuerte y una distribución más amplia del estado final (b), a diferencia de cuando el valor de σ es bajo (a). Tomado de Butler y King (2004).

Tales procesos evolutivos producen cambios en la frecuencia de caracteres heredables de una generación a la siguiente, a partir de alteraciones en elementos estructurales y regulatorios (Atchley y Hall 1991), aumentando o disminuyendo la variación genética (Mielke et al. 2006). Mientras que la mutación y recombinación genética actúan dando origen a dicha variación, la deriva actúa disminuyéndola, y el flujo génico la incrementa a través de la introducción de nuevas variantes desde otras poblaciones.

² El modelo de movimiento Browniano fue planteado a partir de las descripciones del botánico Robert Brown en 1827 que observaba en el microscopio partículas de polen que se movían aleatoriamente suspendidas en agua, pero no pudo explicar los mecanismos. Más tarde se descubrió que el movimiento browniano de una partícula en un fluido se debe al desequilibrio en las fuerzas ejercidas por las colisiones de la partícula con las moléculas de fluido que lo rodean, que son mucho más pequeñas y se encuentran en movimiento térmico aleatorio. Si se mide la posición de una partícula a lo largo de un eje, sus sucesivos desplazamientos son independientes.

Todos estos cambios, modelados por los procesos del desarrollo, dan lugar a los patrones de variación observados entre poblaciones contemporáneas cuando no hay variación ambiental o ecológica (Relethford y Lees 1982; Relethford 2004; Roseman 2004). A continuación se caracterizan los procesos evolutivos aleatorios (i.e. mutación y recombinación, deriva génica), junto al flujo génico, y algunos de los patrones que los mismos generan (i.e. aislamiento por distancia, efecto fundador serial).

4.2.1.1 Mutaciones y Recombinación genética. Los principales procesos que originan variación tanto inter como intraespecífica, son la mutación y recombinación genética (Wright 1932; Barton et al. 2007). Las mutaciones, principales fuentes de variación, son definidas formalmente como cambios heredables en el material genético (ADN) de un organismo (Hartl y Clark 1997; Barton et al. 2007). La recombinación genética ocurre cuando se producen nuevas combinaciones entre el material genético proveniente de distintos linajes, de manera tal que se incrementa la variación existente en las poblaciones (Barton et al. 2007). Las mutaciones se originan como producto de tres causas: (1) errores durante el proceso de replicación, (2) errores durante la segregación del genoma replicado a las células hijas, y (3) modificación del genoma por otros procesos como trasposición, daño de ADN, y recombinación homóloga aberrante (Barton et al. 2007). Las mutaciones pueden ser desde simples alteraciones en la sustitución de pares de bases (es decir, de un solo nucleótido, polimorfismos o SNPs), pequeñas inserciones y eliminaciones, a reordenamientos estructurales a gran escala o incluso la adición o supresión de cromosomas enteros, lo cual no es viable en mamíferos. Los patrones de mutación varían de acuerdo a las distintas regiones del genoma consideradas, distintos individuos, y más aún en diferentes especies (Barton et al. 2007). Aunque la tasa de ocurrencia de dichos eventos es bastante alta, en la mayoría de las especies la tasa de mutación es extremadamente baja debido a que los mecanismos de reparación de errores limitan su ocurrencia. Se estima que la tasa de mutación en

eucariotas es de $2^{-12} \times 10^{-6}$ por gameta por gen. Considerando el genoma humano con un promedio de 30.000 genes, los supuestos conservadores estiman que hay un promedio de 4.2 mutaciones por genoma diploide por generación, de las cuales se producen 1.6 mutaciones deletéreas nuevas por genoma diploide por generación. (Eyre-Walker y Keightley 1999).

4.2.1.2 Deriva génica. En cada generación existe un grado de aleatoriedad en la transmisión de las gametas que se unirán para formar la próxima generación (Kimura 1968; Hartl y Clark 1997). En una población con reproducción sexual, incluso si como resultado de cada apareamiento se produce exactamente el mismo número de descendientes, la segregación aleatoria de los genes durante la meiosis lleva a cambios en el éxito reproductivo de los genes debido a que solo una de las copias se transmite a través de la meiosis. Este proceso se traduce en cambios en las frecuencias alélicas de una generación a la siguiente, como producto de un remuestreo aleatorio, y se denomina deriva génica (Hartl y Clark 1997; Templeton 2006). Cuanto mayor es el tamaño poblacional, las frecuencias alélicas observadas se desvían en menor medida de las esperadas. Es decir, el cambio evolutivo asociado a la deriva está inversamente relacionado con el tamaño poblacional: cuanto más grande es la población, menos cambiará la frecuencia alélica en promedio de una generación a la siguiente. Por tanto, la deriva es un proceso evolutivo más fuerte cuando el tamaño poblacional es pequeño (Wright 1932; Kimura 1968; Freeman y Herron 2004; Templeton 2006; Barton et al. 2007). Bajo el proceso de deriva génica, no existe la tendencia de volver a las condiciones ancestrales de frecuencias alélicas. A medida que transcurre cada generación, las frecuencias alélicas se van desviando de las condiciones iniciales. Los cambios evolutivos en las frecuencias alélicas debidas a la deriva se acumulan con el tiempo (Templeton 2006). Dado que con el tiempo algunos alelos tienden a perderse y otros a fijarse, el proceso de deriva tiende a la reducción de la variación genética (Freeman y Herron 2004).

Si bien la deriva puede causar cambios rápidos y grandes en poblaciones pequeñas, una

población de gran tamaño puede, en un momento dado, experimentar una baja demográfica y profundos cambios evolutivos asociados a la acción de la deriva (Mayr 1954; Templeton 2006). De esta manera, la deriva génica puede dar lugar a grandes cambios evolutivos en una población que normalmente tiene gran tamaño, siempre y cuando: (1) la población haya derivado de un pequeño número de individuos fundadores que provengan de una población ancestral de gran tamaño (efecto fundador), ó (2) la población haya pasado una o más generaciones teniendo tamaños poblacionales reducidos, seguidos de un crecimiento poblacional importante (efecto cuello de botella).

El impacto de la deriva como fuerza evolutiva es proporcional a $1/(2N)$ para un sistema diploide en una población finita de tamaño N (Barton et al. 2007). Si bien se asocia la acción de la deriva a poblaciones de pequeño tamaño o poblaciones que hayan experimentado cuellos de botella o efecto fundador, también puede jugar un rol evolutivo importante en poblaciones de cualquier tamaño debido a la relación que puede tener con nuevas mutaciones y mutaciones neutrales (Kimura 1968). Como resultado del proceso de deriva, se puede remover o promover el aumento en la frecuencia de las nuevas mutaciones y las mutaciones de tipo neutral. Es decir, las variantes genéticas que se encuentran disponibles para la acción de los otros procesos evolutivos están fuertemente influenciadas por la acción conjunta de la mutación y la deriva. Dentro de este contexto, las variantes neutras -que no sean negativas ni positivas-, que son importantes para explicar los procesos de diversificación fenotípica poblacional, son aquellas variantes que afectan algún proceso del desarrollo durante la ontogenia, y por lo tanto tienen efectos en los fenotipos adultos.

4.2.1.3 Flujo génico. La mayoría de las especies consisten en un amplio conjunto de poblaciones locales o demes formadas por el agrupamiento de individuos que habitan un área geográfica particular (Cavalli-Sforza et al. 1994; Hey y Machado 2003). Se denomina población panmítica a aquella en la que todos los individuos

se reproducen aleatoriamente (Hey y Machado 2003). Sin embargo, las poblaciones biológicas, y con mayor énfasis las humanas, se alejan de esta condición. Son poblaciones estructuradas, ya que los individuos tienden a aparearse con otros que habitan el mismo hábitat, se encuentran en el mismo grupo social o tienen la misma edad (Barton et al. 2007).

Las estrategias de movilidad de las poblaciones humanas varían en un amplio rango cuyos extremos están dados por grupos altamente móviles y grupos totalmente sedentarios en función de múltiples variables tales como la disponibilidad de recursos, el tipo de subsistencia, la densidad demográfica de los grupos, y la existencia de barreras geográficas y culturales con grupos vecinos. Este conjunto de variables condicionan la existencia de distintos grados de flujo génico, de manera que en un extremo del rango se encuentran los grupos cazadores-recolectores con bajas densidades demográficas, que tienden a recorrer grandes distancias para la búsqueda de recursos y de parejas, y por tanto exhiben mayores niveles de movilidad, y en el extremo opuesto los grupos agricultores con altas densidades demográficas, y búsqueda de recursos y parejas dentro de las inmediaciones del territorio.

A pesar de que en las poblaciones humanas la mayoría de los apareamientos ocurren dentro de una población local, puede haber cruzamientos entre individuos nacidos en diferentes poblaciones locales. Se denomina flujo génico al intercambio génico que ocurre entre individuos de diferentes poblaciones locales. El flujo génico es considerado un proceso evolutivo si: (1) las poblaciones locales tienen intercambio génico y no se encuentran aisladas reproductivamente, y (2) las poblaciones locales tienen distintos acervos génicos (Freeman y Herron 2004). Luego del intercambio génico, en la próxima generación cambia la frecuencia de variantes alélicas³ presentes anteriormente, incluso pudiendo aparecer otras nuevas variantes (Templeton 2006). Debido a que las poblaciones no se reproducen como unidades totalmente

³ Se denomina variante alélica a las distintas variantes de alelos que codifican para un gen (Barton et al. 2007).

endogámicas, el flujo génico que se origina a través de las migraciones contribuye al acervo genético de la siguiente generación (Ramachandran et al. 2010).

El flujo génico y deriva tienen efectos opuestos, mientras que el flujo génico y la mutación se comportan de manera análoga con respecto a la variación genética dentro de una población local (Barton et al. 2007).

4.2.1.4 Patrones resultantes de la acción de los procesos evolutivos aleatorios y el flujo génico.

La división de una población humana ancestral y la diversificación de las poblaciones descendientes mediante procesos evolutivos aleatorios tales como deriva, mutación y eventualmente flujo génico, frecuentemente genera dos patrones de variación, el de aislamiento por distancia y el efecto fundador serial (Barbujani 2000; Hey y Machado 2003).

4.2.1.4a Modelo de aislamiento por distancia. A partir de la interacción entre el flujo génico y la deriva se ha propuesto el modelo de aislamiento por distancia para explicar distintos patrones geográficos de variación. Este modelo parte de dos supuestos: 1) las poblaciones tienden a ocupar hábitats discretos, por lo que presentan cierta estructuración espacial, y 2) el flujo génico ocurre más frecuentemente entre poblaciones cercanas. Como resultado, existe una gran afinidad genética entre grupos geográficamente próximos y una probable diferenciación genética entre grupos alejados, es decir que la distancia genética entre las poblaciones se incrementa con la distancia geográfica que las separa (Barbujani 1987; Sokal 1988; Cavalli-Sforza et al. 1994; Relethford 1994, 2004; Bernal 2008), de manera que poblaciones locales adyacentes intercambian gametos más frecuentemente que poblaciones geográficamente distantes (Templeton 2006).

El modelo de aislamiento por distancia postula un descenso regular de la similitud genética a medida que se incrementa la distancia geográfica (Kimura y Weiss 1964; Wright 1942, 1943), es decir, a medida que aumenta la distancia entre las poblaciones, disminuye el flujo génico entre las mismas. Como resultado de estos procesos, se espera que en las poblaciones

geográficamente cercanas el efecto homogeneizante del flujo génico tienda a reducir la varianza de las distancias genéticas entre las poblaciones. Dicho efecto tendrá paulatinamente menor influencia a medida que aumenta la distancia geográfica, cobrando mayor relevancia la deriva. A medida que aumenta la distancia geográfica, las poblaciones se diferencian en mayor medida entre sí, resultando en una mayor variación en las distancias interpoblacionales (Hutchison y Templeton 1999). El desarrollo de un patrón geográfico de aislamiento por distancia puede explicarse a partir de los modelos desarrollados por Wright (1932) y revisados recientemente por Slatkin (1993) y Barbujani (2000). Barbujani (2000) ha planteado la interpretación de los procesos evolutivos en función de la distribución de los datos en cuatro patrones espaciales, de los cuales el aislamiento por distancia representa uno de ellos. Dichos patrones pueden ser: a) aleatorios, es el patrón de variación que se genera bajo la acción únicamente de procesos aleatorios tales como deriva genética y mutación; b) clinales, se genera cuando un rasgo cambia de manera continua a lo largo un gradiente ambiental y es generalmente atribuido al efecto de la selección natural; c) depresivos, se generan bajo la acción de diversos procesos actuando en una parte del área de estudio, y finalmente d) de aislamiento por distancia, se genera bajo la acción de la deriva y el flujo génico geográficamente estructurado.

4.2.1.4b Efecto fundador serial. Un patrón que resulta del efecto fundador serial permite explicar relaciones entre distancias genéticas y geográficas que no son posibles bajo un modelo de aislamiento por distancia donde se supone un equilibrio entre los procesos de mutación, deriva y flujo génico. Eventos de expansión geográfica pueden ocurrir en una serie de pequeños pasos, de manera que cada migración involucre un muestreo del conjunto previo, partiendo de la población original (Ramachandran et al. 2005). Este muestreo daría lugar al aumento paulatino de la acción de la deriva y un concomitante descenso en la diversidad genética. Es decir, a partir de una población parental, se producen sucesivos episodios de cuello de botella seriales, donde una

muestra de individuos funda la siguiente población local, que se establece a cierta distancia de la colonia previa y permanece aislada de las otras. Este submuestreo genera una sucesión de colonias en el tiempo, cada una de las cuales crece a un tamaño mayor antes de generar la próxima población local en la cadena (Ramachandran et al. 2005).

Las diferencias genéticas decrecen paulatinamente debido a la serie de cuellos de botella locales causados por los subsecuentes eventos fundadores que ocurren durante la expansión (Austerlitz et al. 1997). Como resultado, a medida que los grupos se alejan del centro de expansión, se produce una reducción en la variación interna con la concomitante disminución de la heterocigocidad esperada en la próxima colonia en un factor de $1-1/2N$. Asimismo, a medida que aumenta la distancia geográfica se incrementaría la diferenciación interpoblacional (Wegmann et al. 2006).

A estos procesos de efectos fundadores seriales y los patrones resultantes de reducción de la variación a medida que aumenta la distancia del centro, se los ha denominado expansión de rango (Ibrahim et al. 1996). Un estudio reciente muestra que el patrón de diversidad observado posteriormente a una expansión de rango es diferente del que se espera como resultado de una expansión demográfica pura, y su impacto depende principalmente del tiempo de la expansión, así como del número de migrantes intercambiados entre demes vecinos (Slatkin 1977; Ray et al. 2003).

4.2.2 Procesos evolutivos no-aleatorios

Las poblaciones humanas evolucionan y se diversifican en contextos ambientales variables, y por lo tanto los procesos evolutivos aleatorios no son los únicos responsables del surgimiento de variación inter-poblacional. Existen otros procesos no-aleatorios tales como la selección, responsables de la variación biológica. Siguiendo esta línea, Felsenstein (1985) señaló que existen dos casos en los cuales el modelo de movimiento Browniano no resulta apropiado para explicar procesos evolutivos de diversificación: 1) Cuando el mismo

proceso de selección persiste a lo largo del tiempo, de manera que los cambios evolutivos que se producen en las sucesivas ramas se encontrarán correlacionados entre sí, y 2) Cuando distintos linajes están sujetos al mismo régimen de selección (ya sea que tengan un ambiente común, la misma dieta, entre otros) (Butler y King 2004). Es decir, debido a que no tiene en cuenta la selección, el modelo de movimiento Browniano previamente mencionado no resulta suficiente para explicar los procesos de diversificación. Como producto de esto, Hansen (1997) propuso el Modelo Evolutivo de Ornstein-Uhlenbeck (OU) que constituye la expresión matemática más simple que incluye a la selección, además de la deriva, y permite explicar procesos evolutivos (Figura 4.4).

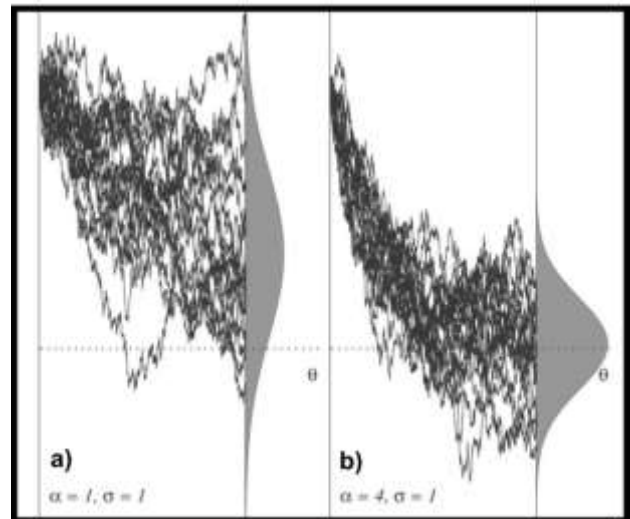


Figura 4.4. Modelo Ornstein-Uhlenbeck (OU). Se muestra la influencia de parámetro fuerza selectiva α y el valor óptimo de un rasgo θ en un proceso OU. Los valores más altos de α implican una selección más fuerte y por tanto una aproximación más rápida al valor óptimo θ (línea punteada) así como una distribución de fenotipos más estrecha a esa altura. Cada panel muestra 20 simulaciones del proceso OU y la distribución de valores del estado final (curva de Gauss). El proceso se simuló desde $t=0$ a $t=1$ (eje de las X) para un carácter fenotípico con variación continua (eje de las Y). Tomado de Butler y King (2004).

El modelo OU incorpora tanto a la selección como a la deriva, de manera tal que cuando el valor de $\alpha=0$, la parte aleatoria se desprende y colapsa en un modelo Browniano que tiene en cuenta a la deriva únicamente. Una diferencia importante entre ambos modelos es que

mientras el modelo Browniano produce distribuciones de rasgos de tipo unimodal centradas en el valor inicial o ancestral, el modelo OU produce distribuciones de rasgos de tipo multimodal con múltiples picos cercanos a diferentes óptimos (Figura 4.5). Tales óptimos del modelo OU, que constituyen los estados finales, pueden ser interpretados como nichos ecológicos.

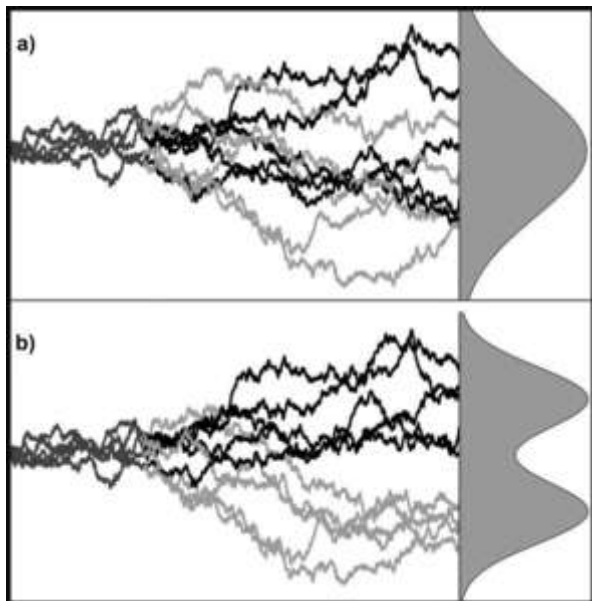


Figura 4.5. Comparación modelo Browniano (a) y modelo OU (b). Tomado de Butler y King (2004).

El concepto de nicho ecológico es definido como los requerimientos de una especie para sobrevivir en un ambiente dado, y al mismo tiempo como los impactos que produce esta especie en el ambiente que habita. Hutchinson (1957) consideró al nicho como un volumen de múltiples dimensiones, las cuales están dadas por la suma de todos los factores ambientales actuando sobre el organismo (Figura 4.6). El nicho, definido de esta manera, es una región de un hiperespacio de n -dimensiones, entendidas como el número (n) de factores limitantes para cada organismo. El espacio ocupado dentro del hipervolumen de n -dimensiones constituye el rango de condiciones en las que un organismo puede existir (Hutchinson 1965, 1978). Esta aproximación a la idea de nicho como hipervolumen de n -dimensiones provee un concepto cuantitativo, brindando una manera útil de definirlo.

El concepto de nicho ecológico, entendido como el resultado de las interacciones de las

especies con su ambiente (Chase y Leibold 2003), provee un marco dentro del cual se puede interpretar la variación morfológica en función del conjunto de factores ambientales que interactúan con el organismo. La variación ambiental, que puede ser entendida como la variación en las dimensiones del nicho ecológico de una población, está relacionada con procesos evolutivos y del desarrollo que dan cuenta del cambio fenotípico. Los factores del nicho ecológico humano que serán considerados en este trabajo son: (1) la temperatura, y (2) la dieta, que será analizada a través de (a) la composición, y (b) la dureza.

Dos procesos evolutivos no-aleatorios ligados a la variación ambiental son discutidos en este apartado: selección natural y plasticidad fenotípica, los cuales se desarrollan a continuación.

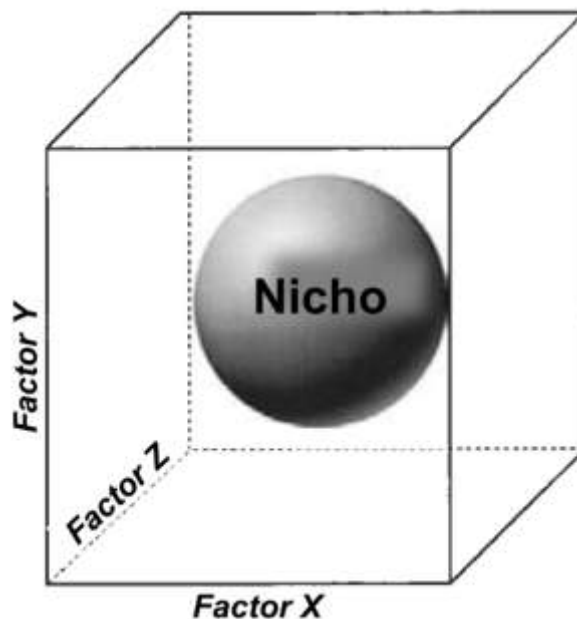


Figura 4.6. Representación hipotética de un volumen en tres dimensiones (tres factores) en el marco del concepto de nicho multidimensional de Hutchinson (1957). El área dentro del cubo representa la cantidad total disponible de cada factor, mientras que el área dentro de la esfera representa la cantidad necesaria de cada factor para que una determinada especie sobreviva, es decir, su nicho. Tomado de Chase y Leibold (2003).

4.2.2.1 Selección Natural. La selección natural es un concepto que fue originalmente planteado por Charles Darwin (1859) en su *teoría de la evolución por selección natural*. Tal como afirma en la conclusión de su obra:

Existen organismos que se reproducen y la progenie hereda características de sus progenitores, existen variaciones de características si el medio ambiente no admite a todos los miembros de una población en crecimiento. Entonces aquellos miembros de la población con características menos adaptadas (según lo determine su medio ambiente) morirán con mayor probabilidad. Entonces aquellos miembros con características mejor adaptadas sobrevivirán más probablemente.

Posteriormente con la Síntesis Evolutiva Moderna, la combinación de conceptos provenientes de la genética de poblaciones con la teoría evolutiva, dio lugar a que la selección natural fuese definida como la reproducción diferencial de los genotipos en una población biológica. Si bien actualmente se considera que la evolución es producto de la interacción de múltiples procesos, la selección sigue siendo considerada uno de los factores de mayor importancia. De acuerdo al Teorema Fundamental de Fisher, la selección natural es una consecuencia inevitable de la variación en *fitness*⁴ que caracteriza a los distintos individuos de una población (Templeton 2006; Barton et al. 2007). Es decir, cuando distintos genotipos responden diferencialmente frente al ambiente, dando lugar a distintos fenotipos que tendrán distintos *fitness*, el ambiente ejerce una influencia sobre las oportunidades relativas de varios genotipos para transmitir su ADN a la siguiente generación. De esta manera, la selección natural alterará el pool génico, aumentando la frecuencia de rasgos con más *fitness* promedio en la población. Dicho aumento del *fitness* causado por la selección se llama adaptación y siempre es relativo a un ambiente particular (Templeton 2006).

La selección natural procede cuando individuos con determinados fenotipos sobreviven a tasas más altas que los individuos con otros fenotipos ó, dicho de otra manera, cuando

individuos con ciertos fenotipos producen más descendencia durante su etapa reproductiva que otros individuos con fenotipos diferentes. La selección natural actúa cuando la variación genética en una población se encuentra relacionada con la variación fenotípica, de manera tal que existan distintas repuestas frente al *fitness*. Es decir, dichos efectos del *fitness* son transmitidos a través de las gametas (Templeton 2006). Dado que muchos rasgos se encuentran correlacionados entre sí, la selección de determinado rasgo conlleva el incremento de otros, como producto de la cercanía espacial de determinados genes (fenómeno conocido como desequilibrio de ligamiento). Cuando los fenotipos que exhiben diferencias en éxito reproductivo están asociados a determinados genotipos, es decir son heredables, la selección produce cambios en las frecuencias genotípicas de una generación a la otra, dando lugar a cambios evolutivos (Freeman y Herron 2004). De esta manera, bajo la acción de la selección, las poblaciones se habrían adaptado a condiciones ambientales que prevalecieron en el pasado: la evolución se encuentra una generación atrasada respecto a los cambios que ocurran a nivel ambiental, ya que selecciona variantes que existen previamente en una población (Freeman y Herron 2004).

La selección natural actúa de manera que con el tiempo algunos alelos se fijan, otros se pierden ó se mantiene la diversidad alélica en las poblaciones. De acuerdo a esto existen varios tipos de selección (Barton et al. 2007): 1) Direccional, cuando se favorece un alelo sobre otro ó se favorecen valores altos de un rasgo cuantitativo, 2) Truncada, cuando permite que se reproduzcan aquellos individuos con valores más altos de determinado rasgo, 3) Estabilizadora, cuando se favorecen rasgos con valores intermedios reduciendo la variación en los extremos, 4) Equilibrada, cuando se mantienen polimorfismos favoreciendo los alelos poco comunes, y 5) Disruptiva, cuando se favorecen los valores extremos.

⁴ El término *fitness* se refiere, en genética de poblaciones, a la capacidad que tiene un individuo para sobrevivir y reproducirse. En las poblaciones humanas el *fitness* está dado por las oportunidades de sobrevivir hasta la adultez, encontrar pareja y dejar descendencia (Barton et al. 2007).

4.2.2.2 Plasticidad Fenotípica. La plasticidad fenotípica (PF) es la capacidad que tiene un genotipo para producir diferentes fenotipos en

respuesta a distintas condiciones ambientales a lo largo de la ontogenia (Pigliucci 2001, 2005). El organismo puede reaccionar cambiando de forma, estado, movimientos, o actividad (West-Eberhard 2003). La plasticidad puede definirse como discreta cuando la variación es discontinua ó como norma de reacción cuando la variación es continua y gradual (West-Eberhard 2003). Sin embargo, en genética evolutiva se utiliza el término plasticidad fenotípica en lugar de norma de reacción (Hartl y Clark 1997), ya que en esta área, por PF se entiende la propiedad del organismo que es producto de la norma de reacción, y por ésta última se entiende la función que describe la relación específica entre el ambiente, el genotipo y los fenotipos (Pigliucci 2001).

La PF es una propiedad que se encuentra bajo control genético y está sujeta a evolución por selección natural. Es decir, la PF es una propiedad del genotipo, un rasgo que puede evolucionar cuando existe suficiente variación genética ya sea en grado ó patrón de variación. La misma es adaptativa cuando permite que los individuos ajusten su fenotipo para incrementar su *fitness* en el ambiente particular en que se encuentra (Freeman y Herron 2004). La pérdida de plasticidad y la subsecuente fijación de los fenotipos favorecidos, ocurre a través de asimilación genética y puede ser de dos maneras: 1) cuando el mantenimiento o expresión de la plasticidad es costosa, la selección puede eliminarla activamente dando lugar a que se fije un fenotipo en la población; y 2) la plasticidad se puede perder por degradación como producto de mutaciones o de la deriva génica, dando lugar a asimilación genética (Pfennig et al. 2010).

Debido a que la PF promueve la acumulación de variación genética que se encuentra oculta (i.e. variación que sólo se expresa bajo ciertas condiciones genéticas o ambientales), provee materia prima para la diversificación y eventualmente especiación (Pfennig et al. 2010). La PF puede generar diversificación mediante la producción de fenotipos divergentes a nivel intrapoblacional. Una vez que las poblaciones comienzan a divergir, la plasticidad enriquece la divergencia promoviendo la fijación diferencial de fenotipos alternativos en poblaciones que ya no

experimentan dichos ambientes. Asimismo, cuando se ocupa un nuevo ambiente, la PF promueve la radiación adaptativa produciendo rápidamente nuevas variantes, lo que aumenta la probabilidad de supervivencia de algunos individuos. De esta manera, la PF promueve la evolución rápida mediante la generación de nuevos blancos para la selección a lo largo de una generación (Pigliucci y Murren 2003; Pfennig et al. 2010; Pigliucci 2010).

La PF puede generar cambios morfológicos rápidos a nivel interpoblacional en periodos temporales breves (unas pocas generaciones; Carroll et al. 2007; Perez y Monteiro 2009; Perez et al. 2011). Se considera como evolución rápida/ contemporánea/ ecológica a aquella donde el cambio fenotípico heredable ocurre lo suficientemente rápido como para alterar la trayectoria de un proceso ecológico que se encuentra aún en progreso. De acuerdo a Thompson (1998), tasas altas de evolución –es decir que cambian rápidamente– moldean constantemente las poblaciones a través de selección dependiente de las frecuencias, fluctuaciones estacionales en frecuencias alélicas, extinción selectiva de genotipos dentro y entre cohortes, y la configuración genética constantemente cambiante de las poblaciones a través de espacios geográficos amplios. En otras palabras, el ambiente biótico constantemente cambiante, conduce la variación hacia los ambientes selectivos que se encuentran ligados a la adaptación (Carroll et al. 2007).

4.3 Procesos evolutivos y ecológicos a través de múltiples escalas espaciales

La distribución local de los individuos de una población en el espacio puede ser de tres tipos: a) aleatoria, b) uniforme y c) agregada (Figura 4.7). En la distribución aleatoria la posición de cada individuo es independiente de la de los demás, la misma es poco frecuente en la naturaleza y ocurre cuando el medio es regular, mientras que en la uniforme los individuos están espaciados de manera más o menos equitativa, y ocurre cuando la competencia entre individuos es activa (Odum 1985). La distribución agregada es la más corriente, y ocurre cuando los individuos se

encuentran agrupados. Dicho patrón de distribución constituye una respuesta integrada cuya variación puede ser explicada por una compleja interacción de múltiples factores (Dray et al. 2012) entre los que se incluyen la historia demográfica poblacional, atributos del comportamiento e interacciones entre poblaciones

que se encuentran en condiciones ambientales espacialmente heterogéneas.

La distribución de las poblaciones humanas se da en grupos debido al comportamiento social y a la movilidad (Smith y Smith 2007).

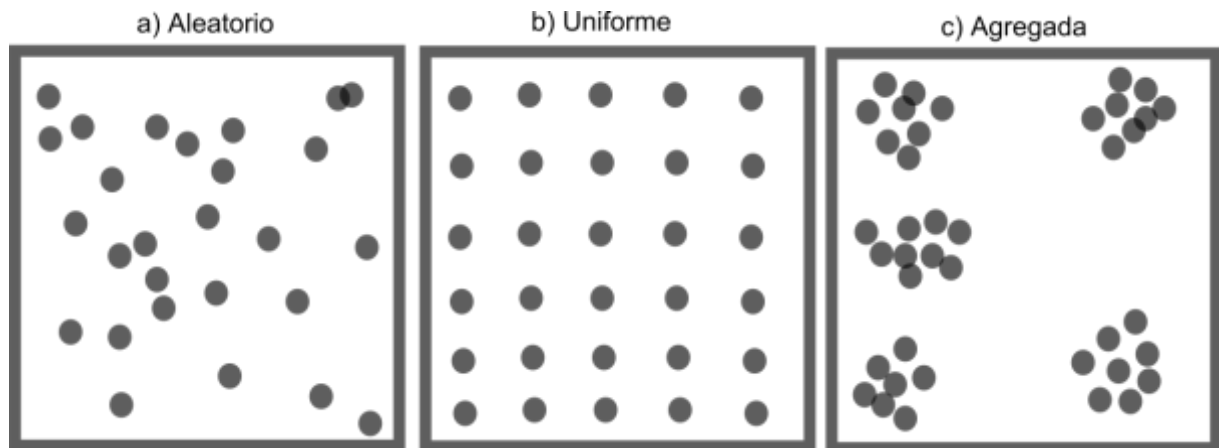


Figura 4.7. Patrones de distribución espacial de las poblaciones biológicas.

Debido a las características dinámicas de la estructuración espacial de las poblaciones, no existe una escala espacial natural/única en el que ocurren los procesos ecológicos/poblacionales (Levin 1992). Levin (1992) sugirió que se debe focalizar en la noción de escala como medio de entender los patrones de variación natural en escalas espaciales. Los patrones que se observan en una escala son consecuencia de interacciones complejas entre varios procesos que ocurren en múltiples escalas (Menge y Olson 1990). El concepto de escala será aquí entendido como la dimensión espacial de un fenómeno (Turner et al. 2001; Wu y Li 2006). Dado que gran parte de la variabilidad ecológica es dependiente de la escala espacial, considerar la escala de manera explícita es de gran importancia en un estudio de diversificación morfológica (García 2006), ya que enriquece la perspectiva del fenómeno estudiado.

El énfasis en el problema de la escala se debe a que estudios previos han mostrado que un mismo proceso ecológico puede generar patrones diferentes en distintas escalas espaciales (Figura 4.8), debido a que están regulados por mecanismos que actúan de manera disímil en cada escala

(Turner et al. 1989; García 2006; Wu y Li 2006). Los parámetros y procesos que son importantes a una escala no suelen ser importantes o explicativos en otra escala, de manera que se pierde información a medida que los datos espaciales son considerados en mayores escalas de resolución (Turner et al. 1989). La importancia de considerar la diversificación morfológica a través de distintas escalas, reside en que se espera que la interacción entre procesos aleatorios y determinísticos, y el ambiente varíen de acuerdo a la escala considerada. En este sentido, se espera que cuando la escala sea suficientemente amplia, la influencia del ambiente sea mayor que la acción de otros procesos, mientras que a medida que las escalas son más pequeñas, prevalece la acción de procesos aleatorios en lugar del ambiente (Wiens 1989; Levin 1992; Dray et al. 2012). Dado que los efectos de la heterogeneidad local son promediados en escalas más amplias, los patrones ecológicos parecen más predecibles en las escalas de mayor magnitud (Wiens 1989).

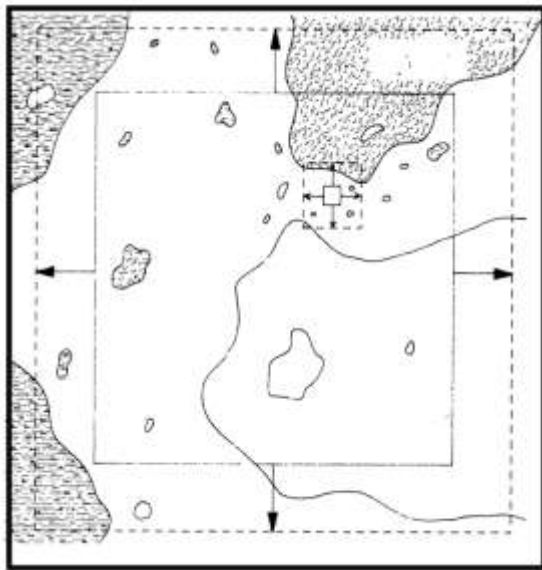


Figura 4.8. Efectos de considerar distintas escalas de análisis. A medida que la extensión del estudio aumenta, aparecen otros elementos que en las escalas más pequeñas no estaban disponibles. A medida que el grano de análisis de las muestras aumenta (en la escala más pequeña), los pequeños parches que inicialmente podían diferenciarse, ahora son incluidos dentro de las muestras y las diferencias entre ellas se promedian. Tomado de Weins (1989).

4.4 Estudio de la variación morfológica en muestras humanas prehistóricas

El estudio de procesos evolutivos y/o factores ecológicos que actúan sobre la variación morfológica en muestras óseas prehistóricas presenta una serie de particularidades. Las características de las muestras esqueléticas, su conformación, sesgos y representatividad condicionan la formulación de hipótesis, la selección de aproximaciones metodológicas adecuadas y la interpretación de los resultados obtenidos.

4.4.1 Linajes poblacionales

Una cuestión importante a tener en cuenta es la relación entre poblaciones biológicas y muestras de restos óseos prehistóricos, procedentes tanto de excavaciones arqueológicas como de colecciones de museos. Esto es importante para derivar hipótesis e interpretar resultados acordes a las características de las mismas. Los referentes empíricos utilizados para el

reconocimiento de poblaciones prehistóricas son restos óseos correspondientes a individuos que presentan grados diferentes de preservación e integridad. Dichos restos óseos son el resultado de eventos de depositación ocurridos en sitios o regiones particulares, a diferentes tasas y a lo largo de un lapso que comprende numerosas generaciones, generalmente bajo regímenes demográficos variables (Barrientos y Perez 2002). En este sentido, es ampliamente aceptada la dificultad que existe en los estudios de grupos humanos prehistóricos para poder delimitar poblaciones en un sentido biológico⁵ ya que el criterio reproductivo utilizado ampliamente en biología, resulta inaplicable (Barrientos y Perez 2002).

Por lo anteriormente expuesto, el concepto de población empleado en el presente trabajo se basa tanto en criterios espaciales como también temporales. Esto hace referencia a individuos que habitaron en un área geográfica específica durante un período temporal acotado, probablemente pertenecientes a diferentes poblaciones locales (Cavalli-Sforza et al. 1994; Bernal 2008). Respecto al criterio espacial, todas las muestras tienen una procedencia geográfica que pudo ser establecida mediante coordenadas geográficas decimales. Respecto al criterio temporal, se dispone de estimaciones aproximadas acerca de la cronología de los individuos mediante fechados radiocarbónicos realizados de manera directa a muestras de cada área analizadas en este trabajo. En la mayoría de los casos, la amplitud de los períodos cronológicos en los que se depositaron los individuos es de alrededor de 1000 años en promedio, siendo las muestras de Mendoza las que presentan un rango mayor, con fechados tempranos de cerca de 2000 años AP y fechados más tardíos de 200 años AP (ver Capítulo VI. Materiales, Apartado 6.4 Escala Macro-regional, Tabla 6.5). Sin embargo, este lapso temporal excede considerablemente la extensión utilizada para definir una población biológica (Freeman y

⁵ En biología evolutiva el término población se usa para dar cuenta de un conjunto de individuos de una misma especie que interactúan entre sí conformando una comunidad de reproducción y que se encuentra más o menos aislado, geográficamente, respecto de otros grupos similares (Mayr 1970).

Herron 2001), razón por la cual las unidades que están siendo muestreadas y analizadas en el presente estudio, pueden ser consideradas unidades alocrónicas conformadas por individuos miembros de distintos linajes poblacionales prehistóricos. Es decir, constituyen una secuencia de poblaciones que presentan una cierta continuidad genética y se encuentran ordenadas temporalmente en un espacio dado (Cadien et al. 1976; Hull 1992; Barrientos y Perez 2002; Perez 2006; Bernal 2008).

4.4.2 Muestreo a partir de linajes poblacionales bioarqueológicos

El registro bioarqueológico, en la gran mayoría de los casos, no es estadísticamente representativo debido a los sesgos tafonómicos y de muestreo (Waldron 1994). El análisis de las variaciones morfológicas a través del tiempo y del espacio, por tanto, está influenciado por el tamaño (a) y por la representatividad (b) de las muestras con respecto al fenómeno que se desea estudiar (Waldron 1994).

Con respecto al tamaño de las muestras recuperadas, el mismo presenta problemas relacionados con el aumento en la varianza, los límites de confianza y de la media. En las muestras que presentan un tamaño pequeño, se incrementan las varianzas así como también los límites de confianza de las mismas. Este incremento en la varianza puede afectar los resultados de los análisis tendientes a establecer la significación de las diferencias entre las medias. Por esto, el tamaño de las muestras representa un factor importante en la estadística paramétrica, debido a que la potencia de las pruebas está relacionada con el mismo (Zar 2010).

La representatividad de las muestras es otro factor importante a considerar en el caso de análisis que involucran a las muestras bioarqueológicas (Doran y Hodson 1975; Cadien et al. 1976; Reyment 1985; Waldron 1994; Roopnarine et al. 1999). La representatividad de las muestras con respecto a linajes poblacionales está mediada por factores vinculados a la dinámica evolutiva del linaje, así como por procesos tafonómicos y postdeposicionales, técnicas de

muestreo, excavación y de análisis. Cabe destacar que si bien el muestreo sobre la evidencia bioarqueológica puede ser aleatorio, y por lo tanto, asegurar la representatividad del mismo, los factores involucrados en la formación del registro no lo son, ya que el material que se obtiene es aquel que pudo preservarse y es más asequible de recuperar (Doran y Hodson 1975; Barrientos 1997). Como ya se mencionó, la distribución espacial de las poblaciones es de tipo agregada, por lo que el diseño del muestreo debe tener en cuenta esta característica al momento de recuperación de los materiales.

Cuando se llevan a cabo análisis estadísticos, un requerimiento importante es que el proceso por el que la muestra es derivada de la población estadística (e.g. un linaje poblacional) debe ser establecido en términos matemáticos exactos. Cuando el proceso de muestreo se realiza de manera no aleatoria, entonces solamente es posible una inferencia no probabilística de la muestra a la población (Doran y Hodson 1975; Manly 1997). En cambio, si el proceso de muestreo es controlado durante todo su transcurso (i.e. muestreo aleatorio o probabilístico) es posible la aplicación de la teoría de la probabilidad y por tanto, de la estadística inferencial que implica el contraste de hipótesis y el diseño experimental. Dado que el muestreo en los estudios bioarqueológicos nunca puede ser aleatorio o probabilístico, ya que no todos los individuos se encuentran en condiciones de preservarse por igual y las colecciones disponibles están integradas por restos óseos obtenidos de formas muy diversas, los análisis son principalmente descriptivos (Reyment 1985). En este sentido, no es posible inferir mediante técnicas estadísticas en qué medida los resultados obtenidos son representativos de los patrones existentes a nivel poblacional.

4.4.3 Aproximación de las ciencias históricas

Existe una amplia diferencia en la manera de formular los problemas en ciencias históricas y en ciencias experimentales. Mientras que las ciencias experimentales emplean generalmente el método científico a través del inductivismo (Bacon

1620) o el falsacionismo (Popper 1963), las investigaciones históricas formulan hipótesis que se encuentran en competencia (Chamberlin 1897; Cleland 2001; Pigliucci 2003), y luego proceden buscando evidencia positiva a favor de las mismas (i.e. trazas; Cleland 2001). Esta diferencia entre la metodología de ciencias experimentales e históricas puede ser explicada por un importante rasgo de la naturaleza: la asimetría causal entre eventos presentes/pasados y presentes/futuros (Lewis 1991; Cleland 2001), donde predecir la ocurrencia de un evento futuro es más difícil que inferir un evento que ocurrió previamente a partir de al menos una evidencia. En ciencias históricas se colectan evidencias que apoyan en distinto grado, alguna de las hipótesis previamente propuestas. Así como en las ciencias experimentales los trabajos son irremediamente falibles -debido a la amenaza ineludible de inferir condiciones desconocidas-, las evidencias descubiertas en las ciencias históricas no suelen ser suficientes para establecer de manera concluyente la existencia de un evento pasado hipotético. En cualquiera de los casos, sin embargo, la asimetría de la sobredeterminación ayuda a explicar la metodología de la investigación histórica: un pequeño conjunto de evidencias es suficiente para conferir, al menos, alta probabilidad de ocurrencia de un evento pasado. La existencia de tantas posibilidades diferentes para la interpretación de una hipótesis como altamente probable provee la justificación para la búsqueda de nuevas evidencias (Cleland 2001).

En las ciencias históricas, los investigadores proceden mediante indagaciones, observando las evidencias (efectos) que quedaron como producto de eventos ocurridos en el pasado. Se formulan hipótesis que sean mutuamente excluyentes entre sí para poder discriminar fácilmente la hipótesis que permite explicar mejor tales evidencias. El objetivo es encontrar una evidencia que permita discriminar de manera inequívoca una hipótesis que brinde la mejor explicación del conjunto de evidencias encontradas. De esta manera, el foco se encuentra en la unicidad que una hipótesis provee para el diverso cuerpo de evidencias observadas. Es decir, las hipótesis exitosas en ciencias históricas

explican el conjunto de evidencias unificándolas mediante una narración histórica consistente (Cleland 2002).

En esta tesis se empleará la aproximación de las ciencias históricas para evaluar los procesos evolutivos y ecológicos responsables de generación de la diversificación morfológica de las poblaciones humanas del Centro-Oeste de Argentina durante el Holoceno tardío. Para esto se evaluarán dos hipótesis que permitirán explicar si los procesos evolutivos aleatorios o los no-aleatorios jugaron un rol importante en la evolución de dichas poblaciones, a través de distintas escalas espaciales.

V. OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE TRABAJO



V. OBJETIVOS E HIPOTESIS DE TRABAJO

5.1 Objetivo general

El objetivo general de este trabajo de tesis es estudiar los procesos de diversificación morfológica craneofacial en poblaciones humanas prehistóricas que ocuparon regiones con gran variación en la dieta a través de distintas escalas espaciales en el sur de Sudamérica. A lo largo de la investigación haremos hincapié en investigar la contribución de la composición de la dieta y la fuerza de mordida sobre la diversificación craneofacial de estas poblaciones.

5.2 Objetivos Específicos

1. Estudiar los patrones espaciales de variación morfológica craneofacial entre poblaciones locales de la región del Centro-Oeste de Argentina y regiones vecinas (Noroeste Argentino y Sudeste de Pampa-Noreste de Patagonia) durante el Holoceno tardío.
2. Estudiar los patrones espaciales de variación en la composición y dureza de la dieta entre poblaciones locales de la región del Centro-Oeste de Argentina y regiones vecinas (Noroeste Argentino y Sudeste de Pampa-Noreste de Patagonia) durante el Holoceno tardío.
3. Evaluar la relación entre la variación morfológica craneofacial observada y las diferentes variables de dieta a escala macro-regional, regional y micro-regional.
4. Comprender las diferencias y similitudes en los procesos de diversificación morfológica craneofacial a diferentes escalas espaciales.
5. Discutir los procesos evolutivos y ecológicos involucrados en la diversificación morfológica craneofacial de estas poblaciones a las diferentes escalas espaciales estudiadas.

5.3 Hipótesis

1. a. Si la variación morfológica craneofacial (tamaño y forma) observada en la región es producto de factores aleatorios (e.g. deriva génica),

se espera que la cantidad de variación entre poblaciones del Centro-Oeste de Argentina y regiones vecinas sea una función del número de generaciones que separan las mismas.

1. b. Alternativamente, si los factores no aleatorios (e.g. selección natural y/o la plasticidad fenotípica) son los responsables de la variación craneofacial inter-poblacional en el Centro-Oeste de Argentina y regiones vecinas, se espera que la variación morfológica entre las poblaciones sea mayor a la esperada por el número de generaciones.

1. c. Si el patrón de variación craneofacial inter-poblacional en el Centro-Oeste de Argentina y regiones vecinas es mayor que el esperado por el número de generaciones, se espera que el mismo se encuentre asociado a variables ecológicas como la composición de la dieta y la fuerza de mordida.

En particular, se espera que si el patrón de variación craneofacial está relacionado con las diferencias en la carga masticatoria, la variación morfométrica se correlacionará con las estimaciones de fuerza de mordida. Alternativamente, si la variación craneofacial está relacionada con la diversidad en la composición de la dieta, el patrón de variación morfométrica entre las poblaciones se correlacionará con diferencias en la proporción de hidratos de carbono y proteínas consumidas. Asimismo, se esperan efectos localizados en el cráneo si la carga masticatoria en lugar de composición de la dieta, fuese el principal factor que explica la diferenciación craneana en la región bajo estudio. Por el contrario, se esperan efectos globales en el cráneo si la composición de la dieta fuese el principal factor que explica la diferenciación craneana en la región bajo estudio.

2. a. Si los factores responsables de la diversificación morfológica craneofacial a escala macro-regional son los mismos que aquellos que actúan a escalas menores, se espera que el patrón de variación morfológica sea el mismo en todas las escalas analizadas: macro-regional, regional, micro-regional. Particularmente, se espera que la variación

craneofacial se asocie con alguna dimensión de la dieta en todas las escalas estudiadas.

2. b. Si los factores responsables de la diversificación morfológica a escala macro-regional difieren de aquellos que actúan a escalas menores, se espera que el patrón de variación morfológica varíe entre las diferentes escala de análisis.

Las hipótesis previamente formuladas son evaluadas mediante el análisis de todo el cráneo y tres estructuras previamente definidos con base en sus características funcionales y del desarrollo: esqueleto facial, bóveda y base (Cheverud 1995; Lieberman et al. 2000; Sperber 2001; Hallgrímsson et al. 2007; Perez y Monteiro 2009). La variación morfométrica craneofacial (forma, tamaño y forma total) es cuantificada utilizando coordenadas de puntos de referencia (i.e. *landmarks* y *semilandmarks*) y técnicas de morfometría geométrica (Adams et al. 2013). La composición de la dieta (i.e. porcentaje relativo de los hidratos de carbono y proteína) es medida usando la frecuencia de caries dentales y los valores de isótopos del carbono; la carga masticatoria es inferida utilizando estimaciones fuerza de mordida con base en las áreas de sección transversal de los principales músculos aductores mandibulares y sus respectivos brazos de palanca alrededor de la articulación temporomandibular (Kiltie 1984; Thomason 1991; Christiansen y Wroe 2007). Debido a la existencia de estructuración geográfica en variación biológica entre las poblaciones estudiadas (Perez et al. 2010, 2011; Bernal et al. 2010; de Saint Pierre et al. 2012), la asociación de la variación craneofacial con la composición de la dieta y la fuerza de mordida es analizada mediante el uso de métodos comparativos espaciales (Legendre y Legendre 2003; Diniz-Filho et al. 2009).

VI. MATERIALES



VI. MATERIALES

En el presente estudio se analizaron cráneos de individuos adultos, masculinos y femeninos, los cuales fueron agrupados geográficamente en 12 muestras (Figura 6.1, Tabla 6.1), y analizados según 3 escalas geográficas que se desarrollan a continuación: macro-regional, regional y micro-regional.

6.1 Características de las muestras

Los individuos que forman parte de las muestras que integran el presente estudio proceden de dos contextos diferentes: excavaciones arqueológicas realizadas recientemente y colecciones de museo formadas hace más de un siglo en algunos casos. Las diferencias de procedencia hace que las muestras tengan características disimiles:

1) La calidad de la información contextual de las muestras difiere considerablemente (Béguelin 2011). Las muestras que proceden de excavaciones arqueológicas recientes, cuentan en general con información contextual detallada, la cual fue registrada por los arqueólogos contemporáneos encargados de la excavación (i.e. localización geográfica y estratigráfica precisa, contexto de entierro y materiales arqueológicos junto a los que se los halló). Por el contrario, los restos óseos que forman parte de antiguas colecciones de museo, al tener una procedencia diversa -fueron adquiridos por medio de donaciones, compras, recolecciones superficiales y de excavaciones (Podgorny 2002)- se encuentran acompañados de información que varía cualitativamente en distintos grados.

Las muestras que forman parte de colecciones de museos aquí analizadas se formaron principalmente entre fines del siglo XIX/principios del siglo XX y mediados del siglo XX, como consecuencia de expediciones y viajes realizados por investigadores y personal técnico en un contexto de constitución y consolidación del Estado Nacional (Podgorny 2002). En varios

casos existe un registro detallado de las condiciones de excavación y contexto de los entierros (Moreno 1874; Torres 1911; Vignati 1931), mientras que en otros casos sólo se cuenta con una indicación muy general de la procedencia geográfica de las mismas.

2) Las unidades anatómicas presentes. En las excavaciones recientes se emplean técnicas de excavación y de recuperación de material detalladas que tienden a incrementar el número de especímenes óseos recuperados. Se amplían las cuadrículas en caso de que la distribución de los restos lo requiera para su óptima recuperación, y se procede a tamizar el sedimento removido para recuperar posibles restos que debido a sus pequeñas dimensiones podrían pasar desapercibidos. Por otro lado, como consecuencia de las antiguas prácticas de recolección, los medios de transporte disponibles y los temas de investigación dominantes, entre fines del siglo XIX/mediados del siglo XX, se privilegió la recolección de cráneos de individuos adultos, mientras que los restos postcraneales y aquellos pertenecientes a individuos subadultos - caracterizados por una mayor fragilidad y menor tamaño- fueron, en la mayoría de los casos relegados (Bernal 2008; Béguelin 2011). Además, dadas las dificultades de transporte y acarreo, estos primeros viajeros seleccionaron para recolectar aquellos cráneos que se encontraban completos y mejor conservados, dejando de lado los que se encontraban fragmentados e incompletos y/o no presentaban una buena preservación (Podgorny 2002).

6.2 Justificación y selección de las muestras

Se relevaron un total de 883 cráneos, de los cuales más de la mitad fueron excluidos de los análisis, por encontrarse incompletos, ser subadultos y/o presentar modificaciones culturales del cráneo. En total la muestra se

compone de 361 cráneos completos¹ de individuos adultos que no presentaron modificaciones culturales, con los cuales fueron realizados los posteriores análisis morfológicos del cráneo completo y de las estructuras del esqueleto facial y base craneana, por separado. Sin embargo, dado que el interés principal del presente trabajo reside en los resultados de los análisis morfológicos del esqueleto facial, debido a que estudios previos han postulado que el mismo presentaría una fuerte influencia de factores ambientales -e.g. dieta- (ver Capítulo IV. Marco Conceptual, Apartado 4.1.2. El crecimiento y desarrollo del cráneo), se buscó incrementar los tamaños muestrales de esta estructura para que los resultados obtenidos presenten una mayor confiabilidad.

Para esto se midieron e incluyeron en la muestra, a individuos representados exclusivamente por alguna de las mitades del esqueleto facial, incluyendo en este conjunto a aquellos que presentaban modificaciones culturales del cráneo. De esta manera el conjunto de individuos con los cuales se realizaron los análisis morfológicos del esqueleto facial aumentó considerablemente a 474, mientras que los análisis del cráneo completo y la base craneana se hicieron sobre 361 individuos.

6.3 Escalas de análisis y número de individuos

Tal como se mencionó previamente, la distribución de las poblaciones biológicas se encuentra estructurada espacialmente, por lo que no existe una escala espacial natural ó única en la que ocurren los procesos ecológicos ó poblacionales, y es aconsejable estudiar los patrones de variación en distintas escalas espaciales (Levin 1992). En el presente trabajo, los análisis se llevaron a cabo a través de tres escalas espaciales (Figura 6.1). Se comenzó a trabajar con

una escala amplia que incluye al COA, y sus regiones adyacentes, el Sur de Pampa/Noreste de Patagonia al sur, y el Noroeste Argentino hacia el norte. La segunda escala está dada específicamente por la región del COA, que comprende las provincias de Mendoza y San Juan. Finalmente, la escala micro-regional abarca las áreas del norte y sur de Mendoza. El énfasis en la provincia de Mendoza se debe a que constituye una zona limítrofe entre modos de subsistencia diferentes, considerando a la dieta como una de las dimensiones ecológicas de interés. Quedaron conformadas así las tres escalas espaciales para lograr una visión más amplia de los cambios que generaron las dimensiones ecológicas en distintos planos del espacio geográfico. Las 3 escalas utilizadas en el presente trabajo fueron denominadas: (1) macro-regional, (2) regional, y (3) micro-regional (Tabla 6.1).

Cada una de estas tres escalas de análisis está definida en base a dos componentes: extensión y grano (Tabla 6.1), donde la extensión es entendida como la expansión espacial total de un estudio, mientras que el grano, es la extensión más fina de un fenómeno o conjunto de datos en los que se asume homogeneidad (Turner 1989; Dungan et al. 2002; Wu y Li 2006). Dungan y colaboradores (2002) sugieren que el tamaño del grano de muestreo u observación sea más pequeño que la dimensión espacial de las estructuras o patrones de interés, mientras que la extensión del muestreo debe ser menor o igual que la extensión del fenómeno de estudio.

Como puede verse en la Tabla 6.1, en el presente trabajo la extensión varía de acuerdo a la escala utilizada. Asimismo cambian los criterios para delimitar las unidades o grano en cada escala de análisis. La extensión total está dada por la escala de análisis macro-regional (1) que incluye las regiones Noroeste Argentino, Centro-Oeste, y Pampa-Patagonia, cuyo grano sería cada una de las 12 muestras consideradas (ver Apartado 6.4 Escala Macro-regional). Dado que las poblaciones humanas tienden a ocupar hábitat discretos de variadas dimensiones que se encuentran

¹ Se consideraron como completos a aquellos cráneos en los cuales se pudieron registrar la totalidad de los puntos, preferentemente en el lateral izquierdo, y en caso de encontrarse este incompleto, en el lateral derecho.

caracterizados por una cierta concentración de recursos, dan como resultado distribuciones de naturaleza agregada conformando poblaciones locales, subpoblaciones o demes² (Cavalli-Sforza et al. 1994). Las 12 muestras aquí definidas representan linajes poblacionales locales habitando distintos hábitats ecológicos. La extensión de la escala regional (2) está definida por la región Centro-Oeste, y el grano seguirá un criterio geomorfológico donde cada área es subdividida en sectores de acuerdo a los puntos cardinales N/S, criterios geomorfológicos, ecológicos y arqueológicos (ver Capítulo II. Área de estudio y registro arqueológico del Centro-Oeste de Argentina). El grano estará dado por seis sectores: sur de Mendoza Tierras Altas (SMta), sur de Mendoza Tierras Bajas (SMtb), norte de Mendoza Tierras Altas (NMta), norte de Mendoza Tierras Bajas (NMtb), sur de San Juan (SSJ), norte de San Juan (NSJ). Probablemente estos grupos sean miembros de las mismas poblaciones explotando recursos pertenecientes a distintos hábitats. La extensión de la escala micro-regional (3) está dada por dos áreas previamente definidas en las escalas regional y macro-regional que pertenecen a Centro-Oeste, norte y sur de Mendoza, y el grano por cada uno de los individuos que pertenecen a estas áreas. En la Figura 6.1 se pueden apreciar las tres escalas estudiadas con sus respectivos granos de análisis.

Escala	Extensión	Grano
Macro-regional	Escala que incluye COA, NOA (Noroeste Argentino), SP/NP (Sudeste de Pampa/Noreste de Patagonia)	12 muestras
Regional	COA (Provincias de Mendoza y San Juan)	6 sectores geográficos
Micro-regional	Área norte de Mendoza (NM)	76 individuos
	Área sur de Mendoza (SM)	56 individuos

Tabla 6.1. Escalas abordadas en el presente trabajo con su correspondiente extensión, grano de análisis y número máximo de individuos analizados.

² La definición seguida aquí considera a las poblaciones locales como la comunidad de individuos potencialmente inter-fértiles en un *patch* que comparten un único pool génico (Mayr 1970).

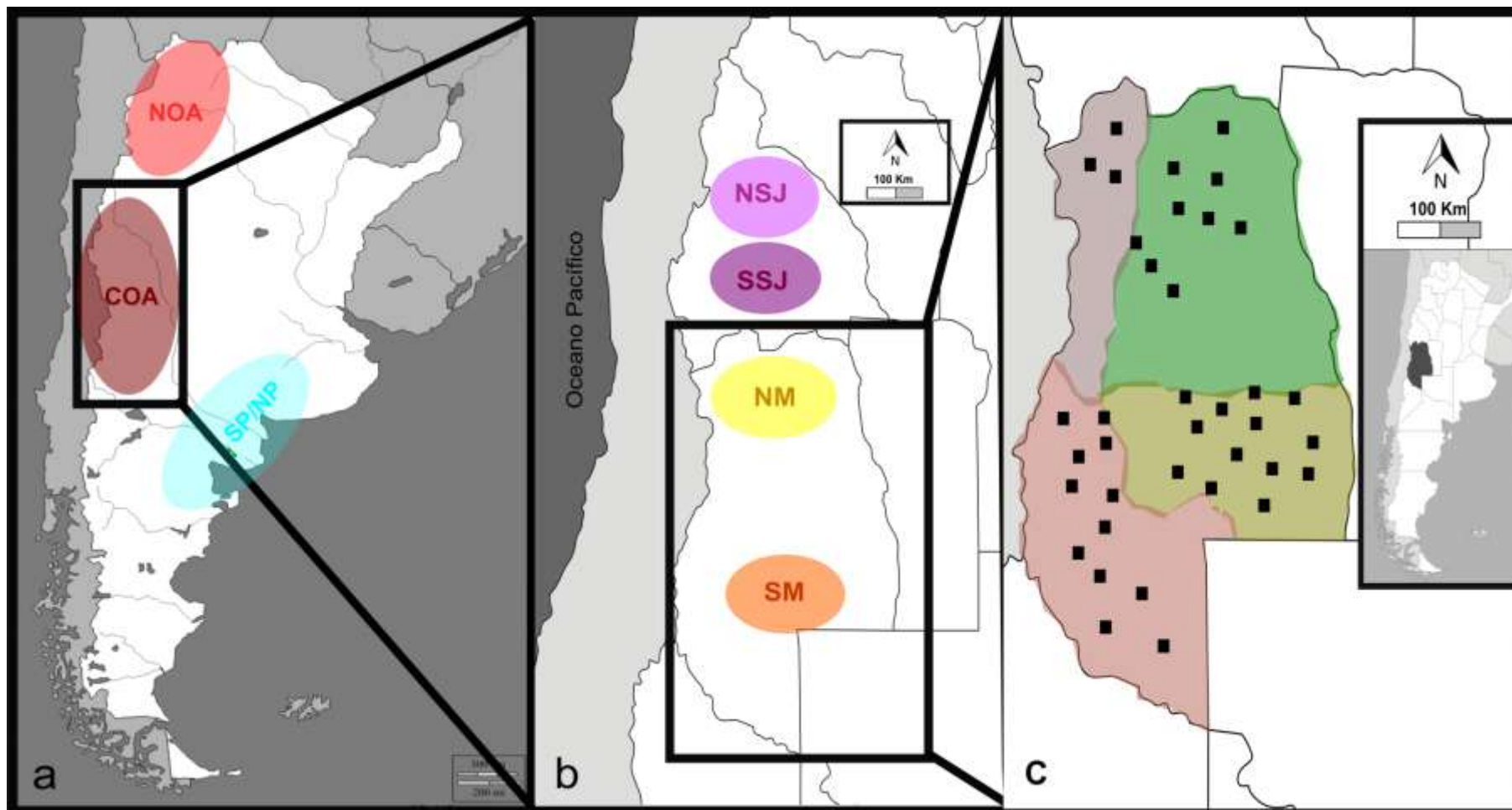


Figura 6.1. Escalas de análisis utilizadas en el presente trabajo: a) escala macro-regional (NOA: Noroeste Argentino, COA: Centro-Oeste Argentino, SP/NP: sudeste de Pampa-noreste de Patagonia), b) escala regional (Centro-Oeste de Argentina: NSJ=norte de San Juan, SSJ=sur de San Juan, NM=norte de Mendoza, SM=sur de Mendoza), c) escala micro-regional. Los cuadrados corresponden a los 36 sitios arqueológicos que se detallan en la Figura 6.4.

6.3.1 Número de individuos analizados por estructura craneana según escala de análisis

En los análisis de escala micro-regional se midieron todos los cráneos y fragmentos disponibles, luego se armaron bases de datos para cada estructura craneana por separado, incluyendo a todos los cráneos y fragmentos que fueron medidos, con la condición que presentasen al menos una de las siguientes estructuras craneanas completas: esqueleto facial y/o base craneana. De esta manera, algunos individuos fueron utilizados para la base de datos de la base craneana, otros para la del esqueleto facial, y otros pudieron ser utilizados en ambas. Se armaron las bases de datos para cada estructura craneana por separado, resultando en distintos N totales para cada una de las estructuras craneanas analizadas (Tabla 6.2).

Tabla 6.2. Números de individuos analizados por estructura craneana en escala micro-regional.

Área	Sector geográfico	Esqueleto facial	Base craneana
Norte de Mendoza	Tierras Altas	20	28
	Tierras Bajas	23	33
	Total	43	61
Sur de Mendoza	Tierras Altas	23	16
	Tierras Bajas	28	17
	Total	51	33

Se obtuvo así un N máximo de individuos analizados que difiere del N total de individuos analizados para cada área geográfica. Este criterio se utilizó para aumentar el N en escalas menores, y así contar con más individuos en los análisis a medida que se dividen las muestras en las escalas más pequeñas. A continuación, en la Tabla 6.3 se muestran los N totales para las muestras de Centro-Oeste en las tres escalas analizadas.

Tabla 6.3. N totales para muestras de Centro-Oeste. En la columna macro-regional se indica el N para cráneo completo, bóveda y base, y entre paréntesis para el esqueleto facial. En la columna micro-regional se indica el N para la base craneana y entre paréntesis para el esqueleto facial. La muestra de San Juan no fue incluida en los análisis de escala micro-regional.

	Macro-regional	Regional	Micro-regional
San Juan	48 (59)	60	-
Norte de Mendoza	32 (46)	32	61 (43)
Sur de Mendoza	20 (59)	25	34 (51)
TOTALES	100 (164)	117	95 (94)

En la escala regional se seleccionaron cráneos completos, se registraron los puntos y luego para los análisis se realizó una división del cráneo en sus respectivas estructuras, esqueleto facial, bóveda y base, por lo que el número máximo de individuos analizados concuerda con el número de individuos que presentaron el cráneo completo. Se trabajó con un total de 117 individuos en los análisis de todas las estructuras craneanas para la muestra de Centro-Oeste (Tabla 6.4).

Tabla 6.4. Número de individuos analizados por agrupamiento para la escala regional.

Región	Agrupamiento	N
San Juan	Norte de San Juan	22
	Sur de San Juan	38
	Total San Juan	60
Norte de Mendoza	Norte de Mendoza Tierras Altas	19
	Norte de Mendoza Tierras Bajas	13
	Total norte Mendoza	32
Sur de Mendoza	Sur de Mendoza Tierras Altas	15
	Sur de Mendoza Tierras Bajas	10
	Total sur de Mendoza	25
Total		117

En la escala macro-regional se utilizó una estrategia combinada de las dos anteriormente mencionadas. Por un lado, se registraron puntos en un conjunto de cráneos completos con los que se

hicieron los análisis del cráneo completo, bóveda y base (N=361). Por otro lado, para los análisis del esqueleto facial, se buscó maximizar el N de los individuos, agregando a los individuos que presentaban al menos el esqueleto facial completo, es decir con todos los puntos a registrar (N=474). Esto fue realizado debido al interés que presenta dicha estructura craneana en el presente estudio, considerando su desarrollo en etapas avanzadas de la ontogenia y su asociación con el aparato masticatorio. De esta manera, los análisis de Centro-Oeste en la escala macro-regional, fueron realizados con un total de 100 individuos para el cráneo completo, bóveda y base craneana, y de 164 individuos para el esqueleto facial (Tabla 6.5).

6.4 Escala macro-regional

Se analizaron 12 muestras (esqueleto facial N=474; cráneo completo, bóveda y base N=361) de individuos adultos, femeninos y masculinos provenientes de las 3 regiones geográficas anteriormente mencionadas (Figura 6.2): Noroeste de Argentina (NOA, N=183), Sudeste de Pampa/Noreste de Patagonia (SP/NP, N=127) y Centro-Oeste de Argentina (COA, N=164). El detalle de la procedencia de las muestras de Mendoza se detalla en las tablas del apartado de escala micro-regional (Tablas 6.11 y 6.12). Pertenecen en su totalidad al Holoceno tardío (Tabla 6.5). En la Tabla 6.5 se presentan los N de las muestras para la escala macro-regional.

Tabla 6.5. Detalle de las muestras en escala macro-regional según región geográfica. Fechados extraídos de: Killián Galván y Samec 2013 (QY, Pu, VCh, VAn, QH); Gil et al. 2011 (SJ, NM, SM); Berón et al. 2009 (Pa); Bernal et al. 2008 (SB); Bernal et al. 2008 y Gordón 2011 (VN); Barrientos et al. 2009 y Béguelin 2011 (Chu). Los fechados de SJ fueron realizados a los fines de este trabajo y se encuentran inéditos. El N de la primer columna corresponde a los individuos con esqueleto facial completo, mientras el N de la segunda columna corresponde a los individuos con cráneo, bóveda y base craneana completas. Cronología en rangos con los valores mínimos y máximos de los fechados radiocarbónicos. Valores de $\delta^{13}C$ promediados. Abreviaturas de Museos: Museo de La Plata (MLP), Museo Etnográfico "JB Ambrosetti" de Buenos Aires (MEBA), Instituto de Investigaciones Arqueológicas y Museo "Prof. M. Gambier" de San Juan (MSJ), Museo de Historia Natural de San Rafael (MSR), Museo Regional Malargüe (MRM), Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas "Juan Cornelio Moyano" (MMM).

