

TAMAÑO CORPORAL Y TEMPERATURA AMBIENTAL EN POBLACIONES CAZADORAS RECOLECTORAS DEL HOLOCENO TARDIO DE PAMPA Y PATAGONIA

Marien Béguelin*

División Antropología. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina

PALABRAS CLAVE tamaño corporal; clima; postcráneo; procesos evolutivos

RESUMEN El objetivo de este trabajo es describir los patrones de variación del tamaño corporal de las poblaciones del Holoceno tardío de Pampa y Patagonia Continental con el fin de discutir los procesos evolutivos que los habrían modelado. La hipótesis nula indica la acción de procesos evolutivos aleatorios y la alternativa plantea la acción de procesos no aleatorios, como la selección direccional o fenómenos de plasticidad fenotípica relacionados con la temperatura. Se combinaron métodos comparativos espaciales (correlación simple y partición de la variación) con aquellos derivados de la genética cuantitativa (análisis de tasa de divergencia). Asimismo, se evaluó la correspondencia con expectativas biológicas derivadas de estudios experimentales. Las dimensiones del fémur fueron utilizadas como proxies del tamaño a través de variables morfométricas tradicionales.

Los resultados indican un ajuste a un gradiente nortesur que se acopla al gradiente climático en el mismo sentido: a medida que aumenta la latitud, disminuye la temperatura y aumenta el tamaño, rechazando la hipótesis nula. Se explican las diferencias en tamaño principalmente por la interacción entre ambiente y espacio, interpretando un efecto común de ambas variables. El patrón descrito se ajusta a un modelo de aumento del tamaño, que implica una reducción de la pérdida de calor a partir de la disminución de la proporción superficie/volumen. Por lo tanto, la divergencia en el tamaño corporal con el clima podría explicarse como resultado de la selección direccional vinculada a las bajas temperaturas, incrementándose el tamaño medio de los individuos con la disminución de la temperatura. *Rev Arg Antrop Biol* 12(1):27-36, 2010.

KEY WORDS body size; climate; postcranial skeleton; evolutionary processes

ABSTRACT The goal of this work is to describe the patterns of body size variation in Late Holocene human populations of Pampa and Continental Patagonia in order to discuss the evolutionary processes which may have shaped them. The null hypothesis indicates that random evolutionary processes would explain this variation, while the alternative hypothesis refers to non-random processes, like directional selection or phenotypic plasticity, linked to temperature. Spatial comparative methods (simple correlation and variation partition analysis) were combined with those derived from quantitative genetics (divergence rate analysis). Also, the agreement between observed variation and biological expectations from experimental studies was evaluated. Femur dimensions were used as proxies of size through traditional morphometrics. The results suggest an adjustment to a

north-south gradient that couples a climatic gradient: higher latitudes are associated with lower temperatures and larger body sizes, rejecting the null hypothesis. Differences in size are mainly explained in terms of the interaction between environment and space; therefore, there is a common effect between both. The relevance of ecologic factors on body size divergence was corroborated after the results of divergence rate the analysis. The pattern fits a model of body size increase with the consequent reduction in the loss of heat due to a decrease in the surface area/volume ratio. In this way, divergence in body size with respect to climate could be explained as the result of directional selection associated with cold temperatures, so that the average size of individuals increased with lower temperatures. *Rev Arg Antrop Biol* 12(1):27-36, 2010.

Las poblaciones humanas modernas, desde su aparición, se han dispersado por el mundo colonizando gran parte de los ecosistemas y ocupando así ambientes muy diversos. A su vez, durante el Holoceno tardío se observan patrones fisiológicos y morfológicos variados, interpretados en muchos casos como consecuencia de la exposición a un amplio rango de

presiones ecológicas (Roberts, 1953; Schreider, 1964; Katzmarzyk y Leonard, 1998). La

Financiamiento: CONICET (Beca Doctoral de la autora)

*Correspondencia a: Marien Béguelin. Calle 115 N° 424 e/ 40 y 41. La Plata. Buenos Aires. Argentina. E-mail: mbe-guelin@fcnym.unlp.edu.ar

Recibido 18 Septiembre 2009; aceptado 25 Junio 2010

acción de estas presiones selectivas, entre otros factores, puede servir para comprender por qué *Homo sapiens* es una especie politépica tan diversa. Alternativamente estos patrones se pueden interpretar como resultado de la acción de procesos aleatorios (Relethford, 1994).

