

PATRONES DE VARIACIÓN MORFOMÉTRICA CRANEOFACIAL EN POBLACIONES HUMANAS DEL NOROESTE DE PATAGONIA DURANTE EL HOLOCENO TARDÍO

Virginia A. Cobos^{1,2}, Claudia Della Negra³ y Valeria Bernal^{1,4*}

¹División Antropología. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina

²Consejo Interuniversitario Nacional (CIN). Argentina

³Dirección de Paleontología y Arqueología de la Dirección General del Patrimonio Cultural. Dirección Provincial de Cultura. Subsecretaría de Cultura y Deportes. Secretaría de Estado de Educación, Cultura y Deportes. Gobierno de la Provincia de Neuquén. Neuquén. Argentina

⁴Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Buenos Aires. Argentina

PALABRAS CLAVE morfología; Neuquén; esqueleto facial

RESUMEN La variación morfológica de las poblaciones humanas que habitaron el actual territorio de la provincia del Neuquén durante el Holoceno tardío, constituye un tema de investigación escasamente explorado hasta el presente. El objeto de éste trabajo es cuantificar el patrón de variación y el grado de disparidad en forma y tamaño facial de las poblaciones humanas del Noroeste de Patagonia durante el Holoceno tardío. Con fines comparativos, se analizaron dos muestras procedentes del Nordeste (Río Negro) y Centro-este (Chubut) de Patagonia, áreas para las que se cuenta con información bioarqueológica y arqueológica detallada. Los resultados obtenidos indican que la muestra

de Neuquén presenta diferencias significativas en el patrón de variación en tamaño y forma del esqueleto facial con respecto a las otras dos muestras analizadas. Asimismo, la magnitud de la variación en el tamaño y la forma observada para la muestra de Neuquén resultó particularmente elevada, especialmente al comparar el área de estudio con el Nordeste de Patagonia, una región previamente caracterizada por elevados grados de variación morfológica. La evaluación de los procesos y eventos evolutivos y/o ecológicos que dieron origen a los patrones de variación aquí presentados requiere de futuros estudios. *Rev Arg Antrop Biol* 14(1):5-16, 2012.

KEY WORDS morphology; Neuquén; facial skeleton

ABSTRACT The morphological variation of human populations that inhabited the actual territory of the Neuquén province during the Late Holocene, constitutes an area of research scarcely explored to date. Consequently, the present work aims at quantifying the pattern of variation and the degree of disparity in facial shape and size of the human populations from northwestern Patagonia during the late Holocene. For comparative purposes, we analyzed two samples from northeastern (Río Negro) and Center East (Chubut) Patagonia. These are two areas for which detailed archaeological and bioarchaeological information is available. The results ob-

tained showed that the pattern of craniofacial size and shape variation of the Neuquén sample differed significantly from the other samples here analyzed. Similarly, the magnitude of the variation in size and shape observed for the Neuquén sample was particularly high, especially when comparing with the corresponding results for northeastern Patagonia, a region previously characterized by high degrees of morphological variation. The evaluation of the evolutionary and/or ecologic processes and events which might have originated the patterns presented here, claim for further investigations. *Rev Arg Antrop Biol* 14(1):5-16, 2012.

El estudio de los patrones de variación fenotípica de las poblaciones humanas que habitaron el norte de Patagonia durante el Holoceno tardío (ca. 4000 años AP hasta tiempos históricos) ha sido abordado principalmente sobre la base del análisis de los restos óseos humanos procedentes del litoral atlántico de Río Negro y Chubut (Moreno, 1880; Outes, 1905; Bórmida, 1953-1954; Cocilovoy Di Rienzo, 1985; González-José, 2003; Perez, 2006a; entre otros). El desarrollo de estas investigaciones, aunque realizadas desde perspectivas teóricas y tradiciones analíticas heterogéneas -que incluyen tanto estudios meramente cualitativos sin un marco teórico explícito, como la aplicación de

técnicas cuantitativas multivariadas en el contexto de enfoques evolutivos-, ha contribuido a caracterizar diversas propiedades de la variación morfológica presente en las áreas mencionadas y a generar hipótesis acerca de la dinámica evolutiva de las poblaciones en distintos momentos del Holoceno. Para el área de Chubut se han encontrado niveles relativamente bajos

*Correspondencia a: Valeria Bernal. División Antropología. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque s/n. B1900FWA La Plata. Argentina. E-mail: bernalv@fcnym.com.ar

de variación morfológica craneofacial, que han sido interpretados como producto de la continuidad temporal de un linaje poblacional y/o de una relativa homogeneidad ambiental a lo largo del Holoceno medio-tardío (Gómez Otero y Dahinten, 1997-1998; Perez, 2006a). Por el contrario, la información disponible para el valle inferior del Río Negro indica una mayor variación morfológica durante el mismo periodo, que ha sido atribuida a procesos de reemplazo poblacional, a la existencia de eventos migratorios y/o a factores ecológicos diversos (Barrientos, 1997; Perez, 2006a; Martínez, 2008-2009).

En contraste, la variación morfológica de las poblaciones humanas que habitaron el actual territorio de la provincia de Neuquén durante el Holoceno tardío constituye un tema de investigación escasamente explorado hasta el presente. El conocimiento actual sobre el área se basa en una serie de trabajos temporalmente discontinuos y limitados a descripciones morfométricas de un número reducido de individuos (Virchow, 1894; Vignati, 1944a, b; Marcellino, 1988-1990). Las primeras investigaciones bioantropológicas, con un fuerte énfasis tipológico, se centraron en la determinación del número de tipos raciales presentes en la región (Virchow, 1894; Vignati, 1944a, b). En este sentido, los primeros datos resultan de la caracterización cuantitativa de una muestra proveniente del sitio Ñorquin -ubicado en las cercanías del río Agrio- realizada por Virchow a fines de la década de 1880 (Virchow, 1894). Este autor remarcó la existencia de distintas razas en el Noroeste de Patagonia, a partir de la presencia de cráneos con morfologías tanto braqui como dolicocefalas. A mediados del siglo XX Vignati (1944a, b) retomó el estudio de restos óseos y mediante el empleo de técnicas craneotrigonométricas, describió dos individuos hallados en los sitios Puerto Huemul y Cerro Leones, localizados en las cercanías de los lagos Nahuel Huapi y Trafal, respectivamente. Más recientemente, Marcellino (1988-1990) analizó una serie esquelética datada entre ca. 5500-1200 años AP procedente de Chenque Haichol. Los individuos más antiguos de la serie fueron caracterizados, desde un punto de vista métrico, como portadores de una morfología dolicocefala, en tanto que los cráneos más tardíos presentan una morfología braquicefala. Sobre la base de este análisis,

se plantearon grandes similitudes con las muestras del Holoceno temprano-medio procedentes de Lagoa Santa (Brasil), Cerro Sota y Cachipuy (Chile) y Fontezuelas y Mata Molle (Argentina) y se sugirió su posible relación directa con los primeros pobladores del continente americano (Vignati, 1957-1959; Fernández, 1988).