Región	Procedencia de las muestras	Abrev.	N (474)	N (361)	Años AP	$\delta^{13}C$	Museos
Noroeste de Argentina (NOA)	Quebrada de Yacoraite	QY	27	21	900-400	-11.2	MEBA
	Valle de Andalgalá	Van	22	22	1600-500	-12.4	MLP
	Puna	Pu	45	38	900-500	-15.8	MEBA
	Valles Calchaquies	VCal	46	28	1500-900	-11.8	MEBA
	Quebrada de Humahuaca	QH	43	30	900-500	-11.2	MEBA
Centro Oeste de Argentina (COA)	San Juan	SJ	59	48	2200-400	-13.3	MLP-MEBA-MSJ
	Norte de Mendoza	NM	46	32	2000-200	-14.8	MMM-MEBA
	Sur de Mendoza	SM	59	20	2000-200	-16.6	MSR-MRM-MMM-MEBA
Sudeste Pampa/Noreste Patagonia (SP/NP)	San Blas	SB	32	27	1500-500	-16.9	MLP
	Pampa	Pa	35	35	3000-400	-16.5	MLP
	Valle del Río Negro	VN	24	24	3000-400	-18	MLP
	Valle del Río Chubut	Chu	36	36	1500-900	-16.6	MLP



Figura 6.2. Mapa mostrando la distribución de las muestras estudiadas. Los colores se corresponden con las regiones geográficas a las que pertenecen. Referencias: Pu=Puna; QY=Quebrada de Yacoraite; QH=Quebrada de Humahuaca; VCh=Valles Calchaquíes; VAn=Valle de Andalgalá; SJ= San Juan; NM=norte de Mendoza; SM=sur de Mendoza; Pa=Pampa; SB=San Blas; VN=Valle del Río Negro; Chu=Valle del Río Chubut. Coloreados por región (NOA=rojo; COA=bordó; SP/NP=celeste).

6.4.1 Noroeste Argentino

6.4.1.1 Quebrada de Yacoraite (QY). Los cráneos de esta área provienen del sitio arqueológico Los Amarillos (Figura 6.2; Tabla 6.5), y se encuentran depositados en el Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" de Buenos Aires (MEBA). El sitio fue excavado a principios de siglo XX por Salvador Debenedetti en el marco de expediciones de la Facultad de Filosofía y Letras. Si bien Debenedetti no publicó sus hallazgos; en el año 1954 Marengo retomó sus libretas y publicó un trabajo donde describió los materiales recuperados en aquella oportunidad (Marengo 1954). A partir de la década de 1990 el arqueólogo Axel Nielsen junto a su equipo comienzan a realizar trabajos en el área, obteniendo fechados a partir de los cuales se puede afirmar que el sitio tuvo una ocupación inicial a fines del Período de Desarrollos Regionales Temprano y posteriormente fue mayormente ocupado hacia el Período de Desarrollos Regionales Tardío. Se fecharon muestras provenientes de excavaciones más recientes de este sitio arqueológico que permitieron confirmar una cronología del Holoceno tardío entre 495 y 780 años AP (Tabla 6.5; Nielsen 2001).

6.4.1.2 Valle de Andalgalá (VAn). Los cráneos de esta área provienen de varios sitios en las cercanías de Andalgalá, Catamarca (Figura 6.2; Tabla 6.5) y se encuentran depositados en la División de Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (MLP; Ten Kate 1896; Lehmann-Nitsche 1910). Estos cráneos fueron en su mayoría excavados y estudiados por Lafone Quevedo (1891) y Ten Kate (1896) según consta en el Catálogo de la División Antropología del Museo de La Plata (Lehmann-Nitsche 1910). Se fecharon muestras provenientes de excavaciones más recientes de este valle que permitieron confirmar una cronología del Holoceno tardío con fechados entre 380 y 415 años AP (Tabla 6.5; Killián Galván y Samec 2013).

6.4.1.3 Puna (Pu). Los cráneos de esta área provienen de la localidad arqueológica Río Doncellas (Figura 6.2; Tabla 6.5) y se encuentran depositados en el Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" de Buenos Aires (MEBA). El sitio Doncellas o Aguas Calientes de Rachaite fue un poblado de tipo conglomerado extendido sobre ambas márgenes de un curso afluente del río homónimo (Ottonello de García Reinoso 1973; Alfaro 1988). Esta colección se formó a partir de campañas arqueológicas llevadas a cabo a comienzos de la década de 1940 en el poblado Doncellas, en la Puna de Jujuy (Casanova 1938, 1943) y proviene totalmente de su cementerio. En él se excavaron alrededor de 200 enterratorios (Ottonello de García Reinoso 1973). Los fechados realizados sobre cuerdas de la Colección Doncellas depositadas en el Museo Etnográfico dieron una edad de 700 años AP (Pérez de Micou 1996). La fecha más antigua para el poblado Doncellas, excavado por Alfaro (1988), indica una antigüedad de 1000 años AP. Según distintos autores (Ottonello de García Reinoso 1973; Ottonello de García Reinoso y Krapovickas 1973; Alfaro 1988; Albeck 2001; Albeck y Ruiz 2003; entre otros), este poblado habría sido ocupado mayormente durante el período Tardío o de Desarrollos Regionales (1000 DC-1450 DC), lo cual es confirmado por fechados recientes entre 1100 y 1500 años AP (Tabla 6.5; Killián Galván y Samec 2013).

6.4.1.4 Valles Calchaquíes (VCh). Los cráneos estudiados provienen del sitio arqueológico La Poma (Figura 6.2; Tabla 6.5), y se encuentran depositados en el Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" de Buenos Aires (MEBA). Una parte fueron excavados en el marco de la segunda y tercera expedición de la Facultad de Filosofía y Letras de la UBA, bajo la dirección del Dr. Ambrosetti. Lamentablemente no se cuenta con información precisa acerca de estos restos. En el volumen sobre La Paya (Ambrosetti 1907) que reproduce los hallazgos de esta expedición, sólo se menciona que el autor adquirió un esqueleto de La

Poma que poseía un arco y seis flechas entre su ajuar, por lo que no existe la posibilidad de vincular esta información con los restos óseos analizados. Asimismo, otra serie de restos óseos de La Poma alojados en el mismo museo proceden de las remociones realizadas por el coleccionista Manuel B. Zavaleta (Zavaleta 1906). Se fecharon muestras provenientes de excavaciones más recientes de este valle (900-300 años AP) que permitieron confirmar su asignación al Holoceno tardío (Tabla 6.5; Killián Galván y Samec 2013).

6.4.1.5 Quebrada de Humahuaca (QH). Los cráneos estudiados provienen del sitio arqueológico Pucará de Tilcara (Quebrada de Humahuaca, Jujuy) (Figura 6.2; Tabla 6.5), y se encuentran depositados en el Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" de Buenos Aires (MEBA). Estos restos fueron recuperados como producto de las expediciones realizadas por la Facultad de Filosofía y Letras (UBA) a comienzos del siglo XX. Durante el desarrollo de la expedición realizada en el año 1908, los Dres. Ambrosetti y Debenedetti comenzaron la excavación del Pucará de Tilcara donde se excavaron numerosas viviendas y dos cementerios de los cuales proceden los restos humanos analizados. Cronológicamente, tanto los materiales correspondientes a los cementerios como a las viviendas ubicadas en el Pucará abarcarían los periodos Tardío o de Desarrollos regionales II (ca. 1200-1400 DC), Incaico (ca. 1400-1500 DC) e Hispano-indígena (ca. 1500-1600 DC) (Mendonça et al. 1993; Nielsen 2001), lo cual es confirmado por fechados recientes con cronologías que abarcan entre 320 y 1190 años AP (Tabla 6.5; Rivolta 1996; Tarragó y Albeck 1997; Killián Galván y Samec 2013).

6.4.2 Sudeste de Pampa/Noreste de Patagonia

6.4.2.1 San Blas (SB). La península de San Blas se encuentra ubicada a aproximadamente 70 km al Noreste de Viedma y a 200 km al sur de Bahía Blanca (Figura 6.2). Los cráneos analizados (Tabla 6.5) provienen de sitios que fueron excavados en la

región comprendida entre el puerto de San Blas (en el extremo norte de la península) y la punta Rubia (en el extremo sur de la península) por Francisco Pascasio Moreno en su viaje realizado en 1875 (Moreno 1876; Outes 1907; Torres 1922), por Tobías Büchele a fines del siglo XIX (Torres 1922), y por Milcíades Alejo Vignati (Vignati 1931). Los cráneos excavados por Moreno y Büchele corresponden a tres sitios en médanos: punta Rubia, punta Rubia Falsa y Cementerio de los Indios (Torres 1922). Estos sitios se encuentran muy próximos al mar (menos de 200 metros), ocupando una superficie de entre 4 y 20 hectáreas. En los mismos también apareció material lítico, cerámica y restos faunísticos (Moreno 1876; Witte 1916; Torres 1922). No hay evidencia cultural ni faunística de contacto con europeos (Torres 1922). Los especímenes hallados están depositados en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Lehmann-Nitsche 1910). En 1931, Vignati excavó un sitio localizado a 1 km del Cementerio de los Indios, que estaba constituido por entierros primarios y secundarios, muchos de ellos pintados de rojo, con adornos labiales y auriculares, discos de piedra e instrumentos de confección tosca (Vignati 1931). Estos individuos, junto a otros provenientes de diferentes sitios excavados por Vignati, se encuentran depositados en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Lehmann-Nitsche 1910). Los individuos provenientes de los sitios de esta zona fueron asignados en un principio al Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP) en base al tipo de modificación cultural del cráneo, tipo de entierro secundario y contexto arqueológico (Outes 1907; Torres 1922; Vignati 1931; Madrid y Barrientos 2000), lo cual fue posteriormente confirmado por fechados arqueológicos recientes que van del 600 a 1400 años AP (Tabla 6.5; Bernal et al. 2008).

6.4.2.2 Pampa (Pa). Los cráneos provenientes de esta área fueron obtenidos en los primeros viajes de exploración del Museo de La Plata realizados

por Zeballos (1881, 1894) en el sur de la provincia de Buenos Aires, mayoritariamente de las inmediaciones de Azul (Figura 6.2). A partir de la presencia de marcas compatibles con rastros dejados por un instrumento de acero (posiblemente armas blancas), en los cráneos de esta muestra, se estimó una cronología de momentos de contacto hispano-indígena (Gordón 2011).

6.4.2.3 Valle del Río Negro (VN). Los cráneos analizados (Tabla 6.5) provienen de sitios excavados en distintas áreas del valle del río Negro (Figura 6.2) por Francisco P. Moreno (Lehmann-Nitsche 1910). Estos cráneos forman parte de la Colección Moreno (un total de 216 cráneos, Lehmann-Nitsche 1910) y se encuentran depositados en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata. Los individuos provenientes de esta área de entierros fueron asignados a tres momentos del Holoceno (Holoceno medio/tardío: ca. 3500-2500 años AP; Holoceno tardío inicial: ca. 2500-1500 años AP; y Holoceno tardío final: ca. 1500-400 años AP) en base a las modificaciones culturales del cráneo y al contexto de entierro (Bórmida 1950, 1953-54; Perez 2006), lo cual quedó confirmado por fechados realizados recientemente con un rango de entre 400 y 3000 años AP (Tabla 6.5; Bernal et al. 2008; Gordón 2011). En este trabajo se analizaron los cráneos sin modificaciones culturales, asignados al Holoceno tardío.

6.4.2.4 Valle del Río Chubut (Chu). Los cráneos provenientes de esta área fueron recolectados principalmente por Santiago Pozzi en su viaje realizado en 1893 (Lehmann-Nitsche 1910), y provienen del valle del Río Chubut en las cercanías de Trelew (Figura 6.2). Estos cráneos están depositados en la División de Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (ver Tabla 6.2; Lehmann-Nitsche 1910). Los individuos procedentes de esta área de entierro fueron

asignados al Holoceno tardío inicial (ca. 2500-1500 años AP) y al Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP) en base a las modificaciones culturales del cráneo (Perez 2006), lo cual fue posteriormente confirmado mediante fechados radiocarbónicos con un rango entre 900 y 1500 años AP (Tabla 6.5; Barrientos et al. 2009; Béguelin 2011).

6.4.3 Centro-Oeste de Argentina

6.4.3.1 San Juan (SJ). Los cráneos estudiados de esta área (Figura 6.2; Tablas 6.6 y 6.9) provienen tanto de antiguas colecciones de museo (MLP, MEBA) como también de un sitio arqueológico excavado recientemente (ARQ43 ó Gualcamayo). Los cráneos que forman parte de antiguas colecciones de museo fueron recolectados en las cercanías de Calingasta, Angualasto, Pachimoco y Jáchal (Figura 6.3; Catálogo de Antropología Física ME 1988; Lehmann-Nitsche 1910), en varias expediciones del Museo de Ciencias Naturales de La Plata y del Museo Etnográfico. Los mismos se encuentran depositados en la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Lehmann-Nitsche 1910) y en el Depósito de Antropología del Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" (Catálogo de Antropología Física ME 1988), respectivamente. Los individuos depositados en el MLP fueron asignados al Holoceno tardío final (ca. 1500-400 años AP) a partir del contexto de entierro (ver Lehmann-Nitsche 1910), y de fechados radiocarbónicos (Tabla 6.6). Los individuos recuperados recientemente en el sitio arqueológico Gualcamayo (N=12), localizado en la cuenca baja del río Gualcamayo en el Departamento de Jáchal, también pertenecen al Holoceno tardío (Tabla 6.6; Durán et al. 2014). Estos cráneos se encuentran depositados en el Instituto de Investigaciones Arqueológicas y Museo "Prof. Mariano Gambier" de San Juan (MSJ).

6.4.3.2 Norte de Mendoza (NM). Los cráneos estudiados provenientes de esta área (Figura 6.1;

Tablas 6.7 y 6.11) se encuentran depositados en su mayoría en las colecciones del Museo de Historia Natural y Antropología "Juan Cornelio Moyano" en Mendoza (MMM), y un número menor en el Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" (Catálogo de Antropología Física ME 1988). Mientras los primeros fueron excavados en sucesivas campañas realizadas por Rusconi, los últimos fueron recolectados en las cercanías de Uspallata y Las Heras (Catálogo de Antropología Física del MEBA 1988) en el marco de expediciones del Museo Etnográfico (Debenedetti 1928). Una gran cantidad de individuos de los que se encuentran depositados en el Museo de Historia Natural y Antropología "Juan Cornelio Moyano" de Mendoza han sido fechados mediante radiocarbono (Gil et al. 2010, 2011), por lo que puede afirmarse que pertenecen a distintos momentos del Holoceno tardío en el rango de 200-2500 años AP (Tabla 6.7).

6.4.3.3 Sur de Mendoza (SM). Los individuos estudiados de esta área provienen en su mayor parte de las cercanías del Río Atuel, en su curso

medio, y de la región de La Payunia (Figura 6.1; Tablas 6.8 y 6.12). La mayor parte de los individuos analizados fueron excavados por Humberto Lagiglia y otros fueron colectados y/o hallados por aficionados, durante la segunda mitad del siglo XX (Novellino 2002), y hoy se encuentran depositados en el Museo de Historia Natural de San Rafael (ver Catálogo del Museo de Historia Natural de San Rafael). Un menor número se encuentran depositados en el Museo Regional de Malargüe (MRM). De estos últimos, si bien no fueron excavados sistemáticamente sino que fueron acercados por aficionados al museo, se conoce su procedencia. En la Tabla 6.9 se encuentran los sitios estudiados en este trabajo. Al igual que en el caso del norte de Mendoza, la mayor parte de los individuos -al menos uno por sitio arqueológico- han sido fechados mediante radiocarbono y corresponden a un rango que va de 200 a 2500 años AP (Gil et al. 2010, 2011), por lo que también puede afirmarse que pertenecen a distintos momentos del Holoceno tardío (Tabla 6.8).

Tabla 6.6. Fechados radiocarbónicos de las muestras de San Juan.

Muestra	Sitio arqueológico	Fechado (años AP)	Museo	Cita Bibliográfica
SJ742	Calingasta	388±42	MLP	Este trabajo
SJ1808	Jáchal	688±44	MLP	Este trabajo
SJ1814	Calingasta	698±44	MLP	Este trabajo
SJ1812	Calingasta	598±45	MLP	Este trabajo
SJ1810	Jáchal	607±42	MLP	Este trabajo
SJ1832	Calingasta	379±42	MLP	Este trabajo
SJ3-ENT 3	Angualasto	590±40	MSJ	Gil et al. 2006b
SJ4-ENT 2	Angualasto	650±40	MSJ	Gil et al. 2006b
SJ5-ENT 2	Calingasta	880±40	MSJ	Gil et al. 2006b
ENT 3	Gualcamayo	2270±90	MSJ	Durán et al. 2014
ENT 4	Gualcamayo	2360±60	MSJ	Durán et al. 2014
ENT 1	Gualcamayo	1800	MSJ	Durán et al. 2014
ENT 4	Gualcamayo	1800	MSJ	Durán et al. 2014
ENT 5 IND 1	Gualcamayo	1170±70	MSJ	Durán et al. 2014
ENT 2	Gualcamayo	1020±90	MSJ	Durán et al. 2014

Tabla 6.7. Fechados radiocarbónicos de las muestras del Norte de Mendoza.

Muestra	Sitio arqueológico	Fechado (años AP)	Museo	Cita Bibliográfica
S/C	Agua de la Cueva	2480 \pm 50	MM	Gil et al. 2011
1263	Barrancas yacimiento 1	2084 \pm 40	MM	Gil et al. 2011
284	Potrero Las Colonias	568 \pm 38	MM	Gil et al. 2011
1471	Alto Verde	1736 \pm 49	MM	Gil et al. 2011
259	Uspallata	1922 \pm 52	MM	Gil et al. 2011
S/C	Uspallata	580 \pm 90	MM	Gil et al. 2011
229	Uspallata túmulo I	977 \pm 35	MM	Gil et al. 2011
239	Uspallata túmulo II	1269 \pm 35	MM	Gil et al. 2011
243	Uspallata túmulo II	1178 \pm 41	MM	Gil et al. 2011
1097	Uspallata túmulo III	671 \pm 40	MM	Gil et al. 2011
1221	San Carlos	142 \pm 41	MM	Gil et al. 2011
1223	San Carlos	177 \pm 34	MM	Gil et al. 2011
1197	Viluco	208 \pm 38	MM	Gil et al. 2011

Tabla 6.8. Fechados radiocarbónicos de las muestras del Sur de Mendoza.

Muestra	Sitio arqueológico	Fechado (años AP)	Museo	Cita Bibliográfica
2020	Cañada Seca	1790±50	MSR	Gil et al. 2011
2000	Cerro Negro	580±35	MSR	Gil et al. 2011
70	Gruta del Indio	2879±37	MSR	Gil et al. 2011
830	Gruta del Indio	3860±60	MSR	Gil et al. 2011
831	Gruta del Indio	3944±46	MSR	Gil et al. 2011
828	Gruta del Indio	580±40	MSR	Gil et al. 2011
J4	Jaime Prats	1887±42	MSR	Gil et al. 2011
1352	Jaime Prats	1880±49	MSR	Gil et al. 2011
681	Médano Puesto Díaz	2865±52	MSR	Gil et al. 2011
503	Rincón del Atuel	1760	MSR	Gil et al. 2011
500	Rincón del Atuel	1760±70	MSR	Gil et al. 2011
MRM4	Cañada de las Vizcachas	573±33	MRM	Gil et al. 2011
MRM13	Las Chacras	881±33	MRM	Gil et al. 2011
ENT 3	El Chacay	2321±66	MRM	Gil et al. 2011
MRM10	El Chacay - Puesto Adobe	1472±34	MRM	Gil et al. 2011
MRM21	El Nihuil	274±45	MRM	Gil et al. 2011
2072	Las Ramadas	965±35	MSR	Gil et al. 2011
MRM7	Llancanelo	855±80	MRM	Gil et al. 2011
MRM6	Llancanelo	862±33	MRM	Gil et al. 2011
MRM5	Llancanelo	850±33	MRM	Gil et al. 2011
MRM25	Llancanelo	900±36	MRM	Gil et al. 2011
MRM17	Llancanelo	1008±47	MRM	Gil et al. 2011
MRM23	Llancanelo	896±47	MRM	Gil et al. 2011
MRM18	Llancanelo - Los Menucos	863±47	MRM	Gil et al. 2011
1082	Agua del Toro	210±60	MSR	Gil et al. 2011
MRM15	El Alambrado	1821±35	MRM	Gil et al. 2011
MRM19	El Alambrado	282±45	MRM	Gil et al. 2011
MRM11	El Payén	443±36	MRM	Gil et al. 2011

6.5 Escala Regional: Centro-Oeste de Argentina

La escala regional de Centro-Oeste de Argentina comprende las Provincias de San Juan y Mendoza. El grano de análisis está dado por agrupamientos locales que fueron creados con base en las características geomorfológicas de la región. Los 6 agrupamientos creados son: norte de San Juan (NSJ), sur de San Juan (SSJ), norte de Mendoza Tierras Altas (NMta), norte de Mendoza Tierras Bajas (NMtb), sur de Mendoza Tierras

Altas (SMta) y sur de Mendoza Tierras Bajas (SMtb) (Tabla 6.9; Figura 6.3; Gil et al. 2011, 2013).

La división de la región Centro-Oeste en 4 áreas (norte de San Juan, sur de San Juan, norte de Mendoza y sur de Mendoza) está basada tanto en criterios provenientes de información del registro arqueológico como de la geomorfología. Tal como se planteó en el Capítulo II (Área de estudio y registro arqueológico del COA), el río Diamante que corre transversalmente de O a E en la

provincia, separa el norte del sur de Mendoza. Asimismo trabajos arqueológicos previos (Lagiglia 1974, 1975, 2002) afirman que ocurrieron procesos diferentes en cuanto al desarrollo de las poblaciones que habitaron ambas áreas. Mientras que las poblaciones del sur mendocino se encontrarían más estrechamente relacionadas a las poblaciones cazadoras-recolectoras patagónicas, las poblaciones del norte de Mendoza estarían relacionadas con algunas poblaciones agrícolas del noroeste argentino y con procesos culturales andinos (Lagiglia 2002). Por otro lado, la provincia de San Juan se caracteriza geomorfológicamente por la presencia de valles longitudinales los cuales fueron ocupados tempranamente por poblaciones con una estrecha relación con las poblaciones andinas dadas las evidencias arqueológicas encontradas (García 2010).

Se analizaron 6 muestras (N=117) de individuos adultos, femeninos y masculinos, las cuales fueron agrupadas según latitud en N/S, y topografía según pertenezcan al sector cordillerano ó de valles. Tal como se puede apreciar en la Tabla 6.9 los sectores son: norte de San Juan (NSJ, N = 22), sur de San Juan (SSJ, N=38), norte de Mendoza/Tierras Altas (NMta, N=19), norte de Mendoza/Tierras Bajas (NMtb, N=13), sur de Mendoza/Tierras Altas (SMta, N=15) y sur de Mendoza/Tierras Bajas (SMtb, N=10).

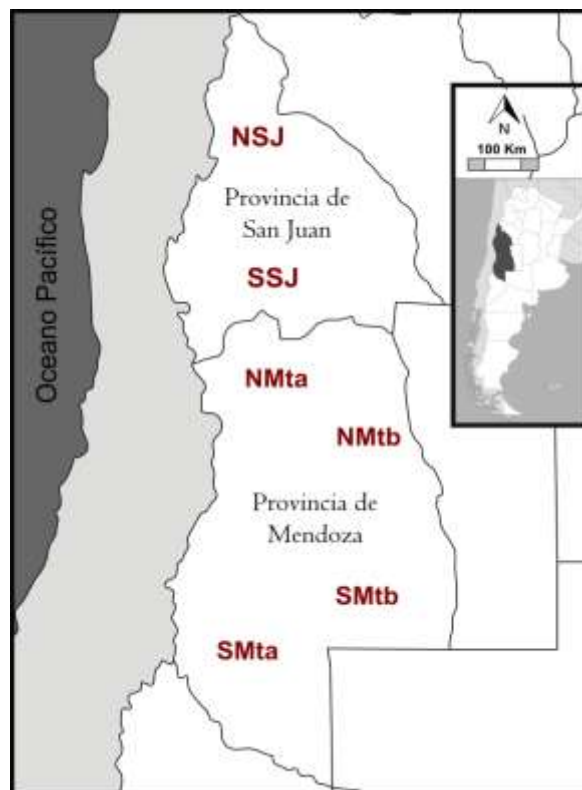


Figura 6.3. Mapa mostrando la distribución de las muestras estudiadas en escala regional (NSJ=norte de San Juan, SSJ=sur de San Juan, NMta=norte de Mendoza tierras altas, NMtb=norte de Mendoza tierras bajas, SMta=sur de Mendoza tierras altas, SMtb=sur de Mendoza tierras bajas).

Tabla 6.9. Detalle de las muestras en escala regional.

Provincia	Región geográfica	Sitios Arqueológicos	N	Museos
San Juan	Norte (NSJ)	Pachimoco	3	MLP-MEBA-MSJ
		Jáchal	5	
		Angualasto	2	
		Gualcamayo	12	
	Sur (SSJ)	Calingasta	38	MLP-MEBA
Mendoza	Norte de Mendoza/Tierras Altas (NMta)	Uspallata Túmulo I	1	MMM-MEBA
		Uspallata Túmulo II	3	
		Uspallata Túmulo III	1	
		Uspallata	6	
		Potrero Las Colonias	8	
	Norte de Mendoza/Tierras Bajas (NMtb)	Viluco	1	MMM-MEBA
		Laguna del Rosario	1	
		Barranca 2	2	
		Barranca 6	4	
		Barranca - Cantera 1	1	
Sur de Mendoza/Tierras Altas (SMta)	Cápiz Alto	1	MSR-MRM	
	Las Heras	1		
	Ciudad de Mendoza	2		
	Llancanelo	2		
	Cañada de las Vizcachas	1		
	Payén	2		
	Alambrada	1		
	El Sosneado	1		
	Cerro Mesa	3		
	La Matancilla	1		
El Manzano	1			
Malargüe	3			
Sur de Mendoza/Tierras Bajas (SMtb)	Jaime Prats	1	MSR-MEBA	
	La Herradura-Nihuil	1		
	Agua del Zapallo	1		
	Rincón del Atuel	2		
	Arroyo Los Jilgueros	1		
	Dique 25 de Mayo	1		
	Río Diamante	1		
Chacay	2			

La región de Mendoza se caracteriza por una gran heterogeneidad en la distribución de los recursos, identificándose dos sectores diferenciados geomorfológicamente, las Tierras Altas (TA) y las Tierras Bajas (TB). Estos sectores presentan rasgos diferenciales en cuanto a los regímenes de lluvias, temperatura, potencial de evapotranspiración y disponibilidad de agua. Esta variación se refleja tanto en una amplia diversidad de recursos vegetales y faunísticos disponibles para la explotación de las poblaciones humanas del área, como también en evidencias provenientes del registro arqueológico (Gil et al. 2009).

San Juan presenta una serie de valles longitudinales: interandinos ó veranadas, situados entre la Cordillera del Límite y la Cordillera Frontal (Patos Norte, Donoso, río Mercedario, Patos Sur, río Volcán, río de los Indios, La Cerrada); preandinos, situados entre la Cordillera Frontal y la Precordillera de La Rioja (San Guillermo, Iglesia, Calingasta); interprecordilleranos situados en el interior de la Cordillera (Gualcamayo, Gualilán, Ullún-Zonda, río Sombrero); y precordilleranos situados sobre el borde del piedemonte oriental de la Precordillera (río Huaco, Jáchal, río San Juan, río Guanacoche) (Gambier 1993). Las muestras de San Juan fueron agrupadas en: sur de San Juan (sitios de Calingasta) y norte de San Juan (sitios Angualasto, Jáchal, Pachimoco, Gualcamayo). Esta división se realizó tomando como limite el río San Juan y evidencias arqueológicas que plantean la existencia de diferencias en cuanto a la subsistencia entre ambas zonas. Si bien en ambas

zonas se produjeron cultígenos, los grupos del norte de San Juan, fundamentalmente los de los valles de Iglesia y Jáchal, habrían avanzado más rápidamente en este proceso que los grupos del sur de San Juan. Los grupos del sur son los que presentan mayores similitudes con los del norte de Mendoza (ver Capítulo II. Área de estudio y registro arqueológico del COA; García 2010).

6.6 Escala micro-regional: norte y sur de Mendoza

La extensión de la escala micro-regional está dada por el estudio de las muestras del norte y sur de Mendoza, mientras que el grano de análisis lo constituyó el individuo. En la Figura 6.4 se presenta la ubicación geográfica de cada sitio arqueológico de los cuales provienen los individuos estudiados. Las muestras fueron subdivididas según criterios geomorfológicos en Tierras Altas/ Tierras Bajas, y según criterios cronológicos en Período I (últimos 1000 años AP) y Período II (1000-2000 años AP), obteniéndose 4 agrupamientos. Cabe destacar que algunos sitios quedaron fuera de estos agrupamientos por no presentar fechados disponibles por el momento (del norte de Mendoza: Laguna del Rosario, ciudad de Mendoza, Las Heras, Finca Bertona; del sur de Mendoza: Malargüe, Puesto Aisol, Agua de los Cielos, Punta del Agua, Agua del Zapallo). En la Tabla 6.10 se presentan los agrupamientos por períodos cronológicos.

Tabla 6.10. Agrupamientos micro-regionales de los sitios arqueológicos por área geográfica y período cronológico.

Cronología/ Geografía	Sur de Mendoza		Norte de Mendoza	
	Tierras Altas	Tierras Bajas	Tierras Altas	Tierras Bajas
Período I (últimos 1000 años AP)	La Matancilla	Jaime Prats	Potrero Las Colonias	Viluco
	Puesto Adobe Cañada Vizcacha Payén El Alambrado Cerro Mesa El Manzano Tierras blancas El Sosneado	Rincón del Atuel Ciénaga de Borbarán	Uspallata Barrio Ramos Uspallata Túmulo I Uspallata Túmulo III	San Carlos Cápiz Alto
Período II (1000-2000 años AP)	Médano Puesto Diaz	Nihuil	Uspallata Túmulo II	Las Barrancas
	Llancanelo	Cerro Negro Dique 25 de Mayo Ojo del agua Puesto Aisol Los Coroneles Loma del Eje		Barrancas Yacim. 1 Barrancas Yacim.2 B6 Rivadavia

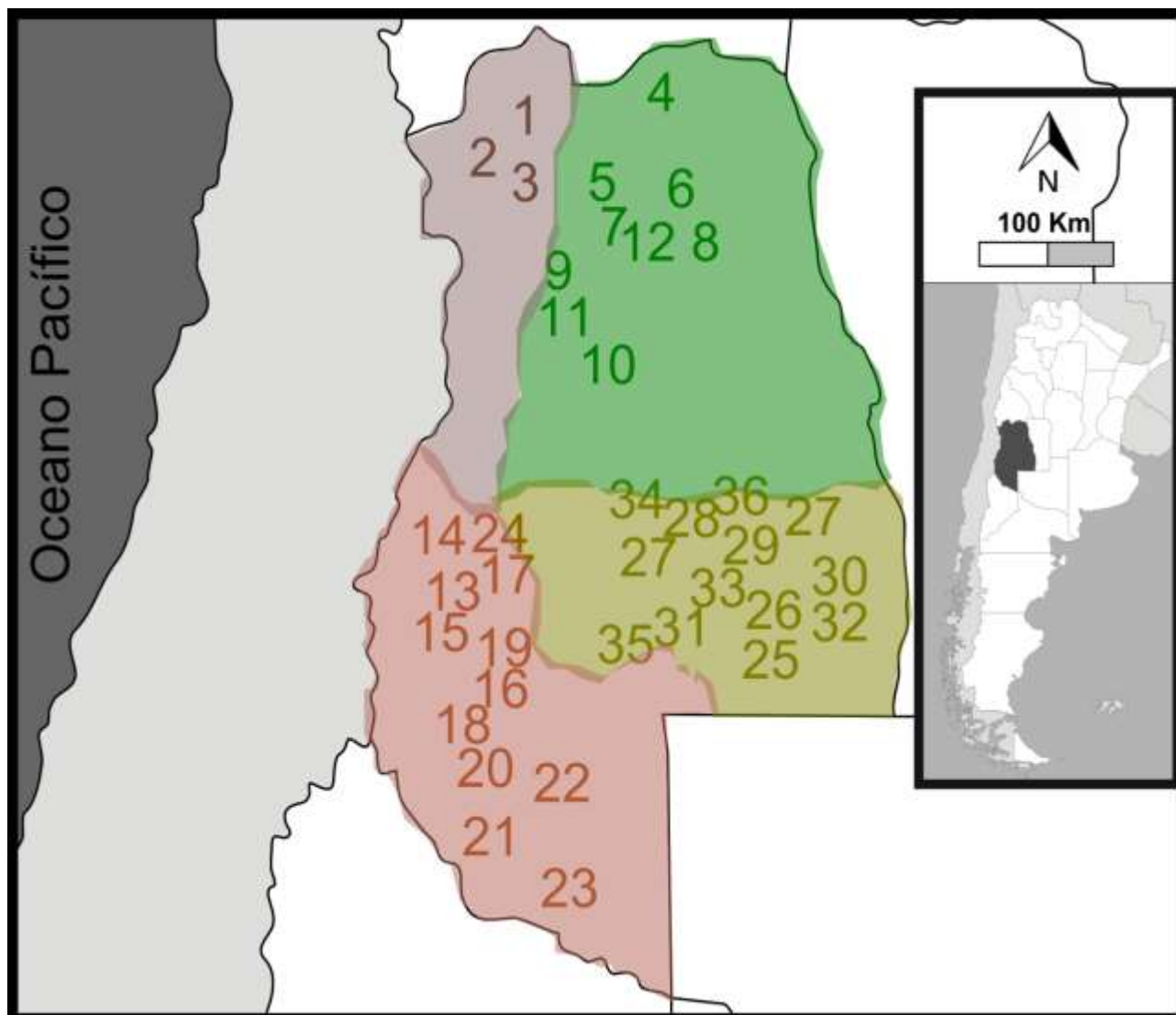


Figura 6.4. Mapa mostrando la distribución de las muestras estudiadas en escala micro-regional. Los sitios arqueológicos fueron agrupados por color de acuerdo a las 4 micro-regiones a las que fueron asignados. Referencias de norte a sur, por micro-región: 1-Uspallata Túmulos I-II-III, 2-Uspallata, Barrio Ramos, 3-Potrero Las Colonias, 4-Laguna del Rosario, 5-Mendoza ciudad, 6-Las Heras, 7-Las Barrancas, Barranca Cantera 1, Las Barrancas Yacimiento 1, Las Barrancas Yacimiento 2, 8-Barranca 6, Finca Bertona, 9-Viluco, 10-Cápiz Alto, 11-San Carlos, 12-Rivadavia, 13-El Sosneado, 14-Médano Puesto Díaz, 15-Puesto Adobe, 16-Cañada Vizcacha, 17-Cerro Mesa, 18-Malargüe, 19-Llancanelo, 20-El Alambrado, 21-El Manzano, 22-Payén, 23- La Matancilla, 24-Tierras Blancas, 25-Cerro Negro, 26-Puesto Aisol, 27-Agua de los Cielos, 28-Los Coroneles, 29-Loma del Eje, 30-Jaime Prats, 31-Nihuil, 32-Punta del Agua, 33-Rincón del Atuel, 34-Dique 25 de Mayo, 35-Ciénaga de Borbarán, 36-Agua del Zapallo.

6.6.1 Sitios del norte de Mendoza

Se analizaron muestras provenientes de 19 sitios arqueológicos compuestas por individuos adultos, femeninos y masculinos, las cuales fueron agrupadas según criterios de procedencia geomorfológica en TA y TB.

Tal como se mencionó anteriormente, para aumentar el N de las muestras, fueron divididas por estructura craneana, de manera que el N varió según la estructura craneana considerada. Se analizaron 61 bases craneanas y 43 esqueletos faciales pertenecientes a un total de 76 individuos (Tabla 6.11).

Tabla 6.11. Individuos analizados del norte de Mendoza. Para los casos donde no hay otros datos disponibles, los números en cursiva indican fechado e isótopos de un individuo del mismo sitio arqueológico (cuyo código de museo y número de inventario se coloca entre paréntesis), para el que existen esos datos pero no fue medido en este trabajo. El asterisco en el sexo de los individuos indica que fue determinado por MG, cuando no se indica, es porque fueron determinados visualmente (F=Femenino, M=Masculino, I=Indeterminado, N/D=No Determinado).

Sector	Nº en Mapa	Sitio arqueológico	Nº Inv.	Museo	Sexo	Cronología	$\delta^{13}\text{C}$	
NM - Tierras Altas	1	Uspallata Túmulo I	229	MMM	I	977±35	-16.4	
			230	MMM	M			
			239	MMM	F	1269±35	-11.9	
				240	MMM	M		-11.9
		Uspallata Túmulo II	242	MMM	M			
			243	MMM	F	1178±41 (MMM-243)	-10.5	
			245	MMM	M			-12.4
		Uspallata Túmulo III	1138	MMM	M*	671±40 (MMM-1097)	-11.2 (MMM-1097)	
		2	Uspallata	15592	MEBA	M*	1922±52 (MMM-259)	-15.6 (MMM-259)
	15616			MEBA	F*			
	15594			MEBA	F*			
	15993			MEBA	M			
	15591			MEBA	F*			
	15720			MEBA	F*			
	1			MMM	M	583±43	-15.8	
	2			MMM	M			
	3			MMM	F			
	3	Potrero Las Colonias	1203	MMM	M		-14.7	
			298	MMM	M			
			297	MMM	F			
			305	MMM	M			
			810	MMM	M			
			807	MMM	F			
			1219	MMM	F		-14.7	
			303	MMM	F			
			300	MMM	M			
			806	MMM	F			
296			MMM	M	568±38 (MMM-284)	-11 (MMM-284)		
299			MMM	F				
s/n			MMM	M				
280			MMM	F				
283	MMM	F						
308	MMM	M						
292	MMM	M						

NM - Tierras Bajas	4	Laguna del Rosario	14	MMM	M	840 ± 44 (MMM-1180)	-19.7 (MMM-1180)
			1174	MMM	ND	1063 ± 47 (MMM-1199)	-19.5 (MMM-1199)
			S/N	MMM	ND		
	5	Ciudad de Mendoza	14292	MEBA	M*		
			413	MMM	F*		
			s/n	MMM	M		
			s/n	MMM	F		
	6	Las Heras	15782	MEBA	M*		-12.3 (MMM-1485)
			15871	MEBA	M		
	7	Las Barrancas	1477	MMM	M	378 ± 50	
		Barranca Cantera 1	2	MMM	F		
		Barranca Yacimiento 1	1241	MMM	F	1597 ± 38 (MMM-1254)	-10.8
			1495	MMM	N/D		
			1258	MMM	F		
		Barranca Yacimiento 2	1262	MMM	N/D	2084 ± 40 (MMM-1263)	-18
			1340	MMM	F		
			1341	MMM	M		
			1331	MMM	F*		
			1492	MMM	M		
	8	Barranca 6	8	MMM	M		
14			MMM	F			
19			MMM	M	2251 ± 49	-18	
25			MMM	M			
26			MMM	F			
33			MMM	M			
31			MMM	M			
30			MMM	M			
4			MMM	F			
1			MMM	M	2260 ± 80		
5			MMM	F			
3			MMM	M			
23			MMM	F			
20	MMM	M					
8	Finca Bertona	FB1	MMM	M			
		FB4	MMM	M			
		FB5	MMM	F			
9	Viluco	1197	MMM	M	208 ± 38	-17.2	
10	Cápiz Alto	CA1	MMM	F	423 ± 41 (MMM-CA6)	-16.7	

		CA2	MMM	F	246±44	-15.9
11	San Carlos	1221	MMM	M	142±41	-18.7
		1186	MMM	M	177±34 (MMM-1223)	-15.3
12	Rivadavia	18	MMM	ND	1736±49 (MMM-1471)	-15.9

1-Uspallata, Uspallata Túmulos I-II-III: Estos materiales fueron recuperados por Rusconi quien realizó numerosas expediciones entre los años 1937-1939 recuperando un total de 60 individuos (Rusconi 1941) en una superficie de 2,5x2,0 metros asociados a restos de carbón vegetal y huesos quemados. Se dispone de fechados radiocarbónicos que ubican al sitio en el Holoceno tardío inicial y final (Tabla 6.7; Gil et al. 2011).

2-Barrio Ramos-Uspallata: Este sitio fue excavado por Víctor Durán y Paula Novellino en el año 2011, quienes recuperaron 6 individuos, de los cuales uno fue fechado y arrojó una datación de 583±43 años AP (Tabla 6.7).

3-Potrero Las Colonias: En este sitio, excavado por Rusconi y Telechea en el año 1939, se recuperaron 32 individuos, con un fechado de 568±38 años AP, que los ubica en el Holoceno tardío (Tabla 6.7).

4-Laguna del Rosario: Rusconi recuperó en el año 1939 un total de 7 individuos en el área de Laguna del Rosario. Los fechados radiocarbónicos disponibles ubican a estos individuos en un rango entre 860-1000 años AP (Tabla 6.7; Gil et al. 2011).

5-Ciudad de Mendoza: Los individuos pertenecientes a este sitio corresponden a hallazgos aislados realizados como producto de tareas de rescate. No se dispone de fechados radiocarbónicos por el momento.

6-Las Heras: Outes, en el año 1940, recuperó en Las Heras 3 individuos. Actualmente se encuentran alojados en el Depósito Antropología de Museo Etnográfico de Buenos Aires. No se dispone de fechados radiocarbónicos por el momento.

7-Las Barrancas, Barranca 1 y Barranca 2, Cantera 1: La localidad arqueológica Barrancas se encuentra ubicada en el distrito de Barrancas, departamento de Maipú, Mendoza (Novellino et al. 2013). Los sitios arqueológicos se ubican en una terraza del abanico sur del río Mendoza labrada sobre el tercer nivel de piedemonte o tercer ciclo de agradación fluvial pleistocénica -según Rodríguez y Barton (1993)-. En el sitio de entierro Barrancas 1, Rusconi (1962) localizó 12 individuos de ambos sexos asignables a diversas categorías etarias y en pobres condiciones de preservación e integridad. El sitio Barrancas 2, ubicado aproximadamente a 50 m del sitio anterior, presentó un total de 22 individuos adultos de ambos sexos depositados en entierros primarios y posiblemente secundarios, con distinto tipo de disposición -decúbito ventral flexionado, con los brazos a los lados del torso, extendidos. Se recuperó alfarería grabada con perforaciones y pintada, así como morteros y molinos, y huesos quemados de guanaco y de ñandú (Rusconi 1962). Para este último sitio se realizó un fechado radiocarbónico por AMS sobre hueso que arrojó una edad de 2084±40 años AP (Tabla 6.7; Gil et al. 2011).

8a-B6: Pertenece a la localidad arqueológica de Barrancas. A mediados del año 2009, durante la realización de una prospección en la zona de Barrancas, fue hallado en un perfil de barranca el sitio denominado B6 del que se recuperaron un total 21 entierros primarios y 5 secundarios. La mayor parte de los entierros primarios se encontraba en posición decúbito dorsal extendida con los miembros superiores a los laterales del cuerpo o dispuestos por debajo de los huesos coxales. Por otra parte, los entierros secundarios, ubicados en el sector oeste de la excavación, no

presentaban estructuras anatómicas recurrentes ni estaban todas las partes esqueléticas presentes. En cuanto a la cultura material asociada se destaca una punta de proyectil apedunculada impactada, en dirección dorso-ventral, en el cuerpo esternal de un individuo masculino adulto (individuo 19). El sitio cuenta con un fechado de 2260 ± 80 años AP (Tabla 6.7; Novellino et al. 2013).

8b-Finca Bertona: Pertenece a la localidad arqueológica Barrancas. Durante el año 1980 las Sras. Amprino, Delgado y otros colaboradores del Museo Histórico Municipal "Las Bóvedas" de San Martín (MHMLB) detectaron en la Finca "Colonia los Amigos", perteneciente a la familia Bertona, un conjunto óseo humano, expuesto en el perfil de una barranca, el cual no presentó material cultural asociado. Los restos de los 6 individuos recuperados permanecieron depositados en el MHMLB hasta el año 2010, en que fueron trasladados al Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas "Juan Cornelio Moyano" de la Ciudad de Mendoza, que actúa como Repositorio Provincial, con el fin de efectuar el inventariado, estudio y acondicionamiento de los mismos. No se dispone de fechados radiocarbónicos de estos individuos.

9-Viluco: Este cementerio indígena postcolombino se encuentra en el sur de San Carlos, a 80 km de la ciudad de Mendoza. Fue excavado a principios del siglo XX por Carlos Reed (1918), quien recuperó 7 individuos con diversos materiales asociados, entre los que se encuentran alfarería local, cuentas de vidrio, objetos de hierro y utensilios de plata, que permitieron asignar al sitio a momentos posteriores al contacto hispano-indígena. Fechados radiocarbónicos ubican este sitio a fines del Holoceno tardío final (Tabla 6.7; Gil et al. 2011).

10-Cápiz Alto: Este cementerio indígena correspondiente al primer siglo del período post-contacto, se encuentra emplazado en un paleomédano, 14 km al norte de San Carlos. Fue excavado en el año 1998 por los Dres. Novellino,

Durán, Prieto y colaboradores como producto de un rescate en el lugar donde iban a construir una edificación (Durán y Novellino 2003; Prieto y Durán 2002; Novellino et al. 2003). Se recuperaron un total de 19 individuos. Dos fechados por termoluminiscencia ubican uno de los entierros entre los años 450 ± 45 AP/1550 d.C. y 385 ± 40 AP/1615 d.C, y también estudios tipológicos de materiales asociados a los entierros, indican que las cuentas vítreas y los cascabeles presentes en otros de los entierros, serían de fines del siglo XVI (Tabla 6.7; Gil et al. 2011).

11-San Carlos: Rusconi recuperó en el año 1939 un total de 14 individuos en la zona de San Carlos, fechados realizados recientes (142 ± 41 /177 \pm 34 años AP) ubican a este sitio en momentos de contacto hispano-indígena (Tabla 6.7; Gil et al. 2011).

12-Rivadavia: Es un solo individuo que constituye un hallazgo fortuito y fue donado al Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas "Juan Cornelio Moyano" de Mendoza en el año 1920 por una persona de apellido Codoni. Fechados radiocarbónicos de 1736 ± 49 ubican a este sitio en el Holoceno tardío inicial (Tabla 6.7; Gil et al. 2011)

6.6.2 Sitios del sur de Mendoza

Se analizaron muestras de individuos adultos, femeninos y masculinos, provenientes de 24 sitios arqueológicos del sector montañoso del oeste (Tierras Altas), y del valle en las cercanías de los ríos Diamante y Atuel (Tierras Bajas) -34° - 37° S- datados mediante radiocarbono entre ca. 300-3000 años AP (Figura 6.4, Gil et al. 2006a, 2011). Los individuos fueron asignados al sector Tierras Altas o Tierras Bajas como es mostrado en las tablas 6.10 y 6.12 (Novellino et al. 2003; Novellino et al. 2004; Gil et al. 2006a, 2011). Se analizaron 51 esqueletos faciales y 33 bases craneanas pertenecientes a 56 individuos.

Tabla 6.12. Individuos analizados del sur de Mendoza. Para los casos donde no hay otros datos disponibles, los números en cursiva indican fechado e isótopos de un individuo del mismo sitio arqueológico (cuyo código de museo y número de inventario se coloca entre paréntesis), para el que existen esos datos pero no fue medido en este trabajo.

Micro-región	Nº en Mapa	Sitio Arqueológico	Nº Inv.	Museo	Sexo	Cronología	$\delta^{13}C$
SM - Tierras Altas	13	El Sosneado	504	MSR	F		
			2013	MSR	F		
			11	MSR	F		
			523	MSR	M		
	14	Médano Puesto Díaz	681	MSR	F	2865±52	-15.6
			2015	MSR	M		
	15	Puesto Adobe	MRM-8	MRM	M	1472±34 (MRM-10)	-17.7 (MRM-10)
	16	Cañada Vizcacha	MRM-7	MRM	F	573±33 (MRM-4)	-14.17(MRM-4)
	17	Cerro Mesa	508	MSR	F		-17.9
			509	MSR	F		
			510	MSR	F		-17.9
	18	Malargüe	1227	MMM	M		
			1472	MMM	M		
			1473	MMM	F		
			2	MMM	M		
	19	Llanquanelo	1	MSR	M		
			5	MSR	F	850±33	-18.8
	20	El Alambrado	7	MSR	F		
			19	MSR	F	282±45	-18.9
	21	El Manzano	675	MSR	M		-17.2 (MSR-673)
	22	Payen	Mma 9	MRM	F	443±36 (MRM-11)	-16.7 (MRM-11)
			Esq 9	MRM	F		
	23	La Matancilla	505	MSR	M	470±50	-16
	24	Tierras Blancas	2025	MSR	M	200	-15.5
	25	Cerro Negro	2000	MSR	M	580±35	-14.8
	26	Puesto Aisol	2006	MSR	M		
	27	Agua de los Cielos	1208	MMM	F		
	28	Los Coroneles	518	MSR	M		
	29	Loma del Eje	507	MSR	M		
SM - Tierras Bajas	30	Jaime Prats	1145	MSR	M		
			1152	MSR	M		
			1154	MSR	M		
			1155	MSR	F		-16.8
			1159	MSR	F		
			1179	MSR	M		
			1185	MSR	F		
1187	MSR	F					

		1189	MSR	M		
		1197b	MSR	M		
		1212	MSR	F		
		1227	MSR	M		
		1236	MSR	M		
		1250	MSR	M		
		1254	MSR	F		
		1303	MSR	F	1880+49 (MSR-1352)	-16.3 (MSR-1352)
		1234	MSR	I		
		s/n	MSR	F		
31	Nihuil	506	MSR	M	274+45 (MRM-21)	-15.9 (MRM-21)
		2032	MSR	M		
32	Punta del Agua	2	MMM	M		
33	Rincón del Atuel	501	MSR	M		
		503	MSR	M	1760±70	-13.8
34	Dique 25 de Mayo	258	MSR	<u>M</u>	-	-
		679	MSR	<u>M</u>	-	-
35	Ciénaga de Borbarán	Mrm12	MM	M	274±48	-16.5
36	Agua del Zapallo	2007	MSR	M		

13-El Sosneado: Este cráneo fue hallado por el Dr. Schestakov en el año 1955 en la zona del volcán El Sosneado, y fue posteriormente donado por Miranda en el año 1971 al Museo de Historia Natural de San Rafael. No se dispone de fechados radiocarbónicos.

14-Médano Puesto Díaz: El Dr. Lagiglia halló este entierro en un médano sobre el río Diamante. Es un entierro múltiple compuesto por 3 individuos. A uno de los individuos se encuentra asociado un collar de valvas. A partir de fechados radiocarbónicos se estableció una antigüedad de 2865±52 años AP (Tabla 6.8; Gil et al. 2011).

15-Puesto Adobe, 16- Cañada Vizcacha, 20- El Alambrado y 22- Payén: Los individuos

provenientes de estos sitios fueron recuperados por aficionados y acercados al MRM. Fechados

radiocarbónicos de entre 200 y 1400 años AP ubica a estas muestras en el Holoceno tardío (Tabla 6.8; Gil et al. 2011).

17-Cerro Mesa: En este sitio, excavado por el Dr. Lagiglia entre los años 1960/62, se recuperaron 4 entierros. Por el contexto arqueológico puede afirmarse que estos individuos pertenecen a momentos post-hispánicos (Gil com. pers.).

18-Malargüe: Designa a 3 individuos de la zona de Malargüe, uno excavado por Rusconi en el año 1942 y otros dos que fueron donaciones realizadas por Gabrielli en los años 1960/61.

19-Llancanelo: La Laguna Llancanelo es una laguna salina que se encuentra a 1.340 m.s.n.m., inmersa dentro de la Provincia Fitogeográfica de La Payunia. En este sitio se recuperaron 12 individuos de los cuales 7 fechados arrojaron una ocupación de entre 850-1000 años AP (Tabla 6.8; Gil y Neme 2006; Llano 2008; Gil et al. 2011).

21-El Manzano: En este sitio se recuperó un único individuo el cual fue donado por los Sres. Petricorena y Barrera en el año 1977 al Museo de Historia Natural de San Rafael. No hay fechados radiocarbónicos disponibles.

23-La Matancilla: Se trata de un individuo con modificación cultural en el cráneo de tipo tabular erecta plano-lámbdica (Perez 2006). Corresponde a un hallazgo superficial de un médano procedente de un sitio que se encuentra en la zona de Malargüe (Novellino 2002). Un fechado radiocarbónico ubica a este sitio en 470 ± 50 años AP (Gil et al. 2006a, 2011).

24-Tierras Blancas: Este sitio se ubica en la margen del río Atuel y fue excavado a mediados de la década de 1990 como producto de un rescate en el cual se recuperaron 4 individuos adultos. Se fechó a uno de ellos, arrojando una cronología aproximada de 200 años AP (Novellino y Neme 1999).

25-Cerro Negro: En este sitio el Dr. Lagiglia recuperó un entierro asociado a cuentas de turquesas y de valvas. El fechado radiocarbónico indica una antigüedad de 600 años AP.

26-Puesto Aisol: En este sitio se recuperó un individuo que pertenece a la Colección Malbec, ingresada en el año 1995 al MSR (Gil com. pers.), y no presenta fechados radiocarbónicos hasta el momento.

27-Agua de los Cielos y 32-Punta del Agua: En estos sitios se recuperó un individuo por parte de aficionados que lo acercaron al MMM. No se cuenta con mayor información ni fechados radiocarbónicos.

28-Los Coroneles: Este sitio fue excavado por Lagiglia entre los años 1961/62, quien recuperó 4 individuos. No hay fechados radiocarbónicos disponibles.

29-Loma del Eje: Es un entierro primario encontrado y excavado en la zona del río Atuel por el Dr. Lagiglia. El individuo se encontró en posición decúbito dorsal con las piernas flexionadas, sin material asociado. No hay fechados radiocarbónicos disponibles.

30-Jaime Prats: El cementerio prehistórico Jaime Prats fue hallado en el año 1988 en la Estancia La Pratolina que se encuentra a orillas del río Atuel, a 70 km de San Rafael (Lagiglia 1994; Novellino y Guichón 1995; Novellino et al. 1996). Este sitio fue excavado por el Dr. Lagiglia, quien recuperó 130 individuos, de los cuales sólo 3 se encontraban en posición primaria. El material asociado es escaso, aunque se recuperaron 5 puntas de proyectil triangulares alargadas, espesas de base plana o escotada, y 2 cuentas de adorno. Los fechados radiocarbónicos obtenidos indican una antigüedad de $2040\pm 120/1880\pm 40$ años AP (Lagiglia 1994).

31-Nihuil: Esta localidad hace referencia a un conjunto de sitios: Respolar, La Herradura, Arbolito y Puesto El Nihuil, donados por Storini, Ing. Pesce y Malbec-Rocher entre los años 1963/2000, y corresponden a un total de 10 individuos. No hay fechados radiocarbónicos disponibles.

33-Rincón del Atuel: Esta localidad arqueológica formada por diversos sitios se emplaza en el valle extra serrano del río Atuel, unos 20 km al sur de San Rafael (Lagiglia 1956). Allí se recuperaron un conjunto de esqueletos humanos sobre uno de los cuales se realizó un fechado radiocarbónico que indicó una antigüedad de 1760 ± 70 años AP (Lagiglia 1999; Dieguez et al. 2004).

34- Dique 25 de Mayo: Este sitio designa a un conjunto de restos óseos formados por un entierro colectivo de 6 individuos que fueron excavados por Lagiglia en 1960, así como otros que pertenecen a la Colección Morales ingresada en el año 1953 al MSR. No hay fechados radiocarbónicos disponibles.

35- Ciénaga de Borbarán: Corresponde a un hallazgo fortuito realizado por personal del Museo de Historia Natural de San Rafael en el que se recuperó un individuo, el cual cuenta con un fechado radiocarbónico de 274 ± 48 años AP (Tabla 6.8; Gil et al. 2011).

36- Agua del Zapallo: Corresponde al hallazgo fortuito de un solo individuo que fue rescatado por Lagiglia, Neme y Gil en el año 1994. No se cuenta con cronología para este individuo.

VII. MÉTODOS



VII. METODOS

7.1 Definición de variables morfológicas y ecológicas utilizadas

En este trabajo se utilizarán variables morfológicas y ecológicas para estudiar: 1) la variación morfológica craneofacial, 2) la variación ecológica, y 3) la relación entre ambos tipos de variables. Se emplearon en conjunto estos dos tipos de evidencia para explorar el contexto ecológico en el que ocurrió la diversificación morfológica craneofacial entre las poblaciones humanas del área de estudio. Asimismo, ya que las poblaciones humanas generalmente presentan una alta estructuración espacial producto de su historia de divergencia evolutiva, el espacio geográfico fue considerado como una dimensión de suma importancia para los análisis efectuados en este trabajo.

La variación morfológica craneofacial fue descripta a partir del registro de coordenadas cartesianas 3D obtenidas mediante un brazo mecánico Microscribe G2X. Las coordenadas obtenidas fueron analizadas en el marco de la morfometría geométrica. La morfología es una disciplina biológica dedicada a la descripción de las formas interna y externa de los organismos. El estudio de la morfología recurre a la comparación y consideración de series de individuos, a partir de los cuales se comprenden aspectos cuantitativos (Pirlot 1976). La morfometría es una técnica que permite comparar estructuras biológicas, fundamentalmente mediante mediciones, gráficos y el estudio de la geometría de las transformaciones. De esta manera, la tarea de la morfometría comparada es la de analizar las variaciones morfológicas poniéndolas en relación con todos los factores que pudieron generarlas (Pirlot 1976; Bookstein 1991; Mitteroecker y Gunz 2009; Adams et al. 2013). Utilizando los datos morfométricos se evaluó la magnitud y el patrón de divergencia en tamaño y forma, bajo la influencia de la deriva génica y las mutaciones únicamente, a través de la Prueba de tasa de divergencia propuesta por Lynch (1990).

En lo que respecta a la variación ecológica, ecología es un término introducido por Haeckel (1869-1919) en el año 1869 para designar el estudio de las relaciones entre un organismo y su ambiente orgánico e inorgánico. En este contexto es útil el concepto de nicho ecológico que puede ser entendido en términos generales como los requerimientos de una especie para sobrevivir en un ambiente dado y los impactos que produce esta especie en ese ambiente. Este concepto fue desarrollado por Hutchinson (1957) quien considera al nicho como un volumen de múltiples dimensiones las cuales están dadas por la suma de todos los factores ambientales actuando sobre el organismo. El concepto de nicho ecológico provee un marco dentro del cual se puede interpretar la variación morfológica en función del conjunto de factores ambientales que interactúan con el organismo, y asimismo permite cuantificar la asociación entre estos factores y la variación morfológica en un espacio geográfico dado. Las dimensiones del nicho ecológico multidimensional de Hutchinson que serán abordadas en el presente trabajo son temperatura y dieta a través de dos dimensiones: composición y dureza.

Finalmente, el espacio geográfico juega un rol importante en el estudio de la relación entre la morfología craneana y el ambiente. Este último es un concepto utilizado ampliamente en ecología para definir el entorno en el que se desenvuelven los individuos y las poblaciones estudiadas. La ecología espacial trata de explicar los procesos ecológicos teniendo en cuenta la distribución espacial de sus elementos (Turner et al. 2001; Fortin y Dale 2005). En cierto modo, intenta evaluar la respuesta de los organismos frente a condiciones y recursos ambientales que son heterogéneos en el espacio, condicionando en gran medida el funcionamiento de los mismos a dicha heterogeneidad espacial (García 2006). En este sentido, es que la información espacial cobra relevancia en el presente estudio para el cual se calcularon coordenadas geográficas decimales para proporcionar información de la localización

de las muestras estudiadas. La procedencia geográfica de las muestras se obtuvo a partir de datos ya publicados disponibles en la bibliografía, y las coordenadas geográficas de cada muestra se transformaron en un sistema geodésico (grados decimales de latitud y longitud). Esta información fue utilizada en los siguientes análisis que permitieron medir la asociación entre todas las variables.

En el presente trabajo se evaluó si la diversificación morfológica de las poblaciones que habitaron el Centro-Oeste de Argentina durante el Holoceno tardío, puede ser explicada por procesos aleatorios como deriva génica y mutación, ó por procesos no-aleatorios como la selección y la plasticidad fenotípica. Estos análisis fueron realizados considerando el cráneo completo, y sus estructuras (esqueleto facial, bóveda y base craneana), a través de las tres escalas de análisis previamente descriptas para este trabajo, macro-regional, regional y micro-regional. La acción de los procesos aleatorios fue evaluada a través de la Prueba de expectativa neutral para la tasa de divergencia propuesta por Lynch (1990), y la asociación entre las variables morfológicas y las ecológicas fue analizada a través del análisis de regresión espacial.

7.2 Variables morfológicas

7.2.1. Morfometría

7.2.1.1 Definición. El estudio de la variación craneofacial se realizó mediante técnicas morfométricas. La morfometría (del Griego "*morph*", forma; "*metron*", medida) es una técnica cuantitativa a partir de la cual se puede analizar la morfología y realizar comparaciones entre formas diversas para estudiar su variación (Zelditch et al. 2004). En el contexto de la antigüedad clásica comienza a gestarse la noción de que los grupos humanos son diferenciables entre sí por rasgos somáticos externos. Durante el renacimiento, Durero inicia la cefalometría a través del planteo de una serie de medidas básicas para la anatomía

artística, iniciando las descripciones métricas de las variantes humanas. Más tarde, Vesalius brinda los primeros datos de craneología humana al comparar la forma craneal de genoveses, turcos, griegos y romanos, aludiendo a técnicas de deformación cefálica para explicar las diferencias observadas (Valls 1985).

Posteriormente, Adriaan Van der Spieghel (1578-1625), estudia la variación métrica del cráneo considerándolo un cuerpo geométrico irregular definible por determinadas líneas reales ó virtuales cuyas distintas dimensiones dan por resultado cabezas largas/cortas, altas/bajas, anchas/estrechas y sus combinaciones. De esta manera, intenta agrupar las distintas formas craneales según 4 diámetros: facial, transversal, vertical y oblicuo (Spieghel 1627). Luego, en el s. XVIII Louis Daubenton (1716-1800), un naturalista colaborador de Buffon, se especializó en craneometría y le dio sus fundamentos modernos, contribuyendo a la determinación de los planos craneales. El carácter que más le interesó fue la posición del orificio occipital, que varía entre la parte posterior e inferior del cráneo. Para determinarla creó un ángulo formado por la intersección de los planos del foramen magnum y del que pasa por el opistion y borde inferior de las órbitas (Daubenton 1764).

El antropómetra Peter Camper (1722-1789) fue otro de los iniciadores de la craneometría, especialmente el desarrollo de las normas y el método de proyecciones craneales, sobre todo a través de la norma lateral. En cambio, Blumenbach imaginó el estudio craneal a través de la norma vertical, Prichard la norma frontal, Owen la inferior, y finalmente Laurillard la posterior. Más tarde Jan van der Hoeven (1801-1868) estableció un método de estudio craneal basado en 11 medidas (Hoeven 1837). Luego se suceden una serie de estudios craneométricos descriptivos de determinadas poblaciones: Morton con grupos americanos (1839) y egipcios (1844), Davis y Thurnam sobre grupos británicos (1856), Ecker con grupos germanos (1865), Hey y Rutimeyer con grupos suizos (1864), entre otros. Anders Retzius

(1796-1860), efectuó estudios comparados de cráneos de distintas poblaciones humanas y estableció la relación entre anchura y longitud craneal para obtener un valor relativo que sigue usándose: el índice cefálico horizontal. Luego, von Baer aplicando esta misma técnica, calculó la relación entre longitud y altura craneana, estableciendo el índice cefálico vértico-longitudinal.

Las contribuciones de D' Arcy Thompson (1915) basadas en la visualización de cambios de forma, a partir de las grillas de transformación jugaron un rol importante para preservar la información geométrica a través de coordenadas de puntos. La idea que subyace a este método es que los cambios de forma biológica se pueden caracterizar examinando las transformaciones que se aplican en el espacio de coordenadas con el fin de cambiar de una forma a otra. Las líneas de la grilla se ajustan con la ayuda de los *landmarks* que son reconocidos en las dos formas comparadas. Thompson solía ajustar las líneas de las grillas a mano pero ahora esto se puede hacer mediante programas en computadoras, utilizando métodos de interpolación que garantizan que la relación entre las líneas de la grilla y las posiciones de los *landmarks* sea correcta. Cabe destacar que en antropología biológica estas ideas de preservar información geométrica a través de coordenadas de puntos fueron planteadas tempranamente por Boas (1905), quien planteó el problema de la comparación de las variables de forma mediante la modificación de las posiciones relativas de los puntos homólogos, de manera tal que sea mínima la suma de todas las distancias cuadradas entre los pares de puntos homólogos.

Siguiendo esta tradición morfométrica, podemos señalar que la forma de un objeto biológico, tanto de su configuración interna como externa, puede caracterizarse a través del registro de medidas lineales, ángulos y proyecciones (Blackith y Reyment 1971; Marcus 1990) o de coordenadas cartesianas en dos o tres dimensiones (Bookstein 1982, 1991), lo cual se corresponde con

las aproximaciones tradicional y geométrica respectivamente.

7.2.1.2 Morfometría Tradicional. Esta aproximación morfométrica se ha centrado en el empleo de proporciones calculadas a partir de distancias lineales entre puntos anatómicos, en el marco de análisis estadísticos uni o multivariados.

Para estandarizar las mediciones y disminuir el error inter-observador, en las Convenciones de Mónaco (1906) y Ginebra (1912), se definieron distintos puntos anatómicos y medidas craneométricas, que posteriormente fueron precisadas en Alemania por Rudolf Martin en el año 1928 (Martin y Saller 1957), en Rusia por V. Alexeev y G. Debetz (1964) y en Estados Unidos por W. W. Howells (1973). En el ámbito mundial la nomenclatura más empleada es la de Martin.

Desde los primeros trabajos hasta mediados de siglo XX, se utilizó estadística univariada para describir y analizar la variación morfológica, la cual era caracterizada a partir de una o algunas pocas medidas morfométricas (Howells 1969; Oxnard 1978). En la segunda mitad del siglo XX, con la incorporación de las computadoras y programas de computación a los estudios de las ciencias biológicas, se comienza a analizar la variación morfológica mediante estadística multivariada, lo cual fue posible debido a que se facilitaron los cálculos y análisis estadísticos de múltiples medidas morfométricas lineales que eran ahora posibles de ser registradas en los individuos analizados (Blackith y Reyment 1971; Howells 1969; Oxnard 1978; Reyment 1985). Dicha aproximación morfométrica multivariada constituyó un gran avance en el análisis métrico de la forma biológica (Perez 2006). De esta manera, la principal ventaja que ofreció la morfometría multivariada sobre el análisis univariado residió en la posibilidad de abordar el estudio del individuo como un todo integrado a partir de múltiples descripciones de sus partes. Es decir, a partir de que fue posible de realizar análisis de morfometría multivariada, se pudo medir un individuo mediante n medidas, y así

obtener un perfil métrico (un vector) de las n medidas que lo representan y no un inventario de figuras independientes e inconexas como ocurría con los clásicos análisis univariados precedentes (Howells 1969).

Si bien la morfometría multivariada permitió una mejor descripción y análisis de la forma biológica que las aproximaciones previas (ver Howells 1969 y Oxnard 1978), fue criticada por sus sesgos y sus limitaciones (Perez 2006). Entre los problemas que han sido señalados (ver Adams et al. 2004; Rohlf y Marcus 1993) pueden destacarse que (1) la homología de las distancias lineales es difícil de evaluar ya que muchas de ellas (e.g. ancho máximo) no son definidas a partir de puntos homólogos, (2) el mismo conjunto de medidas puede ser obtenido de dos estructuras con formas diferentes ya que la localización de los puntos empleados para tomar las distancias no está incluida en los datos, y (3) no es posible generar representaciones gráficas de la forma a partir de las distancias lineales, ya que las relaciones geométricas entre las variables no se preserva, por lo que se pierde información sobre algunos aspectos de la forma.

7.2.1.3 Morfometría Geométrica. Más recientemente, se ha propuesto el empleo de coordenadas cartesianas de puntos anatómicos (*landmarks*) y/o de puntos sobre contornos y superficies (*semilandmarks*) debido a que permiten capturar mayor cantidad de información, al preservar la localización espacial de los puntos anatómicos e incluso describir formas curvas (Bookstein 1991, 1996a, 1996b, 1996c, 1997;

Adams et al. 2004; Mitteroecker y Gunz 2009). La morfometría geométrica es un conjunto de técnicas que se utiliza a partir de datos disponibles en 2 y 3 dimensiones. Los datos 2D provienen, por ejemplo, de imágenes fotográficas de los especímenes, mientras que los datos 3D se recolectan usualmente empleando un brazo mecánico digitalizador o a partir de tomografías. Esta aproximación, ha sido desarrollada y sistematizada por un gran conjunto de investigadores (Gower 1975; Kendall 1977; Goodall 1983; Rohlf 1990; Dryden y Mardia 1998; Slice 2001; Adams et al. 2004; Mitteroecker y Gunz 2009; Adams et al. 2013), influidos principalmente por los trabajos pioneros de D'Arcy Thompson (1917). Para Bookstein (1982) la morfometría geométrica es la fusión empírica de la geometría con la biología, cuyo propósito es extraer información de la geometría de la forma total (*form*) para propósitos comparativos particulares. Las variables de forma obtenidas a partir de las coordenadas cartesianas son analizadas mediante el empleo de técnicas estadísticas multivariadas. Por lo tanto, la morfometría geométrica combina las ventajas del análisis multivariado de la forma junto con la preservación de la información geométrica y visualización gráfica de la misma (Bookstein 1996b). Se puede establecer una comparación entre ambas técnicas morfométricas en cuanto al momento de selección de las variables, la cantidad de información que es posible obtener, el tipo de información que ofrecen las variables y la posibilidad que tienen para generar representaciones gráficas que faciliten la interpretación de los resultados (Tabla 7.1).