Una de las restricciones más importantes a la cual los humanos tuvieron que adaptarse es el estrés térmico (ver Katzmarzyk y Leonard, 1998 y referencias allí citadas). Para la mayoría de los organismos, la temperatura externa es una presión climática muy influyente. El cuerpo establece un equilibrio entre los ambientes interno y externo a través de mecanismos termorregulatorios (McNab, 1983; 1990). Un rasgo relevante al considerar estos mecanismos en los animales homeotermos es la cantidad de área de superficie disponible para la radiación de calor (Ruff, 1994). En climas fríos las especies y poblaciones tienden a mostrar un área de superficie reducida por unidad de masa corporal, por la cual el calor se puede liberar. Contrariamente, el ambiente externo cálido está asociado con mayor área de superficie por unidad de masa corporal para facilitar el intercambio de calor. Basándose en este principio, en el siglo XIX se formuló un modelo que describe cómo responde la morfología a la temperatura. Bergmann (1847) sugirió que en las especies de sangre caliente el tamaño corporal debería aumentar a medida que disminuyera la temperatura externa, dado que los organismos grandes tienen proporcionalmente menor superficie/masa comparada a la de un individuo pequeño.

En América la escasez de datos llevó a muchos autores a concluir que en el continente la variación en la morfología postcraneana era muy reducida con respecto a la observada en Europa, Asia y África, debido al corto período transcurrido desde su poblamiento (ca. 15.000 años AP, Holliday, 1995). Recientemente, Auerbach (2007) indicó que estas conclusiones pierden validez al examinar con mayor detalle la variación existente a lo largo del continente, donde la supuesta falta de variación responde más a la escasez de estudios de muestras de América que a la “falta de tiem-

po” para la expresión fenotípica de este tipo de adaptaciones.

Dadas las características del poblamiento en Sudamérica (*i.e.* alta diversificación biológica en ambiente con gran variación ecológica y en un período temporal relativamente breve) las poblaciones humanas proveen la oportunidad potencial para discernir los efectos del ambiente sobre el fenotipo y discutir los factores subyacentes. En Pampa y Patagonia en particular, sólo recientemente se han comenzado a realizar estudios sistemáticos tendientes al análisis y comprensión de la diversidad fenotípica que presentan las poblaciones humanas a nivel del postcráneo (Barrientos y Béguelin, 2001; Pearson y Millones, 2005; Béguelin y Barrientos, 2006; Béguelin, 2009a).

El objetivo de este trabajo es describir los patrones de variación del tamaño corporal de poblaciones humanas de Pampa y Patagonia Continental (ca. 33°-54° Latitud Sur), correspondientes al Holoceno tardío (ca. 4000 a 350 años cal. AP) y abordar el estudio de la relación entre el clima y esos patrones. Se plantea como hipótesis nula que si sólo procesos aleatorios, como la deriva génica, actuaron sobre la variación en tamaño corporal, es esperable que el grado de divergencia entre poblaciones sea una función del tamaño poblacional y del número de generaciones desde la divergencia (Lande, 1977; Lynch, 1990). Alternativamente, si la tasa de evolución morfológica entre poblaciones es mayor a la esperada por deriva genética implica que otros factores no-aleatorios (*e.g.* selección direccional, plasticidad fenotípica) habrían actuado acelerando la diversificación entre poblaciones (Lande, 1977; Lynch, 1990). Asimismo se espera que si la selección natural y/o la plasticidad fenotípica actuaron sobre la variación postcraneana, entonces la variación entre las poblaciones se asociará a la variación de la temperatura media anual como indicador del clima.

MATERIAL Y METODOS

Muestras

Las muestras analizadas en este trabajo con-

TAMAÑO CORPORAL EN CAZADORES RECOLECTORES

sisten en individuos adultos masculinos de grupos cazadores recolectores del Holoceno tardío (i.e. últimos 4.000 años cal. AP) de las regiones pampeana y patagónica. Esta cronología fue establecida en base a fechados radiocarbónicos directos, características de los restos (e.g. presencia de determinados tipos de deformaciones craneales) e información contextual (Béguelin, 2009a). Las muestras se agruparon considerando la cercanía geográfica y similitud de hábitat. Se incluyeron en este estudio solamente aquellos individuos pertenecientes a grupos de cazadores recolectores terrestres con el fin de mantener el modo de subsistencia relativamente constante. Su inclusión en esta categoría se realizó en base a información arqueológica (Politis y Madrid, 2001). Los datos sobre las muestras incluidas en los análisis se resumen en la Tabla 1, mientras que su ubicación geográfica se puede observar en la Figura 1.

Los individuos fueron asignados a la categoría adultos en base a la fusión de las epífisis del fémur. El sexo se determinó a partir

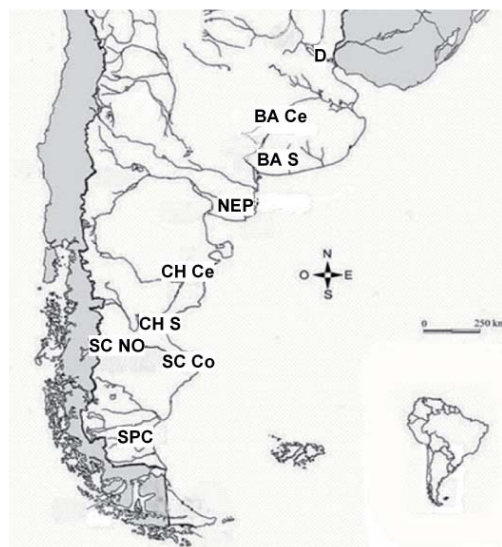


Fig. 1. Ubicación geográfica de las muestras (abreviaturas en Tabla 1).

