

HIPÓTESIS ACERCA DEL POBLAMIENTO DE TIERRA DEL FUEGO-PATAGONIA A PARTIR DEL ANÁLISIS GENÉTICO-POBLACIONAL DE LA VARIACIÓN CRANEOFACIAL

ROLANDO GONZÁLEZ-JOSÉ¹, NEUS MARTÍNEZ-ABADÍAS¹, SILVINA VAN DER MOLEN², CLARA GARCÍA-MORO¹, SILVIA DAHINTEN³, MIGUEL HERNÁNDEZ¹

RESUMEN

En este trabajo se propone un enfoque “modelo-restringido” en el sentido de que en primer término se esquematizan numéricamente tres modelos de poblamiento para el área de Tierra del Fuego-Patagonia y *a posteriori* se evalúa el grado de asociación de la variabilidad biológica con las predicciones de dichos modelos. La variabilidad biológica fue estimada mediante matrices R construidas a partir de variables craneofaciales registradas en nueve muestras Patagónicas y Fueguinas. Tanto los modelos como la variabilidad biológica fueron representados en forma de matriz de distancia. Las pruebas de correlación de matrices de Mantel y de Smouse-Long-Sokal demuestran que los modelos que mejor explican la variabilidad contemplan: a) aislamiento geográfico de los fueguinos y flujo génico intra-fueguino, b) aislamiento por distancia en el centro patagónico y c) fuerte influencia de la inmigración araucana. Estos fenómenos juegan un papel más importante que la evolución de estrategias adaptativas diferentes (caza y recolección marina o terrestre) en la diferenciación craneofacial.

PALABRAS CLAVES: Patagonia, Tierra del Fuego, matrices R, permutación de matrices, modelos de poblamiento.

HYPOTHESIS ABOUT THE PEOPLING OF FUEGO-PATAGONIA FROM THE GENETIC POPULATION ANALYSIS OF THE CRANEOFACIAL VARIATION

ABSTRACT

In this work we propose a “model-bound” approach to the settlement of Tierra del Fuego and Patagonia, by testing the association between hypothesized settlement models and craniofacial variation. R matrix methods and matrix permutation analyses were performed upon a data matrix of craniofacial measurements of nine samples belonging to Fueguian/Patagonian populations. Association of biological distances with seven design matrices representing several settlement patterns was tested using matrix permutation tests. A model representing a long history of isolation between Fueguian and Patagonian indians, isolation-by-distance in the central region of Patagonia and a strong effect of the araucanian immigration in the northern area, rather than a model emphasizing differences in life-strategies, shows the best correlation with the biological distance matrix.

KEY WORDS: Patagonia, Tierra del Fuego, R matrix, matrix permutation, settlement models.

¹ Universitat de Barcelona. Facultat de Biologia. Unitat d'Antropologia. Barcelona. España.

² Universitat Autònoma de Barcelona. Facultat de Ciències BAVE- Unidad de Zoología. Barcelona. España.

³ Centro Nacional Patagónico (CONICET). Puerto Madryn. Argentina.

INTRODUCCIÓN

Los métodos utilizados para el estudio de la estructura genética de las poblaciones humanas fueron clasificados por Relethford y Lees (1982) en dos grupos: los estudios modelo-libres o modelo-independientes y los estudios modelo-restringidos o modelo-dependientes (*model-free* y *model-bound*, en inglés). En los métodos modelo-independientes se utilizan medidas de similitud fenotípica o genética para inferir indirectamente diferencias en la estructura de las poblaciones. Los patrones de variación son comparados y correlacionados, pero no se indagan sus causas directamente. Por el contrario, los estudios modelo-restringidos suponen la incorporación directa de medidas de similitud poblacional en modelos de estructura poblacional (Relethford y Lees 1982). Estos modelos implican, además, desarrollos matemáticos y teóricos formales que tienen como objetivo la estimación de parámetros específicos a partir de los datos (Relethford y Blangero 1990). En una situación ideal, estos parámetros deberían poseer la suficiente versatilidad como para ser obtenidos a partir de simulaciones informáticas o a partir de otros caracteres (demográficos, moleculares, etnográficos, arqueológicos, lingüísticos, etc.). En este artículo proponemos un enfoque *model-bound* como una metodología válida para el abordaje del caso puntual del poblamiento de Tierra del Fuego y Patagonia. Las herramientas utilizadas en este trabajo son las matrices R y la permutación de matrices.

Una matriz R es la matriz normalizada de covarianzas de frecuencias alélicas a través de las poblaciones. Los análisis de matrices R presentan ciertas ventajas sobre otros métodos de estimación de similitud o distancia genética (Relethford y Harpending 1994). Estas técnicas han sido exitosamente utilizadas con el fin de estudiar migraciones, flujo génico y modelos de poblamiento a partir de un amplio rango de datos (ver una revisión en González-José *et al.* 2001a).

Por otro lado, las técnicas de permutación de matrices, que pueden englobarse dentro de los conocidos métodos de Monte Carlo, fueron sugeridas y desarrolladas para evaluar modelos de poblamiento y dispersión humana en Europa por Sokal *et al.* (1992) y fueron posteriormente utilizadas en otros estudios o poblaciones (ver González-José *et al.* 2001a,b; Livshits *et al.* 1991; Sokal *et al.* 1997; Waddle 1994; Waddle *et al.* 1998).