En este contexto, el objetivo del presente trabajo es cuantificar el patrón de variación y el grado de disparidad en forma y tamaño facial de las poblaciones humanas del Noroeste de Patagonia durante el Holoceno tardío. Con fines comparativos se analizan dos muestras procedentes del Nordeste y Centro-este de Patagonia, un área para la que se cuenta con información bioarqueológica y arqueológica detallada. Desde una perspectiva evolutiva, la descripción de variables relevantes para la caracterización del patrón de variación morfológica, constituye una primera aproximación, cuyos resultados contribuirán a la discusión de los posibles factores ecológicos y evolutivos que habrían modelado la diversidad de estas poblaciones.

MATERIAL Y MÉTODOS

Composición de las muestras

Se analizó una muestra compuesta por 40 individuos adultos de ambos sexos (19 femeninos, 21 masculinos) procedentes de los siguientes sitios arqueológicos, dispersos a lo largo de 350km, de la provincia de Neuquén (Nqn): Aquihuecó, Caepe Malal 1, Chacra Bustamante, Confluencia, Sitio Grande, Huechulafken, Limay, Loma de La Lata, Ñorquin, Pocaullo, Pulmarí, Quila Quina, Río Caleufú, San Martín de los Andes, Río Malleo, Mata Molle y Reigolil (Fig. 1). La asignación cronológica efectuada a través de fechados radiocarbónicos, asociación contextual y tipo de deformación craneana artificial, indica que los sitios mencionados comprenden un rango temporal que se extiende entre los 4170 años AP y tiempos históricos (Hajduk y Biset, 1996; Della Negra y Novellino, 2005; Perez et al., 2009). Las muestras se encuentran depositadas en la Secretaría de Estado de Educación, Cultura y Deportes de la Provincia de Neuquén, en el Museo de Sitio de Añelo (Loma de La Lata), en la División Antropología del Museo de La Plata de la Universidad Nacional de La Plata y en el Museo Etnográfico

VARIACIÓN CRANEOFACIAL EN NEUQUÉN

“J. B. Ambrosetti” de la Facultad de Filosofía y Letras (Universidad de Buenos Aires).

Asimismo y con fines comparativos, se analizaron dos muestras: una procedente de Río Negro y otra de Chubut, seleccionadas sobre la base de trabajos previos que han destacado que las mismas difieren marcadamente en el grado de disparidad interna relacionada con la dinámica evolutiva de cada región (Gómez Otero y Dahinten, 1997-1998; Perez, 2006a). Ambas áreas han sido objeto de investigaciones antropológicas desde comienzos del siglo XX, dando como resultado la conformación de numerosas colecciones de restos óseos humanos (Lehmann-Nitsche, 1910; Bórmida, 1950).

En este trabajo se realizó un muestreo a través de la selección de un conjunto de individuos que representan la variación craneofacial en ambas áreas, en un lapso temporal comparable al presente, en la muestra de Neuquén (Bernal et al., 2008). Asimismo, se consideró el balance en el número de individuos femeninos y masculinos y en el tamaño muestral de modo tal de garantizar la comparabilidad con la muestra de Neuquén.

La muestra de Río Negro está compuesta por 38 individuos adultos de ambos sexos (18 femeninos, 20 masculinos) procedentes de entierros localizados en las cercanías de la antigua Laguna del Juncal, ubicada al sur de la actual ciudad de Viedma, así como de sitios próximos al valle

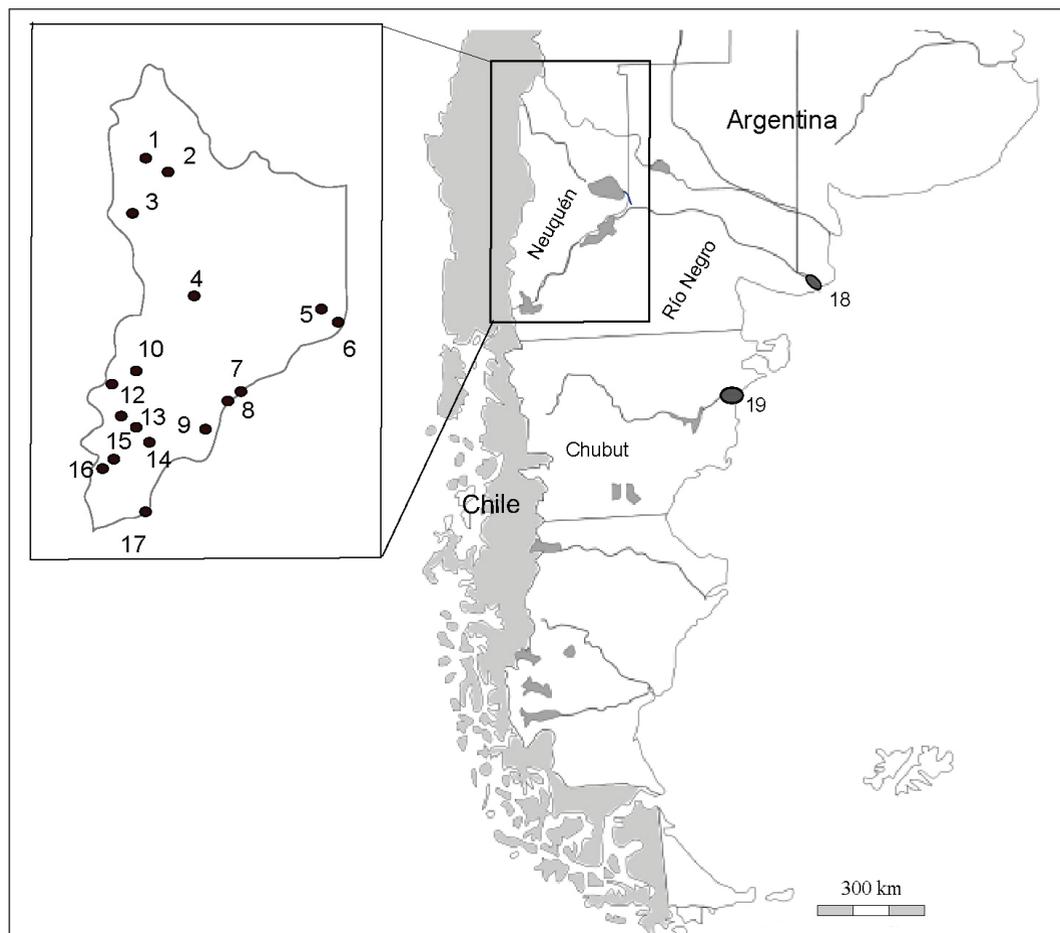


Fig. 1. Localización geográfica de las muestras analizadas procedentes de Neuquén (1: Aquihucó; 2: Caepé Malal; 3: Ñorquin; 4: Reigolil; 5: Loma de La Lata; 6: Confluencia; 7: Chacra Bustamante; 8: Sitio Grande; 9: Río Caleufu; 10: Pulmarí; 11: Río Malleo; 12: Huechulafquen; 13: San Martín de Los Andes; 14: Mata Molle; 15: Pocaullo; 16: Quila Quina; 17: Cementerio Río Limay), Río Negro (18) y Chubut (19).

