

# Variación morfométrica postcraneal en muestras tardías de restos humanos de Patagonia: una aproximación biogeográfica

*Marien Béguelin y Gustavo Barrientos*

Recibido 30 de Junio 2005. Aceptado 24 de Noviembre 2005

## RESUMEN

Durante los últimos cinco años se está llevando a cabo una serie de estudios orientados a discutir diferentes hipótesis acerca de la dinámica de las poblaciones cazadoras-recolectoras tardías de las regiones pampeana y patagónica en base a evidencia morfológica y desde la perspectiva de la denominada geografía evolutiva. Continuando con esta línea de investigación, en este trabajo se consideran algunos aspectos de la variación fenotípica postcraneal en muestras de Patagonia continental y Tierra del Fuego en relación con expectativas derivadas de la biogeografía. Se analizaron muestras de esqueletos masculinos y femeninos procedentes de diferentes sitios y localidades del área de estudio, agrupadas en cuatro conjuntos correspondientes a franjas latitudinales de 5° de ancho cada una. Se consideraron variables vinculadas con el tamaño corporal (longitud máxima del fémur) y con las proporciones corporales (índices braquial y crural). Los resultados obtenidos indican la existencia de un patrón de variación geográfica que puede ser explicado por la convergencia de diferentes procesos y factores, tales como la adaptación climática local y movimientos migratorios de pequeño y mediano rango (centro y sur de Patagonia continental y Tierra del Fuego), migraciones de mediano y largo rango (norte de Patagonia) e insularidad (Tierra del Fuego).

**Palabras clave:** Biogeografía; Adaptación climática; Esqueleto postcraneal; Patagonia.

## ABSTRACT

POSTCRANIAL MORPHOMETRIC VARIATION IN LATE HOLOCENE HUMAN REMAINS FROM PATAGONIA: A BIOGEOGRAPHIC APPROACH. During the last five years a number of studies have been carried out that examined different hypotheses regarding the evolutionary dynamics of late Holocene human populations in the Pampas and Patagonia in central and southern Argentina. This research is primarily based on morphological evidence and has its theoretical roots in evolutionary geography. Following this line of inquiry, the aim of the present paper is to perform an exploratory analysis -taking into account some general biogeographic premises- of some aspects of postcranial phenotypic variation using skeletal samples from Patagonia and Tierra del Fuego. The samples, composed of adult male and female individuals, were arranged into four geographic groups corresponding to 5-degree wide latitudinal strips beginning at 40° South. Ten metric variables were measured on four bones (humerus, radius, femur and tibia). On the basis of femur maximum length and the brachial and crural indexes, several intra and intergroup statistical comparisons using one-way, two-way ANOVA and LSD were performed. The results obtained suggest that there is an intelligible pattern of geographic variation in the postcranial skeleton which can be explained by the convergence of different factors and processes, such as a) climatic adaptation and low- to medium-range migratory movements (central and southern Patagonia and Tierra del Fuego); b) medium- to long-range migration (northern Patagonia); and c) insularity (Tierra del Fuego).

**Keywords:** Biogeography; Climatic adaptation; Postcranial skeleton; Patagonia.

---

Marien Béguelin. CONICET, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 39 N° 165 (1900), La Plata, Buenos Aires. E-mail: mbeguelin@gmx.net

Gustavo Barrientos. CONICET, Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano. 55 N° 548, 4° A (1900), La Plata, Buenos Aires. E-mail: gustavbarrie@yahoo.com.ar

## INTRODUCCIÓN

Desde el año 2002 se encuentra en desarrollo un proyecto orientado al estudio de la dinámica evolutiva de las poblaciones y metapoblaciones humanas de las regiones pampeana y patagónica durante el Holoceno (Barrientos y Perez 2002, 2004, 2005; Barrientos *et al.* 2005). El objetivo del mismo es obtener información cronológica y biológica -principalmente de naturaleza morfológica e isotópica- relevante para discutir los modelos arqueológicos propuestos acerca de la evolución de las poblaciones humanas del cono sur de Sudamérica. En este marco, se están llevando a cabo una serie de estudios acerca de la variación temporal y espacial en la morfología craneofacial y dental, a través del análisis de rasgos de variación continua y discontinua (Barrientos y Perez 2002, 2004; Bernal 2003; Del Papa 2005; Perez 2002; Perez *et al.* 2004). Los estudios centrados en el análisis de la variación a nivel del esqueleto postcraneal han comenzado a desarrollarse paralelamente, aunque hasta el presente sólo han entregado resultados preliminares (Barrientos y Béguelin 2001; Perez *et al.* 2004).

El esqueleto postcraneal es el resultado de la interacción genético-ambiental ocurrida durante los procesos de intravariación (*sensu* Pucciarelli 1989). En este sentido, es esperable que la forma y el tamaño de los distintos elementos que lo componen reflejen, en forma diferencial, tanto la información genética como la influencia de los distintos factores ambientales (*e.g.*, climáticos, nutricionales, funcionales, etc.) que actuaron durante los procesos de crecimiento y desarrollo. Una serie de estudios muestran que la forma corporal parece estar en gran medida controlada genéticamente, sin presentar una plasticidad fenotípica extrema (Holliday 1997; Holliday y Falsetti 1999; Livshits *et al.* 2002), constituyendo así una importante fuente de información acerca de la adaptación a distintas situaciones ambientales. En este sentido, se ha demostrado que las variaciones en la expresión del dimorfismo sexual, en el tamaño o en las proporciones corporales, están fuertemente correlacionadas con parámetros climáticos (Holliday 1997, 1999; Newman 1953; Ruff 1991, 1993). Esto ha permitido establecer que, en lo fundamental, las poblaciones humanas parecen ajustarse bien a las predicciones de reglas biogeográficas tales como las de Bergmann (1847) y Allen (1877) (Bindon y Baker 1997; Katzmarzyk y Leonard 1998; Roberts 1953; Ruff 1994).

De acuerdo con estos principios generales es esperable que, dada una cierta profundidad temporal en

el poblamiento de distintas regiones adyacentes (del orden de miles de años) y en ausencia de procesos migratorios de gran escala, el registro biológico se encuentre fuertemente estructurado en términos espaciales (*e.g.*, Jantz *et al.* 1992). Distintos aspectos de la forma [asimilable al concepto referido por el término inglés *form*, *i.e.*, la combinación de la forma (*shape*) y del tamaño (*size*)] del esqueleto tenderían, bajo tales condiciones, a presentar variaciones clinales o graduales en función de variables correlacionadas tales como la temperatura media anual o la latitud. La ausencia de tales relaciones puede ser un indicador de una escasa profundidad temporal en el poblamiento regional, o de una historia poblacional marcada por eventos recientes de migración y/o expansión geográfica (Jantz *et al.* 1992; O'Rourke *et al.* 1992).

Teniendo en cuenta lo arriba expresado, el objetivo del presente trabajo es realizar un estudio exploratorio con el fin de verificar el grado de estructuración geográfica de la variación fenotípica a nivel del esqueleto postcraneal, mediante el estudio de muestras procedentes de distintas localidades de Patagonia continental y Tierra del Fuego. Se espera de este modo contribuir a la discusión de la dinámica de las poblaciones del área de estudio, particularmente durante el Holoceno tardío.

## BIOGEOGRAFÍA Y VARIACIÓN FENOTÍPICA HUMANA

La biogeografía es la disciplina que estudia la distribución de los seres vivos, tanto a través del tiempo como del espacio, considerando también a los procesos que dieron lugar a dicha distribución (Morrone *et al.* 1996). La biogeografía humana, por su parte, constituye el estudio de la distribución de las poblaciones humanas y de los efectos de los factores físicos y biológicos sobre el crecimiento y el desarrollo, la demografía y los procesos microevolutivos (Gabrys-Alexson y Kemnitz 2005).