Estas dos técnicas son combinadas en este

trabajo: la matriz R permitirá obtener estimaciones de variabilidad residual en torno a un centroide regional así como una matriz de distancias biológicas equivalentes a *distancias genéticas mínimas* (*sensu* Williams-Blangero y Blangero 1989); por otro lado, la permutación de matrices permitirá estimar el grado de ajuste de esa matriz de distancias genéticas mínimas con distintas matrices de diseño, cuyos elementos representen las distancias hipotéticas que deberían existir entre un determinado par de poblaciones bajo determinado modelo. Así, los métodos de permutación de matrices son de suma utilidad cuando tanto los datos reales como las hipótesis pueden ser expresados en forma de matriz de distancias.

Los modelos planteados en este trabajo son sencillos y representan escenarios de poblamiento extremos. Los modelos surgen de la interacción de diferentes factores microevolutivos que potencialmente operaron en Patagonia, como la deriva genética en grupos fueguinos luego de la formación del estrecho de Magallanes, la evolución de estrategias adaptativas diferentes (caza y recolección marina *versus* caza y recolección terrestre), o el efecto del flujo génico proveniente de los grupos de Chile Central que se expanden en la Patagonia oriental en épocas históricas.

Por un lado, la evolución de estrategias de vida diferentes es representada como causa preponderante en el origen de los patrones de variación morfológica. Debe recordarse que los grupos que habitaron las estepas arbustivas desde el centro de Argentina hasta Patagonia e Isla Grande de Tierra del Fuego desarrollaron una economía cazadora recolectora terrestre, basada fundamentalmente en el consumo del guanaco *Lama guanicoe*. Ni el agriculturalismo ni el pastoralismo se desarrollaron al sur del paralelo 32° (Mena 1997). Una adaptación marina basada en la caza de lobos marinos y la recolección de moluscos bivalvos evolucionó en las franjas costeras del canal Beagle y el extremo occidental del estrecho de Magallanes.

Por otro lado, un factor que debe incorporarse en la discusión es el aislamiento ocasionado por la conformación definitiva del estrecho de Magallanes. Este fenómeno conllevó el aislamiento total de las poblaciones fueguinas con respecto al continente durante alrededor de 8.000 años (Borrero y Mc Ewan 1997).

Finalmente, debe tenerse en cuenta la influencia biológica potencial de la "araucanización". Los araucanos comienzan a introducirse en Neuquén desde Chile hace unos 1.000 años (Mena 1997). De forma

masiva, sin embargo, lo hacen más tardíamente en los siglos XVIII y XIX, debido tanto a la persecución ejercida por los españoles, como a la atracción de los caballos y vacas salvajes existentes en la época de la colonización en el territorio que actualmente ocupa la provincia de Neuquén, extendiéndose más tarde hasta las provincias de Río Negro y La Pampa. De esta manera influenciaron fuertemente a los grupos que ocupaban esa región, como los pehuenches y los manzaneros. Más allá de la evidencia arqueológica y lingüística que respalda la existencia de la araucanización, se carece en la actualidad de una estimación de la magnitud biológica del fenómeno, a excepción del trabajo de Pucciarelli *et al.* (1999). Esta estimación es importante para clarificar si la araucanización se limitó a un proceso de difusión cultural, similar al observado en otras regiones de América, o si acarrió el desplazamiento de poblaciones y el consecuente flujo génico.

Paralelamente a estos análisis de tipo *model-bound* se presentan aquí los resultados de un estudio del tipo *model-free* con el fin de estimar distancias entre un espécimen de interés para el poblamiento de la Patagonia, el cráneo de Punta Santa Ana y diversas muestras de referencia. El análisis morfológico del cráneo de Punta Santa Ana es fundamental porque permite ahondar en el conocimiento de la evolución de la caza-recolección marina. La aparición de la adaptación marítima en Patagonia ha sido foco del interés de numerosos arqueólogos. Ortiz-Troncoso (1975), por ejemplo, investiga los yacimientos de Punta Santa Ana y Bahía Buena, en la Patagonia Austral, demostrando la existencia indiscutible de una economía cazadora recolectora marina alrededor del 5.620 AP, aunque hay dataciones que apuntan una mayor antigüedad de 6.540 AP (véase Constantinescu, 2001), así como la continuidad de este patrón cultural hasta periodos tardíos. Este material sería la evidencia indiscutible más antigua de adaptación marítima en el sur de la Patagonia. En un trabajo posterior, el mismo autor (Ortiz-Troncoso 1989) repasa la evidencia lítica correspondiente a los sitios de adaptación marítima, discutiendo su variabilidad en cuanto a la dispersión geográfica, la materia prima utilizada y la antigüedad atribuida. Así, comprobar con qué probabilidad se asocia el cráneo de Punta Santa Ana a grupos modernos de estrategia canoera o terrestre puede explicar la asociación entre la evolución de dichas estrategias y la morfología craneofacial en la región.

En lo que respecta al espécimen de Punta

Santa Ana, la aproximación poblacional es imposible, precisamente por tratarse de un individuo único. Sin embargo, durante los últimos años se han desarrollado técnicas numéricas que permiten la estimación de pertenencia a un grupo de un individuo único (Albrecht 1992; Van Vark y Schaafsma 1992). Se trata de la llamada Distancia Interindividual de Mahalanobis, que permite, en el caso puntual de Patagonia, explorar las afinidades morfológicas de un individuo que, por su fechado (unos 6.500 años AP) (Ortiz-Troncoso 1975), resulta de interés en cuanto a la exploración de la evolución morfológica de la población. Al respecto, Prieto (1993) razona que si el cráneo de Punta Santa Ana corresponde a una población de economía canoera, entonces éste sería el fechado más antiguo para esta estrategia en la región.

Teniendo en cuenta lo anterior, el objetivo de este trabajo es considerar la variación biológica reflejada en la morfología craneofacial y su asociación con diferentes escenarios hipotéticos para el poblamiento de la región, tanto a partir de muestras estadísticamente clásicas, como a partir de un espécimen único, de interés para el poblamiento de la región.