de aspectos morfológicos y morfométricos de la pelvis, en los casos en que estaba disponible. A su vez, aquellos individuos cuyo sexo

TABLA 1. Muestras de individuos utilizados en este trabajo

Grupo	N	Institución
D	49	MLP; INAPL
BA Ce	19	MLP
BA S	13	MLP
NEP	34	MLP; INCUAPA, Museo "Gobernador Eugenio Tello"
CH Ce	70	MLP; Museo Regional Salesiano; Museo Regional Rada Tilly
CH S	27	MLP; Museo Regional Patagónico Profesor Antonio Garcés; Museo Regional Rada Tilly; Museo Regional Desiderio Torres
SC Co	11	MLP; Museo del Hombre y su Entorno
SC NO	9	INAPL
SPC	32	MLP; Museo Regional Rosa Novak; IMHICIHU; Museo Regional Provincial "Padre Manuel Jesús Molina"; Instituto de la Patagonia (Universidad de Magallanes, Chile)

N: tamaños muestrales. Grupos: D: Delta; BA Ce: Centro de Buenos Aires; BA S: Sur de Buenos Aires; NEP: Noreste de Patagonia (comprende individuos de San Blas, Isla Gama, Río Colorado y Este de Río Negro); CH Ce: Centro de Chubut (incluye dos individuos de la cordillera); CH S: Sur de Chubut; SC Co: Costa Norte de Santa Cruz; SC NO: Noroeste de Santa Cruz; SPC: Sur de Patagonia Continental. Instituciones: MLP: Museo de La Plata; INAPL: Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano, Buenos Aires; INCUAPA: Núcleo Consolidado de Investigaciones Arqueológicas y Paleontológicas del Cuaternario Pampeano, Olavaria; IMHICIHU: Instituto de Historia y Ciencias Humanas, Buenos Aires.

se determinó por la pelvis, fueron utilizados posteriormente para el cálculo de funciones discriminantes que se utilizaron para evaluar el sexo de los restantes individuos en base a medidas registradas en el fémur (Béguelin y Gonzalez, 2008).

Análisis morfométricos

Las dimensiones del fémur fueron utilizadas como proxies del tamaño (*i.e.* masa corporal y estatura) de los individuos estudiados. Si bien estos parámetros no pueden ser obtenidos directamente de especímenes arqueológicos, se ha mostrado que pueden ser estimados a partir de diferentes variables de los huesos largos (Raxter et al., 2006). Se puede citar como ejemplo de estimadores el diámetro de la cabeza del fémur (que está correlacionado con la masa corporal) y la longitud del fémur (que está correlacionada con la estatura de los individuos) (Trotter, 1970). La utilización de estas variables como proxies del tamaño permite trabajar con muestras mayores y sin los errores asociados con los métodos de estimación (Stock, 2002; Béguelin, 2009b).

El registro de variables morfométricas del fémur fue efectuado mediante técnicas de la morfometría tradicional (distancias lineales y perimetrales) siguiendo la metodología de Martin y Saller (1957) y las recomendaciones de Buikstra y Ubelaker (1994). Se midieron la longitud bicondílea (FLB), ancho epicondíleo (FAE), diámetro máximo de la cabeza (FDMC) y perímetro al medio de la diáfisis (FCM) sobre la pieza del lado izquierdo. En aquellos individuos en los cuales el lado izquierdo no estuvo presente, se utilizó la del lado derecho. Se emplearon, según los casos, calibre de corredera digital de 0,01 mm de precisión, calibre de ramas curvas analógico, cinta métrica y tabla osteométrica de 1 mm de precisión. Los valores perdidos fueron reemplazados por valores generados a partir de los valores presentes de otras variables a través del método de imputación múltiple (Schafer y Graham, 2002; Béguelin, 2009a)

Análisis estadístico

Con el fin de evaluar las hipótesis planteadas en este trabajo se emplearon las variables morfométricas, así como la suma y el primer componente principal (*i.e.* el componente que describe la variación en tamaño más la variación alométrica en forma) calculados a partir de las primeras.

El método de partición de la variación (Desdevises et al., 2003; Legendre y Legendre, 2003) fue utilizado para estudiar la relación entre la variación morfológica, geografía y temperatura media anual. Este método permitió separar la variación en las medidas usadas como proxies del tamaño en una porción puramente ecológica (a), una porción puramente debida a las relaciones evolutivas (c), una porción referida como “variación ambiental geográficamente estructurada” (b) y una cuarta porción no explicada (d) (Figura 2). La porción (b), denominada aquí como “VAGE” se interpreta como una parte de la variación que no puede asociarse únicamente a la geografía o a la ecología. La VAGE (b) se calculó, siguiendo a Legendre y Legendre (2003), como la suma de la variación explicada (r^2) por la geografía y aquella explicada por la ecología, menos la variación explicada por las dos. La porción asociada a la ecología (a) fue calculada como la variación explicada por la ecología menos la VAGE. La porción de la variación relacionada con la geografía (c) fue calculada como la variación explicada por la geografía menos la VAGE.