Tabla 7.1. Síntesis comparativa de morfometría tradicional y geométrica.

	Tradicional	Geométrica
Selección de variables	Medidas elegidas <i>a priori</i>	<i>Landmarks</i> elegidos <i>a priori</i> , posibilidad de generar distintas medidas luego
Cantidad de información obtenida	Limitada a las medidas tomadas	Con menor limitación (con mismos puntos, se pueden obtener múltiples variables)
Información que poseen las variables	Tamaño y forma de los objetos	Tamaño, forma, posición y orientación original de los objetos
Posibilidad de generar representaciones gráficas	No (sólo mediante craneotrigonometría)	Si

7.2.3 Tamaño, Forma y Forma Total

En este trabajo, estudiamos y comparamos los resultados obtenidos a partir de tres propiedades morfométricas: tamaño, forma y forma total para las estructuras de la base craneana, bóveda, esqueleto facial y cráneo completo comparando la variación a través de las muestras estudiadas (Tabla 7.2).

En el análisis del tamaño y la forma para coordenadas cartesianas de *landmarks* (Bookstein 1991), el tamaño se define mediante el tamaño centroide (TC). Este es definido como la raíz cuadrada de la suma de las distancias cuadradas de todos los puntos desde el centro de gravedad de la configuración (Bookstein 1989, 1991). La utilización del TC como variable de tamaño se debe a que es la única variable de tamaño que no se correlaciona con la forma cuando el modelo nulo de alometría es verdadero (Bookstein 1991).

Una vez definido el tamaño en los análisis geométricos, la forma estará dada por la proporción entre las variables medidas con respecto a una única variable de tamaño X (Sokal y Sneath 1963; Albrecht et al. 1979; Mosimann y James 1979; Corruccini 1987; Bookstein 1989). Si bien el tamaño de una estructura puede expresarse como un valor único, la forma de la misma sólo puede expresarse en términos relativos, es decir con relación a la forma de otra estructura, ya que los valores de forma no tienen

significado por sí mismos. La forma puede ser definida como la información que resta en un conjunto de coordenadas después que las diferencias en la localización, la escala y la orientación originales de las coordenadas son removidas (Bookstein 1991, 1996a y 1996b). Estas variables de forma pueden ser obtenidas mediante el Método de Superposición Procrustes (Bookstein 1991). Este método permite obtener coordenadas Procrustes o de forma que se utilizan en los posteriores análisis como variables de forma morfométrica.

La forma total puede ser conceptualizada como una combinación de tamaño y forma. En este trabajo, la forma total fue obtenida del análisis conjunto de los vectores del logTC y las coordenadas Procrustes obtenidas mediante el Método de Superposición Procrustes. Tradicionalmente, se abordaba el estudio morfológico de los especímenes de esa manera, pero posteriormente comenzó a estudiarse por separado la forma del tamaño. Muchos investigadores señalan que la forma es más relevante que el tamaño en análisis taxonómicos y de anatomía funcional (Corruccini 1987), tanto para niveles subespecíficos (Sneath y Sokal 1973) como supraespecíficos (Relethford 1984). Estas discusiones surgen debido a que si bien tanto la forma como el tamaño pueden ser heredables en la mayoría de las especies, este último tiene una mayor varianza morfométrica entre grupos (Corruccini 1987), lo cual enmascara la variación

en forma cuando efectuamos análisis multivariados (ver Bookstein 1989).

En los trabajos de Mosimann y colaboradores (Mosimann 1970; Mosimann y James 1979; Darroch y Mosimann 1985; Mosimann 1988) es donde se logra una conceptualización rigurosa del análisis del tamaño y forma. Su propuesta consiste en utilizar directamente proporciones como variables de forma en los análisis morfométricos (Mosimann 1970; Mosimann y James 1979; Darroch y Mosimann 1985; Mosimann 1988; Bookstein 1989, 1991). Se define una variable de tamaño (X) que se combina con las variables medidas (Y) para generar las variables de forma, que consisten en proporciones a partir de las anteriores (Y/X). De acuerdo con este procedimiento todos los casos habrán sido estandarizados al mismo tamaño X , y toda la variación restante es denominada forma

(Bookstein 1989; Corruccini 1995). En lugar de remover todo el efecto estadístico del tamaño, el procedimiento propuesto por Mosimann fue medir la proporción de una medida (Y) contra el tamaño total (X) (Corruccini 1987, 1995). Otras aproximaciones han propuesto utilizar como variables de forma los residuos de un análisis de regresión (Albrecht et al. 1993, 1995). Mientras que en el marco de la aproximación desarrollada por Mosimann y colaboradores (Mosimann 1970, Mosimann y James 1979, Darroch y Mosimann 1985, Mosimann 1988), se emplea la palabra forma para referirse a forma geométrica, es decir a la invariabilidad en diferentes escalas físicas, en el marco de las aproximaciones alternativas (Atchley et al. 1976; Atchley 1978; Albrecht 1978; Albrecht et al. 1993, 1995), refiriéndose a forma como aquella variación libre de tamaño (Corruccini 1987; Bookstein 1989, 1991; Corruccini 1995).

Tabla 7.2. Variables morfológicas analizadas, con sus correspondientes variables morfométricas utilizadas, modos de obtención y a partir de que estructura morfológica fue calculado en el presente trabajo.

Variable morfológica	Variable morfométrica	Modo de obtención	Estructura morfológica
Tamaño	Tamaño centroide (TC)	La raíz cuadrada de la suma de cuadrados de las distancias de todos los puntos de su centro de gravedad.	Cráneo completo
Forma	Coordenadas Procrustes (CP)	Superposición Procrustes Generalizada (alineación de las configuraciones de <i>landmarks</i> y <i>semilandmarks</i> , mediante estandarización de la información de tamaño, posición y la orientación de las coordenadas cartesianas).	Esqueleto facial Base craneana
Forma Total	CP + logTC	Sumatoria de las coordenadas Procrustes con los vectores del logaritmo del TC.	Esqueleto facial Base craneana

7.2.4 Selección y definición de puntos

Se definieron un total de 84 puntos anatómicos en tres dimensiones (3D) (42 *landmarks* y 42 *semilandmarks*) distribuidos en todo el cráneo (Figura 7.1). Los puntos de interés fueron seleccionados siguiendo a Martin y Saller (1957), Howells (1973) y Gonzalez et al. (2011) según se detalla en el Apéndice 1.

Los *landmarks* son puntos anatómicos discretos que pueden ser reconocidos en todas las muestras que se incluyen en un estudio. Como

regla general, los puntos deben ser elegidos de manera tal que puedan cuantificarse las diferencias que se quieren estudiar. Siguiendo a Zelditch y colaboradores (2004) los *landmarks* se caracterizan por: (1) ser puntos anatómicos homólogos que (2) no alteran su posición topológica relativa, (3) proporcionan una cobertura adecuada de la morfología, (4) y se pueden encontrar repetidamente y de forma fiable.

Con respecto a la homología, es importante destacar la diferencia conceptual entre la homología anatómica/biológica y la homología

funcional, lo cual repercute en diferencias empíricas acerca de qué es homólogo en una estructura u organismo biológico. En anatomía se emplea el concepto de homología en términos de estructuras o caracteres de un organismo, mientras que en morfometría se emplea un concepto de homología que apela a la correspondencia entre los puntos individuales ubicados en esas estructuras, en términos funcionales y/o del desarrollo. El papel de los *landmarks* es el de precisar esas estructuras en puntos discretos que podemos reconocer en todos los organismos. El criterio de homología empleado en morfometría es igualmente aplicable a las intersecciones de las estructuras (suturas) y a sus extremos. La cobertura adecuada es necesaria para poder detectar cambios de forma, por lo que son necesarios *landmarks* que den cuenta de esta información. La replicabilidad refiere a seleccionar *landmarks* que puedan ser localizados y reubicados con el mínimo error posible.

Bookstein (1991) planteó una clasificación de *landmarks* en tres categorías: 1, 2 y 3. Este autor considera como Tipo 1 a aquellos puntos de referencia óptimos, Tipo 2 a puntos más

problemáticos y Tipo 3 a aquellos que no podría considerárselos *landmarks* en absoluto. Según dicha clasificación los *landmarks* se definen en base a los siguientes criterios:

Tipo 1: yuxtaposición de tejido: incluye puntos donde tres estructuras coinciden (e.g. suturas óseas);

Tipo 2: puntos de máxima curvatura u otros procesos locales: incluyen extremidades de procesos y valles de invaginaciones; y

Tipo 3: puntos extremos: están relacionados con distancias máximas medidas en una estructura, así como también las coordenadas usadas para describir contornos. Debido a la naturaleza de los *landmarks* de tipo 3, Bookstein (1997) ha revisado su clasificación de 1991 y posteriormente los ha denominado *semilandmarks*.

Esta clasificación se basa en dos aspectos relacionados entre sí: uno es que los puntos deben estar definidos localmente y el otro criterio es el grado en el que se definen localmente determina su clasificación. Los *landmarks* utilizados en este trabajo fueron mayoritariamente de tipo 3 (42), seguidos por los de tipo 1 (25) y finalmente 2 (17).

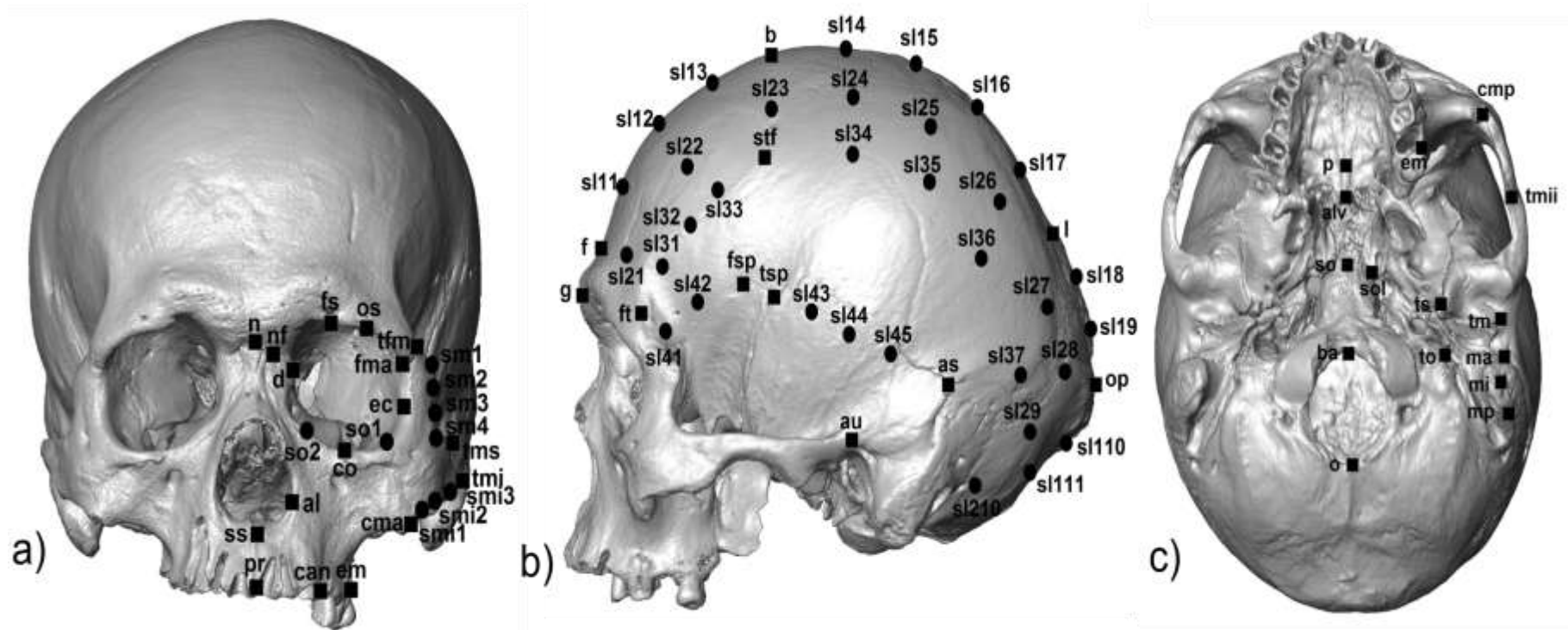


Figura 7.1. Totalidad de landmarks y semilandmarks seleccionados y registrados en el presente estudio, divididos por región: esqueleto facial (a), bóveda (b) y base craneana (c). Nótese que en la base craneana se muestran las ubicaciones de los puntos p, alv, em, cmp y tmii que corresponden al esqueleto facial. Las referencias de los puntos se encuentran en el Apéndice 1.

7.2.5 Semilandmarks

Los *semilandmarks* describen curvas o superficies entre puntos de referencia fijos, tales como las bóvedas o crestas (Bookstein 1996b; Gunz et al. 2004, 2005). El concepto de *semilandmarks* fue definido por Bookstein (1991) y se aplicó por primera vez en datos del contorno en dos dimensiones del cuerpo calloso en humanos (Bookstein 1997). Los primeros trabajos registraban estos puntos como si fuesen *landmarks* denominándolos "puntos extremos" o Tipo 3 (Bookstein 1991) con definiciones como "el más anterior" o "el más externo".

La posición de estos puntos es ambigua en una dimensión, aquella paralela a la tangente (Gunz et al. 2005), es decir que sólo la variación perpendicular al contorno tiene información acerca de las diferencias entre los individuos y grupos (Bookstein 1997; Bookstein et al. 2002). Debido a esto se considera que las curvas o contornos son homólogos entre los individuos, aunque no necesariamente sus puntos individuales lo sean (Bookstein et al. 2002).

El método de *semilandmarks* permite registrar estructuras homologas que son representadas mediante coordenadas a lo largo de curvas y superficies. El número de *semilandmarks* debe ser el mismo en cada una de las curvas o superficies registradas en cada individuo y deben ubicarse en el mismo orden relativo con respecto a la otra. Después de eliminar las diferencias tangenciales entre los individuos, la información sobre la variación en forma a partir de los *semilandmarks* está restringida a direcciones perpendiculares al objeto de estudio. Este enfoque permite la combinación de *landmarks* con *semilandmarks* en el mismo análisis estadístico, siendo una herramienta que mejora la representación de la estructura estudiada, complementando la información de los *landmarks*.

En este trabajo, los *semilandmarks* fueron colocados a lo largo de suturas craneofaciales y de bordes óseos (Perez y Monteiro 2009). Los *semilandmarks* fueron desplazados a lo largo de las

curvas, reduciendo al mínimo la distancia entre los puntos, hasta que coincidieron con las posiciones de los puntos correspondientes a lo largo del contorno en la configuración de referencia (Adams et al. 2004). Se registraron las curvas mediante el Microscribe de manera que el comienzo y el final de cada curva está dado por *landmarks* tipo 1 o tipo 2 (Bookstein 1991; Bookstein et al. 2002). Posteriormente, se llevaron a cabo un conjunto de rutinas a través del paquete Geomorph (Adams y Otárola-Castillo 2013) a los fines de eliminar la variación dada por las diferencias tangenciales entre puntos en diferentes individuos. Dicho método alinea los puntos por medio del criterio denominado proyección perpendicular o distancia Procrustes mínima, el cual minimiza la distancia Procrustes entre cada espécimen y la referencia (Andresen et al. 2000; Bookstein et al. 2002; Sheets et al. 2004).

7.2.6 Superposición de Procrustes

Las coordenadas de forma o coordenadas Procrustes se obtuvieron mediante el uso de una extensión del método de Superposición Procrustes Generalizado (GPS) (Bookstein 1991). Este método alinea las configuraciones de *landmarks* y *semilandmarks*, y estandariza la información sobre el tamaño, la posición y la orientación de las coordenadas cartesianas, y también las diferencias tangentes a un contorno en el caso de *semilandmarks* (Bookstein 1991, 1997; Gunz et al. 2005; Perez et al. 2006).

La superposición Procrustes iguala a 1 el tamaño centroide de los objetos analizados, y como función de ajuste de las coordenadas originales, define un espacio de forma que se aproxima a un espacio no euclidiano denominado espacio de forma de Kendall (Rohlf 1999; Slice 2001). Dado que las propiedades matemáticas de este espacio de forma son sumamente complejas, una alternativa es aproximarse al mismo a través del denominado espacio tangente usado en los análisis estadísticos que tiene una geometría euclidiana. Este espacio se obtiene de la

proyección de las coordenadas en un espacio de forma de Kendall sobre un vector lineal tangente al mismo. La intersección de los dos espacios se corresponde con el consenso o configuración de referencia -también definida como la configuración media de *landmarks* después del alineamiento de los especímenes (Rohlf 1996)-. Resulta importante señalar que, al analizar muestras con relativamente poca variación, las diferencias entre ambos espacios es escasa o nula (Rohlf 1996, 1999; Slice 2001).

El método de superposición Procrustes, desarrollado originalmente para el análisis de datos de *landmarks*, ha sido estudiado para el análisis morfométrico de contornos (Bookstein 1997; Bookstein et al. 2002; Sheets et al. 2004). Como señalamos más arriba, cuando los contornos son digitalizados como puntos discretos, se adiciona una operación al método de Procrustes Generalizado para minimizar la variación tangente a la curva y, de este modo, obtener un conjunto de puntos denominados *semilandmarks*. En este caso, como se mencionó anteriormente, los puntos individuales no son considerados homólogos de estructura a estructura y sólo la variación perpendicular al contorno tiene información acerca de las diferencias entre especímenes y grupos (Bookstein 1997; Bookstein et al. 2002). Una vez eliminada la información sin interés morfométrico (posición, escala, orientación y variación tangente a un contorno para *semilandmarks*), lo que queda es la variación en forma. En este trabajo, los puntos fueron alineados por medio del criterio denominado proyección perpendicular o distancia Procrustes mínima, el cual minimiza la distancia Procrustes entre cada espécimen y la referencia (Andresen et al. 2000; Bookstein et al. 2002; Sheets et al. 2004).

7.3 Variables Ecológicas

El concepto de nicho ecológico permite abordar los requerimientos de una especie para sobrevivir en un determinado ambiente (Grinnell 1917; Hutchinson 1957) así como también los

impactos que esta especie produce (Elton 1927; Mac Arthur y Levins 1967). El nicho definido siguiendo a Hutchinson (1957) es una región de un hiperespacio de n-dimensiones, entendidas como el número (n) de factores limitantes para cada organismo. Entendido de esta manera, el espacio ocupado dentro del hipervolumen de n-dimensiones constituye el rango de condiciones en las que un organismo puede existir (Hutchinson 1965, 1978). Esta aproximación a la idea de nicho como hipervolumen de n-dimensiones provee un concepto cuantitativo que a su vez brinda una manera útil de definirlo. Las dimensiones del nicho ecológico multidimensional de Hutchinson que serán abordadas en el presente trabajo son la temperatura y la dieta, a través de dos dimensiones: composición y dureza.

7.3.1 Temperatura

La temperatura ha sido una variable ecológica ampliamente estudiada en relación a la variación morfológica, y diversos trabajos han encontrado una estrecha relación entre masa corporal, proporción de las extremidades, tasas metabólicas basales y temperatura media anual ó latitud (Roberts 1953; Beals et al. 1984; Ruff 1994; Frisancho 1996; Katzmarzyk y Leonard 1998; Roseman y Weaver 2004; Relethford 2004; Harvati y Weaver 2006; Smith et al. 2007, Betti et al. 2009). En general estos trabajos intentan poner a prueba las "reglas" de Bergmann (1847; existencia de una relación inversa entre tamaño corporal y temperatura del hábitat en poblaciones de la misma especie) y Allen (1877; tendencia a que en los ambientes de climas fríos los individuos tengan extremidades más cortas que en los climas cálidos), planteada para mamíferos y aves, indagando si son o no aplicables a la variación morfológica en poblaciones humanas. Esta diferencia responde a procesos adaptativos que resultan en una relación entre superficie y masa menor para los climas fríos que para los climas cálidos (Katzmarzyk y Leonard 1998). En lo que respecta a la relación entre variación craneofacial

y temperatura, en términos de tamaño, los individuos con cráneos de mayor longitud se encuentran en climas fríos (Beals et al. 1984; Katzmarzyk and Leonard 1998; Roseman 2004; Smith et al. 2007; Hubbe et al. 2009). Asimismo, existe una estrecha asociación entre variables climáticas y forma facial (Harvati y Weaver 2006), de las cuales las variables mayormente correlacionadas son el ancho facial y las medidas que describen las aperturas nasal y orbitaria (Betti et al. 2009).

Se analizó la relación entre variación morfológica y variación en la temperatura

utilizando mapas del Servicio Meteorológico Nacional (www.smn.gov.ar). Se realizó una regresión lineal simple a partir de las 12 muestras de la escala macro-regional, entre variables morfométricas de tamaño, forma y forma total, temperatura media anual y temperatura mínima anual. Los valores de R^2 se encuentran cercanos a cero, entre un rango de 0.1-0.003 (Tabla 7.3), y la distribución de las muestras no se ajusta a la recta de regresión sino que se presentan dispersas (Figura 7.2). Por tanto, los resultados permitieron afirmar que no existe asociación entre las variables morfométricas y las de temperatura.

Tabla 7.3. Resultados de regresión lineal entre variables morfométricas y temperatura.

Variables	R^2	p
TC/T° media	0.003	0.862
Forma/T° media	0.183	0.166
Forma total/T° media	0.027	0.612
TC/T° mínima	0.034	0.566
Forma/T° mínima	0.059	0.448
Forma total/T° mínima	0.03	0.591

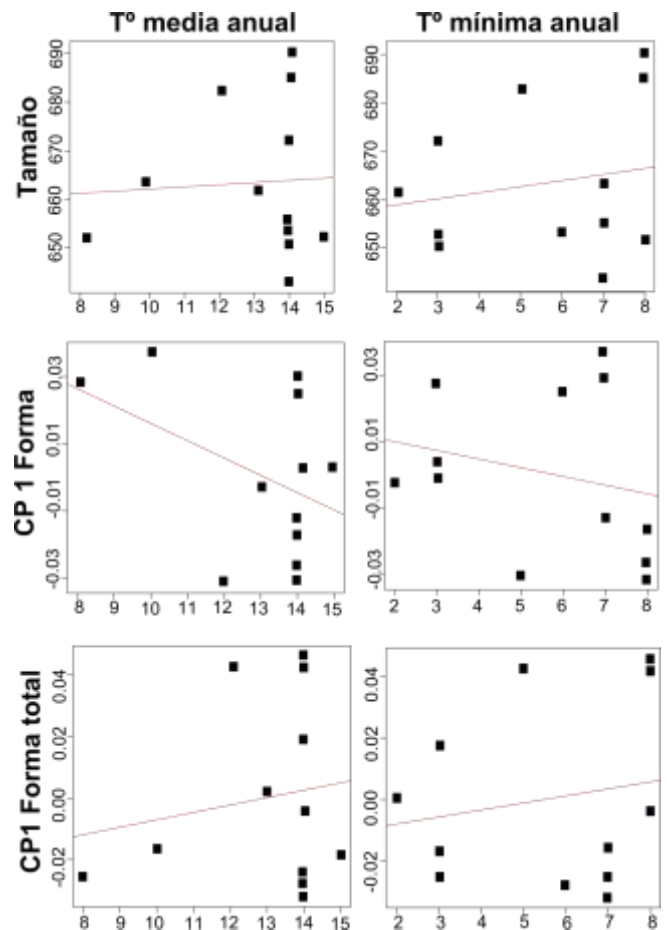


Figura 7.2. Regresiones entre variables morfométricas y de temperatura.

Estos resultados coinciden con estudios previos en la región que plantean que no existe asociación entre temperatura y variación craneana (Perez y Monteiro 2009; Perez et al. 2011).

7.3.2 Dieta

La dieta fue abordada a través de dos componentes, la carga masticatoria que fue evaluada mediante cálculos de fuerza de mordida, y la composición que fue evaluada a través de dos variables independientes comúnmente utilizadas en los estudios arqueológicos y bioarqueológicos: caries y datos de isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$). Si bien las caries informan acerca de los carbohidratos consumidos, los datos de isótopos considerados (colágeno $\delta^{13}\text{C}$) informan sobre la fracción proteica de la dieta. Por esta razón consideramos estas variables por separado, ya que proporcionan información independiente y complementaria entre sí.

7.3.2.1 Fuerza de Mordida. Se estimó la fuerza de mordida (FM) usando una combinación de dos modelos basados en la mecánica de palanca y la anatomía craneana, propuestos por Kiltie (1984) y Thomason (1991). Estos modelos fueron planteados en mamíferos como *Didelphis virginiana* (omnívoro), y varias especies de *Canidae* y *Felidae* (carnívoros), y fueron realizados a partir de medidas morfométricas tradicionales. Por este motivo, se introdujeron algunas modificaciones para adaptar dichos modelos a la anatomía del cráneo humano y a la morfometría geométrica en 3D empleada en el presente trabajo. Estos modelos permiten inferir la fuerza de mordida usando: (a) una estimación del tamaño de los principales músculos aductores de la mandíbula: el temporal y el complejo de músculos masetero-pterigoideo medio, (b) medidas aproximadas de los brazos de los músculos alrededor de la articulación temporomandibular (ATM), y (c) los brazos del segundo molar (M^2) sobre dicha articulación (ATM).

Aunque estos modelos coinciden en la definición y el cálculo de (c), se diferencian marcadamente en la definición y estimación de (a) y (b). Según Ellis y colegas (2008), los mencionados modelos son aproximaciones exploratorias cuyos principales supuestos son: (1)

que la sección transversal fisiológica de los músculos, que tienen una arquitectura 3D compleja, puede simplificarse, (2) que los músculos se contraen lateralmente con igual fuerza, y (3) que se puede ignorar la reacción de la dentición que normalmente modula la fuerza de mordida.

Cuando se consideran las áreas de los músculos (a) comparativamente, en el modelo Kiltie (1984) la estimación del tamaño del músculo temporal es realizada en la norma lateral del cráneo, asumiendo que el área del rectángulo que representa la ubicación aproximada del músculo masetero es proporcional a su tamaño. Por el contrario, en el modelo de Thomason (1991), la estimación del área de ambos músculos es realizada en sección transversal, en norma superior, para calcular el tamaño del músculo temporal, y a partir de la norma basal para calcular el tamaño del músculo masetero. Thomason añade un factor de 2 bajo el supuesto que ambos lados se contraen al máximo (Ellis et al. 2008). En el presente trabajo, se utilizó una combinación de ambos métodos, ya que el registro de puntos en 3D permitió capturar no sólo el área, sino también el volumen de los músculos (Figura 7.3). De esta manera, se registraron *landmarks* y *semilandmarks* teniendo en cuenta que el músculo temporal se origina en la fosa temporal e incluye los huesos frontal, parietal y temporal, se inserta en la apófisis coronoides y el borde anterior de la rama de la mandíbula; mientras que el músculo masetero se origina en la apófisis cigomática del maxilar superior, las superficies medial e inferiores del arco cigomático y se inserta en la superficie lateral de la apófisis coronoides y la rama y el ángulo de la mandíbula. Así se definieron áreas para los músculos temporal (aTt) y masetero (aMt) y se calculó el centroide de las mismas.

Como anteriormente se mencionó, cada modelo determina los brazos de los músculos alrededor de la ATM de manera distinta (b). En este trabajo, se siguió la propuesta de Thomason (1991). De acuerdo con esto, se asumió que la dirección de cada vector de fuerza actúa

perpendicularmente al plano del área muscular, a través de su centroide. Los brazos palanca de cada vector (m , t), fueron definidos como la distancia entre el centroide de cada músculo (masetero: M_t ; temporal: T_t) y la ATM. El tamaño centroide de cada área muscular fue calculado considerando los puntos anatómicos que se muestran en la Figura 7.3.

Por último, el brazo del segundo molar (M^2) sobre la ATM (c), no difiere en los modelos de Kiltie (1984) y Thomason (1991), y se define en los mencionados modelos, como la distancia entre la ATM para el canino y para el segundo molar. Sin embargo, en el presente trabajo, a diferencia de los modelos mencionados anteriormente, la dentición anterior fue subestimada y no se incluyó en los cálculos debido a que en los seres humanos, su función principal es la de cortar y desgarrar y no para masticar como la función de los molares. Los dientes fueron inspeccionados para evaluar su uso paramasticatorio, pero no se encontró ninguna evidencia de aplicaciones de este tipo. Además, en lugar de utilizar el punto de intersección entre P^4 y M^1 en el maxilar, ó el mandibular M_2 como realiza Kiltie (1984), en este trabajo, la palanca fue estimada en la intersección entre el M^2 y M^3 (que corresponde al punto em=ectomolar) en el maxilar superior (M_o).

Resumiendo, la fuerza de mordida fue calculada a partir de medidas del cráneo para estimar las áreas de los músculos masetero y temporal, las fuerzas de palanca m y t sobre la ATM, y el brazo de palanca de la ATM a la zona de mordida (M^2) (véase la Fórmula 1). Aunque existen diferencias en los modelos de Kiltie (1984), Thomason (1991) y algunas de las modificaciones adaptadas al cráneo humano introducidas aquí, en términos generales la fórmula de cálculo es ligeramente la misma:

$$[\text{Fórmula 1}] FM = [(aM_t * m) + (aT_t * t)] / M_o$$

donde aM_t y aT_t son el tamaño centroide de los músculos masetero y temporal estimadas a partir

de los puntos de referencia en la Figura 7.3, m y t son los brazos de palanca desde el centroide de los músculos masetero y temporal a la ATM, y M_o es el brazo de palanca de la ATM a la zona de mordida (M^2).

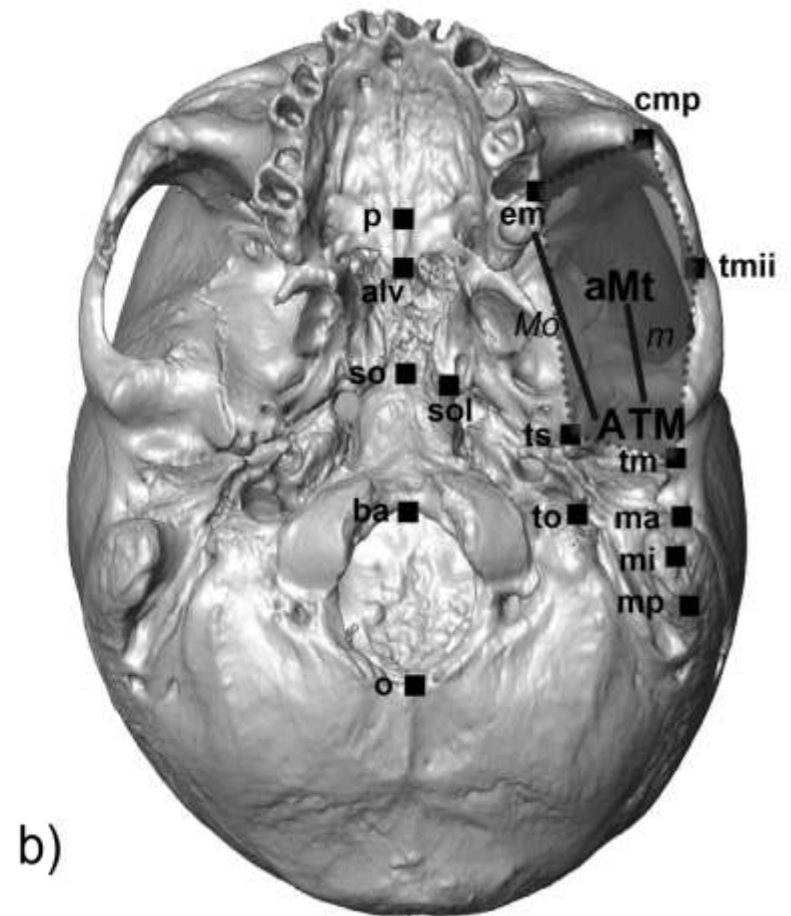
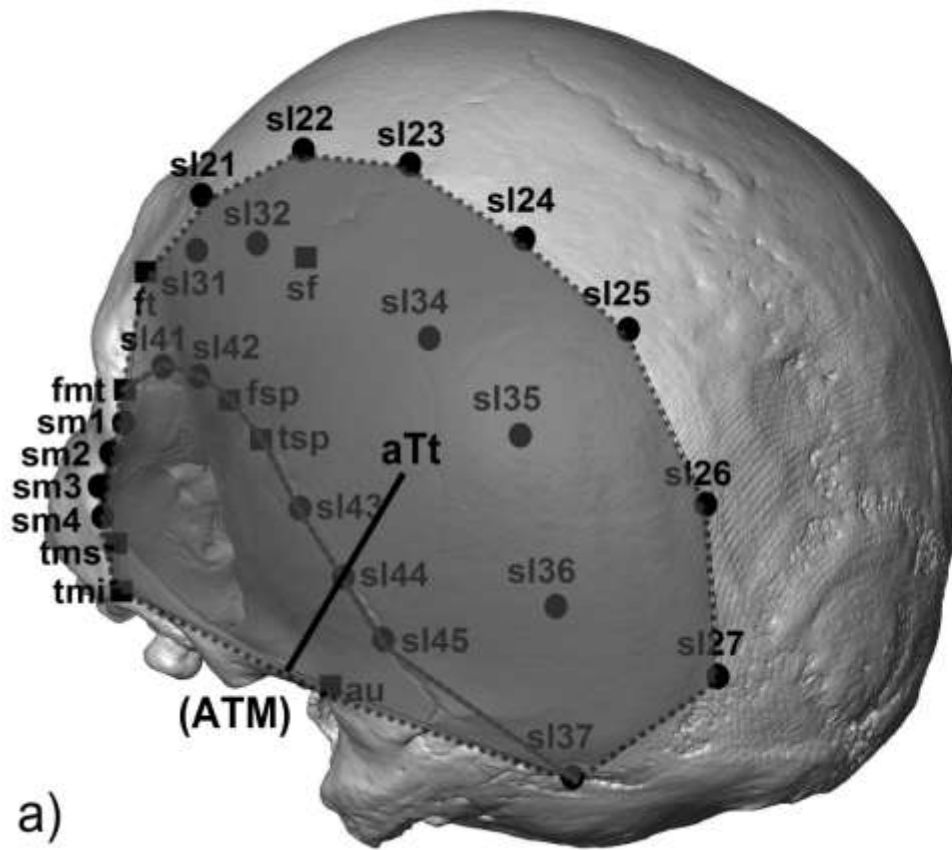


Figura 7.3. Estimación de los músculos temporal (a) y masetero (b). Referencias: ATM=articulación temporo-mandibular; aTt, aMt=tamaño centroide de los músculos masetero y temporal, estimados a partir de los puntos de referencia que engloban el área sombreada de cada músculo; m, t=brazos de palanca desde el tamaño centroide de los músculos masetero y temporal a la ATM; Mo=brazo de palanca de la ATM a la zona de mordida (M^2). Las referencias de los puntos se encuentran en el Apéndice 1.

7.3.2.2 Caries. Las caries dentales son puntos ó regiones de coloración oscura y superficies erosionadas que se encuentran sobre el esmalte, dentina e incluso cavidad pulpar de los dientes. Son el resultado de un proceso de desmineralización en los tejidos del diente debido a la producción de ácidos orgánicos a partir de la fermentación bacteriana (por ejemplo, *Streptococcus mutans*) como producto de la ingesta de carbohidratos en la dieta (Larsen 1987; Larsen et al. 1991; Mc Hug 1970; Hillson 2008). Una amplia literatura dental documenta la estrecha relación entre las caries y la cantidad de hidratos de carbono, azúcar, y alimentos adherentes que se consumen en la dieta (Turner II 1979; Larsen et al. 1991; Lukacs 1992; Larsen 1997). Por lo tanto, el análisis de caries proporciona información acerca de la proporción de la ingesta de hidratos de carbono, y es de esta manera, una valiosa fuente de información para la reconstrucción de los hábitos alimentarios en poblaciones prehistóricas (Walker 1978). En este trabajo, la presencia de lesiones cariosas fue registrada siguiendo las recomendaciones de Buikstra y Ubelaker (1994). Luego, se calculó el Índice de Caries (IC) como una función entre el número de dientes con caries y el número total de dientes disponibles (Hillson 2001).

Dado que la prevalencia de caries en una muestra podría verse afectada por el grado de desgaste dental, este último se registró con el fin de obtener un control indirecto de la cuantificación de las lesiones cariosas. El desgaste dental es un proceso de continua y larga duración que resulta del contacto mutuo de las coronas opuestas, así como de su contacto con los alimentos o el material abrasivo incorporado en los alimentos (Smith 1984), que pueden eliminar las fisuras de los molares en erupción antes de que se conviertan en caries (Hillson 2000). Teniendo en cuenta la secuencia de erupción natural de los molares permanentes en las que hay un intervalo aproximado de 6 años entre las erupciones de los primeros, segundos y terceros molares en todas las poblaciones humanas, es posible derivar con

confianza, una estimación del desgaste independiente de la edad (Scott y Turner II 1988). De acuerdo con esto, se estimaron las tasas de desgaste basándose en el grado de desgaste a partir de la escala ordinal propuesta por Scott (1979) para M¹ y M². Los molares que no presentaron desgaste (puntaje 0) o que tenían pérdida total de esmalte (puntaje 10) fueron excluidos del análisis. Se aplicó un análisis de ejes principales para estimar las tasas de desgaste entre M¹ y M². La pendiente obtenida (Tabla 7.4) se utilizó como un indicador de la relación entre los molares adyacentes, y por lo tanto, de la tasa de desgaste (Scott y Turner 1988).

Se exploró la relación entre estas variables mediante un análisis de correlación. Los resultados muestran dos ejes de variación independiente para IC y desgaste dental (Tabla 7.4), lo que significa que las caries no están relacionadas con el desgaste dental ($r=-0.28$). Por el contrario, el IC se asocia con la latitud, cuyos valores más altos se producen en los grupos NOA y Pampa, valores intermedios en las muestras de COA, y los valores más bajos en el grupo SP/NP. Por el contrario, el desgaste dental no sigue un patrón geográfico, presentando los valores más altos en el sur de San Juan y las muestras del sur de Mendoza, y los valores más bajos en la muestra del valle del Chubut, norte de Mendoza y la Quebrada Yacoraite.

Tabla 7.4. Resultados del análisis de ejes principales para estimar la relación entre IC y desgaste dental.

Grupos	r ²	p	Intercepto	Pendiente	Angulo
QY	0.89	0	0.089	0.752	36.955
Van	0.6	0.01	3.234	0.659	33.407
Pu	0.5	0	3.287	0.554	29.029
VCh	0.27	0.05	9.453	0.338	18.707
QH	0.8	0	-6.86	1.17	49.482
Pa	0.52	0	-1.685	0.902	42.053
SJ	0.43	0	-6.498	1.172	49.54
NM	0.65	0	0.546	0.685	34.412
SM	0.68	0	-10.76	1.121	48.29
SB	0.72	0	-2.03	0.86	40.702
VN	0.55	0	-19.64	1.485	56.054
Chu	0.44	0.01	3.681	0.617	31.68

7.3.2.3 Isótopos estables del carbono. Los análisis de isótopos estables de las fracciones inorgánicas y orgánicas de hueso son un buen registro de la ingesta alimentaria y contribuyen a evaluar el papel de los diversos alimentos: vegetales (C_3 o C_4), los animales terrestres en diferentes niveles tróficos, animales marinos como mariscos, peces y mamíferos, y los recursos de agua dulce. En particular, los valores de los isótopos de carbono de proteínas de origen animal, tales como el colágeno en el hueso, reflejan predominantemente el componente proteico de la dieta (Ambrose y Norr 1993). Por lo tanto, la composición química del hueso humano es otra evidencia valiosa para los estudios de la dieta de las poblaciones humanas prehistóricas (Schwarcz y Schoeninger 1991; Ambrose y Krigbaum 2003). Los resultados isotópicos que se obtienen en hueso representan la media de la dieta durante los últimos 5 a 7 años de vida de un individuo (Tykot 2006). En lo que respecta a alimentos de origen vegetal, en líneas generales, se considera que valores de colágeno $\delta^{13}C$ cercanos a $-21,5\%$ sugieren un mayor consumo de recursos C_3 , mientras que valores de colágeno $\delta^{13}C$ cercanos a $-7,5\%$ sugieren el consumo de especies C_4 como el maíz (Tykot 2006). Los valores intermedios expresan una dieta mixta, producto de la combinación de ambos tipos de recursos.

Debe tenerse en cuenta que los valores de isótopos varían de acuerdo a la ecología isotópica particular de cada región, por lo que constituyen guías generales para interpretar los valores que se obtienen de los restos óseos humanos. Es decir, los datos isotópicos que se obtienen de los restos óseos humanos deben ser interpretados en el contexto de los valores de los alimentos potencialmente consumidos en una región determinada. La razón de esto es principalmente que los valores isotópicos de las muestras humanas no tienen un significado dietario preciso *per se*. Como el colágeno óseo se produce principalmente a partir de proteínas de la dieta, un valor $\delta^{13}C$ de -14 ‰ a partir de una muestra humana indica una señal enriquecida, pero esto

puede sugerir el consumo de una cierta cantidad de proteína a partir de algunos herbívoros terrestres que consuman plantas C_4 . Por lo tanto, las interpretaciones se deben ajustar mediante la comparación de los valores isotópicos humanos en el contexto de la ecología isotópica de la región abordada (Barberena 2012).

En este sentido, previo a los análisis, se consideraron los datos publicados de colágeno $\delta^{13}C$ de los principales herbívoros terrestres consumidos en las regiones aquí estudiadas: los del NOA a partir de datos de *Lama glama* (Yacobaccio et al. 2009), y los de COA y SP/NP a partir de *Lama guanicoe* (Barberena et al. 2009). Los resultados indican una amplia gama de valores en un rango de -16 a -22 para NOA, un rango de -14 a -19 para COA, y valores entre -17 a -24 para SP/NP.

A continuación se grafican por región geográfica (NOA, COA, SP/NP), los valores isotópicos medios de colágeno $\delta^{13}C$ obtenidos sobre restos óseos humanos contra estos mismos valores corregidos por los valores de $\delta^{13}C$, obtenidos a partir de herbívoros terrestres de cada región (Figura 7.4).

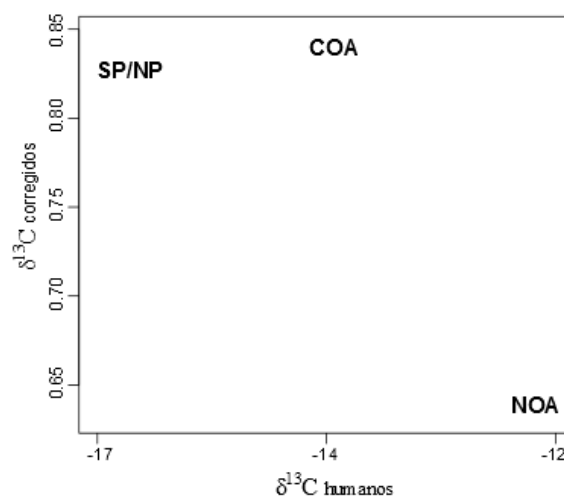


Figura 7.4. Gráfico de $\delta^{13}C$ de muestras de restos óseos humanos y $\delta^{13}C$ corregidos por los valores de $\delta^{13}C$ de herbívoros de cada región.

Si bien se puede observar que se mantiene una relación entre los valores de isótopos de

SP/NP y el NOA, con valores más bajos de $\delta^{13}\text{C}$ en restos óseos humanos en SP/NP y valores enriquecidos en el NOA, no sucede lo mismo con el COA. Esta muestra exhibe valores intermedios de $\delta^{13}\text{C}$ para restos óseos humanos, pero los valores corregidos se encuentran notablemente enriquecidos, asemejándose esta muestra a la de SP/NP (Tabla 7.5). Esta señal isotópica enriquecida de la muestra del COA, es resultado de los alimentos consumidos por los guanacos de la región, que ocupan diferentes pisos altitudinales con variaciones en la frecuencia de gramíneas C_4 (Barberena et al 2009). Esta información es relevante para la evaluación isotópica de los huesos de humanos que pueden estar enriquecidos por el consumo de este tipo de recurso.

Tabla 7.5. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ de muestras de restos óseos humanos, $\delta^{13}\text{C}$ de muestras de restos óseos de herbívoros locales, y $\delta^{13}\text{C}$ corregidos ($\delta^{13}\text{C}$ de muestras de restos óseos humanos/ $\delta^{13}\text{C}$ de herbívoros de cada región).

	$\delta^{13}\text{C}$ humanos	$\delta^{13}\text{C}$ herbívoros	$\delta^{13}\text{C}$ corregido
NOA	-12	-19	0.631578947
COA	-14	-16.5	0.848484848
SP/NP	-17	-20.5	0.829268293

En el presente trabajo, para 11 de 12 las muestras analizadas, se obtuvieron valores de isótopos estables de los datos previamente publicados (Tabla 7.6). Los datos isotópicos de Quebrada de Yacoraite, Quebrada de Humahuaca, la Puna y el Valle de Andalgalá se obtuvieron de Killián Galván y Samec (2013), los del norte y el sur de Mendoza, de Gil y colaboradores (2010, 2011), los del Valle del Río Negro y de Chubut de Béguelin (2011) y Gordón (2011), los de Pampa, de Berón y colaboradores (2009), y los de San Blas, de Bernal y colaboradores (2008). Para la muestra de San Juan, se obtuvo en parte de Gil y colaboradores (Gil et al. 2006b, 2014), y también se realizó la determinación de fechados radiocarbónicos (AMS) e isótopos en el *Arizona Radiocarbon AMS Facility* (Universidad de Arizona) a partir del colágeno de fragmentos de hueso de la costilla de seis individuos provenientes de distintos sitios (Jachal, Calingasta, La Majadita). La estimación paleodietaria se realizó a través del análisis de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ utilizando la misma muestra de hueso. Sin embargo, fueron empleados sólo los valores de colágeno $\delta^{13}\text{C}$ debido a que existe una mayor disponibilidad de este tipo de datos para todas las muestras aquí estudiadas (ver Capítulo VI. Materiales, Tabla 6.5).

Tabla 7.6. Información de Fuerza de Mordida, $\delta^{13}\text{C}$ e Índice de Caries por muestra de restos óseos humanos.

Región Geográfica	Muestra	Abrev.	FM	$\delta^{13}\text{C}$	IC (%)
Noroeste de Argentina (NOA)	Quebrada de Yacoraite	QY	314.3	-11.2	15
	Valle de Andalgalá	AnV	333.8	-12.4	13.1
	Puna	Pu	321.3	-15.8	12.16
	Valles Calchaquíes	CalV	334.9	-11.8	9.34
	Quebrada de Humahuaca	QH	316.6	-11.2	12.5
	San Juan	SSJ	385.2	-13.3	10
Centro Oeste de Argentina (COA)	Norte de Mendoza	NM	311.5	-14.8	2.75
	Sur de Mendoza	SM	381.7	-16.6	3.87
Sudeste de Pampa/ Noreste de Patagonia (SP/NP)	San Blas	SB	340.4	-16.9	1.1
	Pampa	Pa	330	-16.5	9.8
	Valle del Río Negro	NV	373.3	-18	0.9
	Valle del Río Chubut	ChV	289.9	-16.6	3.5

7.4 Análisis estadísticos comparativos

Con el fin de poner a prueba las hipótesis enumeradas en el capítulo V de este trabajo de tesis (Capítulo V. Objetivos e Hipótesis), se realizaron una serie de análisis estadísticos comparativos. De esta manera, se describió la variación de los datos morfométricos (Análisis de Componentes Principales) y su tasa de cambio (Prueba de Lynch), la variación de los datos ecológicos (Estadística descriptiva), la variación espacial de las variables morfométricas y ecológicas (Correlogramas y m_{12} de Procrustes), y la asociación entre las variables morfológicas y ecológicas considerando el espacio geográfico (Regresiones espaciales y MANOVA). A continuación se describen las representaciones gráficas utilizadas, los análisis de la variación morfológica, de las variables ambientales y de la asociación entre las variables morfológicas y ecológicas considerando el espacio geográfico.

7.4.1 Representaciones gráficas

Se procedió a utilizar distintas representaciones gráficas en los casos en que fuese posible para describir e interpretar visualmente los resultados de los análisis realizados. Las representaciones gráficas utilizadas fueron *scatterplots*, *boxplots*, *wireframes* y mapas 2D.

7.4.1.1 Scatterplot. Este gráfico constituye un diagrama que permite exhibir valores de dos variables provenientes de un conjunto de datos a través de la utilización de coordenadas cartesianas. Se puede presentar la distribución de la totalidad de los datos ó de las medias de determinados grupos. Se utilizó para: (a) graficar la variación de las muestras a lo largo de los dos primeros componentes principales de forma y forma total en todas las escalas, permitiendo analizar la distribución de las mismas entre los extremos de variación así como evaluar el grado de asociación de las muestras entre sí, (b) evaluar la asociación

entre $\delta^{13}\text{C}$ e IC en todas las escalas, (c) explorar la distribución de las variables ecológicas IC y $\delta^{13}\text{C}$ en la escala micro-regional. Fueron realizados con MorphoJ (Klingenberg 2011) y con R (Team R 2012).

7.4.1.2 Boxplot. El *boxplot* ó gráfico de caja es una técnica descriptiva que permite representar gráficamente los valores numéricos a través de sus cuartiles en los distintos grupos de muestras utilizados. Los diagramas de caja representan diferencias entre grupos sin hacer ninguna suposición sobre la distribución estadística subyacente. Las separaciones entre las diferentes partes del cuadro indican el grado de dispersión y asimetría en los datos, y permiten identificar valores atípicos. Los gráficos de caja también pueden tener líneas que se extienden verticalmente desde las cajas (denominados bigotes) que indican la variabilidad fuera de los cuartiles superior e inferior. Se utilizaron para graficar: (a) la variación de los valores de TC del cráneo completo en las 3 escalas espaciales, y (b) la variación de los valores de FM también en todas las escalas. Fueron realizados con el programa R (Team R 2012).

7.4.1.3 Wireframe. El *wireframe* es un gráfico elaborado a partir de los puntos originalmente registrados que se unen mediante líneas rectas con el fin de representar la forma de la estructura. Estos gráficos muestran la variación entre una forma consenso generada a partir de la variación de todas las muestras, la cual se exhibe en color claro, y la variación a lo largo del primer componente principal que se encuentra superpuesta a la anterior y se exhibe en un color oscuro. Se realizaron para evaluar los cambios de forma a partir del primer componente principal en los análisis morfológicos de todas las escalas espaciales. Fueron realizados con MorphoJ para cada análisis morfológico (Klingenberg 2011).

7.4.1.4 Mapa 2D. Las variables ecológicas (IC, $\delta^{13}\text{C}$, FM) fueron representadas mediante mapas 2D,

que permiten analizar la distribución espacial de las variables estudiadas. Empleando las coordenadas geográficas (latitud y longitud) y los datos de las variables ecológicas y morfológicas, se obtuvieron dichos mapas a partir de las matrices de datos. Estos mapas incluyen una gradación de colores que representa los valores que adquiere la variable de interés para visualizar su distribución espacial. Los mapas 2D fueron realizados con el programa SAM (Rangel et al. 2010).

7.4.2 Métodos para el análisis de la variación morfológica

La variación morfológica fue analizada a través del análisis de componentes principales y la tasa de cambio de dicha variación, a través de la Prueba de Lynch.

7.4.2.1 Análisis de Componentes Principales (ACP).

El análisis de componentes principales es el método estadístico multivariado más ampliamente utilizado debido a que constituye una herramienta para sintetizar los datos de variables múltiples (Johnson 2000). Este análisis permite resumir en pocas dimensiones la mayor parte de la variabilidad de la matriz de dispersión de un gran número de variables. Asimismo, la representación gráfica de los componentes principales permite ayudar a identificar los datos *outliers*¹.

Se calculan un nuevo conjunto de variables no correlacionadas, conocidas como componentes principales, a partir del conjunto previo de variables respuesta que no se encontraban correlacionadas. El mismo se puede realizar sobre una matriz de varianza-covarianza de las muestras o una matriz de correlación, en función de la escala de medida de los datos presentes. En morfometría se utiliza la matriz de varianza-covarianza. A continuación se proyectan los objetos en un plano preservando las distancias euclidianas entre los mismos en el espacio multidimensional de las

variables originales. Los componentes principales son las nuevas variables creadas a partir de la rotación de los ejes de variación, usando al *centroide* de los elementos como pivote. El primer eje principal es una línea que pasa a través de la mayor dimensión de la elipse de concentración que describe la distribución. Del mismo modo, los siguientes ejes principales, ortogonales entre sí, pasan a través de las siguientes mayores dimensiones de la elipse de p-dimensiones. Estas nuevas variables que resumen las variables originales, pueden utilizarse para representar la similitud entre objetos o como nuevas variables en análisis posteriores. Cabe destacar que en morfometría geométrica se denomina *Relative Warps* (RW) a los componentes principales (CP) siempre que son calculados sobre matrices de varianza-covarianza.

El análisis de componentes principales presenta una serie de propiedades que lo convierten en un instrumento poderoso para el análisis de datos biológicos. En primer lugar los componentes principales son ortogonales entre sí, es decir se corresponden con direcciones linealmente independientes en la concentración elipsoide de la distribución de los objetos. Asimismo, los componentes se ordenan por la cantidad de variación explicada. Finalmente, debido a las anteriores propiedades, un análisis de componentes principales puede resumir en unas pocas dimensiones la mayoría de la variabilidad de una matriz de dispersión de un gran número de datos.

Se realizaron análisis de componentes principales (ACP) con varios propósitos:

- (a) Se generaron ejes de mayor variación para determinar el sexo de los individuos (Capítulo VIII. Análisis Preliminares),
- (b) Para detectar la presencia de modificaciones culturales del cráneo con el fin de excluir de los análisis posteriores a aquellos individuos que presentaban variación morfológica como producto de estas prácticas (Capítulo VIII. Análisis Preliminares).

¹ En estadística se considera como *outliers* ó valores atípicos a aquellas observaciones que se encuentran distantes de las otras.

En ambos casos los análisis se llevaron a cabo en cada una de las 12 muestras por separado. Respecto a la determinación del sexo de los individuos a partir de información morfométrica, se seleccionó un conjunto de rasgos que se consideró sexualmente dimórfico (ver Capítulo VIII. Análisis Preliminares) y se analizó la forma total de los individuos mediante la distribución de los mismos a lo largo de los dos primeros componentes principales de forma total graficados. A partir de los agrupamientos generados y de la variación morfométrica a lo largo de los primeros dos componentes se identificó a los individuos como femeninos, masculinos e indeterminados en los casos que quedaron en una posición intermedia. En el caso de las modificaciones culturales del cráneo se empleó un criterio similar para analizar la variación de la forma de la bóveda y la presencia de posibles modificaciones culturales sobre los cráneos de cada muestra. Se procedió a graficar los dos primeros componentes principales de forma y así visualizar la variación a lo largo de los mismos, encontrando desde cráneos sin modificaciones culturales a otros con modificaciones en distintos grados.

(c) Se emplearon análisis de componentes principales para reducir la dimensionabilidad de las variables morfométricas de forma y forma total (Capítulo IX. Resultados). Esto se debe a que el empleo de coordenadas de *landmarks* y *semilandmarks* en 3D resulta en un gran número de variables, el que muchas veces excede el tamaño muestral empleado (Sheets et al. 2006). Los análisis de componentes principales proveen una manera objetiva de encontrar índices para que la variación en los datos pueda ser explicada de la manera más concisa posible (Manly 1994). Entendido de esta forma, los primeros dos o tres componentes principales proveen una buena síntesis de la totalidad de las variables originales, por lo que se utilizaron los primeros tres componentes principales de forma y de forma total en los análisis espaciales realizados a posteriori.

Los análisis de componentes principales se realizaron mediante los programas MorphoJ

(Klingenberg 2011) y R (Team R 2012), al igual que los gráficos que exhiben la distribución de las muestras a partir de los dos primeros componentes. Se realizaron ACP en las escalas macro-regional, regional, y micro-regional para analizar la distribución de las muestras a través de las variables de forma y forma total.

7.4.2.2 Prueba de Lynch. Lynch (1990) propuso un modelo partiendo de una hipótesis nula que plantea la expectativa de variación morfológica, como producto de la acción de procesos evolutivos aleatorios únicamente, para explicar la diversificación morfológica. Se evaluó la magnitud y el patrón de divergencia en tamaño y forma, bajo la influencia de la deriva génica y las mutaciones únicamente, a través de la expectativa neutral para la tasa de divergencia planteada por Lynch (1990). Esta tasa es útil para detectar la acción de procesos direccionales no-aleatorios entre poblaciones que divergieron recientemente (Perez y Monteiro 2009). Esta tasa permite evaluar si la cantidad de divergencia observada es significativamente más baja o más alta que la esperada por la acción de la mutación y la deriva únicamente (Lynch 1990).

En este modelo, la tasa de divergencia Δ (delta) es calculada como:

$$\Delta = \text{var}_E(\ln z) / [t \text{var}_D(\ln z)]$$

donde $\text{var}_E(\ln z)$ y $\text{var}_D(\ln z)$ son las medias cuadrática interpoblacional e intrapoblacional respectivamente calculadas mediante un ANOVA, usando el tamaño centroide (transformado logarítmicamente) y los escores de forma como variables dependientes, y la población de pertenencia como factor de agrupamiento; y t representa la cantidad de generaciones transcurridas en función de los fechados más tempranos y más recientes disponibles para el área.

El rango de valores de delta dentro del cual la variación morfológica se puede interpretar como resultado de la acción de procesos aleatorios como deriva y mutación únicamente es $\Delta = 0.0001-0.01$.

Lynch (1990) propone este rango a partir de una serie de estudios donde se analizaron diversas especies. Si el valor calculado cae por debajo ó por encima del rango propuesto, la diversificación morfológica se atribuye a la acción de factores no-aleatorios estabilizadores o direccionales. Es decir, cuando el valor de delta obtenido es inferior al valor mínimo esperado si la mutación y la deriva génica fuesen los únicos procesos evolutivos actuantes (< 0.0001), se debe a que procesos no-aleatorios han jugado un rol predominante evitando la divergencia fenotípica, mientras que si el valor presenta una tasa inesperadamente alta (> 0.01), implica que hubo una aceleración de la divergencia como producto de la acción de procesos no-aleatorios direccionales (Perez y Monteiro 2009).

En este trabajo se estimó el número máximo de generaciones desde la divergencia (t), considerando a cada generación humana en un tiempo de 28 años (Fenner 2005). Existen evidencias de poblamiento para la región, que se remontan a fines del Pleistoceno (ca. 12.500-13.000 años AP; Borrero 1999; Lanata et al. 2006; Steele y Politis 2009) en el sur de Patagonia, por lo que se puede estimar un número máximo de 464 generaciones (13.000/28) para la divergencia de las poblaciones sudamericanas (considerando una diversificación local de las poblaciones sudamericanas; Moraga et al. 2000; Garcia-Bour et al. 2004). De esta manera, se consideró un máximo de 400 generaciones para la escala macro-regional, 200 generaciones para la escala regional y 50 generaciones para la escala micro-regional.

Se realizó la Prueba de Lynch para evaluar la magnitud y el patrón de divergencia en tamaño (a través del logaritmo del tamaño centroide= LogTC) y forma (a través del primer componente principal= CP1) bajo la influencia de la deriva génica y las mutaciones únicamente, a través de la expectativa neutral para la tasa de divergencia planteada por Lynch (1990). Estos análisis fueron realizados a través de las 3 escalas: macro-regional, regional y micro-regional. En las escalas macro-regional y regional se analizó el

esqueleto facial, bóveda y base craneanas. En la escala micro-regional sólo se analizó el esqueleto facial y la base craneana. En el caso de la escala micro-regional se incorporó una variable temporal agrupando a las muestras en Holoceno tardío final (últimos 1000 años AP) que se corresponde con el Período I, y Holoceno tardío inicial (2000-1000 años AP) que se corresponde con el Período II. De esta manera las muestras fueron agrupadas en función del criterio geográfico (Tierras Altas/Tierras Bajas) y una combinación del criterio geográfico con el criterio temporal (Período I/II). Se presentan los gráficos que muestran la variación del valor de delta a través del tiempo, el cual es representado por el número de generaciones transcurridas. La razón por la cual se utiliza un gráfico mostrando distintos números de generaciones y no un único valor, se debe a que no se conoce con precisión el número de generaciones transcurrido.

7.4.3 Métodos para el análisis de la variación espacial de las variables morfológicas y ecológicas

7.4.3.1 Correlogramas e I de Moran. El correlograma fue propuesto para representar la estacionariedad intrínseca, es decir, la disminución de la similitud en los valores de variables que se supone existen entre las unidades espaciales a medida que la distancia aumenta (Matheron 1963; Fischer y Getis 2010). Son funciones que se utilizan para confirmar estadísticamente la presencia de estructura espacial y describir los rasgos generales de los datos ecológicos, morfológicos, genéticos, entre otros. El correlograma univariado se construye ploteando los valores de autocorrelación (en el eje de las coordenadas, y) contra las distancias entre las regiones de muestreo (en el eje de las abscisas, x). Pueden ser calculados para variables individuales (I de Moran y C de Geary), o para datos multivariados (correlograma de Mantel) (Cliff y Ord 1981).

La forma de la función de autocorrelación indica el tipo de estructura espacial y puede ser usada para inferir los procesos evolutivos que

subyacen a las variables estudiadas (Sokal 1979). En el caso de variables cuantitativas, la existencia de autocorrelación espacial puede medirse por estadísticos de autocorrelación espacial (Cliff y Ord 1981) como el I de Moran (1950). La fórmula de Moran (Diniz-Filho et al. 2009; Perez et al. 2010) se comporta principalmente como el coeficiente de correlación de Pearson ya que su numerador consiste en una suma de productos cruzados de los valores centrados, comparando a su vez los valores encontrados en todos los pares de puntos en la clase de distancia dada. La I de Moran por lo general toma valores en el intervalo [-1, 1] aunque pueden ser obtenidos valores inferiores a -1 o superiores a 1 en algunas ocasiones. Cuando existe una autocorrelación positiva se traduce en valores positivos de I; ante una autocorrelación negativa por el contrario, se producen valores negativos.

Los correlogramas basados en la I de Moran suelen mostrar una disminución de un cierto nivel de autocorrelación espacial hacia un valor de 0 (o incluso por debajo; valor esperado en ausencia de autocorrelación espacial: $E(I) = -1/(n-1)$, donde n es el tamaño de la muestra), lo cual indica que no hay autocorrelación espacial a cierta distancia entre las localidades. La distancia a la que un correlograma se hace negativo también proporciona una estimación de la escala espacial de autocorrelación.

Se pueden relacionar los principales tipos de correlogramas con los probables procesos evolutivos que los habrían generado (Sokal 1979). Los descensos clinales que afectan a la totalidad o una parte del área de estudio pueden ser diferenciados de los patrones esperados bajo variación genética aleatoria. Como regla, las poblaciones cercanas geográficamente intercambian más individuos que las poblaciones distantes y el grado de aislamiento relativo entre localidades es aproximadamente proporcional a su distancia geográfica. De esta manera, se espera una semejanza genética más alta entre localidades más cercanas que entre aquellas más lejanas. Los efectos de la deriva y del flujo génico geográficamente estructurado son descriptos en

los modelos de aislamiento por distancia (Malecot 1959; Morton et al. 1971) en donde la medida de parentesco decrece exponencialmente a medida que aumenta la distancia entre las localidades. Estos modelos de aislamiento por distancia y de autocorrelación espacial asumen que las relaciones entre las muestras dependen de su distancia. Cualquiera sea la causa, las zonas donde se incrementa el cambio son planteadas como fronteras genéticas (Barbujani 2000).

Los correlogramas de autocorrelación producidos por modelos teóricos de aislamiento genético por distancia, tienen grandes valores positivos en las distancias cortas, correlaciones negativas en las distancias intermedias, y, lo más importante, no existe tendencia a que los valores promedio continúen disminuyendo (sean más negativos) a medida que las distancias aumentan hacia los límites geográficos de la muestra (Sokal y Winkler 1987).

Para describir la autocorrelación espacial en los análisis, se realizaron correlogramas y se calculó la I de Moran cuando se trabajó a nivel de la escala macro-regional. Estos correlogramas fueron realizados para las variables ecológicas ($\delta^{13}C$, IC, FM) y los datos morfométricos (TC, CP1 de forma y CP1 de la forma total) tanto el cráneo completo como para cada uno de las estructuras (esqueleto facial, bóveda y base craneana) en la escala macro-regional. A nivel regional y micro-regional, dado que la cantidad de muestras era menor, no fue posible realizar correlogramas. Los correlogramas fueron realizados con el programa SAM (Rangel et al. 2010).

7.4.3.2 m_{12} de Procrustes. El m_{12} de Procrustes es un análisis que permite examinar la existencia de asociación entre las variables morfológicas y ecológicas con el espacio. Este método escala y rota los ordenamientos usando un criterio de diferencias entre cuadrados mínimo. El complemento de la suma de los cuadrados de los residuos entre las configuraciones en su superposición óptima se puede utilizar como una medida de asociación ($m_{12} = \sqrt{1-SS}$). La suma de los

residuos de las diferencias cuadráticas entre las matrices proporciona un estadístico de bondad de ajuste (m_{12}) que oscila entre 0 y 1, e identifica la superposición óptima que se puede utilizar como una métrica de concordancia. Los valores pequeños de m_{12} corresponden a una baja variación residual y, por lo tanto, una alta concordancia entre las matrices. Los resultados y significación coinciden con los de una correlación de Pearson. Fueron realizados con el programa R (Team R 2012).

7.4.4 Métodos para analizar la asociación entre las variables morfológicas y ecológicas considerando el espacio geográfico

El análisis de datos espaciales se distingue por la inclusión de la información espacial en modelos y predicciones. Los datos ecológicos se encuentran usualmente caracterizados por estructuras espaciales debidas a la autocorrelación espacial. Es decir, los datos biológicos se encuentran inherentemente autocorrelacionados con el espacio geográfico², de manera que aquellos que se encuentran más próximos presentarán valores más similares entre sí que los más alejados. De esto se desprende que los datos espaciales no cumplen con los supuestos de los análisis estadísticos, particularmente la independencia de las observaciones. La estructura de correlación o de covariación que resulta, se puede evaluar y utilizar para aumentar la exactitud del modelado y la predicción. Existen varios métodos para realizar análisis de patrones ecológicos en un espacio dado.

² La autocorrelación espacial refiere al patrón en que las observaciones de localidades cercanas tienen mayor probabilidad de tener una magnitud similar sólo por azar. Asimismo, los fenómenos ecológicos también se caracterizan por los múltiples procesos ecológicos que actúan sobre ellos, que suelen operar a más de una escala espacial. Los datos ecológicos están compuestos de varias escalas espaciales: tendencias macro-regionales, gradientes y patrones en escalas regionales, patrones aleatorios en escalas micro-regionales (Fortin et al. 2002). Los distintos procesos y patrones a distintas escalas no son necesariamente lineales ó aditivos, lo cual contribuye al grado de dependencia espacial de los datos.

A continuación se presentan las técnicas espaciales utilizadas en el presente trabajo.

7.4.4.1 Regresión Espacial. La regresión es una herramienta estadística que permite medir asociación entre diferentes variables a la vez que se controla la influencia de otras (Wonnacott y Wonnacott 1981). Cuando la regresión es múltiple permite analizar la relación entre una única variable dependiente cuantitativa y varias variables independientes (predictivas). El objetivo suele ser utilizar las variables independientes, cuyos valores son conocidos, para los valores de una única variable dependiente seleccionada por el investigador. Finalmente, se obtiene una combinación lineal de las variables predictivas donde cada una denote mediante los pesos, la contribución relativa de cada variable a la predicción global (Martínez Arias 1999).

Uno de los supuestos del análisis de regresión es la independencia de las observaciones. Si esto no se cumple, se obtienen estimaciones inexactas de los coeficientes, y el término de error muestra dependencia, por ejemplo espacial, como en este estudio. La mayoría de los datos biológicos se encuentran autocorrelacionados espacialmente, es decir las observaciones que están más cerca una de la otra en el espacio tienen valores afines. Se dice que una variable se encuentra autocorrelacionada espacialmente cuando es posible predecir los valores de la misma a partir de valores conocidos en otros puntos de muestreo, cuyas posiciones espaciales también son conocidas (Legendre y Fortin 1989; Legendre y Legendre 2003).

Ante esta situación, la alternativa posible es modificar el modelo de regresión para incorporar la autocorrelación espacial al análisis (Diniz-Filho et al. 2009). En particular, se pueden utilizar modelos que incorporen el espacio geográfico a la estructura del modelo de regresión o modelos que incorporen la autocorrelación espacial como parte del término del error.