MATERIALES Y MÉTODOS

Fueron estudiados 230 cráneos pertenecientes a nueve poblaciones del centro de Argentina y la Patagonia argentina y chilena. La muestra se describe en mayor detalle en la Tabla 1. Las colecciones estudiadas se encuentran depositadas en diversas instituciones de Argentina (Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn; Museo Etnográfico J.B. Ambrossetti, Buenos Aires; Museo de La Plata, La Plata; Misión Salesiana de La Candelaria, Río Grande), Chile (Instituto de la Patagonia, Universidad de Magallanes, Punta Arenas; Museo Maggiorino Borgatello, Punta Arenas; Museo Municipal de Porvenir, Porvenir), Francia (Musée de l'Homme, Paris), Italia (Museo di Antropologia e Etnografia, Istituto di Antropologia, Firenze) y Suiza (Museum der Anthropologie, Universität Zurich-Irchel, Zurich). Las muestras fueron codificadas siguiendo un criterio estrictamente geográfico y están listadas en la Tabla 1. El sexo de los individuos fue estimado de acuerdo a Buikstra y Ubelaker (1994). El efecto del sexo sobre la dimensión de los cráneos fue corregido a partir de una estandarización en "z-scores" dentro de cada sexo. Este método es usualmente utilizado para eliminar los efectos de la variación de tamaño

asociada al dimorfismo sexual (Relethford 1994; Williams-Blangero y Blangero 1989). Los análisis fueron realizados solamente sobre individuos no deformados, con el fin de minimizar al máximo la adición de varianza ambiental. Las variables craneométricas utilizadas como marcadores se detallan en la Tabla 2. Asimismo, 23 variables de Howells (GOL, BNL, BBH, XCB, XFB, ZYB, AUB, ASB, BPL, NPH, NLH, OBH, OBB, NLB, MDH, ZMB, FMB, EKB, DKB, IML, FRC, PAC, OCC; Howells 1973) fueron medidas en el cráneo de Punta Santa Ana, depositado en el Instituto de la Patagonia, Punta Arenas, Chile. Un extenso reporte acerca de los hallazgos de Punta Santa Ana ha sido publicado en esta revista por Ortiz-Troncoso (1975). En este sitio sólo fue hallado un esqueleto adulto de sexo femenino, acompañado por una industria lítica de elevado contenido en obsidiana, y una industria ósea constituida por cabezas de arpón (Ortiz-Troncoso 1975). El autor destaca, además, las evidentes afinidades con el sitio de la Isla Englefield (seno Otway).

Análisis de Permutación de Matrices

La matriz de distancias genéticas mínimas (BIO) fue obtenida a partir de la matriz R de acuerdo a Williams-Blangero y Blangero (1989). En este cálculo se asume un modelo poligénico aditivo para los rasgos, en el cual la esperanza de las desviaciones debidas al efecto ambiental es cero. Así, la varianza fenotípica, compuesta por una varianza genética y otra ambiental ($\sigma_p^2 = \sigma_g^2 + \sigma_e^2$) debe ser mayor o igual a la varianza genética ($\sigma_p^2 \geq \sigma_g^2$). Williams-Blangero y Blangero (1989)¹ demostraron que “ D_p^2 representa la matriz conteniendo la mínima distancia genética derivada de la variación fenotípica”.

La evaluación de las distintas hipótesis acerca de la diferenciación morfológica de las poblaciones fue llevada a cabo a partir de una serie de pruebas de permutación de matrices. En un estudio típico de permutación de matrices, las diferencias entre las muestras son estimadas a partir de un carácter observable en la población y son expresadas en una matriz de distancias. Paralelamente, se utilizan las diferencias hipotéticas esperadas bajo un modelo dado para construir una matriz de diseño (Waddle *et al.* 1998). Una matriz de diseño describe las distancias relativas entre

las poblaciones esperadas bajo determinado escenario. La construcción apropiada de las matrices de diseño es crucial para la interpretación de la matriz de distancias observadas (Sokal *et al.* 1997).

El nivel de asociación entre las diferentes matrices fue estimado a partir de pruebas de Mantel (Mantel 1967) y pruebas de Smouse-Long-Sokal (Smouse *et al.* 1986), que fueron utilizadas como una extensión del test de Mantel cuando fue necesario estimar si la asociación entre una matriz A y otra B resulta significativa al mantener constantes una o más matrices C, D, etc. Esta prueba es útil para evaluar la correlación parcial entre dos matrices una vez que los efectos de la distancia geográfica o de otros modelos son eliminados. Tanto las pruebas de Mantel como las de Smouse-Long-Sokal fueron realizadas con el programa NTSYS PC, versión 2.10d (rutina mxcomp). Los valores p fueron obtenidos luego de 100.000 permutaciones sobre 362.880 (9!) posibles permutaciones.

Las matrices de diseño fueron obtenidas teniendo en cuenta los factores descritos en la Introducción, y se describen a continuación:

Modelo de Aislamiento Adaptativo (MAA)

Bajo este modelo, la evolución de estrategias adaptativas diferentes es el principal factor que da lugar a las diferencias craneofaciales observadas en las poblaciones patagónicas y fueguinas. En consecuencia, las poblaciones que comparten estilos de vida similares (entendidos aquí como caza y recolección terrestre o marina) fueron separadas por una distancia hipotética de cero (e.g. $d_{(NECH-TFTE)}=0$), mientras que los pares de poblaciones con estrategias adaptativas diferentes fueron separados por un uno (e.g. $d_{(NECH-TFMA)}=1$).