	Explicado por ecología		No explicado
	Explicado por geografía		
(a)	(b)	(c)	(d)

Fig. 2. Partición de la variación de una variable dependiente (línea gruesa horizontal) entre los componentes ecológico y geográfico. Referencias en el texto. Modificada de Desdevises y colaboradores (2003).

Finalmente se calculó la tasa de divergencia entre las muestras de los extremos de la

TAMAÑO CORPORAL EN CAZADORES RECOLECTORES

distribución geográfica usando el análisis Δ de Lynch (1990):

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

donde: $\text{var}_E(\ln z)$ y $\text{var}_D(\ln z)$ son los cuadrados medios dentro y entre grupos calculados para el logaritmo natural de las diferentes variables morfométricas estudiadas usando un modelo de ANOVA. t es la cantidad de generaciones medidas a lo largo de cada linaje. Se asumió un tiempo de divergencia entre poblaciones de 11.000 años (Steele y Politis, 2008). El intervalo de tiempo de una generación humana considerado fue de 28.55 años, siguiendo las estimaciones efectuadas por Fenner (2005) para cazadores recolectores. El valor Δ obtenido fue comparado con la expectativa de divergencia debida a factores neutrales dada por Lynch (1990; $\Delta_{min} = 0.0001$ y $\Delta_{max} = 0.01$). De acuerdo con este método, los valores de Δ comprendidos entre 0.0001 y 0.01 se asocian a procesos aleatorios (deriva génica).

RESULTADOS

Los valores promedio obtenidos para cada variable por muestra se presentan en la Tabla 2. Los análisis efectuados mostraron un patrón claro de asociación entre la latitud y la temperatura y todas las variables consideradas (Tabla 3). Se encontraron correlaciones estadísticamente significativas en todos los casos. Es importante mencionar que aquellas correlaciones con probabilidades estadísticamente significativas presentan, en su mayoría, elevados valores de r^2 (entre 0.49 y 0.82). Esto indica que la latitud y la temperatura explican entre el 50 y el 80% de la variación morfológica encontrada en las muestras.

TABLA 2. Tamaño muestral y medias por variables y muestras

GRUPO	N	FLB	FAE	FDMC	SUM	CP I
D	49	448,46	81,22	47,80	670,53	1,45
BA Ce	19	451,22	83,87	49,11	681,62	-0,18
BA S	13	449,11	83,28	47,02	674,26	0,84
NEP	34	444,54	82,97	48,27	669,34	0,90
CH Ce	70	450,14	83,00	48,98	673,93	0,65
CH S	27	458,52	84,39	50,16	691,38	-0,96
SC Co	11	454,45	83,33	50,54	688,23	-0,72
SC NO	9	466,50	83,92	49,49	692,90	-0,49
SPC	32	464,50	84,63	50,47	699,73	-1,50

TABLA 3. Valores de correlación (r y r^2) entre latitud y temperatura y las variables métricas del fémur

	Media	S	r	r ²	t	p
Latitud						
FLB	454,16	7,53	0,80	0,65	3,59	0,009*
FAE	83,40	1,01	0,74	0,55	2,95	0,022*
FDMC	49,09	1,22	0,83	0,69	3,92	0,006*
Suma	682,44	11,04	0,86	0,73	4,37	0,003*
CP I	-	-	-0,86	0,74	-4,45	0,003*
Temperatura						
FLB	454,16	7,53	-0,91	0,82	-5,64	0,001*
FAE	83,40	1,01	-0,74	0,55	-2,93	0,022*
FDMC	49,09	1,22	-0,70	0,49	-2,61	0,035*
Suma	682,44	11,04	-0,87	0,76	-4,67	0,002*
CP I	-	-	0,81	0,66	3,66	0,008*

Media: media aritmética, S: desvío estándar, t: valos del estadístico t con su correspondiente probabilidad p para la prueba de significación, *: estadísticamente significativa.

En las Figuras 3 y 4 se ilustra a modo de ejemplo, la dispersión de las medias muestrales para la longitud bicondílea y la suma de las variables respectivamente, con respecto a la latitud (a) y la temperatura (b).