En los modelos lineales de datos con una distribución normal, la autocorrelación espacial

puede ser abordada mediante las aproximaciones de cuadrados mínimos generalizados (*Generalized Least Squares*, GLS) y los modelos autoregresivos simultáneo (*Simultaneous Autoregressive Model*; SAR) y condicional (*Conditional Autoregressive Model*; CAR). Los modelos GLS modelan directamente la estructura de covariación espacial en la matriz de los residuos, utilizando funciones paramétricas, mientras que CAR y SAR modelan el error y operan con matrices de pesos que especifican la fuerza de interacción entre localidades vecinas. Es decir, estos últimos modelos incorporan la autocorrelación espacial utilizando matrices de vecinos que especifican la relación entre los valores respuesta (en el caso de CAR) o los residuos (en el caso de SAR), en cada localidad (i) y en localidades vecinas (j). La relación entre vecinos es expresada formalmente en una matriz $n \times n$ de pesos espaciales (W) con elementos (W_{ij}) que representan una medida de la conexión entre localidades i y j (Dormann et al. 2007). En este trabajo se utilizó el modelo SAR, el cual asume que el proceso autoregresivo ocurre en la variable respuesta, por lo que incluye un término (ρW) para la autocorrelación espacial en la variable respuesta Y , pero también el término estándar para los predictores y los errores ($X\beta + \varepsilon$) tal como se utiliza en una regresión de cuadrados mínimos clásica (OLS). Este modelo toma la siguiente forma:

$$Y = \rho WY + X\beta + \varepsilon$$

lo cual es equivalente a:

$$Y = (I - \rho W)^{-1} X\beta + (I - \rho W)^{-1} \varepsilon$$

donde ρ es el parámetro autoregresivo, W la matriz de pesos espaciales, y β un vector que representa las pendientes asociadas a los predictores en la matriz X de predictores originales.

Es importante explorar cómo utilizando diferentes valores de alfa (entre 0.5 y 3) se obtienen distintos resultados del modelo. Cuando el alfa es mayor, las localidades más cercanas tendrán más peso en la generación del modelo. Está claro que el aumento de alfa mejora el ajuste

del modelo, dando una buena descripción de la estructura espacial a escala fina, mientras que el uso de un alfa menor deja algún tipo de estructura de autocorrelación espacial en los residuos.

Los resultados de aplicación de esta técnica se presentan mediante el estadístico R^2 y se evalúa el mejor modelo en función del criterio de AIC. El coeficiente de determinación ó R^2 es un estadístico que proporciona una medida de ajuste del modelo a los datos, es decir muestra la proporción de la variación total que es explicada por el modelo. El R^2 adquiere valores de entre 0 y 1, de manera tal que 1 indica que la línea de regresión se ajusta perfectamente los datos.

El criterio de información de Akaike (AIC) es una medida de la calidad relativa de un modelo estadístico para un determinado conjunto de datos. Como tal, el valor de AIC proporciona un medio para la selección de modelos. El criterio AIC compensa entre la bondad de ajuste del modelo y la complejidad del mismo. Para esto, se basa en la entropía de la información de manera tal que ofrece una estimación relativa de la información que se pierde cuando se utiliza un modelo determinado para representar el proceso que genera los datos. La definición de AIC es:

$$AIC = 2k - 2\ln(L)$$

donde k es el número de parámetros en el modelo estadístico, y L es el máximo valor de la función de verosimilitud para el modelo estimado. Dado un conjunto de modelos posibles para explicar los datos, el modelo preferido es aquel que tiene el valor mínimo AIC. Por lo tanto AIC no sólo recompensa la bondad de ajuste, sino que también desestima el número de parámetros estimados de manera que se desalienta el sobreajuste (aumentando el número de parámetros libres en el modelo mejora la bondad del ajuste, sin importar el número de parámetros en el proceso de generación de datos).

Antes de realizar los análisis de regresión espacial se probó la existencia de multicolinealidad mediante una correlación de Pearson para evaluar

la asociación entre las variables ecológicas. El coeficiente de correlación de Pearson es un índice que puede utilizarse para medir el grado de relación de dos variables cuantitativas. Este cálculo se empleó para detectar la presencia de problemas de multicolinealidad (Legendre y Legendre 2003). Se realizó esta prueba con las muestras de la escala macro-regional, combinando las diferentes variables predictivas: $\delta^{13}\text{C}$ IC y FM. Los resultados indicaron que la correlación entre FM e IC ($r=-0.224$) y entre FM y $\delta^{13}\text{C}$ ($r=0.229$) fue baja. Por el contrario, la correlación entre $\delta^{13}\text{C}$ e IC fue alta ($r=-0.769$). Debido a la colinealidad entre $\delta^{13}\text{C}$ e IC, los análisis de regresión posteriores se realizaron por separado para las últimas variables.

Dado que el objetivo principal del presente trabajo es evaluar si la dureza y/o composición de la dieta se relacionan con la morfología craneofacial, se realizó un análisis de regresión espacial con $\delta^{13}\text{C}$, IC y FM como variables independientes, y TC, CP1-3 de forma y CP1-3 de la forma total como variables dependientes. El ajuste de los modelos SAR y CAR fue comparado mediante los valores de AIC variando el valor de alfa entre 0.5 y 2. Aquí, se presentan los resultados del modelo de errores autorregresivo simultáneo (SAR) con todos los elementos del primer orden con la misma ponderación para todos los vecinos. Estos análisis fueron realizados a escala macro-regional y regional, con el módulo "*Structure*" del programa SAM (*Spatial Analysis in Macroecology*; Rangel et al. 2010).

7.4.4.2 Análisis Multivariado de la Varianza (MANOVA). El análisis multivariado de la varianza (MANOVA), es una prueba de hipótesis que permite evaluar diferencias entre grupos, al igual que el Análisis de la Varianza univariado (ANOVA). La diferencia entre ambos radica en la cantidad de variables a analizar, cuando hay más de una variable dependiente cuantitativa, se utiliza MANOVA. Este análisis permite evaluar cuales grupos difieren en mayor medida, y cuáles son las variables que contribuyen a generar diferencias entre grupos a partir de la generación de una ó

más combinaciones lineales de las variables dependientes.

En el MANOVA se parte de matrices de sumas de cuadrados y productos cruzados correspondientes a cada uno de los efectos del modelo. Existen varios estadísticos de prueba de MANOVA, entre los que se pueden mencionar la Prueba de Roy, Prueba de Lawley y Hotelling, Prueba de Pillai, y la relación de posibilidades de Wilks. La prueba más poderosa depende de la estructura de la hipótesis alternativa, pero en general se recomienda la prueba de la relación de posibilidades de Wilks. Si el valor de lambda de Wilks se aproxima a 0, existen diferencias entre los grupos, y las variables con lambda de Wilks más bajas serán las que más diferencian a los grupos. Si por el contrario, su valor se aproxima a 1, los grupos no presentan diferencias, y las variables independientes con un valor de lambda cercano a 1 carecen de capacidad discriminante. Se obtiene una significación estadística por medio de la distribución F. Si el resultado del MANOVA indica que existen diferencias significativas entre los grupos que se están comparando, entonces se pueden considerar todas las variables juntas para evaluar en dónde ocurren en realidad las diferencias entre los grupos analizados (Johnson 2000).

Dado que los resultados del MANOVA a través del estadístico lambda de Wilks no brindan suficiente información acerca de cuáles son las variables a partir de las cuales los grupos difieren, se suelen utilizar contrastes llamados comparaciones múltiples post-hoc o a posteriori. Existen varios estadísticos utilizados para contrastar la hipótesis de igualdad de varianzas poblacionales, entre los cuales la prueba de Levene es el más comúnmente utilizado. El concepto que está por detrás de esta prueba es la utilización de una prueba *t* de dos muestras a partir de los valores de los datos, posteriormente a su conversión a otras cantidades. Una conversión común es emplear las desviaciones de cada X de la media de su grupo, es decir la prueba *t* de dos muestras es realizada sobre $[X_{ij} - X_i]$ o sobre $[X_{ij} -$

media del grupo i_j . Si el nivel crítico es menor o igual a 0.05, se debe rechazar la hipótesis de igualdad de varianzas. Por el contrario, si es mayor, se acepta la hipótesis de igualdad de varianzas (Zar 2010).

Se realizó MANOVA con el fin de evaluar si existían diferencias significativas en la forma media de las estructuras craneanas entre las áreas geográficas de la escala micro-regional, empleando los componentes principales como variables de forma. Finalmente, se empleó la prueba de Levene utilizando los dos primeros componentes principales, para evaluar las diferencias entre sectores geográficos. Estos análisis fueron realizados con el programa R (Team R 2012).

VIII. ANÁLISIS PRELIMINARES



VIII. ANALISIS PRELIMINARES

Los análisis que se realizaron de manera preliminar a los estudios específicos de este trabajo, incluyeron:

- 1) la determinación de la edad de muerte y del sexo de los individuos,
- 2) la detección de la presencia de modificaciones culturales del cráneo, y
- 3) la estimación del error intraobservador en la obtención de coordenadas de puntos.

8.1 Estimación de la edad de muerte

Las técnicas de estimación de la edad al momento de muerte de un individuo han sido uno de los temas de mayor desarrollo de la antropología desde sus comienzos. Estas técnicas, son más precisas en individuos subadultos que en individuos adultos (Milner et al. 2000). Esto se debe a que los subadultos experimentan de manera continua cambios óseos en forma y tamaño durante el crecimiento y desarrollo, mientras que en el adulto si bien hay cambios, estos están vinculados a procesos degenerativos cuyo correlato con la edad no es lineal ya que depende de otros factores (Buikstra y Ubelaker 1994). La variación morfológica que caracteriza las distintas etapas de crecimiento, maduración y envejecimiento ha sido categorizada en estadios que dan información de la edad biológica de esos individuos. La determinación de estos estadios ha sido realizada a partir de estudios en poblaciones recientes, correspondiéndose con la edad biológica (edad de desarrollo) de los individuos y no la edad cronológica (número de años). Tal como plantean Ferembach y colaboradores (1979) no es posible determinar y corregir el desplazamiento entre la edad biológica y la cronológica, dada la variación que existe entre las diferentes poblaciones en los procesos de crecimiento, maduración y envejecimiento.

De acuerdo a estos autores, hay una fuerte variación de las transformaciones individuales debidas a la edad en el esqueleto, por lo que no es posible determinar la edad

cronológica de muerte, pero si aproximarse a la misma mediante la estimación de la edad

biológica. En este trabajo, se mencionará el término edad haciendo referencia a la edad biológica de los individuos.

El procedimiento de estimación de la edad consistió en primer lugar en distinguir individuos subadultos de adultos, con el fin de incluir sólo a los adultos en los análisis posteriores. Los individuos subadultos fueron excluidos de los análisis porque a los fines de este trabajo, la variación como producto del crecimiento y desarrollo de los individuos introduce variación adicional a través de los distintos estadios etarios. Asimismo, dentro de los individuos adultos, se excluyeron de la muestra a los individuos seniles, ya que los mismos se caracterizan por una serie de cambios que incluyen una disminución de tamaño craneofacial en todas las medidas (Varela et al. 1993). Finalmente se excluyeron a los individuos que presentaron reabsorción alveolar¹ de los análisis, debido a que dificulta el registro de puntos en el maxilar, e introduce variación adicional como producto de cambios vinculados a procesos degenerativos, también irrelevantes a los fines del presente trabajo.

Los estructuras más utilizadas para la estimación de la edad de muerte en restos óseos humanos son principalmente 1) la pelvis, a través de la evaluación de los cambios morfológicos en la sínfisis púbica (Brooks y Suchey 1990) y la superficie auricular del ilion (Lovejoy et al. 1985), y 2) el cráneo, mediante la erupción del tercer molar y el grado de obliteración de las suturas craneanas (Buikstra y Ubelaker 1994), particularmente la esfenobasilar. Cuando se encontraron las dos estructuras presentes se analizaron ambas, pero dado que la gran mayoría de los cráneos que se utilizaron en este trabajo no presentaban esqueleto postcraneal asociado, la edad fue

¹ Proceso por el cual los osteoclastos eliminan tejido óseo de los maxilares, produciendo la retracción de los mismos.

estimada a partir de los criterios mencionados para el cráneo solamente.

Alrededor de los 21 años de edad, la dentición permanente se encuentra completamente erupcionada (Ubelaker 1978; Buikstra y Ubelaker 1994) con un total de 16 dientes en el maxilar y 16 en la mandíbula. Existe un amplio consenso acerca de que el último diente en erupcionar es el tercer molar. A pesar de que para algunos autores (Montagu 1938) tiene un tiempo de erupción sumamente variable, pudiendo aparecer entre los 18-30 años de edad, otros (Massler y Schour 1941) plantean que erupciona entre los 17-21 años de edad.

De todas las suturas craneanas, la sincondrosis esfeno-basilar (Meindl y Lovejoy 1985) es la última en fusionarse, aproximadamente a los 18-20 años de edad (Hrdlicka 1920; Melsen 1969, 1974), por lo que es ampliamente utilizada como indicador para distinguir individuos subadultos de adultos. Es decir, se espera que un individuo adulto tenga la sutura esfeno-basilar ya obliterada.

En síntesis, a partir de la inspección macroscópica de la sincondrosis esfeno-occipital y/o la erupción del M³, los individuos fueron asignados a una de dos categorías: subadultos ó adultos, considerando como adultos a aquellos individuos que tenían M³ erupcionado y la sutura esfenobasilar cerrada. Posteriormente se inspeccionó la región alveolar excluyendo a los individuos que presentaron reabsorción alveolar ya que la misma introduce modificaciones adicionales en la variación de la forma del hueso alveolar.

8.2 Determinación del sexo de los individuos

El dimorfismo sexual es una característica biológica ampliamente documentada en la especie humana (Washburn 1948; Phenice 1969; Eveleth 1975; Hamilton 1982; Oxnard 1983; Frayer y Wolpoff 1985; Buikstra y Ubelaker 1994; Molleson et al. 1998; Bruzek 2002; Vick 2005; Gonzalez 2008). La determinación del sexo en individuos adultos puede ser abordada a través del estudio de la variación en tamaño y forma de las diferentes estructuras óseas que presentan variación

dimórfica (Buikstra y Ubelaker 1994). Dado que la variación intrapoblacional puede exceder a la variación encontrada entre las poblaciones, es necesaria la discriminación de sexos previo al desarrollo de cualquier análisis morfológico. La inclusión de individuos femeninos y masculinos en una muestra que presente elevado dimorfismo sexual, puede dar por resultado una distribución bimodal -que no puede ser analizada con estadística paramétrica, y podría resultar en una mayor variación dentro de la muestras respecto a la variación entre muestras.

En síntesis la determinación del sexo puede realizarse mediante distintas estructuras anatómicas y utilizando diferentes técnicas. Las estructuras más diagnósticas para determinar el sexo de los individuos son en primer lugar la pelvis, seguida del cráneo y la mandíbula, y los huesos largos (Ferembach et al. 1979; Ubelaker 1980; Buikstra y Ubelaker 1994; Meindl y Rusell 1998; Gonzalez 2008). En el presente trabajo se priorizó la determinación del sexo mediante la pelvis -cuando la misma se encontraba presente- y asociada a los cráneos que serían posteriormente analizados. Sin embargo, dado que la pelvis no siempre se encuentra presente, ya sea porque no se conserva en muchos contextos arqueológicos debido a su baja preservación o porque en el pasado no ha sido considerada una estructura relevante de ser estudiada (Podgorny 2002; Bernal 2008; Béguelin 2011), en la mayoría de los casos, las determinaciones fueron realizadas a partir del cráneo (Ubelaker 1978; Bass 1987; Buikstra y Ubelaker 1994; Perez 2006).

Las técnicas empleadas para la determinación del sexo, se basan en la realización de observaciones morfológicas macroscópicas de ciertos rasgos diagnósticos así como también determinaciones métricas.

Tradicionalmente la determinación del sexo empleando el cráneo, se ha realizado a partir de un examen visual de un conjunto de rasgos diagnósticos (Comas 1966; Ferembach 1979; Ubelaker 1978; Buikstra y Ubelaker 1994). El protocolo consiste en examinar macroscópicamente dichos rasgos no-métricos que son sexualmente dimórficos y clasificarlos en una escala cualitativa según sean masculinos, femeninos o indeterminados, para aquellos

considerados con una morfología intermedia. Muchos rasgos craneofaciales han sido descritos en la literatura con expresión diferencial entre los sexos (ángulo mandibular, arco superciliar, cresta supramastoidea, forma de la órbita, glabella, inclinación del frontal, margen supraorbital, mentón, plano nugal, procesos mastoideos, procesos cigomáticos, protuberancia occipital externa, tubera frontal, tubera parietal; Ferembach 1979; Buikstra y Ubelaker 1994; Walrath et al. 2004; Rogers 2005). Específicamente, los individuos masculinos se caracterizan por un mayor tamaño general y por el gran desarrollo de la glabella, la cresta nugal, el proceso mastoideo y el borde supraorbital. Este patrón le confiere a los cráneos masculinos un aspecto robusto que los diferencia de los cráneos gráciles, característicos de los individuos femeninos. Para obtener la determinación del sexo final, se realiza una ponderación de los rasgos según su exactitud y precisión. Sin embargo, dicha aproximación visual ha sido criticada por la subjetividad de clasificar esos rasgos de manera cualitativa y debido a que el análisis cuantitativo de datos visuales está menos desarrollado que el de datos métricos (Gonzalez et al. 2011).

En este sentido, resulta más deseable realizar análisis métricos cuando se trabaja con datos morfológicos ya que resulta más objetivo que las descripciones cualitativas, y existen mejores métodos estadísticos para el análisis de este tipo de datos (Gonzalez et al. 2011). Las medidas lineales tradicionales fueron los primeros datos empleados en estas estimaciones, a pesar de que las mismas no son capaces de captar las diferencias de forma de algunas estructuras complejas (e.g. posición relativa de ciertas estructuras altamente dimórficas), por lo que hasta recientemente los métodos de asignación visual resultaron la herramienta mayormente empleada para ver diferencias sexuales en forma y la consiguiente estimación del sexo. Sin embargo, a partir de la década de 1990 se han explorado métodos alternativos de cuantificación y análisis de la forma que son relevantes en este contexto. Particularmente, los datos que capturan la geometría de la estructura morfológica empleando coordenadas cartesianas en 2D y 3D de *landmarks* y *semilandmarks*

anatómicos son actualmente de gran importancia ya que preservan la información geométrica de las coordenadas de puntos y permiten la visualización de los cambios en las configuraciones de *landmarks* (Rosas y Bastir 2002; Franklin et al. 2004; Kimmerle et al. 2008; Gonzalez et al. 2009). Los análisis de morfometría geométrica resultan más útiles para describir diferencias sutiles y morfologías intermedias en las estructuras con dimorfismo sexual (Gonzalez et al. 2009). Asimismo, los análisis multivariados permiten estudiar la variación muestral en forma y tamaño, ya que permiten el ordenamiento de los individuos con base en características sexuales secundarias que pueden diferir entre poblaciones y que varían poco dentro de las mismas (Gonzalez et al. 2005).

En el presente trabajo, el sexo de los individuos fue determinado con los cráneos que se encontraban completos (N=361) y no con los individuos que presentaban sólo la cara (N=474) debido a que para su determinación se utilizaron puntos que se encontraban en la bóveda craneana. La determinación del sexo fue distinta en cada muestra, utilizando en algunos casos la pelvis y cráneo, en otros casos sólo el cráneo, recurriendo en algunos casos a técnicas macroscópicas y en otros a técnicas morfométricas. El sexo de los individuos del norte y sur de Mendoza fue mayoritariamente determinado mediante rasgos macroscópicos de la pelvis y el cráneo. Sin embargo, dado que en muchos casos no se contaba con la pelvis, se utilizaron sólo los criterios del cráneo para estimar el sexo de los individuos. La determinación del sexo de los individuos de San Juan se realizó también a partir de la pelvis y el cráneo pero con base en análisis morfométrico de coordenadas 3D craneofaciales de *landmarks* y *semilandmarks*, a partir de la distribución de los individuos a lo largo de los dos primeros componentes principales de la forma total. Por último, el sexo de las otras 9 muestras fue determinado mediante el análisis morfométrico de coordenadas 3D craneofaciales de *landmarks* y *semilandmarks* sólo del cráneo.

La determinación del sexo para los individuos de Mendoza fue realizada por la Dra. Paula Novellino, utilizando tanto la pelvis como el cráneo de los individuos en los casos en que

ambos se encontraban presentes. En el caso de la pelvis, se siguieron los criterios macroscópicos propuestos por Phenice (1969) para la región subpúbica (i.e. arco ventral, concavidad subpúbica, aspecto medial de la rama isquiopúbica) como así también el ángulo de la escotadura ciática mayor, y la presencia y desarrollo del surco preauricular (Buikstra y Ubelaker 1994). Para el cráneo se siguieron los cinco criterios sugeridos por Buikstra y Ubelaker (1994): robusticidad de la cresta nugal, tamaño del proceso mastoideo, filo del margen supraorbital, prominencia de la glabella y proyección de la eminencia mentoniana. La asignación de los individuos fue realizada en cada muestra de acuerdo a los grados de expresión de cada rasgo, asignándolos a tres categorías (i.e. femenino, masculino, indeterminado). El sexo de cada individuo fue entonces estimado a partir de la prevalencia de cada una de estas categorías, es decir que la categoría más representada determinó el sexo final del individuo.

La determinación del sexo para los individuos de San Juan se realizó también a partir de la pelvis y el cráneo pero mediante técnicas morfométricas (Menéndez y Lotto

2013). Se registraron 2 *landmarks* en la escotadura ciática mayor, uno en la base de la espina del isquion, y otro en el extremo del tubérculo piramidal y 14 *semilandmarks* entre los dos puntos descritos. Asimismo, se registraron 4 *landmarks* y 4 *semilandmarks* en el contorno del ala del ilion (Figura 8.1a). En esta estructura, se utilizaron las espinas anteriores y posteriores como referencia para la localización de los *landmarks*, que se ubicaron en la espina ilíaca postero-inferior, la espina ilíaca postero-superior, el punto medio entre la espina ilíaca antero-superior y antero-inferior y el último en la espina ilíaca anteroinferior, mientras que los *semilandmarks* se ubicaron entre los dos primeros *landmarks*. En el complejo isquiopúbico se digitalizaron 2 *landmarks* y 19 *semilandmarks* (Figura 8.1b). Uno de los *landmarks* fue ubicado en la intersección del borde superior del pubis con una línea trazada perpendicularmente, que une los puntos ubicados en los extremos superior e inferior del agujero obturador, en tanto el otro punto se localizó en el borde inferior del isquion en la intersección con la misma línea perpendicular (Gonzalez 2008).

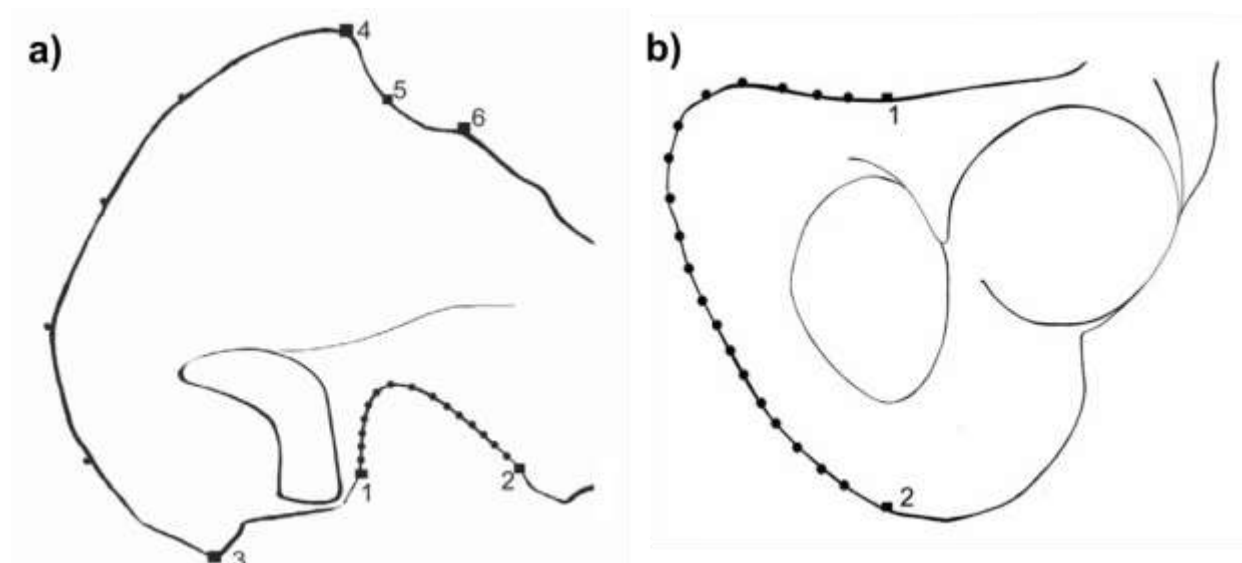


Figura 8.1. Localización de los landmarks (cuadrados) y semilandmarks (círculos) utilizados para la determinación del sexo a partir de la pelvis en: a) Escotadura ciática mayor (landmarks 1-2 y semilandmarks entre estos), y contorno del ilion (landmarks 2-6 y semilandmarks entre estos), b) Contorno del isquion y pubis (landmarks 1-2 y semilandmarks entre estos). Tomado de Gonzalez (2008).

En el cráneo se digitalizaron coordenadas de puntos que describen un conjunto de rasgos craneales que: 1) mejor expresan el dimorfismo de que haya modificaciones culturales en los cráneos, y 3) presentan altos niveles de conservación en contextos arqueológicos (Paiva y Segre 2003; Peterson y Dechow 2003). Los puntos seleccionados describen determinadas áreas de la cara y la base tales como el margen supraorbital, arco cigomático, eminencia frontal, cresta nucal y apófisis mastoideas (Figura 8.2). Se seleccionaron un total de 23 puntos, de los cuales

sexual (Buikstra y Ubelaker 1994; Rogers 2005; Williams y Rogers 2006; Gonzalez et al. 2011), 2) tienen menor influencia que otros rasgos en caso 12 son *landmarks*: foramen supraorbital (1), orbital superior (2), frontomalar anterior (3), temporomalar superior (4), temporomalar inferior (5), temporomalar inferior interno (6), glabella (7), frontex (8), opistocráneo (9), mastoideo anterior (10), mastoideo inferior (11) y mastoideo posterior (12), y 11 *semilandmarks* que complementariamente describen dichas áreas (Figura 8.2).

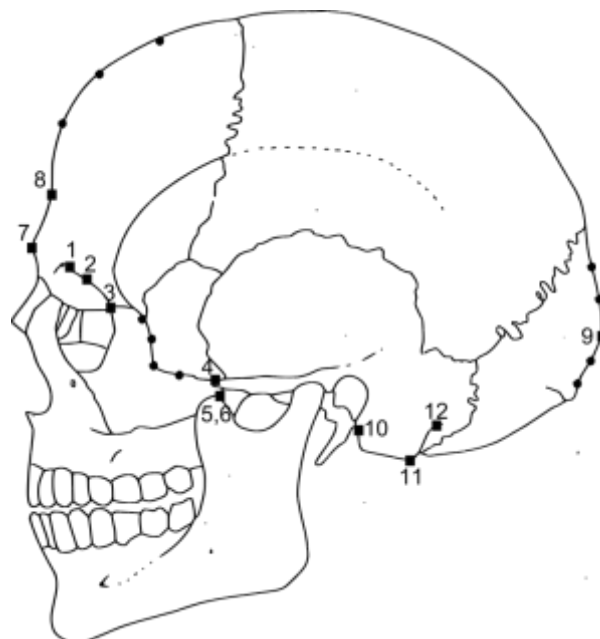


Figura 8.2. Localización de los landmarks (cuadrados) y semilandmarks (círculos) utilizados para la determinación del sexo a partir del cráneo. El punto temporomalar inferior interno (6) se indica en la figura junto con el temporomalar inferior (5) debido a que se encuentra en el borde interno del mismo.

Luego a partir de las coordenadas originales se obtuvieron coordenadas de forma (ver Capítulo VII. Métodos, Apartado 6.3.5 Superposición de Procrustes), y se utilizó la forma total, es decir las coordenadas superpuestas más el vector del logaritmo del tamaño centroide (i.e. el espacio de *form*) para analizar el ordenamiento de los individuos empleando un Análisis de Componentes Principales (Figura 8.3). Los resultados difirieron en algunos casos cuando los individuos fueron determinados mediante la pelvis y cuando fueron determinados con el cráneo (Menéndez y

Lotto 2013), ya que existen diferencias en la determinación del sexo debido a que el dimorfismo sexual se expresaría de forma desigual en distintas estructuras anatómicas, siendo la cara la estructura que permite una mejor discriminación entre sexos. A continuación se muestra la distribución de las estimaciones realizadas a partir de los puntos del esqueleto facial (Figura 8.3).

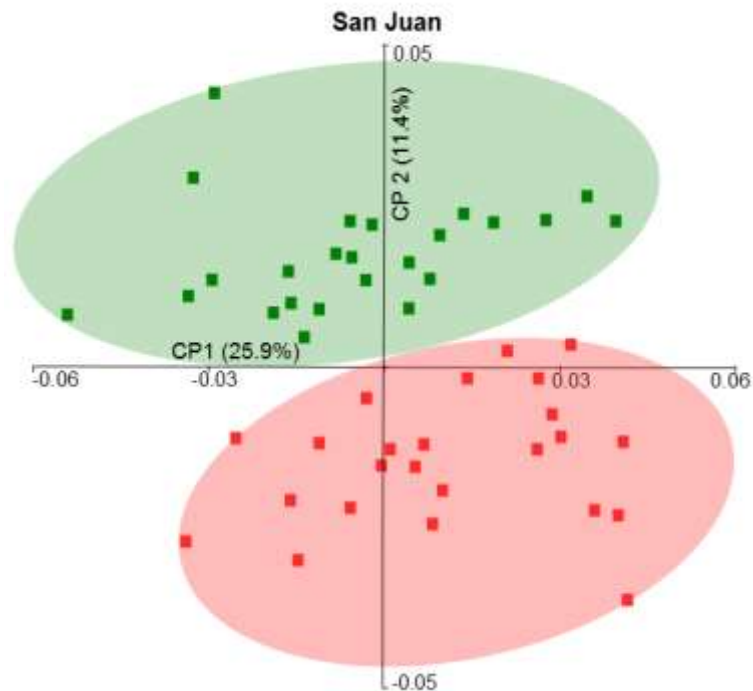


Figura 8.3. Determinación del sexo morfométrica a partir de los componentes principales, en la muestra de San Juan. Referencias: en verde individuos masculinos, en rojo individuos femeninos.

La determinación del sexo realizada en las restantes 9 muestras, fue realizada también a partir del análisis morfométrico de las coordenadas 3D craneofaciales de *landmarks* y *semilandmarks* que se utilizaron en la muestra de San Juan para el cráneo. Se determinó el sexo en cada una de las 9 muestras geográficas por separado, observando la distribución de los individuos a lo largo de los dos primeros componentes principales de forma total (Figura 8.4). Se ordenaron los individuos en cada muestra asignándolos a una de tres categorías posibles: masculino (m), femenino (f) e indeterminados (i)². Esto se realizó para testear que las muestras estén balanceadas y después se analizaron a todos los individuos juntos. En la muestra de Mendoza algunos individuos fueron considerados como no determinados (nd), debido a que el sexo no se pudo determinar por no contar con suficientes rasgos morfológicos, en general debido a malas condiciones de

conservación. El software utilizado para realizar estos análisis morfométricos fue Morphologika 2.5 (O'Higgins y Jones 2006). A continuación se presentan los gráficos del ACP de forma para el conjunto de variables dimórficas (Figura 8.4). La tabla con las determinaciones del sexo de todos los individuos analizados por muestra se presenta en el Apéndice 2.

² Se considera como indeterminados a aquellos individuos que presentan igual proporción de rasgos asignados como masculinos y femeninos. También se consideran como indeterminados a aquellos individuos cuyo conjunto de rasgos diagnósticos no puede ser asignado a uno u otro sexo.

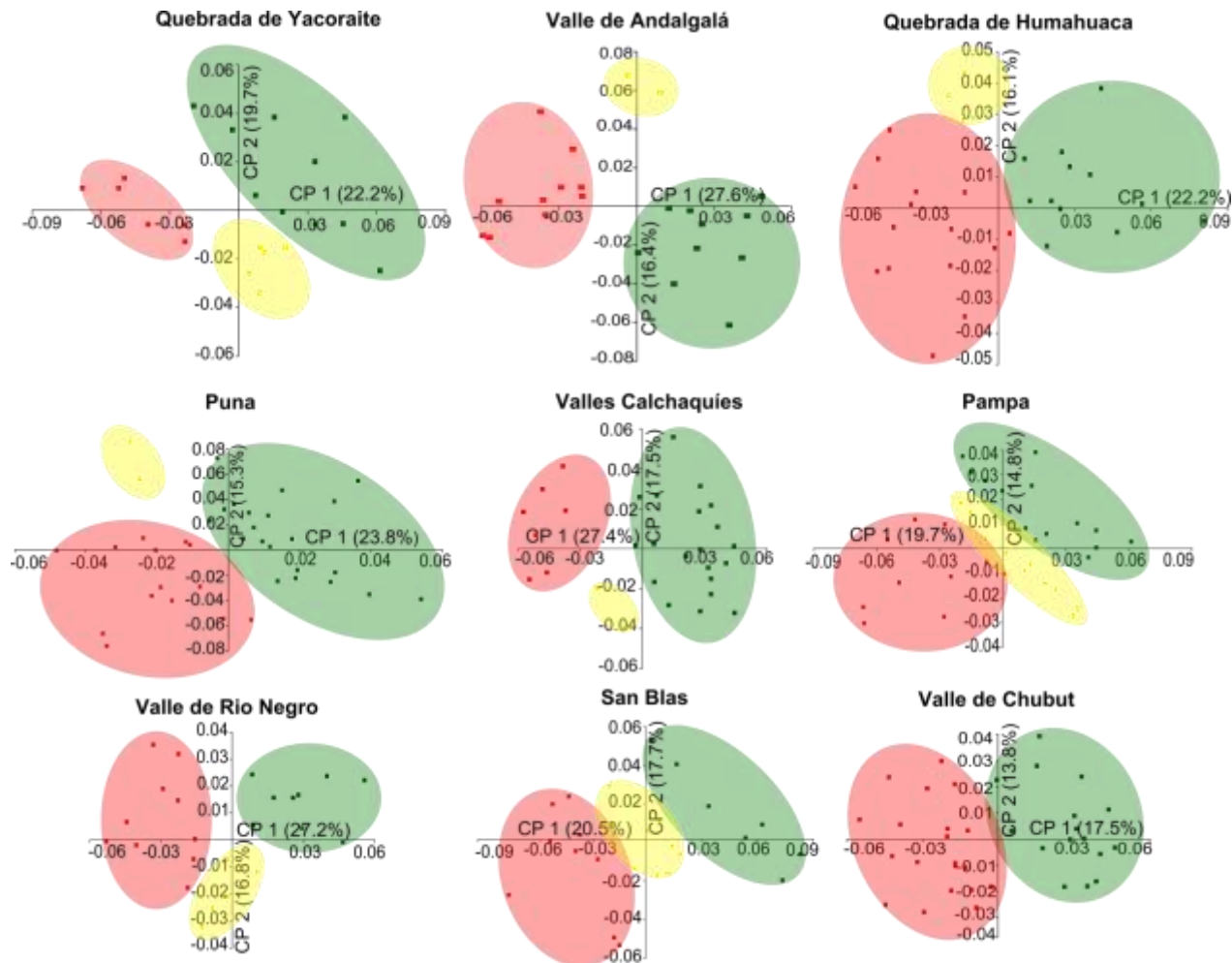


Figura 8.4. Análisis de Componentes Principales de forma total para la determinación del sexo mediante técnicas morfométricas en muestras del NOA y SP/NP. Referencias: en verde individuos masculinos; en rojo individuos femeninos; en amarillo individuos indeterminados.

Los gráficos de ACP (Figura 8.4) permiten observar que algunas muestras (San Blas, Valle Calchaquí, Valle de Andalgalá, Quebrada de Yacoraite) presentan mayor dimorfismo, formándose dos agrupamientos bien separados que corresponden a individuos masculinos y femeninos. Hay muestras que presentan individuos indeterminados en distinto grado, mientras que en otras, estos se encuentran ausentes (Chubut). Los individuos indeterminados se localizan en un espacio intermedio entre los masculinos y femeninos (Quebrada de Yacoraite, Pampa, San Blas), muchas veces en la superposición de elipses (Chubut) e incluso separados de las muestras de masculinos y femeninos (Andalgalá, Puna).

8.3 Modificaciones culturales del cráneo

Las modificaciones culturales del cráneo son prácticas que consisten en la alteración del crecimiento y desarrollo normal del cráneo durante los primeros años de vida, a través de la aplicación de fuerzas externas (Dembo e Imbelloni 1938; Buikstra y Ubelaker 1994). Si bien es una práctica cultural que se realiza en los primeros años de vida del individuo, persiste como rasgo cultural permanente durante toda su vida. Estas modificaciones se encuentran distribuidas en el registro bioarqueológico de diversas partes del mundo, pero ha sido una práctica cultural más frecuente en Oceanía y América. Se han postulado múltiples esquemas de clasificación para sistematizar la variación de estas prácticas (Broca 1878; Hrdlicka 1912; Imbelloni 1924-25; Dembo e Imbelloni 1938; Montagu 1945). Los primeros esquemas se basaron en la observación de las áreas del cráneo mayormente modificadas y la agrupación de los cráneos en función de similitudes macroscópicas. Luego se desarrollaron métodos para captar la geometría de las formas y se intentó agruparlas en función del instrumento que las habría producido. Estos esquemas han aportado la distinción entre modificaciones artificiales del cráneo de tipo intencional y no-intencional. El fin de las modificaciones intencionales fue producir una forma específica, la cual habría sido usada como indicador de identidad grupal. Por otro

lado, las modificaciones no-intencionales habrían sido el resultado de un comportamiento cuyo fin fue otro, como por ejemplo la consecuencia del uso de una tabla o banda para sujetar al infante a la cuna que carga su madre en la espalda (Perez 2006, 2007). Trabajos recientes han evaluado el modo en que las modificaciones del esqueleto craneofacial como producto de las deformaciones, pueden alterar las distancias morfométricas interpoblacionales (Cocilovo 1975; González-José 2003; Perez et al. 2009). Estos análisis son realizados empleando tanto las clasificaciones tradicionales como también nuevas aproximaciones morfométricas tendientes a analizar la variación morfológica continua como producto de dichas prácticas.

Diversos estudios confirman que las modificaciones culturales del cráneo en Sudamérica introducen variación adicional a la variación morfológica de las muestras, la cual se encuentra estructurada espacialmente (Perez 2007; Perez et al. 2009). Dado que esta variación no es de interés a los fines de este trabajo donde se aborda el estudio de la variación morfológica, se procedió a identificar los cráneos que presentaban estas modificaciones culturales y excluirlos de los análisis posteriores. El procedimiento consistió: 1) la identificación macroscópica de modificaciones culturales del cráneo. Se determinó mediante un examen visual la presencia/ausencia de modificaciones culturales, excluyendo a los individuos que las presentasen. Aquellos individuos para los cuales no pudo afirmarse con certeza la presencia/ausencia de modificaciones culturales, fueron igualmente incluidos; y 2) determinar mediante técnicas morfométricas la presencia de modificaciones leves. Se colocaron puntos en el contorno de la bóveda a lo largo de la línea sagital con el fin de detectar a aquellos individuos que presentaban modificaciones culturales más sutiles. Posteriormente, se visualizó la distribución de los individuos a lo largo de los dos primeros componentes principales de forma, de manera tal que se reconocieron en un extremo individuos sin modificaciones culturales aparentes y en el otro, individuos con modificaciones culturales leves. Estos análisis fueron realizados mediante el

programa Morphologika2 v2.5 (O'Higgins y Jones 2006).

Las muestras de SE Pampa/NE Patagonia (Pampa, San Blas, valles del Río Negro y Chubut) fueron determinadas previamente mediante técnicas morfométricas (Perez 2006), y macroscópicamente en este trabajo. Las muestras de COA y NOA fueron no sólo determinadas macroscópicamente, sino que luego se aplicaron las técnicas morfométricas aquí descriptas (procedimientos 1 y 2). La muestra original de 404 cráneos completos³ de individuos adultos se redujo a 361 cráneos luego de los análisis morfométricos realizados con el fin de excluir a los individuos que presentasen modificaciones producto de actividades culturales en el cráneo. A continuación se presentan los gráficos de ACP que muestran cómo se distinguió entre los individuos con y sin modificaciones culturales del cráneo mediante las mencionadas técnicas morfométricas (Figura 8.5).

³ Se consideran como cráneos completos a aquellos en los cuales se pudo registrar la totalidad de los 84 puntos planteados.

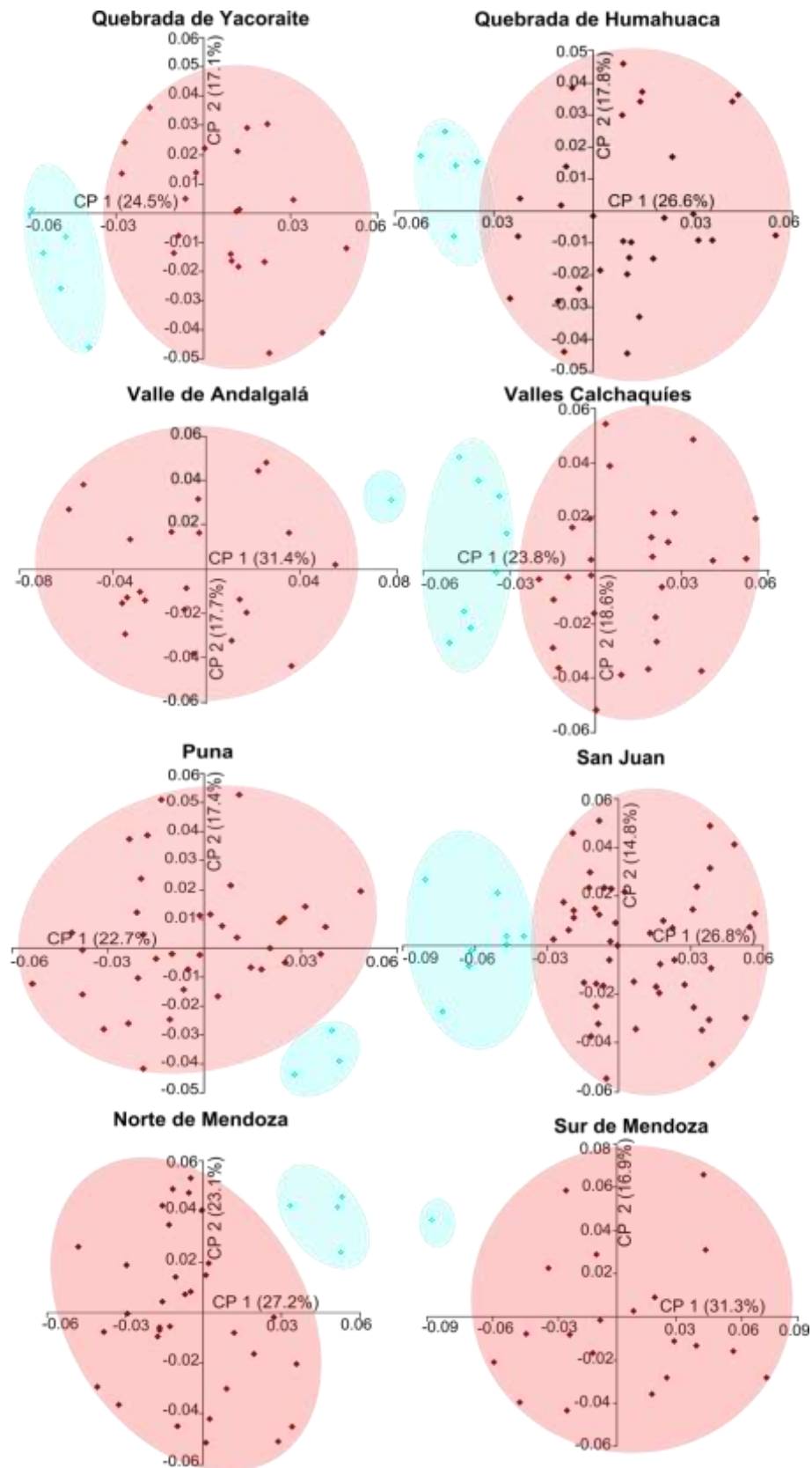


Figura 8.5. Análisis de Componentes Principales de forma para la detección de modificaciones culturales del cráneo mediante técnicas morfométricas en muestras del NOA y COA. Referencias: en celeste individuos con modificaciones culturales del cráneo; en bordó individuos sin modificaciones culturales.

8.4 Error Intraobservador

Las observaciones individuales presentan diferentes fuentes de variación que incluyen la variabilidad propia del objeto de estudio y aquella introducida por el observador mediante la definición de los rasgos a relevar y la precisión de los instrumentos empleados (Arnqvist y Martensson 1998; Bernal et al. 2004). La variabilidad restante ha sido considerada como error intraobservador, el cual ha sido definido como la diferencia entre medidas repetidas de una misma variable (Hair et al. 1999). Dado que no toda esta variación suele ser de interés, siendo el foco de estudio la variabilidad propia del objeto, se han propuesto distintas maneras de sistematizar y calcular el error de medición con el fin de controlar la variación introducida por el observador.

Se recomienda que los investigadores que emplean medidas craneométricas realicen un análisis para medir el error intraobservador como base para la posterior significación biológica e interpretación correcta de sus resultados (Utermohle y Zegura 1982). Dicho error puede ser sistemático o al azar. El error sistemático se produce en aquellas situaciones en las que las mediciones realizadas en diferentes ocasiones varían de manera que se originan sesgos sistemáticos en la magnitud de los parámetros calculados. Es decir, *landmarks* que fueron localizados en una posición en un grupo de individuos, son colocados en otra diferente en una segunda medición. Esta situación incrementa la probabilidad de rechazar la hipótesis nula cuando es verdadera, es decir, la probabilidad de cometer el error tipo I, lo cual es equivalente a encontrar un resultado falso positivo, llegando a la conclusión de que existe una diferencia entre las muestras cuando en realidad no existe. Por otro lado, el error al azar es el que se distribuye aleatoriamente, incrementando la varianza de un conjunto de observaciones sin afectar la media y reduciendo el poder estadístico de los análisis, lo que incrementa el error tipo II, que es equivalente a la probabilidad de un resultado falso negativo, llegando el investigador a la

conclusión de que ha sido incapaz de encontrar una diferencia que existe en la realidad.

Arnqvist y Martensson (1998) plantearon una serie de recomendaciones a los fines de minimizar el impacto del error de medición. En primer lugar, la cantidad de pasos para el registro de datos debe ser la menor posible ya que la cantidad de error en los datos se incrementa a medida que lo hace el número de pasos metodológicos involucrados. En este trabajo, las coordenadas de puntos 3D se registraron con un brazo mecánico digitalizador Microscribe G2X calibrado y con una precisión de 0.05 mm. Las coordenadas se registraron en un archivo de tipo Excel y luego son ajustadas para obtener las coordenadas de forma que finalmente se utilizarán como dato (i.e. se eliminan las diferencias debidas a la escala, posición y rotación). En segundo lugar, los métodos de preparación de los individuos, presentación y digitalización deben estar estandarizados. Los cráneos fueron en todos los casos colocados en la misma posición, en vista lateral, para maximizar la visualización y registro de los puntos. En tercer lugar se debe evitar el uso de instrumentos más propensos al error utilizando equipos que se encuentren calibrados, ya que la cantidad de distorsión de los datos muchas veces depende de la calidad de los instrumentos y equipos usados.

Se desarrolló un diseño y se emplearon pruebas estadísticas para evaluar el error de medición y distinguir entre los dos tipos de error más arriba mencionados: aleatorio y sistemático. La precisión de las observaciones fue evaluada mediante el análisis de correlación intraclase (CCI) y un ANOVA de medidas repetidas (Zar 2010). La evaluación del error sistemático se realizó mediante la prueba ANOVA de medidas repetidas, mientras que el error al azar fue analizado mediante el coeficiente de correlación intraclase. Se empleó una muestra de 22 cráneos de individuos adultos de ambos sexos de diversa procedencia. Los mismos fueron seleccionados a partir del Catálogo de la División Antropología del Museo de La Plata (Lehmann Nietzsche 1910), mediante un programa de generación de números

aleatorios. Se definieron 42 *landmarks* que se encontraban distribuidos en el esqueleto facial, bóveda y base craneana, los mismos que serán utilizados en los análisis posteriores. Se realizaron dos series de mediciones con un intervalo de 15 días entre las mismas. A continuación se calculó el error intraobservador a partir de distintos conjuntos de datos: (1) un conjunto de 10 distancias lineales⁴ que describen la totalidad del cráneo, calculadas a partir de las mismas coordenadas de puntos [nasion-prostion (NA-PR), orbital superior-cigoorbital (OS-ZO), dacrion-ectoconquio (DA-EC), nasion-bregma (NA-BR), nasion-lambda (NA-LA), bregma-lambda (BR-LA), lambda-opistion (LA-OP), opistion-foramen lateral (OP-FL), basion-lambda (BA-L) basion-temporoccipital (BA-TO)], (2) los primeros 6 componentes principales de las variables de forma, que resumieron el 80 % de la variación de la muestra, y (3) los valores de coordenadas ajustadas. Para los tres conjuntos de datos se calculó el valor de F y el CCI comparando ambas series de mediciones (Gonzalez et al. 2011).

Se utilizaron estos tres conjuntos de datos para evaluar la presencia de error intraobservador a través de distintas variables que proveen información disímil. El análisis del primer conjunto de datos sigue el mismo planteo que la morfometría tradicional, donde el efecto de la discrepancia en el registro de datos se prueba para cada variable. El segundo conjunto de datos es una aproximación práctica para evaluar el efecto general del error (Lockwood et al. 2002). Finalmente el tercer conjunto de datos permite evaluar mediante cada una de las coordenadas, el error intraobservador asociado con la colocación de puntos de referencia y con la orientación del cráneo, incorporando el error intraobservador de los *semilandmarks* (Gonzalez et al. 2010).

Los resultados del primer conjunto de datos, las distancias lineales, se presentan en la Tabla 8.1. Se puede observar que los valores de F varían mayoritariamente entre 0 y 4, es decir

⁴ Las distancias calculadas incluyen medidas que describen al cráneo de manera global y otras que lo describen de manera local, tanto a lo largo del plano sagital como de manera lateral.

en general, no hay diferencias significativas entre las dos series para la toma de esta serie de medidas. La única medida con diferencias significativas (<0.05) entre las series es dacrion-ectoconquio. Asimismo el valor de CCI en general supera el 0.9, el único caso con un valor más bajo es el de nasion-lambda pero el valor de P indica que no hay una diferencia significativa entre las series. Dado que este análisis es muy sensible, se utilizó un valor de 0.01 para rechazar la hipótesis nula.

Los resultados del segundo conjunto de datos, los componentes principales, se presentan en la Tabla 8.2. Los valores de F varían entre 0 y 5, tampoco hay diferencias significativas entre las series, salvo por el CP6 que si presenta diferencias significativas (<0.05). Tanto en el caso del CP6, como para los otros cinco CP, los valores de CCI superan 0.93, por lo que se concluye que no hay diferencias significativas entre los CP de las dos series registradas.

Tabla 8.1. Resultados de error intraobservador a partir de las dos series de distancias lineales. En negrita se resaltan los valores elevados de F y los valores bajos de CCI.

Medidas	F	p	CCI	p
NA-PR	6.43	0.03	0.99	0
OS-ZO	1	0.34	0.97	0
DA-EC	7.52	0.02	0.97	0
NA-BR	3.89	0.08	1	0
NA-LA	0.89	0.37	0.49	0.15
BR-LA	4.53	0.06	0.98	0
LA-OP	3.21	0.1	0.99	0
OP-FL	0.02	0.9	0.95	0
BA-L	0	0.99	0.94	0
BA-TO	1.94	0.19	0.98	0

Tabla 8.2. Resultados de error intraobservador a partir de las dos series de componentes principales. En negrita se resaltan los valores elevados de F.

CPs	F	p	CCI	p
CP1 S1/S2	0.011	0.92	0.98	0
CP2 S1/S2	5.236	0.06	0.99	0
CP3 S1/S2	4.517	0.08	0.97	0
CP4 S1/S2	0.001	0.97	0.96	0
CP5 S1/S2	2.995	0.13	0.99	0
CP6 S1/S2	11.49	0.01	0.93	0

Finalmente, los resultados del tercer conjunto de datos, los *landmarks* de las coordenadas originales en 3D (x,y,z), se presentan en el Apéndice 3. Los valores de F varían entre 0 y 4 en general, en un sólo caso llegando a un valor alto de 24. Los CCI presentan en su mayoría valores mayores a 0.8, aunque se presentan algunos valores más bajos llegando hasta 0.45. La mayoría de los valores que presentan diferencias entre las series se presentan en la coordenada "y". Los puntos que presentaron mayor dificultad, es decir cuya diferencia entre las series ocurrió en 2 ó 3 dimensiones son: nasion, ectoconquio, frontotemporal y opistion.

En general, los resultados de los anteriores análisis permitieron concluir que las diferencias entre las series fueron mínimas ($p < 0.01$), por lo que se decidió continuar con el registro de los puntos en la totalidad de las muestras analizadas.

IX. RESULTADOS



IX. RESULTADOS

En este capítulo se presentan los resultados de los análisis tendientes a alcanzar los objetivos previamente planteados. Los resultados se organizaron en función de las escalas de análisis estudiadas (macro-regional, regional, y micro-regional), y en función de los tipos de variables estudiadas (morfológicas, ecológicas, espaciales).

9.1 Resultados en escala macro-regional

En la escala macro-regional se analizaron las variables morfológicas mediante:

- a) *Boxplot* para evaluar las diferencias del tamaño del cráneo completo,
- b) ACP para evaluar las diferencias de forma junto a *wireframes* que describen los principales cambios en cada estructura craneana,
- c) ACP para evaluar las diferencias de forma total, y
- d) Prueba de Lynch para evaluar la diversificación morfológica en tamaño y forma.

Las variables ecológicas fueron evaluadas mediante:

- a) Mapas 2D de la distribución de IC, $\delta^{13}\text{C}$ y FM,
- b) *Boxplot* para observar las diferencias de valores de FM por muestra, y
- c) *Scatterplot* que permite explorar la relación entre el IC y $\delta^{13}\text{C}$.

Los resultados de la asociación entre variables morfológicas y ecológicas con el espacio y entre sí, se presentan a través de:

- a) Correlogramas de las variables morfológicas,
- b) Correlogramas de las variables ecológicas, y
- c) Regresiones espaciales entre las variables morfológicas y ecológicas.

9.1.1 Morfológicas

9.1.1.1 Tamaño. Los resultados de la variación en el tamaño del cráneo completo, muestran un patrón geográfico (Figura 9.1), con las muestras del NOA presentando los valores más bajos, y

dentro de estas, la muestra de VAn mostrando los tamaños craneanos menores. Las muestras del COA tienen valores intermedios, los cráneos de menor tamaño se encuentran representados por las muestras del sur de SJ y NM, y los cráneos de mayor tamaño por la muestra del SM, con valores cercanos a los de las muestras de SP/NP. Finalmente, las muestras de SP/NP poseen los cráneos de mayor tamaño, siendo dentro de esta región, la muestra de Pa la que presenta los cráneos más pequeños, con valores más cercanos a los de las muestras del NM y Pu, mientras la muestra de SB presenta los tamaños craneanos mayores en comparación con el resto de las muestras estudiadas.

9.1.1.2 Forma. Cuando se consideran los resultados del ACP de forma en el cráneo completo (Figura 9.2a), se puede observar que la distribución coincide con el patrón geográfico: las muestras de SP/NP se localizan en el extremo positivo del CP1, las muestras del NOA se ubican en el extremo negativo del CP1, mientras que las muestras del COA se encuentran en una posición intermedia, más cerca de las muestras del NOA. La muestra de SB se encuentra entre las muestras del COA y las de SP/NP. A lo largo del CP2, las muestras de SP/NP se agrupan con las muestras del NOA en el extremo positivo, mientras que las muestras del COA se diferencian de las anteriores, ubicándose en el extremo negativo. Cuando se observa el ACP del esqueleto facial (Figura 9.2b), la dispersión de las muestras es muy similar, en el extremo positivo del CP1 se ubican las muestras del NOA, mientras que las muestras SP/NP se localizan en el extremo negativo, y las muestras del COA en una posición intermedia, separadas de los otros dos grupos por el CP2. La distribución de muestras en el ACP de la bóveda (Figura 9.2c) es similar a la del cráneo completo. El ACP de forma de la base craneana (Figura 9.2d) presenta la menor dispersión de las muestras. Aunque en esta distribución las muestras no se encuentran agrupadas geográficamente, a lo largo del CP1, las muestras del NOA y COA se ubican en el extremo positivo, mientras que las de SP/NP se

encuentran en el extremo negativo. Por el las muestras del COA se agrupan con las de SP/NP, que se encuentran en el extremo negativo, mientras que las muestras del NOA se encuentran en el extremo positivo. Las muestras del COA que se encontraban a una cierta

contrario, a lo largo del CP2 de forma, distancia, entre el agrupamiento del NOA y SP/NP en los tres ACP anteriores, se encuentran más cerca de las otras muestras en el ACP de la base.

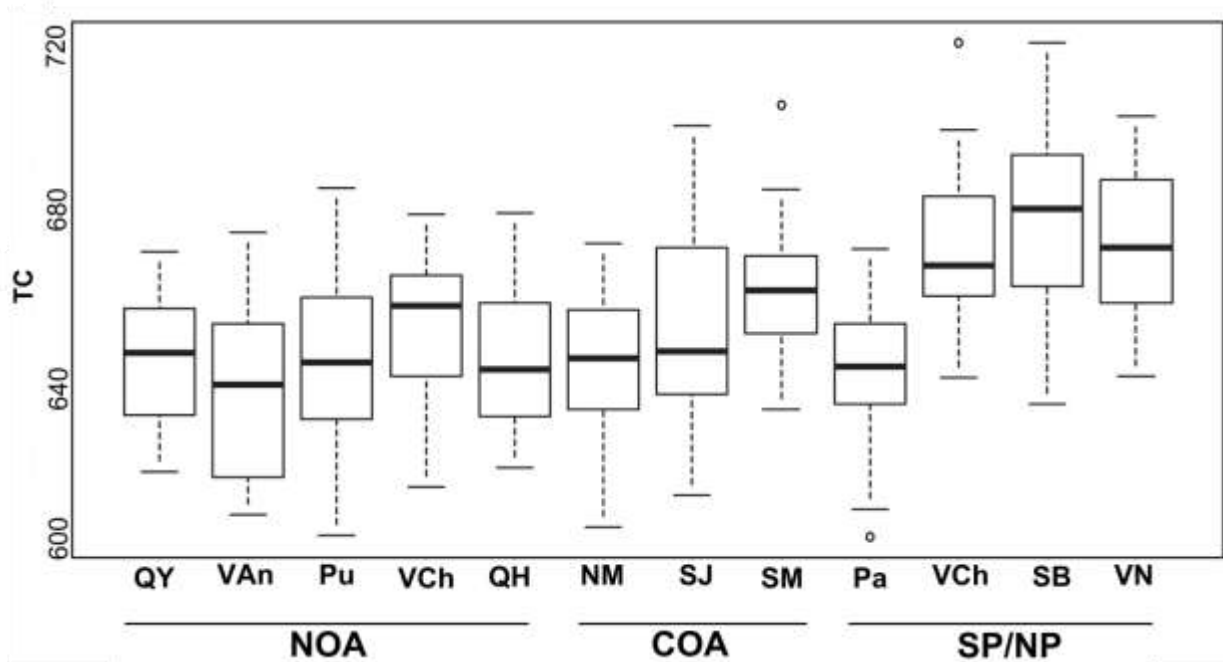


Figura 9.1. Boxplots del tamaño centroide (TC) del cráneo completo para las 12 muestras a escala macro-regional.

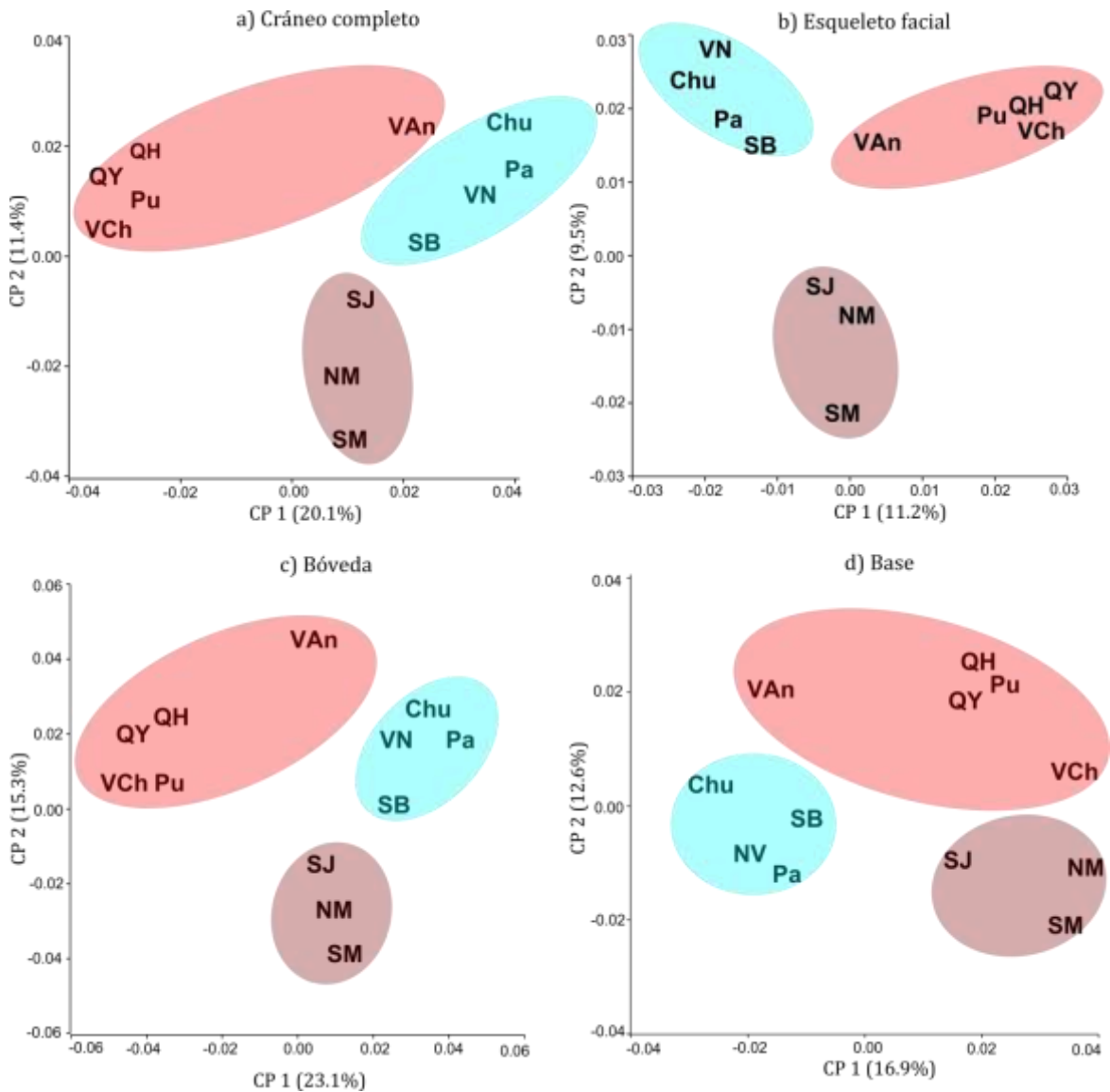


Figura 9.2. Análisis de Componentes Principales de forma a partir de las 12 muestras a escala macro-regional.

En la Figura 9.3 los *wireframes* ilustran el cambio de la forma a lo largo del CP1, en el esqueleto facial, bóveda y base craneana. La magnitud del cambio de forma, es mostrada como variación en los vectores Procrustes a lo largo del CP1. Los principales cambios a lo largo del CP1 están relacionados con el maxilar superior, los huesos nasales y el occipital. En lo que respecta al esqueleto facial, en el extremo positivo del CP1, donde se encuentran las muestras del NOA, el maxilar superior es más corto, los huesos nasales son más cortos y más anchos, mientras que la bóveda craneana es más baja. Por el contrario, en el extremo negativo del CP1, donde se encuentran agrupadas las muestras de SP/NP, el maxilar

superior es más largo, los huesos nasales son más largos y más delgados, mientras que la bóveda craneana es más alta. En el extremo positivo de la base craneana, donde se agrupan las muestras del NOA y COA, las relaciones entre los puntos se encuentran más cercanas entre sí, por lo que las dimensiones resultan en una base de menores dimensiones, salvo por la apófisis mastoidea que presenta mayores dimensiones. Por el contrario, en el extremo negativo del CP1 de la base craneana, donde se ubican las muestras de SP/NP, las relaciones entre los puntos son más distantes entre sí, por lo que la base presenta mayores dimensiones, salvo por la apófisis mastoideas que es más pequeña.

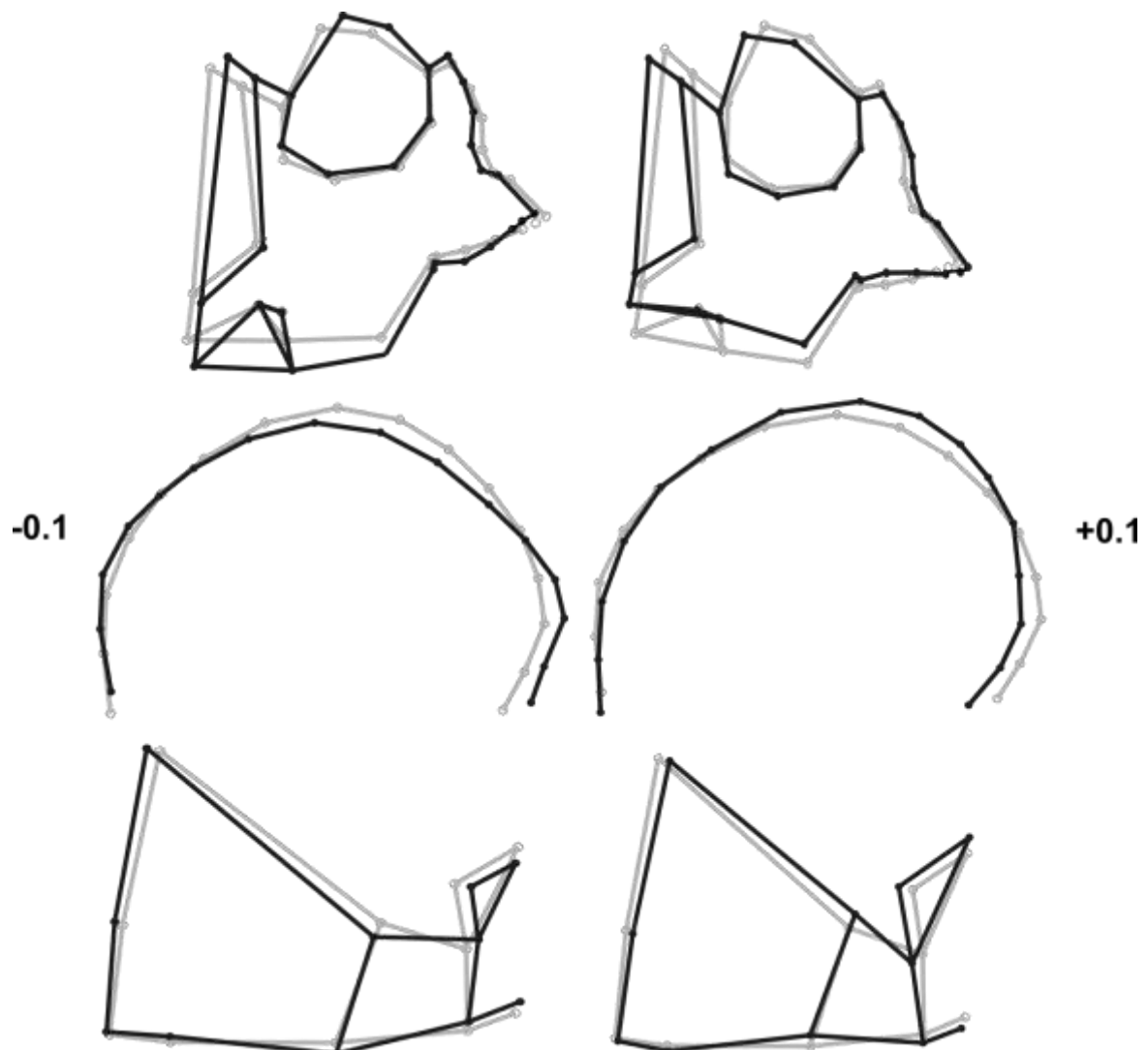


Figura 9.3. Wireframes describiendo el esqueleto facial, bóveda y base del cráneo (de arriba hacia abajo) del extremo negativo (-0.1) al positivo (+0.1) del CP1, para las 12 muestras a escala macro-regional. Se muestra la forma consenso generada a partir de la variación de todas las muestras (gris claro), y la variación a lo largo del primer componente principal (negro).