El conjunto de los estudios acerca de la distribución biogeográfica de la variación humana, tanto desde un punto de vista molecular como morfológico, muestra que las poblaciones tienden a presentar mayores similitudes dentro de regiones geográficas amplias, formando grupos o *clusters* a escala continental (Rosenberg *et al.* 2002; *cf.* Serre y Pääbo 2004). Probablemente, este es el resultado de la expansión relativamente reciente (en términos evolutivos) de nuestra

especie fuera de África (*i.e.*, durante los últimos 100 ka AP), de los patrones de dispersión múltiple a través de Eurasia, Oceanía y las Américas -que involucraron expansiones tanto geográficas como demográficas- y de las migraciones de pequeño y amplio rango ocurridas más recientemente (*i.e.*, durante el Holoceno) (Lahr 1996; Lahr y Foley 1994, 1998; Lewin y Foley 2004). Las fuentes de la variación genética y fenotípica en las poblaciones humanas son múltiples. En general, el aislamiento por distancia parece ser la norma, debido a que los humanos rara vez mantienen sistemas reproductivos de naturaleza panmíctica (*i.e.*, no se aparean al azar). Bajo estas condiciones, aquellos individuos que viven en una misma región geográfica y que comparten una misma lengua y costumbres, tienden a aparearse entre sí en forma más frecuente que con individuos procedentes de regiones más distantes (lógicamente, dependiendo de la extensión de las redes exogámicas y de los patrones de residencia postmarital, que manifiestan una gran variabilidad; ver por ejemplo Marlowe 2004). El aislamiento por distancia, sumado a la deriva génica y al apareamiento selectivo en relación con variables socioculturales, explicaría gran parte de la diferenciación interpoblacional ocurrida a través del tiempo (Tishkoff y Kidd 2004). Parte de esta diferenciación, sin embargo, puede deberse a la existencia de variación genética aditiva, por lo que la variación fenotípica entre poblaciones puede reflejar también adaptaciones locales. En general, uno de los indicadores más confiables acerca del valor adaptativo de la variación fenotípica es la existencia de una variación geográfica clinal (*i.e.*, gradual) en algún rasgo o carácter. Esto es particularmente cierto en aquellos casos en los que puede establecerse una clara relación entre un rasgo o carácter fenotípico en particular y determinados parámetros ambientales (*e.g.*, temperatura media anual). La adaptación de los miembros de una población a las condiciones locales depende, esencialmente, de las tasas relativas de flujo génico y de selección (Slatkin 1987). Para una intensidad de selección dada, es más probable que una adaptación local evolucione cuando la dispersión sea poco frecuente y/o cuando esté restringida geográficamente. Por el contrario, una frecuencia alta de migración a corta distancia o la existencia de movimientos migratorios a larga distancia, pueden aumentar la separación entre individuos emparentados, incrementando así la intensidad de selección requerida para que pueda evolucionar una determinada adaptación local (Slatkin 1987).

Se ha propuesto, y parcialmente se ha demostrado (Blackburn y Hawkins 2004; Meiri y Dayan 2003; Meiri

*et al.* 2004a, 2004b, 2004c) que, en vertebrados homeotermos, ciertos rasgos fenotípicos tales como el tamaño y las proporciones corporales tienden a estar correlacionadas con parámetros climáticos (Allen 1877; Bergmann 1847; Murphy 1985). Entre las variables climáticas (*e.g.* temperatura, humedad, altitud, radiación solar), la temperatura es la que ha sido tradicionalmente considerada como la más influyente (Brown y Lomolino 1998). Una variable correlacionada con la temperatura, que ha sido frecuentemente empleada en estudios biogeográficos, es la latitud. Sin embargo, otros factores también juegan un rol en circunstancias especiales, tales como la longitud (Murphy 1985; ver discusión en Meiri *et al.* 2004a). Dos de las reglas biogeográficas más conocidas y discutidas que relacionan la distribución espacial de caracteres fenotípicos y variables climáticas dependientes de la latitud (en particular la temperatura media anual), son las de Bergmann (1847) y la de Allen (1877). La regla de Bergmann (1847) establece que, en animales de sangre caliente, la masa corporal (y por implicancia el tamaño) tiende a aumentar en relación con el descenso en la temperatura ambiental. La regla de Allen (1877), un corolario de la anterior, afirma que en tales organismos, los apéndices (*e.g.* extremidades) tienden a acortarse en respuesta a la disminución de la temperatura. Ambas generalizaciones se fundamentan en la necesidad de los organismos de sangre caliente, principalmente de los homeotermos, de conservar el calor corporal dentro de ciertos límites, incluso bajo condiciones de frío extremo. Este objetivo se logra minimizando el área superficial en relación con el volumen y el peso, de forma tal que el cuerpo se aproxime a la forma ideal de una esfera, cuya área superficial es la menor posible en relación con su volumen (en realidad, el cuerpo humano puede ser conceptualizado en forma más apropiada como un cilindro, cuyo diámetro representa el ancho del tronco -más específicamente el ancho de la pelvis- y cuya altura representa el largo del mismo; Ruff 2000; Ruff y Walker 1993). Las relaciones establecidas por las reglas de Bergmann (1847) y Allen (1877) entre el tamaño, la forma corporal y la temperatura tienen el potencial de generar variación fenotípica de naturaleza clinal. En efecto, la adaptación a las condiciones climáticas locales promueve la generación, en una escala geográfica amplia -mesoescala o superior- (Delcourt y Delcourt 1988), de clinas de carácter monotónico (a nivel hemisférico) en función de variables tales como la temperatura media anual, que tiende a decrecer desde las bajas latitudes hacia las altas. Diferentes estudios basados en el uso de distintos in-

dicadores (Bindon y Baker 1997; Holliday 1997, 1999; Katzmarzyk y Leonard 1998; Newman 1953; Roberts 1953; Ruff 1991, 1993, 1994), muestran que las poblaciones humanas se ajustan, en lo fundamental, a las predicciones de las reglas de Bergmann (1847) y de Allen (1877), aunque no necesariamente a ambas a la vez (Friess *et al.* 2002). En términos del esqueleto post-craneal por ejemplo, Trinkaus (1981) demostró que las medias de los índices braquial y crural, que establecen la proporción relativa del segundo segmento (zeugopodio) de los miembros superior e inferior respectivamente en relación con el primer segmento (estilopodio), están correlacionadas con la temperatura media anual. Las poblaciones en las regiones más frías exhiben los valores más bajos para estos índices (*i.e.*, zeugopodios más cortos), mientras que las poblaciones de zonas más cálidas poseen los zeugopodios más elongados. Debido a la existencia de estas relaciones, resulta válido y necesario intentar establecer, en casos puntuales como el abordado en este trabajo, el grado de ajuste del registro biológico humano a tales reglas biogeográficas, pues el mismo puede ser un indicador de la dinámica poblacional en una escala geográfica amplia, al permitir establecer hipótesis acerca de la contribución diferencial de procesos tales como la evolución local y la migración a mediana y larga distancia.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Las muestras consideradas en el presente trabajo corresponden a 4 grupos (Norte, Centro, Sur y Tierra del Fuego) de individuos adultos de ambos sexos que, en conjunto, totalizan 97 casos. La conformación de estos grupos responde a un criterio geográfico, establecido en base a la latitud. Para ello, se subdividió el territorio estudiado en franjas de 5° de ancho a partir del paralelo 40° sur. En la última franja (50°-55°), se consideraron de manera separada las muestras de Patagonia continental y de Tierra del Fuego, correspondientes a cazadores terrestres, debido a la existencia de importantes diferencias ecológicas entre ambas áreas (Tabla 1). La mayor parte de las muestras (n= 65; 67%) proceden de las colecciones de la División Antropología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata y de las recientes excavaciones llevadas a cabo en la cuenca del lago Salitroso (provincia de Santa Cruz) (Goñi y Barrientos 2000, 2004; Goñi *et al.* 2000-2002) y fueron medidas por uno de los autores (M.B.). Los datos correspondientes al resto de las muestras (n= 32; 33%) fueron extraí-

dos de la literatura (Gómez Otero y Dahinten 1997-1998; Hernández, García-Moro y Lalueza 1997; Patti de Martínez Soler y Vayá 1986). Desde un punto de vista cronológico, en base a fechados radiocarbónicos, tipo de deformación craneana artificial e información contextual, puede establecerse que la totalidad de las muestras empleadas corresponden al Holoceno tardío, desde por lo menos el 2.500 AP hasta momentos históricos (Barrientos y Perez 2004; Gómez Otero y Dahinten 1997-1998; Goñi y Barrientos 2004).