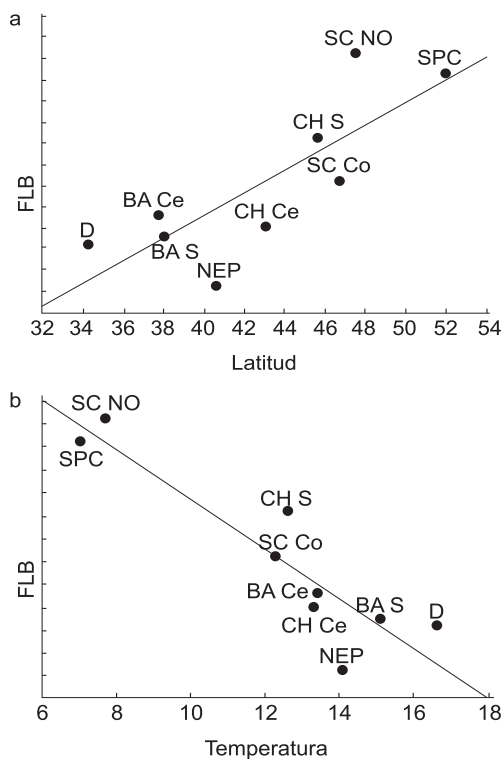


Fig. 3. Gráfico de dispersión de las medias muestrales. Longitud bicondílea contra latitud y temperatura. Las rectas de regresión por mínimos cuadrados se grafican para ilustrar el patrón.

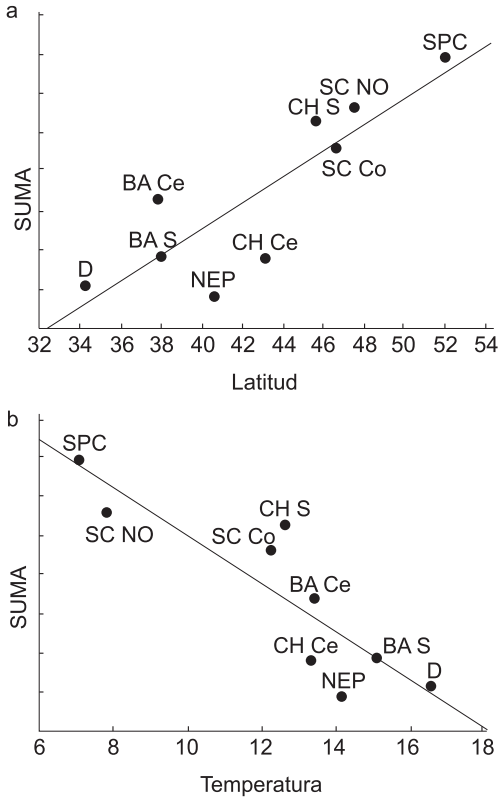


Fig. 4. Gráfico de dispersión de las medias muestrales. Suma contra latitud y temperatura. Las rectas de regresión por mínimos cuadrados se grafican para ilustrar el patrón.

El análisis de regresión parcial mostró que en el fémur de los individuos masculinos la mayor parte de la variación morfométrica (entre el 50 y 70% de la variación total) es debida al efecto común de las dos variables explicativas, analizadas en este trabajo (Tabla 4). Esto indica que un elevado porcentaje de variación

TABLA 4. Variación de la morfología del fémur particionada entre latitud y temperatura para cuantificar la variación ambiental geográficamente estructurada

Fémur	Explicada por		Explicada por		Total explicado
	latitud	VAGE	temperatura	No explicado	
FLB	0	67,0	15,0	18,0	82,0
FAE	1,9	51,1	4,0	43,0	57,0
FDMC	21,1	47,9	1,4	29,6	70,4
Suma	2,7	70,3	5,5	21,4	78,6
CP1	9,0	64,9	0,8	25,3	74,7

no pudo ser discernido entre la porción de la variación explicada únicamente por la latitud y la explicada únicamente por la temperatura. Estos valores también pueden ser interpretados como una interacción fuerte entre ambas variables -i.e. latitud y temperatura- para explicar la variación observada. Los valores de VAGE fueron particularmente elevados para la medida global de tamaño (Suma) y la longitud del fémur. Finalmente, el 21% de la variación de la cabeza del fémur (FDMC) fue explicada por la contribución única de latitud, mientras el 15% de la variación en la longitud bicondílea del fémur (FLB) fue explicada por la temperatura. El resto de las variables presentó valores muy bajos para la contribución única de las variables explicativas.

El análisis Δ de la tasa de divergencia, realizada sobre todas las variables del fémur presentó valores claramente mayores, que el valor máximo esperado por deriva génica para variables métricas esqueléticas de mamíferos en general y poblaciones humanas en particular [0.01 (Lynch, 1990)] (Figura 5). Todas las variables mostraron valores de Δ mayores al rango esperado por azar [0.01-0.0001 (Lynch, 1990)]. El diámetro máximo de la cabeza, la suma y el primer componente principal mostraron valores que duplicaron a los correspondientes a la longitud bicondílea y el ancho epicondíleo.

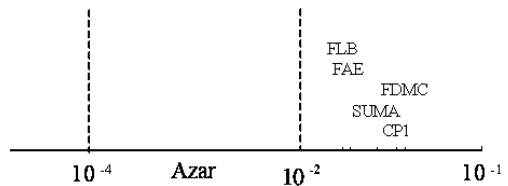


Fig. 5. Valores del Δ de la tasa de divergencia para los logaritmos naturales de las variables del fémur. Entre las líneas punteadas, valores esperados por azar según el modelo de Lynch (1990).