Modelo de Aislamiento Geográfico (MAG)

En este escenario se plantea la hipótesis de que el aislamiento originado por la conformación del estrecho de Magallanes y por la cordillera de los Andes genera una mayor afinidad entre individuos que han quedado en el mismo margen del accidente geográfico en cuestión. Así, las diferencias entre las poblaciones fueguinas deben ser menores (fueron separadas por una distancia de 0) ya que comparten un mismo ámbito de aislamiento geográfico (e.g. $d_{(TFMA-TFTE)}=0$). Paralelamente, las comparaciones entre grupos fueguinos y patagónicos reciben un valor de 1 (e.g. $d_{(NECH-TFTE)}=1$).

¹ La ecuación resultante puede ser escrita como: $d_{ij}^2 = r_{ii} + r_{jj} - 2r_{ij}$ donde r_{ij} son los elementos de la matriz R calculada para cada rasgo en las poblaciones i y j (Relethford *et al.* 1997).

Modelo de Aislamiento Geográfico Atenuado (MAGA)

Este modelo es una derivación del modelo anterior y se fundamenta en que, en este caso, las poblaciones del archipiélago chileno representan un papel de “puente” entre ambos *stocks*, el fueguino y el patagónico, a través de los Andes meridionales. Esta posibilidad fue sugerida por Mena (1987) y dada la amplia distribución de las poblaciones canoeras puede sospecharse cierto grado de contacto con grupos continentales. La matriz de diseño es igual a la anterior, excepto la comparación entre TFMA y SPCP que recibe un valor intermedio de 0,5 (e.g. $d_{(SPCP-TFMA)} = 0,5$).

Modelos Anteriores contemplando diferentes grados de Araucanización (MAAyA, MAGyA, MAGAyA).

Los modelos anteriores (MAA, MAG y MAGA) fueron modificados para formar tres nuevos modelos (MAAyA, MAGyA, MAGAyA) contemplando la evidencia etnográfica (Casamiquela 1990; Martinic 1995) y arqueológica (Mena 1997) que reporta la existencia de una oleada migratoria proveniente de Chile Central y penetrando a través de los Andes orientales hacia los ambientes precordilleranos. De acuerdo a datos etnográficos y toponímicos (Casamiquela 1990), las poblaciones más afectadas por la oleada araucanizante deberían ser NPRE en primer grado y luego RPAM (en efecto el grupo RPAM hablaba la lengua araucana, con lo cual el contacto cultural parece claro en este caso). Dado que este flujo génico actuaría homogeneizando las diferencias previas entre NPRE y RPAM, pero a su vez distanciándolos de los grupos restantes que no sufrieron el impacto de la araucanización, se decidió aumentar la distancia hipotética de estos dos grupos en una unidad (o dos o tres unidades) con respecto a los demás y asumir que la distancia entre NPRE y RPAM es igual a 0. El grado de impacto de la oleada araucanizante se simuló sumando diferentes valores (1, 2 ó 3) a la distancia original entre NPRE (o RPAM) y las restantes poblaciones. Así por ejemplo, en el modelo original MAA la distancia entre NECH y RPAM es $d_{(NECH-RPAM)} = 0$ (porque comparten la misma estrategia adaptativa), en cambio en MAAyA esta distancia pasa a ser 1, porque NECH no ha sufrido el impacto migratorio araucano, en MAAyA2 la distancia pasa a ser 2, porque el grado de mestizaje entre RPAM y

araucanos es el doble de importante que las diferencias de estilo de vida, y en MAAyA3 es igual a 3, porque las diferencias son tres veces mayores. De esta manera, se puede simular un escenario de migración araucana de débil a fuerte y superponerlo sobre los tres modelos básicos planteados al principio.

Modelo de Aislamiento Geográfico Atenuado + Araucanización + Corredor Migratorio (MAGAyAyC).

Se trata del modelo más complejo de los aquí implementados y puede entenderse como una proposición formal para entender el poblamiento y la dinámica de las poblaciones patagónicas estudiadas. En este modelo y yendo de sur a norte, las poblaciones interactúan de la siguiente manera. En primer lugar, los tres grupos más meridionales (TFMA, TFTE y SPCP) están distanciados de los más norteños (NPRE y RPAM) por un valor arbitrario máximo de 4, lo que refleja el máximo grado de diferenciación a nivel patagónico entre un grupo fueguino y un grupo altamente araucanizado. A su vez, los tres grupos meridionales conforman un primer conjunto poblacional, donde el flujo génico mantenido durante largos períodos a través de los pasos andinos más suaves del sur (Mena 1987), así como los contactos costeros (Martinic 1999), generan una homogenización de los tres grupos involucrados. Estas tres poblaciones fueron separadas entre sí con una distancia de cero. Hacia el norte, se propone un escenario de flujo génico limitado por aislamiento por distancia. Esto es, un “corredor” bordeando el Atlántico en el cual las poblaciones entran en contacto regular con sus vecinos con mayor probabilidad que con sus no vecinos. Este corredor, que probablemente tuvo un sentido económico y cultural, fue propuesto por Casamiquela (1990) a partir de datos etnográficos, lingüísticos y arqueológicos. Así, las poblaciones de ese corredor (LACH, NECH, NERN y LAJU) fueron separadas con una distancia de 1 de su vecino inmediato más sureño o más norteño y en el caso de no ser colindantes (se consideró que NERN y LAJU habitaron aproximadamente el mismo punto de este corredor) simplemente se suma la distancia a lo largo de los pasos necesarios: (e.g. $d_{(LACH-TFTE)} = 1$; $d_{(LACH-NERN)} = 2$). Finalmente, a este escenario se le superpone un fenómeno de migración araucana moderado para las poblaciones cercanas a la oleada ($d_{(RPAM-NERN)} = 1$).