inferior del río Negro (Moreno, 1874; Bórmida, 1950; Catálogo del Museo Etnográfico, 1988) que se extienden a lo largo de ca. 150km. Los individuos analizados presentaban dos tipos de deformación artificial del cráneo, pseudo-circular y planolámbdica (Perez, 2006a). Dataciones radiocarbónicas obtenidas previamente indican que los sitios con entierros humanos del área se extienden entre ca. 3500 y 500 años AP (Bernal et al., 2008; Béguelin, 2009). La muestra está depositada en la División Antropología del Museo de La Plata (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP) y en el Museo Etnográfico "J.B. Ambrosetti" (Facultad de Filosofía y Letras, UBA).

La muestra de Chubut está formada por 34 individuos adultos de ambos sexos (17 femeninos, 17 masculinos) provenientes de sitios ubicados en el valle inferior del río Chubut (Lehmann-Nitsche, 1910), a lo largo de ca. 100km. En estos individuos se observó la presencia de dos tipos de deformación craneana: planofrontal y planolámbdica (Perez, 2006a). Los fechados radiocarbónicos obtenidos para esta muestra permiten asignarla al Holoceno tardío final, entre ca. 3002±52 y 484±43 años AP (Béguelin, 2009; Gordón, 2010). La muestra se encuentra depositada en la División Antropología del Museo de La Plata de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP).

La estimación del sexo de los individuos se realizó a partir de observaciones morfológicas de distintas estructuras del cráneo. En particular se registraron las características morfológicas de los procesos mastoideos, el margen supraorbital, la glabella y los arcos superciliares, que en conjunto permiten estimar el sexo con un elevado grado de exactitud (Buikstra y Ubelaker, 1994). La asignación de los individuos a la categoría "adulto" fue establecida a partir de la obliteración de la sutura esfeno-basilar y el estadio de erupción del tercer molar (Buikstra y Ubelaker, 1994).

Análisis morfométricos

La variación craneofacial se analizó mediante técnicas de la morfometría geométrica (Adams et al., 2004) empleando coordenadas de puntos en dos dimensiones (2D). Los análisis se efectuaron únicamente sobre los huesos maxilar y malar del esqueleto facial. Esto se

fundamenta, por un lado, en el regular estado de preservación de la muestra de Neuquén que limita considerablemente el análisis de la bóveda y la base del cráneo y por otro lado, en el hecho que el esqueleto facial no se encuentra afectado por la deformación artificial del cráneo, propia de las muestras de la región patagónica (ver más detalles en González-José, 2003; Perez, 2006a, b). Es necesario tener en cuenta que en este trabajo se analiza una representación en 2D de una estructura tridimensional, por lo tanto, algunos aspectos de la morfología, tales como la protrusión facial, no son capturados en los análisis. Aunque esto puede resultar en cierta pérdida de información, estudios previos han señalado que las coordenadas de puntos en 2D permiten obtener una representación adecuada del tamaño y la forma de estructuras tridimensionales, tales como el cráneo (Cardini y Thorington, 2006; Percival et al., 2009).

Se obtuvieron fotos digitales del esqueleto facial en norma frontal, empleando una cámara Olympus SP 350. Los cráneos fueron posicionados siguiendo el plano de Frankfurt y la cámara se ubicó a 250mm del Prosthion. Sobre las imágenes digitales se relevaron 13 coordenadas de landmarks y 19 semilandmarks en 2D empleando el programa tpsDIG2, versión 2.16 (Rohlf, 2011) (Tabla 1, Fig. 2).

En el contexto de la morfometría geométrica, las variables de forma de los individuos analizados son obtenidas luego de remover las diferencias debidas a localización, escala y orientación de las coordenadas originales de landmarks y semilandmarks. Con este fin las coordenadas de puntos originales fueron superpuestas utilizando el criterio de los cuadrados mínimos o Análisis Procrustes Generalizado (Generalized Procrustes Analysis, Rohlf y Slice, 1990). Asimismo, los semilandmarks fueron deslizados a lo largo de los contornos por medio del criterio de proyección perpendicular o distancia Procrustes mínima, con el fin de eliminar la variación tangente a los mismos, empleando el programa tpsRelw 1.49 (Bookstein et al., 2002; Sheets et al., 2004; Perez et al., 2006; Rohlf, 2011). El tamaño del centroide (raíz cuadrada de la sumatoria de las distancias al cuadrado de cada landmark y semilandmark al centroide de la configuración) fue utilizado como una medida del tamaño del esqueleto facial de los individuos (Bookstein, 1991).

Análisis estadísticos

Dado que el error en el registro de las coordenadas de los landmarks y de los contornos descriptos por los semilandmarks puede afectar considerablemente los resultados de los análisis estadísticos efectuados en el presente trabajo, se realizó una estimación de su naturaleza y magnitud. Con el fin de eliminar el error interobservador, el registro de las variables fue realizado por un único observador (VAC). El diseño implementado para estimar el error intraobservador consistió en tres series de observaciones espaciadas a intervalos de siete días sobre una muestra de 30 cráneos. La precisión en la digitalización de las coordenadas x e y de los landmarks fue evaluada mediante el coeficiente de correlación intraclase (CCI) y la prueba de ANOVA de medidas repetidas (Bernal et al., 2004). Para evaluar el error intraobservador asociado con la recolección de las coordenadas de semilandmarks, se compararon las configuraciones de puntos obtenidas en las sucesivas series. En particular, se efectuaron análisis de componentes principales para cada serie de observación y se comparó la distribución de los individuos en el espacio de los dos primeros

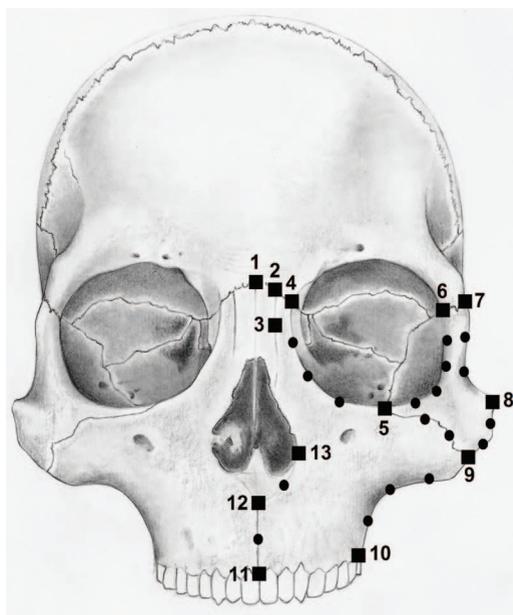


Fig. 2. Landmarks y semilandmarks registrados sobre el esqueleto facial.

componentes mediante un análisis PROTEST (Peres-Neto y Jackson, 2001).