La edad y el sexo de las muestras fueron relevadas por los autores, siguiendo procedimientos estándares basados, en el primer caso, en la fusión de las epífisis y, en el segundo, en la morfología de la pelvis (Buikstra y

Grupo	Procedencia	N	Sexo	Referencias
Norte	San Blas	2	M	1
		1	F	1
	Isla Gama	3	M	1
		1	F	1
	Valle del Río Negro	1	M	1
	Viedma	2	F	1
	Puerto Madryn	1	M	2
		6	F	2
	Rawson	3	M	2
		1	F	2
Centro	Valle del Río Chubut	16	M	1
		3	F	1
	Gaiman	1	M	1
	Bahía Solano	2	F	1
		2	M	1
	Río Senguerr	1	M	1
	Río Mayo	1	M	1
	C° Yanquenao	1	M	3
	Arroyo Coyet	1	M	1
	Santa Cruz	1	M	1
	Río Caracoles	1	F	1
	Los Toldos	1	F	1
	Río Deseado	1	M	1
	Río Fénix	1	M	1
	La Irenita	1	M	6
	Bahía de los Nodales	1	M	6
	Sierra Colorada	9	M	5
		8	F	5
		2	I	5
Sur	Aonikenk (varios sitios, sur de Chile)	11	M	4
		1	F	4
		1	I	4
Tierra del Fuego	Ushuaia	1	M	1
	C° E. Santo	1	F	1
	-	4	M	4
	-	1	F	4
	-	2	I	4

1) Catálogos de la Sección de Antropología del Museo de La Plata; 2) Gómez Otero y Dahinten (1996-1997); 3) Patti de Martínez Soler y Vayá (1986); 4) Hernández, García-Moro y Lalueza (1997); 5) Goñi y Barrientos (2000, 2004); Goñi *et al.* (2000-2002); 6) este trabajo.

**Tabla 1.** Muestras analizadas.

Ubelaker 1994). En el caso de los individuos de sexo indeterminado según indicadores pélvicos, se recurrió a diferentes criterios, dependiendo de la cantidad y de la calidad de los datos disponibles -*e.g.*, altura de la cabeza del fémur y/o del húmero, grado de desarrollo de inserciones musculares- (Steele y Bramblett 1989).

En total, se registraron 46 variables métricas (distancias lineales y perimetrales), correspondientes a 10 unidades anatómicas del esqueleto postcraneal (húmero, radio, cúbito, clavícula, fémur, tibia, peroné, escápula, sacro y coxal). Las mediciones fueron realizadas siguiendo las definiciones de Martin y Saller (1957) y Buikstra y Ubelaker (1994), mediante el empleo de calibres de corredera y de ramas curvas (ambos analógicos), cinta métrica y tabla osteométrica. A los fines del presente trabajo, y para posibilitar la comparación con los valores publicados en la literatura, se seleccionó un subconjunto de 10 medidas correspondientes a cuatro huesos de las extremidades [húmero: longitud máxima (HLM), longitud fisiológica (HLF), perímetro mínimo (HCM); radio: longitud máxima (RLM), perímetro mínimo (RCM); fémur: longitud máxima (FLM), longitud bicondilar (FLB), perímetro medio de la diáfisis (FCM); tibia: longitud (TL), perímetro mínimo (TCM)]. Debido a que el grado de integridad de los materiales es muy dispar, se verificó la existencia de valores ausentes (*missing data*), tanto en los casos observados por los autores como en los publicados. Para completarlos, a fin de posibilitar el análisis estadístico, se derivaron valores esperados (para cada unidad anatómica y para cada muestra) mediante el uso de modelos de regresión lineal. Se efectuó la regresión, para cada muestra, de la variable correspondiente al dato faltante con respecto a las demás variables de un mismo elemento óseo. Para estimar el valor perdido, se utilizó la ecuación de la recta de aquellas regresiones que proporcionaron el valor de  $r$  más alto dentro de los límites 1-0,75. Cabe aclarar que, cuando los valores más altos de  $r$  se encontraron por debajo del límite de tolerancia mencionado, se eliminó el caso de la matriz de datos.

Los análisis estuvieron orientados a evaluar el comportamiento de dos factores en relación con la latitud: a) el tamaño y b) las proporciones intra e intermembrales. No existe una forma única de estimar el tamaño de un individuo o de un esqueleto. Las distintas aproximaciones a este problema van desde el uso de múltiples variables, combinadas en medidas sintéticas o reductoras tales como la media geométrica (MG) o el primer componente principal, hasta de una única variable. El requisito, en este último caso, es que esa

variable sea representativa, en el sentido de exhibir una correlación alta con otras variables métricas descriptoras del tamaño. Esta condición se basa en las observaciones realizadas por diversos autores (*e.g.*, Corruccini 1987; Mosimann 1970; Mosimann y James 1979) que muestran la existencia de diferencias de poca magnitud entre las diversas medidas posibles de tamaño, cuando éstas están correlacionadas entre sí. La elección de una aproximación u otra depende de muchos factores, entre los cuales se encuentra el grado de integridad de las muestras disponibles. En el caso aquí estudiado, debido a que la muestra empleada presenta grados de integridad heterogéneos (*i.e.*, pueden no estar representadas en cada individuo todas las unidades anatómicas de interés), una estrategia de análisis basada en el uso exclusivo de medidas combinadas de tamaño (*e.g.*, la MG de uno o más huesos), produciría tamaños muestrales reducidos. Para evitar esta situación, se utilizó un criterio de frecuencia máxima para seleccionar la variable representativa del tamaño. Se analizaron las frecuencias intramuestrales de cada variable, encontrándose que la longitud máxima del fémur (FLM) era la más representada. Para evaluar su representatividad respecto del tamaño corporal, se calcularon los valores del coeficiente de correlación entre la FLM y la MG combinada del húmero, del radio y de la tibia. La MG, definida como el producto de todos los miembros de un conjunto elevado a una potencia igual a la recíproca de la cantidad de miembros [*i.e.*,  $(a_1 \cdot a_2 \cdot a_3 \dots a_n)^{1/n}$ ], es frecuentemente usada en diversos estudios como una medida generalizada del tamaño de una estructura anatómica (*e.g.*, Barrientos y Perez 2002; Darroch y Mosimann 1985; Jantz y Jantz 2000). Los resultados obtenidos ( $r = 0,879$ ;  $p < 0,001$ ), permiten considerar a la FLM como un *proxy* apropiado del tamaño individual. En este sentido, cabe señalar que Ruff (2000) demostró que la longitud del fémur posee una alta correlación con la masa corporal, una de las medidas de tamaño que se ajustan a las predicciones de la regla de Bergmann (1847) (Katzmarzyk y Leonard 1998). Para la evaluación de las proporciones entre los distintos segmentos de cada miembro, se calcularon los índices braquial y crural. El cálculo del índice braquial se efectuó a través del cociente entre la longitud máxima del radio y la longitud máxima del húmero, mientras que el índice crural se calculó mediante el cociente entre la longitud de la tibia y la longitud máxima del fémur (Steele y Bramblett 1989; Stock 2002).



Para evaluar la influencia de la latitud y del sexo sobre los índices crural y braquial y sobre la FLM, se realizaron análisis de la varianza (ANOVA) de dos factores. Cabe señalar que, dada la heterogeneidad en el tamaño de las muestras y la escasa representación de algunos grupos (*e.g.*, se cuenta con un solo dato de índice crural para los individuos femeninos del grupo Sur), los resultados de este análisis pueden no ser suficientemente confiables debido a la distorsión del error de tipo I (Zar 1999). Por este motivo, y considerando la ausencia de diferencias significativas entre los valores de ambos índices para los individuos femeninos y masculinos surgida de los propios ANOVAs de dos factores, se optó también por realizar ANOVAs simples sobre muestras mixtas.