9.1.1.3 Forma Total. En el ACP de la forma del cráneo completo (Figura 9.4a), las muestras de SP/NP se localizan en el extremo positivo del CP1, Pa y las muestras del COA en una posición intermedia y las muestras del NOA en el extremo negativo. El CP2 separa las muestras del NOA, ubicadas en el extremo negativo, de las del SP/NP ubicadas en el extremo positivo. Nuevamente las muestras del COA se ubican entre las de SP/NP y las del NOA, aunque el agrupamiento por región es más claro. Por otro lado, en el ACP del esqueleto facial, (Figura 9.4b) las muestras de SP/NP se localizan en el

extremo positivo del CP1, separado de las otras muestras (COA y NOA) que se ubican en el extremo negativo. A lo largo del CP2, las muestras del NOA se localizan en el extremo positivo, mientras que el resto de las muestras se encuentran en el medio de la distribución y en el extremo negativo. Tanto en el ACP del cráneo completo como en el del esqueleto facial, la distribución de las muestras a lo largo del CP2 coincide con el patrón geográfico. En el ACP de la bóveda (Figura 9.4c), las muestras pertenecientes a los agrupamientos se encuentran más cerca entre sí, se distribuyen

coincidiendo con el patrón geográfico a lo largo del CP1: las muestras del NOA se localizan en el extremo positivo, las muestras del COA en un espacio intermedio y las muestras de SP/NP en el extremo negativo. Por el contrario, el CP2 no tiene ningún patrón geográfico, sino que las muestras aparecen mezcladas. Por último, el ACP de la base craneana (Figura 9.4d) muestra

una distribución mezclada. A lo largo del CP1, las muestras de SP/NP se encuentran en el extremo negativo separadas de las otras muestras. El CP2 muestra una distribución aún más mezclada, con muestras de SP/NP y VAn agrupadas en el extremo negativo, y todas las otras muestras en el extremo positivo.

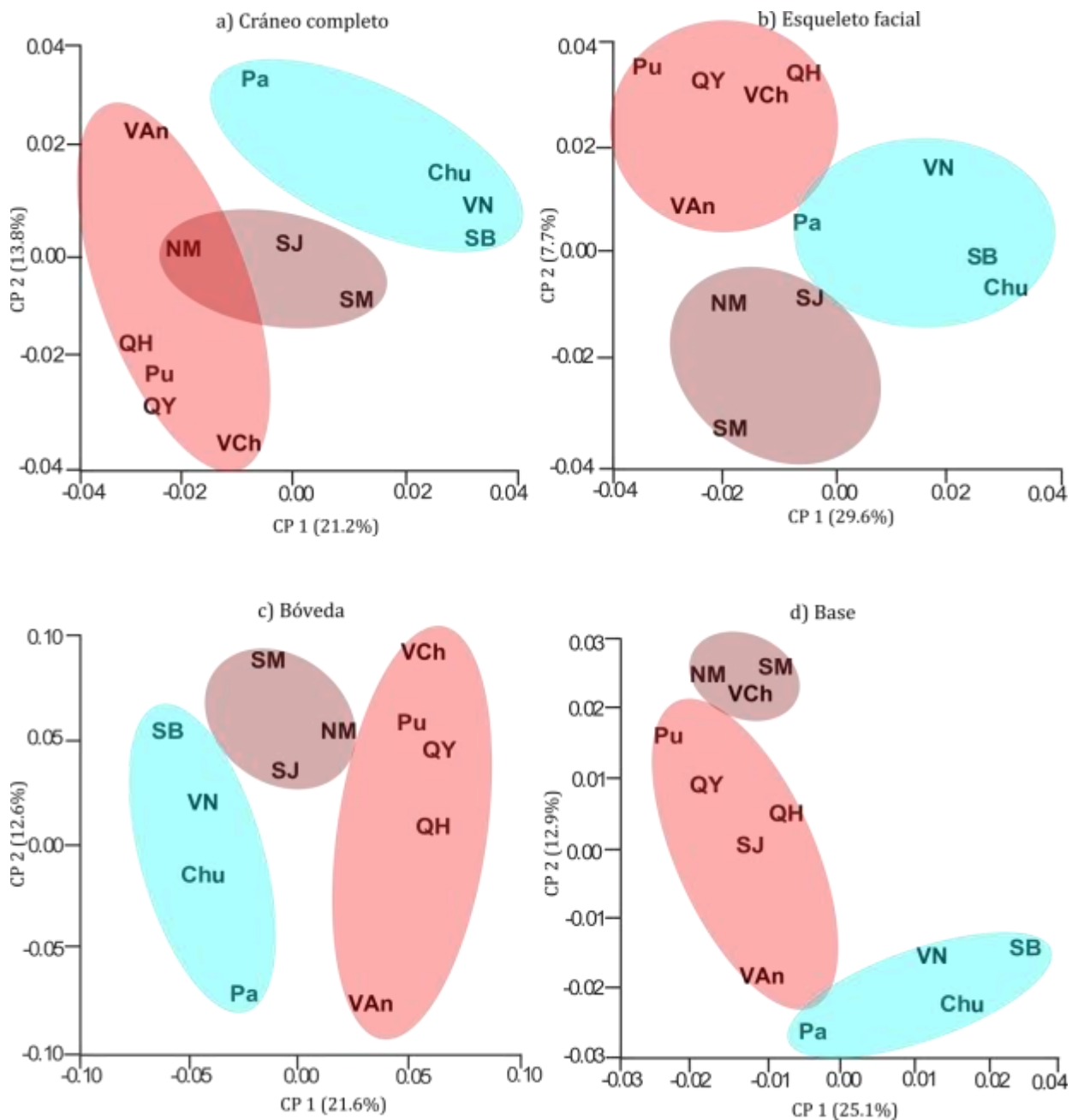


Figura 9.4. Análisis de Componentes Principales de la forma total para las 12 muestras a escala macro-regional.

9.1.1.4 Prueba de Lynch para la diversificación morfológica. Los resultados de forma y tamaño, obtenidos para el cráneo completo, esqueleto facial, bóveda y base craneana indican que en la escala macro-regional, los valores de Δ son notablemente mayores que el límite superior ($\Delta_{max}=0.01$) del rango planteado por Lynch para el valor de delta (Figura 9.5). Es decir, ese valor intercepta en un número de generaciones mayor a 1.000, que equivalen en Sudamérica a 28.000 años, una fecha que está por fuera del rango de los fechados más tempranos disponibles según los cuales la región habría sido colonizada entre hace 12500-13000 años AP (Borrero 1999; Lanata et al. 2006). Por esta razón, se considera que los procesos aleatorios no serían los únicos responsables para explicar la diversificación de las poblaciones humanas de la región, por lo que la divergencia observada se puede explicar por la combinación de procesos aleatorios y no-aleatorios.

En síntesis, los resultados morfológicos obtenidos indican que en términos generales, las muestras se distribuyen espacialmente coincidiendo con la geografía para las variables de forma y tamaño principalmente, y en menor grado para la forma total. Asimismo, los resultados del ACP presentan una gran variación, encontrándose las muestras del COA más cercanas entre sí cuando se analiza el cráneo completo, el esqueleto facial y la bóveda, y tienden a localizarse en una posición intermedia entre el agrupamiento de las muestras del NOA y el de las muestras de SP/NP que mostraron una distribución más dispersa. Cuando se analiza la morfología de la base craneana en el ACP, las muestras se encuentran mayormente mezcladas sin responder a una distribución geográfica. Finalmente, los resultados de la Prueba de Lynch sugieren que los procesos aleatorios no habrían sido suficientes para explicar la diversificación de las poblaciones sudamericanas.

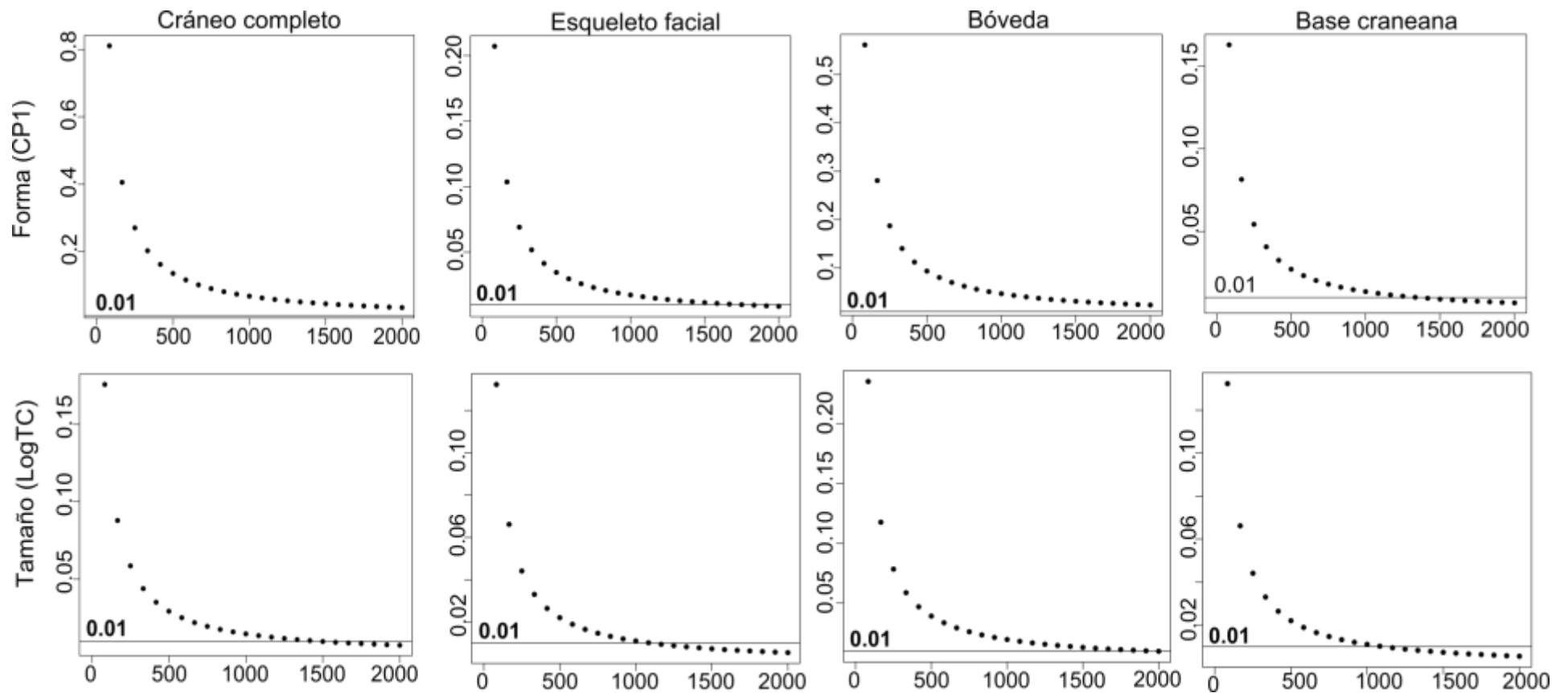


Figura 9.5. Resultados de la Prueba de Lynch (1990) para las muestras de la escala macro-regional con las variables de Forma (CP1) y Tamaño (LogTC) en el cráneo completo, esqueleto facial, bóveda y base craneana, utilizando el número de generaciones desde la divergencia poblacional (eje X).

9.1.2 Ecológicos

9.1.2.1 Distribución espacial de las variables ecológicas. A partir de las matrices de datos ecológicos se graficaron mapas 2D que exhiben la distribución de los valores de las variables analizadas (IC, $\delta^{13}\text{C}$ y FM) en el espacio (Figura 9.6). En los mismos se puede observar una escala colorimétrica (derecha) mostrando el continuo de los valores de cada variable homologado con una escala de colores para una apreciación visual. Esto permite analizar visualmente cómo se distribuye cada variable en el espacio, es decir la variación de los valores que las mismas toman, a través de la geografía.

Se puede observar que el IC y $\delta^{13}\text{C}$ presentan una estructuración espacial ya que los valores de estas variables se distribuyen de acuerdo con un gradiente geográfico N/S. Por otro lado, la FM presenta valores disímiles, que no coinciden con el gradiente geográfico (Figura 9.6).

9.1.2.2 Fuerza de Mordida. Los *boxplots* de fuerza de mordida (Figura 9.7) muestran una gran variación entre los valores extremos. En general, las muestras del NOA presentaron los valores más bajos, seguido de las muestras de SP/NP y finalmente las muestras del COA, que presentaron los valores más altos. Particularmente, las muestras NM, SJ y VN tienen los valores más altos de FM, mientras

que Chu, NM y QH tienen los valores más bajos. No era de esperar que las muestras de Chu tengan valores similares a las muestras del NOA. Además, la muestra de Pa tiene valores de fuerza mordida similares a las muestras del NOA. Cuando se considera la cantidad de variación en cada región, las muestras del COA son las que tienen mayor variación. Este conjunto de muestras presenta una gran diferencia entre sus valores extremos: SJ y SM tienen los valores más altos de fuerza de mordida de toda la muestra, mientras que NM presenta uno de los valores más bajos, asociados a las muestras del NOA. Entre las muestras del NOA, hay una pequeña diferencia en los valores extremos: VCh que tiene los valores de fuerza de mordida más altos y QH los más bajos de esta región. Por otra parte, existe una gran diferencia entre los valores extremos de SP/NP con VN que tiene los valores más altos y Chu, los más bajos. Sin embargo, no existe una gran diferencia entre las muestras del NOA y SP/NP, que tienen casi los mismos valores de fuerza de mordida, a pesar de que representan el extremo norte y sur de la distribución geográfica, respectivamente. Sólo las muestras del COA se diferencian de las demás con valores de fuerza de mordida notablemente elevados. Por esta razón, se puede concluir que estos datos descriptivos permitieron demostrar que la fuerza de mordida no exhibe ningún patrón geográfico aparente.

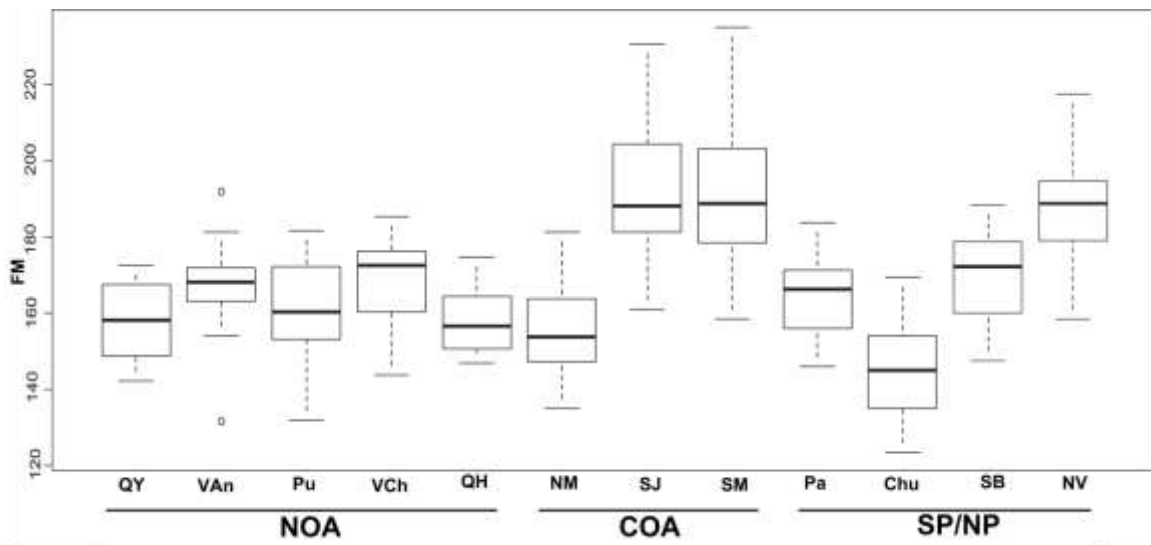


Figura 9.7. Boxplots describiendo el valor de FM para las muestras de la escala macro-regional. Las FM presenta unidades en función del tamaño centroe de los músculos corregido por el brazo de palanca Mo.

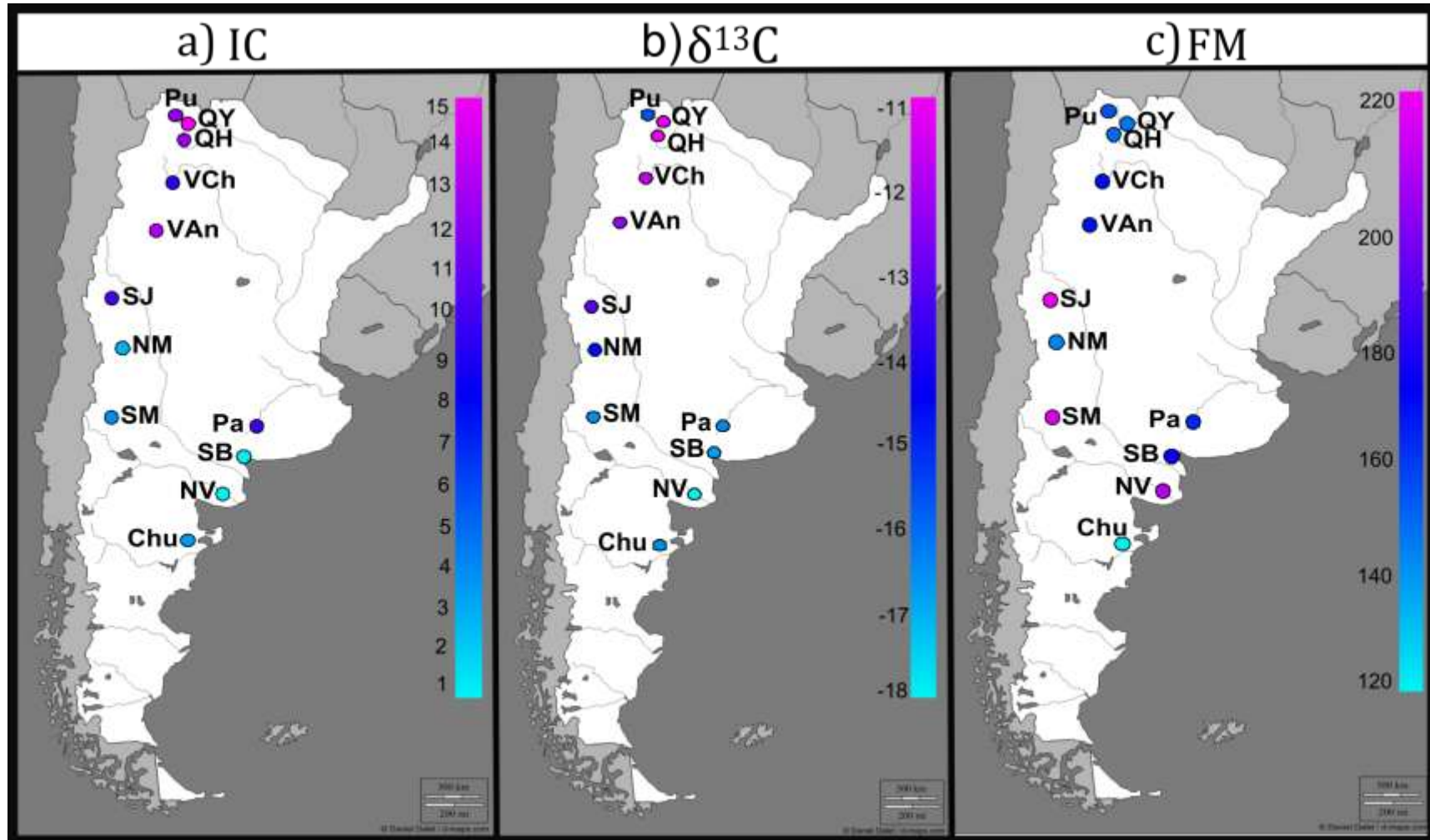


Figura 9.6. Mapas 2D mostrando la distribución de las variables ecológicas (IC, $\delta^{13}C$ y FM) en el espacio geográfico de la escala macro-regional.

9.1.2.3 Relación entre IC y $\delta^{13}C$. Se representaron gráficamente el IC y $\delta^{13}C$ con el objetivo de explorar su asociación, y de esta manera poder evaluar si estas variables se podrían combinar en un único eje principal. Como se puede ver en la Figura 9.8, en términos generales, estas variables tienen una relación lineal. Una excepción la constituyen las muestras de Pampa y Puna, que no se ajustan a esta relación. Para evitar que se pierda esta información sobre la variación existente, se decidió trabajar con ambas variables de forma independiente.

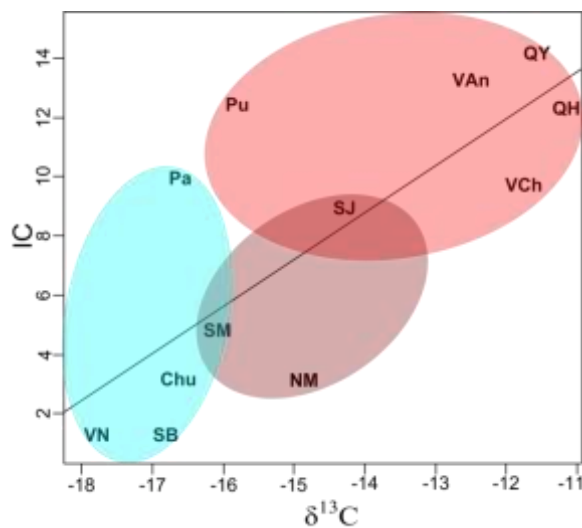


Figura 9.8. Relación entre las variables IC y $\delta^{13}C$ en las muestras en escala macro-regional.

En los extremos de la distribución, VN tiene el valor de $\delta^{13}C$ más bajo (-17.98) y el menor valor de IC (0.9), mientras que QY tiene el valor de $\delta^{13}C$ más alto (-11.2) y el valor de IC se encuentra entre los más altos (15). Se pueden observar dos grupos en la distribución: uno está formado por las muestras de SP/NP, que tienen valores bajos de $\delta^{13}C$ (entre -16 y -17) y de IC (entre 0.9 y 9.8), el otro grupo está compuesto por muestras del NOA que presentan la situación inversa: altos valores de $\delta^{13}C$ (entre -11 y -15) y de IC (entre 9.3 y 15). Las muestras del COA se ubican entre estos dos grupos, estando la muestra del SM asociada con las muestras de SP/NP y la de SJ con las del NOA. Las muestras del COA presentan valores

de $\delta^{13}C$ entre -13 y -16 y valores de IC entre 2.7 y 10. Cuando se consideran los grupos del NOA y SP/NP, las muestras del SM y NM se encuentran más cerca del grupo SP/NP, sin embargo teniendo en cuenta el grupo intermedio formado por Pa y Pu, las muestras de SM y NM se encuentran más cercana a este otro grupo de valores intermedios.

9.1.3 Asociación entre variables morfológicas y ecológicas con el espacio y entre sí

Se realizaron correlogramas para evaluar la asociación de las variables morfológicas [Tamaño (TC), Forma (CP1 de forma), y Forma total (CP 1 de forma total) para el cráneo completo, esqueleto facial, bóveda y base craneana (Figura 9.9)] y ecológicas [$\delta^{13}C$, IC y FM (Figura 9.10)], con el espacio. Asimismo, se realizaron regresiones espaciales entre las variables morfológicas y ecológicas para evaluar la relación de las mismas entre sí (Tabla 9.1).

9.1.3.1 Asociación de variables morfológicas con el espacio. Como se puede ver en la Figura 9.9, las distintas variables morfológicas presentan un descenso monótono en el coeficiente de I de Moran respecto a la distancia geográfica, lo que sugiere un patrón clinal en la distribución espacial de las variables morfológicas. Esto significa que las muestras vecinas son más parecidas que las muestras distantes, lo que indica una fuerte similitud morfológica en escalas geográficas pequeñas. La estructura craneana que presenta un patrón geográfico más fuerte es el esqueleto facial, tanto en el caso del TC como de la forma total, pero no así en la forma. Cuando se observa el correlograma del cráneo completo, el conjunto de variables que describen la forma son las que presentan mayor asociación con la geografía, en la bóveda ocurre lo mismo con la forma total, mientras la base no presenta asociación espacial.

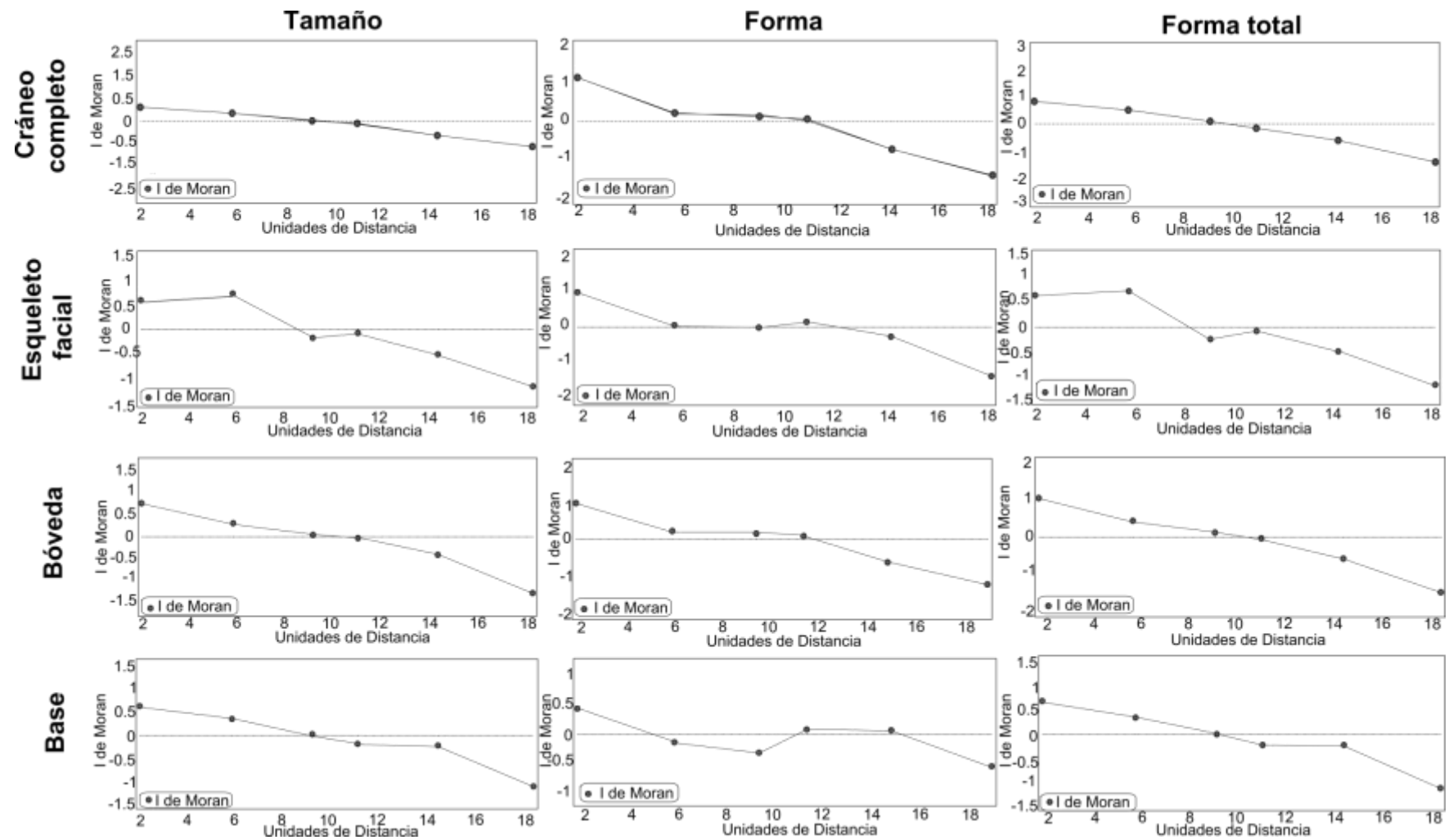


Figura 9.9. Correlogramas de las variables morfológicas para las 12 muestras en escala macro-regional.

9.1.3.2 Asociación de variables ecológicas con el espacio. En la Figura 9.10 se puede observar que $\delta^{13}\text{C}$ es la variable que presenta un patrón geográfico más fuerte, seguida de IC. Por otro lado, la FM no presenta ninguna estructura geográfica, lo que significa que la variación de esta variable cambia al azar o debido a otros factores diferentes al espacio geográfico.

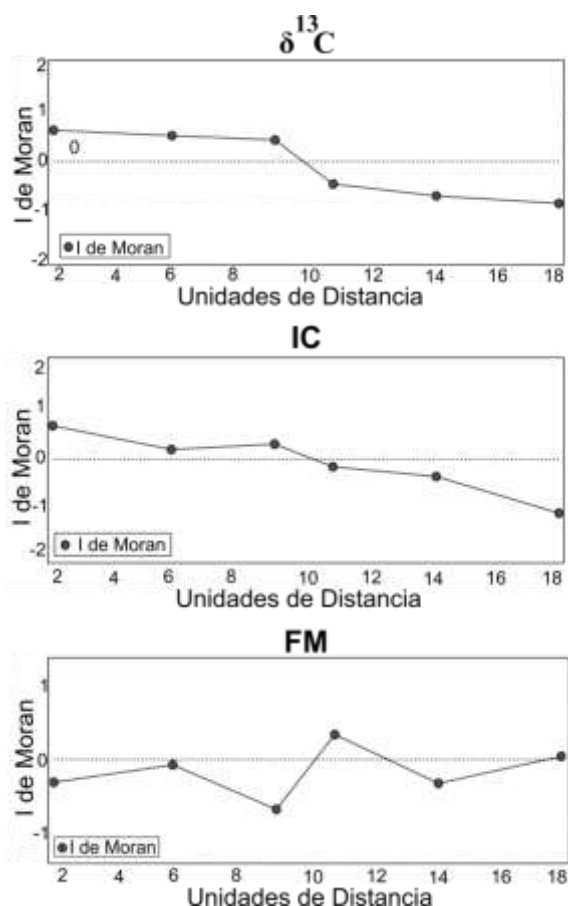


Figura 9.10. Correlogramas de las variables ecológicas para las 12 muestras en escala macro-regional.

Cuando se consideran todos los correlogramas en conjunto, las variables con una estructuración geográfica más fuerte son $\delta^{13}\text{C}$ y CP1 de forma total del esqueleto facial. Estas variables muestran una forma asintótica descendente coincidente con un patrón clinal, es decir, existe una asociación entre los valores que toman estas variables a lo largo del espacio geográfico, considerando en este escala la macro-regional, de manera que las muestras cercanas son más similares entre sí y a medida

que se alejan presentan diferencias mayores (*sensu* Barbujani 2000).

9.1.3.3 Regresiones espaciales entre variables morfológicas y ecológicas. En la Tabla 9.1 se presentan los resultados del análisis de regresión espacial considerando los tres predictores ($\delta^{13}\text{C}$, IC, FM) y las posibles combinaciones entre los mismos. Los resultados se encuentran clasificados por estructura craneana, y a su vez los predictores se encuentran ordenados de acuerdo a los valores de AIC en sentido de menores valores (mejor ajuste y más simplicidad) a los más altos valores. Como se mencionó anteriormente, los predictores fueron analizados por pares para evitar el efecto de la multicolinealidad, debido a que como ya se demostró anteriormente el $\delta^{13}\text{C}$ y el IC presentan una alta correlación de Pearson ($r=0.76$). Los coeficientes de SAR muestran la importancia de las variables explicativas en la Tabla 9.1. El predictor más fuerte para cada región y variable craneométrica se indica en negrita. Los únicos valores significativos a $P < 0.05$ fueron los de IC en dos casos: tamaño del cráneo completo y el tamaño de la bóveda, todos los demás no son significativos estadísticamente.

Cuando se observa los resultados de análisis espaciales para todo el cráneo, los resultados indican que el IC y $\delta^{13}\text{C}$ son las variables que mejor predicen la variación morfológica de esta estructura. El IC predice un 59% de la variación morfológica en tamaño, $\delta^{13}\text{C}$ un 28% de la variación morfológica respecto a la forma, e IC un 59% de variación morfológica en la forma total del cráneo. En el esqueleto facial, se obtuvieron resultados similares siendo IC y $\delta^{13}\text{C}$ las variables más explicativas, aunque con valores predictivos menores a los del cráneo completo: IC predice un 43% del tamaño del esqueleto facial, $\delta^{13}\text{C}$ un 13% de la forma facial, e IC un 39% de la forma total del esqueleto facial. En la bóveda, si bien prevalecen IC y $\delta^{13}\text{C}$ como variables predictivas, se destaca que $\delta^{13}\text{C}$ explica un 23%

de la variación morfológica de forma de la bóveda y un 33% de la forma total de la misma. Por otro lado, IC explica un 56% de la variación en tamaño de la bóveda craneana. Respecto a la base craneana el IC explica 40% de la variación en tamaño y 29% de la variación en la forma total, mientras que FM explica sólo el 0.1% de la forma de la base craneana.

El IC resultó ser la variable explicativa que mejor predice la variación morfológica de las poblaciones analizadas en el presente trabajo, y la FM la que menor poder explicativo tiene en los presentes análisis.

Tabla 9.1. Resultados de la regresión espacial para las 12 muestras en escala macro-regional. Se indican los valores significativos (< 0.05, ** < 0.01).*

Estructura craneana	Variable morfológica	Predictores	R ²	AIC	
Cráneo completo	Tamaño	IC	0.590**	102.822	
		IC/FM	0.610*	108.635	
		$\delta^{13}\text{C}$ /IC	0.580*	109.356	
		$\delta^{13}\text{C}$	0.210	110.865	
	Forma	$\delta^{13}\text{C}$	0.280	-39.979	
		IC	0.001	-36.043	
		FM	0.001	-36.043	
		Forma total	IC	0.589**	-46.939
			IC/FM	0.649**	-42.542
			$\delta^{13}\text{C}$ /IC	0.641*	-42.291
Esqueleto facial	Tamaño	$\delta^{13}\text{C}$	0.381*	-42.042	
		IC	0.438*	78.570	
		$\delta^{13}\text{C}$	<.001	85.490	
		FM	<.001	85.488	
	Forma	IC/FM	0.408	85.493	
		$\delta^{13}\text{C}$	0.130	-49.674	
		IC	<.001	-48.001	
		FM	<.001	-48.001	
		Forma total	IC	0.398*	-45.428
			$\delta^{13}\text{C}$	<.001	-39.345

		FM	<.001	-39.345
		IC	0.564**	97.832
Bóveda	Tamaño	IC/FM	0.724**	98.615
		$\delta^{13}\text{C}$ /IC	0.580	103.650
		$\delta^{13}\text{C}$	0.252	104.301
		$\delta^{13}\text{C}$	0.233	-35.025
	Forma	IC	<.001	-31.840
		FM	<.001	-31.840
		$\delta^{13}\text{C}$	0.337*	-34.145
	Forma total	IC	0.194	-31.794
		FM	0.027	-29.536
		IC	0.403*	64.462
Base	Tamaño	$\delta^{13}\text{C}$	<.001	70.642
		FM	<.001	70.642
		FM	0.010	-40.017
	Forma	IC	<.001	-39.895
		$\delta^{13}\text{C}$	<.001	-39.895
		IC	0.299	-43.727
	Forma total	$\delta^{13}\text{C}$	<.001	-39.457
		FM	<.001	-39.457

9.2 Resultados en escala regional

En la escala regional se analizaron las variables morfológicas mediante:

- a) *Boxplot* para evaluar las diferencias del tamaño del cráneo completo,
- b) ACP para evaluar las diferencias de forma junto a *wireframes* que describen los principales cambios en cada estructura craneana,

c) ACP para evaluar las diferencias de forma total, y

d) Test de Lynch para evaluar la diversificación morfológica en tamaño y forma.

Las variables ecológicas fueron evaluadas mediante:

- a) Mapas 2D de la distribución de IC, $\delta^{13}\text{C}$ y FM,
- b) *Boxplot* para observar las diferencias de valores de FM por muestra, y

c) *Scatterplot* que permite explorar la relación entre el IC y $\delta^{13}\text{C}$.

Los resultados de la asociación entre variables morfológicas y ecológicas con el espacio y entre sí, se presentan a través de:

- m_{12} de Procrustes para evaluar la asociación entre las variables morfológicas y ecológicas con el espacio geográfico, y
- Regresiones espaciales entre las variables morfológicas y ecológicas.

9.2.1 Variables Morfológicas

9.2.1.1 Tamaño. En la Figura 9.11 se observa la variación en el tamaño del cráneo completo, a partir de los *boxplots* del cráneo completo por muestra. El tamaño de los cráneos se incrementa en un sentido N/S, presentando las muestras del sur de Mendoza los cráneos más grandes y las muestras de San Juan los cráneos

más pequeños. En el sur de Mendoza, la variación morfológica decrece en tamaño en sentido E/O. En cambio, en el norte de Mendoza no existen diferencias destacables en el tamaño de los cráneos, aunque levemente se observa la misma tendencia que en el sur. Si bien en el sur de San Juan los cráneos son levemente más grandes que en el norte, cabe destacar la mayor amplitud de variación en tamaño en las muestras del NSJ. Cuando se observan las 6 muestras, la amplitud de la variación del tamaño craneano se incrementa de S a N.

9.2.1.2 Forma. La variación en forma fue evaluada a través de la variación a lo largo de los dos primeros CP (Figura 9.12) y los *wireframes* asociados a la variación a lo largo del primer componente, que es el que presenta la mayor cantidad de variación.

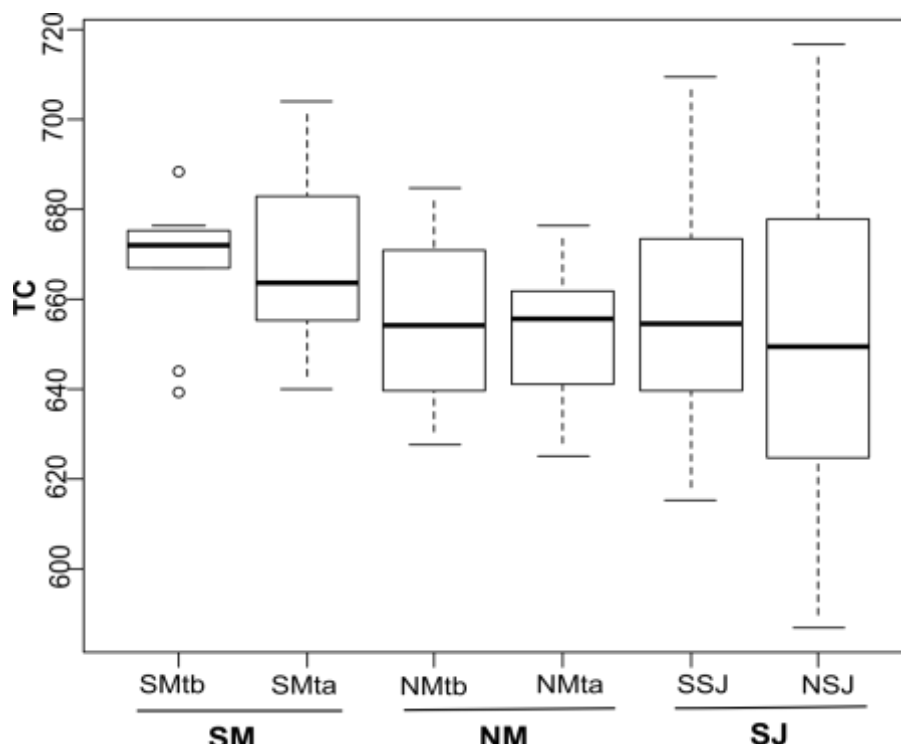


Figura 9.11. Boxplots de variación del tamaño total craneano por muestra en escala regional.

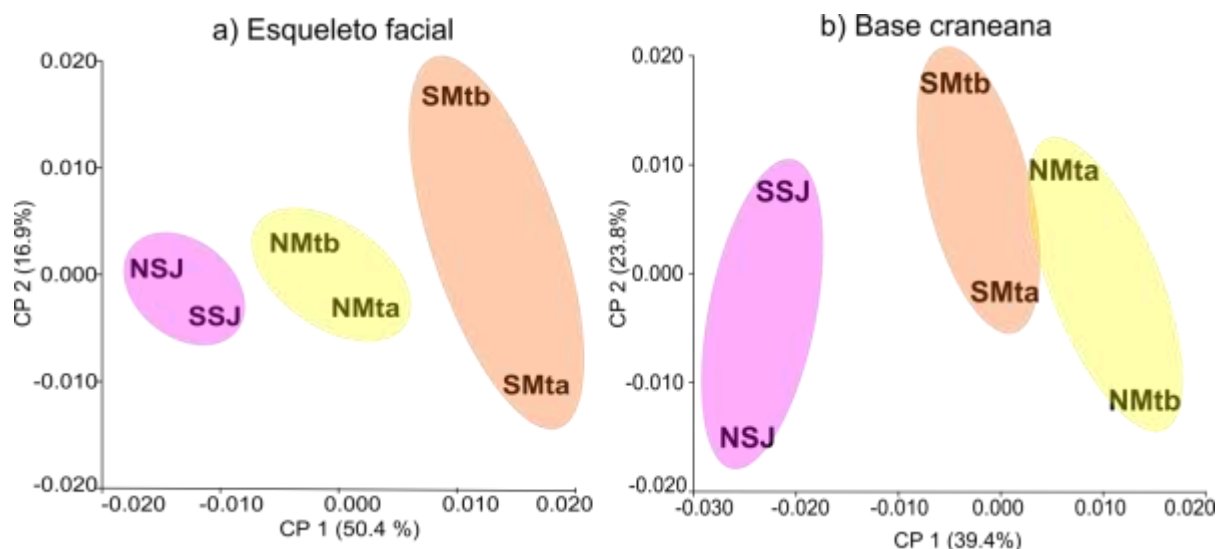


Figura 9.12. ACP de forma de las muestras en escala regional.

En la Figura 9.12a se exhibe la variación en forma del esqueleto facial a lo largo de los dos primeros componentes principales. Se puede observar que las muestras se distribuyen a lo largo del CP1 coincidiendo con un criterio geográfico, con las muestras del sur de Mendoza hacia el extremo positivo del CP1, las muestras de San Juan hacia el extremo negativo del CP1, y las muestras del norte de Mendoza en una posición intermedia. Asimismo, cabe destacar que a lo largo del CP2, las muestras de Mendoza se distribuyen de manera que las de Tierras Altas se ubican hacia el extremo negativo del CP2, y las muestras de Tierras Bajas hacia el extremo positivo del CP2. La muestra del sur de Mendoza es la que presenta la mayor amplitud de variación. En la Figura 9.12b se muestra la variación en forma de la base craneana. A lo largo del CP1 se ubican en el extremo negativo las muestras de San Juan, en una posición intermedia las del sur de Mendoza, y en el extremo positivo las muestras del norte de Mendoza. El CP2 no presenta variación que se corresponda con criterios geográficos, agrupando a las muestras de SSJ, SMtb y NMta en el extremo positivo y a las

muestras de NSJ y NMtb en el extremo negativo, mientras que SMta se ubica en una posición intermedia.

En los *wireframes* del esqueleto facial y la base craneana (Figura 9.13) se pueden observar los principales cambios en forma. En el esqueleto facial dichos cambios se encuentran localizados en el paladar, huesos nasal, maxilar, malar y órbita. A diferencia del extremo positivo, en el extremo negativo del CP1, representado por las muestras de San Juan (Figura 9.12a), el paladar es amplio, el maxilar más alargado, el malar tiene una forma curva, la órbita es redondeada y de menor tamaño. Por el contrario, las muestras del sur de Mendoza, representadas por el extremo positivo del CP1, presentan paladares de menor tamaño, maxilares más cortos y de menor longitud, el malar más anguloso, y la órbita presenta mayores dimensiones y angulosidad. En la base craneana se puede observar que, en el extremo negativo del CP1, la base y la apófisis mastoides presentan menores tamaños, por el contrario, en el extremo positivo del CP1 la base y la apófisis mastoides son de mayores tamaños.

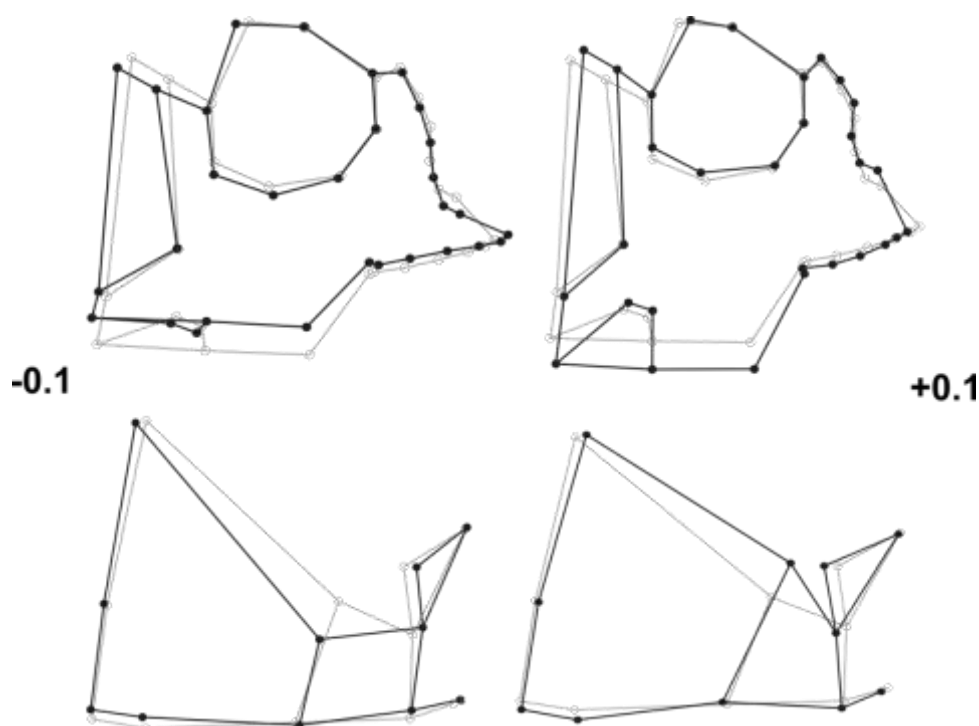


Figura 9.13. Wireframes del esqueleto facial, bóveda y base craneana, mostrando la variación en forma del extremo negativo (-0.1) al positivo (+0.1) del CP1, para las muestras en escala regional. Se muestra la forma consenso generada a partir de la variación de todas las muestras (gris claro), y la variación a lo largo del primer componente principal (negro).

9.2.1.3 Forma total. Se puede observar la variación de la forma total del esqueleto facial y la base craneana en la Figura 9.14. Respecto al esqueleto facial (Figura 9.14a), en el extremo positivo del CP1 se ubican las muestras de SMta, NMtb y SSJ, mientras que en el extremo negativo se ubican las muestras de NSJ, NMta y SMtb. El esqueleto facial presenta a lo largo del CP2 una variación que coincide con la distribución geográfica de las muestras en un sentido N/S, con las muestras del sur de Mendoza ubicadas en el extremo positivo del

CP2, las muestras del norte de Mendoza en una posición intermedia y las muestras de San Juan en el extremo negativo del CP2. A lo largo del CP1 de la base craneana (Figura 9.14b), se ubican en el extremo negativo las muestras de San Juan, y en el extremo positivo las muestras del sur de Mendoza y NMtb, mientras que la muestra de NMta se encuentra en una posición intermedia. En el CP2 las muestras se distribuyen de manera que se ubican en el extremo positivo las del NM, las de SJ en el extremo negativo y las del SM en una posición intermedia.

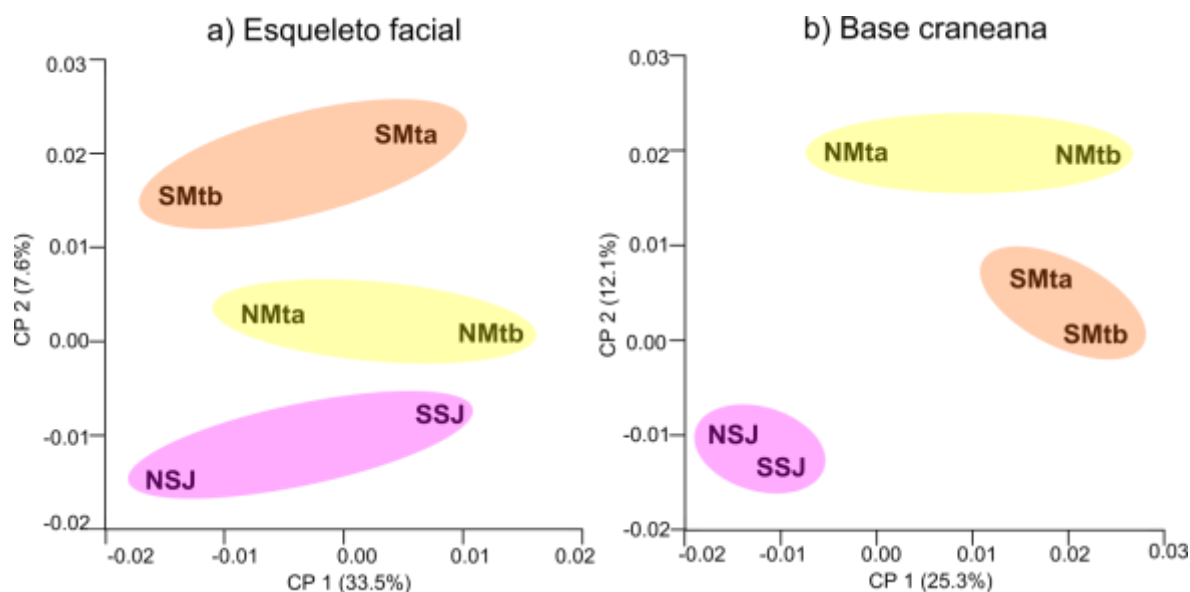


Figura 9.14. ACP de la forma total de las muestras en escala regional.

9.2.1.4 Prueba de Lynch para la diversificación morfológica. Los resultados de forma y tamaño, obtenidos en el esqueleto facial y base craneana, indican que en la escala regional, los valores de Δ varían considerablemente (Figura 9.15). Cuando se considera el tamaño, tanto del esqueleto facial como de la base craneana, el límite superior ($\Delta_{max}=0.01$) del rango planteado por Lynch para el valor de delta, intercepta en 250/300 generaciones, por lo que los procesos aleatorios pueden explicar por si solos la variación del tamaño en las muestras de la escala regional. Cuando se considera la forma del esqueleto facial, el límite superior ($\Delta_{max}=0.01$) del rango planteado por

Lynch para el valor de delta, intercepta en 400 generaciones, por lo que los procesos aleatorios pueden explicar la variación de la forma del esqueleto facial. Por el contrario, respecto a la forma de la base craneana, el límite superior ($\Delta_{max}=0.01$) del rango planteado por Lynch para el valor de delta, intercepta en 1.000 generaciones, dado que es mayor del límite esperado en este trabajo (500 generaciones), los procesos no-aleatorios no son suficientes para explicar la variación en forma de esta estructura anatómica. Es decir, la combinación de procesos no-aleatorios con procesos aleatorios explican la variación de la forma base craneana de las muestras del COA.

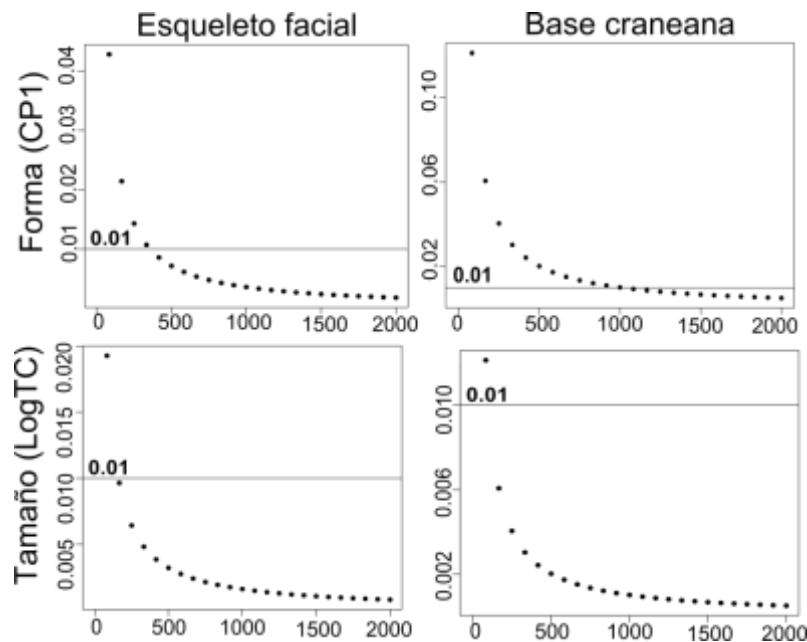


Figura 9.15. Resultados gráficos de la Prueba de Lynch (1990) en las muestras en escala regional para las variables de forma (CP1) y tamaño (LogTC) del esqueleto facial y base craneana, utilizando el número de generaciones desde la divergencia poblacional (eje X).

9.2.2 Variables Ecológicas

9.2.2.1 Distribución espacial de las variables ecológicas. La distribución de los valores que toman las variables ecológicas (IC, $\delta^{13}\text{C}$, FM) en el espacio fue evaluada mediante mapas 2D realizados a partir de las matrices de datos disponibles. Se puede observar (Figura 9.16) que $\delta^{13}\text{C}$ es la variable que presenta mayor estructuración espacial, ya que sus valores se distribuyen de forma continua, con valores altos (~ -12) en el norte de la región, valores intermedios al centro de la distribución (~ -15) y valores bajos (~ -18) en el sur de la región analizada. Por otro lado, la variable que presenta la distribución más discontinua es FM, con valores distribuidos al azar, independientemente del espacio geográfico, presentando los valores más altos en los extremos, y los valores más bajos e intermedios en el centro de la distribución espacial.

9.2.2.2 Fuerza de Mordida. La Figura 9.17 exhibe la variación en fuerza de mordida de las muestras de Centro-Oeste aquí estudiadas. A partir de la misma, se puede ver que las muestras del SM presentan los valores de FM mayores, mientras que las muestras SJ y NMta presentan los valores más bajos. Las muestras NSJ y NMtb presentan valores intermedios, más cercanos a los valores altos de FM de las muestras del sur. Teniendo en cuenta esta distribución, los resultados coinciden con los mapas 2D donde las muestras de NSJ y las del SM, es decir, los extremos norte y sur de la distribución, son las que presentan los valores más altos de FM, mientras los valores bajos se encuentran en el centro de la distribución en NMta y SSJ. Por lo tanto, esta variable no presenta una distribución concordante con el espacio geográfico.

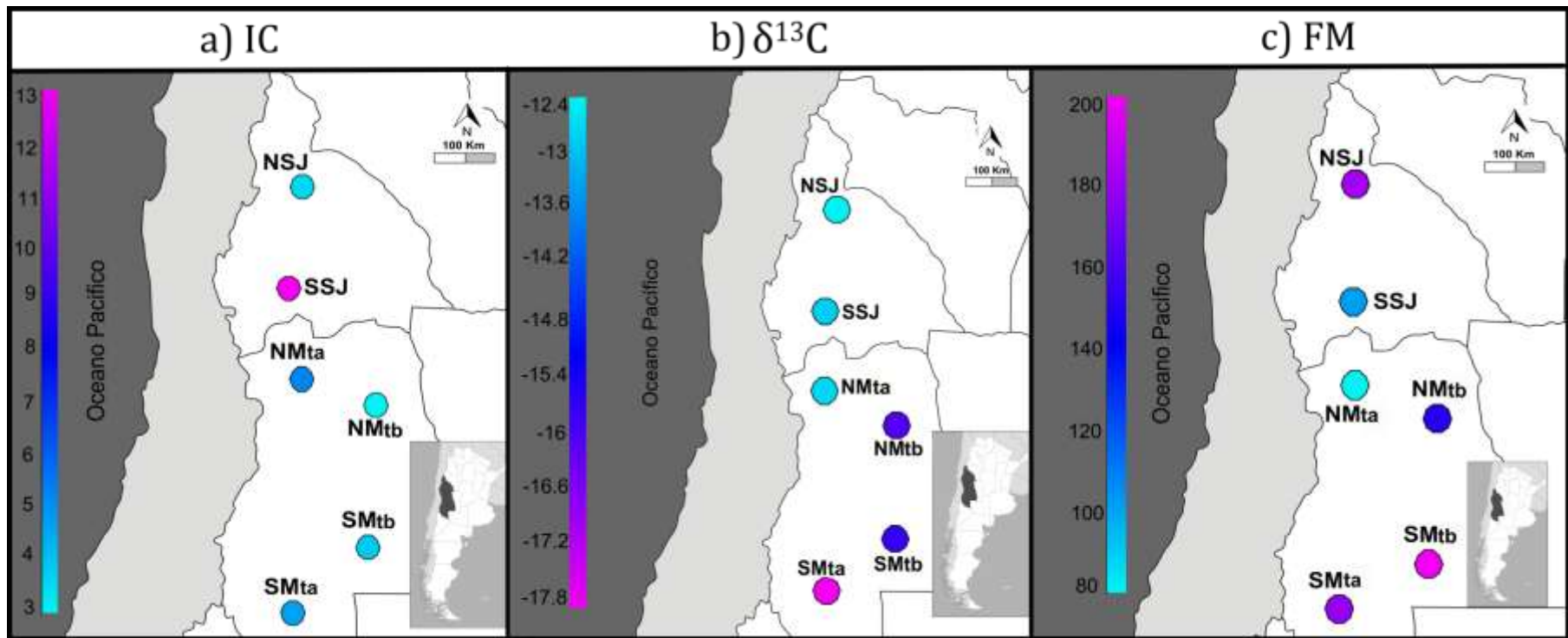


Figura 9.16. Distribución espacial de las variables ecológicas IC, $\delta^{13}C$, y FM para las muestras en escala regional.

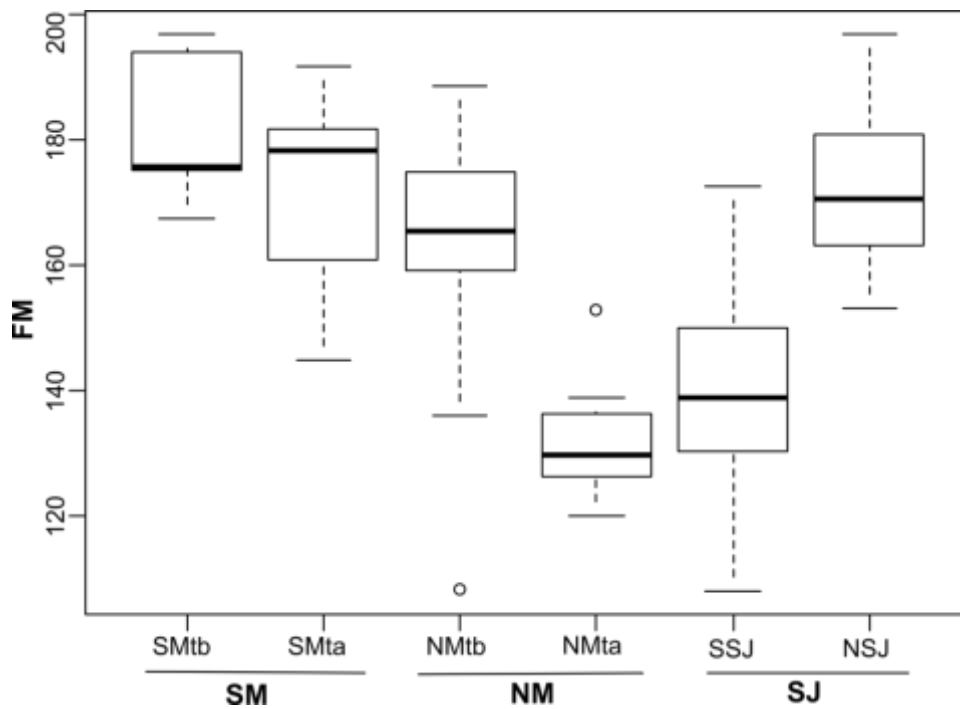


Figura 9.17. Boxplots de variación en fuerza de mordida de las muestras de escala regional. La FM presenta unidades en función del tamaño centroide de los músculos corregido por el brazo de palanca Mo.

9.1.2.3 Relación entre IC y $\delta^{13}C$. Se representaron gráficamente el IC y $\delta^{13}C$ con el objetivo de explorar su asociación, y así poder evaluar si estas variables se encontraban asociadas para evitar el efecto de multicolinealidad, tal como anteriormente se explicó. Como se puede ver en la Figura 9.18, en términos generales, estas variables mantienen una relación lineal con dos grupos de muestras asociadas entre sí. Mientras que las muestras del SM y la de NMtb, presentan valores bajos de IC (entre 3 y 6) y de $\delta^{13}C$ (entre -16 y -18 para SM, entre -16 y -14 para NM), la muestra de SJ, ubicada en el otro extremo, presenta la situación inversa: altos valores de IC aunque con un rango muy amplio (entre 4 y 14), y altos valores de $\delta^{13}C$ (entre -13 y -12). Una excepción a la relación lineal lo constituyen las muestras de NSJ y NMta, que si bien se encuentran más cercanas a la muestra de SJ en la distribución, por tener bajos valores de $\delta^{13}C$ (aprox. -13), el hecho de que los valores de IC también sean bajos (aprox. 5), la separan de la misma. Dado que la relación entre las

variables IC y $\delta^{13}C$ no es completamente lineal, se incluirán ambas variables para los análisis posteriores.

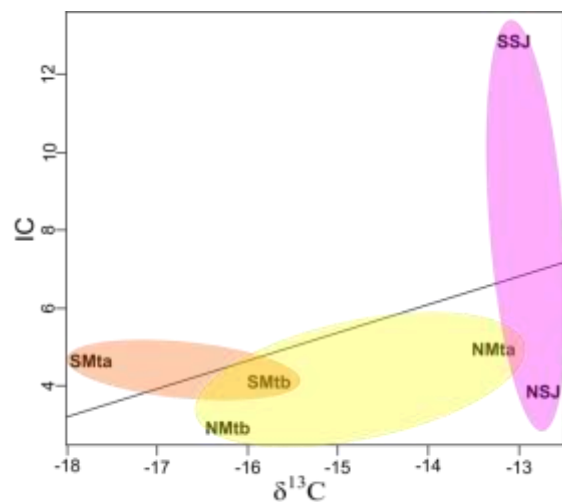


Figura 9.18. Relación entre las variables IC y $\delta^{13}C$ en escala regional.

9.2.3 Asociación entre variables morfológicas y ecológicas

9.2.3.1 Relación entre las variables morfológicas con el espacio: m_{12} de Procrustes. Este análisis permite analizar si existe una asociación entre las variables morfológicas y el espacio geográfico. En la Tabla 9.2 se exhiben los resultados del análisis, que muestran que tanto el tamaño del esqueleto facial (0.790) como el de la base craneana craneana (0.743), presentan un fuerte patrón geográfico, que en el caso del primero es significativo. La forma de la base craneana es la variable que presenta menor patrón geográfico (0.244), lo cual resulta significativo.

Tabla 9.2. Resultados m_{12} de Procrustes para las variables morfológicas en escala regional. Se indica el valor significativo al 0.05 () y al 0.01 (**).*

Variable morfológica	Regional (m_{12})
Esqueleto facial forma total	0.540
Esqueleto facial forma	0.633
Esqueleto facial tamaño	0.790*
Base craneana forma total	0.407
Base craneana forma	0.244**
Base craneana tamaño	0.743

9.2.3.2 Relación entre las variables ecológicas con el espacio: m_{12} de Procrustes. Este análisis permite analizar si existe una asociación entre las variables ecológicas con el espacio geográfico. En la Tabla 9.3 se exhiben los resultados del análisis m_{12} de Procrustes, los cuales indican que $\delta^{13}\text{C}$ (0.836) es la variable con mayor estructuración geográfica, la cual es, significativa estadísticamente ($p < 0.05$). El IC (0.303) y la FM (0.275) presentan valores más bajos, es decir estas variables no tienen ninguna asociación geográfica, varían independientemente del espacio y/o están asociadas a otros factores.

Tabla 9.3. Resultados m_{12} de Procrustes en escala regional. Se indica el valor significativo al 0.05 ().*

Variable ecológica	m_{12}
$\delta^{13}\text{C}$	0.836*
IC	0.303
FM	0.275

9.2.3.3 Regresiones espaciales: A través de la regresión espacial SAR se evaluó la asociación de las variables morfológicas con las ecológicas, considerando la geografía, debido a la dependencia espacial entre las muestras. En las Tablas 9.4-9.6 se exhiben los resultados del análisis de regresión espacial SAR ($\alpha=2$). Los mismos indican que existe una gran variación en función de las variables morfológicas consideradas. Mientras que $\delta^{13}\text{C}$ es la variable más asociada tanto con el tamaño como con forma, explicando entre el 70%-40% de la variación morfológica respectivamente, la FM es la variable más asociada a la forma total, la cual predice un 55% de la variación. Cabe destacar que la única variable que mostró una asociación significativa fue la de $\delta^{13}\text{C}$ para explicar la variación en tamaño de las muestras del COA.

Tabla 9.4. Análisis de regresión espacial SAR para el Tamaño Centroide en escala regional. Se indica en negrita el valor significativo al 0.05 ().*

	Tamaño	p	AIC
$\delta^{13}\text{C}$	0.704*	0.037	81.739
FM	0.309	0.252	86.828
IC	<.001	0.985	89.049

Tabla 9.5. Análisis de regresión espacial SAR para la Forma en escala regional.

	Forma	p	AIC
$\delta^{13}\text{C}$	0.403	0.176	12.118
IC	0.142	0.462	14.294
FM	<.001	0.985	15.21

Tabla 9.6. Análisis de regresión espacial SAR para la Forma total en escala regional. Se indica en **negrita** los valores significativos al 0.05 (*).

	Forma total	p	AIC
FM	0.554	0.090	9.487
$\delta^{13}\text{C}$	0.514	0.109	10.003
IC	0.061	0.638	13.958

9.3 Resultados en escala micro-regional

En la escala micro-regional se estudió por separado la muestra del norte de la del sur de Mendoza, considerando criterios cronológicos y geomorfológicos. Se utilizó el cráneo completo para evaluar el tamaño craneano, pero se utilizó el esqueleto facial y bóveda craneana por separado para los análisis de forma, forma total, la Prueba de Lynch y el MANOVA.

Las variables morfológicas fueron analizadas mediante:

- Boxplot para evaluar las diferencias del tamaño del cráneo completo,
- ACP para evaluar las diferencias de forma junto a *wireframes* que describen los principales cambios en el esqueleto facial y la base craneana,
- ACP para evaluar las diferencias de forma total en el esqueleto facial y la base craneana, y
- Prueba de Lynch para evaluar la diversificación morfológica en tamaño y forma en las mencionadas estructuras.

Las variables ecológicas fueron evaluadas mediante:

- Scatterplots que muestran la distribución del rango de valores de IC y $\delta^{13}\text{C}$,
- Boxplots para observar las diferencias de valores de FM por muestra, y
- Scatterplots que permite explorar la relación entre el IC y $\delta^{13}\text{C}$.

Los resultados de la Asociación entre las variables morfológicas y ecológicas con el espacio y entre sí, se presentan a través de:

- m_{12} de Procrustes para evaluar la asociación entre las variables morfológicas y ecológicas con el espacio geográfico,
- MANOVA, y
- Prueba de Levene.

9.3.1 Sur de Mendoza

9.3.1.1 Variables morfológicas

9.3.1.1.1 Tamaño. Se realizaron *boxplots* para analizar las diferencias en cuanto al tamaño del cráneo completo. Los *boxplot* de la Figura 9.19 muestran que existe variación en el tamaño del cráneo completo, sobre todo cuando se observan las muestras de Tierras Altas, que se corresponden con los valores extremos de la distribución.

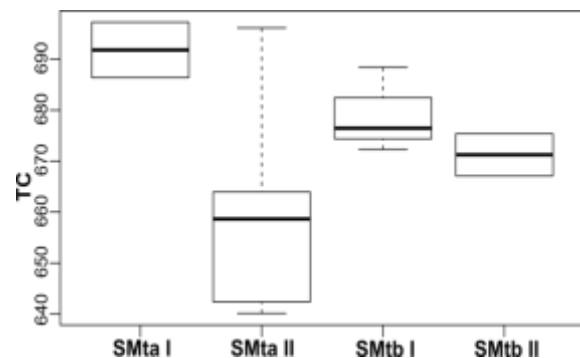


Figura 9.19. Boxplots describiendo el Tamaño Centroide del cráneo completo por agrupamiento del sur de Mendoza.

En las Tierras Bajas, el tamaño del cráneo varía en menor medida al comparar los periodos I y II que en las Tierras Altas. Los cráneos del período I son de mayores dimensiones que los del período II.

9.3.1.1.2 Forma. Los componentes principales calculados sobre las coordenadas Procrustes de forma para la estructura facial y base craneana, son presentados en la Figura 9.20. A lo largo del CP1 del ACP del esqueleto facial (9.20a) se puede ver que la muestra SMta I se

ubica en el extremo positivo mientras que SMtb I se ubica en el extremo negativo del CP1 junto a SMta II. La muestra de SMtb II se ubica en un lugar intermedio. En el extremo positivo del CP2 se ubican las muestras de SMtb I, SMta I y II, mientras que la muestra de SMtb II se ubica en el extremo negativo del CP2. En el ACP de la base craneana (Figura 9.20b), se puede ver que a lo largo del CP1, la muestra de SMtb II se ubica en el extremo positivo, separada del resto que se ubica en el extremo negativo del CP1. A lo largo del CP2, las muestras se distribuyen en términos generales de acuerdo a un criterio geográfico, de manera que las de Tierras Bajas se encuentran en el extremo positivo, y las de Tierras Altas en el extremo negativo, con SMtb II en el extremo positivo, SMta II en el extremo negativo, y las muestras del período I de ambas áreas, en una posición intermedia.

En la Figura 9.21 se pueden observar los *wireframes* que describen los principales cambios en forma del esqueleto facial y base craneana. En el esqueleto facial los principales cambios se ubican en el paladar, malar y los nasales. En el extremo negativo del CP1, el paladar es más amplio, el malar presenta mayores dimensiones y forma redondeada, y los nasales son más angostos y alargados. En el extremo positivo, el paladar es más pequeño, el malar presenta menores dimensiones y una forma más angulosa, los nasales son más anchos y cortos. Respecto a la base craneana, en el extremo negativo la misma presenta menores dimensiones en términos generales, aunque la apófisis mastoides es de mayores dimensiones. En el extremo positivo, la base presenta mayores dimensiones a pesar de que la apófisis mastoides es más pequeña.