Con el fin de estudiar el patrón de variación en la forma facial dentro y entre las muestras analizadas, se calcularon los componentes

TABLA 1. Definición de los landmarks registrados sobre el cráneo en norma frontal

Landmarks	Definición
1. Nasion	Punto de intersección entre la sutura fronto-nasal y el plano medio.
2. Nasofrontal	Punto en la intersección entre la sutura frontonasal y el margen lateral superior del nasal.
3. Nasomalar	Punto en la intersección entre la impronta del hueso nasal (perpendicular a la línea media) y el hueso maxilar.
4. Dacryon	Punto en el que se intersectan frontal, lagrimal y maxilar.
5. Cigoorbital	Punto en la intersección entre el margen orbital y la sutura cigomaxilar.
6. Frontomalar anterior	Punto más medial en la sutura frontomalar, sobre el margen de la órbita.
7. Frontomalar temporal	Punto más lateralmente posicionado en la sutura frontomalar.
8. Cigion	Punto más lateralmente posicionado en la arco cigomático.
9. Cigomaxilar anterior	Punto en la intersección entre la sutura cigomaxilar y el límite de la inserción del músculo masetero.
10. Ectomolar	Punto más lateral en el borde alveolar, entre el segundo y tercer molar.
11. Prosthion	Punto en la línea media, sobre el borde alveolar, por encima del septo entre los incisivos centrales.
12. Subspinal	Punto debajo de la espina nasal anterior, sobre la línea media.
13. Alar	Punto más lateral en la apertura nasal, en el margen de la apertura nasal.

principales o relative warps a partir de las coordenadas superpuestas, utilizando el programa tpsRelw versión 1.49 (Rohlf, 2011). El ordenamiento generado por los componentes principales y la variación a lo largo de los mismos, fue graficado utilizando gráficos de dispersión y grillas de deformación que muestran las diferencias con respecto a la forma media o referencia. Asimismo, con el fin de evaluar la existencia de diferencias significativas en la forma media entre las muestras, se realizó un análisis multivariado de la varianza (MANOVA), empleando los primeros componentes principales como variables de forma (se seleccionaron los componentes principales que explican un porcentaje mayor al 1% de la variación y que en conjunto, suman el 90% del total de la variación en forma). Este procedimiento permitió reducir el número de variables, dado que el empleo de 31 landmarks y semilandmarks en 2D resulta en un total de 62 variables, número que excede considerablemente el tamaño muestral empleado (Sheets et al., 2006). El patrón de variación en el tamaño facial dentro y entre las muestras fue explorado empleando box plots y un análisis de ANOVA para determinar la significación de las diferencias en el tamaño del centroide entre las muestras.

Debido a que los individuos de ambos sexos fueron analizados de manera conjunta, con el fin de contar con tamaños muestrales adecuados para los análisis estadísticos, es necesario tener en cuenta que la existencia de niveles variables de dimorfismo podría conducir a enmascarar o aumentar las diferencias en forma y tamaño entre las muestras. Para dar cuenta de este factor, los modelos de ANOVA y MANOVA fueron especificados incluyendo la procedencia geográfica y el sexo como variables independientes, así como la interacción entre ambas variables a fin de evaluar la existencia de diferencias poblacionales en el dimorfismo sexual. El sexo de cada individuo fue estimado siguiendo los criterios mencionados más arriba. Dado que la estimación del sexo se basó en un conjunto de rasgos craneanos diferente al empleado en el análisis de la variación poblacional, la evaluación del grado de dimorfismo en las estructuras faciales fue independiente de los caracteres usados en la asignación del sexo de los individuos.

Las diferencias en el grado de disparidad en la forma facial entre las muestras estudiadas

fueron analizadas empleando la medida multivariada de varianza de Foote (1993). Esta medida fue estimada para cada muestra empleando la fórmula $D = \sum (d_i^2)/(n-1)$, donde d_i representa la distancia Procrustes de cada individuo a la media del grupo (Sheets, 2003). En este análisis la media grupal está representada por la forma consenso (Zelditch et al., 2004). Para establecer la existencia de diferencias significativas en los valores de disparidad entre las muestras, se obtuvieron intervalos de confianza para cada estimación mediante la técnica bootstrap ($n=900$). Por otra parte, el grado de igualdad en la varianza en el tamaño facial entre las muestras, fue evaluado utilizando la prueba de Levene sobre el tamaño del centroide del esqueleto facial.

Los análisis estadísticos fueron realizados empleando la serie IMP (Sheets, 2003) y el programa R (R Development Core Team, 2009).

RESULTADOS

Los valores del CCI obtenidos para las coordenadas x e y de landmarks, fueron superiores a 0,9 ($P < 0,01$) para todas las comparaciones, indicando un elevado grado de concordancia entre las sucesivas mediciones. Sin embargo, los valores de F de la prueba de ANOVA de medidas repetidas indicaron la existencia de diferencias significativas entre los valores de las coordenadas de algunos landmarks, especialmente al comparar las primeras series realizadas. En las dos últimas series solo persistieron las diferencias significativas en las coordenadas x de dos puntos anatómicos (L4 y L8). Sin embargo, la comparación de la ordenación de los individuos a lo largo de los dos primeros componentes principales, calculados a partir de las coordenadas de landmarks y semilandmarks, indicó una reducción del error de observación a lo largo de las series. Los valores de asociación obtenidos sobre la base del análisis de PROTEST mostraron un incremento progresivo entre las series consecutivas: Serie 1 vs. Serie 2 ($M_{12}=0,88$); Serie 2 vs. Serie 3 ($M_{12}=0,90$); Serie 3 vs. Serie 4 ($M_{12}=0,92$). En conjunto, estos resultados indican que el grado de error intraobservador obtenido en el registro de los landmarks y semilandmarks empleados para la descripción de la región facial no afecta significativamente los resultados de los análisis estadísticos realizados.

VARIACIÓN CRANEOFACIAL EN NEUQUÉN

En la Figura 3 se presenta el patrón de variación en forma en el esqueleto facial de las muestras de Neuquén, Chubut y Río Negro, resumido en los dos primeros relative warps. El primer relative warp explica el 20% de la variación total, mientras el segundo explica el 13,26%. A lo largo de los dos ejes se observa una mayor dispersión de los individuos correspondientes a la muestra de Neuquén, en tanto la muestra de Chubut presenta la menor dispersión. Hacia el extremo positivo del primer eje se observan morfologías faciales relativamente más anchas y más bajas, mientras que en el extremo negativo se ubican los individuos caracterizados por una forma facial relativamente más angosta y alta (Fig. 3). A lo largo del segundo eje, los principales cambios se vinculan al tamaño relativo de la órbita y el ancho facial (Fig. 3).