En forma previa a los análisis de varianza, se detectaron mediante análisis de regresión múltiple aquellos valores residuales extremos que superaban los dos desvíos estándares (*i.e.*, *outliers*), excluyéndolos de los análisis correspondientes. En todos los casos, se corroboraron los supuestos de homogeneidad de varianzas (prueba de Levene) y de normalidad de los residuos (métodos gráficos). Teniendo en cuenta el carácter exploratorio de este estudio, no se tomaron en cuenta las pequeñas desviaciones respecto de los supuestos de tales análisis, tal como sugieren Sokal y Rohlf (1969) y Zar (1999). Por último, con el fin de efectuar comparaciones *a posteriori* del análisis de varianza, se efectuó la prueba LSD (*Least Significant Different*) de Fisher. Debido a la naturaleza exploratoria de este trabajo, el valor de  $\alpha$  utilizado en los diferentes análisis fue de 0,05.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### a) Tamaño

El ANOVA de dos factores (sexo y grupo geográfico) para la variable FLM se efectuó excluyendo del análisis al grupo Sur, ya que el sexo femenino presentaba un solo caso. Este análisis mostró diferencias significativas para ambos factores ( $p < 0,001$  y  $p < 0,05$ , respectivamente). Las muestras del Norte y las del Centro pre-

sentan diferencias significativas entre los sexos ( $p < 0,000$ ), no así en el caso de Tierra del Fuego, indicando la ausencia de dimorfismo sexual en este grupo (Figura 1A). Cuando se considera únicamente a los individuos masculinos ( $n = 54$ ), se observa que la media de la variable FLM del grupo Tierra del Fuego es significativamente menor a las de todos los demás grupos ( $p < 0,001$ ) y que, a su vez, el grupo Norte se diferencia del Centro pero no del Sur (Figura 1B).

El *prox*y de tamaño corporal analizado, la FLM, muestra un aumento significativo entre los grupos Norte y Centro, aunque no entre este último grupo y el Sur.

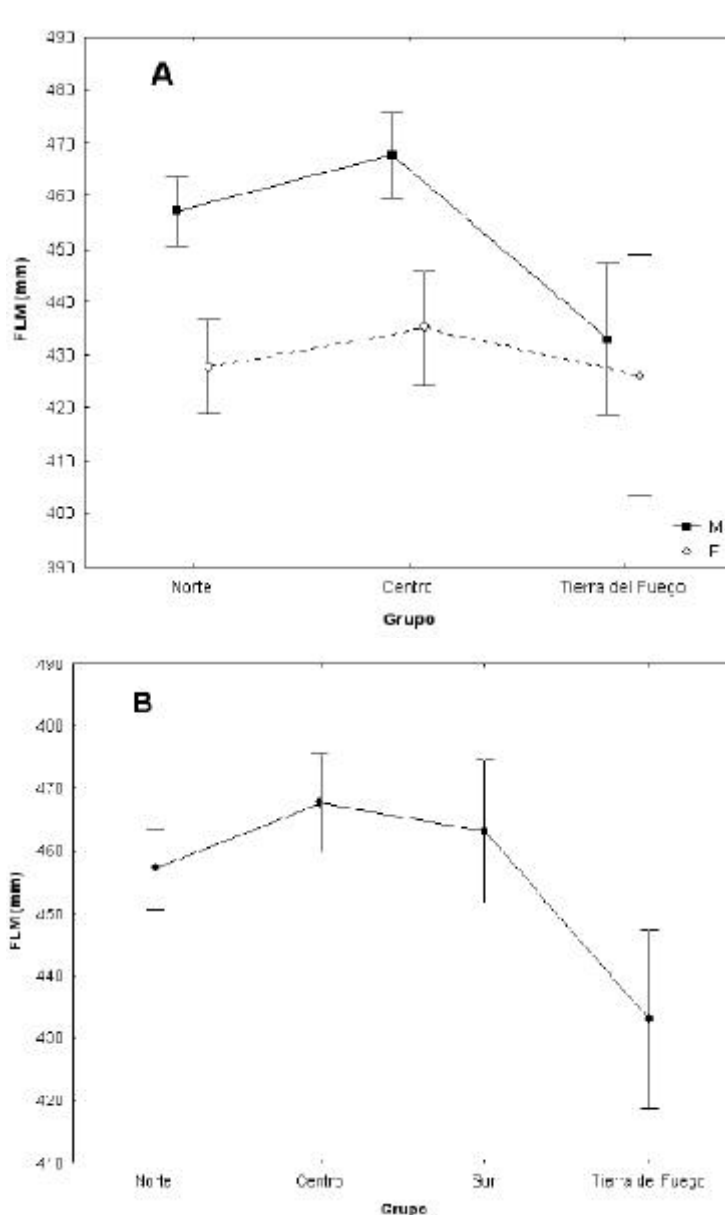


Figura 1. A) distribución de los tamaños de la longitud máxima del fémur (FLM) por grupo y por sexo (el grupo Sur no se compara por disponer sólo de un caso asignable al sexo femenino); B) distribución de los tamaños de la longitud máxima del fémur (FLM) de los individuos masculinos por grupo. Las barras de error representan la media  $\pm$  2 D.S.

Esta variación puede ser considerada como un caso particular de variación clinal escalonada (Thorpe 1985). Como ya se señalara, una clina es un gradiente espacial en la expresión de un carácter que se produce por selección diferencial, balanceada por flujo génico. Cuando el flujo génico es intenso, la variación clinal es suave, pero cuando el flujo es bajo, la variación clinal tiende a ser escalonada. En especies con niveles de vagilidad (*i.e.*, capacidad de movimiento) altos como los humanos, es esperable una cierta homogeneización espacial de la variación fenotípica dentro de determinadas zonas geográficas donde se superponen los rangos de acción habituales de los miembros de una población. En las zonas de transición entre poblaciones pueden producirse saltos en los valores de una variable que se encuentre bajo presión selectiva, produciendo el patrón clinal escalonado. En este sentido, es probable que los niveles de flujo génico hayan sido mayores entre los grupos Centro y Sur, que entre estos y el Norte y Tierra del Fuego. La muestra de Tierra del Fuego manifiesta un marcado decrecimiento en el valor medio de la FLM respecto de lo observado en el grupo Sur, que se encuentra en la misma franja latitudinal pero en la margen opuesta del Estrecho de Magallanes. Esta muestra presenta, además, una reducción estadísticamente significativa en el dimorfismo sexual debido a un decrecimiento relativo del fémur de los individuos masculinos respecto de los femeninos. Esto resulta similar al patrón observado en poblaciones contemporáneas y en muestras arqueológicas bajo condiciones de estrés ambiental (Baffi y Cocilovo 1989; Stini 1969). El mismo se explica por la menor capacidad de amortiguación fisiológica de los individuos masculinos ante distintos factores, principalmente de naturaleza nutricional, y por la mejor canalización del crecimiento observado en las mujeres (Pucciarelli *et al.* 1993). La diferencia significativa en tamaño observada entre Tierra del Fuego y las demás muestras podría estar, a su vez, en relación con un factor poco estudiado en poblaciones humanas, pero con un creciente cuerpo de evidencia referido a otros *taxa* de mamíferos: la insularidad. En ambientes insulares, las especies o las poblaciones de una especie generalmente difieren de sus contrapartes continentales en términos del tamaño corporal (Brown *et al.* 1993; Grant 1998). Recientemente, Marquet y Taper (1998) observaron que en las islas, el tamaño de los mamíferos que se encuentran en la cima de cada nivel trófico disminuye en relación con los decrementos en la superficie habitable, sugiriendo que el tamaño corporal máximo está determinado por la cantidad de rangos de acción que caben dentro de

un área de hábitat determinada (Burness *et al.* 2001). En particular, se ha demostrado que los mamíferos que en áreas continentales presentan tamaños corporales mayores a 100 g tienden, en ambientes insulares, a la reducción en el tamaño corporal e, incluso, al enanismo (Lomolino 1985; ver Brown *et al.* 2004 para un ejemplo extremo en el género *Homo*). Todo esto sugiere que el tamaño de las especies depende de diferentes variables, relacionadas con los requerimientos nutricionales y con la densidad de población, tales como el nivel trófico y la tasa metabólica (Burness *et al.* 2001). En el caso de Tierra del Fuego, la muestra disponible es aún escasa, lo cual impide extraer mayores conclusiones a este respecto, pero la tendencia observada ciertamente merecerá ser examinada con mayor profundidad en el futuro. En este sentido, se considera que la información morfométrica que se está generando en el sur de Patagonia continental y en Tierra del Fuego referida al guanaco, la especie herbívora actual de mayor tamaño corporal en la región (L'Heureux 2005), permitirá discutir este problema sobre una base empírica más amplia y a nivel interespecífico.