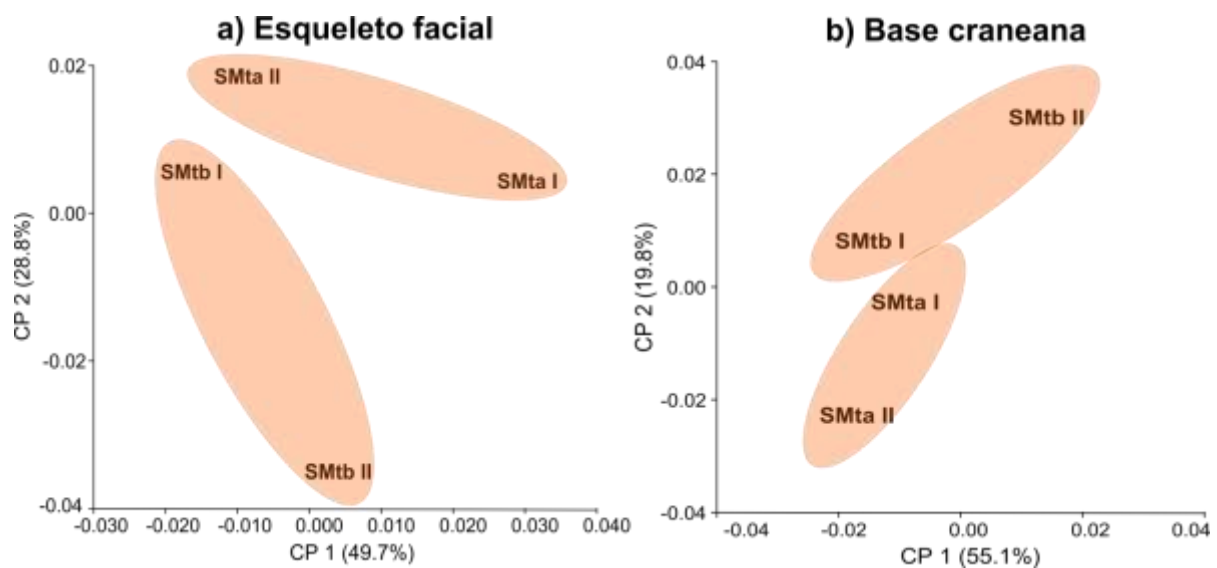


Figura 9.20. ACP de forma mostrando la distribución y variación en la forma del esqueleto facial (a) y la base craneana (b) para las muestras del sur de Mendoza.

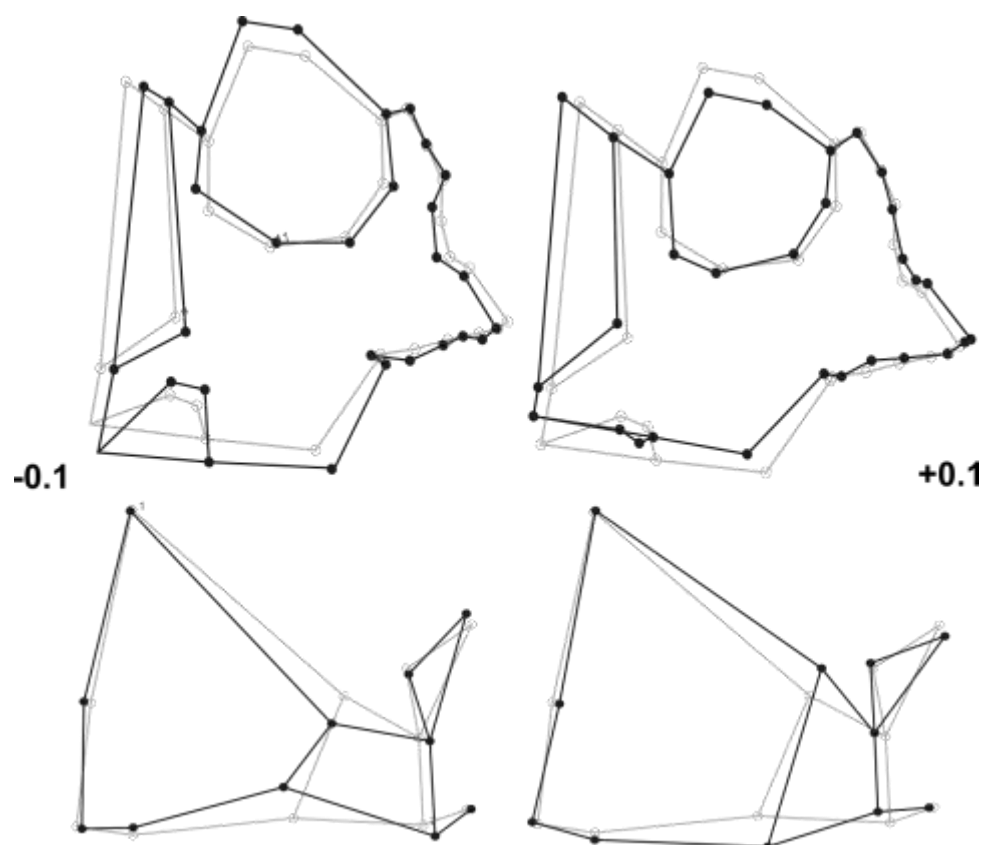


Figura 9.21. Wireframes del esqueleto facial y base craneana, mostrando la variación en forma del extremo negativo (-0.1) al positivo (+0.1) del CP1, para las muestras del sur de Mendoza. Se muestra la forma consenso generada a partir de la variación de todas las muestras (gris claro), y la variación a lo largo del primer componente principal (negro).

9.3.1.1.3 Forma total. En la Figura 9.22 se puede observar la distribución de las muestras a lo largo de los dos primeros CPs. A lo largo del CP1 del esqueleto facial (Figura 9.22a), en el extremo negativo se ubica la muestra de SMta I, en una posición intermedia la muestra SMtb II y en el extremo positivo las muestras de SMta II y SMtb I. A lo largo del CP2 se separa la muestra de SMtb II que se ubica en el extremo negativo, de las otras tres muestras que se agrupan en el extremo positivo. A lo

largo del CP1 de la base craneana (Figura 9.22b), se ubica en el extremo negativo la muestra SMta II, en el extremo positivo la muestra SMtb II, mientras que las muestras del período I se ubican en una posición intermedia. A lo largo del CP2 las muestras se agrupan según un criterio cronológico, ubicándose las muestras del período I en el extremo positivo y las muestras del período II en el extremo negativo.

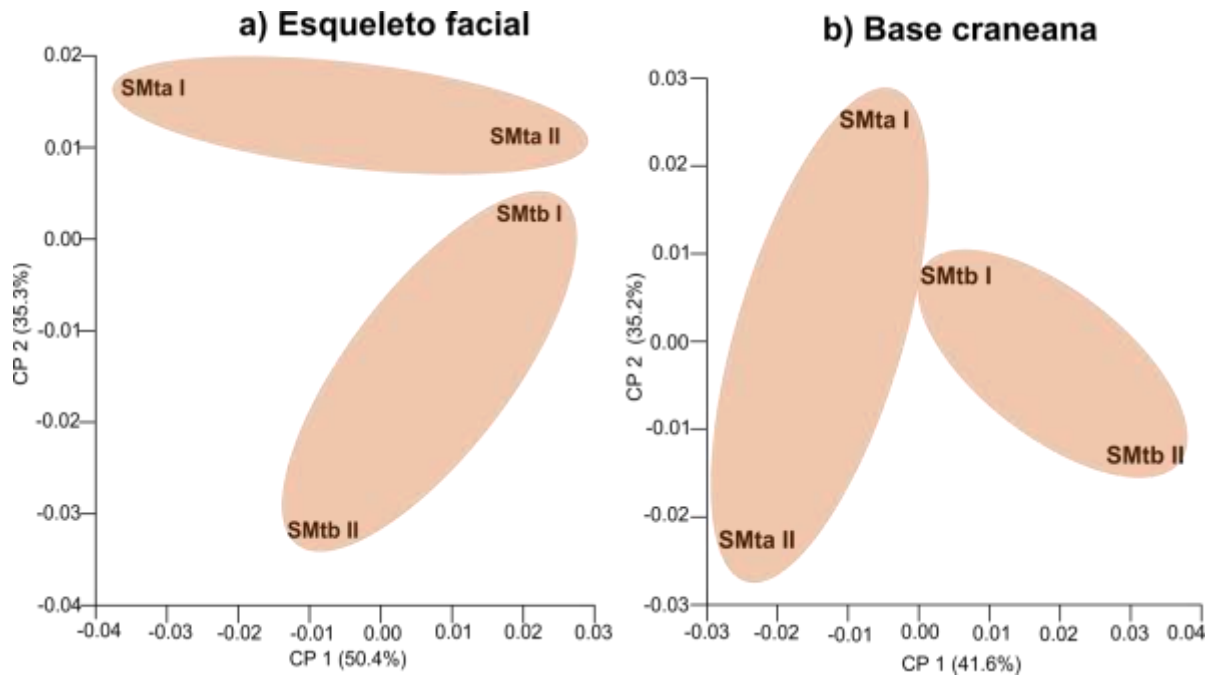


Figura 9.22. ACP que muestra la variación de la forma total del a) esqueleto facial y b) base craneana en las muestras del sur de Mendoza.

9.3.1.1.4 Prueba de Lynch para la diversificación morfológica. Para realizar estos análisis las muestras fueron agrupadas por geografía (Tierras Altas/Tierras Bajas) y por cronología (fechadas antes/después de 1000 años AP). Los resultados de forma y tamaño, obtenidos en el esqueleto facial y base craneana, indican que en el sur de Mendoza, los valores de Δ varían considerablemente (Figura 9.23).

Cuando se considera el tamaño del esqueleto facial agrupado según los sectores geográficos, el límite superior ($\Delta_{\max}=0.01$) del rango planteado por Lynch para el valor de delta, intercepta en 300 generaciones, por lo que procesos aleatorios serían suficientes para explicar la divergencia de tamaño del esqueleto facial en esta región. Cuando se considera el criterio temporal, el límite inferior ($\Delta_{\max}=0.0001$) del rango planteado por Lynch para el valor de delta, intercepta en 150 generaciones, por lo que una combinación de procesos aleatorios y no-aleatorios habrían producido la divergencia observada. Respecto la forma del esqueleto facial tanto según criterios geográficos como temporales, la línea de corte del límite superior del delta corta la

distribución en 400 generaciones, por lo que procesos aleatorios habrían sido suficientes para explicar la divergencia de la forma del esqueleto facial (Figura 9.23). En lo que respecta al tamaño de la base y la forma según criterios temporales, el límite inferior del rango de delta corta la distribución en 1.000 generaciones por lo que los procesos aleatorios son suficientes para explicar la variación. Finalmente, para la variación de la forma de la base craneana según criterios geográficos, la línea de corte del límite inferior de delta en 400 generaciones permite afirmar que los procesos aleatorios son suficientes para explicar la divergencia observada (Figura 9.23). Es decir, la diversificación morfológica de la base craneana y del esqueleto facial del sur de Mendoza es un proceso complejo que involucra una combinación de procesos aleatorios y no-aleatorios.

9.3.1.2 Variables ecológicas

9.3.1.2.1 Distribución espacial de las variables ecológicas. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ e IC para las muestras del sur de Mendoza son presentados

en la Figura 9.24. La dispersión de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ sugiere que existen diferencias entre las muestras de SMtb y SMta. La muestra de SMta presenta un valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de -17,29, esperable para dietas mixtas basadas en proteínas de origen C_3 y C_4 . Sin embargo, el rango de variación intramuestral (-14,7 a -19,4) presenta una tendencia hacia valores isotópicos que podrían indicar un mayor componente de proteínas C_3 , característico, en esta región, de dietas basadas en el consumo de diversos animales (e.g. *Lama guanicoe*, *Pterocnemia pennata*). Para la muestra SMtb el valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ fue de -15,25, esperable para dietas mixtas aunque con un mayor aporte de recursos C_4 que en la región de Tierras Altas-Payunia. La dispersión de los valores isotópicos en SMtb (-13.5 a -17.9) presenta una tendencia hacia el incremento de recursos mayoritariamente C_4 , que en la región

se vincularía al consumo de *Zea mays*. Sin embargo, es importante remarcar que estos valores isotópicos coinciden con la distribución de plantas con diferente régimen fotosintético en la región, donde las plantas C_3 son más abundantes en el área de SMta, mientras que la frecuencia de plantas C_4 se incrementa levemente en el área SMtb (Llano 2009). Con respecto al IC se observan diferencias importantes, tanto en los valores medios de las dos muestras como en su variación interna (Figura 9.24). La muestra de SMta presenta aproximadamente el doble de variación interna así como valores porcentuales más altos, con un promedio de 4.3, que la muestra de SMtb que tiene un promedio de 1.65. Es importante señalar que los tamaños muestrales analizados en el estudio de las caries son pequeños (N=10).

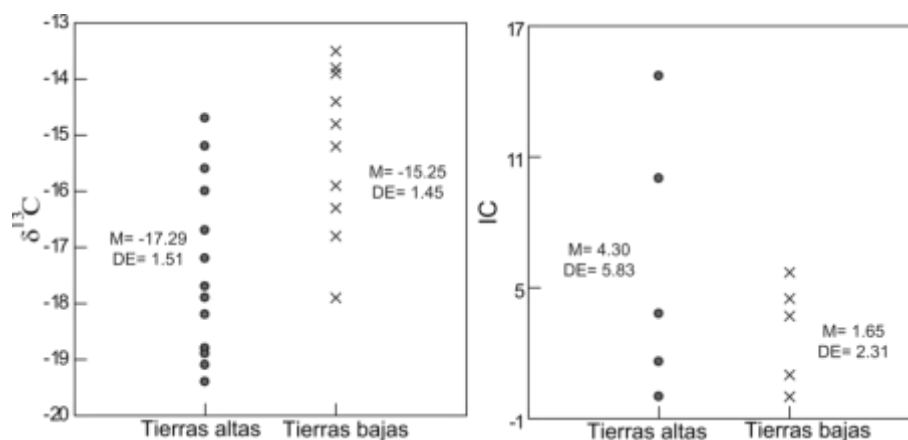


Figura 9.24. Scatterplot que exhibe la dispersión de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ e IC para cada sector geográfico del sur de Mendoza. M=media; DE= desvío estándar.

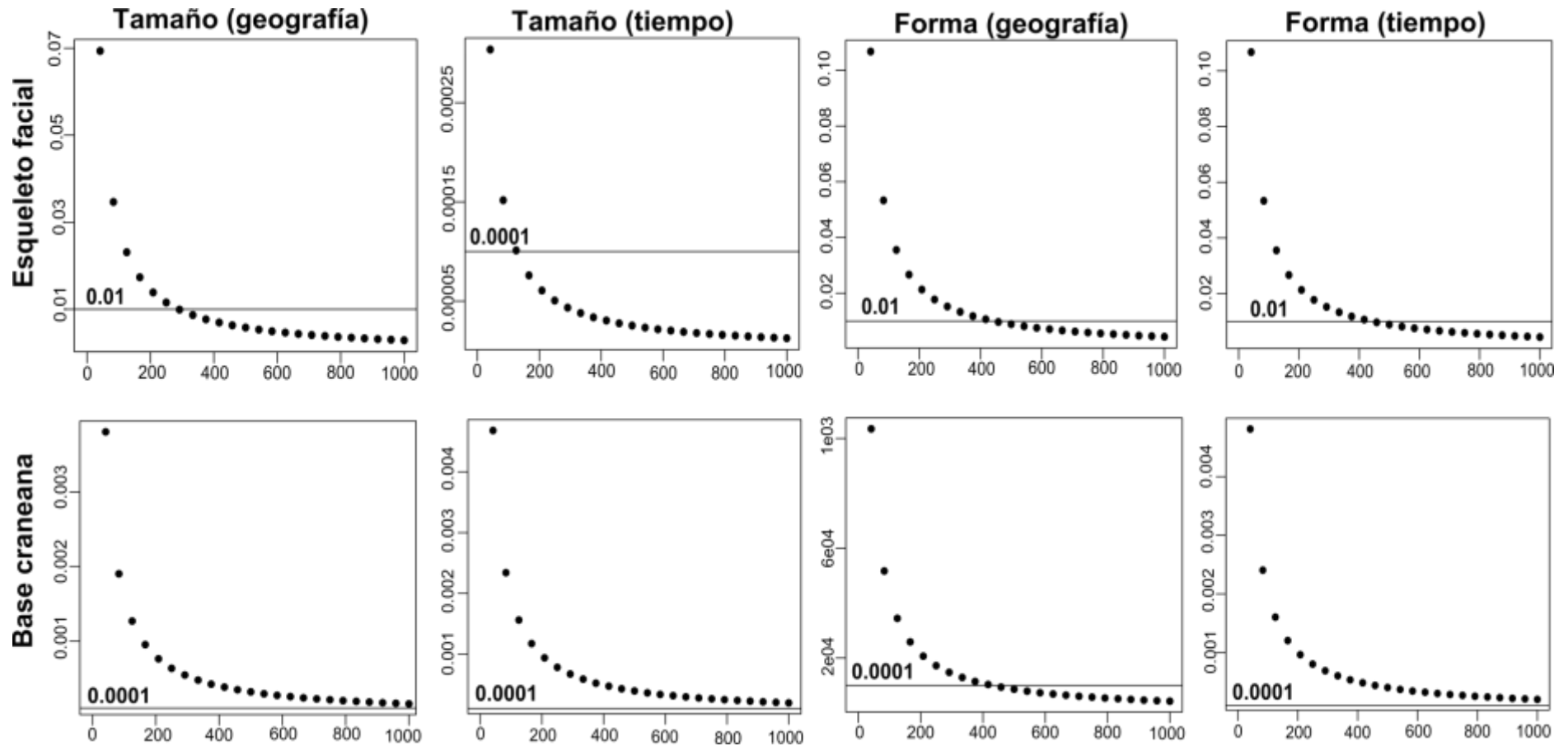


Figura 9.23. Resultados gráficos de la Prueba de Lynch (1990) en el sur de Mendoza para las variables de forma (CP1) y tamaño (LogTC) en el esqueleto facial y base craneana, utilizando el número de generaciones desde la divergencia poblacional (eje X).

9.3.1.2.2 Fuerza de Mordida. En la Figura 9.25 se muestran los valores de FM por área geográfica por período cronológico para el sur de Mendoza. Se puede observar que la FM presenta valores más altos en Tierras Bajas respecto que en Tierras Altas, y en período II respecto al I para ambos casos. Las muestras con mayor rango de variación son las del segundo período, y de ambas la que mayor variación presenta es la de Tierras Altas. A partir de esto puede verse que los valores más altos de FM son los de SMtb II y los más bajos los de SMta I.

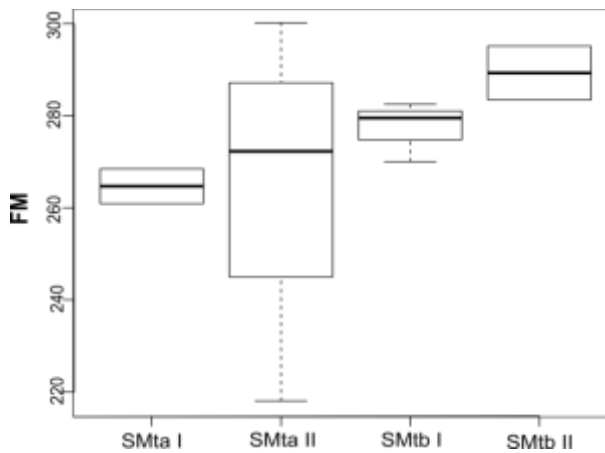


Figura 9.25. Boxplot mostrando la variación en los valores de FM en las muestras del sur de Mendoza. Las FM presenta unidades en función del tamaño centroide de los músculos corregido por el brazo de palanca Mo.

9.3.1.2.3 Relación entre IC y $\delta^{13}\text{C}$. En la Figura 9.26 se puede observar que la relación entre las variables ecológicas consideradas se aproxima a una cierta linealidad, de manera que las muestras de Tierras Altas presentan valores altos de IC y valores bajos de $\delta^{13}\text{C}$, mientras que las muestras de Tierras Bajas presentan valores más bajos de IC y valores altos de $\delta^{13}\text{C}$, ubicándose las muestras de las dos áreas en los extremos de la distribución.

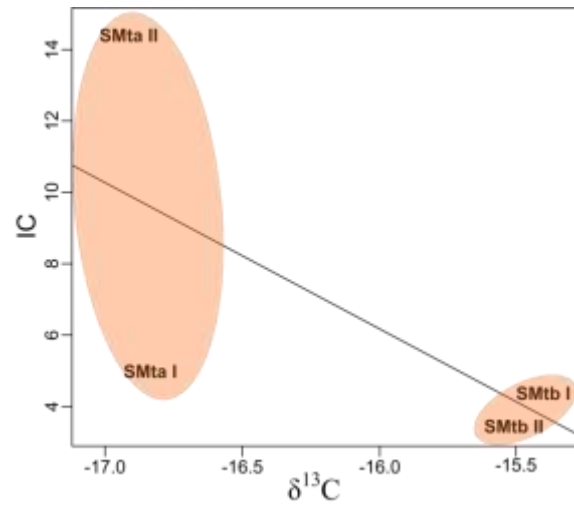


Figura 9.26. Scatterplot mostrando la relación entre las variables IC y $\delta^{13}\text{C}$ en el sur de Mendoza.

9.3.1.3 Asociación entre variables morfológicas y variables ecológicas con el espacio y entre sí

9.3.1.3.1 Asociación entre las variables morfológicas con el espacio geográfico: m_{12} de Procrustes. Este análisis permite analizar si existe una asociación entre las variables morfológicas y el espacio geográfico. Los resultados que se muestran en la Tabla 9.7 permiten ver que las tres variables de la base craneana (tamaño, forma y forma total) (entre 0.768-0.998) presentan un fuerte patrón espacial, mientras que las variables del esqueleto facial muestran lo contrario (0.024-0.55).

Tabla 9.7. Resultados m_{12} de Procrustes para las variables morfológicas en escala regional.

Variable morfológica	m_{12}
Esqueleto facial forma total	0.024
Esqueleto facial forma	0.554
Esqueleto facial tamaño	0.024
Base craneana forma total	0.998
Base craneana forma	0.768
Base craneana tamaño	0.998

9.3.1.3.2 Asociación entre las variables ecológicas con el espacio geográfico: m_{12} de Procrustes. Este análisis permite analizar si

existe una asociación entre las variables ecológicas y el espacio geográfico. Los resultados de la Tabla 9.8 muestran que el IC muestra cierta estructuración espacial, aunque no muy fuerte, a pesar de que el valor es significativo. Por otro lado, ni la FM ni el $\delta^{13}C$ exhiben patrón geográfico.

Tabla 9.8. Resultados m_{12} de Procrustes en escala regional. Se indica el valor significativo al 0.01 (**).

Variable ecológica	m_{12}
$\delta^{13}C$	0.007
IC	0.564**
FM	0.181**

9.3.1.3.4 MANOVA. Los resultados de los análisis de MANOVA para los componentes principales de las coordenadas Procrustes de forma indican que existen diferencias significativas entre los valores medios de las muestras de Tierras Altas-Payunia y Tierras Bajas para el esqueleto facial (Tabla 9.9). La evaluación del efecto del sexo sobre la variación descrita por los componentes principales de las coordenadas Procrustes de forma, mostró que no existe interacción con la procedencia geográfica, lo que indica que el sexo no incide en la variación morfológica encontrada en la región de estudio. El período temporal también tuvo un efecto no-significativo.

Tabla 9.9. Análisis de MANOVA efectuado sobre los dos primeros componentes principales de las coordenadas Procrustes de forma de las muestras del sur de Mendoza, para estudiar las diferencias en la variación entre áreas, períodos y la interacción con el sexo. En negrita se muestran los efectos significativos al 0.05 (*).

Estructura craneana	Efecto	Λ de Wilks's	F	P
Base craneana	Área	0.952	0.704	0.503
	Periodo	0.955	0.666	0.522
	Área*Sexo	0.991	0.124	0.884
Esqueleto facial	Área	0.810*	5.038	0.011
	Periodo	0.972	0.618	0.544
	Área*Sexo	0.851	1.810	0.134

9.3.1.3.5 Prueba de Levene. La prueba de Levene para los componentes principales 1 y 2 mostró diferencias significativas solamente en la variación interna de cada muestra para el esqueleto facial (Tabla 9.10). Contrariamente, los resultados de MANOVA y Levene muestran que la base craneana no difiere entre las dos áreas estudiadas (Tablas 9.9 y 9.10).

Tabla 9.10. Análisis de Levene efectuado sobre los dos primeros CP de las coordenadas Procrustes de forma de las muestras del SM, para estudiar las diferencias en la variación entre áreas geográficas. Se muestran los efectos significativos al 0.01 (**).

Estructura craneana	CPs	Estadístico	P
Base craneana	CP1	1.076	0.353
	CP2	1.243	0.303
Esqueleto facial	CP1	49.152**	0
	CP2	21.01**	0

9.3.2 Norte de Mendoza

9.3.2.1 Variables Morfológicas

9.3.2.1.1. Tamaño. En la Figura 9.27 se presentan los gráficos de caja que describen el tamaño del cráneo completo. A partir del gráfico de caja del esqueleto facial puede observarse la gran variación en cuanto al TC que presenta el área de Tierras Altas en conjunto, presentando los esqueletos faciales más pequeños (NMta I) y más grandes (NMta II) de toda la distribución. Las muestras de Tierras Bajas en conjunto muestran valores intermedios. El esqueleto facial de las muestras de Tierras Altas tiende a ser de mayor tamaño con el tiempo, mientras que en Tierras Bajas sigue el sentido inverso, siendo menores para momentos más tardíos. Por otro lado, a partir de los gráficos de caja de la base craneana se observa que no existen cambios en el TC a través del tiempo ni tampoco entre áreas geográficas diferentes. Si bien existe variación, los valores medios de cada muestra presentan valores similares por área geográfica y por período cronológico.

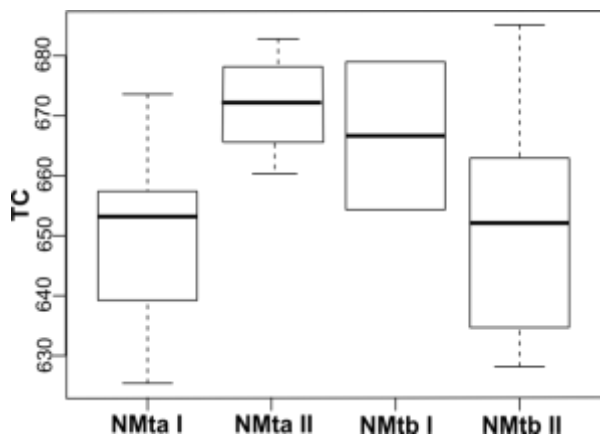


Figura 9.27. Boxplots describiendo el TC del cráneo completo, por agrupamiento geográfico-temporal de las muestras del norte de Mendoza.

9.3.2.1.2 Forma. Los análisis de componentes principales fueron realizados por separado para el esqueleto facial y la base craneana (Figura 9.28). A lo largo del CP1 del esqueleto

facial (Figura 9.28a), las muestras de Tierras Altas se ubican en los extremos, es decir, estas muestras presentan una gran variación y en un lugar intermedio, más cercano a NMta I, se ubican las muestras de Tierras Bajas. El CP2 separa por un lado la muestra de NMtb I, que se ubica en el extremo positivo, de las otras tres muestras ubicadas en el extremo negativo. En el ACP de la base craneana (Figura 9.28b), se puede observar que a lo largo del CP1 la muestra NMta II se ubica en el extremo positivo, mientras las otras tres muestras se encuentran en el extremo negativo, con la muestra de NMtb I acercándose a una posición intermedia. A lo largo del CP2, se puede observar que la muestra de NMta II se ubica en el extremo positivo, NMtb I en el extremo negativo, y las muestras de NMta I y NMtb II en una posición intermedia.

En la Figura 9.29 se pueden apreciar los *wireframes* que muestran los extremos de los principales cambios de forma a lo largo del CP1. Los principales cambios del esqueleto facial se localizan en la órbita, los nasales, el malar y paladar. Los individuos del extremo positivo presentan caras más bajas, órbitas más amplias y nasales angostos, paladares más amplios, y malares relativamente más grandes y angulosos. Por el contrario, los individuos del extremo negativo presentan esqueletos faciales más cortos, órbitas más pequeñas y redondeadas, nasales anchos en toda su longitud, paladares más pequeños, malares de mayores dimensiones y redondeados. Respecto a la base craneana, en el extremo negativo, el área formada entre los puntos temporoccipital, temporoesfenoides y temporomandibular es mayor y más alargada en sentido anteroposterior, así como la apófisis mastoides más pequeña y más gruesa en sentido lateral. Por el contrario, en el extremo positivo, el área formada por los mencionados puntos tiene menores dimensiones, es más ancha en sentido lateral, y la apófisis mastoides es más alargada en sentido antero-posterior.

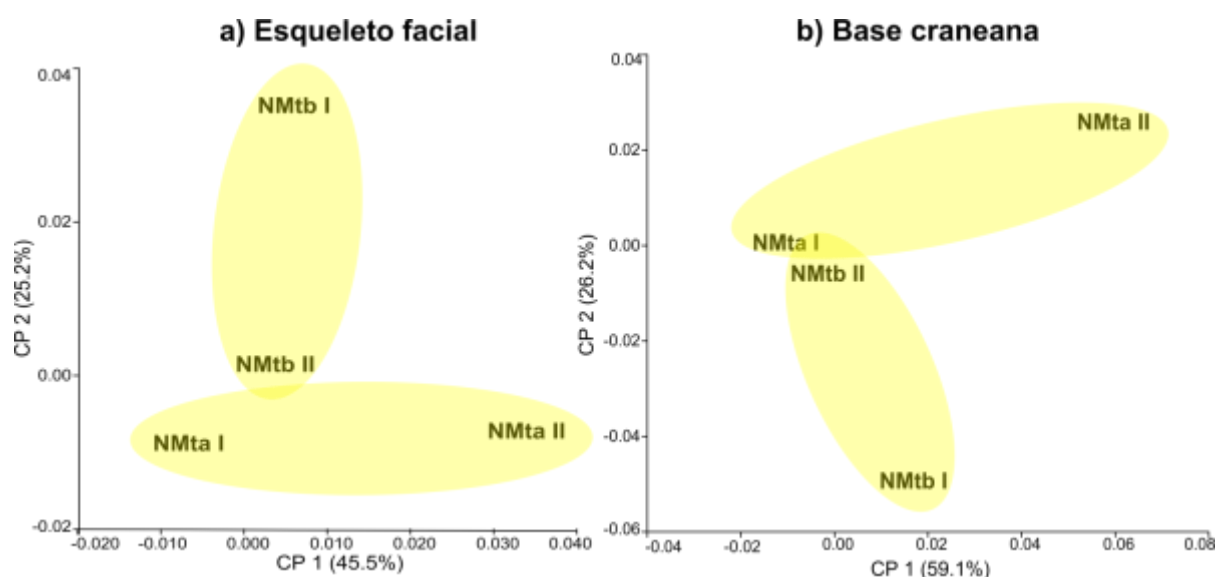


Figura 9.28. ACP realizado sobre variables de forma mostrando la distribución de las muestras del norte de Mendoza a partir de la variación en el esqueleto facial (a) y base craneana (b).

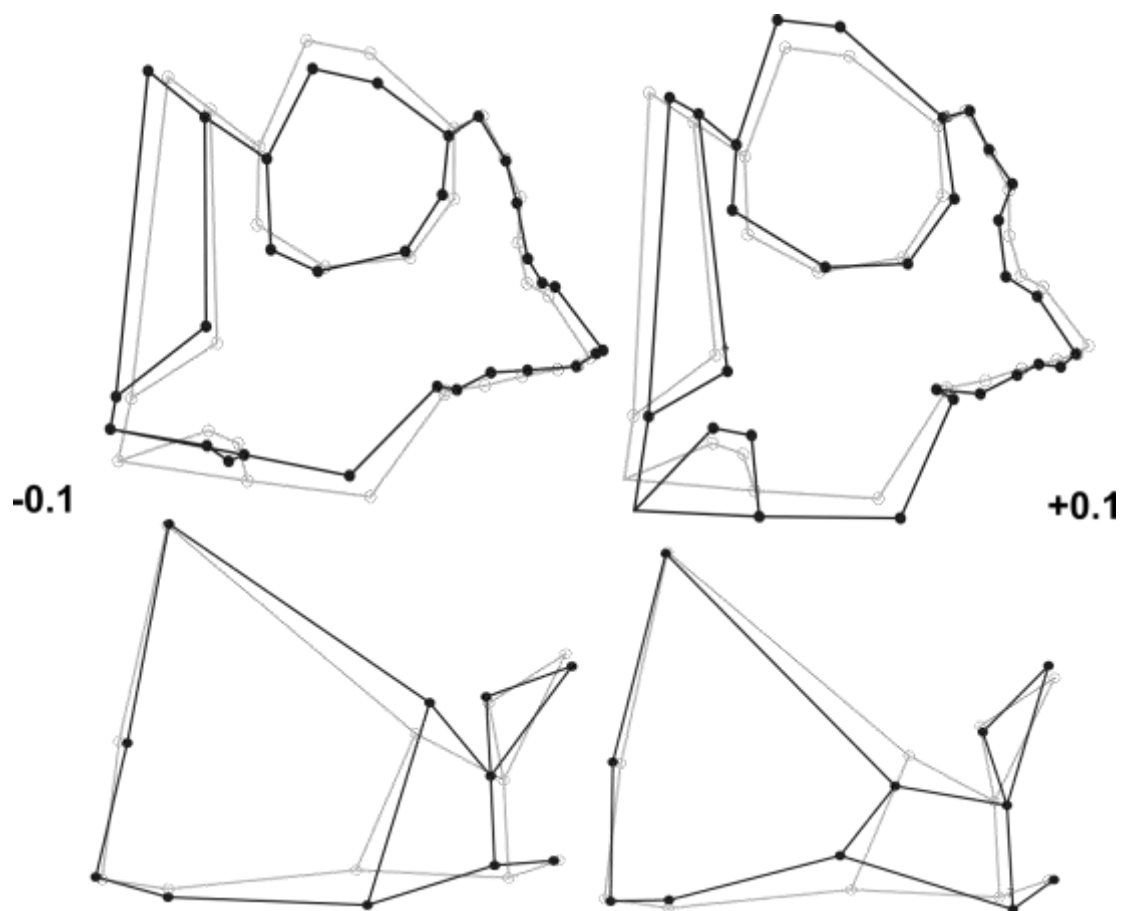


Figura 9.29. Wireframes del esqueleto facial y base craneana, mostrando la variación en forma del extremo negativo (-0.1) al positivo (+0.1) del CP1, para las muestras del norte de Mendoza. Se muestra la forma consenso generada a partir de la variación de todas las muestras (gris claro), y la variación a lo largo del primer componente principal (negro).

9.3.2.1.3 Forma total. En la Figura 9.30 se exhiben los gráficos de los dos primeros CP de forma total. En el ACP del esqueleto facial (Figura 9.30a) se puede observar que la muestra NMtb I se ubica en el extremo positivo del CP1, y las otras tres muestras en el extremo negativo, con NMta II en una posición más cercana al centro. En el extremo negativo del CP2 se ubica la muestra NMtb II, en el extremo positivo la muestra NMta I, y en una posición

intermedia las muestras NMtb I y NMta II. En la base craneana (Figura 9.30b) se puede observar que a lo largo del CP1 la muestra NMta II se ubica en el extremo positivo, y las otras tres muestras en el extremo negativo. Cuando se observa el CP2, las muestras de Tierras Bajas se ubican a los extremos, con NMtb II en el extremo positivo y NMtb I en el extremo negativo, mientras las muestras de Tierras Altas se posicionan en el centro.

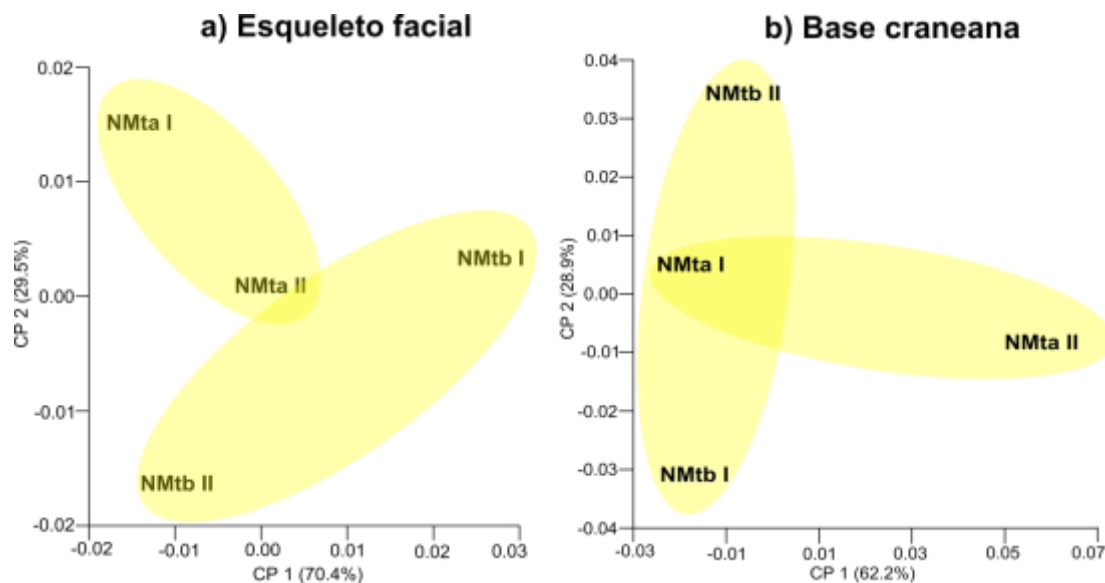


Figura 9.30. ACP de la forma total mostrando la distribución de las muestras del norte de Mendoza a partir de la variación en el esqueleto facial (a) y base craneana (b).

9.3.2.1.4 Prueba de Lynch de diversificación morfológica. En la Figura 9.31 se pueden ver los gráficos que exhiben los valores de delta. Cuando se considera la variación del tamaño del esqueleto facial, la línea de corte del límite inferior ($\Delta_{\min}=0.0001$) se encuentra muy por encima, cortando la distribución en 30 generaciones, por lo que los procesos aleatorios no son suficientes para explicar la divergencia observada. Con respecto a la forma del esqueleto facial, según el criterio geográfico, el límite inferior se encuentra muy por debajo, de manera que los procesos aleatorios son suficientes para explicar la variación observada. En el caso de la forma, según el criterio temporal, el límite superior de delta ($\Delta_{\max}=0.01$) corta la distribución en 1.000 generaciones por lo que su variación no puede

explicarse solamente por procesos aleatorios. El tamaño de la base craneana y la forma según criterios geográficos presentan el límite inferior del rango de delta, muy por debajo, por lo que los procesos aleatorios son suficientes para explicar la variación observada. Finalmente, la forma de la base craneana según criterios temporales presenta el límite superior de delta ($\Delta_{\max}=0.01$) cortando la distribución en 1000 generaciones por lo que su variación no puede explicarse solamente por procesos aleatorios. En síntesis, la combinación de procesos aleatorios y no-aleatorios explican la divergencia de la morfología de las poblaciones del sur de Mendoza, según el criterio espacial o temporal que se utilice, y la estructura craneana analizada.

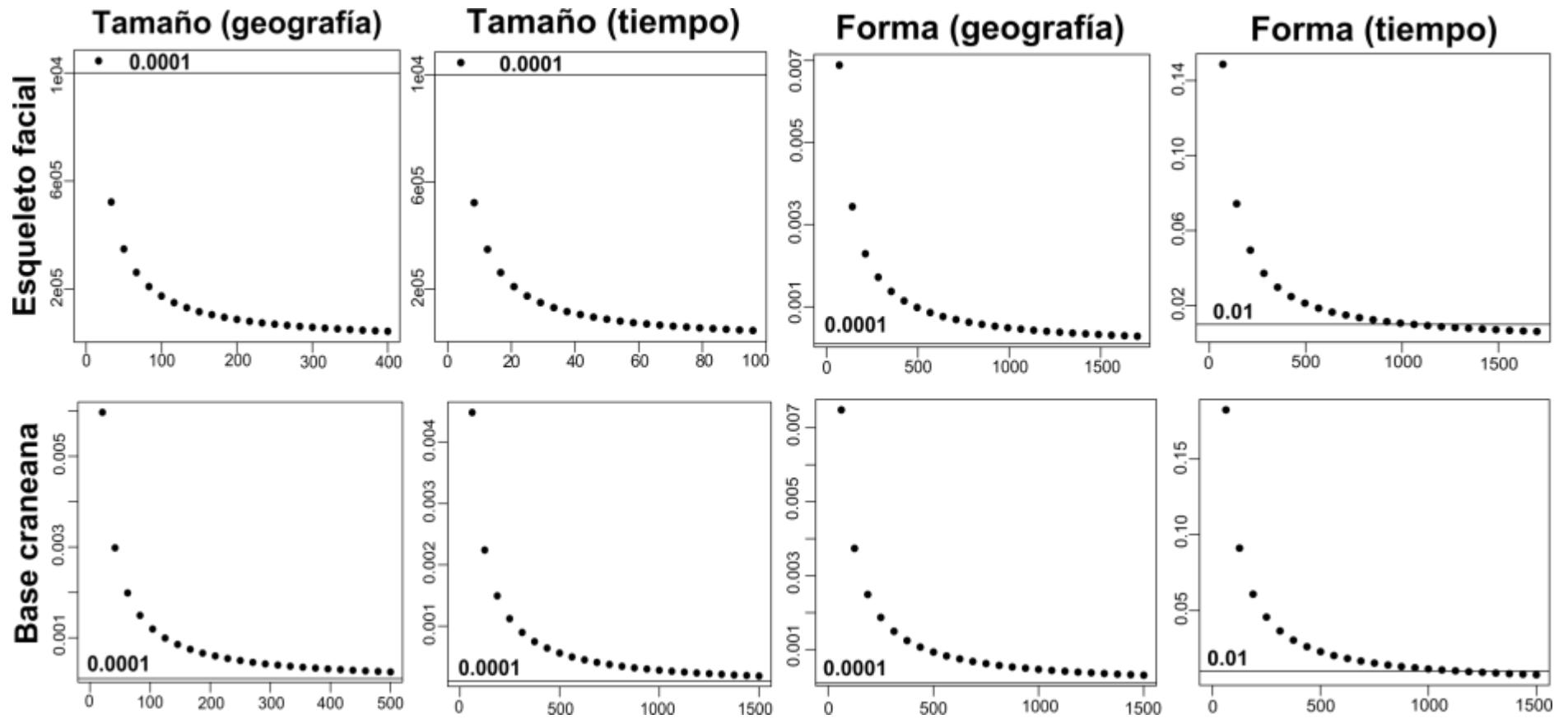


Figura 9.31. Resultados gráficos de la Prueba de Lynch (1990) en el norte de Mendoza para las variables de forma (CP1) y tamaño (LogTC) en el esqueleto facial y base craneana, utilizando el número de generaciones desde la divergencia poblacional (eje X).

9.3.2.2 Variables Ecológicas

9.3.2.2.1 Distribución espacial de las variables ecológicas. En la Figura 9.32 se observan los valores que toman las variables $\delta^{13}\text{C}$ e IC en cada sector del norte de Mendoza. La dispersión de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ sugiere que existen diferencias entre las muestras de Tierras Altas-Payunia y las de Tierras Bajas. La muestra de Tierras Altas-Payunia presenta un valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de -12.76 esperable para dietas basadas en carbohidratos de origen C_4 , con un mayor aporte de recursos C_4 que en Tierras Bajas. Sin embargo, el rango de variación intramuestral (-11 a -16.4) presenta una tendencia hacia el incremento de recursos mayoritariamente C_4 , que se vincularía, en esta región, al consumo de *Zea mays*. Para la muestra de Tierras Bajas, el valor promedio de

$\delta^{13}\text{C}$ fue de -15.86, esperable para dietas mixtas con un aporte de proteínas de origen C_3 y C_4 . La dispersión de los valores isotópicos en Tierras Bajas (-10.8 a -18.7) presenta una tendencia hacia valores isotópicos que podrían indicar un mayor componente de proteínas C_3 , característico, en esta región, de dietas basadas en el consumo de diversos animales (*e.g. Lama guanicoe, Pterocnemia pennata*). Con respecto al IC se observan diferencias tanto en los valores medios de las dos muestras como en su variación interna (Figura 9.32). La muestra de Tierras Bajas presenta aproximadamente el doble de variación interna, con un rango que oscila entre 3.23 y 15.63, así como también valores porcentuales más bajos con un promedio de 7.1 que la muestra de Tierras Altas, que tiene un rango de variación menor (6.67-12.50), y un promedio de 9.3.

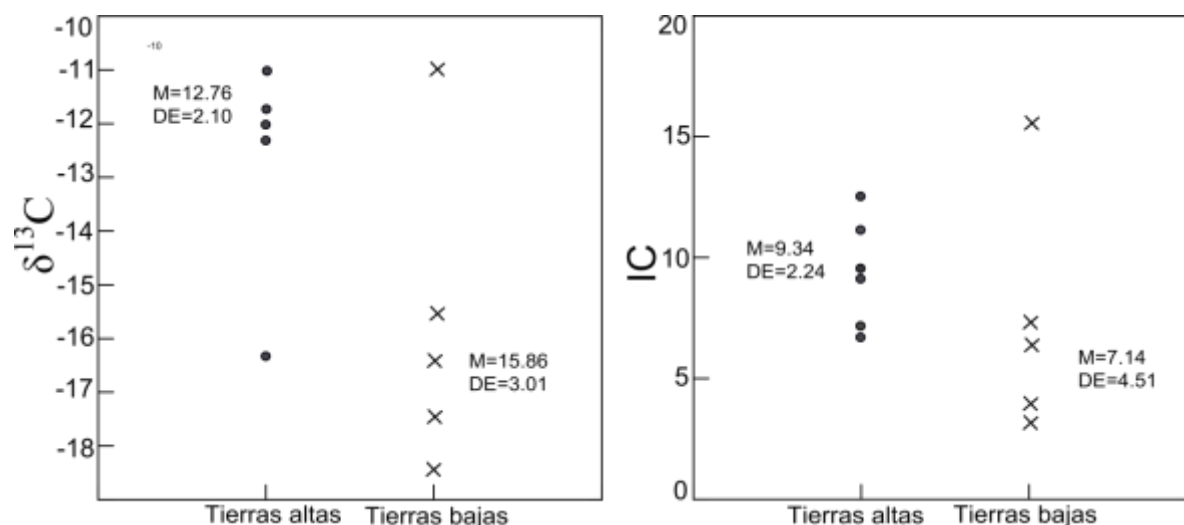


Figura 9.32. Valores que toman las variables $\delta^{13}\text{C}$ e IC en el área del norte de Mendoza. M=media; DE=desvió estándar.

9.3.2.2.2 Fuerza de mordida. En la Figura 9.33 se puede observar los valores de FM de las muestras del norte de Mendoza por área geográfica y período cronológico. La muestra de NMtb I es la que presenta los valores más altos de FM, mientras que la muestra NMta II es la que presenta los valores más bajos. Las dos muestras del período cronológico I son las que presentan los valores más altos de FM,

mientras que las dos muestras del período cronológico II son las que presentan los valores de FM más bajos.

9.3.2.2.3 Relación entre IC y $\delta^{13}\text{C}$. A partir de la Figura 9.34 se puede observar la relación entre las variables $\delta^{13}\text{C}$ e IC. A diferencia de las muestras del sur de Mendoza, las

muestras no se agrupan por área geográfica y la tendencia no es lineal, es decir que las variables varían independientemente una de la otra.

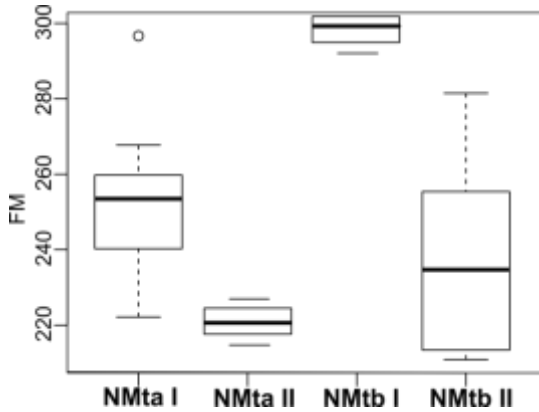


Figura 9.33. Boxplots con la variación en los valores de FM de las muestras del norte de Mendoza. Las FM presenta unidades en función

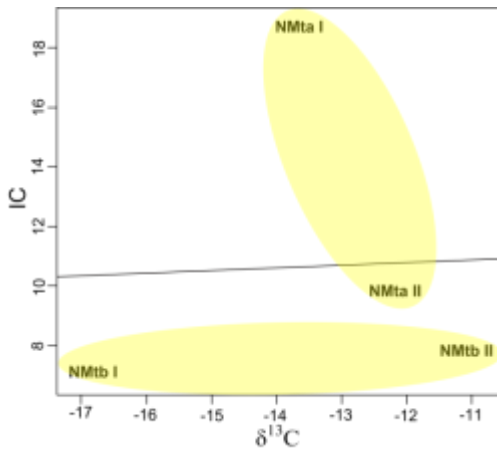


Figura 9.34. Scatterplot mostrando la relación entre las variables IC y $\delta^{13}C$ en las muestras del norte de Mendoza.

9.3.2.3 Asociación entre variables morfológicas y ecológicas con el espacio y entre sí

9.3.2.3.1 Asociación entre las variables morfológicas con el espacio geográfico: m_{12} de Procrustes. Este análisis permite analizar si existe una asociación entre las variables morfológicas y el espacio geográfico. En la

Tabla 9.11 se puede ver que la forma principalmente del esqueleto facial (0.996), aunque también de la base craneana (0.793) presentan un patrón geográfico fuerte, mientras que las otras dos variables del esqueleto facial lo presentan moderadamente (forma y forma total) (0.685), y las otras variables de la base craneana presentan valores más bajos aún (0.529).

Tabla 9.11. Resultados m_{12} de Procrustes para las variables morfológicas en escala regional. Se indica el valor significativo al 0.01 (**).

Variable morfológica	m_{12}
Esqueleto facial forma total	0.685
Esqueleto facial forma	0.996
Esqueleto facial tamaño	0.685
Base craneana forma total	0.529
Base craneana forma	0.793
Base craneana tamaño	0.529**

9.3.2.3.2 Asociación entre las variables ecológicas con el espacio geográfico: m_{12} de Procrustes. Este análisis permite analizar si existe una asociación entre las variables ecológicas y el espacio geográfico. En la Tabla 9.12 se pueden ver los resultados del análisis, que muestran que $\delta^{13}C$ es la variable que presenta mayor estructuración geográfica (0.951), a pesar de que el valor no es significativo estadísticamente.. Por otro lado, la FM (0.684) y el IC (0.468) presentan un patrón geográfico moderado.

Tabla 9.12. Resultados m_{12} de Procrustes en escala regional.

Variable ecológica	m_{12}
$\delta^{13}C$	0.951
IC	0.468
FM	0.684

9.3.2.3.3 MANOVA. Se realizó un MANOVA para el esqueleto facial y otro para la base craneana para estudiar las diferencias en la

variación entre áreas geográficas, períodos temporales e interacción entre área y sexo. El propósito de estos análisis fue evaluar si existían diferencias significativas entre los sectores geográficos de Tierras Altas Bajas, según estas variables. Los resultados indicaron que únicamente existen diferencias significativas para el esqueleto facial considerando la variable independiente periodo temporal (Tabla 9.8).

Tabla 9.13. Análisis de MANOVA ejecutado sobre los dos primeros componentes principales de las coordenadas Procrustes de forma en las muestras del norte de Mendoza, para estudiar las diferencias de la variación entre áreas, períodos y la interacción con el sexo.

Estructura craneana	Efecto	F	p
	Área	2.374	0.133
Base craneana	Período	0.538	0.468
	Área *Sexo	0.011	0.918
	Área	0.226	0.639
Esqueleto facial	Período	6.842	0.016
	Área*Sexo	0.103	0.751

9.3.2.3.4 Prueba de Levene. En la Tabla 9.9 se presentan los resultados de la prueba de Levene, que muestran que la mayoría de las variables analizadas no presentan diferencias significativas en la varianza entre muestras. Sólo se encontraron diferencias en el CP1 correspondiente a la base del cráneo (Tabla 9.9).

Tabla 9.14. Análisis de Levene efectuado sobre los dos primeros componentes principales de las coordenadas Procrustes de forma en las muestras del norte de Mendoza, para estudiar las diferencias en la variación entre áreas.

Estructura craneana	CPs	Estadístico	p
Base craneana	CP1	5.223	0.0282
	CP2	1.745	0.194
Esqueleto facial	CP1	1.203	0.283
	CP2	0.236	0.631

9.4 Resultados destacados

9.4.1 Escala macro-regional

Variación Morfológica:

- Las muestras de Patagonia presentan los cráneos de mayor tamaño, en tanto que las del Noroeste presentan el menor tamaño. La variación en forma involucra principalmente cambios en la región maxilar del esqueleto facial entre las muestras estudiadas, siendo las muestras de Patagonia las que presentan un esqueleto facial relativamente más alto con un maxilar más desarrollado respecto de las del Noroeste. Las muestras del Centro-Oeste de Argentina presentaron valores intermedios para tamaño y forma.
- La variación en el tamaño del cráneo muestra un claro patrón geográfico. La
- variación en la forma y forma total del esqueleto facial es la que presenta la mayor asociación con la geografía.
- Los procesos no-aleatorios habrían sido los principales responsables de la diversificación craneofacial en tamaño y forma entre las 12 poblaciones estudiadas.

Variación Ecológica:

- En líneas generales las muestras del Noroeste Argentino presentaron valores bajos de Fuerza de Mordida, mientras que las de Patagonia mostraron mayor variación con valores bajos y elevados.
- Las muestras del Noroeste presentaron altas frecuencias de caries y valores elevados de $\delta^{13}\text{C}$, en comparación con las muestras de Patagonia. Las muestras del Centro-Oeste de Argentina presentaron valores intermedios.
- La variación en los valores de $\delta^{13}\text{C}$, y del Índice de Caries, presentan estructuración espacial, mientras que la Fuerza de Mordida no la presenta.

Asociación entre Variación Morfológica y Ecológica:

- El Índice de Caries y $\delta^{13}\text{C}$ son las variables que mejor predicen la variación morfológica entre las 12 muestras analizadas, sugiriendo que la composición de la dieta es la principal dimensión ecológica vinculada con la diversificación en la morfología craneal entre poblaciones en esta escala de estudio.

9.4.2 Escala Regional

Variación Morfológica:

- Las muestras del sur de Mendoza presentan los cráneos de mayor tamaño de la región Centro-Oeste de Argentina. La variación en forma involucra principalmente cambios en la región maxilar entre las muestras estudiadas, siendo las muestras del sur las que presentan un esqueleto facial relativamente más alto con un maxilar más desarrollado en relación con las de San Juan.
- Los procesos no-aleatorios podrían haber actuado principalmente en la diversificación en la forma facial y de la base del cráneo de las poblaciones del Centro-Oeste de Argentina. Los procesos aleatorios podrían ser los responsables de la diversificación en el tamaño de estas regiones.
- El tamaño del cráneo, seguidos de la forma y forma total, es la variable que presenta mayor estructuración geográfica.

Variación Ecológica:

- $\delta^{13}\text{C}$ es la variable ecológica que presenta mayor estructuración geográfica, mostrando valores más elevados en las muestras de San Juan y bajos en el sur de Mendoza. Por el contrario, la Fuerza de Mordida presenta los valores más altos al norte y al sur de la región Centro-Oeste de Argentina.

Asociación entre Variación Morfológica y Ecológica:

- $\delta^{13}\text{C}$ es la variable que mejor predice la variación en forma y tamaño del cráneo para el Centro-Oeste de Argentina, sugiriendo que la composición de la dieta podría ser la variable más importante en la diversificación craneofacial a esta escala de análisis.

9.4.3 Escala micro-regional

Variación Morfológica:

- Existen diferencias en el tamaño del cráneo según período cronológico para las muestras del sur de Mendoza. Las muestras más tardías son las que presentaron valores más elevados de tamaño del cráneo. La variación en forma del sur de Mendoza involucra principalmente cambios en la región maxilar del esqueleto facial entre las muestras estudiadas.
- En el sur de Mendoza la forma del esqueleto facial es la variable morfológica con mayor estructuración geográfica.
- La diversificación de las muestras del sur de Mendoza puede explicarse principalmente por procesos aleatorios tanto cuando se considera espacio como tiempo.
- La variación en forma del norte de Mendoza involucra principalmente cambios en la región maxilar del esqueleto facial en las muestras estudiadas. El tamaño del cráneo es mayor entre las muestras tempranas del norte de Mendoza.
- En la escala micro-regional del norte de Mendoza, la variación en forma, forma total y tamaño, no están asociadas con un patrón geográfico ni con diferencias cronológicas entre los períodos.
- La diversificación morfológica del norte de Mendoza tanto a nivel temporal como

espacial puede explicarse principalmente por procesos aleatorios.

Variación Ecológica:

- En la escala micro-regional del sur de Mendoza, la variación en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ son más bajos para las Tierras Altas, así como los valores de Fuerza de Mordida.
- En la escala micro-regional del norte de Mendoza, por el contrario se observan valores más altos de $\delta^{13}\text{C}$ para las Tierras Altas. La Fuerza de Mordida difiere según período cronológico.

Asociación entre Variación Morfológica y Ecológica:

- En la escala micro-regional del sur de Mendoza, existen diferencias significativas en la variación del esqueleto facial entre las áreas geográficas que difieren en la composición de la dieta. No existen diferencias significativas en la base craneana por área geográfica ni por período cronológico.
- En la escala micro-regional del norte de Mendoza, la variación en la forma del esqueleto facial presenta diferencias significativas según el periodo cronológico. La variación de la forma de la base craneana presenta diferencias significativas según el área geográfica.

X. DISCUSIÓN



X. DISCUSIÓN

El objetivo principal de este trabajo de tesis fue estudiar los procesos de diversificación morfológica craneofacial en poblaciones humanas prehistóricas que ocuparon regiones con gran variación en la dieta a través de distintas escalas espaciales en el sur de Sudamérica. Particularmente, se hizo énfasis en investigar la contribución de la composición de la dieta y la fuerza de mordida sobre la diversificación craneofacial de las poblaciones que habitaron el Centro-Oeste de Argentina durante el Holoceno tardío, ampliando y reduciendo la mencionada escala, para una mejor comprensión de los procesos ecológicos y evolutivos (Bloschl y Sivapalan 1995; Wu 1999). De esta manera, los análisis se realizaron a través de tres niveles, la escala regional constituida por el Centro-Oeste, una ampliación de esta escala, dada por la inclusión de dos áreas aledañas -el Noroeste Argentino y el Sudeste de Pampa/Noreste de Patagonia- y una reducción de la escala regional, dada por el análisis pormenorizado de las muestras del sur y norte de Mendoza. Cada escala de datos proporcionó un escenario único que a su vez constituyó el peldaño de la escala superior, de manera que cada unidad mínima actuó a su vez como un todo y como una parte (Hay et al. 1997; Wu 1999). Esta estructura jerárquica permitió discutir la transferencia de información entre las distintas escalas, de manera que, la reducción de la escala permitió entender la mecánica de los procesos mediante el análisis de los mismos en el nivel inferior, las micro-escalas, mientras que el incremento de la escala permitió entender el significado de los mismos mediante el estudio del nivel superior, dado por la macro-escala (Wu 1999). Si bien cuando se aumentó la escala se promedió información, y se integró la heterogeneidad de los granos más finos, a medida que se disminuyó la escala, apareció variación entre las unidades que antes no podía ser vista (King 1991; Wu y Li 2006). Esta variación entre escalas permitió estudiar la heterogeneidad de los patrones y procesos que actuaron de distinta forma, en la configuración de la diversificación morfológica craneofacial de las poblaciones que

habitaron el Centro-Oeste de Argentina durante el Holoceno tardío.

Los resultados alcanzados permiten plantear la existencia de un patrón morfológico craneofacial que es común a través de las tres escalas analizadas, el cual se caracteriza principalmente por cráneos con maxilares más desarrollados y un esqueleto facial relativamente más alto en las muestras del sur de las distribuciones. Esta variación morfológica puede ser el resultado de un patrón de cambio conservado entre las escalas estudiadas, que podría resultar de *constraints* del desarrollo (Marroig y Cheverud 2001; Gonzalez et al. 2011), y/o de procesos evolutivos o ecológicos comunes (e.g., los cambios en la dieta podrían causar el mismo patrón de cambio en todas las escalas estudiadas). El patrón observado se corresponde con los ejes de mayor variación morfométrica en todas las escalas. Estudios previos sugieren que los cambios morfológicos entre poblacionales generalmente ocurren a lo largo de los ejes de máxima variación dentro de las poblaciones (Schluter 1996; Marroig y Cheverud 2001). Particularmente, para poblaciones humanas se ha sugerido que estos cambios se asocian a los ejes de cambio alométrico, i.e., variación en el tamaño absoluto del organismo que genera cambios proporcionales (forma) en las dimensiones de determinados rasgos anatómicos (Gould 1966; Marroig y Cheverud 2001; Cardini y Thorington 2006; Marroig 2007). Tal variación en forma vinculada con cambios en el tamaño pueden deberse a la extensión o reducción de trayectorias alométricas comunes en las poblaciones estudiadas (Gonzalez et al. 2011). Es importante tener en cuenta que la acción de procesos evolutivos y ecológicos pueden tener un efecto diferencial a lo largo de la ontogenia, dando lugar a cambios en los patrones de crecimiento, lo que resulta en diferenciación de forma entre poblaciones (Klingenberg 2010). En este sentido, estudios previos basados en muestras de las poblaciones humanas analizadas en este trabajo, sugieren que la variación en tamaño, vinculada con diferencias en la dieta, habría contribuido significativamente a la diferenciación entre grupos con diferentes modos de subsistencia (González-

José et al. 2005; Perez y Monteiro 2009; Bernal et al. 2010; Perez et al. 2011; Gonzalez et al. 2011).

El patrón morfológico encontrado presenta distinto grado de asociación con las variables ecológicas en cada escala. Mientras que en la escala macro-regional la variación en tamaño y forma craneofacial se encuentra asociada con el IC y $\delta^{13}\text{C}$, en la escala regional se vincula con $\delta^{13}\text{C}$, y en las escalas micro-regionales no se relaciona con ninguna de las variables ecológicas estudiadas. En este último caso los resultados obtenidos sugieren que la variación morfológica podría ser explicada por procesos aleatorios. Contrariamente a las expectativas establecidas por la hipótesis biomecánica (i.e., la existencia de relación entre la morfología y la fuerza de mordida), los resultados aquí obtenidos indican que la variación morfométrica en los rasgos craneales en la región bajo estudio no se correlaciona con las fuerzas de mordida obtenidas. Es decir, esta variable no es importante para explicar el patrón de variación entre las poblaciones analizadas. Sólo en la escala regional, la variación de la forma total del cráneo estuvo asociada con la variación en la fuerza de mordida. Esta medida asociada a la sobrecarga masticatoria que se produce como resultado de la dureza de los alimentos da cuenta del 55% de la variación en la forma total del cráneo entre las poblaciones del Centro-Oeste. Sin embargo, a esta escala el $\delta^{13}\text{C}$ también mostró una elevada asociación con la forma total y el tamaño (explicando el 52% y el 70% de la variación morfométrica, respectivamente). Estos hallazgos pueden ser vistos como contradictorios con estudios previos que plantearon que una reducción en la actividad de los músculos masticatorios y la consecuente disminución de la sobrecarga mecánica en el cráneo dan lugar a modificaciones en el tamaño relativo de estructuras esqueléticas asociadas a la masticación (Carlson y Van Gerven 1977; González-José et al. 2005; Paschetta et al. 2010; von Cramon-Taubadel 2011). Sin embargo, la mayoría de estos estudios se basan en el supuesto de que los agricultores consumían dietas más blandas vinculadas a la consistencia del tipo de alimento así como a las técnicas de procesamiento utilizadas. El principal argumento que utilizan tales trabajos es que la consistencia de los alimentos produce una tensión mecánica que

actúa diferencialmente en el complejo masticatorio, por lo que se espera que los grupos cazadores-recolectores, quienes consumirían una dieta compuesta por alimentos más duros, tengan estructuras faciales de mayores tamaños, y los grupos agricultores, que consumirían una dieta compuesta de alimentos más blandos, tengan estructuras faciales de menor tamaño.

El enfoque generalmente seguido en los trabajos previos para poner a prueba esta hipótesis es la comparación de las características morfológicas entre poblaciones que son previamente asignadas a una categoría amplia que describe a grandes rasgos los modos de subsistencia (por ejemplo, Carlson y van Gerven 1977; González-José et al. 2005; Sardi et al. 2006; Paschetta et al. 2010). Rara vez se cuantificó de forma directa las diferencias que existen entre las magnitudes de las fuerzas masticatorias de los grupos analizados, por lo que este factor no ha sido explorado de forma independiente, es decir distinguiéndolo de otros factores con los que se puede confundir, como la composición de la dieta. En este trabajo, mostramos que no existe relación entre la magnitud de la fuerza de mordida y el modo de subsistencia (agricultores vs. cazadores-recolectores) de las poblaciones que habitaron en la región de estudio. Las muestras provenientes del Noroeste de Argentina, que fueron descritas anteriormente como pertenecientes a grupos agricultores (González-José et al. 2005; Perez y Monteiro 2009), mostraron bajas fuerzas de mordida, mientras que los grupos cazadores-recolectores de Patagonia se caracterizaron por un amplio rango de variación que incluye desde valores muy bajos, comparables a los de los agricultores, hasta valores muy altos que no fueron encontrados en otras muestras. Esto es particularmente notable en la muestra de los cazadores-recolectores de Chubut, que exhibe los valores más bajos de fuerza de mordida, a pesar de tener los cráneos más grandes y robustos. Varios estudios han demostrado que durante el Holoceno tardío (~2.000 años AP), el uso de técnicas de cocción y de procesamiento de alimentos, tales como instrumentos de cerámica y artefactos líticos de molienda, fue una estrategia generalizada en toda la región geográfica (Bernal et al. 2007, 2010). Estas prácticas podrían haber llevado al consumo

de alimentos más blandos independientemente de si los recursos fueron o no domesticados.

A partir de los resultados obtenidos en las escalas macro-regional y regional se encontró una magnitud de variación morfológica craneofacial mayor a la esperada por factores aleatorios y una asociación de la misma con la composición de la dieta. En el caso de la escala macro-regional, dicha asociación es significativa con el IC, mientras que en la escala regional el patrón morfológico se vincula con los valores de $\delta^{13}\text{C}$. Es decir, los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de que la variación craneofacial en tamaño y forma total entre las poblaciones de la región está relacionada con la variación en la composición de la dieta. En la escala macro-regional, alrededor del 60% de variación en el tamaño y la forma del cráneo completo se explica por la variable que mide la proporción de hidratos de carbono consumidos. La asociación entre esta dimensión ecológica y la morfología, aún fue significativa, después de considerar la estructura geográfica de ambos tipos de datos. En particular, las muestras de Patagonia presentaron valores de IC más bajos y cráneos más grandes, lo que implicaría que las dietas con una proporción reducida de hidratos de carbono se asociaron con cráneos de mayor tamaño. Por el contrario, las poblaciones del Noroeste Argentino, caracterizadas por un mayor consumo de hidratos de carbono tienen cráneos más pequeños. En la escala regional, entre el 70-40% de la variación en el tamaño y la forma del cráneo completo se explica por la variable que mide el origen de las proteínas consumidas. En particular, las muestras del sur del Centro-Oeste presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ más bajos, es decir menos enriquecidos, y cráneos más grandes, lo que indica que las dietas compuestas por una mayor proporción de proteínas procedentes de plantas C_3 o animales consumidores de plantas C_3 , estuvieron asociadas con cráneos de mayor tamaño. Por el contrario, las poblaciones del norte del Centro-Oeste, caracterizadas por el consumo de una mayor cantidad de proteínas derivadas de plantas C_4 , presentan cráneos de menor tamaño.

El proceso que da origen a la variación en la dieta en la región Centro-Oeste de Argentina tiene una antigüedad relativamente baja, siendo de ca. 3.500 años en San Juan y ca. 2.000 años AP en el norte de Mendoza (Bárcena 2001; Lagiglia 2001;

cf. García 1992). Por lo tanto, nuestros resultados sugieren que durante este período los cambios en la dieta tuvieron un impacto relativamente rápido sobre los rasgos morfológicos craneofaciales. El patrón de diferencias marcadas en la dieta se relaciona con que los procesos bioculturales no fueron homogéneos a lo largo de toda la región Centro-Oeste de Argentina, siendo la incorporación de cultígenos más intensa en el actual territorio de San Juan con el desarrollo de prácticas agrícolas, y estableciéndose una zona *buffer* -caracterizada por la presencia de recursos heterogéneos- entre estas sociedades y los grupos cazadores-recolectores de sur de la región (Lagiglia 1977; Gil et al. 1997-98; Durán 2002; Gil 2003; Gil et al. 2010, 2011; Neme y Gil 2013).