DISCUSION

Uno de los resultados más relevantes de este estudio es el hallazgo de un patrón claro de asociación entre el clima y el tamaño corporal

de las poblaciones de cazadores recolectores de Pampa y Patagonia. Debido a la estructuración espacial de la variación morfológica y climática en la región de estudio, se utilizó el método de partición de la variación para evaluar la incidencia relativa y/o conjunta del espacio [que mediría la probabilidad de que dos poblaciones sean similares por flujo génico o relación filogenética; Eller (1999); Roseman (2004); Bernal (2008); Bernal et al. (2010)] y el ambiente en el patrón de variación morfológica hallado en el esqueleto postcraneano. Estos métodos permitieron mostrar la existencia de asociación entre la variación en algunas de las variables del esqueleto postcraneano estudiadas y la temperatura y el espacio. En conjunto, los valores bajos encontrados para el componente de la variación vinculado exclusivamente al espacio o a la temperatura, permiten sugerir que los fenómenos ambientales no habrían actuado de manera independiente del espacio para modelar la divergencia morfológica entre las poblaciones de Pampa y Patagonia. Por el contrario, este análisis mostró que la variación ambiental está geográficamente estructurada, existiendo un efecto común de la temperatura y el espacio. Por lo tanto, ambas variables se encontraron asociadas entre sí y no fueron distinguibles en cuanto al efecto clinal producido en la variación del postcráneo. Particularmente, en nuestra región de estudio la dirección de poblamiento, la variación climática y el patrón de flujo génico están restringidos latitudinalmente por las características de la geografía y de la historia evolutiva de Pampa y Patagonia (Moraga et al., 2000; Bernal, 2008). En consecuencia, estos resultados no son concluyentes en función de las hipótesis planteadas en este estudio.

Una aproximación alternativa para evaluar las hipótesis enunciadas en este trabajo consistió en el empleo del análisis de tasa de divergencia derivada de los modelos de la genética cuantitativa (Lynch, 1990). Los valores del estadístico Δ de tasa de divergencia entre poblaciones de Pampa y Patagonia, obtenidos para el fémur de los individuos masculinos fueron superiores al valor máximo de la expectativa

de procesos aleatorios (*i.e.* deriva génica y mutación: 0,01) generados por Lynch (1990), a partir de datos experimentales y observacionales. Estos resultados sugieren que el patrón de variación morfológica observado en la región para este miembro, podría ser explicado en parte, por procesos no aleatorios como la selección direccional y la plasticidad fenotípica (Lynch, 1990; Lemos et al., 2001).

Se ha demostrado que un fuerte estrés producto de bajas temperaturas, interfiere en el crecimiento resultando en la reducción del tamaño final de los individuos (Riesenfeld, 1973; 1981; Serrat, 2007; Serrat et al., 2008). Por lo tanto, si la plasticidad fenotípica fuese el principal factor responsable de variación morfométrica postcraneana, sería esperable que el tamaño corporal medio de los individuos se redujera con la disminución de la temperatura como consecuencia del estrés metabólico que genera este factor. Sin embargo, las evidencias presentadas aquí no se ajustan a tales expectativas, ya que los mayores tamaños se observaron hacia los climas más fríos. En particular, los análisis de asociación mostraron correlaciones inversas, significativas y altas para todas las variables estudiadas, especialmente en aquellas altamente correlacionadas con el tamaño corporal como FDMC (masa corporal) y FLB (estatura). Estos resultados se contrapondrían con las expectativas derivadas de la acción de la plasticidad fenotípica.

Si el patrón de variación postcraneano en la región de estudio está relacionado con la acción de la selección direccional que favorecería el mayor tamaño corporal en climas fríos, sería esperable que el tamaño medio de los individuos se incrementara con la disminución de la temperatura. Como se mencionó anteriormente, los valores de correlación obtenidos indicaron que la masa corporal y la estatura de las poblaciones de Pampa y Patagonia se incrementaron con la reducción de la temperatura.

Varios estudios previos han alcanzado resultados parciales similares a los obtenidos en este trabajo. El análisis de las poblaciones del extremo sur de Patagonia (correspondientes

a los grupos etnográficos Aónikenk) realizado por Hernández et al. (1997) mostró que la estatura de las poblaciones del sur de Patagonia fue mayor que la de otras poblaciones de Sudamérica. Aunque ese estudio se restringió a las muestras del extremo sur de nuestra distribución muestral, sus resultados coinciden en general con los alcanzados en este trabajo. Otro estudio desarrollado por Pearson y Millones (2005) indicó que los valores de masa corporal, estimada a partir del ancho bi-ilíaco y estatura de las poblaciones de Tierra del Fuego (tanto grupos Selk'nam como Yámanas) se caracterizaron por un tamaño corporal semejante al de las poblaciones adaptadas al Artico en el hemisferio norte. Asimismo, un análisis a escala global efectuado por Stock (2006) en el que se incluye una muestra de Tierra del Fuego, también mostró que la robustez en los miembros se correlaciona negativamente con la temperatura, indicando que los grupos de climas fríos como los de Tierra del Fuego tienden a tener diáfisis más fuertes que aquellos de regiones cálidas. Finalmente, un trabajo desarrollado por Bernal et al. (2006) para muestras del sur de Sudamérica mostró que la robustez craneofacial en esta región estuvo relacionada directamente con la latitud, sugiriendo la influencia de la temperatura sobre la variación interpoblacional en estos rasgos.