La prueba de MANOVA, realizada sobre los 15 primeros relative warps, que explican el 90% de la variación total, indicó la existencia de diferencias significativas en la forma facial media entre las muestras (Tabla 2). Los valores del estadístico T^2 de Hotelling para las comparaciones post hoc de a pares confirmaron que las tres muestras difieren significativamente en la forma facial (Ch-Nqn: $T^2=121,45$ $P<0,01$; Ch-RN: $T^2=47,66$ $P<0,01$; Nqn-RN: $T^2=122,45$ $P<0,01$). El análisis también mostró que hay un efecto moderadamente significativo del sexo, pero que no hay una interacción significativa entre los efectos sexo y procedencia geográfica (Tabla 2). Los análisis fueron repetidos con un conjunto menor de relative warps (los primeros 8 relative warps que explican el 70% de la variación total en forma) y los resultados previos fueron confirmados.

Las muestras presentan asimismo, diferencias en el tamaño facial (Fig. 4). El análisis de

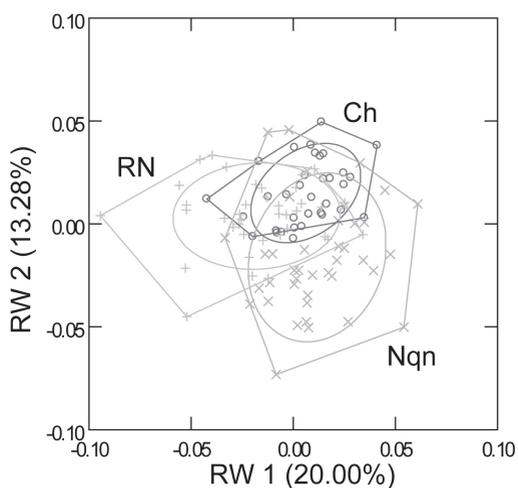


Fig. 3. Gráfico de los dos primeros ejes de relative warps de las muestras de Neuquén (Nqn), Chubut (Ch) y Río Negro (RN).

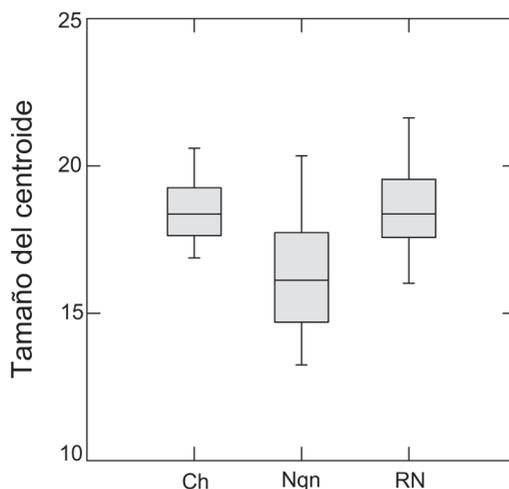


Fig. 4. Valores de tamaño del centroide para las muestras analizadas.

TABLA 2. Análisis de ANOVA y MANOVA sobre las variables de tamaño y forma

	Efecto	Lambda de Wilks	gl	F	P
	Sexo	0.756	15.92	1.984	0.025
Forma	Procedencia geográfica	0.179	30.184	8.367	0.000
	Sexo*Procedencia geográfica	0.747	30.184	0.961	0.530
	Sexo	-	1.106	13.976	0.000
Tamaño	Procedencia geográfica	-	2.106	35.252	0.000
	Sexo*Procedencia geográfica	-	2.106	1.150	0.321

ANOVA indicó la existencia de diferencias significativas en el tamaño facial entre las tres muestras analizadas (Tabla 2). Los resultados de la prueba post hoc de Tukey indican que la muestra de Neuquén se caracteriza por un tamaño significativamente menor que las muestras de Río Negro y Chubut, en tanto no se registraron diferencias significativas entre estas últimas (Ch-Nqn=2,184 $P<0,01$; Ch-RN=-0,154 $P>0,05$; Nqn-RN=-2,338 $P<0,01$). El análisis también mostró, al igual que para el análisis de forma, que hay un efecto significativo del sexo, pero que no hay una interacción significativa entre los efectos sexo y procedencia geográfica (Tabla 2).

Los resultados del análisis de disparidad morfológica realizado sobre la base de las variables de forma, confirman lo observado en el análisis de relative warps. El valor de disparidad para la muestra de Neuquén es significativamente mayor que los obtenidos para las otras dos muestras (Tabla 3). Asimismo, los resultados de la prueba de Levene a partir del tamaño del centroide, indicaron que la muestra de Neuquén presenta una mayor varianza interna (Levene=6,35; $P=0,002$).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos indican que la muestra de Neuquén presenta diferencias significativas con respecto a las otras dos muestras analizadas en todas las variables estudiadas, tanto el patrón como la magnitud de la variación en forma y tamaño del esqueleto facial. Los individuos procedentes de Neuquén se caracterizan por un tamaño facial con valor medio significativamente menor que los procedentes de Río Negro y Chubut, aunque la variación intra-muestral en tamaño fue significativamente mayor. Similares resultados fueron obtenidos al analizar la forma de la región facial, presentando la muestra de Neuquén valo-

res significativamente más elevados de disparidad en forma. Las grillas de deformación obtenidas a partir de los relative warps indican que la principal variación en forma dentro de esta muestra se observa en el tamaño relativo de la órbita y la altura facial (Fig. 3).

En conjunto, los resultados presentados en este trabajo sugieren que la variación morfológica observada para las poblaciones que habitaron el actual territorio de la provincia del Neuquén durante el Holoceno tardío, resulta particularmente elevada, especialmente al comparar el área de estudio con el Nordeste de Patagonia, una región previamente caracterizada por elevados grados de variación morfológica (Bórmida, 1953-1954; Perez, 2006a).

Las diferencias encontradas en la magnitud de la variación intra-muestral en las tres áreas podría resultar de múltiples factores. Uno de los más importantes que debe ser considerado es la existencia de niveles variables de dimorfismo sexual. La expresión diferencial de rasgos morfológicos en los individuos femeninos y masculinos constituye una de las principales causas de variación dentro de las poblaciones humanas. Aunque ciertos rasgos dimórficos son característicos de la especie, la magnitud de las diferencias entre ambos sexos puede variar considerablemente entre poblaciones (Plavcan, 1994). Sin embargo, nuestros análisis indican que las tres muestras analizadas no difieren en el grado de dimorfismo sexual en la forma ni en el tamaño facial (Tabla 2). Por lo tanto, el mayor grado de variación intra-muestral obtenido para la región de estudio no puede ser atribuido a un incremento en la magnitud del dimorfismo sexual.