Estos resultados coinciden con los obtenidos por estudios experimentales y comparativos, que demuestran que el consumo de dietas con una proporción relativamente mayor de hidratos de carbono que de proteínas, inducen a una disminución en el tamaño corporal general y craneal junto con cambios alométricos en forma (Pucciarelli y Oyhenart 1987; Stynder et al. 2007; Frisancho 2009; Auerbach 2011; Stock et al. 2011). Esta relación entre la ingesta de nutrientes y el crecimiento del hueso está mediada por la regulación del eje GH-IGF, que tiene un papel central en la estimulación de la proliferación y diferenciación de condrocitos y la formación de hueso (Thissen et al. 1991; Bonjour et al. 2001; Nijhout 2003a). En particular, las dietas en las cuales se consume una menor proporción de proteínas, se altera la producción y acción del factor de crecimiento insulínico tipo I (IGF-I) y se induce la resistencia a la hormona del crecimiento (GH), lo que produce que se detenga el crecimiento de las estructuras esqueléticas.

Cuando se analizaron por separado las tres estructuras craneanas en la escala macro-regional, se encontró que la variación en el tamaño y la forma de la cara y la bóveda también se asociaron con el IC, aunque el porcentaje de variación representado por esta variable ecológica fue más bajo que el valor obtenido para el cráneo completo. Respecto a la base del cráneo, la única asociación significativa encontrada fue entre el tamaño y el IC. El hecho de que el tamaño de las estructuras craneanas que no se encuentran directamente relacionadas con la función masticatoria, se

asocien con la composición de la dieta, sugiere el efecto de factores sistémicos de crecimiento del esqueleto. Del mismo modo, se ha reportado en estudios anteriores, una relación significativa entre la dieta y la variación del tamaño dental de las poblaciones del sur de Sudamérica (Bernal et al. 2010). De acuerdo a este estudio, las poblaciones con dietas más ricas en carbohidratos tienen los dientes más pequeños, mientras que los cazadores-recolectores terrestres se caracterizan por un tamaño dental mayor. En el contexto de estudios poblacionales, la asociación entre características morfológicas y variables ecológicas es interpretada como el resultado de la acción de procesos no-aleatorios tales como la selección y la plasticidad fenotípica (Hendry y Kinnison 1999). Estos resultados también son apoyados por las pruebas de tasa de diversificación que mostraron valores mayores a los esperados por cambios aleatorios para las escalas macro-regional y regional, indicando la importancia de los procesos no-aleatorios en la región de estudio. Dada la reciente divergencia de los grupos con marcadas diferencias en la dieta (50-100 generaciones; Harlan 1971; Pearsall 1992, 2008; Perez y Monteiro 2009) y la relativamente alta densidad de población reportada para el Holoceno tardío, la selección natural no parece haber sido el proceso no-aleatorio más probable para explicar la diversificación morfológica entre estas poblaciones. En las poblaciones de gran tamaño, la selección natural puede influir en los cambios fenotípicos sólo cuando los factores ambientales (que representan presiones selectivas) han actuado a través de largos períodos de tiempo, y por lo tanto, varias generaciones han sido expuestas a ellos. La selección puede actuar en escalas temporales reducidas cuando el tamaño poblacional es pequeño y por tanto, se pueden alcanzar los picos adaptativos de manera aleatoria (Wade y Goodnight 1998; Hendry y Kinnison 1999). Por el contrario, la plasticidad fenotípica que se produce en la escala temporal ontogénica puede ser el factor más plausible para conducir la diversificación morfológica en escalas temporales breves en grandes poblaciones (Carroll et al. 2007; Perez y Monteiro 2009).

Por otro lado, la variación en la forma craneofacial en las escalas macro-regional y

regional resultó independiente de las dimensiones ecológicas analizadas. En consecuencia, los procesos aleatorios o neutrales (por ejemplo, la deriva génica) pueden ser centrales para la comprensión de la variación en forma de esta estructura en ambas escalas espaciales. Esta variable presenta una fuerte estructuración geográfica, tal como muestran los correlogramas que decrecen asintóticamente a medida que decrecen los valores de autocorrelación. Estos resultados coinciden con el ajuste fuerte a la distancia geográfica que presenta la variación de la forma dental así como la variación molecular observada en la región de estudio (Moraga et al. 2000; Schurr 2004; Bernal et al. 2010). Moraga et al. (2000) y Bernal et al. (2010) sugirieron que en Sudamérica este patrón espacial podría ser resultado ya sea del flujo génico restringido por la distancia geográfica (es decir, el modelo de aislamiento por distancia; Barbujani 2000; Hey y Machado 2003) o de una serie de efectos fundadores (Hey y Machado 2003). Dada la estructuración espacial de las poblaciones humanas se genera más flujo génico entre poblaciones vecinas, lo que resulta en mayores similitudes fenotípicas y genéticas entre las poblaciones que se encuentran cercanas geográficamente, mientras las que están más distantes tienden a diferenciarse como producto de la deriva génica. Un patrón similar puede surgir como resultado de la colonización de un área a través de sucesivos eventos de dispersión de poblaciones caracterizadas por un pequeño número de individuos, lo que conduce a múltiples eventos de muestreo aleatorio o series de efectos fundadores (Hey y Machado 2003). Este segundo proceso presenta gran soporte de los resultados obtenidos a partir de datos moleculares y dentales, que muestran un aumento lineal en las distancias en la dirección principal del poblamiento, es decir de norte a sur (Moraga et al. 2000; Bernal et al. 2010; de Saint Pierre et al. 2012).

En líneas generales, los resultados obtenidos para la escala micro-regional presentaron un patrón de variación complejo, con tendencias temporales y espaciales disímiles en el norte y sur de Mendoza. En esta escala también se observó el patrón común de cambio en la forma facial, caracterizado por ejes de mayor variación

que describen diferencias en el desarrollo del maxilar y en la altura relativa del esqueleto facial. Sin embargo, mientras que en las escalas macro-regional y regional dicho patrón se asoció con un eje de variación latitudinal de cambio en la composición de la dieta, en el norte y sur de Mendoza presentó una variación disímil y no se asoció a ninguno de los factores ecológicos analizados en este trabajo. Asimismo, mientras que el principal eje de variación de las muestras del sur de Mendoza se encuentra asociado al área geográfica, en las muestras del norte de Mendoza el principal eje de variación está asociado a la cronología. Estas diferencias se observaron también en el tamaño del cráneo. En el norte de Mendoza, la muestra de Tierras Altas posterior al 1.000 AP registró una reducción significativa del tamaño del cráneo, mientras que en el área de Tierras Bajas se observó una tendencia temporal opuesta, ya que la muestra anterior al 1.000 AP presentó el menor tamaño. Por el contrario, en el sur de Mendoza, los cráneos pertenecientes a cronologías más tardías (1000 años AP) se encuentran caracterizados por un mayor tamaño que los de cronologías más tempranas (2000-1000 años AP).

Asimismo, y a diferencia de lo observado en las escalas macro-regional y regional, la tasa de cambio morfológico en el norte y sur de Mendoza mostró valores consistentes o más bajos que aquellos esperados por azar, y no se asoció a ningún factor ecológico. La diversificación de las poblaciones del sur y norte de Mendoza podría explicarse principalmente por la acción de flujo génico el cual restringiría los cambios morfológicos entre poblaciones locales a corto plazo, tanto a nivel espacial como temporal. Esto es esperable que ocurra en esta escala ya que presenta poca variación ecológica en dieta comparada con la observada en las otras escalas de estudio, y fue habitada por individuos separados por un número reducido de generaciones y que tendrían altos niveles de movilidad (Gil et al. 2014). Los procesos como el flujo génico y la deriva, serían los principales factores que permitirían explicar la diversificación morfológica en el norte y en el sur de Mendoza. En particular, el flujo génico entre los grupos vecinos habría homogeneizado las frecuencias alélicas mediante la circulación de variantes comunes en el *pool génico* de las

poblaciones del área (Templeton 2006). La combinación de los procesos de deriva y flujo génico permiten explicar la bajas tasas de cambio morfológico de las poblaciones en las micro-escalas analizadas.

Resumiendo, el proceso de diversificación craneofacial que ocurrió en la región de estudio alcanzó una gran complejidad -reflejada en los patrones de variación observados entre las diferentes estructuras anatómicas, las relaciones entre estas estructuras con variables ecológicas, y las diferencias en el grado de interacción entre éstas variables a través de las distintas escalas espaciales estudiadas- en un periodo temporal relativamente breve -unas pocas generaciones- en el que se generaron cambios morfológicos rápidos a nivel interpoblacional concordante con la acción de factores no aleatorios (e.g. plasticidad fenotípica) vinculados a cambios en la composición de la dieta.

**XI. CONSIDERACIONES FINALES
Y PERSPECTIVAS FUTURAS**



XI. CONSIDERACIONES FINALES Y PERSPECTIVAS FUTURAS

Este trabajo es el primer estudio de alcances regionales en el Centro Oeste de Argentina, que analiza una muestra esquelética de tamaño considerable con control cronológico preciso, describe estructuras craneofaciales en 3D y cuantifica la dureza y composición de la dieta, con el objetivo de evaluar la contribución de procesos aleatorios y no-aleatorios sobre la variación craneofacial empleando métodos estadísticos formales. Los resultados obtenidos son de relevancia para las investigaciones bioantropológicas que estudian los procesos de diversificación craneofacial en escalas temporales y espaciales diversas así como para la comprensión de los procesos bioculturales ocurridos en la región de estudio.

En términos generales, los resultados alcanzados ponen de relieve la importancia de estudiar la influencia de diferentes dimensiones de la dieta en la variación morfológica craneofacial. Los datos de dureza y composición de la dieta aquí medidos presentaron patrones de asociación disímiles con distintas propiedades morfométricas craneofaciales. Asimismo, la asociación entre la variación morfológica y estas dimensiones ecológicas, difiere considerablemente según las escalas espaciales analizadas. Mientras que en las escalas espaciales menores, los procesos aleatorios explican una parte importante de la variación morfológica, en las escalas mayores los procesos no aleatorios son los responsables de la variación morfológica entre las poblaciones humanas aquí estudiadas. A pesar de estas diferencias, el patrón de cambio morfométrico observado fue común a las diferentes escalas espaciales estudiadas. La complejidad del proceso de diversificación morfológica se advierte en el hecho que los factores evolutivos y ecológicos involucrados presentan una considerable variación entre escalas espaciales.

Por otro lado, los resultados encontrados en este trabajo discrepan con estudios previos (Lynch 1990; Relethford y Blangero 1990; Relethford 2004; Manica et al. 2007; Roseman y Weaver 2007) que consideran a los procesos aleatorios (e.g., deriva

génica) como los principales responsables para explicar la variación morfológica craneofacial entre las poblaciones humanas. Asimismo, los presentes resultados, se encuentran en disonancia con otros estudios en los que se asoció la diversificación morfológica de determinadas estructuras craneanas con factores no-aleatorios como la temperatura y la dureza de la dieta. Aquí se mostró que la fuerte influencia de factores sistémicos relacionados con la composición de la dieta, más que de factores locales - como la sobrecarga masticatoria-, serían los principales agentes para explicar la diversificación morfológica de estas poblaciones. De esto se desprende que la dieta es un factor complejo que debe ser abordado integralmente considerando no sólo su dureza sino también su composición, para poder entender de una manera más completa, su asociación con la variación craneofacial.

En el contexto de las investigaciones desarrolladas en el Centro-Oeste de Argentina, los resultados bioantropológicos constituyen un cuerpo de datos sólido para la comprensión de procesos bioculturales clave tales como el de la incorporación de cultígenos y la proporción que éstos representaron en la dieta con relación a otros recursos. Este proceso tiene una antigüedad relativamente baja en la región de estudio, siendo de ca. 3500 años en San Juan y ca. 2000 años AP en el norte de Mendoza (Bárcena 2001; Lagiglia 2001; cf. Garcia 1992). En este sentido, nuestros resultados sugieren que durante este período los cambios en la dieta tuvieron un impacto relativamente rápido sobre los rasgos morfológicos craneofaciales. Asimismo, éstos procesos bioculturales no fueron homogéneos a lo largo de toda la región Centro-Oeste de Argentina, siendo la incorporación de cultígenos más intensa en el actual territorio de San Juan con el desarrollo de prácticas agrícolas, y estableciéndose una zona *buffer* - caracterizada por la presencia de recursos heterogéneos- entre estas sociedades y los grupos cazadores-recolectores de sur de la región. Los resultados morfológicos obtenidos son concordantes con este patrón de cambios bioculturales inferido a

partir de los datos arqueológicos disponibles. En particular, los principales cambios en la variación morfométrica se registraron en el tamaño y forma del esqueleto facial, siguiendo el eje de cambio norte - sur en la proporción de cultígenos incorporados en la dieta y variando, por lo tanto, con la proporción de carbohidratos incorporados por las poblaciones de los extremos geográficos de la región. Por el contrario, la fuerza de mordida no muestra una contribución significativa tal que permita explicar el patrón de variación morfológica entre las muestras estudiadas. Finalmente, estos resultados son consistentes con datos arqueológicos que señalan que las poblaciones del norte de la región incorporaron de manera significativa los recursos domesticados a su dieta y que la incorporación podría haber sido gradualmente menor hacia el sur.

A partir de los resultados alcanzados y la interpretación realizada de los mismos, se pueden desprender distintas líneas de trabajo futuro con el fin de avanzar en la comprensión de los principales procesos que actuaron en la diversificación morfológica de las poblaciones que habitaron durante el Holoceno tardío en el Centro-Oeste de Argentina. En primer lugar, la ampliación espacial de la muestra, mediante la inclusión de un mayor número de individuos procedentes de San Juan y áreas consideradas estrechamente asociadas a Mendoza según evidencias arqueológicas (i.e., Chile), o a San Juan (i.e., el Noroeste Argentino) permitiría estudiar comparativamente la variación morfológica de los individuos de Mendoza con los de estas áreas, poniendo a prueba hipótesis de flujo génico previamente planteadas. En segundo lugar, el análisis de ADN antiguo permitiría estudiar de manera independiente la importancia de los procesos aleatorios sobre la variación espacial y temporal de las poblaciones del Centro-Oeste de Argentina, así como los patrones de flujo génico con regiones vecinas. En tercer lugar, el estudio de la variación morfológica de una estructura anatómica estrechamente asociada con la dieta como es la mandíbula, podría brindar resultados que permitan mejorar la comprensión de la acción de los procesos no-aleatorios para explicar la diversificación

morfológica en esta región. Finalmente, la cuantificación de la variación en la dieta, empleando la variación isotópica, a nivel de los individuos, permitiría medir su asociación con los cambios morfológicos en los mismos.

Otras líneas de evidencia no consideradas hasta el presente permitirían avanzar en la comprensión de la relación entre la diversificación morfológica y la dieta. Particularmente, el análisis de elementos finitos a nivel craneofacial permitiría simular la biomecánica de la alimentación y la asociación con la variación en la dieta. Análisis ontogénicos que incluyan individuos representando distintos estadios del desarrollo permitirían explorar si el patrón de cambio observado entre las poblaciones estudiadas se debe a una extensión en el crecimiento de las mismas. Finalmente, estudios de microdesgaste dental constituirían una línea de evidencia independiente que permitirían contrastar la información generada a partir de los datos de isótopos estables, patologías e información biomecánica, acerca de la dieta de las poblaciones estudiadas.

APÉNDICE 1



APENDICE 1. Puntos registrados en el presente estudio. En la Figura 7.1 se muestra la ubicación de los mismos en el cráneo.

Región /Nº	Nombre del punto y abreviatura	Tipo de punto	Definición
Esqueleto facial			
1	NASION (n)	1	El punto de intersección entre la sutura fronto-nasal y el plano medio (Martin y Saller 1957).
2	NASO-FRONTAL (nf)	1	Punto en la intersección entre la sutura frontonasal y el margen lateral superior del nasal (Gonzalez et al. 2011).
3	SUBESPINAL (ss)	2	El punto más profundo visto en el perfil por debajo de la espina nasal anterior (Howells 1973).
4	ALAR (al)	2	El punto más lateral en la apertura nasal en el plano transversal, medido en el margen de la apertura nasal (Howells 1937).
5	DACRION (d)	1	El punto en el límite medial de la órbita en el que se interceptan los huesos: frontal, lagrimal y maxilar. Se ubica en la intersección entre la sutura lacrimo-maxilar y el hueso frontal (Howells 1937).
6	FORAMEN SUPRAORBITAL (fs)	1	El punto medial del foramen supraorbital (este trabajo).
7	ORBITAL SUPERIOR (os)	2	El punto superior en el borde de la órbita izquierda, ubicado perpendicularmente al eje mayor de la órbita y bisectándola (Howells 1973).
8	FRONTO-MALAR ANTERIOR (fma)	1	El punto más anterior en la sutura fronto-malar, donde quiera que éste se encuentre, dado que la sutura puede tomar un curso irregular (Frontomalare orbitale; en Martin y Saller 1957).
9	ECTOCONQUIO (ec)	2	Opuesto al dacrion, este punto se encuentra en la intersección entre la superficie mas anterior del borde lateral de la órbita y una línea que bisecta a la misma por su eje mayor (Ektoconkchion; en Martin y Saller 1957).
10	SLOBITA1 (so1)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado en el extremo inferior distal de la órbita (este trabajo).
11	CIGOORBITAL (co)	1	La intersección entre el margen orbital y la sutura cigomaxilar. Se marca en el punto medio, sobre el borde de la órbita, entre la superficie facial y la orbital (Howells 1973).
12	SLOBITA2 (so2)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado en el extremo inferior mesial de la órbita (este trabajo).
13	PROSTION (pr)	1	El punto más prominente hacia adelante, en la línea media, en el borde alveolar, arriba del septo entre los incisivos centrales (Prosthion; en Martin y Saller 1957).
14	CANINO (can)	1	El punto más prominente del borde alveolar, entre el canino y el primer premolar (Gonzalez et al. 2011).
15	ECTOMOLAR (em)	1	El punto más lateral en el borde alveolar, entre el segundo y el tercer molar (Endomolare; en Martin y Saller 1957).

16	PALATINO (p)	1	El punto de intersección entre la sutura palatina y el plano sagital (este trabajo).
17	ALVEOLON (alv)	1	El punto en el paladar duro donde una línea trazada a través de los puntos más posteriores de los bordes alveolares cruza la línea media (Howells 1973).
18	FRONTO-MALAR-TEMPORAL (fmt)	1	El punto situado más lateralmente en la articulación frontocigomática (Martin y Saller 1957)
19	SL MALAR SUPERIOR 1 (sm1)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado en el borde lateral superior del hueso malar por debajo del punto fronto-malar-temporal (este trabajo).
20	SL MALAR SUPERIOR 2 (sm2)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado en el borde lateral del hueso malar por debajo del <i>semilandmark</i> sm1 (este trabajo).
21	SL MALAR SUPERIOR 3 (sm3)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado en el borde lateral del hueso malar por debajo del <i>semilandmark</i> sm2 (este trabajo).
22	SL MALAR SUPERIOR 4 (sm4)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado en el borde lateral inferior del hueso malar por debajo del <i>semilandmark</i> sm3 (este trabajo).
23	TEMPORO-MALAR SUPERIOR (tms)	1	Punto posicionado en el extremo superior de la sutura temporo-malar, en la superficie facial (este trabajo).
24	TEMPORO-MALAR INFERIOR (tmi)	1	Punto posicionado en el extremo inferior de la sutura temporo-malar, en la superficie facial (este trabajo).
25	TEMPORO-MALAR INFERIOR INTERNO (tmii)	1	El punto posicionado en el extremo inferior de la sutura temporo-malar, en la superficie interna (este trabajo).
26	CIGOMAXILAR ANTERIOR (cma)	1	El punto más inferior de la sutura cigomaxilar (Martin y Saller 1957).
27	CIGOMAXILAR POSTERIOR (cmp)	1	La intersección entre la sutura cigomaxilar y el límite de la inserción del músculo masetero, en la superficie interna (este trabajo).
28	SL MALAR INFERIOR 1 (smi1)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado en el borde inferior del malar adyacente al cma (este trabajo).
29	SL MALAR INFERIOR 2 (smi2)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado en el borde inferior del malar, seguido del smi1 (este trabajo).
30	SL MALAR INFERIOR 3 (smi3)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado en el borde inferior del malar, seguido del smi2 (este trabajo).
Bóveda			
31	GLABELA (g)	2	El punto más anterior del hueso frontal, sobre la línea media entre los bordes supra-orbitarios, usualmente encima de la sutura fronto-nasal (Supraorbitale; en Martin y Saller 1957).
32	FRONTEX (f)	2	Se define como el punto por encima de la glabella, sobre la línea media, donde el frontal se hace más cóncavo (Ophryon; en Martin y Saller 1957).
33	SL LS FRONTAL 1 (sl11)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado en la línea sagital entre el frontex y el bregma, a continuación del primero (este trabajo)

34	SL LS FRONTAL 2 (sl12)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado en la línea sagital entre el sl11 y el bregma, a continuación del primero (este trabajo)
35	SL LS FRONTAL 3 (sl13)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado en la línea sagital entre el sl12 y el bregma, a continuación del primero (este trabajo)
36	BREGMA (b)	1	Ubicado en la intersección entre la sutura coronal y la sutura sagital (Martin y Saller 1957).
37	SL LS PARIETAL 1 (sl14)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado sobre la línea sagital, entre el bregma y lambda, a continuación del primero (este trabajo).
38	SL LS PARIETAL 2 (sl15)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado sobre la línea sagital, entre el bregma y lambda, a continuación del sl14 (este trabajo).
39	SL LS PARIETAL 3 (sl16)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado sobre la línea sagital, entre el bregma y lambda, a continuación del sl15 (este trabajo).
40	SL LS PARIETAL 4 (sl17)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado sobre la línea sagital, entre el bregma y lambda, anterior al último (este trabajo).
41	LAMBDA (l)	1	Ubicado en la intersección entre la sutura sagital y la sutura lambdoidea (Martin y Saller 1957).
42	SL LS OCCIPITAL 1 (sl18)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente al lambda, entre este punto y el opistocráneo (este trabajo).
43	SL LS OCCIPITAL 2 (sl19)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente al lambda, entre este punto y el opistocráneo, a continuación del sl18 (este trabajo).
44	OPISTOCRANEO (op)	2	Ubicando el cráneo en el plano de Frankfurt, es el punto más hacia atrás que sobresale de la parte posterior del cráneo en el plano sagital medio (Martin y Saller 1957).
45	SL LS OCCIPITAL 3 (sl110)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente al opistocráneo, entre este punto y el opistion (este trabajo).
46	SL LS OCCIPITAL 4 (sl111)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente al opistocráneo, entre sl110 y el opistion (este trabajo).
47	SL L2 FRONTAL 1 (sl21)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente al foramen supraorbital (este trabajo).
48	SL L2 FRONTAL 2 (sl22)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente al sl21, (este trabajo).
49	SL L2 FRONTAL 3 (sl23)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente al sl22, (este trabajo).
50	SL L2 PARIETAL 1 (sl24)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente al sl23, sobre la sutura coronal (este trabajo).
51	SL L2 PARIETAL 2 (sl25)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente al sl24 (este trabajo).
52	SL L2 PARIETAL 3 (sl26)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente al sl25 (este trabajo).
53	SL L2 PARIETAL 4 (sl27)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente al sl26 (este trabajo).
54	SL L2 OCCIPITAL 1 (sl28)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente al sl27, en la sutura lamdoidea (este trabajo).

55	SL L2 OCCIPITAL 2 (sl29)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente al sl28 este trabajo).
56	SL L2 OCCIPITAL 3 (sl210)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente al sl29 este trabajo).
57	FRONTO-TEMPORAL (ft)	2	El punto donde la línea temporal alcanza su posición más anteromedial en el hueso frontal (Frontotemporale, en Martin y Saller 1957).
58	SL L3 FRONTAL 1 (sl31)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente al punto fronto-temporal (este trabajo).
59	SL L3 FRONTAL 2 (sl32)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente a sl31 (este trabajo).
60	SL L3 FRONTAL 3 (sl33)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente a sl32, entre este y el estefanion (este trabajo).
61	ESTEFANION (sf)	2	Es el punto ubicado en la intersección entre la línea curva del músculo temporal superior y la sutura coronal (Stephanion; en Martin y Saller 1957).
62	SL L3 PARIETAL 1 (sl34)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente al punto estefanion, sobre el hueso parietal (este trabajo).
63	SL L3 PARIETAL 2 (sl35)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente a sl34, sobre el hueso parietal (este trabajo).
64	SL L3 PARIETAL 3 (sl36)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente a sl35, sobre el hueso parietal (este trabajo).
65	SL L3 PARIETAL 4 (sl37)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente a sl36, sobre el hueso parietal (este trabajo).
66	SL L4 FRONTAL 1 (sl41)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado sobre el lateral del hueso frontal entre el frontotemporal y el frontoesfenoparietal (este trabajo).
67	SL L4 FRONTAL 2 (sl42)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente al temporoefenoparietal (este trabajo).
68	FRONTO-ESFENO-PARIETAL (fsp)	1	El punto de intersección entre las suturas frontal, esfenoidal y parietal. Se ubica sobre el hueso frontal (Sphenoidale; en Martin y Saller 1957).
69	TEMPORO-ESFENO-PARIETAL (tsp)	1	El punto de intersección entre las suturas temporal, esfenoidal y parietal. Se ubica sobre el hueso parietal (Krotaphion; en Martin y Saller 1957).
70	SL L4 TEMPORAL 1 (sl43)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado entre sl42 y sl44 (este trabajo).
71	SL L4 TEMPORAL 2 (sl44)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado entre sl43 y sl45 (este trabajo).
72	SL L4 TEMPORAL 3 (sl45)	3	<i>Semilandmark</i> ubicado posteriormente a sl44 (este trabajo).
73	ASTERION (as)	1	El punto de intersección entre los huesos temporal, parietal y occipital (Martin y Saller 1957; Howells 1973).

Base

74	OPISTHION (o)	2	Es el punto en que el borde posterior del foramen magnum se cruza con la línea sagital (Opisthion; en Martin y Saller 1957).
----	---------------	---	--

75	BASION (ba)	2	Es el punto que el borde anterior del foramen magnum se cruza con la línea sagital (Martin y Saller 1957).
76	ESFENO-OCCIPITAL (so)	1	El punto en la intersección entre la sutura esfeno-occipital y la línea sagital (Sphenobasion; en Martin y Saller 1957).
77	ESFENO-OCCIPITAL LATERAL (sol)	1	El punto más lateral en la sutura esfeno-occipital (este trabajo).
78	TEMPORO-OCCIPITAL (to)	1	El punto más anterior en la sutura temporal en la base del cráneo (este trabajo).
79	TEMPORO-ESFENOIDES (ts)	2	El punto en la V de la sutura esfeno-temporal (este trabajo).
80	TEMPORO-MANDIBULAR (tm)	2	El punto sobre el borde posterolateral de la cavidad glenoidea (este trabajo).
81	AURICULAR (au)	2	El punto sobre la raíz del proceso cigomático por encima del centro del meato auditivo externo (Auriculare; en Martin y Saller 1957).
82	MASTOIDES ANTERIOR (ma)	2	Intersección entre el borde inferior del meato auditivo con el hueso mastoideo (este trabajo).
83	MASTOIDES INFERIOR (mi)	2	El punto más inferior del hueso mastoideo sobre su cara inferior (Mastoideale; en Martin y Saller 1957).
84	MASTOIDES POSTERIOR (mp)	2	Es el punto más posterior en el hueso mastoideo ubicado en la intersección y la línea proyectada para el mastoideo anterior (este trabajo).

APÉNDICE 2



APENDICE 2. Determinación del sexo de los individuos de la muestra por sitio (F = femenino; M = masculino; I = indeterminado, ND = no determinado). Las muestras de norte y sur Mendoza fueron determinadas macroscópicamente, las restantes 10 muestras mediante técnicas morfométricas (en cursiva).

Muestra	ID	Sexo	Museo
Quebrada de Yacoraite	12670	<i>M</i>	MEBA
	12663	<i>F</i>	MEBA
	12662	<i>F</i>	MEBA
	12647	<i>F</i>	MEBA
	12644	<i>M</i>	MEBA
	12654	<i>M</i>	MEBA
	12651	<i>F</i>	MEBA
	12652	<i>F</i>	MEBA
	12609	<i>F</i>	MEBA
	12612	<i>F</i>	MEBA
	12667	<i>M</i>	MEBA
	12656	<i>F</i>	MEBA
	12611	<i>M</i>	MEBA
	12627	<i>M</i>	MEBA
	12666	<i>F</i>	MEBA
	12634	<i>F</i>	MEBA
	12607	<i>M</i>	MEBA
	12626	<i>M</i>	MEBA
	12669	<i>M</i>	MEBA
	12636	<i>M</i>	MEBA
12649	<i>F</i>	MEBA	
Puna	14006	<i>M</i>	MEBA
	13989	<i>M</i>	MEBA
	14012	<i>F</i>	MEBA
	14103	<i>F</i>	MEBA
	13982	<i>M</i>	MEBA
	14001	<i>I</i>	MEBA
	14085	<i>M</i>	MEBA
	13985	<i>M</i>	MEBA
	14109	<i>F</i>	MEBA
	14009	<i>M</i>	MEBA
	13993	<i>F</i>	MEBA
	14083	<i>F</i>	MEBA
	14046	<i>M</i>	MEBA
	13969	<i>M</i>	MEBA
	14025	<i>I</i>	MEBA

Muestra	ID	Sexo	Museo
	13973	<i>F</i>	MEBA
	13943	<i>F</i>	MEBA
	14034	<i>I</i>	MEBA
	13947	<i>M</i>	MEBA
	14060	<i>F</i>	MEBA
	13948	<i>F</i>	MEBA
	14043	<i>M</i>	MEBA
	13951	<i>F</i>	MEBA
	14041	<i>M</i>	MEBA
	14051	<i>F</i>	MEBA
	13942	<i>F</i>	MEBA
	13961	<i>M</i>	MEBA
	13964	<i>F</i>	MEBA
	14053	<i>M</i>	MEBA
	13968	<i>F</i>	MEBA
	13962	<i>M</i>	MEBA
	13960	<i>M</i>	MEBA
	14055	<i>M</i>	MEBA
	14020	<i>M</i>	MEBA
	14036	<i>M</i>	MEBA
	14059	<i>M</i>	MEBA
	14028	<i>M</i>	MEBA
	13965	<i>F</i>	MEBA
Valles Calchaqués	10184	<i>F</i>	MEBA
	10167	<i>M</i>	MEBA
	10119	<i>F</i>	MEBA
	10080	<i>F</i>	MEBA
	10081	<i>F</i>	MEBA
	10087	<i>M</i>	MEBA
	10069	<i>I</i>	MEBA
	10121	<i>F</i>	MEBA
	10099	<i>I</i>	MEBA
	10104	<i>I</i>	MEBA
10076	<i>I</i>	MEBA	
10134	<i>F</i>	MEBA	
10194	<i>F</i>	MEBA	

	10196	<i>M</i>	MEBA		10619	<i>M</i>	MEBA
	10147	<i>I</i>	MEBA		10648	<i>M</i>	MEBA
	10145	<i>F</i>	MEBA		10646	<i>M</i>	MEBA
	10152	<i>F</i>	MEBA	Valle de Andalgalá	459	<i>M</i>	MLP
	15960	<i>M</i>	MEBA		458	<i>F</i>	MLP
	10133	<i>F</i>	MEBA		601	<i>M</i>	MLP
	10158	<i>F</i>	MEBA		593	<i>F</i>	MLP
	10070	<i>M</i>	MEBA		594	<i>M</i>	MLP
	10062	<i>M</i>	MEBA		628	<i>F</i>	MLP
	10128	<i>F</i>	MEBA		584	<i>F</i>	MLP
	10090	<i>M</i>	MEBA		603	<i>M</i>	MLP
	10178	<i>M</i>	MEBA		465	<i>F</i>	MLP
	10127	<i>I</i>	MEBA		500	<i>F</i>	MLP
	10181	<i>F</i>	MEBA		621	<i>M</i>	MLP
	10179	<i>F</i>	MEBA		595	<i>F</i>	MLP
Quebrada de Humahuaca	12619	<i>M</i>	MEBA		687	<i>F</i>	MLP
	10634	<i>M</i>	MEBA		585	<i>M</i>	MLP
	10624	<i>F</i>	MEBA		462	<i>F</i>	MLP
	10623	<i>M</i>	MEBA		634	<i>F</i>	MLP
	10544	<i>F</i>	MEBA		679	<i>F</i>	MLP
	10677	<i>I</i>	MEBA		496	<i>M</i>	MLP
	10596	<i>I</i>	MEBA		607	<i>M</i>	MLP
	10546	<i>I</i>	MEBA		461	<i>F</i>	MLP
	10621	<i>F</i>	MEBA		501	<i>F</i>	MLP
	10555	<i>M</i>	MEBA		464	<i>F</i>	MLP
	10559	<i>I</i>	MEBA	San Juan	15716	<i>F</i>	MEBA
	10668	<i>M</i>	MEBA		15611	<i>F</i>	MEBA
	10554	<i>F</i>	MEBA		15584	<i>F</i>	MEBA
	10557	<i>M</i>	MEBA		15898	<i>F</i>	MEBA
	10560	<i>M</i>	MEBA		15587	<i>M</i>	MEBA
	10531	<i>M</i>	MEBA		15610	<i>F</i>	MEBA
	10691	<i>M</i>	MEBA		15723	<i>M</i>	MEBA
	10704	<i>M</i>	MEBA		15719	<i>M</i>	MEBA
	10535	<i>M</i>	MEBA		15598	<i>M</i>	MEBA
	10590	<i>M</i>	MEBA		15585	<i>F</i>	MEBA
	10581	<i>I</i>	MEBA		16004	<i>M</i>	MEBA
	10570	<i>M</i>	MEBA		15609	<i>F</i>	MEBA
	10620	<i>I</i>	MEBA		19129	<i>F</i>	MEBA
	10636	<i>M</i>	MEBA		15986	<i>F</i>	MEBA
	10622	<i>F</i>	MEBA		19084	<i>F</i>	MEBA
	10678	<i>F</i>	MEBA		18698	<i>F</i>	MEBA
	10630	<i>M</i>	MEBA		15987	<i>F</i>	MEBA

	15988	<i>M</i>	MEBA		413	ND	MMM
	1819	<i>F</i>	MLP		1203	M	MMM
	1821	<i>M</i>	MLP		298	M	MMM
	1826	<i>F</i>	MLP		297	F	MMM
	1810	<i>M</i>	MLP		305	M	MMM
	1808	<i>M</i>	MLP		810	M	MMM
	1814	<i>M</i>	MLP		807	F	MMM
	1816	<i>M</i>	MLP		1can1	ND	MMM
	1812	<i>M</i>	MLP		2can1	F	MMM
	1815	<i>M</i>	MLP		b68	M	MMM
	1818	<i>M</i>	MLP		b614	F	MMM
	1809	<i>M</i>	MLP		b619	M	MMM
	1817	<i>M</i>	MLP		15782	M	MEBA
	1807	<i>M</i>	MLP		15591	F	MEBA
	1825	<i>F</i>	MLP		15720	F	MEBA
	1813	<i>F</i>	MLP		14292	M	MEBA
	1831	<i>F</i>	MLP		15592	M	MEBA
	1832	<i>F</i>	MLP		15722	I	MEBA
	724	<i>F</i>	MLP		15616	F	MEBA
	716	<i>F</i>	MLP		15594	F	MEBA
	725	<i>M</i>	MLP		15717	F	MEBA
	729	<i>M</i>	MLP	Sur de Mendoza	2	M	MMM
	702	<i>M</i>	MLP		1472	ND	MSR
	742	<i>M</i>	MLP		258	I	MSR
	743	<i>F</i>	MLP		1103	M	MSR
	717	<i>F</i>	MLP		680	ND	MSR
	727	<i>F</i>	MLP		2020	M	MSR
	726	<i>F</i>	MLP		2016	F	MSR
	741	<i>M</i>	MLP		2072	F	MSR
	728	<i>M</i>	MLP		507	M	MSR
	711	<i>M</i>	MLP		501	M	MSR
Norte de Mendoza	1341	<i>M</i>	MMM		2004	M	MSR
	1258	<i>F</i>	MMM		506	M	MSR
	CA2	<i>F</i>	MMM		2007	M	MSR
	B6IND4	<i>F</i>	MMM		1154	M	MSR
	1331	ND	MMM		mma5	F	MM
	1138	ND	MMM		mma7	F	MM
	229	ND	MMM		mma9	F	MM
	239	<i>F</i>	MMM		mrm7	F	MM
	242	<i>M</i>	MMM		mrm19	F	MM
	1219	<i>F</i>	MMM		esq9	ND	MM
	14	<i>M</i>	MMM	San Blas	413	<i>F</i>	MLP

	415	<i>M</i>	MLP		380	<i>F</i>	MLP
	409	<i>F</i>	MLP		379	<i>F</i>	MLP
	7226	<i>F</i>	MLP		351	<i>F</i>	MLP
	6876	<i>F</i>	MLP		330	<i>M</i>	MLP
	6670	<i>I</i>	MLP		360	<i>F</i>	MLP
	6873	<i>F</i>	MLP		335	<i>M</i>	MLP
	6871	<i>F</i>	MLP		331	<i>M</i>	MLP
	6745	<i>I</i>	MLP		320	<i>M</i>	MLP
	6748	<i>M</i>	MLP		291	<i>M</i>	MLP
	6742	<i>I</i>	MLP		319	<i>M</i>	MLP
	6674	<i>F</i>	MLP		350	<i>F</i>	MLP
	6750	<i>I</i>	MLP		334	<i>M</i>	MLP
	6753	<i>F</i>	MLP		357	<i>F</i>	MLP
	6744	<i>M</i>	MLP		318	<i>M</i>	MLP
	6672	<i>M</i>	MLP		366	<i>F</i>	MLP
	6741	<i>M</i>	MLP		359	<i>F</i>	MLP
	6752	<i>F</i>	MLP		338	<i>F</i>	MLP
	6747	<i>M</i>	MLP		361	<i>F</i>	MLP
	6746	<i>M</i>	MLP		355	<i>F</i>	MLP
	6667	<i>I</i>	MLP	Valle del Río Negro	777	<i>M</i>	MLP
	6669	<i>I</i>	MLP		783	<i>F</i>	MLP
	6682	<i>F</i>	MLP		865	<i>F</i>	MLP
	6673	<i>I</i>	MLP		815	<i>M</i>	MLP
	6751	<i>F</i>	MLP		823	<i>F</i>	MLP
	6868	<i>M</i>	MLP		775	<i>M</i>	MLP
	6870	<i>M</i>	MLP		858	<i>F</i>	MLP
Pampa	373	<i>F</i>	MLP		849	<i>M</i>	MLP
	304	<i>F</i>	MLP		776	<i>F</i>	MLP
	296	<i>F</i>	MLP		827	<i>M</i>	MLP
	305	<i>M</i>	MLP		855	<i>F</i>	MLP
	315	<i>M</i>	MLP		860	<i>F</i>	MLP
	365	<i>F</i>	MLP		896	<i>M</i>	MLP
	347	<i>F</i>	MLP		937	<i>M</i>	MLP
	306	<i>M</i>	MLP		798	<i>F</i>	MLP
	367	<i>F</i>	MLP		894	<i>M</i>	MLP
	348	<i>F</i>	MLP		898	<i>M</i>	MLP
	368	<i>F</i>	MLP		928	<i>M</i>	MLP
	321	<i>F</i>	MLP		888	<i>M</i>	MLP
	328	<i>M</i>	MLP		810	<i>M</i>	MLP
	339	<i>F</i>	MLP		909	<i>I</i>	MLP
	372	<i>F</i>	MLP		873	<i>M</i>	MLP
	327	<i>F</i>	MLP		869	<i>F</i>	MLP

	797	<i>M</i>	MLP		1149	<i>M</i>	MLP
Valle del Río Chubut	1130	<i>M</i>	MLP		1039	<i>M</i>	MLP
	1117	<i>F</i>	MLP		1085	<i>F</i>	MLP
	1007	<i>F</i>	MLP		1131	<i>F</i>	MLP
	1064	<i>F</i>	MLP		1124	<i>F</i>	MLP
	1127	<i>F</i>	MLP		1109	<i>M</i>	MLP
	1042	<i>M</i>	MLP		1105	<i>F</i>	MLP
	1138	<i>F</i>	MLP		1137	<i>F</i>	MLP
	1146	<i>F</i>	MLP		1123	<i>M</i>	MLP
	1200	<i>M</i>	MLP		1128	<i>M</i>	MLP
	1196	<i>M</i>	MLP		1150	<i>F</i>	MLP
	1139	<i>M</i>	MLP		1193	<i>F</i>	MLP
	1045	<i>F</i>	MLP		1192	<i>F</i>	MLP
	1051	<i>I</i>	MLP		1077	<i>F</i>	MLP
	1062	<i>F</i>	MLP		1076	<i>M</i>	MLP
	1102	<i>F</i>	MLP		1078	<i>F</i>	MLP
	1144	<i>F</i>	MLP		1012	<i>M</i>	MLP
	1151	<i>M</i>	MLP		1074	<i>M</i>	MLP
	1199	<i>F</i>	MLP				

APÉNDICE 3



APÉNDICE 3. Resultados del error intraobservador a partir de las dos series de coordenadas de landmarks. Se indican en negrita los valores altos de F y los valores bajos de CCI. El número de las coordenadas de landmarks corresponden a los números del Apéndice 1.

Coordenada	F	P	CCI	P	Coordenada	F	P	CCI	P
X1 S1/S2	12	0	1	0	X31 S1/S2	0	1	1	0
Y1 S1/S2	9.22	0	0.9	0	Y31 S1/S2	2.82	0.1	0.9	0
Z1 S1/S2	0.88	0.4	0.5	0.2	Z31 S1/S2	0.23	0.7	0.9	0
X2 S1/S2	3.16	0.1	0.9	0	X32 S1/S2	0.78	0.4	1	0
Y2 S1/S2	13.9	0	1	0	Y32 S1/S2	0.03	0.9	0.8	0.1
Z2 S1/S2	0.38	0.6	0.9	0	Z32 S1/S2	0.08	0.8	1	0
X3 S1/S2	1.32	0.3	1	0	X36 S1/S2	1.56	0.3	1	0
Y3 S1/S2	0	1	0.9	0	Y36 S1/S2	14	0	1	0
Z3 S1/S2	1.34	0.3	0.9	0	Z36 S1/S2	0.72	0.4	1	0
X4 S1/S2	1.86	0.2	1	0	X41 S1/S2	6.73	0	1	0
Y4 S1/S2	0.34	0.6	0.6	0.1	Y41 S1/S2	0.3	0.6	1	0
Z4 S1/S2	0.25	0.6	0.9	0	Z41 S1/S2	0.55	0.5	0.9	0
X5 S1/S2	0.49	0.5	0.9	0	X44 S1/S2	1.57	0.3	0.9	0
Y5 S1/S2	4.91	0.1	1	0	Y44 S1/S2	2.79	0.2	0.5	0.2
Z5 S1/S2	1.8	0.2	1	0	Z44 S1/S2	1.55	0.3	0.9	0
X6 S1/S2	0.09	0.8	0.9	0	X57 S1/S2	0.79	0.4	0.6	0.2
Y6 S1/S2	1.14	0.3	0.9	0	Y57 S1/S2	0.06	0.8	0.9	0
Z6 S1/S2	11	0	0.9	0	Z57 S1/S2	0.55	0.5	0.9	0
X7 S1/S2	0.03	0.9	1	0	X61 S1/S2	0.03	0.9	0.9	0
Y7 S1/S2	1.18	0.3	1	0	Y61 S1/S2	1.12	0.3	1	0
Z7 S1/S2	2.93	0.1	0.9	0	Z61 S1/S2	1.39	0.3	1	0
X8 S1/S2	1.67	0.2	0.9	0	X68 S1/S2	1.1	0.3	1	0
Y8 S1/S2	1.99	0.2	0.6	0.2	Y68 S1/S2	4.77	0.1	0.9	0
Z8 S1/S2	0.63	0.5	0.9	0	Z68 S1/S2	0.18	0.7	1	0
X9 S1/S2	0.04	0.8	0.6	0.1	X69 S1/S2	3.66	0.1	0.9	0
Y9 S1/S2	3.14	0.1	0.6	0.1	Y69 S1/S2	7.27	0	0.6	0.2
Z9 S1/S2	2.79	0.2	0.6	0.2	Z69 S1/S2	9.68	0	0.9	0
X11 S1/S2	0.71	0.4	1	0	X73 S1/S2	0.14	0.7	1	0
Y11 S1/S2	2.17	0.2	0.9	0	Y73 S1/S2	9.06	0	1	0
Z11 S1/S2	2.74	0.2	1	0	Z73 S1/S2	0.01	0.9	0.6	0.2
X13 S1/S2	0.3	0.6	1	0	X74 S1/S2	1.68	0.2	1	0
Y13 S1/S2	9.24	0	1	0	Y74 S1/S2	1.04	0.4	1	0
Z13 S1/S2	0.26	0.6	0.9	0	Z74 S1/S2	0.61	0.5	0.8	0
X14 S1/S2	3.65	0.1	1	0	X75 S1/S2	2.28	0.2	1	0
Y14 S1/S2	3.36	0.1	1	0	Y75 S1/S2	5.69	0.1	1	0
Z14 S1/S2	0.08	0.8	1	0	Z75 S1/S2	0.02	0.9	0.9	0
X15 S1/S2	0	1	1	0	X76 S1/S2	1.76	0.2	0.9	0
Y15 S1/S2	0.63	0.5	1	0	Y76 S1/S2	0.11	0.8	0.9	0
Z15 S1/S2	1.43	0.3	0.9	0	Z76 S1/S2	0.12	0.7	0.9	0
X16 S1/S2	1.63	0.3	1	0	X77 S1/S2	2.33	0.2	0.9	0
Y16 S1/S2	2.95	0.1	0.9	0	Y77 S1/S2	0.18	0.7	0.8	0
Z16 S1/S2	0.65	0.5	1	0	Z77 S1/S2	1.53	0.3	1	0

X17 S1/S2	3.03	0.1	1	0	X78 S1/S2	4.09	0.1	0.9	0
Y17 S1/S2	24.8	0	1	0	Y78 S1/S2	0.13	0.7	0.9	0
Z17 S1/S2	1.42	0.3	0.9	0	Z78 S1/S2	24.4	0	1	0
X18 S1/S2	0.19	0.7	1	0	X79 S1/S2	0.6	0.5	0.9	0
Y18 S1/S2	4.81	0.1	1	0	Y79 S1/S2	0.24	0.6	1	0
Z18 S1/S2	0.34	0.6	1	0	Z79 S1/S2	0.01	0.9	1	0
X23 S1/S2	2.73	0.2	1	0	X80 S1/S2	0.85	0.4	0.2	0.4
Y23 S1/S2	6.83	0	0.9	0	Y80 S1/S2	4.1	0.1	0.9	0
Z23 S1/S2	0.01	0.9	1	0	Z80 S1/S2	2.87	0.1	0.3	0.4
X24 S1/S2	2.23	0.2	1	0	X81 S1/S2	0.44	0.5	0.8	0
Y24 S1/S2	3.21	0.1	1	0	Y81 S1/S2	1.39	0.3	1	0
Z24 S1/S2	7.86	0	1	0	Z81 S1/S2	1.4	0.3	1	0
X25 S1/S2	2.65	0.1	1	0	X82 S1/S2	5.53	0.1	1	0
Y25 S1/S2	3.33	0.2	0.9	0	Y82 S1/S2	4.29	0.1	0.7	0.1
Z25 S1/S2	0.16	0.7	1	0	Z82 S1/S2	3.05	0.1	1	0
X26 S1/S2	5.65	0.1	1	0	X83 S1/S2	0.29	0.6	1	0
Y26 S1/S2	2.47	0.2	0.7	0.1	Y83 S1/S2	8.4	0	1	0
Z26 S1/S2	2.29	0.2	1	0	Z83 S1/S2	2.34	0.2	1	0
X27 S1/S2	0.49	0.5	1	0	X84 S1/S2	11.8	0	1	0
Y27 S1/S2	2.59	0.2	1	0	Y84 S1/S2	1.54	0.3	0.8	0
Z27 S1/S2	0.94	0.4	1	0	Z84 S1/S2	2.15	0.2	0.8	0.1

BIBLIOGRAFÍA



BIBLIOGRAFIA

- Abraham EM. 2000. Geomorfología de la provincia de Mendoza. En: Abraham EM, Rodríguez Martínez F, editores. Argentina. Catálogo de recursos humanos e información relacionada con la temática ambiental en la región andina argentina. Primera parte: provincias de Mendoza, San Juan y La Rioja. Mendoza: IADIZA. p 29-48.
- Abraham EM, del Valle HF, Roig F, Torres L, Ares JO, Coronato F, Godagnone R. 2009. Overview of the geography of the monte desert biome (Argentina). *Journal of Arid Environments* 73:144-153.
- Ackermann RR, Cheverud JM. 2004. Morphological integration in primate evolution. En: Pigliucci M, Preston K, editores. Phenotypic integration: Studying the ecology and evolution of complex phenotypes. Oxford: Oxford University Press. p 302-319.
- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. 2004. Geometrics morphometrics: Ten years of progress following the "revolution". *Italian Journal of Zoology* 71:5-16.
- Adams DC, Otárola-Castillo E. 2013. Geomorph: An R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution* 4(4):393-399.
- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. 2013. A field comes of age: Geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix* 24 (1): 7-14.
- Agüero Blanch VO. 1963. Practicas mortuorias en el Departamento de Malargüe. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 15:23-32.
- Albeck ME. 2001. La Puna argentina en los periodos medio y tardío. En: Berberían R, Nielsen A, editores. Historia argentina prehispánica. Córdoba: Editorial Brujas. p 347-388.
- Albeck ME, Ruiz MS. 2003. El tardío en la Puna de Jujuy: Poblados, etnias y territorios. Cuadernos de la Facultad de Humanidades y Ciencias Sociales de la Universidad Nacional de Jujuy 20:199-219.
- Albrecht GH. 1978. Some comments on the use of ratios. *Systematic Zoologist* 27:67-71.
- Albrecht GH, Gould GF, Wake DB. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5:296-317.
- Albrecht GH, Gelvin BR, Hartman SE. 1993. Ratios as a size adjustment in morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology* 91:441-468.
- Albrecht GH, Gelvin BR, Hartman SE. 1995. Radio adjustments in morphometrics: A reply to Dr. Corruccini. *American Journal of Physical Anthropology* 96:193-197.
- Alexeev VP, Debetz G. 1964. *Kraniometry. A method of anthropological study.* Moscú: Nauka.
- Alfaro de L. 1988 Investigaciones en la cuenca del río Doncellas, Departamento de Cochino-Provincia de Jujuy. Reconstrucción de una cultura olvidada en la Puna jujeña. Jujuy: Gobierno de la Provincia de Jujuy.
- Allen JA. 1877. The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical Review* 1:108-140.
- Ambrose SH, Norr L. 1993. Experimental evidence for the relationship of the carbon isotope ratios of whole diet and dietary protein to those of bone collagen and carbonate. En: Lambert JB, Grupe G, editores. Prehistoric human bone: Archaeology at the molecular level. Berlin: Springer. p 1-37.
- Ambrose SH, Krigbaum J. 2003. Bone chemistry and bioarchaeology. *Journal of Anthropological Archaeology* 22 (3):193-199.
- Ambrosetti JB. 1907. Exploraciones arqueológicas en la ciudad prehistórica de "La Paya" (valle Calchaquí, Provincia de Salta): Campañas de 1906 y 1907 (No.

- 3). Buenos Aires: Imprenta M. Biedma é hijo.
- Andreoni D. 2014. Plantas leñosas y estrategias humanas en el sur de Mendoza: Una aproximación arqueobotánica. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina.
- Andresen PR, Bookstein FL, Conradsen K, Ersbøll B, Kreiborg S. 2000. Surface-bounded growth modeling applied to human mandibles. *Transaction on Medical Imaging* 19:1053-1063.
- Aparicio EP. 1966. Rasgos geomorfológicos de la Provincia de San Juan. *Acta Cuyana de Ingeniería* 8 (1):81-131.
- Arnqvist G, Martensson T. 1998. Measurement error in geometric morphometrics: Empirical strategies to asses and reduce its impact on measures of shape. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 44(1-2):73-96.
- Atchley WR. 1978. Ratios, regression intercepts, and the scaling of data. *Systematic Biology* 27(1):78-83.
- Atchley WR, Anderson D. 1978. Ratios and the statistical analysis of biological data. *Systematic Biology* 27(1):71-78.
- Atchley WR, Hall BK. 1991. A model for development and evolution of complex morphological structures. *Biological Reviews* 66:101-157.
- Atchley WR, Gaskins CT, Anderson D. 1976. Statistical properties of ratios. I. Empirical results. *Systematic Biology* 25(2):137-148.
- Auerbach BM. 2011. Reaching great heights: Changes in indigenous stature, body size and body shape with agricultural intensification in North America. En: Pinhasi R, Stock JT, editores. *Human bioarchaeology of the transition to agriculture*. Londres: John Wiley and Sons. p 203-233.
- Austerlitz F, Jung-Muller B, Godelle B, Gouyon PH. 1997. Evolution of coalescence times, genetic diversity and structure during colonization. *Theoretical Population Biology* 51(2):148-164.
- Bacon F. 1620. *Novum Organum*. Londres.
- Barberena R. 2012. Isotopic studies of foragers' diet: Environmental archaeological approaches. *Global Encyclopedia of Archaeology*. Nueva York: Springer. p 4111-4120.
- Barberena R, Zangrando AF, Gil AF, Martínez GA, Politis GG, Borrero LA, Neme GA. 2009. Guanaco (*Lama guanicoe*) isotopic ecology in southern south America: Spatial and temporal tendencies, and archaeological implications. *Journal of Archaeological Science* 36:2666-2675.
- Barbujani G. 1987. Autocorrelation of gene frequencies under isolation by distance. *Genetics* 117(4):777-782.
- Barbujani G. 2000. Geographic patterns: How to identify them and why. *Human Biology* 72(1):133-153.
- Bárcena JR. 1969-70. Estudio antropológico físico sobre un esqueleto de "Los Sauces", Tunuyán (Mendoza). *Anales de Arqueología y Etnología* XXIV-XXV:143-179.
- Bárcena JR. 1974-76. Antropología física del valle de Uspallata, Provincia de Mendoza. *Anales de Arqueología y Etnología* XXIX-XXXI:109-184.
- Bárcena JR. 1998. Arqueología de Mendoza. Las dataciones absolutas y sus alcances. Mendoza: EDIUNC.
- Bárcena JR. 2001. Prehistoria del Centro-Oeste argentino. En: Berberían EE, Nielsen AE, editores. *Historia argentina prehispanica*. Buenos Aires: Editorial Brujas. p 561-634.
- Bárcena JR, Roig F, Roig V. 1985. Aportes arqueofito-zoológicos para la prehistoria del N.O. de la Provincia de Mendoza: La

- excavación de Agua de la Tinaja I. *Trabajos de Prehistoria* 42:311-361.
- 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.
- Barrientos G, Perez SI. 2002. La dinámica del poblamiento humano del sudeste de la región pampeana durante el Holoceno. *Intersecciones en antropología* 3:41-54.
- Barrientos G, Béguelin M, Gordón F. 2009. Tendencias cronológicas en el registro bioarqueológico del noreste de Patagonia. Resúmenes de las IX Jornadas de Antropología Biológica. p 96.
- Barton NH, Briggs DEG, Eisen JA, Goldstein DB, Patel NH. 2007. *Evolution*. Nueva York: Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Bass WM. 1987. *Human Osteology: A laboratory and field manual*. Columbia: Missouri Archaeological Society.
- Beals KL, Smith CL, Dodd SM. 1984. Brain size, cranial morphology, climate and time machines. *Current Anthropology* 25(3):301-330.
- Béguelin M. 2011. Variación geográfica en la morfología del esqueleto postcranial de las poblaciones humanas de Pampa y Patagonia durante el Holoceno tardío. Una aproximación morfométrica. Oxford: BAR International Series 2253.
- Béguelin M, Bernal V, Del Papa M, Novellino PS. 2006. El poblamiento humano tardío del sur de Mendoza y su relación con el norte de Patagonia: Una discusión bioarqueológica. *Anales de Arqueología y Etnología* 61:5-25.
- Benítez J. 1993. Cuenca neuquina surmendocina. En: Ramos VA, editor. *Geología y recursos naturales de Mendoza. Relatorio del XII Congreso Geológico Argentino*. Buenos Aires: Akián Gráfica Editora. p 377-386.
- Bergmann C. 1847. Ueber die verhdltnisse der warmeokonomie der thierte zu ihrer grosse. *Gottinger studien* 3:595-708.
- Bernal V. 2008. Procesos de diferenciación biológica entre poblaciones humanas del Holoceno tardío de Patagonia. Una aproximación desde la variación métrica dental. Tesis Doctoral Inédita. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina.
- Bernal V, Gonzalez PN, Perez SI, Del Papa M. 2004. Evaluación del error intraobservador en bioarqueología. *Intersecciones en Antropología* 5:129-140.
- Bernal V, Novellino PS, Gonzalez PN, Perez SI. 2007. Role of wild plant foods among late Holocene hunter-gatherers from central and north Patagonia (south America): An approach from dental evidence. *American Journal of Physical Anthropology* 133:1047-1059.
- Bernal V, Gonzalez PN, Perez SI, Pucciarelli HM. 2008. Entierros humanos del noreste de Patagonia: Nuevos fechados radiocarbónicos. *Magallania* 36:125-134
- Bernal V, Perez SI, Gonzalez PN, Diniz-Filho JAF. 2010. Ecological and evolutionary factors in dental morphological diversification among modern human populations from southern south America. *Proceedings of the Royal Society Biological Science* 277:1107-1112.
- Beron MA, Luna LH, Barberena R. 2009. Isotopic archaeology in the western pampas (Argentina): Preliminary results and perspectives. *International Journal of Osteoarchaeology* 19:250-265.
- Betti L, Balloux F, Hanihara T, Manica A. 2009. The relative role of drift and selection in shaping the human skull. *American Journal of Physical Anthropology* 141(1):76-82.
- Bibar G. 1966. Crónica y relación copiosa y verdadera de los reynos de Chile.

- Santiago de Chile: Fondo Histórico y Bibliográfico JT Medina.
- Blackith RE, Reyment RA. 1971. Multivariate morphometrics. Londres: Academic Press.
- Blosch G, Sivapalan M. 1995. Scale issues in hydrological modelling: A review. *Hydrological Processes* 9:251-290.
- Boas F. 1905. The horizontal plane of the skull and the general problem of the comparison of variable forms. *Science* 21:862-863.
- Boman E. 1920. Cementerio indígena en Viluco (Mendoza) posterior a la conquista. Buenos Aires: Talleres gráficos del Ministerio de Agricultura de la Nación.
- Bonjour J-P, Ammann P, Chevalley T, Rizzoli R. 2001. Protein intake and bone growth. *Canadian Journal of Applied Physiology* 26:S153-S166.
- Bookstein FL. 1982. Foundations of morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:451-470.
- Bookstein FL. 1989. Principal warps: Thin plate splines and the decomposition of deformations. *TREE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 11(6):567-585.
- Bookstein FL. 1991. Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bookstein FL. 1996a. Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis. *Bulletin Mathematical Biology* 58:313-365.
- Bookstein FL. 1996b. Combining the tools of geometric morphometrics. En: Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor GJP, Slice DE, editores. *Advances in Morphometrics NATO ASI Series A: Life Sciences*. Nueva York: Plenum. p 131-151.
- Bookstein FL. 1996c. Landmark methods for forms without landmarks: localizing group differences in outline shape. En: Amini A, Bookstein FL, Wilson D, editores. *Proceedings of the Workshop of Mathematical Methods in Biomedical Image Analysis*. California: IEEE Computer Society Press. p 279-289.
- Bookstein FL. 1997. Shape and the information in medical images: A decade of the morphometric synthesis. *Computer Vision and Image Understanding* 66(2):97-118.
- Bookstein FL, Simpson PD, Connor PD, Streissguth AP. 2002. Midline corpus callosum of fetal alcohol damage. *The Anatomical Record* 269:162-174.
- Bórmida M. 1950. Cementerios indígenas prehispánicos en la zona de la Laguna del Juncal. *Anales del Museo Nahuel Huapi* 2:101-108.
- Bórmida M. 1953-1954. Los antiguos patagones. Estudio de craneología. *Runa* 6:55-96.
- Borrero LA. 1999. Human dispersal and climatic conditions during late Pleistocene times in Fuego-Patagonia. *Quaternary International* 53:93-99.
- Broca P. 1878. Anatomie comparee des circonvolutions cerebrales: Le grand lobe limbique et la scissure limbique dans la serie des mammiferes. *Anthropological Review* 1:385-498.
- Brooks S, Suchey JM. 1990. Skeletal age determination based on the os pubis: A comparison of the Acsádi-Nemeskéri and Suchey-Brooks methods. *Human evolution* 5(3):227-238.
- Bruzek J. 2002. A method for visual determination of sex, using the human hip bone. *American Journal of Physical Anthropology* 117:157-168.
- Buikstra JE, Ubelaker DH. 1994. Standards for data collection from human skeletal remains. *Arkansas Archeological Survey Research Series* 44. Fayetteville: Arkansas Archeological Survey.
- Bush H, Zvelebil M. 1991. Health in past societies. *Biocultural interpretations of human*

- skeletal remains in archaeological contexts. Oxford: BAR International Series.
- Butler MA, King AA. 2004. Phylogenetic comparative analysis: A modeling approach for adaptative evolution. *The American Naturalist* 164(6):683-695.
- Cabrera AL. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* XIV(1-2):1-42.
- Cadien JD, Harris EF, Jones WP, Mandarino LJ. 1976. Biological lineages, skeletal populations, and microevolution. *Yearbook of Physical Anthropology* 18:194-201.
- Calafat S. 1976. Enterratorio indígena K884. *Revista del Museo de Historia Natural de San Rafael* III(1/4):299-308.
- Canals Frau S. 1942. La cultura de los huarpes. *Anales del Instituto de Enografía Americana* 3:289-322.
- Canals Frau S. 1950. Prehistórica de América. Buenos Aires: Editorial Sudamericana.
- Canals Frau S. 1956. Algunos aspectos de la cultura agrelo. *Anales de Arqueología y Etnología* 12:7-18.
- Canals Frau S. 1963. The huarpe. En: Stewars JH, editor. *Handbook of south american indians*. Nueva York: Cooper Square Publishers. p 169-175.
- Canals Frau S, Semper J. 1956. La cultura de agrelo (Mendoza). *Runa* VII:169-187.
- Candia R, Ibáñez G. 2000a. Cobertura vegetal de Mendoza. En: Abraham EM, Rodríguez Martínez F, editores. *Argentina. Catálogo de recursos humanos e información relacionada con la temática ambiental en la región andina argentina. Primera parte: provincias de Mendoza, San Juan y La Rioja*. Mendoza: IADIZA. p 65-66.
- Candia R, Ibáñez G. 2000b. Cobertura vegetal de San Juan. En: Abraham EM, Rodríguez Martínez F, editores. *Argentina. Catálogo de recursos humanos e información relacionada con la temática ambiental en la región andina argentina. Primera parte: provincias de Mendoza, San Juan y La Rioja*. Mendoza: IADIZA. p 105-106.
- Capitanelli R. 1972. Geomorfología de la Provincia de Mendoza. *Suplemento del Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* XIII:15-48
- Carlini A, Thorington RW. 2006. Postnatal ontogeny of marmot (rodentia, Sciuridae) crania: allometric trajectories and species divergence. *Journal of Mammology* 87:201-215.
- Carlson DS, Van Gerven DP. 1977. Masticatory function and post-Pleistocene evolution in Nubia. *American Journal of Physical Anthropology* 46:495-506.
- Carroll SP, Hendry AP, Reznick DN, Fox W. 2007. Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology* 21:387-393.
- Casanova E. 1938. Investigaciones arqueológicas en Sorcuayo, Puna de Jujuy. *Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 80(39):423-462.
- Casanova E. 1943. Comunicación acerca del yacimiento de Doncellas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Antropología* 5-6:80-81.
- Catálogo de Antropología Física. 1988. Museo Etnográfico de Buenos Aires. Inédito. Buenos Aires: Universidad Nacional de Buenos Aires.
- Cavalli-Sforza LL, Menozzi P, Piazza A. 1994. *The history and geography of human genes*. Nueva Jersey: Princeton University Press.
- Chamberlin TC. 1897. A group of hypotheses bearing on climatic changes. *The Journal of Geology* 5(7):653-683.
- Chase JM, Leibold MA. 2003. *Ecological niches. Linking classical and contemporary approaches*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Cheverud JM. 1995. Morphological integration in the saddle-back tamarin (*Saguinus*

- fuscicollis*) cranium. The American Naturalist 145(1):63-89.
- Chiavazza H. 2008-2009. Ambiente y ocupación humana en las pampas altas de la precordillera de Mendoza: sitio El Piedrón de la Quebrada Seca (R. N. Villavicencio). Anales de Arqueología y Etnología 63-64:197-225.
- Christiansen P, Wroe S. 2007. Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in carnivores. Ecology 88:347-358.
- Cigliano EM. 1962. Mutilación dentaria en un cráneo de Mendoza. Notas del Museo XX, Antropología N°78:69-73.
- Cleland CE. 2001. Historical science, experimental science, and the scientific method. Geology 29(11):987-990.
- Cleland CE. 2002. Methodological and epistemic differences between historical science and experimental science. Philosophy of Science 69:474-496.
- Cliff AD, Ord JK. 1981. Spatial processes: Models and applications. London: Pion.
- 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 de San Miguel de Tucumán 2: 197-212.
- Comas J. 1966. Manual de antropología física. México: Instituto de Investigaciones Históricas, Universidad Autónoma de México.
- Constanzó MM. 1942. Datos sobre la antropología física de los antiguos habitantes de Cuyo. Anales del Instituto de Etnografía Americana. Tomo III:323-338.
- Constanzó MM. 1944. Nuevas investigaciones en Calingasta (San Juan). Boletín de la Sociedad Argentina de Antropología 8:117-118.
- Corruccini RS. 1987. Shape in morphometrics: Comparative analyses. American Journal of Physical Anthropology 73(3):289-303.
- Corruccini RS. 1995. Of ratios and rationality. American Journal of Physical Anthropology 96(2):189-191.
- Cortegoso V. 2004. Organización tecnológica: Explotación de recursos líticos y el cambio en la subsistencia de cazadores a agricultores en el N.O de Mendoza. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina.
- D'Addona LA, Brachetta Aporta N, Novellino PS, Bernal V. 2011. Análisis cuantitativo de las deformaciones artificiales del cráneo en poblaciones prehistóricas de Cuyo. Resúmenes de las X Jornadas Nacionales de Antropología Biológica. p 133.
- Darroch JN, Mosimann JE. 1985. Canonical and principal components of shape. Biometrika 72 (2): 241-252.
- Darwin C. 1859. On the origin of the species by natural selection. Londres: John Murray Albemarle Street.
- Daubenton LJM. 1764. Mémoire sur les différences de la situation du grand trou occipal dans l'homme et dans les animaux. Histoire de L'Academie Royale des Sciences de Paris. Paris: Imprimerie Royale. p 568-575.
- Davis JB, Thurnam J. 1856. Crania britannica delineations and descriptions of the skulls of the early inhabitants of the british islands together with notices of their other remains. The British Journal of Psychiatry 2(18):526-528.
- Debenedetti S. 1916. Investigaciones arqueológicas en los valles preandinos de la Provincia de San Juan. Revista de la Universidad de Buenos Aires, Publicaciones de la Sección Antropológica 15:1-184.
- Debenedetti S. 1928. Relaciones culturales prehispanicas en el Noroeste-Argentino. Physis 9:113-117.