CONCLUSIONES

Los resultados de este trabajo permiten rechazar la hipótesis que atribuye la variación morfométrica de las poblaciones de cazadores recolectores del Holoceno tardío de Pampa y Patagonia a procesos aleatorios (v.g. deriva génica) para variables asociadas al tamaño. Por lo tanto, es posible postular la acción de factores no aleatorios involucrados en el modelado de la divergencia interpoblacional en estas variables. Sin embargo, aunque las pruebas de correlación y de regresión parcial sugieren que la temperatura es un factor importante en la divergencia morfológica postcraneana, la estimación de la tasa de divergencia no permite establecer directamente si el patrón fue

causado por selección direccional, plasticidad fenotípica u otros factores no aleatorios. Dado que la acción de la plasticidad fenotípica produciría un patrón inverso al observado, se descarta como factor responsable de la variación encontrada. En consecuencia, se contempla la acción de la selección direccional en la estructuración del tamaño corporal de las poblaciones estudiadas. La diversificación en el tamaño corporal como resultado de la acción de la selección direccional habría sido un proceso rápido, considerando que la ocupación de la región desde el poblamiento inicial hasta el Holoceno tardío es breve en términos evolutivos.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a las siguientes personas responsables de las colecciones resguardadas en las instituciones mencionadas en la Tabla 1, que facilitaron el acceso a las muestras utilizadas en este trabajo: Dr. Héctor M. Pucciarelli y Sr. Andrés Dibastiano; Dr. Cristian Favier Dubois y Lic. Carolina Mariano; Lic. Antonia Peronja, Lic. Hugo Pérez Ruiz y Víctor Leonforti; Lic. Gloria Arrigoni, Lic. César Gribaud, Lic. Marcela Villegas, Dr. Alejandro Acosta y Dr. Daniel Loponte; Lic. Rafael Goñi, Dr. Juan Bautista Belardi y Lic. Pamela Álvarez; Lic. Mateo Martinic. El Dr. Ivan Perez revisó este trabajo y sus aportes ayudaron a mejorarlo sustancialmente. Dos revisores anónimos contribuyeron a enriquecerlo mediante valiosos comentarios.

LITERATURA CITADA

- Auerbach BM. 2007. Human skeletal variation in the New World during the Holocene: effects of climate and subsistence across geography and time. Tesis Doctoral. Baltimore, Maryland (United States of America): Johns Hopkins University.
- Barrientos G, Béguelin M. 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* 3:101.
- Béguelin M. 2009a. Variación geográfica en la morfología del esqueleto postcraneal de las poblaciones humanas prehispanicas de Pampa y Patagonia: una aproxima-