Modelo de Distancias Climáticas (CLIMA)

El objetivo de este modelo es evaluar si las diferencias climáticas entre los sitios donde fueron recolectadas las muestras se asocian con las diferencias en la morfología craneofacial, siguiendo la metodología propuesta por Rothhammer y Silva (1990). Los datos sobre la temperatura promedio anual, la temperatura máxima promedio, la temperatura mínima promedio (en grados centígrados) y la precipitación anual (en milímetros) se obtuvieron de Rothhammer y Silva (1990) y del servicio Weatherbase (www.weatherbase.com). Se cuantificó el efecto independiente de todas las variables climáticas a partir de un análisis de Componentes Principales (Manly 1994). Los dos primeros componentes principales explicaron el 94% de la variación, definiendo el primer componente como la información de la temperatura y el segundo como la información acerca de las precipitaciones. A continuación se obtuvieron los scores de cada población para los componentes principales 1 y 2. La suma de cuadrados de las diferencias entre cada par de poblaciones (distancia euclidiana al cuadrado) fue utilizada para construir una matriz de distancias climáticas, que resume las diferencias en las variables climáticas citadas anteriormente.

Además de las tres matrices de diseño, fue construida una matriz de distancias geográficas (G), en la cual los elementos son las distancias en kilómetros entre las muestras. Esta matriz fue utilizada para el desarrollo de los tests Smouse-Long-Sokal (1986), donde los modelos anteriores son puestos a prueba por segunda vez, pero haciendo constantes los efectos de la separación geográfica entre muestras. Así por ejemplo, cuando la distancia hipotética entre dos poblaciones sea igual a 0, este cero se transformará en el residuo de la regresión (para ese par de poblaciones) entre la distancia geográfica y los valores hipotéticos de la matriz de diseño. Esto es una manera de “suavizar” los efectos de algunos modelos demasiado simples (MAA por ejemplo) donde la matriz sólo tiene dos tipos de elementos: ceros y unos.

Las matrices de diseño completas, así como los esquemas que fueron utilizados para construirlas están disponibles en soporte electrónico y pueden ser solicitados a los autores.

Análisis Relethford-Blangero

La matriz R obtenida a partir del modelo

de Relethford-Blangero (1990), permitió obtener estimaciones de la desviación de la variabilidad intragrupal de las poblaciones estudiadas en función de la variabilidad intragrupal esperada para la región (Harpending y Ward 1982; Relethford y Blangero 1990). Los resultados de esta aproximación, usualmente llamada “análisis Relethford-Blangero”, son ilustrados mediante un gráfico de dispersión de las muestras, con la varianza observada en el eje vertical, la distancia desde el centroide (r_{ij}) en el eje horizontal y una línea de regresión esperada derivada de la extensión multivariante del modelo Harpending y Ward (Relethford y Blangero 1990).

Las estimaciones de distancia genética mínima, así como las de variabilidad residual fueron obtenidas a partir del programa Rmet para Windows v.5.0 provisto por el Dr. John Relethford en Internet <http://konig.la.utk.edu>

El cráneo de Punta Santa Ana

La afinidad del cráneo de Punta Santa Ana con otras muestras fue analizada a partir de las Distancias Generalizadas de Mahalanobis, de acuerdo a las modificaciones de Van Vark y Schaafsma (1992). Según estos autores, la distancia entre un individuo y una muestra de referencia puede ser obtenida a partir de la fórmula

$$D_{ij}^2 = (x_i - x_j)' P_w^{-1} (x_i - x_j),$$

donde x_j representa el vector de valores para el individuo 1, x_j es el vector de medias para la población j, y P_w es la matriz agrupada de varianzas-covarianzas. Dado que no es posible estimar esta matriz para la población de la cual fue extraído el espécimen bajo estudio, ésta puede ser reemplazada por una matriz agrupada de varianzas covarianzas obtenida a partir de un número importante de muestras de referencia actuales (Van Vark y Schaafsma 1992). En el presente estudio, la matriz fue obtenida de la totalidad de muestras femeninas presentes en la base de datos de William W. Howells (Howells 1973, 1989). Éste es un enfoque conservativo y permite estimar la afinidad de un individuo único con diversas muestras. Usualmente, los resultados se expresan en términos de probabilidades típicas, que representan la proporción de individuos de la muestra de referencia que se encuentran más alejados del centroide de la muestra que el individuo en cuestión (Albrecht 1992). Así, cuanto más grande es

la probabilidad típica, mayor es la afinidad del espécimen con el grupo de referencia. Las poblaciones de referencia para el cráneo de Punta Santa Ana fueron tres muestras de Fuego-Patagonia: cazadores recolectores terrestres de Patagonia (RPAM+ NERN+ LAJU + NECH+ LACH+ NPRES+ SPCP), de Tierra del Fuego (TFTE), y cazadores recolectores marinos o canoeros (TFMA), más todas las muestras americanas, asiáticas y australianas de la base de datos de Howells. Dado que el sexo estimado para el esqueleto de Punta Santa Ana es con alta probabilidad femenino, las comparaciones se realizaron solamente con las series de este sexo.

RESULTADOS

Análisis de Permutación de Matrices

La matriz R fue utilizada para construir un gráfico de coordenadas principales que refleja las distancias entre grupos (BIO) (Fig. 1). Como puede observarse en esta figura, las muestras fueguinas y del sur patagónico (TFMA, TFTE, SPCP) conforman un grupo con distancias muy bajas entre ellas y separado de los grupos continentales de acuerdo a la distancia geográfica. Así, los grupos del centro patagónico (LACH y NECH) se ubican cerca del centroide. Otros dos grupos notorios son los formados por RPAM y NPRES, y por NERN y LAJU.