- Dembo A, Imbelloni J. 1938 Deformaciones intencionales del cuerpo humano de carácter étnico. Sec. A Tomo 3. Buenos Aires: Humanior, Biblioteca del Americanista Moderno.
- Dieguez S, Gil A, Neme G, De Fransesco C, Zárate M, Strasser E. 2004. Cronoestratigrafía del sitio Rincón del Atuel-1 (San Rafael, Mendoza): Formación del sitio y ocupación humana. *Intersecciones* 5:1-80.
- Diniz-Filho JAF, Nabout JC, Pires de Campos Telles M, Soares TN, Rangel TFLVB. 2009. A review of techniques for spatial modeling in geographical, conservation, and landscape genetics. *Genetics and Molecular Biology* 32 (2):203-211.
- Doran JE, Hodson FR. 1975. *Mathematics and computers in archaeology*. Edinburgo: Edinburgh University Press.
- Dormann CF, McPherson JM, Araújo MB, Bivand R, Bolliger J, Carl G, Davies RG, Hirzel A, Jetz W, Kissling WD, Kühn I, Ohlemüller R, Peres-Neto PR, Reineking B, Schröder B, Schurr FM, Wilson R. 2007. Method to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: A review. *Ecography* 30: 609-628.
- Dray S, Péliissier R, Couteron P, Fortin MJ, Legendre P, Peres-Neto PR, Bellier E, Bivand R, Blanchet FG, De Cáceres M, Dufour AB, Heegaard E, Jombart T, Munoz F, Oksanen J, Thioulouse J, Wagner HH. 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs* 82(3):257-275.
- Dryden IL, Mardia KV. 1998. *Statistical shape analysis*. Nueva York: John Wiley & Sons.
- Dungan JL, Perry JN, Dale MRT, Legendre P, Citron-Pousty S, Fortin MJ, Jakomulska A, Miriti M, Rosenberg MS. 2002. A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography* 25:626-640.
- Durán V. 2000. Poblaciones indígenas de Malargüe (Serie libro nº 1). Mendoza: CEIDER. Facultad de Filosofía y Letras. Universidad Nacional de Cuyo.
- Durán V. 2002. Nuevas consideraciones sobre la problemática arqueológica del río Grande (Malargüe, Mendoza)" En: Gil A, Neme G, editores. *Entre montañas y desiertos: Arqueología del sur de Mendoza*. Buenos Aires: Publicaciones de la Sociedad Argentina de Antropología. p 103-118.
- Durán V, Novellino PS. 1999. Estudios arqueológicos y bioantropológicos en Cápiz Alto (San Carlos, Mendoza). Informe Preliminar. Resúmenes del XIII Congreso Nacional de Arqueología Argentina.
- Durán V, Novellino PS. 2003. Vida y muerte en la frontera del imperio español. Estudios arqueológicos y bioantropológicos en un cementerio indígena post-contacto del Centro-Oeste de Argentina. *Anales de Arqueología y Etnología*. Instituto de Arqueología y Etnología 54-55:115-164.
- Durán V, Giesso M, Glascock M, Neme G, Gil A, Sanhueza L. 2004. Estudio de fuentes de aprovisionamiento y redes de distribución de obsidiana durante el Holoceno tardío en el sur de Mendoza (Argentina). *Estudios Atacameños* 28:25-43.
- Durán V, Neme G, Cortegoso V, Gil A. 2006. Arqueología del área natural protegida Laguna del Diamante (Mendoza, Argentina). En: Durán V, Cortegoso V, editores. *Arqueología y ambiente de áreas naturales protegidas de la Provincia de Mendoza*. *Anales de Arqueología y Etnología*, número especial 61:81-134.
- Durán V, Novellino PS, Gil A, Menéndez LP, Bernal V, Perez SI. 2014. Estudios arqueológicos y bioarqueológicos en el valle del río Gualcamayo (norte de San Juan, Argentina). En: Cortegoso V, Durán V, editores. *Arqueología de ambientes de altura de Mendoza y San Juan*

- (Argentina). Córdoba: EDIUNC. En prensa.
- Dray S, Péliissier R, Cputeron P, Fortin MJ, Legendre P, Peres-Neto PR, Bellier E, Bivand R, Blanchet FG, Cáceres M, Dufour AB, Heegaard E, Jombart T, Munoz F, Oksanen J, Thioulouse J, Wagner HH. 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs* 82(3):257-275.
- Ecker A. 1865. *Crania germaniae*. Freiburg: Wagner.
- Ellis J, Thomason J, Kebreab E, Zubair K, France J. 2008. Cranial dimensions and forces of biting in the domestic dog. *Journal of Anatomy* 214:362-373.
- Elton CS. 1927. *Animal ecology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Eveleth PB. 1975. Differences between ethnic groups in sex dimorphism of adult height. *Annals of Human Biology* 2:35-39.
- Eyre-Walker A, Keightley PD. 1999. High genomic deleterious mutation rates in hominids. *Nature* 397:344-347.
- Fabra M. 2009. El poblamiento prehispánico de Córdoba. Una interpretación a partir de evidencias bioarqueológicas. Serie Tesis de Posgrado. Córdoba: Universidad Nacional de Córdoba.
- Fabra M, Demarchi D. 2011. Geographic patterns of craniofacial variation in pre-hispanic populations from the southern cone of south America. *Human Biology* 83(4):491-507.
- Fabra M, Demarchi D. 2012. Morfología craneofacial y estructura genética en poblaciones del centro de Argentina. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 14(1):45-56.
- Farro M. 2009. La formación del Museo de La Plata. Coleccionistas, comerciantes, estudiosos y naturalistas viajeros a fines del siglo XIX. Rosario: Ediciones Prohistoria.
- Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125(1):1-15.
- Fenner JN. 2005. Cross-cultural estimation of the human generation interval for use in genetics-based population divergence studies. *American Journal of Physical Anthropology* 128(2):415-423.
- Ferembach D, Schwidetzky I, Stluka M. 1979. Raccomandazioni per la determinazione dell'eta e del sesso sullo scheletro. *Rivista di Antropologia* 60:5-51.
- Fernández J, Panarello HO. 1999-2001. Isótopos del carbono en la dieta de herbívoros y carnívoros de los Andes Jujeños. *Xama* 12-14:71-85.
- Fischer MM, Getis A. 2010. *A handbook of applied spatial analysis. Software Tools, Methods and Applications*. California: Springer.
- Fortin MJ, Dale MRT. 2005. *Spatial analysis: A guide for ecologists*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Fortin MJ, Dale MRT, Hoef J. 2002. Spatial analysis in ecology. En: El-Shaarawi AH, Piegorisch WW, editores. *Encyclopedia of Environments*. Volumen 4. Chichester: John Wiley & Sons. p 2051-2058.
- Franklin D, Milne N, Freedman L. 2004. A geometric morphometric study of cranial sexual dimorphism in selected indigenous populations of south Africa. *American Journal of Physical Anthropology* 123(38): 96.
- Frazer DW, Wolpoff MH. 1985. Sexual dimorphism. *Annual Review of Anthropology* 14: 429-473.
- Freeman S, Herron JC. 2004. *Evolutionary analysis*. Nueva Jersey: Prentice Hall.
- Frisancho AR. 1996. *Human Adaptation and Accomodation*. Michigan: The University of Michigan Press.

- Frisancho AR. 2009. Developmental adaptation: Where we go from here. *American Journal of Human Biology* 21:694-703.
- Fuentes AJ, Velo RA. 1993. Aprovechamientos hidráulicos. En: Ramos VA, editor. *Geología y Recursos Naturales de Mendoza. Relatorio del XII Congreso Geológico Argentino*. Buenos Aires: Akián Gráfica Editora. p 600-632.
- Gambier M. 1977. La cultura de Ansilta. San Juan: Instituto de Investigaciones Arqueológicas y Museo. Universidad Nacional de San Juan.
- Gambier M. 1985. La cultura de Los Morrillos. San Juan: Instituto de Investigaciones Arqueológicas y Museo. Universidad Nacional de San Juan.
- Gambier M. 1988. La fase cultural punta del barro. San Juan: Instituto de Investigaciones Arqueológicas y Museo. Universidad Nacional de San Juan.
- Gambier M. 1993. Prehistoria de San Juan. San Juan: EFU Editorial Fundación Universidad de San Juan.
- Gambier M. 1996/1997. La expansión de la cultura de la aguada en San Juan. *Shincal Revista de la Escuela de Arqueología* 6:173-192.
- Gambier M. 2000. Prehistoria de San Juan. San Juan: Editorial Ansilta.
- García A. 1992. Hacia un ordenamiento preliminar de las ocupaciones prehistóricas agrícolas precerámicas y agroalfareras en el NO de Mendoza. *Revista de Estudios Regionales CEIDER* 10:7-34.
- García A. 2010. Arqueología prehistórica de San Juan. San Juan: EFU Editorial Fundación Universidad de San Juan.
- García D. 2006. La escala y su importancia en el análisis espacial. *Ecosistemas* 15(3):7-18.
- García-Bour J, Pérez-Pérez A, Álvarez S, Fernández E, López Parra AM, Arroyo-Pardo E, Turbón D. 2004. Early population differentiation in extinct aborigines from Tierra del Fuego-Patagonia: Ancient mtDNA sequences and Y-Chromosome STR characterization. *American Journal of Physical Anthropology* 123(4):361-370.
- Gasco A. 2012. Caza y pastoreo de camélidos en la frontera meridional del "mundo" andino. Una aproximación osteométrica. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Filosofía y Humanidades. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.
- Giardina M. 2010. El aprovechamiento de la avifauna entre las sociedades cazadoras-recolectoras del sur de Mendoza: Un enfoque arqueozoológico. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de la Plata. La Plata, Argentina.
- Gil A. 1997-1998. Cultígenos prehispánicos en el sur de Mendoza. Discusión en torno al límite meridional de la agricultura andina. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología XXII-XXIII*: 295-318.
- Gil A. 2002. El registro arqueológico y la ocupación humana en la Payunia. En: Gil A, Neme G, editores. *Entre montañas y desiertos: Arqueología del sur de Mendoza*. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Antropología. p 103-118.
- Gil A. 2003. *Zea mays* on the south American periphery: Chronology and dietary importance. *Current Anthropology* 44(2):295-299.
- Gil A, Neme G. 2006. Distribuciones arqueológicas superficiales en Payunia-Llancanelo. En: Durán V, Cortegoso V, editores. *Arqueología y ambiente de áreas naturales protegidas de la Provincia de Mendoza*. *Anales de Arqueología y Etnología Volumen especial* 61:163-184.
- Gil A, Neme G. 2010. Registro arqueológico en la cuenca media del Atuel: viejos y nuevos problemas; viejos y nuevos datos. En:

- Zárate M, Gil A, Neme G, editores. Condiciones paleoambientales y ocupaciones humanas durante la transición Pleistoceno-Holoceno y Holoceno de Mendoza. Buenos Aires: Publicaciones de la Sociedad Argentina de Antropología. p 239-275.
- Gil A, Tykot R, Neme G, Shelnut N. 2006a. Maize on the frontier. Isotopic and macrobotanical data from Central-Western Argentina. En: Staller J, Tykot R, Benz B, editores. Histories of maize. Multidisciplinary approaches to the prehistory, linguistics, biogeography, domestication, and evolution of maize. California: Left Coast Press. p 199-214.
- Gil A, Shelnut N, Neme G, Tykot R, Michieli CT. 2006 b. Isótopos estables y dieta humana en el Centro-Oeste: Datos de muestras de San Juan. Revista de Cazadores-Recolectores del Cono Sur 1:149-161.
- Gil A, Neme G, Giardina M, Novellino P, Durán V, De Santis L, Miguelissi D. 2007. Exploraciones arqueológicas en laguna Llanacanelo (Mendoza, Argentina). En: Arqueología de Fuego-Patagonia. Levantando piedras, desenterrando huesos...y develando arcanos. Punta Arenas: Ediciones CEQUA. p 453-467.
- Gil A, Neme G, Hernández A, Novellino PS, Giardina M, Salgan ML, Tucker H, Albarrán E. 2008. Rincón del Atuel-1 (San Rafael, Mendoza): Evidencias arqueológicas e implicancias regionales. Intersecciones en Antropología 9:113-132.
- Gil A, Neme G, Cortegoso V, Durán V. 2009. Reseña de la arqueología de Mendoza. Atlas de la República Argentina. Buenos Aires: Clarín. p 18.
- Gil A, Neme G, Tykot R. 2010. Isótopos estables y consumo de maíz en el Centro-Occidente Argentino: Tendencias temporales y espaciales. Chungará 42(2):497-513.
- Gil A, Neme G, Tykot R. 2011. Stable isotopes and human diet in Central-Western Argentina. Journal of Archaeological Science 38(7):1395-1404.
- Gil A, Neme G, Ugan A, Tykot RH. 2014. Oxygen isotopes and human residential mobility in Central-Western Argentina. International Journal of Osteoarchaeology 24: 31-41.
- González AR. 1967. Una excepcional pieza de mosaico del N.O. Argentino. Consideraciones sobre el primer fechado de C14 la secuencia arqueológica de la Provincia de San Juan. Etnía 29-30:1-28.
- Gonzalez PN. 2008. Morfometría geométrica aplicada al análisis del dimorfismo sexual en restos óseos humanos de individuos adultos y subadultos. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina.
- Gonzalez PN, Bernal V, Barrientos G. 2005. Dimorfismo sexual en el esqueleto pélvico y mandibular de individuos subadultos: Comparación de métodos visuales y de morfometría geométrica. Werken 6:49-61
- Gonzalez PN, Bernal V, Perez SI. 2009. Geometric morphometric approach to sex estimation of human pelvis. Forensic Science International 189:68-74
- Gonzalez PN, Perez SI, Bernal V. 2010. Ontogeny of craniofacial robusticity in modern humans: A study of south american populations. American Journal of Physical Anthropology 142:367-379.
- Gonzalez PN, Perez SI, Bernal V. 2011. Ontogenetic allometry and cranial shape diversification among human populations from south America. The Anatomical Record 294:1864-1874.
- González Díaz EF. 1972. Descripción geológica de la hoja 30d Payún-Matrú, Provincia de Mendoza. Boletín Dirección Nacional de Geología y Minería de la Provincia de Mendoza 130 (88):1.
- González Díaz EF, Fauqué L. 1993. Geomorfología. En: Ramos VA, editor. Geología y recursos naturales de

- Mendoza. Relatorio del XII Congreso Geológico Argentino. Buenos Aires: Akián Gráfica Editora. p 217-234.
- 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. Departamento de Biología Animal. Universidad de Barcelona. Barcelona. España.
- González-José R, Ramírez-Rossi F, Sardi M, Martínez-Abadías N, Hernández M, Pucciarelli HM. 2005. Functional-cranial approach to the influence of economic strategy on skull morphology. *American Journal of Physical Anthropology* 128:757-771.
- Goodall CR. 1983. The statistical analysis of growth in two dimensions. Tesis Doctoral Inédita. Universidad de Harvard. Cambridge. Inglaterra.
- Goodman AH, Martin DL, Armelagos GJ, Clark G. 1984. Indications of stress from bone and teeth. En: Cohen MN, Armelagos GJ, editores. *Paleopathology at the origins of agriculture*. Orlando: Academic Press. p 13-49.
- Goodman AH, Brooke Thomas R, Swedlund AC, Armelagos GJ. 1988. Biocultural perspectives on stress in prehistoric, historical, and contemporary population research. *American Journal of Physical Anthropology* 31(S9):169-202.
- Gordón F. 2011. Dinámica poblacional, conflicto y violencia en el norte de Patagonia durante el Holoceno tardío: Un estudio arqueológico. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata: EduLP.
- Gould SJ. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Review* 41:587-640.
- Gould SJ. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University.
- Gower JC. 1975. Generalized procrustes analysis. *Psychometrika* 40(1):33-51.
- Grinnell J. 1917. Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist* 51:115-128.
- Gunz P, Mitteroecker P, Bookstein FL, Weber GW. 2004. Computer aided reconstruction of incomplete human crania using statistical and geometrical estimation methods. *Enter the past: Computer applications and quantitative methods in archaeology*. Oxford: BAR International Series. p 96-98.
- Gunz P, Mitteroecker P, Bookstein FL. 2005. Semilandmarks in three dimensions. En: Slice DE, editor. *Modern morphometrics in physical anthropology*. Nueva York: Plenum Publishers. p 73-98.
- Haeckel E. 1869. Ueber die fossilen medusen der jura-zeit. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* 19:538-562.
- Hair JF, Anderson RE, Tatham RL, Black WC. 1999. *Análisis multivariante*. Madrid: Prentice-Hall.
- Hallgrímsson B, Lieberman DE. 2008. Mouse models and the evolutionary developmental biology of the skull. *Integrative and Comparative Biology* 48(3):373-384.
- Hallgrímsson B, Lieberman DE, Liu W, Ford-Hutchinson AF, Jirik FR. 2007. Epigenetic interactions and the structure of phenotypic variation in the cranium. *Evolution & Development* 9(1):76-91.
- Hamilton ME. 1982. Sexual dimorphism in skeletal samples. En: Hall R, editor. *Sexual dimorphism in Homo sapiens*. Nueva York: Praeger. p 107-163.
- Hansen TF. 1997. Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation. *Evolution* 51(5):1341-1351.
- Harlan JR. 1971. Agricultural origins: Centers and noncenters. *Science* 174:468-474.

- Hartl DL, Clark AG. 1997. Principles of population genetics. Sunderland: Sinauer.
- Harvati K, Weaver TD. 2006. Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures. *The Anatomical Record Part A* 288A: 1225-1233.
- Hay GJ, Niernann KO, Goodenough DG. 1997. Spatial thresholds, image-objects, and upscaling: A multiscale evaluation. *Remote Sensing of Environment* 62(1):1-19.
- Hendry AP, Kinnison MT. 1999. The pace of modern life: Measuring rates of contemporary microevolution. *Evolution* 53:1637-1653.
- Herring SW. 1993a. Formation of the vertebrate face: Epigenetic and functional influences. *American Zoology* 33:472-483.
- Herring SW. 1993b. Epigenetic and functional influences on skull growth. En: Hanken J, Hall BK, editores. *The Skull. Development. Volumen 1*. Chicago: The University of Chicago Press. p 153-206.
- Herring SW. 2011. Muscle-bone interactions and the development of skeletal phenotype. En: Hallgrímsson B, Hall BK, editores. *Epigenetics: Linking genotype and phenotype in development and evolution*. California: University of California. p 221-237.
- Hey J, Machado CA. 2003. The study of structured populations-new hope for a difficult and divided science. *Nature Reviews Genetics* 4:535-543.
- Hey W, Rüttimeyer L. 1864. *Crania helvetica*. Nueva York: Saraswati Press.
- Hillson SW. 2000. Dental pathology. En: Katzenberg MA, Saunders SR, editores. *Biological anthropology of the human skeleton*. Nueva York: Wiley-Liss. p 249-286.
- Hillson SW. 2001. Recording dental caries in archaeological human remains. *International Journal of Osteoarchaeology* 11:249-289.
- Hillson SW. 2008. The current state of dental decay. En: Irish JD, Nelson GC, editores. *Technique and application in dental anthropology*. Cambridge: CSBA. p 111-136.
- Hoeven J. 1837. Sur les cranes de l'age de pierre, en Suede. *BSAP IV*:168-170.
- Howells WW. 1969. Criteria for selection of osteometric dimensions. *American Journal of Physical Anthropology* 30(3):451-457.
- Howells WW. 1973. Cranial variation in man. A study by multivariate analysis of patterns of difference among recent human populations. *Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology* (67):1-259.
- Hrdlička A. 1912. *Early man in south America*. Washington DC: Smithsonian Institution.
- Hrdlička A. 1920. Anthropometry. *American Journal of Physical Anthropology* 3(1):147-173.
- Hubbe M, Hanihara T, Harvati K. 2009. Climate signatures in the morphological differentiation of worldwide modern human populations. *Anatomical Record* 292: 1720-1733.
- Hull D. 1992. The effect of essentialism on taxonomy: Two thousand years of stasis. En: Ereshefsky M, editor. *The units of evolution. Essays on the nature of species*. Cambridge: The MIT Press. p 199-225.
- Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. *Quantitative Biology* 22:415-427.
- Hutchinson GE. 1965. *The ecological theater and the evolutionary play*. New Heaven: Yale University Press.
- Hutchinson GE. 1978. *An introduction to population ecology*. New Heaven: Yale University Press.

- Hutchison DW, Templeton AR. 1999. Correlation of pairwise genetic and geographic distance measure: Inferring the relative influences of gene flow and drift on distribution of genetic variability. *Evolution* 53:1898-1914.
- Hyun S. 2013. Body size regulation and insulin-like growth factor signaling. *Cellular and Molecular Life Sciences* 70:2351-2365.
- Ibrahim KM, Nichols RA, Hewitt GM. 1996. Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansion. *Heredity* 77(3):282-291.
- Imbelloni J. 1924-25. Deformaciones intencionales del cráneo en sud América. *Revista del Museo de La Plata* 28:329-407.
- Imbelloni J. 1938. Tabla clasificatoria de los indios. Regiones biológicas y grupos raciales humanos de América. *Physis* XII:229-249.
- Imbelloni J. 1950. La "Tabla clasificatoria de los indios" a los trece años de su publicación. *Runa* III(1-2):200-210.
- Johnson DE. 2000. Métodos multivariados aplicados al análisis de datos. México: International Thomson Editores.
- Katzmarzyk PK, Leonard WR. 1998. Climatic influences on human body size and proportions: Ecological adaptations and secular trends. *American Journal of Physical Anthropology* 106:483-503.
- Kendall DG. 1977. The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability* 9:428-430.
- Killián Galván VA, Samec CT. 2013. A cada uno se verdad culinaria: Patrones paleodietarios y variables ambientales en el NOA. En: Kuperszmit N, Lagos Mármol T, Mucciolo L, Sacchi M, compiladores. Entre pasados y presentes III. Estudios contemporáneos en ciencias antropológicas. Buenos Aires: Mnemosyne. p 487-508.
- Kiltie RA. 1984. Size ratios among sympatric neotropical cats. *Oecologia* 61:41-416.
- Kimmerle EH, Ross A, Slice DE. 2008. Sexual dimorphism in America: Geometric morphometric analysis of the craniofacial region. *Journal of Forensic Sciences* 53(1):54-57.
- Kimura M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217:624-626.
- Kimura M, Weiss GH. 1964. The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics* 49(4):561-576.
- King AW. 1991. Translating models across scales in the landscape. En: Turner MG, Gardner RH, editores. *Quantitative methods in landscape ecology*. Nueva York: Springer-Verlag. p 479-517.
- Klingenberg CP. 2008. Novelty and "homology-free" morphometrics: What's in a name? *Evolutionary Biology* 35:186-190.
- Klingenberg CP. 2010. There's something afoot in the evolution of ontogenies. *Biomedical Central Evolutionary Biology* 10:221.
- Klingenberg CP. 2011. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11(2):353-357.
- Koepfen W. 1948. *Climatología. Con un estudio de los climas de la tierra*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Lafone Quevedo S. 1891. A traveller's notes on the Calchaqui region, Argentine Republic. *American Anthropologist* 4:356-371.
- Lagiglia HA. 1956. Una estatuilla arcaica lítica y su posible representación pictográfica. *Revista Científica de Investigaciones del Museo de Historia Natural de San Rafael* 1(2-3-4):45-49.
- Lagiglia HA. 1963. Observaciones y correcciones sobre lo que llamaríamos "Pucará del Atuel". *Anales de Arqueología y Etnología* Tomo XVII-XVII:183-188.

- Lagiglia HA. 1968. Plantas cultivadas en el área centro-andina y su vinculación cultural contextual. Actas y Memorias del XXXVII Congreso Internacional de Americanistas. Tomo II. p 209-228.
- Lagiglia HA. 1974. Relaciones entre el Centro-Oeste y Noroeste argentino. Revista del Museo de Historia Natural de San Rafael 2(3):103-118.
- Lagiglia HA. 1975. Prehistoria del Centro-Oeste Argentino. Revista del Museo de Historia Natural de San Rafael 15:15-22.
- Lagiglia HA. 1976. Párvulo momificado del Atuel. Actas y Memorias del IV Congreso Nacional de Arqueología Argentina. p 159-181.
- Lagiglia HA. 1977. Arqueología y ambiente natural de los valles del Atuel y el Diamante. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina.
- Lagiglia HA. 1978. La cultura de viluco del Centro-Oeste argentino. Revista del Museo de Historia Natural de San Rafael III(1-4):227-265.
- Lagiglia HA. 1980. El proceso de agriculturización del sur de Cuyo: La cultura del atuel II. Actas del V Congreso Nacional de Arqueología Argentina. Tomo I. p 231-252.
- Lagiglia HA. 1988. Cementerio indígena en Jaime Prats. Boletín Instituto Ciencias Naturales de Mendoza agosto/septiembre 10:2-3.
- Lagiglia HA. 1994. El contexto arqueológico del cementerio Jaime Prats y su fechado C-14. Actas y Memorias del IX Congreso Nacional de Arqueología Argentina. Tomo II. p 111-112.
- Lagiglia HA. 1997. Arqueología prehistórica del Atuel y Diamante. Revista del Centro de Integración Territorial (CINTER) 2:29-46.
- Lagiglia HA. 1999. Nuevos fechados radiocarbónicos para los agricultores incipientes del Atuel. En: Diez Marín C, editor. Actas del XII Congreso Nacional de Arqueología Argentina. Tomo III. p 239-250.
- Lagiglia HA. 2001. Los orígenes de la agricultura en la Argentina. En: Berberían EE, Nielsen AE, editores. Historia argentina prehispánica. Buenos Aires: Editorial Brujas. p 41-81.
- Lagiglia HA. 2002. Arqueología prehistórica del sur mendocino y sus relaciones con el Centro-Oeste Argentino. En: Gil A, Neme G, editores. Entre montañas y desiertos: Arqueología del sur de Mendoza. Buenos Aires: Publicaciones de la Sociedad Argentina de Antropología. p 43-64.
- Lanata JL, Martino L, Osella A, Garcia-Herbst A. 2006. Ambiente y demografía durante la dispersión humana inicial en Sudamérica. En: López C, Ospina G, editores. Ecología histórica: Interacciones sociedad ambiente en distintas escalas espacio temporales. Colombia: Universidad Tecnológica de Pereira. p 24-29.
- Larsen CS. 1987. Bioarchaeological interpretations of subsistence economy and behavior from human skeletal remains. En: Schiffer MB, editor. Advances in archaeological method and theory. Volumen 10. San Diego: Academic Press. p 339-445.
- Larsen CS. 1997. Bioarchaeology: Interpreting behavior from the human skeleton. Cambridge: Cambridge University Press.
- Larsen CS. 2006. The agricultural evolution as environmental catastrophe: Implications or health and lifestyle in the Holocene. Quaternary International 150:12-20.
- Larsen CS, Shavit R, Griffin MC. 1991. Dental caries evidence for dietary change: An archaeological context. En: Kelley MA, Larsen CS, editores. Advances in dental anthropology. Nueva York: Wiley-Liss. p 179-202.

- Legendre P, Fortin MJ. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80:107-138.
- Legendre P, Legendre L. 2003. Numerical Ecology. *Developments in Environmental Modelling* 20. Amsterdam: Elsevier.
- Lehmann-Nitsche R. 1910. Catálogo de la sección antropológica del Museo de La Plata. La Plata: Universidad Nacional de La Plata.
- Levin SA. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73(6):1943-1967.
- Lewis D. 1991. Counterfactual dependence and time's arrow. *Counterfactuals and Laws*, special issue 13(4):455-476.
- Lewontin RC. 1974. The genetic basis of evolutionary change. Nueva York: Columbia University Press.
- Lieberman DE. 2011. The evolution of the human head. Londres: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Lieberman DE, Ross CF, Ravosa MJ. 2000. The primate cranial base: Ontogeny, function, and integration. *American Journal of Physical Anthropology* 113(S 31):117-169.
- Llano C. 2005. Recursos vegetales y ocupaciones humanas: Perspectivas arqueobotánicas en el sur de Mendoza. Tesis de Licenciatura Inédita. Instituto Superior de Profesorado "San Pedro Nolasco". Universidad Nacional del Aconagua. San Rafael. Argentina.
- Llano C. 2008. Photosynthetic pathways, spatial distribution, isotopic ecology, and implications for pre-hispanic human diets in Central-Western Argentina. *International Journal of Osteoarchaeology* 19(2):130-143.
- Llano C. 2010. Aprovechamiento de recursos vegetales entre las sociedades cazadoras-recolectoras del sur de Mendoza. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Humanidades. Universidad Nacional del Comahue. Neuquén. Argentina.
- Lockwood CA, Lynch JM, Kimbel WH. 2002. Quantifying temporal bone morphology of great apes and humans: An approach using geometric morphometrics. *Journal of Anatomy* 201:447-464.
- Lovejoy CO, Meindl RS, Pryzbeck TR, Mensforth RP. 1985. Chronological metamorphosis of the auricular surface of the ilium: A new method for the determination of adult skeletal age at death. *American Journal of Physical Anthropology* 68(1):15-28.
- Lukacs JR. 1992. Dental paleopathology and agricultural intensification in south Asia: New evidence from bronze age Harappa. *American Journal of Physical Anthropology* 87:133-150.
- Lupu F, Terwilliger JD, Lee K, Segre GV, Efstratiadis A. 2001. Roles of growth hormone and insulin-like growth factor 1 in mouse postnatal growth. *Developmental Biology* 229:141-162.
- Lynch M. 1990. The rate of morphological evolution in mammals from the standpoint of the neutral expectation. *The American Naturalist* 136(6):727-741.
- Mac Arthur R, Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101(921):377-385.
- Madrid P, Barrientos G. 2000. La estructura del registro arqueológico del sitio Laguna Tres Reyes I (provincia de Buenos Aires): Nuevos datos para la interpretación del poblamiento humano en el sudeste de la región pampeana a inicios del Holoceno tardío. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 25:179-206.
- Maferra L. 2009. Arqueobotánica del norte de Mendoza, interpretaciones sobre el rol de los vegetales en la interacción indígena-hispana durante el siglo XVI. Tesis de Licenciatura Inédita. Facultad de Filosofía y Letras. Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza. Argentina.

- Malecot G. 1959. Les modeles stochastiques en genetique de population. Paris: Institut de Statistique de L'Université de Paris.
- Manica A, Amos W, Balloux F, Hanihara T. 2007. The effect of ancient population bottlenecks on human phenotypic variation. *Nature* 448: 346-349.
- Manly BFJ. 1994. Multivariate statistical methods: A primer. Nueva York: Chapman & Hall.
- Manly BFJ. 1997. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. Londres: Chapman & Hall.
- Marcus LF. 1990. Traditional morphometrics. En: Rohlf FJ, Bookstein FL, editores. Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. Michigan: Special Publication Number 2. The University of Michigan Museum of Zoology. p 77-122.
- Marengo C. 1954. El antigal de Los Amarillos (Quebrada de Yacoraite, Provincia de Jujuy). *Publicaciones del Instituto de Arqueología* 2:5-42.
- Markgraf V. 1983. Late and postglacial vegetational and paleoclimatic changes in subantartic, temperate and arid environments in Argentina. *Palinology* 7:43-70.
- Marroig M. 2007. When size makes a difference: Allometry, life-history and morphological evolution of capuchins (*Cebus*) and squirrels (*Saimiri*) monkeys (*Cebinae*, Platyrrhini). *Biomedical Central Evolutionary Biology* 7:20.
- Marroig M, Cheverud JM. 2001. A comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of new world monkeys. *Evolution* 55:2576-2600.
- Martin R, Saller K. 1957. *Lehrbuch der Anthropologie*. Stuttgart: Fisher.
- Martínez Arias MDR. 1999. El análisis multivariante en la investigación científica. Madrid: Hespérides.
- Massler M, Schour I. 1941. Studies in tooth development: Theories of eruption. *American Journal of Orthodontics and Oral Surgery* 27(10):552-576.
- Matheron G. 1963. Principles of geostatistics. *Economic geology* 58(8):1246-1266.
- Mayr E. 1954. Change of genetic, environment and evolution. En: Huxley J, Hardy AC, Ford EB, editores. *Evolution as a process*. Londres: Allen & Unwin. P 157-180.
- Mayr E. 1970. Populations, species and evolution. An Abridgment of *Animal Species and Evolution*. Cambridge: Harvard University Press.
- Mc Hug WD. 1970. *Dental Plaque*. Edinburgo: E & S Livingtone.
- Meindl RS, Lovejoy CO. 1985. Ectocranial suture closure: a revised method for the determination of skeletal age at death based on the lateral-anterior sutures. *American Journal of Physical Anthropology* 68:57-66.
- Meindl RS, Rusell KF. 1998. Recent advances in method and theory in paleodemography. *Annual Review of Anthropology* 27(1):375-399.
- Melsen B. 1969. Time of closure of the sphenoccipital synchondrosis determined on dry skulls a radiographic craniometric study. *Acta Odontologica Scandinavica* 27(1-2):73-90.
- Melsen B. 1974. The cranial base: The postnatal development of the cranial base studied histologically on human autopsy material. *Acta Odontologica Scandinavica* 62(32):1-127.
- Mendonça OJ, Bordach MA, Valdano SG. 1993. Reconstrucción del comportamiento biosocial en el Pukará de Tilcara (Jujuy, Argentina), una propuesta heurística.

- Revista de la Sociedad Española de Antropología Biológica 14:105-121.
- Menéndez LP. 2012. Variación craneofacial en poblaciones humanas prehistóricas de Argentina: Un estudio de morfometría geométrica y estadística espacial. Resúmenes de las XIV Jornadas de Ciencias Morfológicas y 11as Jornadas de Educación.
- Menéndez LP, Lotto F. 2013. Comparación de técnicas para determinar el sexo en poblaciones humanas: Estimaciones diferenciales a partir de la pelvis y el cráneo en una muestra de San Juan, Argentina. Revista de Ciencias Morfológicas de La Plata 15(1):12-21.
- Menéndez LP, Novellino PS, Perez SI. 2011. Variación en forma craneofacial en poblaciones humanas prehistóricas de Cuyo. Resúmenes de las X Jornadas Nacionales de Antropología Biológica Argentina. p 144.
- Menéndez LP, Novellino PS, Perez SI. 2012. Variación morfológica y diversidad en la dieta de las poblaciones humanas del sur de Mendoza. En: Neme G, Gil A, compiladores. Paleoeología humana en el sur de Mendoza: Perspectivas arqueológicas. Buenos Aires: Publicaciones de la Sociedad Argentina de Antropología. p 117-133.
- Menge BA, Olson AM. 1990. Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. Trends in Ecology & Evolution 5(2):52-57.
- Metraux A. 1929. Contribution a l'ethnografie et a l'archaeologie de la Province de Mendoza. Revista del Instituto de Etnología I:5-73.
- Michieli CT. 1979. Relaciones entre las técnicas textiles de la región de Cuyo, norte de Chile y costa peruana. Jornadas del Noroeste argentino de la Universidad del Salvador. p 1-14.
- Michieli CT. 2001a. Nuevas evidencias textiles del período tardío en el valle fronterizo de Iglesia (San Juan, Argentina) y sus relaciones con el norte de Chile y Noroeste Argentino. Publicaciones 24 (nueva serie):43-62.
- Michieli CT. 2001b. Textiles de Angualasto: Ratificación de juicios a través de cuatro fardos funerarios. Publicaciones 24 (nueva serie):63-76.
- Michieli CT. 2006. Tumbas y textiles preincaicos en una zona andina meridional. Boletín IRA 33:289-295.
- Mielke JH, Konigsberg LW, Relethford JH. 2006. Human biological variation. Nueva York: Oxford University Press.
- Milner JM, Pemberton JM, Brotherstone S, Albon SD. 2000. Estimating variance components and heritabilities in the wild: A case study using the 'animal model' approach. Journal of Evolutionary Biology 13:804-813.
- Mitteroecker P, Gunz P. 2009. Advances in geometrics morphometrics. Evolutionary Biology 36:235-247.
- Molleson T, Cruse K, Mays S. 1998. Some sexually dimorphic features of the human juvenile skull and their value in sex determination in immature skeletal remains. Journal of Archaeological Science 25:719-728.
- Montagu A. 1938. Aging of the skull. American Journal of Physical Anthropology 23(3):355-375.
- Montagu A. 1945. An introduction to physical anthropology. Springfield: Charles C Thomas Publisher.
- Moraga ML, Rocco P, Miquel JF, Nervi F, Llop E, Chakraborty R, Carvallo P. 2000. Mitochondrial DNA polymorphisms in chilean aboriginal populations: Implications for the peopling of the southern cone of the continent. American Journal of Physical Anthropology 113(1):19-29.
- Moran PAP. 1950. Some remarks on animal population dynamics. Biometrics 6(3):250-258.

- Moratello JH. 1993. Cuenca cuyana. En: Ramos VA, editor. Geología y recursos naturales de Mendoza. Relatorio del XII Congreso Geológico Argentino. Buenos Aires: Akián Gráfica Editora. p 367-376.
- 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.
- Morris-Kay GM, Wilkie AOM. 2005. Growth of the normal skull vault and its alteration in craniosynostosis: Insights from human genetics and experimental studies. *Journal of Anatomy* 207:637-653.
- Morton SG. 1839. *Crania americana*. Filadelfia: Dobson.
- Morton SG. 1844. *Crania aegyptica*. Filadelfia: Penington.
- Morton NE, Yee S, Harris DE, Lew R. 1971. Bioassay of kinship. *Theoretical Population Biology* 2(4):507-524.
- Mosimann JE. 1970. Size allometry: Size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *Journal of the American Statistical Association* 65(330):930-945.
- Mosimann JE. 1988. Size and shape analysis. *Encyclopedia of Statistical Sciences* 12. Nueva York: John Wiley & Sons.
- Mosimann JE, James FC. 1979. New statistical methods for allometry with application to florida red-winged blackbirds. *Evolution* 33(1):444-459.
- Moss M. 1973. A functional cranial analysis of primate craniofacial growth. En: *Actas del IV Congreso Internacional de Primatología*. Volumen 3. p 191-208.
- Moss M, Young R. 1960. A functional approach to craniology. *American Journal of Physical Anthropology* 18:281-292.
- Neme G. 2002. Arqueología del alto valle del río Atuel: Modelos problemas y perspectivas en el estudio de las regiones de altura del sur de Mendoza. En: Gil A, Neme G, editores. *Entre montañas y desiertos. Arqueología del sur de Mendoza*. Buenos Aires: Publicaciones de la Sociedad Argentina de Antropología. p 65-83.
- Neme G. 2007. Cazadores-recolectores de altura en los Andes meridionales: El alto valle del río Atuel. Oxford: *British Archaeological Reports International Series N 1591*.
- Neme G. 2009. Un enfoque regional en cazadores-recolectores del oeste argentino: El potencial de la ecología humana. En: Barberena R, Borrero L, editores. *Perspectivas actuales en arqueología argentina*. Buenos Aires: Editorial Dunken. p 305-326.
- Neme G, Gil A. 2008. Faunal exploitation and agricultural transitions in the south american agricultural limit. *International Journal of Osteoarchaeology* 18(3):293-306.
- Neme G, Gil A. 2013. El registro arqueológico del sur de Mendoza en perspectiva biogeográfica. En: Neme G, Gil A, compiladores. *Paleoecología humana en el sur de Mendoza: Perspectivas arqueológicas*. Buenos Aires: Publicaciones de la Sociedad Argentina de Antropología. p 255-279.
- Neme G, Gil A, Durán V. 2005. Late Holocene in southern Mendoza (northwestern Patagonia): Radiocarbon pattern and human occupation. *Before Farming* 2005/2(5):1-18.
- Nielsen A. 2001. Evolución social en quebrada de Humahuaca (AD 700-1536). En: Nielsen A, Berberían E, editores. *Historia argentina prehispánica*. Tomo I. Córdoba: Editorial Brujas. p 171-264.
- Nijhout HF. 2003a. The control of growth. *Development* 130:5863-5867.

- Nijhout HF. 2003b. The control of body in insects. *Developmental Biology* 261:1-9.
- Norte F. 2000. Mapa climático de Mendoza. En: Abraham EM, Rodríguez Martínez F, editores. Argentina. Catálogo de recursos humanos e información relacionada con la temática ambiental en la región andina argentina. Primera parte: provincias de Mendoza, San Juan y La Rioja. Mendoza: IADIZA. p 25-28.
- Novellino PS. 2002. Bioarqueología del sur de Mendoza. En: Gil A, Neme G, editores. Entre montañas y desiertos: Arqueología del sur de Mendoza. Buenos Aires: Publicaciones de la Sociedad Argentina de Antropología. p 119-139.
- Novellino PS, Durán V. 1998. Primer informe sobre el hallazgo de restos humanos arqueológicos en Cápiz Alto, Provincia de Mendoza (Argentina). *Boletín de la Asociación Española de Paleopatología* 20:10-11.
- Novellino PS, Gil A. 2007. Estrés nutricional, hipoplasia y explotación de recursos en el centro sur de Mendoza (Argentina). *Intersecciones en Antropología* 8:17-29.
- Novellino PS, Guichón R. 1995. Bioindicadores en restos humanos del cementerio prehistórico de Jaime Prats (San Rafael, Mendoza). Informe Preliminar. *Notas del Museo de Historia Natural de San Rafael* 38.
- Novellino PS, Guichón R. 1996. Paleopatología en Argentina. Principales áreas de investigación y actividades. *Boletín de la Asociación Española de Paleopatología* 11:16-18.
- Novellino PS, Guichón R. 1997-98. Comparación de indicadores de dieta y salud en el sur de Mendoza y en San Juan-norte de Mendoza. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología XXII-XXIII*:125-138.
- Novellino PS, Guichón R. 1999. Primeros resultados de isótopos estables para el sur mendocino. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 2(1):323-334.
- Novellino PS, Neme G. 1999. Hallazgos de restos esqueléticos humanos en Laguna Blanca y El Sosneado (sur de Mendoza). *Actas del XII Congreso Nacional de Arqueología Argentina*. Tomo III. p 256-260.
- Novellino PS, Guichón R, Lagiglia HA. 1996. Indicadores biológicos en restos humanos del sur de Mendoza: Sitio Jaime Prats. *Arqueología* 6:69-82.
- Novellino PS, Durán V, Lagiglia HA. 1999. Primeros resultados de los estudios bioarqueológicos y su relación con el contexto arqueológico en el sitio Cápiz Alto (San Carlos, Mendoza). *Resúmenes de las IV Jornadas Nacionales de Antropología Biológica*.
- Novellino PS, Durán V, Prieto C. 2003. Cápiz Alto: Aspectos bioarqueológicos y arqueológicos del cementerio indígena de época post-contacto (Provincia de Mendoza, Argentina). *Paleopatología* 1:1-16.
- Novellino PS, 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.
- Novellino PS, Estrella D, Brachetta Aporta N, Mansegosa D. 2010. Primeros resultados del análisis bioarqueológico del enterratorio B6, Maipú, Provincia de Mendoza. *Resúmenes del XVII Congreso Nacional de Arqueología Argentina*.
- Novellino PS, Brachetta Aporta N, D'Addona L, Estrella D, Bernal V, Devicenzi S, Cortegoso V, Durán V. 2013. Sitios de entierro de la localidad arqueológica Barrancas, Maipú (Mendoza, Argentina). *Intersecciones en Antropología* 14(1):271-277
- O'Higgins P, Jones N. 2006. Tools for statistical shape analysis. York: Hull York Medical School. <http://www.york.ac.uk/res/fme/resources/software.htm>

- Odum EP. 1985. Trends expected in stressed ecosystems. *Bioscience* 35(7):419-422.
- Oster GF, Alberch P. 1982. Evolution and bifurcation of developmental programs. *Evolution* 36:444-459.
- Otaola C. 2013. Zooarqueología en la cordillera del sur de Mendoza: Un enfoque tafonómico. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Filosofía y Letras. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires. Argentina.
- Ottonello de García Reinoso M. 1973. Instalación, economía y cambio cultural en el sitio tardío de Agua Caliente de Rachaite. Jujuy: Dirección de Antropología e Historia.
- Ottonello de Garcia Reinoso M, Krapovickas P. 1973. Ecología, arqueología de cuencas en el sector oriental de la Puna, República Argentina. Publicaciones de la Dirección de Antropología e Historia de San Salvador de Jujuy 1:3-23.
- Outes F. 1907. Arqueología de San Blas (Provincia de Buenos Aires). *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 16:249-273.
- Oxnard CE. 1978. One biologist's view of morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9:219-241.
- Oxnard CE. 1983. Sexual dimorphism in the overall proportions of primates. *American Journal of Primatology* 4:1-22
- Paez M, Navarro D, Rojo L, Guerci A. 2010. Vegetación y paleoambiente durante el Holoceno en Mendoza. En: Zárate M, Gil A, Neme G, compiladores. Condiciones paleoambientales y ocupación humana durante la transición Pleistoceno-Holoceno y Holoceno de Mendoza. Buenos Aires: Publicaciones de la Sociedad Argentina de Antropología. p 175-211.
- Paiva LAS, Segre M. 2003. Sexing the human skull through the mastoid process. *Revista Hospital de Clínicas Sao Paulo* 58(1):15-20.
- Paschetta C. 2012. La transición tecnológica en humanos modernos y su impacto en la morfología craneofacial: Una evaluación de la plasticidad en respuesta al estrés masticatorio. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales. Río Cuarto: Universidad Nacional de Río Cuarto.
- Paschetta C, de Azevedo S, Castillo L, Martínez-Abadías N, Hernández M, Lieberman DE, Gonzalez-José R. 2010. The influence of masticatory loading on craniofacial morphology: A test case across technological transitions in the Ohio valley. *American Journal of Physical Anthropology* 141:297-314.
- Pastore MA. 1977. Contribución a la diagnosis racial del grupo de Ansilta. En: Gambier M, compilador. La cultura de Ansilta. San Juan: Instituto de Investigaciones Arqueológicas y Museo, Facultad de Filosofía, Humanidades y Artes, Universidad Nacional de San Juan. p 251-271.
- Pastore MA. 1985. Los restos humanos de Los Morrillos (aproximaciones a su diagnosis). En: Gambier M, compilador. La cultura de Los Morrillos. San Juan: Instituto de Investigaciones Arqueológicas y Museo, Facultad de Filosofía, Humanidades y Artes, Universidad Nacional de San Juan. p 211-227.
- Pazos JA, Bessone JL, Vivas JA, Vaca A, Wetten C, Valero CE. 1993. Recursos hídricos subterráneos y aguas termales. En: Ramos VA, editor. Geología y recursos naturales de Mendoza. Relatorio del XII Congreso Geológico Argentino. Buenos Aires: Akián Gráfica Editora. p 551-600.
- Pearsall D. 1992. The origins of plant cultivation in south America. En: Cowan CW, Watson PJ, editores. The origins of agriculture: An international perspective. Washington DC: Smithsonian Institution Press. p 173-205.
- Pearsall D. 2008. Plant domestication and the shift to agriculture in the Andes. En:

- Silverman H, Isbell W, editores. The handbook of south american archaeology. New York: Springer. p 105-120.
- Pereyra BR. 2000. Clima de la Provincia de San Juan. En: Abraham EM, Rodríguez Martínez F, editores. Argentina. Catálogo de recursos humanos e información relacionada con la temática ambiental en la región andina argentina. Primera parte: provincias de Mendoza, San Juan y La Rioja. Mendoza: IADIZA. p 71-78.
- 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. La Plata. Argentina.
- Perez SI. 2007. Artificial cranial deformation in south America: A geometric morphometric approximation. *Journal of Archaeological Science* 34:1649-1658.
- Perez SI, Monteiro LR. 2009. Non-random factors in modern human morphological diversification: A study of craniofacial variation in southern south american populations. *Evolution* 63:978-993.
- Perez SI, Bernal V, Gonzalez PN. 2006. Differences between sliding semi-landmarks methods, with an application to human craniofacial and dental variation. *Journal of Anatomy* 208:769-784.
- 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.
- Perez SI, Diniz-Filho JAF, Bernal V, Gonzalez PN. 2010. Spatial regression techniques for inter-population data: Studying the relationships between morphological and ecological variation. *Journal of Evolutionary Biology* 23:237-248.
- Perez SI, Lema V, Diniz-Filho JAF, Bernal V, Gonzalez PN, Gobbo D, Pucciarelli HM. 2011. The role of diet and temperature in shaping cranial diversification of south American human populations: An approach based on spatial regression and rate tests. *Journal of Biogeography* 38:148-163.
- Perez de Micou CB. 1996. Los artefactos sobre materias primas vegetales flexibles de la colección Doncellas, Museo Etnográfico (Buenos Aires) y Museo del Pucará (Tilcara). Tesis Doctoral Inédita. Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano. Buenos Aires. Argentina.
- Peterson J, Dechow PC. 2003. Material properties of the human cranial vault and zygoma. *The Anatomical Record Part A* 274A:785-797.
- Pfennig DW, Wund MA, Snell-Rood EC, Cruickshank T, Schlichting CD, Moczek AP. 2010. Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. *TRENDS in Ecology and Evolution* 25(8):459-467.
- Phenice TH. 1969. A newly developed visual method of sexing the os pubis. *American Journal of Physical Anthropology* 30 (2): 297-301.
- Pigliucci M. 2001. Phenotypic plasticity. Beyond nature and nurture. Londres: The Johns Hopkins University Press.
- Pigliucci M. 2003. Phenotypic integration: Studying the ecology and evolution of complex phenotypes. *Ecology Letters* 6(3):265-272.
- Pigliucci M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: Where are we going now? *TRENDS in Ecology and Evolution* 20(9):481-486.
- Pigliucci M. 2010. Phenotypic plasticity. En: Pigliucci M, Muller G, editores. *Evolution, the extended synthesis*. Nueva York: The MIT Press. p 355-378.
- Pigliucci M, Murren CJ. 2003. Genetic assimilation and a possible evolutionary paradox: Can macroevolution sometimes

- be so fast as to pass us by? *Evolution* 57:1455-1464.
- Pirlot P. 1976. *Morfología Evolutiva de los Cordados*. Barcelona: Omega.
- Podgorny I. 2002. La clasificación de los restos arqueológicos en la Argentina, 1890-1940. Segunda parte. *Saber y Tiempo* 4(13):5-26.
- Polanski J. 1954. Rasgos geomorfológicos del territorio de la Provincia de Mendoza. *Cuadernos de investigaciones y estudios del Instituto Investigaciones económicas y tecnológicas de Mendoza* 4:4-10.
- Ponce P, Novellino PS. 2014. A palaeopathological example of Legg-Calvé Perthes from Argentina. *International Journal of Paleopathology* 6:30-33.
- Popper KR. 1963. *Conjecture and refutation*. Londres: Rontledge & Kegan Paul.
- Prieto MR. 1985. Relación entre clima, condiciones ambientales y asentamientos humanos en la Provincia de Mendoza en los siglos XVI, XVII y XVIII. *Revista de Historia de América del Instituto Panamericano de Geografía e Historia de México* 100:79-118.
- Prieto C, Durán V. 2002. Cerámica del cementerio indígena Cápiz Alto (Departamento de San Carlos, Provincia de Mendoza). *Actas del XIV Congreso Nacional de Arqueología Argentina*. p 277-236.
- Pucciarelli HM, Oyhenart EE. 1987. Effects of maternal food restriction during lactation on craniofacial growth in weanling rats. *American Journal of Physical Anthropology* 72:67-75.
- Ramachandran S, Deshpande O, Roseman CC, Rosenberg NA, Feldman MW, Cavalli-Sforza LL. 2005. Support from the relationship of genetic and geographic distance in human populations for a serial founder effect originating in Africa. *PNAS* 102(44):15942-15947.
- Ramachandran S, Tang H, Gutenkunst RN, Bustamante CD. 2010. Genetics and genomics of human population structure. En: Speicher MR, Antonarakis SE, Motulsky AG, editores. *Vogel and Motulsky's human genetics: Problems and approaches*. Berlin: Springer. p 589-615.
- Rangel TF, Diniz-Filho JAF, Bini LM. 2010. SAM: A comprehensive application for spatial analysis in macroecology. *Ecography* 33(1):46-50.
- Ravosa MJ, López EK, Menegaz RA, Stock SR, Stack MS, Hamrick MW. 2008. Adaptive plasticity in the mammalian masticatory complex: You are what, and how, you eat. En: Vinyard CJ, Ravosa MJ, Wall CE, editores. *Primate craniofacial biology and function*. Nueva York: Springer. p 293-328.
- Ray N, Currat M, Excoffier L. 2003. Intra-deme molecular diversity in spatially expanding populations. *Molecular Biology and Evolution* 20:76-86.
- Reed CS. 1918. Cementerio indígena postcolombiano de Viluco, Provincia de Mendoza. *Physis* IV:94-96.
- Relethford JH. 1984. Morphological size and shape variation among local human populations. *Journal of Human Evolution* 13:191-194.
- Relethford JH. 1994. Craniometric variation among modern human populations. *American Journal of Physical Anthropology* 95:53-62.
- Relethford JH. 2004. Global patterns of isolation by distance based on genetic and morphological data. *Human Biology* 76(4):499-513.
- Relethford JH, Blangero J. 1990. Detection of differential gene flow from patterns of quantitative variation. *Human Biology* 62: 5-25
- 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. 1985. Multivariate morphometrics and analysis of shape. *Mathematical Geology* 17(6):591-609.
- Reznick D, Bryaga H, Endler JA. 1990. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature* 346:357-359.
- Rhode MP, Arriaza BT. 2006. Influence of cranial deformation on facial morphology among prehistoric south central andean populations. *American Journal of Physical Anthropology* 130(4):462-470.
- Rivolta C. 1996. Calle Lavalle y Sorpresa: Aportes a la investigación arqueológica de la quebrada de Humahuaca. En: XXV Aniversario Museo Arqueológico Dr. Eduardo Casanova. Buenos Aires: Universidad de Buenos Aires. p 129-135.
- Roberts DF. 1953. Body weight, race and climate. *American Journal of Physical Anthropology* 11(4):533-558.
- Rodríguez EJ, Barton M. 1993. El cuaternario de la llanura. En: Ramos VA, editor. *Geología y recursos naturales de Mendoza. Relatorio del XII Congreso Argentino y II Congreso de Exploración de Hidrocarburos. Tomo I.* p 173-194.
- Rogers TL. 2005. Determining the sex of human remains through cranial morphology. *Journal of Forensic Sciences* 50(3):493-500.
- Rohlf FJ. 1990. Fitting curves to outlines. En: Rohlf FJ, Bookstein FL, editores. *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop. Michigan: Special Publication N°2 University of Michigan Museum of Zoology.* p 167-177.
- Rohlf FJ. 1996. Morphometric spaces, shape components and the effects of linear transformations. En: Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor GJP, Slice DE, editores. *Advances in morphometrics Series A: Life sciences. Volumen 84.* Nueva York: Plenum Press. p 117-129.
- Rohlf FJ. 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of Classification* 16:197-223.
- Rohlf FJ, Marcus LF. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution* 8:129-132.
- Roig VG. 1972. Esbozo general del poblamiento animal en la Provincia de Mendoza. *Suplemento del Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica XIII*:81-88.
- Roig FA, Martínez Carretero E, Méndez E. 2000. *Vegetación de la Provincia de Mendoza.* En: Abraham EM, Rodríguez Martínez F, editores. *Argentina. Catálogo de recursos humanos e información relacionada con la temática ambiental en la región andina argentina. Primera parte: provincias de Mendoza, San Juan y La Rioja.* Mendoza: IADIZA. p. 63-64.
- Roopnarine PD, Byars G, Fitzgerald P. 1999. Anagenetic evolution, stratophenetic patterns, and random walk models. *Paleobiology* 25:41-57.
- Rosas A, Bastir M. 2002. Thin-plate spline analysis of allometry and sexual dimorphism in the human craniofacial complex. *American Journal of Physical Anthropology* 117:236-245.
- Roseman CC. 2004. Detecting interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form by using matched molecular and morphometric data. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* 101(35):12824-12829.
- Roseman CC, Weaver TD. 2004. Multivariate apportionment of global human craniometric diversity. *American Journal of Physical Anthropology* 125:257-263.
- Roseman CC, Weaver TD. 2007. Molecules versus morphology? Not for the human cranium. *Bioessays* 29: 1185-1188.
- Ruff CB. 1994. Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids. *Yearbook of Physical Anthropology* 37:65-107.

- Rusconi C. 1938a. Restos humanos subfósiles de Mendoza. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* CXXVI:460-470.
- Rusconi C. 1938b. Caries dentales en indígenas prehispánicos de Mendoza. *Revista Odontológica* XXVI (9):388-392.
- Rusconi C. 1941. Investigaciones arqueológicas en el valle de Uspallata. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires* 12:1-17.
- Rusconi C. 1946. Carencia de caries dental en indígenas juveniles prehispánicos de Mendoza. *Revista Odontológica* XXXIV:175-179.
- Rusconi C. 1962. Poblaciones pre y posthispánicas de Mendoza. Volumen II *Antropología*. Mendoza: Imprenta Oficial.
- Rusconi C. 1964. Hallazgos antropológicos en Maipú (Mendoza). *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 16:45-57.
- Rusconi C. 1967. Cementerio indígena en Las Barrancas (Mendoza). *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 19:15-22.
- Sacchero P. 1974/1976. Prospección arqueológica en el valle del río Blanco-Jachal (Prov. San Juan). *Anales de Arqueología y Etnología* XXIX-XXXI:37-65.
- de Saint-Pierre M, Bravi CM, Motti JMB, Fuku N, Tanaka M, Llop E, Bonato SL, Moraga M. 2012. An alternative model for the early peopling of southern south America revealed by analysis of three mitochondrial DNA groups. *Plos One* 7(9):e43486.
- Salgán ML. 2013. Organización tecnológica y biogeografía humana en La Payunia, sur de la provincia de Mendoza. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina.
- Salgán ML, Tucker H, Luna L, Aranda C, Gil A. 2012. Estudios arqueológicos y bioarqueológicos en la cuenca media del río Malargüe (Provincia de Mendoza): El sitio Bajada de las Tropas 1. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* XXXVII(1):113-135.
- Sardi M, Novellino PS, Pucciarelli HM. 2006. Craniofacial morphology in the Argentina Center-West: Consequences of the transition to food production. *American Journal of Physical Anthropology* 130(3):333-343.
- Schluter D. 1996. Adaptive radiation along genetic lines of least resistance. *Evolution* 50(5):1766-1774.
- Schluter D. 2000. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford: Oxford University Press.
- Schobinger J. 1964. Descubrimiento de una momia del periodo incaico en la cumbre del cerro El Toro (6300 m. Prov. San Juan). *Publicación del Instituto de Arqueología y Etnología* 7:1-13.
- Schobinger J. 1967. Breve historia de la arqueología de alta montaña en los Andes meridionales. *Boletín de la Sociedad Arqueológica de Santiago* 4: 23-34.
- Schobinger J. 1969. *Prehistoria de Suramérica*. Barcelona: Editorial Labor.
- Schobinger J. 1969-70. Un osario prehistórico en Chacras de Coria (Mendoza). *Anales de Arqueología y Etnología* XXV:229-249.
- Schobinger J. 1974. Nuevos hallazgos de puntas "colas de pescado" y consideraciones en torno al origen y dispersión de la cultura de cazadores superiores toldense en Sudamérica. *Atti del XL Congresso Internazionali degle Americanisti*. Tomo I. p 33-50.
- Schurr TG. 2004. The peopling of the new world: Perspectives from molecular anthropology. *Annual Review of Anthropology* 33:551-583.
- Schwarcz HP, Schoeninger MJ. 1991. Stable isotope analyses in human nutritional

- ecology. American Journal of Physical Anthropology 34 (S13): 283-321.
- Scott EC. 1979. Dental wear scoring technique. American Journal of Physical Anthropology 51(2):213-217.
- Scott GR, Turner II CG. 1988. Dental anthropology. Annual Review of Anthropology 17:99-126.
- 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. Nueva York: Springer. p 67-81.
- Sheets HD, Covino KM, Panasiwicz JM, Morris SR. 2006. Comparison of geometric morphometrics outline methods in the discrimination of age-related differences in feather shape. Frontiers in Zoology 2006:3-15.
- Slatkin M. 1977. Gene flow and genetic drift in a species subject to frequent local extinctions. Theoretical Population Biology 12(3):253-262.
- Slatkin M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. Evolution 47(1):264-279.
- Slice DE. 2001. Landmark coordinates aligned by Procrustes analysis do not lie in Kendall's shape space. Systematic Biologist 50(1):141-149.
- Smith BH. 1984. Patterns of molar wear in hunter-gatherers and agriculturalists. American Journal of Physical Anthropology 63:39-56.
- Smith TM, Smith RL. 2007. Ecología. Madrid: Pearson Addison Wesley.
- Smith HF, Terhune CE, Lockwood CA. 2007. Genetic, geographic and environmental correlates of human temporal bone variation. American Journal of Physical Anthropology 134(3):312-322.
- Sneath PH, Sokal RR. 1973. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. San Francisco: WF Freeman & Co.
- Sokal RR. 1979. Testing statistical significance of geographic variation patterns. Systematic Zoology 28:227-231.
- Sokal RR. 1988. Genetic, geographic and linguistic distances in Europe. PNAS 85(5):1722-1726.
- Sokal RR, Sneath PH. 1963. Principles of numerical taxonomy. San Francisco: W. H. Freeman & Co.
- Sokal RR, Winkler EM. 1987. Spatial variation among kenyan tribes and subtribes. Human biology 59(1):147-164.
- Sperber GH. 2001. Craniofacial development. Londres: BC Decker Inc. Hamilton.
- Spiegel AVD. 1627. De humani corporis fabrica libri X tabulis aere icisis exornati. Venecia.
- Steele J, Politis G. 2009. AMS ¹⁴C dating of early human occupation of southern South America. Journal of Archaeological Science 36 (2): 419-429.
- Stock JT, Neill MCO, Ruff CB, Zabecki M, Shackelford L, Rose JC. 2011. Body size, skeletal biomechanics, mobility and habitual activity from the late Palaeolithic to the middynastic Nile valley. En: Pinhasi R, Stock JT, editores. Human bioarchaeology of the transition to agriculture. London: John Wiley and Sons. p 347-367.
- Stynder DD, Ackermann RR, Sealy JC. 2007. Craniofacial variation and population continuity during the south african Holocene. American Journal of Physical Anthropology 134:489-500.
- Suvires GM. 2000. Geomorfología de la Provincia de San Juan. En: Abraham EM, Rodríguez Martínez F, editores. Argentina. Catálogo de recursos humanos e información relacionada con la temática ambiental en

- la región andina argentina. Primera parte: provincias de Mendoza, San Juan y La Rioja. Mendoza: IADIZA. p 79-86.
- Tarragó MN, Albeck ME. 1997. Fechados radiocarbónicos para el sector medio de la quebrada de Humahuaca. *Avances en Arqueología* 3:101-130.
- Team RC. 2012. R: A Language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Templeton AR. 2006. Population genetics and microevolutionary theory. Nueva Jersey: Wiley-Liss.
- Ten Kate HFC. 1896. Anthropologie des anciens habitants de la region calchaquí. *Anales del Museo de la Plata* 1 (Sección Antropología):1-62.
- Thissen J-P, Underwood LE, Maiter D, Maes M, Clemmons DR, Ketelslegers J-M. 1991. Failure of insulin-like growth factor-I (IGF-I) infusion to promote growth in protein restricted rats despite normalization of serum IGF-I concentrations. *Endocrinology* 128:885-890.
- Thomason JJ. 1991. Cranial strength in relation to estimated biting forces in some mammals. *Canadian Journal of Zoology* 69:2326-2333.
- Thompson DA. 1915. Galileo and the principle of similitude. *Nature* 95(2381):426-427.
- Thompson DA. 1917. On growth and form. Cambridge: Cambridge University Press.
- Thompson JN. 1998. Rapid evolution as an ecological process. *Trends in Ecology and Evolution* 13:329-332.
- Torres LM. 1911. Los primitivos habitantes del delta del Paraná. La Plata: Biblioteca Centenaria, Universidad Nacional de La Plata.
- Torres LM. 1922. Arqueología de la península San Blas (Provincia de Buenos Aires). *Revista del Museo de La Plata* 26:473-532.
- Torres LM. 1923. Exploración arqueológica al sur de San Carlos. *Revista del Museo de La Plata* 27:286.305.
- Torres E, Zambrano J. 2000. Hidrogeología de la Provincia de Mendoza. En: Abraham EM, Rodríguez Martínez F, editores. Argentina. Catálogo de recursos humanos e información relacionada con la temática ambiental en la región andina argentina. Primera parte: provincias de Mendoza, San Juan y La Rioja. Mendoza: IADIZA. p 49-58.
- Turner MG. 1989. Landscape ecology: The effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:171-197.
- Turner MG, O'Neill RV, Gardner RH, Milne BT. 1989. Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape Ecology* 3(3/4):153-162.
- Turner MG, Gardner RH, O'Neill RV. 2001. Landscape ecology in theory and practice: Pattern and process. Berlin: Springer-Verlag.
- Turner II CG. 1979. Dental anthropological indications of agriculture among the Jomon people of central Japan. *American Journal of Physical Anthropology* 51:619-696.
- Tykot RH. 2006. Isotope analysis and the histories of maize. En: Staller J, Tykot R, Benz B, editores. Histories of maize. Multidisciplinary approaches to the prehistory, linguistics, biogeography, domestication, and evolution of maize. California: Left Coast Press. p 131-142.
- Ubelaker DH. 1978. Human Skeletal Remains. Chicago: Aldine Manuals on Archaeology.
- Ubelaker DH. 1980. Human bones and archeology. Washington: Interagency Archeological Services. U.S. Dept. of the Interior, Heritage, Conservation and Recreation Service.

- Utermohle CJ, Zegura SL. 1982. Intra- and interobserver error in craniometry: A cautionary tale. *American Journal of Physical Anthropology* 57:303-310.
- Valls A. 1985. *Introducción a la antropología. Fundamentos de la evolución y de la variabilidad biológica del hombre*. Barcelona: Editorial Labor.
- Varela HH, Cocilovo JA, Costa Junqueira MA. 1993. Evaluación de la influencia del sexo, edad y deformación artificial en la estimación de distancias biológicas por medio de la D^2 de Mahalanobis. *Boletín de la Sociedad Española de Antropología Biológica* 14:135-148.
- Vick AE. 2005. Sexual dimorphism and the transition to agriculture a meta-analysis. Tesis Doctoral Inédita. Universidad de Florida. Florida. Estados Unidos.
- Vignati MA. 1931. Investigaciones antropológicas en el litoral marítimo subatlántico bonaerense. *Notas Preliminares del Museo de La Plata* 1:19-31.
- Vignati MA. 1932. Un caso de bipartición total del hueso malar. *Notas Preliminares del Museo de La Plata* I:41-44.
- Vignati MA. 1937. El hallazgo de esqueletos embarrados en la región cuyana. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 1:85-89.
- von Cramon-Taubadel N. 2011. Global human mandibular variation reflects differences in agricultural and hunter-gatherer subsistence strategies. *Proceedings of Natural Academy of Sciences USA* 108 (49):19546-19551.
- Waddington CH. 1942. The epigenotype. *Endeavour* 1:18-20.
- Waddington CH. 1957. *The strategy of the genes*. Nueva York: Macmillan.
- Wade MJ, Goodnight CJ. 1998. Perspective: The theories of Fisher and Wright in the context of metapopulations: When nature does many small experiments. *Evolution* 52:1537-1553.
- Wagner GP. 1996. Homologues, natural kinds and the evolution of modularity. *American Zoology* 36:36-43.
- Wagner GP, Altenberg L. 1996. Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution* 50(3):967-976.
- Waldron T. 1994. *Counting the dead: the epidemiology of skeletal populations*. Nueva York: John Wiley & Sons.
- Walker PL. 1978. A quantitative analysis of dental attrition rates in the Santa Barbara channel area. *American Journal of Physical Anthropology* 48:101-106.
- Walrath DE, Turner P, Bruzek J. 2004. Reliability test of the visual assessment of cranial traits for sex determination. *American Journal of Physical Anthropology* 125(2):132-137.
- Washburn SL. 1948. Sex differences in the pubic bone. *American Journal of Physical Anthropology* 6(2):199-208.
- Wegmann D, Currat M, Excoffier L. 2006. Molecular diversity after a range expansion in heterogeneous environments. *Genetics* 174:2009-2020.
- West-Eberhard MJ. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. Nueva York: Oxford University Press.
- Wiens JA. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3(4):385-397.
- Williams BA, Rogers TL. 2006. Evaluating the accuracy and precision of cranial morphological traits for sex determination. *Journal of Forensic Sciences* 51(4):729-735.
- Witte L. 1916. Estudios geológicos de la región de San Blas (Partido de Patagones). *Revista del Museo de La Plata* 24:7-99.
- Wonnacott TH, Wonnacott RJ. 1981. *Regression: A second course in statistics*. Nueva York: Wiley and Sons.

- Wright S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. En: Jones DF, editor. Proceedings of the VI International Congress of Genetics I. Austin: Genetics Society of America. p 356-366.
- Wright S. 1942. Statistical genetics and evolution. Bulletin American Mathematical Society 48:223-246.
- Wright S. 1943. Isolation by distance. Genetics 28:114-138.
- Wu J. 1999. Hierarchy and scaling: Extrapolating information along a scaling ladder. Canadian Journal of Remote Sensing 25(4):367-380.
- Wu J, Li H. 2006. Concepts of scale and scaling. En: Wu J, Jones KB, Li H, Loucks OL, editores. Scaling and uncertainty analysis in ecology: Methods and applications. Amsterdam: Springer. p 3-15.
- Yacobaccio HD, Morales MR, Samec CT. 2009. Towards an isotopic ecology of herbivory in the Puna ecosystem: New results and patterns in *Lama glama*. International Journal of Osteoarchaeology 19:144-155.
- Zambrano J, Torres E. 2000. Hidrogeología de la Provincia de San Juan. En: Abraham EM, Rodríguez Martínez F, editores. Argentina. Catálogo de recursos humanos e información relacionada con la temática ambiental en la región andina argentina. Primera parte: provincias de Mendoza, San Juan y La Rioja. Mendoza: IADIZA. p 87-100.
- Zar JH. 2010. Biostatistical analysis. Nueva Jersey: Prentice Hall.
- Zárate M. 2002. Los ambientes del tardiglacial y Holoceno en Mendoza. En: Gil A, Neme G, editores. Entre montañas y desiertos: arqueología del sur de Mendoza. Buenos Aires: Publicaciones de la Sociedad Argentina de Antropología. p 103-118.
- Zárate M, Gil A, Neme G. 2010. Integrando los registros: Generalizaciones, alcances y limitaciones. En: Zárate M, Gil A, Neme G, editores. Condiciones paleoambientales y ocupaciones humanas durante la transición Pleistoceno-Holoceno y Holoceno de Mendoza. Buenos Aires: Publicaciones de la Sociedad Argentina de Antropología. p 309-330.
- Zavaleta MB. 1906. Catálogo de la colección calchaquí de arqueología y antropología. Buenos Aires: Imprenta Petenello Hermanos.
- Zeballos E. 1881. Viaje al país de los Araucanos. Buenos Aires: Solar.
- Zeballos E. 1894. La concurrencia universal y la agricultura en ambas Américas, informe presentado al Excmo. Sr. Ministro de Relaciones Exteriores de la República Argentina, Dr. D. Eduardo Costa. Buenos Aires: Gibson Bros.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL. 2004. Geometric morphometrics for biologists: A primer. San Diego: Elsevier.



Facultad de Ciencias Naturales y Museo · Universidad Nacional de La Plata