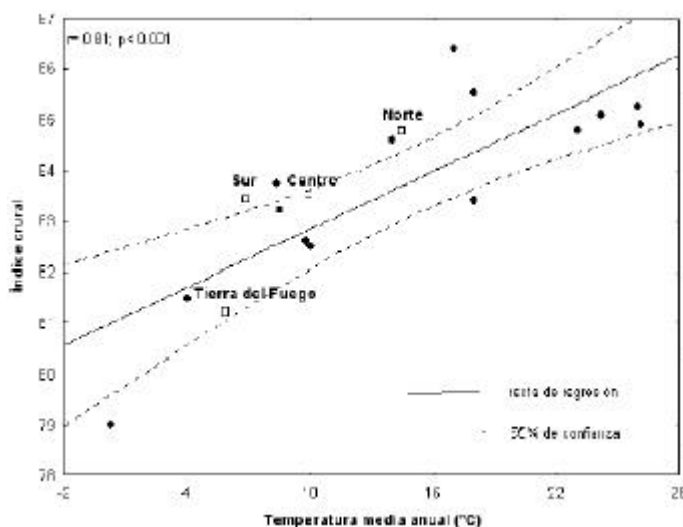
### **b) Proporciones**

El ANOVA simple demostró la ausencia de diferencias significativas entre grupos en el caso del índice braquial y de diferencias significativas ( $p < 0,01$ ) en el índice crural. Las comparaciones múltiples (análisis *a posteriori* con LSD) muestran que, para el índice braquial, existen diferencias significativas entre los grupos Norte y Centro ( $p < 0,05$ ), mientras que para el índice crural los grupos significativamente distintos son el Norte respecto del Centro ( $p < 0,05$ ) y Tierra del Fuego respecto de todos los demás ( $p < 0,05$  para Sur,  $p < 0,005$  para Centro y  $p < 0,000$  para el Norte). El análisis de correlación entre los índices efectuado sobre una base individual, muestra una baja pero significativa correlación positiva, con una gran dispersión de casos alrededor de la recta de ajuste ( $n = 47$ ;  $r = 0,40$ ;  $p < 0,01$ ). Cuando se analizan los valores medios de los índices para los cuatro grupos, la correlación es relativamente alta ( $r = 0,79$ ), aunque no significativa.

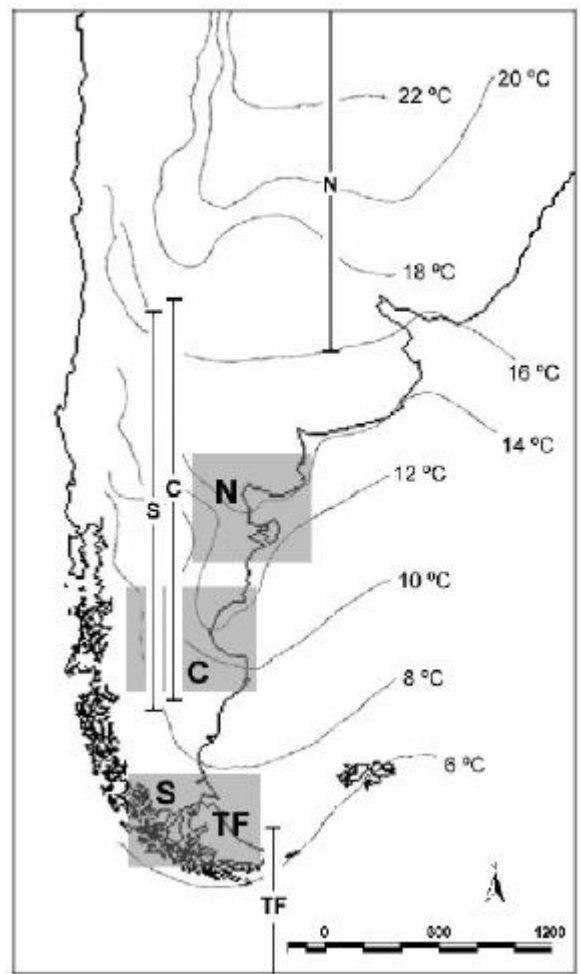
Con respecto a las proporciones de los miembros, los individuos masculinos y femeninos dentro de cada grupo no presentan diferencias significativas entre sí, lo cual estaría indicando que, independientemente del dimorfismo existente a nivel del tamaño absoluto (al menos en los grupos Norte y Centro), sobre ambos

sexos habrían operado las mismas presiones selectivas en relación con la longitud relativa de los segmentos principales de las extremidades. De los dos índices considerados, el crural es el que presenta un patrón de variación geográfica más claro. La Figura 2 muestra la posición de los cuatro grupos dentro de un diagrama de dispersión bidimensional, cuyos ejes son la temperatura media anual (variable independiente) y el valor medio del índice crural (variable dependiente) y donde los puntos representan la posición de 14 muestras procedentes de distintas partes del mundo, recopiladas por Stringer y Gamble (1996). El coeficiente  $r$  de correlación, calculado sin considerar a las muestras de Patagonia y de Tierra del Fuego (al igual que la recta de ajuste y los límites de confianza del 95%), es de 0,81 ( $p < 0,001$ ). Esta figura muestra que los valores medios del índice crural de los grupos Centro y Tierra del Fuego se encuentran dentro de lo esperado en relación con la temperatura media anual actual correspondiente a su localización geográfica promedio. Los grupos Norte y Sur, en cambio, se encuentran por fuera del límite superior de la banda del 95% alrededor de la recta de ajuste, indicando una discrepancia entre el valor medio del índice y la temperatura media anual correspondiente. En ambos casos, el índice crural medio observado es más alto que el esperado. La similitud observada entre Centro y Sur en vinculación con la FLM, tiene su paralelo en la virtual identidad en los valores medios del índice crural en ambos grupos.

La Figura 3 es un mapa que representa la posición geográfica de las muestras correspondientes a los cuatro



**Figura 2.** Diagrama de dispersión que muestra la correlación entre la temperatura media anual y la media del índice crural para 14 muestras de distribución mundial (círculos rellenos; datos extraídos de Stringer y Gamble 1996). Los datos de Patagonia continental y Tierra del Fuego (cuadrados vacíos) están superpuestos y no fueron utilizados para calcular ni el valor de  $r$  ni la recta de ajuste.



**Figura 3.** Posición geográfica de las muestras correspondientes a los cuatro grupos (rectángulos grises) en relación con las isotermas de las temperaturas medias anuales actuales y las barras de error que indican la posición esperada de cada conjunto en función de la relación entre el índice crural y la temperatura media anual.

tro grupos (rectángulos grises) en relación con las isotermas de las temperaturas medias anuales actuales y las barras de error que indican la posición esperada de cada conjunto, establecida en función de la relación entre el índice crural y la temperatura media anual graficada en la Figura 2. Se observa un defasaje generalizado, en las muestras de Patagonia continental, entre la posición esperada y la predicha en función del valor medio del índice. En efecto, las muestras ocupan una posición más austral que la esperada. Sin embargo, esta incongruencia espacial es mucho más evidente en el caso del grupo Norte. El índice crural de este grupo corresponde a un rango de temperaturas medias anuales situado entre aproximadamente 16°C y 25°C, que en la actualidad se encuentra en el norte de la región pampeana y en la región chaqueña. Se desconoce



qué tan representativas son las isotermas actuales en relación con el promedio y los desvíos de las temperaturas medias anuales de los últimos 2.500 años, en el que se sucedieron tantos eventos con picos más cálidos que el actual (*e.g.*, Anomalía Climática Medieval), como más fríos (*e.g.*, Pequeña Edad del Hielo). De cualquier modo, el índice crural medio del grupo Norte indica una probable adaptación a condiciones climáticas muy diferentes de las imperantes en la actualidad, y casi seguramente durante la mayor parte del Holoceno tardío, en esa región. Bajo estas condiciones, la hipótesis de un establecimiento relativamente reciente de esa población en el área, producto ya sea de una migración a larga distancia, de una expansión geográfica desde un centro de dispersión localizado en las tierras bajas situadas más al norte o de un intenso flujo génico dado por múltiples movimientos migratorios de corto y mediano rango, necesita ser evaluada con mayor detenimiento. En primer lugar, es necesario señalar que el tiempo de permanencia mínimo requerido en una zona climática distinta de la de origen para que se observe un cambio apreciable en las proporciones corporales, no resulta fácil de estimar por el momento. Como ya se ha señalado, distintas evidencias indican que la forma corporal posee un fuerte control genético y una plasticidad fenotípica limitada. Holliday y Falsetti (1999: 927) citan el ejemplo de los afroamericanos quienes, a pesar de vivir en un ambiente templado y de haberse entrecruzado con individuos de origen europeo, presentan una forma corporal significativamente diferente a estos, con proporciones similares a aquellas que son características en las poblaciones africanas de las cuales derivan sus ancestros. Stringer y Gamble (1996), por su parte, señalan el ejemplo inverso, el de poblaciones de origen europeo que viven en Sudáfrica y conservan, después de muchas generaciones (en este caso, probablemente con menores niveles de flujo génico), la forma corporal característica de las poblaciones del norte de Europa de las cuales descienden. Esta evidencia sugiere que, a pesar de la existencia de un limitado flujo génico entre poblaciones morfológicamente disímiles, las proporciones corporales tienden a mantenerse estables, al menos durante unos pocos cientos de años. Al mismo tiempo, resulta razonable pensar que una selección de tipo direccional que tienda a modificar el patrón morfológico en relación con condiciones climáticas locales, puede requerir de varios cientos, o incluso de miles de años, para producir efectos apreciables y, sobre todo detectables, a través del estudio de muestras pequeñas.