Las pruebas de permutación de matrices fueron realizadas sobre diez matrices: BIO, la matriz conteniendo las distancias genéticas mínimas entre las muestras; MAA, MAG, MAGA, MAAyA, MAGyA, MAGAyA y MAGAyAyC, las siete matrices de diseño representando diferentes hipótesis acerca del origen de la variabilidad morfológica en las poblaciones; CLIMA, la matriz que simula las diferencias ambientales entre las poblaciones; y GEO, la matriz conteniendo la separación geográfica entre muestras. En la Tabla 3 se presentan las pruebas de Mantel y de Smouse-Long-Sokal utilizadas para comparar el grado de asociación estadística entre diferentes matrices de distancia, observadas e hipotéticas. Para simplificar la lectura de la tabla, de los modelos que reflejaban diferentes grados de araucanización sólo se presentan aquellos que duplicaban la distancia entre grupos araucanizados y no araucanizados. Los modelos restantes (considerando las distancias 1 y 3 para la comparación araucanizado/no araucanizado)

arrojaron resultados similares y no se exponen en dicha tabla.

En lo que respecta a los modelos, las distancias BIO se asocian claramente con el modelo MAGAyAyC, que postula alto flujo génico entre grupos meridionales, un corredor de flujo génico limitado por aislamiento por distancia para el centro de Patagonia, y una fuerte oleada de inmigración araucana (un valor de 3 para la comparación grupo araucanizado/no araucanizado). Cuando la separación geográfica se hace constante en el análisis (test Smouse-Long-Sokal, mitad inferior de la tabla), este modelo sigue siendo altamente explicativo de la variación craneofacial.

Cuando se calcula el test de Mantel exclusivamente sobre los modelos entre sí (resultados no expuestos) se observa que los principales modelos (MAA, MAG, MAGA) y sus derivados (MAAyA, MAGyA, MAGAyA, MAGAyAyC) no presentan correlaciones significativas. Como es de esperar, las correlaciones son significativas entre modelos derivados (e.g.: MAGyA vs. MAGAyA o MAGyA vs. MAGAyAyC), pero en líneas generales, puede decirse que los grandes enfoques sobre el poblamiento de la región no brindan explicaciones redundantes acerca de las relaciones interpoblacionales y que *sus efectos son diferentes*.

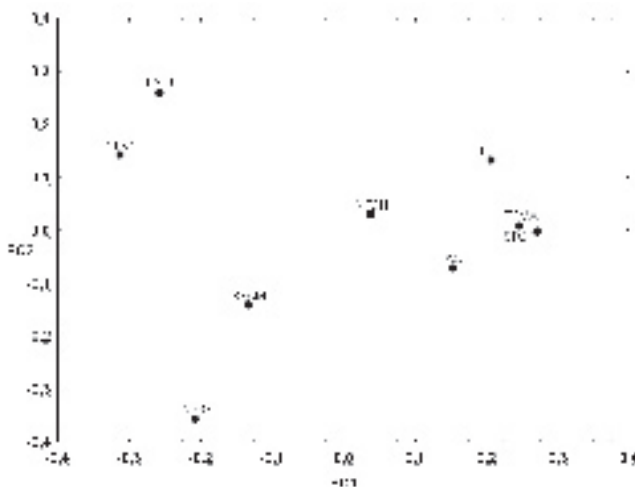


Figura 1. Matriz de distancias genéticas mínimas (BIO): gráfico de dispersión de los dos primeros vectores eigen, obtenidos luego de calcular un análisis de coordenadas principales a partir de la matriz R, Heredabilidad utilizada: 0,55 (Devor 1987). Variación explicada por los dos vectores= 59,9 %. +: centroide. Códigos de acuerdo a la Tabla 1.

Dado que todos los modelos menos MAA y MAAyA estuvieron correlacionados positiva y significativamente con la distancia geográfica, los resultados de la mitad inferior de la Tabla 3 son más informativos que los de la mitad superior, donde la distancia geográfica puede representar una “tercera variable oculta” que explique indirectamente las correlaciones entre alguna distancia biológica y algún modelo de poblamiento. En definitiva, se observa que los modelos simples como el de aislamiento adaptativo (MAA) o los modelos simples de aislamiento por distancia (MAG, MAGA) no explican eficientemente la variabilidad craneofacial en Patagonia. Por el contrario, el modelo más complejo, que pretende simular un efecto fuerte de la oleada araucanizante como factor homogeneizador en el norte de la región y de diferenciación entre el norte y el centro sur, sumado a una alta similitud para el extremo sur y un flujo génico limitado por la distancia geográfica para las poblaciones que ocuparon el extenso centro patagónico, es el modelo más plausible para entender la variación craneofacial en la región.

Análisis Relethford-Blangero

Las varianzas promedio observadas, esperadas, residuales y la significación de las desviaciones de la recta de regresión esperada para nueve muestras se detallan en la Fig. 2. El análisis fue repetido probando diferentes agrupaciones de las muestras, de acuerdo a lo recomendado por Relethford y Blangero (1990). En este trabajo se presenta la agrupación de muestras que mejor reflejó la dispersión en torno a la recta de regresión esperada, que consistió en analizar los grupos siguiendo un patrón geográfico: un grupo norteño (RPAM y NPRE), un grupo centro patagónico (NERN, NECH, LAJU, LACH), y un grupo del extremo sur (TFMA, TFTE, SPCP). El grupo norteño presenta una variabilidad residual de 0,034, es decir, mayor variabilidad interna que la esperada en función de la variación regional. El grupo del centro presenta un valor promedio de 0,012, que no difiere significativamente de la recta de regresión esperada. El grupo fueguino presenta un valor de -0,046 (significativamente diferente de 0), es decir, que presenta menos variación interna que la esperada en torno al centroide regional.