Las diferencias en el patrón de variación observado entre la muestra de Neuquén y las otras dos muestras de Patagonia podrían ser atribuidas a la interacción diferencial de múltiples procesos y eventos evolutivos y/o ecológicos, que actuaron sobre las poblaciones de cada área durante el período analizado (4000 años AP a tiempos históricos). Numerosos estudios han señalado que el flujo génico constituye uno de los factores más importantes en la generación y mantenimiento de los patrones de variación heredable a nivel poblacional. Este factor resulta en un incremento de la varianza genética y fenotípica dentro de las poblaciones (Cavalli-Sforza et al., 1994; Relethford, 2004). Para el área de estudio

TABLA 3. Valores de disparidad e intervalos de confianza para las muestras analizadas

Muestra	Disparidad	95% intervalo de confianza
Neuquén	0.005	0.0039 - 0.0050
Río Negro	0.003	0.0027 - 0.0037
Chubut	0.003	0.0024 - 0.0030

en particular, los datos arqueológicos sugieren la existencia de contactos con grupos transcordilleranos y del sur de Mendoza y la ocurrencia de eventos migratorios a corta y larga distancia, especialmente de grupos que se dispersaron desde el centro de Chile (Casamiquela, 1990; Mandrini y Ortelli, 2002; Neme y Gil, 2005). La presencia de ítems no locales como la cerámica de tipo Pitrén y Valdivia, ambas procedentes de la Araucanía chilena y datadas entre los siglos X y XVI y los restos de valvas del Pacífico en los sitios Alero Los Cipreses y Cueva Haichol entre otros (Goñi, 1986-1987; Silveira, 1996; Hajduk y Cúneo, 1997-1998), sugieren el establecimiento de extensas redes de intercambio y/o amplios rangos de movilidad de las poblaciones del área. Por otro lado, la evidencia proveniente del análisis de la morfología dental indica que las muestras del Holoceno tardío (ca. 1500-500 años AP) de Neuquén presentan una gran similitud en la forma con muestras del Sur de Mendoza, del área Centro-Sur de Chile y de la Región Pampeana (Bernal, 2008). En conjunto, estos datos permitirían sugerir la contribución del flujo génico desde regiones vecinas en el patrón de variación observado. Sin embargo, es necesario considerar que la presencia de ítems no locales producto del intercambio con otros grupos, no involucra necesariamente el establecimiento de flujo génico -i.e., reproducción de los individuos con consecuencias para el acervo génico de las poblaciones- (Fix, 1999; Stojanowski, 2005; Templeton, 2006). La evaluación de esta hipótesis debería ser complementada a través del análisis de datos moleculares (e.g., ADNmt, microsátelites, SNPs) que permitan establecer la acción de factores evolutivos de manera independiente de la información arqueológica y morfológica craneofacial.

Asimismo, el efecto de factores ecológicos como la temperatura y composición y dureza de la dieta, puede tener influencias importantes en la diferenciación morfológica craneofacial en las poblaciones humanas (Lieberman et al., 2004; Roseman, 2004; Harvati y Weaver, 2006; Lieberman, 2008). Las estructuras faciales analizadas en este trabajo están directamente vinculadas con la función masticatoria y por lo tanto, su variación podría estar relacionada con cambios en las prácticas de subsistencia de las poblaciones del Noroeste de Patagonia, a lo lar-

go del Holoceno tardío. En este sentido, los datos zooarqueológicos y arqueobotánicos indican que la dieta de estos grupos se habría caracterizado por un bajo consumo de carne de guanaco y una alta contribución de recursos variados de bajo retorno, incluyendo pequeños mamíferos, pájaros, moluscos, huevos de ñandú y vegetales, incorporándose el consumo de plantas domesticadas hacia el Holoceno tardío final (Sanguinetti de Bórmida, 1981; Silveira, 1996; Chauvin, 2000; Crivelli Montero et al., 2009). Hacia el 5000 AP se habría producido la incorporación de artefactos de molienda, probablemente vinculados al procesamiento de recursos vegetales (Fernández, 1988; Della Negra y Novellino, 2005; Lema, comunicación personal 2010) y el empleo de cerámica desde el 2000 AP, sugiriendo un cambio en las técnicas de cocción de los alimentos (Fernández, 1988-1990; Della Negra, 2008). Las técnicas de procesamiento resultan un factor relevante ya que alteran en gran medida, la textura y dureza de los ítems consumidos. Estas propiedades afectan el tamaño y forma ósea debido a que determinan las fuerzas biomecánicas experimentadas durante el desarrollo de los individuos (Herring, 1993). Diversos estudios comparativos y experimentales, han vinculado la reducción en la dureza de los alimentos a una inhibición en el desarrollo muscular y el consiguiente efecto epigenético sobre las estructuras óseas (Kiliaridis, 1995). Esta hipótesis ha sido previamente evaluada para una región próxima al área de estudio, el Centro-Oeste de Argentina, donde se han registrado cambios en la subsistencia que implicaron la incorporación de plantas y animales domesticados y la adopción de un estilo de vida más sedentario (Sardi et al., 2006). Tales cambios en la dieta habrían inducido a modificaciones en la morfología craneofacial, como resultado de una reducción de las cargas biomecánicas en los grupos agricultores (Sardi et al., 2006).

Este estudio constituye el primer análisis sistemático sobre la diversidad morfológica de las poblaciones humanas de Neuquén (Noroeste de Patagonia) durante el Holoceno tardío. La información cuantitativa generada en este trabajo resulta ser una primera aproximación en la comprensión del origen y mantenimiento de los patrones de variación craneofacial del área de estudio. Dado el estado actual del conocimiento sobre el

área, se debería establecer en que medida los factores ecológicos y evolutivos habrían contribuido a generar el alto grado de variación craneofacial aquí observado, que resulta aún difícil de abordar. Por lo tanto, se requiere del desarrollo de estudios tendientes a elaborar un marco de referencia adecuado que permita combinar datos empíricos con hipótesis evolutivas robustas acerca de los factores involucrados en la diferenciación de las poblaciones humanas de la región (Relethford y Lees, 1982; Diniz-Filho et al., 2009). Uno de los aspectos a considerar es la amplitud de la distribución espacial de las muestras de Neuquén; en la medida que se incremente el tamaño muestral disponible será posible efectuar comparaciones a escalas espaciales menores y con una mayor homogeneidad desde el punto de vista ecológico. Por otro lado, el análisis de marcadores moleculares neutrales, correspondientes a muestras diacrónicas del área de estudio y de áreas geográficamente cercanas, es de particular importancia para establecer las relaciones evolutivas entre las poblaciones estudiadas.