No obstante la dificultad de precisar un tiempo probable de migración o de expansión geográfica de una hipotética población originada o diferenciada en una zona geográfica distinta situada más al norte, resulta importante señalar que existen evidencias de carácter genético y morfológico que apoyarían, al menos parcialmente, esta interpretación. Carnese (2003) efectuó una comparación entre la diversidad genética a nivel proteico, nuclear (ADNn) y mitocondrial (ADNmt) de poblaciones del Chaco (wichi, toba y chorote) y del norte de Patagonia (mapuche y tehuelche). La variabilidad genética intrapoblacional varió del 91% al 99%, mientras que el porcentaje de diferenciación genética interpoblacional (Gst') se incrementó desde el nivel proteico al molecular (proteico: Gst' = 3,6%; ADNn: Gst' = 6,0% y ADNmt: Gst' = 10%). Al comparar los datos de los aborígenes argentinos (AA) con otras poblaciones indígenas sudamericanas (IS), se observaron similares valores de Gst' a nivel proteico (AA: Gst' = 3,6%, IS: Gst' = 3,0%-6,0%) y más bajos a nivel nuclear (AA: Gst' = 6,0%, IS: Gst' = 11%-13%) y mitocondrial (AA: Gst' = 8%, IS: Gst' = 26%-36%). En conjunto, los valores de Gst' hallados en aborígenes argentinos, al menos entre grupos del Chaco y del norte de Patagonia, son los más bajos encontrados en Sudamérica, lo cual es interpretado por Carnese (2003:22) como resultado de la existencia de un intenso flujo génico entre los habitantes del norte y del sur del país. La evidencia morfológica disponible tiende a señalar la existencia de relaciones, a nivel craneofacial, entre las muestras del NE de Patagonia (San Blas, Isla Gama, valle inferior de los ríos Chubut y Río Negro) con muestras de la cuenca del río Paraná (Isla Los Marinos y Delta) (Cocilovo y Di Rienzo 1984-1985), del sur de la provincia de Buenos Aires (Barrientos y Perez 2002, 2004) y del centro-oeste de Argentina -sur de Mendoza- (Barrientos *et al.* 2005). Es importante aclarar que todos estos estudios se han basado, al menos parcialmente, en las mismas muestras consideradas en este trabajo.

### **c) Interpretación biogeográfica**

Considerados en conjunto, los resultados obtenidos indican la existencia de un patrón de variación fenotípica postcraneal que resulta inteligible en términos biogeográficos amplios. En sentido latitudinal, esta variación tiende a seguir las predicciones de la regla de Allen (1877) pero no la de Bergmann (1847), lo cual refleja la complejidad de las relaciones existentes entre las distintas fuerzas, algunas de ellas de sentido

opuesto, que controlan los diferentes aspectos de la forma de un organismo. En este trabajo, un claro ejemplo lo constituye la muestra de Tierra del Fuego. El tamaño y la forma corporal de los fueguinos parece ser un compromiso entre las necesidades de conservación del calor impuestas por las duras condiciones climáticas imperantes en la isla -fuertes vientos, frío y lluvias frecuentes- (Hernández, Lalueza y García-Moro 1997), la resistencia frente al riesgo de hambre y malnutrición bajo condiciones que requieren del mantenimiento de altas tasas metabólicas y la limitación del hábitat y de los rangos de acción en un ambiente de baja biodiversidad relativa y limitada disponibilidad de recursos.

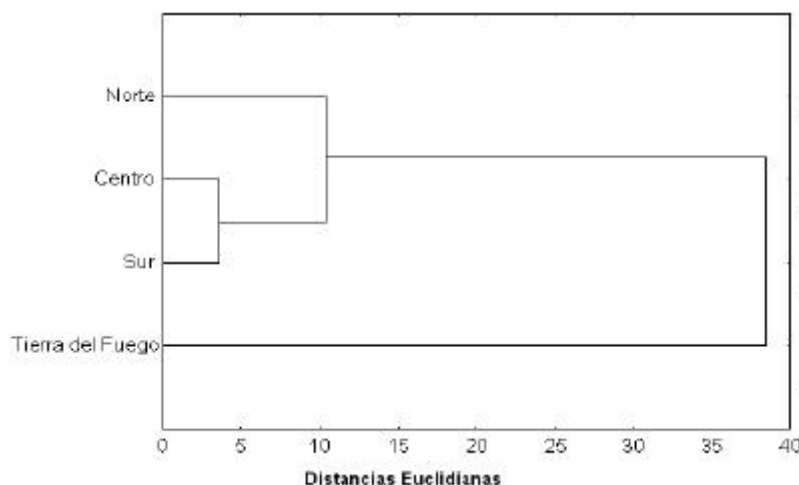
La adaptación climática parece explicar gran parte de la variación encontrada a nivel de la muestra total, aunque resulta necesario tener en cuenta que otros factores tales como los niveles de flujo génico entre poblaciones, pueden oscurecer parcialmente las relaciones entre clima y morfología. La Figura 4 es un dendrograma (método de Ward, distancias euclidianas) que expresa las relaciones biológicas existente entre los cuatro grupos analizados en función de las tres variables discutidas en este trabajo (índices crural y braquial y FLM). Se observa una clara identidad entre las muestras de los grupos Centro y Sur, que se vinculan entre sí a 3,6 unidades de distancia. El otro miembro del conglomerado, el grupo Norte, se une a 10,4 unidades, mientras que Tierra del Fuego conforma un grupo aparte, cuya vinculación con las demás muestras se verifica a 38,4 unidades de distancia. Estos resultados pueden ser interpretados como indicadores de un alto nivel de flujo génico entre los grupos Centro y Sur, que justificaría su inclusión en una única población (ver, asimismo, Cocilovo y Guichón 1991). El flujo génico

entre esta población y la del norte de Patagonia parece ser menor y prácticamente nulo respecto de la de Tierra del Fuego.

A modo de síntesis, puede decirse que la variación morfológica postcraneal observada en Patagonia continental y Tierra del Fuego es factible de ser explicada por la convergencia de diferentes procesos y factores, tales como: a) adaptación climática local, principalmente en relación con las proporciones de las extremidades inferiores de los habitantes del centro y sur de Patagonia continental y Tierra del Fuego y, en menor medida, con el tamaño corporal (sólo en el caso de los grupos Centro y Sur); b) migraciones de mediano y largo rango, que explicarían la posición geográfica aparentemente anómala de las muestras del norte de Patagonia en relación con los valores del índice crural; y c) aislamiento e insularidad, que explicarían la particular conformación corporal de los habitantes del interior de la Isla Grande de Tierra del Fuego, caracterizada por la ausencia de dimorfismo sexual y por un menor tamaño en relación con muestras continentales situadas a igual latitud.