Relethford y Blangero (1990) justifican el

agrupamiento de las muestras para obtener valores de varianza residual cuando “los tamaños muestrales son pequeños y pueden generar valores de variabilidad interna artificialmente elevados”, como es probablemente el caso de LACH y SPCP.

El cráneo de Punta Santa Ana

Los valores de Distancia de Mahalanobis obtenidos entre el cráneo de Punta Santa Ana y las muestras de referencia se presentan en la Tabla 4. Como puede observarse, las tres muestras de mayor afinidad con el espécimen estudiado son las muestras de fueguinos canoeros, fueguinos terrestres y patagones en ese orden. La probabilidad típica para la comparación entre el cráneo de Punta Santa Ana y el grupo de fueguinos canoeros fue igual a 0,35, lo que representa que el 35% de los cráneos canoeros utilizados como referencia se encuentran más lejos del centroide multivariante de esta población que el cráneo de Punta Santa Ana.

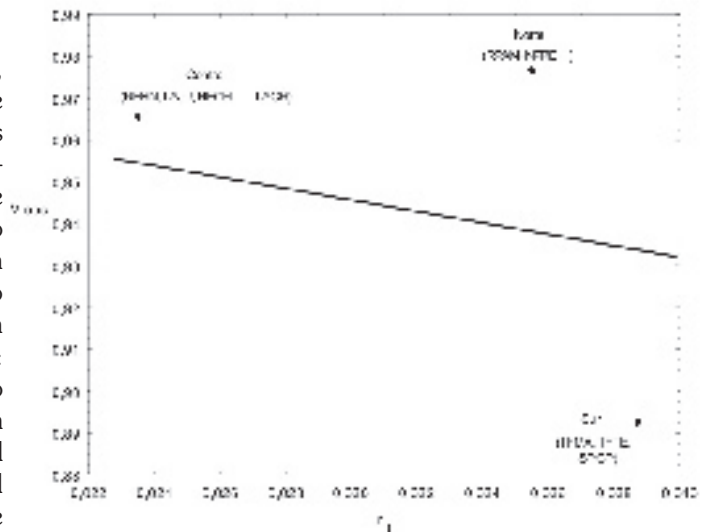


Figura 2. Gráfico de dispersión de las varianzas fenotípicas medias ($V. obs$) versus la distancia al centroide (r_{ii}) para las muestras estudiadas. Se ha asumido que los tamaños poblacionales son iguales. La línea indica la regresión esperada de acuerdo al modelo Harpending-Ward (1982) y de acuerdo a Relethford y Blangero (1990). Los valores de r_{ii} fueron obtenidos considerando una heredabilidad de 0,55 (Devor 1987). Códigos de acuerdo a la Tabla 2.

TABLA 1: Composición de la muestra en cuanto a origen geográfico y sexo. M: masculinos, F: femeninos.

Código	Ubicación Geográfica	Sexo		
		F	M	Total
TFMA	Ambientes marinos del sur de Tierra del Fuego (Islas del Canal del Beagle y archipiélago chileno)	29	19	48
TFTE	Ambientes terrestres de Tierra del Fuego (al norte de la Cordillera de los Andes)	22	31	53
SPCP	Sur de la precordillera patagónica.	11	23	34
LACH	Costa del Golfo San Jorge y Lagos Musters y Colhué Huapi (Chubut)	22	19	41
NECH	Noreste de Chubut	27	25	52
NERN	Noreste de Río Negro	33	28	61
LAJU	Laguna del Juncal, Río Negro	19	19	38
NPRE	Norte de la Precordillera Patagónica	24	4	28
RPAM	Región Pampeana (Buenos Aires)	24	22	46
TOTAL		211	190	401

TABLA 2: Listado de las variables craneométricas utilizadas como marcadores.

Código	Descripción	Referencia
GOL	Longitud Glabelo-Occipital	Howells (1973)
BNL	Longitud Basion-Nasion	Howells (1973)
BBH	Altura Basion- Bregma	Howells (1973)
XCB	Anchura Máxima del Cráneo	Howells (1973)
XFB	Anchura Frontal Máxima	Howells (1973)
ZYB	Anchura Bicigomática	Howells (1973)
AUB	Anchura Biauricular	Howells (1973)
ASB	Anchura Biasteriónica	Howells (1973)
BPL	Longitud Basion-Prostion	Howells (1973)
NPH	Altura Nasion-Prostion	Howells (1973)
NLH	Altura Nasal	Howells (1973)
NLB	Anchura Nasal	Howells (1973)
MAB	Anchura del Paladar	Howells (1973)
MDH	Altura de la Mastoides	Howells (1973)
OBH	Altura Orbital	Howells (1973)
OBB	Anchura Orbital	Howells (1973)
DKB	Anchura Interorbital	Howells (1973)
ZMB	Anchura Bimaxilar	Howells (1973)
FMB	Anchura Frontal	Howells (1973)
EKB	Anchura Biorbital	Howells (1973)
IML	Longitud Inferior del Malar	Howells (1973)
FRC	Cuerda Nasion-Bregma o Frontal	Howells (1973)
PAC	Cuerda Bregma-Lambda o Parietal	Howells (1973)
OCC	Cuerda Lambda-Opisthion u Occipital	Howells (1973)
M9	Anchura postorbital o Anchura frontal mínima	Martin y Saller (1957)
M43	Anchura facial superior	Martin y Saller (1957)
M46	Anchura bimaxilar	Martin y Saller (1957)
M55	Altura Nasal (<i>sensu</i> Martin)	Martin y Saller (1957)

TABLA 3: Resultados de las pruebas de Mantel y de Smouse-Long-Sokal (utilizado para eliminar los efectos de la distancia geográfica en los modelos terminados en “.G”). En la parte superior de la tabla se compara la matriz de distancias observadas (BIO) con las diferentes matrices de diseño. En la mitad inferior las pruebas se han hecho manteniendo constante el efecto de la distancia geográfica (test de Smouse-Long-Sokal). *: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; ***: $p < 0,005$; ****: $p < 0,001$.