Finalmente, una mejor caracterización del contexto ecológico, que incorpore información isotópica y datos arqueológicos permitirá establecer los patrones de variación en la composición de la dieta -medida en términos de la proporción de proteínas e hidratos de carbono-, así como la diversidad de ítems consumidos por los grupos humanos del área durante el Holoceno tardío. Estas líneas de trabajo constituyen, la base de una agenda fructífera de investigación para el Noroeste de Patagonia durante los próximos años.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a Héctor M. Pucciarelli (División Antropología, FCNyM, UNLP), Inés Baffi y Leandro Luna (Museo Etnográfico "J.B. Ambrosetti", FFyL, UBA) por facilitarnos el acceso a las colecciones de los museos a su cargo, así como a los revisores anónimos, por las sugerencias que contribuyeron a mejorar sustancialmente nuestro trabajo.

LITERATURA CITADA

- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Ital J Zool* 71:5-16.
- Barrientos G. 1997. Nutrición y dieta de las poblaciones aborígenes prehispánicas del Sudeste de la Región Pampeana. Tesis Doctoral Inédita. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina.
- Béguelin M. 2009. Variación geográfica en la morfología del esqueleto postcranial de las poblaciones humanas de Pampa y Patagonia. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina.
- Bernal V. 2008. Procesos de diferenciación biológica entre poblaciones humanas del Holoceno Tardío de Patagonia. Una aproximación desde la variación morfométrica dental. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina.
- Bernal V, González P, Perez SI, Del Papa M. 2004. Evaluación del error intraobservador en bioarqueología. *Intersecciones en Antropología* 5:129-140.
- Bernal V, González PN, Perez SI, Pucciarelli HM. 2008. Entierros humanos del Noroeste de Patagonia: Nuevos fechados radiocarbónicos. *Magallania* 36:175-183.
- Bookstein FL. 1991. *Morphometric tools for Landmark data: geometry and biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bookstein FL, Streissguth AP, Sampson PD, Connor PD, Barr HM. 2002. Corpus callosum shape and neuropsychological deficits in adult males with heavy fetal alcohol exposure. *Neuroimage* 15:233-251.
- Bórmida M. 1950. Cementerios indígenas prehispánicos en la zona de la Laguna del Juncal. *Anales del Museo Nahuel Huapi* 2:101-108.
- Bórmida M. 1953-1954. Los antiguos Patagones. Estudio de craneología. *Runa* 6:55-96.
- Buikstra J, Ubelaker D. 1994. Standards for data collection from human skeletal remains. *Arkansas Archaeological Survey Research Series* 44.
- Cardini A, Thorington RW. 2006. Postnatal ontogeny of marmot (rodentia *Sciuridae*) crania: allometric trajectories and species divergence. *J Mammal* 87:201-215.
- Casamiquela R. 1990. Los pueblos indígenas. *Ciencia Hoy* 7:18-28.
- Catálogo del Museo Etnográfico. 1988. Facultad de Filosofía y Letras. Universidad de Buenos Aires.
- Cavalli-Sforza LL, Menozzi P, Piazza A. 1994. *The history and geography of human genes*. Princeton: Princeton University Press.
- Chauvin AM. 2000. Organización de la tecnología lítica en las zonas de Campanario (Pcia. del Neuquén) y Comallo (Pcia. de Río Negro). Tesis de Licenciatura Inédita. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires. Argentina.
- Cocilovo JA, Di Rienzo JA. 1985. Un modelo biológico para el estudio del poblamiento prehispánico del territorio argentino. *Correlación fenético-espacial*. Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología 16:119-135.
- Crivelli Montero EA, Fernández MM, Ramos M. 2009. Arqueología de rescate en Rincón Chico, provincia del Neuquén. Buenos Aires: Dunken.
- Della Negra CE. 2008. Gubevi I: Un sitio con restos óseos humanos asociados a cerámica en el departamento de Minas, zona norte de la provincia del Neuquén. En: *Tras la senda de los ancestros: Arqueología de Patagonia*. Bariloche: 3º Jornadas de Historia de la Patagonia. Publicación en CD-ROM.
- Della Negra CE, Novellino P. 2005. "Aquiuecó": Un cementerio arqueológico, en el Norte de la Patagonia, Valle del Curi Leuvú-Neuquén, Argentina. *Magallania* 33:165-172.
- Diniz-Filho JAF, Nabout JC, Campos Telles MP, Soares TN, Rangel TFLVB. 2009. A review of techniques for spa-