## CONSIDERACIONES FINALES

El enfoque adoptado por este trabajo ha sido, principalmente, de naturaleza exploratoria. En particular, se ha intentado establecer si el registro biológico humano de Patagonia continental y de Tierra del Fuego se ajusta a las expectativas generales derivadas de enunciados biogeográficos -en rigor, generalizaciones empíricas- que establecen relaciones más o menos precisas entre la variación latitudinal del clima y los patrones



**Figura 4.** Dendrograma que expresa las relaciones entre los cuatro grupos establecidas en base a la FLM y a los índices crural y braquial (método de Ward, distancias euclidianas).

de distribución geográfica de la variación fenotípica. Los resultados obtenidos, más allá de confirmar o no la existencia de algún grado de ajuste entre lo observado y lo esperado según tales enunciados, son importantes porque plantean nuevos problemas que requieren la integración de diferentes líneas de evidencia. Para abordarlos, resultará necesario, por un lado, aumentar la información cronológica, los tamaños muestrales y la cantidad de variables analizadas con el fin de proporcionar mayor solidez a las interpretaciones de los datos y, por el

otro, eliminar a través de la observación directa fuentes potenciales de variación no deseada, tales como el error interobservador, que no ha podido ser controlado en este estudio. Asimismo un aspecto importante será establecer la covariación entre el tamaño y la robustez ósea, un rasgo que a nivel craneofacial al menos, también presenta en Patagonia continental una fuerte correlación con la latitud (Gonzalez *et al.* 2005). Finalmente, en relación con la evidencia arqueológica, la exploración desde una perspectiva biogeográfica de potenciales indicadores de interacción dentro y entre poblaciones (*e.g.*, materias primas, tipos artefactuales, rasgos estilísticos), que ya ha comenzado (ver, por ejemplo Franco *et al.* 2005), resultará crítica para evaluar la covariación entre variación biológica y cultural, un problema que permanece controvertido y, por sobre todo elusivo, hasta el presente.

### Agradecimientos

A Ivan Perez y Rafael Goñi por sus valiosos comentarios. El presente trabajo se realizó con fondos del Subsidio de Inicio de Carrera N° 14116-111 de Fundación Antorchas otorgado a uno de los autores (G. B.).

### REFERENCIAS CITADAS

- Allen, J. A.  
1877 The influence of physical conditions on the genesis of species. *Radical Review* 1: 108-140.
- Baffi, E. I. y J. A. Cocilovo  
1989 Evaluación del impacto ambiental en una población prehistórica: El caso de las Pirguas, Salta, Argentina. *Revista de Antropología* 8: 39-43.
- Barrientos, G. y M. Béguelin  
2001 Biometría del esqueleto postcraneal en muestras del Holoceno tardío de la cuenca del Lago Salitroso (Provincia de Santa Cruz). *Revista Argentina de Antropología Biológica* 3 (2): 101.
- Barrientos, G. y S. I. Perez.  
2002 La dinámica del poblamiento humano del Sudeste de la Región Pampeana durante el Holoceno. *Intersecciones en Antropología* 3: 41-54.  
2004 La expansión y dispersión de poblaciones del norte de Patagonia durante el Holoceno tardío: evidencia arqueológica y modelo explicativo. En *Contra Viento y Marea. Arqueología de Patagonia*, editado por T. Civalero, P. Fernández y G. Guraieb, pp. 179-195. Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano y Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires.
- 2005 Was there a population replacement during the late middle Holocene in the southeastern Pampas of Argentina? Discussing its archaeological evidence and its paleoecological basis. *Quaternary International* 132: 95-105.
- Barrientos G., S. Perez, V. Bernal, P. González, M. Béguelin y M. Del Papa  
2005 Changing views about the local evolution of human populations in the southeastern pampas of Argentina during the Holocene. En *Proceedings of the 5th Annual BABAO Conference*, editado por S. Zakrzewski y M. Clegg, pp. 93-104. BAR International Series 1383, Oxford.
- Bergmann, C.  
1847 Ueber die Verhältnisse der Warmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien* 3: 595-708.
- Bernal, V.  
2003 Variabilidad morfométrica dental en muestras arqueológicas tardías del Sudeste de la Región Pampeana y Noreste de Patagonia. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 5(1): 58.
- Bindon, J. R. y P. T. Baker  
1997 Bergman's rule and the thrifty genotype. *American Journal of Physical Anthropology* 104: 201-210.
- Blackburn, T. M. y B. A. Hawkins  
2004 Bergmann's rule and the mammal fauna of northern North America. *Biological Journal of the Linnean Society* 81: 579-588.
- Brown, J. H. y M. V. Lomolino  
1998 *Biogeography*. 2da edición. Sinauer Associates, Sunderland.
- Brown, J. H., P. A. Marquet y M. L. Taper  
1993 Evolution of body size: Consequences of an energetic definition of fitness. *American Naturalist* 142: 574-584.
- Brown, P., T. Sutikna, M. Morwood, R. Soejono, Jatmiko, E. Wayhu Saptomo y Rokus Awe Due  
2004 A new small-bodied hominin from the late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature* 431: 1055-1061.
- Buikstra, J. y D. Ubelaker  
1994 *Standards for data collection from human skeletal remains*. Archaeological Survey Research Series 44, Arkansas.
- Burness, G. P., J. Diamond y T. F. Flannery  
2001 Dinosaurs dragons, and dwarfs: The evolution of maximal body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 518-523.

- Carnese, F. R.  
2003 Estado actual del conocimiento de la biología de grupos aborígenes de la Argentina. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 5(1): 22.
- Corrucini, R. S.  
1987 Shape in morphometrics: Comparative Analyses. *American Journal of Physical Anthropology* 73: 289-303.
- Cocilovo, J. y J. Di Rienzo  
1984-1985 Modelo biológico del poblamiento prehispánico argentino. Correlación fenético-espacial. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología XVI* (N.S.): 119-135.
- Cocilovo, J. y R. Guichón  
1991 La variación geográfica y el proceso de microdiferenciación de las poblaciones aborígenes de Patagonia Austral y Tierra del Fuego. Trabajo presentado al Simposio Los sistemas naturales subantárticos y su ocupación humana, Madrid. MS.
- Delcourt, H. R. y P. A. Delcourt  
1988 Quaternary landscape ecology: Relevant scales in space and time. *Landscape Ecology* 2: 23-44.
- Darroch, J. y J. Mosimann  
1985 Canonical and principal component of shape. *BiométriKa* 72: 241-252.
- Del Papa, M.  
2005 Afinidades biológicas entre muestras tardías del norte de Patagonia y regiones vecinas establecidas mediante rasgos no métricos craneofaciales. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 7(1): 112.
- Franco, N. V., M. Cardillo y L. A. Borrero  
2005 Una primera aproximación a la variabilidad presente en las puntas denominadas "Bird IV". *Werken* 6: 81-95.
- Friess, M., L. F. Marcus, D. P. Reddy y E. Delson  
2002 The use of 3D laser scanning techniques for the morphometric analysis of human facial shape variation. En *Three-Dimensional Imaging in Paleoanthropology and Prehistoric Archaeology*, editado por B. Mafart y H. Delingette, pp. 31-35. BAR International Series 1049, Oxford.
- Gabrys Alexson, R. y C. P. Kemnitz  
2005 GEOG 481, SPECIAL TOPIC: Human Biogeography (4 cr) Print-based & Online Course. Cross-listed with Biol 481. <http://www2.uwsuper.edu/cee/DLC/COURSES/Geog/> (20 junio 2005).
- Gómez Otero, J. y S. Dahinten  
1997-1998 Costumbres funerarias y esqueletos humanos: variabilidad y doblamiento en la costa Nordeste de la Provincia del Chubut (Patagonia Argentina) *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología XXII-XXIII* (N.S.): 101-124.
- González, P. N., V. Bernal y S. I. Perez  
2005 Robustez craneofacial en cazadores-recolectores del Holoceno tardío de Patagonia: un análisis de morfometría geométrica. Trabajo presentado al 14 Congreso Internacional de la Sociedad Española de Antropología Física, Murcia. MS.
- Goñi, R. y G. Barrientos  
2000 Estudio de chenques en el Lago Salitroso, Provincia de Santa Cruz. En *Desde el País de Los Gigantes. Perspectivas Arqueológicas en Patagonia*, Tomo 1, pp. 161-175. Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Río Gallegos.  
2004 Poblamiento tardío y movilidad en la cuenca del lago Salitroso. En *Contra Viento y Marea. Arqueología de Patagonia*, editado por T. Civalero, P. Fernández y G. Guraieb, pp. 313-324. Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano y Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires.
- Goñi, R., G. Barrientos y G. Cassiodoro  
2000-2002 Las condiciones previas a la extinción de las poblaciones humanas del sur de Patagonia: una discusión a partir del análisis de la estructura del registro arqueológico de la cuenca del Lago Salitroso. *Cuadernos del Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano* 19: 249-266.
- Grant, P. R. (editor)  
1998 *Evolution on Islands*. Oxford University Press, Oxford.
- Hernández, M., C. Lalueza y C. García-Moro  
1997 Fuegian cranial morphology: The adaptation to a cold, harsh environment. *American Journal of Physical Anthropology* 103: 103-117.
- Hernández, M., C. García-Moro y C. Lalueza  
1997 Antropometría del esqueleto postcranial de los Aonikenk. *Anales del Instituto de la Patagonia* (Serie Ciencias Humanas) 25: 35-44.
- Holliday, T. W.  
1997 Postcranial evidence of cold adaptation in European Neanderthal. *American Journal of Physical Anthropology* 104: 245-258.  
1999 Brachial and crural indices of European Late Upper Paleolithic and Mesolithic humans. *Journal of Human Evolution* 36: 549-566.
- Holliday, T. W. y A. B. Falsetti  
1999 A new method for discriminating African-American from European-American skeletons using postcranial osteometrics reflective of body shape. *Journal of Forensic Science* 44: 926-930.
- Jantz, R. L., D. R. Hunt, A. B. Falsetti y P. J. Key  
1992 Variation among North Amerindians: Analysis of Boas's anthropometric data. *Human Biology* 64: 435-461.