TAMAÑO CORPORAL EN CAZADORES RECOLECTORES

- ción morfométrica. Tesis Doctoral Inédita. La Plata: Universidad Nacional de La Plata.
- Béguelin M. 2009b. Stature estimation in a Central Patagonian prehispanic population: development of new models considering specific body proportions. *International Journal of Osteoarchaeology*. En prensa.
- Béguelin M, Barrientos G. 2006. Variación morfométrica postcraneal en muestras tardías de restos humanos de Patagonia: una aproximación biogeográfica. *Intersecciones en Antropología* 7:49-62.
- Béguelin M, Gonzalez PN. 2008. Estimación del sexo en poblaciones sudamericanas mediante funciones discriminantes para el fémur. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 10:55-70.
- Bergmann C. 1847. Über die verhältnesse der warmekonomie der thiere zu ihrer grosse. *Gottingen Studien* 1:595-708.
- 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. La Plata: Universidad Nacional de La Plata.
- Bernal V, Perez SI, Gonzalez PN. 2006. Variation and causal factors of craniofacial robusticity in Patagonian hunter-gatherers from late Holocene. *American Journal of Human Biology* 18:748-765.
- Bernal V, Perez SI, Gonzalez PN, Sardi ML, Pucciarelli HM. 2010. Spatial patterns and evolutionary processes in southern South America: a study of dental morphometric variation. *American Journal of Physical Anthropology* 142(1):95-104.
- Buikstra JE, Ubelaker D. 1994. Standards for data collection from human skeletal remains. Fayetteville, AR: Arkansas Archeological Survey.
- Desdevises Y, Legendre P, Azouzi L, Morand S. 2003. Quantifying phylogenetically-structured environmental variation. *Evolution* 57:2647-2652.
- Eller E. 1999. Population substructure and isolation by distance in three continental regions. *American Journal of Physical Anthropology* 108:147-159.
- Fenner JN. 2005. Cross-cultural estimation of the human generation interval for use in genetics-based population divergence studies. *American Journal of Physical Anthropology* 128:415-423.
- Hernández M, García-Moro C, Lalueza C. 1997. Antropometría del esqueleto postcraneal de los Aonikenk. *Anales del Instituto de la Patagonia. Serie Ciencias Humanas* 25:35-44.
- Holliday TW. 1995. Body size and proportions in the Late Pleistocene Western Old World and the origins of modern humans. Tesis Doctoral. Albuquerque: University of New Mexico.
- Katzmarzyk PT, Leonard WR. 1998. Climatic influences on human body size and proportions: ecological adaptations and secular trends. *American Journal of Physical Anthropology* 106:483-503.
- Lande R. 1977. Statistical tests for natural selection on quantitative characters. *Evolution* 31:442-444.
- Legendre P, Legendre L. 2003. *Numerical ecology*. Amsterdam: Elsevier Science BV.
- Lemos B, Marroig G, Cerqueira R. 2001. Evolutionary rates and stabilizing selection in large-bodied opossum skulls (*Didelphimorphia: Didelphidae*). *Journal of Zoology* 255:181-189.
- Lynch M. 1990. The rate of morphological evolution in mammals from the standpoint of the neutral expectation. *American Naturalist* 136:727-741.
- Martin R, Saller K. 1957. *Lehrbuch der Anthropologie. Band 1*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- McNab BK. 1983. Energetics, body size, and the limits to endothermy. *Journal of Zoology* 99:1-29.
- McNab BK. 1990. The physiological significance of body size. En: Damuth J, MacFadden BJ, editores. *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*. New York: Cambridge University Press. p 11-23.
- Moraga ML, Rocco P, Miquel JF, Nervi F, Llop E, Chakraborty R, Rothhammer F, Carvallo P. 2000. Mitochondrial DNA polymorphisms in Chilean Aboriginal Populations: Implications for the peopling of the southern cone of the continent. *American Journal of Physical Anthropology* 113:19-29.
- Pearson OM, Millones M. 2005. Rasgos esqueléticos de adaptación al clima y la actividad entre los habitantes aborígenes de Tierra del Fuego. *Magallania* 33:37-50.
- Politis GG, Madrid P. 2001. Arqueología pampeana: estado actual y perspectivas. En: Berberian E, Nielsen A, editores. *Historia argentina prehistórica*. Córdoba: Editorial Brujas. p 737-814.
- Raxter MH, Auerbach BM, Ruff CB. 2006. Revision of the fully technique for estimating statures. *American Journal of Physical Anthropology* 130:374-384.
- Relethford JH. 1994. Craniometric variation among modern human populations. *American Journal of Physical Anthropology* 95:53-62.
- Riesenfeld A. 1973. The effect of extreme temperatures and starvation on the body proportions of the rat. *American Journal of Physical Anthropology* 39:427-460.
- Riesenfeld A. 1981. The role of body mass in thermoregulation. *American Journal of Physical Anthropology* 55:95-99.
- Roberts DF. 1953. Body weight, race and climate. *American Journal of Physical Anthropology* 11:533-558.
- Roseman CC. 2004. Detecting interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form by using matched molecular and morphometric data. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101:12824-12829.
- Ruff CB. 1994. Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids. *Yearbook of Physical Anthropology* 37:65-107.
- Schafer JL, Graham JW. 2002. Missing data: Our view of the state of the art. *Psychological Methods* 7:147-177.
- Schreider E. 1964. Ecological rules, body heat regulation and human evolution. *Evolution* 18:1-9.
- Serrat M. 2007. Environmentally-determined tissue temperature modulates extremity growth in mammals: a potential comprehensive explanation of Allen's rule. Tesis Doctoral. USA: Kent State University.

M. BEGUELIN

- Serrat M, King D, Lovejoy CO. 2008. Temperature regulates limb length in homeotherms by directly modulating cartilage growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:19347-19352.
- Steele J, Politis GG. 2008. AMS 14C dating of early human occupation of southern South America. *Journal of Archaeological Science* 36:419-429.
- Stock JT. 2002. Climatic and behavioral influences on postcranial robusticity among holocene foragers. Canada: University of Toronto.
- Stock JT. 2006. Hunter-gatherer postcranial robusticity relative to patterns of mobility, climatic adaptation, and selection for tissue economy. *American Journal of Physical Anthropology* 131:194-204.
- Trotter M. 1970. Estimation of stature from intact long limb bones. En: Stewart TD, editor. *Personal identification in mass disasters*. Washington: Smithsonian Institute. p 71-83.