VARIACIÓN CRANEOFACIAL EN NEUQUÉN

- tial modeling in geographical, conservation and landscape genetics. *Genet Mol Biol* 32:203-211.
- Fernández J. 1988. Roedores, guanacos, huevos, semillas de araucaria y almejas fluviales. Estacionalidad, subsistencia y estrategia locacional en Haichol, cordillera andina del Neuquén. En: Precirculados de las ponencias científicas del IX Congreso Nacional de Arqueología Argentina. p 130-139.
- Fernández J. 1988-1990. La cueva de Haichol. Arqueología de los pinares cordilleranos del Neuquén. *Anales Arqueol Etnol* 43/45:1-740.
- Fix A. 1999. Migration and colonization in human microevolution. Cambridge: Cambridge University Press.
- Foote M. 1993. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity. *Paleobiology* 19:403-419.
- Gómez Otero J, Dahinten S. 1997-1998. Costumbres funerarias y esqueletos humanos: variabilidad y poblamiento en la costa nordeste de la provincia del Chubut (Patagonia Argentina). *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 22-23:101-124.
- González-José R. 2003. El poblamiento de la Patagonia. Análisis de la variación craneofacial en el contexto del poblamiento Americano. Tesis Doctoral Inédita. Universidad de Barcelona. Barcelona. España.
- Góñi R. 1986-1987. Arqueología de sitios tardíos en el valle del río Malleo, provincia del Neuquén. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 17:37-66.
- Gordón F. 2010. Dinámica poblacional, conflicto y violencia en el Norte de Patagonia durante el Holoceno tardío: un estudio arqueológico. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina.
- Hajduk A, Biset AM. 1996. El sitio arqueológico Caepé Malal I (cuenca del río Curi Leuvú, Departamento Chos Malal, Provincia del Neuquén). En: Gómez Otero J, editora. *Arqueología: Sólo Patagonia*. Puerto Madryn: CENPAT-CONICET. p 77-87.
- Hajduk A, Cúneo EM. 1997-1998. Rescate arqueológico en San Martín de los Andes (departamento Lácar, provincia del Neuquén) y algunas reflexiones acerca de la cerámica con decoración valdiviana. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 22-23:319-342.
- Harvati K, Weaver TD. 2006. Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures. *Anat Rec A Discov Mol Cell Evol Biol* 288:1225-1233.
- Herring SW. 1993. Epigenetic and functional influences on skull growth. En: Hanken J, Hall BK, editores. *The vertebrate skull*, volume 1, development. Chicago: University of Chicago Press. p 153-206.
- Kiliaridis S. 1995. Masticatory muscle influence on craniofacial growth. *Acta Odontol Scand* 53:196-202.
- Lehmann-Nitsche R. 1910. Catálogo de la Sección Antropología del Museo de La Plata. Buenos Aires: De Coni Hermanos.
- Lieberman DE. 2008. Speculations about the selective basis for modern human craniofacial form. *Evol Anthropol* 17:55-68.
- Lieberman DE, Krovitz GE, Yates FW, Devlina M, St. Claire M. 2004. Effects of food processing on masticatory strain and craniofacial growth in a retrognathic face. *J Hum Evol* 46:655-677.
- Mandrini RJ, Ortelli S. 2002. Los "araucanos" en las pampas (c. 1700-1850). En: Boccara G, editor. *Colonización, resistencia y mestizaje en las Américas (siglos XVI-XX)*. Quito: Ediciones Abya-Yala. p 237-257.
- Marcellino AJ. 1988-1990. Estudio osteológico de restos humanos arqueológicos. En: Fernández J, editor. *La cueva Haichol*. Arqueología de los pinares cordilleranos de Neuquén. *Anales de Arqueología y Etnología* 43-45:539-580.
- Martínez G. 2008-2009. Arqueología del curso inferior del río Colorado: estado actual del conocimiento e implicaciones para la dinámica poblacional de cazadores-recolectores pampeano-patagónicos. *Cazadores recolectores del Cono Sur*. *Revista de Arqueología* 3:71-92.
- Moreno F. 1874. Cementerios y paraderos prehistóricos de la Patagonia. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 1:2-13.
- Moreno F. 1880. Sur deux crânes préhistoriques rapportés du Rio Negro. *Bulletins de la Société d'Anthropologie de Paris* 3:490-497.
- Neme G, Gil A. 2005. Aportes para la discusión del intercambio en el sur de Mendoza. *Actas del XVI Congreso Nacional de Arqueología Chilena*. Tome, Chile. p 317-326.
- Outes F. 1905. La edad de piedra en Patagonia. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 12:203-365.
- Percival C, Chimera M, Kim M, Kenney-Hunt J, Conley A, O'Connor C, Roseman C, Cheverud J, Richtsmeier J. 2009. A study of 2D landmark data accuracy in representing 3D mouse skull form. *American Association of Physical Anthropologists* 138 S48:292-293.
- Peres-Neto PR, Jackson DA. 2001. How well do multivariate data sets match? The advantages of a procrustean superimposition approach over the Mantel test. *Oecologia* 129:169-178.
- Pérez SI. 2006a. El poblamiento holocénico del Sudeste de la Región Pampeana: un estudio de morfometría geométrica craneofacial. Tesis Doctoral Inédita. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina.
- Pérez SI. 2006b. Influencia de la deformación artificial del cráneo sobre la morfología facial: implicancias para los estudios de relaciones evolutivas inter-poblacionales. *Rev Arg Antrop Biol* 8:37-55.
- Pérez SI, Bernal V, González PN. 2006. Differences between methods to sliding semi-landmarks: its importance in human population analyses. *J Anat* 208:769-784.
- Pérez SI, Della Negra C, Novellino P, Gonzalez PN, Bernal V, Cuneo E, Hajduk A. 2009. Deformaciones artificiales del cráneo en cazadores-recolectores del Holoceno medio-tardío del Noroeste de Patagonia. *Magallania* 37:77-90.
- Plavcan JM. 1994. Comparison of four simple methods for estimating sexual dimorphism in fossils. *Am J Phys Anthropol* 94:465-476.
- R Development Core Team. 2009. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
- Relethford JH. 2004. Global patterns of isolation by distance based on genetic and morphological data. *Hum Biol* 76:499-513.
- Relethford JH, Lees FC. 1982. The use of quantitative traits in the study of human population structure. *Yrbk Phys Anthropol* 25:113-132.
- Rohlf FJ. 2011. Program series TPS. Disponibles en <http://life.bio.sunysb.edu/ee/rohlf/software.html>
- Rohlf FJ, Slice DE. 1990. Extensions of the Procrustes Method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool* 39:40-59.
- Roseman CC. 2004. Detecting interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form by using matched molecular and morphometric data. *PNAS* 101:12824-12829.
- Sanguinetti de Bórmida AC. 1981. Los Aleros del Limay

- norte, área de El Chocón. Trabajos de Prehistoria. Instituto de Ciencias Antropológicas. Facultad de Filosofía y Letras. Universidad de Buenos Aires.
- Sardi ML, Novellino PS, Pucciarelli HM. 2006. Craniofacial morphology in the Argentine center-west: Consequences of the transition to food production. *Am J Phys Anthropol* 130:333-343.
- Sheets HD. 2003. IMP-integrated morphometrics package. Buffalo, NY: Department of Physics, Canisius College.
- Sheets HD, Keonho K, Mitchell CE. 2004. A combined landmark and outline-based approach to ontogenetic shape change in the Ordovician trilobite *Triarthrus becki*. En: Elewa A, editor. Applications of morphometrics in paleontology and biology. New York: Springer. p 67-81.
- Sheets HD, Covino KM, Panasiewicz JM, Morris SR. 2006. Comparison of geometric morphometric outline methods in the discrimination of age-related differences in feather shape. *Front Zool* 15:3-15.
- Silveira MJ. 1996. Alero Los Cipreses (provincia del Neuquén, República Argentina). En: Gómez Otero J, editor. Arqueología: Sólo Patagonia. Puerto Madryn: CENPAT-CONICET. p 107-118.
- Stojanowski CM. 2005. Biocultural histories in La Florida: A bioarchaeological perspective. Tuscaloosa: University of Alabama Press.
- Templeton A. 2006. Population genetics and microevolutionary theory. New Jersey: Wiley-Liss.
- Vignati MA. 1944a. Antigüedades en la región de los lagos Nahuel Huapi y Traful: IV. Hallazgos en cerro Leones. *Notas del Museo de La Plata. Tomo 9, Antropología* 26:103-117.
- Vignati MA. 1944b. Antigüedades en la región de los lagos Nahuel Huapi y Traful: I. El enterratorio de puerto Huemul. *Notas del Museo de La Plata. Tomo 9, Antropología* 23:53-83.
- Vignati MA. 1957-1959. El Hombre Fósil de Mata-Molle. *Notas del Museo de La Plata* 19:327-351.
- Virchow R. 1894. Schädel aus Süd-America, insbesondere aus Argentinien and Bolivien. *Verh. ber. Ges. für Anthr. Ethn. und Urg.* In *Zeitschr. f. Ethnologie (Alemania)* 26:386-341.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL. 2004. Geometric morphometric for biologists: a primer. London: Academic Press.