- Jantz, R. L. y L. M. Jantz  
2000 Secular change in craniofacial morphology. *American Journal of Human Biology* 12: 327-338.
- Katzmarzyk, P. T. y W. R. Leonard  
1998 Climatic influences on human body size and proportions: ecological adaptations and secular trends. *American Journal of Physical Anthropology* 106: 483-503.
- Lahr, M.  
1996 *The Evolution of Modern Human Cranial Diversity: A Study in Cranial Variation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lahr, M. y R. Foley  
1994 Multiple dispersals and modern human origins. *Evolutionary Anthropology* 3: 48-60.  
1998 Towards a theory of modern human origins: Geography, demography and diversity in recent human evolution. *Yearbook of Physical Anthropology* 41: 137-176.
- Lewin, R. y R. Foley  
2004 *Principles of Human Evolution*. 2da. edición. Blackwell Publishing, Oxford.
- L'Heureux, G. L.  
2005 Variación morfométrica en restos óseos de guanaco de sitios arqueológicos de Patagonia austral continental y de la Isla Grande de Tierra del Fuego. *Magallania* 33(1): 81-94.
- Livshits, G., A. Roset, K. Yakovenko, S. Trofimov y E. Kobylansky  
2002 Genetics of human body size and shape: body proportions and indices. *Annals of Human Biology* 3: 271-289.
- Lomolino, M. V.  
1985 Body size of mammals on islands: The island rule re-examined. *American Naturalist* 125: 310-316.
- Marlowe, F.  
2004 Martial residence among foragers. *Current Anthropology* 45: 277-284.
- Marquet P. A. y M. L. Taper  
1998 On size and area: Patterns in body size extremes across landmasses. *Evolutionary Ecology* 12: 127-139.
- Martin, R. y K. Saller  
1957 *Lehrbuch der Anthropologie Band 1*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Meiri, S. y T. Dayan  
2003 On the validity of Bergmann's rule. *Journal of Biogeography* 30: 331-351.
- Meiri, S., T. Dayan y D. Simberloff  
2004a Carnivores, biases and Bergmann's rule. *Journal of Biogeography* 30: 331-351.
- 2004b Biogeographical patterns in the western Palearctic: the fasting-endurance hypothesis and the status of Murphy's rule. *Journal of Biogeography* 31: 1-7.
- 2004c Body size of insular carnivores: Little support for the island rule. *American Naturalist* 163: 469-479.
- Morrone, J. J., D. Espinosa y J. Llorente  
1996 *Manual de Biogeografía Histórica*. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Mosimann, J. E.  
1970 Size allometry: Size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *Journal of the American Statistical Association* 65: 930-945.
- Mosimann, J. E. y F. C. James  
1979 New statistical methods for allometry with application to Florida red-winged blackbirds. *Evolution* 33: 444-459.
- Murphy, E. L.  
1985 Bergmann's rule, seasonality and geographic variation in body size of house sparrows. *Evolution* 39: 1327-1334.
- Newman, M. T.  
1953 The application of ecological rules to the racial anthropology of the aboriginal New World. *American Anthropologist* 55: 311-327.
- O'Rourke, D. H., A. Mobarry y B. K. Suárez  
1992 Patterns of genetic variation in Native America. *Human Biology* 64: 417-434.
- Patti de Martínez Soler, J. y C. Vayá  
1986 Estudio del esqueleto humano del Cerro Yanquenao, provincia del Chubut. En *Grabados Rupestres del Cerro Yanquenao en la Provincia del Chubut*, editado por C. J. Gradín. Publicación del Gobierno de la Provincia del Chubut, Rawson.
- Perez, S. I.  
2002 El poblamiento del Sudeste de la Región Pampeana: un análisis de morfometría geométrica. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología XXVII*: 133-176.
- Perez, S. I., M. Béguelin y M. C. Del Papa  
2004 Evaluación de relaciones biológicas regionales y extra regionales de muestras del N.O. de Santa Cruz. En *Contra Viento y Marea. Arqueología de Patagonia*, editado por T. Civalero, P. Fernández y G. Guraieb, pp. 347-359. Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano y Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires.
- Pucciarelli, H. M.  
1989 Contribución al concepto de Antropología Biológica. *Revista de Antropología* 7: 27-31.



- Pucciarelli, H. M., F. R. Carnese, L. V. Pinotti, L. M. Guimarey y A. S. Goicochea  
1993 Sexual dimorphism in schoolchildren of the Villa IAPI neighborhood (Quilmes, Buenos Aires, Argentina). *American Journal of Physical Anthropology* 92: 165-172.
- Roberts, D. F.  
1953 Body weight, race and climate. *American Journal of Physical Anthropology* 11: 533-558.
- Rosenberg, N., J. Pritchard, J. Weber, H. Cann, K. Kidd, L. Zhivotovsky y M. Feldman  
2002 Genetic structure of human populations. *Science* 298: 2381-2385.
- Ruff, C. B.  
1991 Climate and body shape in hominid evolution. *Journal of Human Evolution* 21: 81-105.  
1993 Climatic adaptation and hominid evolution: The thermoregulatory imperative. *Evolutionary Anthropology* 2: 53-60.  
1994 Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids. *Yearbook of Physical Anthropology* 37: 65-107.  
2000 Body size, body shape, and long bone strength in modern humans. *Journal of Human Evolution* 38: 269-290.
- Ruff, C. B. y A. Walker  
1993 Body size and body shape. En *The Nariokotome Homo Erectus skeleton*, editado por A. Walker y R. Leakey, pp. 234-265. Harvard University Press, Cambridge.
- Serre, D. y S. Pääbo  
2004 Evidence for gradients of human genetic diversity within and among continents. *Genome Research* 14: 1679-1685.
- Slatkin, M.  
1987 Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 236: 787-292.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf  
1969 *Biometry*. Freeman, San Francisco.
- Steele, D. G. y C. A. Bramblett  
1989 *The Anatomy and Biology of the Human Skeleton*. Texas A&M University Press, College Station.
- Stini, W. A.  
1969 Nutritional Stress and growth: Sex differences in adaptive response. *American Journal of Physical Anthropology* 31: 417-426.
- Stock, J. T.  
2002 *Climatic and Behavioral Influences on Postcranial Robusticity among Holocene Foragers*. Tesis Doctoral inédita. University of Toronto, Toronto.
- Stringer, C. y C. Gamble  
1996 *En Búsqueda de los Neandertales*. Crítica, Madrid.
- Thorpe, R. S.  
1985 Character number and the multivariate-analysis of simple patterns of geographic-variation - categorical or stepped clinal variation. *Systematic Zoology* 34: 127-139.
- Tishkoff, S. A. y K. Kidd  
2004 Implications of biogeography of human populations for 'race' and medicine. *Nature Genetics Supplement* 36: 21-27.
- Trinkaus, E.  
1981 Neanderthal limb proportions and cold adaptation. En *Aspects of Human Evolution*, editado por C. Stringer, pp. 187-224. Taylor and Francis, Londres.
- Zar, J. H.  
1999 *Biostatistical Analysis*. 4ta. edición Prentice Hall, Old Tappan.