Código	Descripción	BIO	p
GEO	Distancias geográficas en km.	0,371	*
CLIMA	Distancias climáticas	0,309	*
MAA	Mod. de Aislamiento Adaptativo	-0,061	
MAG	Mod. de Aislamiento Geográfico	-0,010	
MAGA	Mod. de Aisl. Geog. Atenuado	0,035	
MAAyA	MAA y Araucanización	0,249	
MAGyA	MAG y Araucanización	0,266	
MAGAyA	MAGA y Araucanización	0,285	
MAGAyAyC	MAGAyA y Corredor	0,620	***
CLIMA.G	Distancias Climáticas (GEO=const.)	0,255	
MAA.G	Mod. de Aislamiento Adaptativo (GEO=const.)	-0,145	
MAG.G	Mod. de Aislamiento Geográfico (GEO=const.)	-0,228	
MAGA.G	Mod. de Aisl. Geog. Atenuado (GEO=const.)	-0,202	
MAAyA.G	MAA + Araucanización (GEO=const.)	0,152	
MAGyA.G	MAG + Araucanización (GEO=const.)	0,117	
MAGAyA.G	MAGA + Araucanización (GEO=const.)	0,135	
MAGAyAyC.G	MAGA + Araucanización + Corredor (GEO=const.)	0,596	****

TABLA 4: Distancias de Mahalanobis (D^2) entre el cráneo de Punta Santa Ana y diversas series de referencia. El nombre de la muestra corresponde al código asignado en la Tabla 1 o bien al nombre original en Howells (1973). PT: probabilidad típica. En negrita se presenta el mejor ajuste.

Muestra	n	Región	D^2	PT
PATA	160	Patagonia continental (RPAM+ NPRE+ NERN+ NECH+ LAJU+ LACH+ SPCP)	31,98	0,059
TFMA	29	Caz. Rec. marinos de T. del Fuego y archipiélago chileno (TFMA)	22,88	0,350
TFTE	22	Cazadores recolectores terrestres de Tierra del Fuego (TFTE)	23,23	0,332
TEITA	50	Kenia, África	86,53	0,000
DOGON	52	Mali, África	88,32	0,000
ZULU	46	Sudáfrica, África	74,58	0,000
BUSHMAN	49	Bosquimanos, África	79,93	0,000
ESKIMO	55	Esquimales de Groenlandia	57,00	0,000
PERÚ	55	Perú	65,79	0,000
ARIKARA	27	Dakota del Sur, U.S.A.	50,55	0,000
STA. CRUZ	51	California, U.S.A.	59,21	0,000
AUSTRALIA	49	Aborígenes australianos	70,57	0,000
TASMANIA	42	Aborígenes de Tasmania	62,30	0,000
TOLAI	54	Tolai, Melanesia	75,05	0,000
BURIAT	54	Buriatos, Siberia	53,15	0,000
N. JAPAN	32	Norte de Japón	62,58	0,000
S. JAPAN	41	Sur de Japón	61,46	0,000
NORSE	55	Noruega	51,43	0,000
ZALAVAR	45	Hungría	52,59	0,000
BERG	53	Austria	55,67	0,000
MOKAPU	49	Polinesia	64,11	0,000
GUAM	27	Polinesia	66,06	0,000
MORIORI	51	Polinesia	51,38	0,000
HAINAN	38	China meridional	75,95	0,000
ATAYAL	18	China meridional	66,05	0,000

DISCUSIÓN

¿Cómo pueden sintetizarse las ideas existentes en cuanto al poblamiento de una región y los espectros de variabilidad intergrupales obtenidos a partir del dato biológico? Una aproximación novedosa es representar diferentes escenarios de poblamiento en forma de matriz de distancia. Dado que también se ha sugerido que el clima es un factor importante en la configuración de la diferenciación craneofacial, también se construyó una matriz de diseño que resume las diferencias climáticas entre las diferentes localidades. Los modelos responden a lo ya conocido para la región e intentan ser el compendio de los principales factores que pueden haber configurado la dinámica de las poblaciones humanas. Antes de discutir el ajuste de los diferentes modelos a la variación observada, se repasarán estos factores y los trabajos previos realizados en torno a ellos.

Los estudios basados en ADN mitocondrial (Lalueza 1995; Lalueza *et al.* 1997a; Moraga *et al.* 2000) y morfología craneal (González-José *et al.* 2001b, 2002; Lahr 1995) coinciden al señalar que, en una escala continental, las muestras fueguinas y patagónicas tienden a formar un grupo único, probablemente porque reflejan la coalescencia en un ancestro común que ocupó la región. Sin embargo, cuando el esquema comparativo es refinado, cierto grado de variabilidad y diferenciación parece observarse a nivel molecular y a nivel morfológico (Cocilovo y Guichón 1985; Guichón *et al.* 1989, 1991; Lalueza 1995; Lalueza *et al.* 1996, 1997b). La mayoría de estos análisis tienden a agrupar los tres grupos fueguinos (selk'nam, kawéskar y yámana) y a ubicar a los grupos continentales (tehuelches) en una rama externa. Los resultados presentados aquí suelen seguir esta tendencia, aunque el grupo SPCP está claramente unido a los fueguinos.

En primer lugar, puede pensarse que la diferenciación craneofacial se dio principalmente como respuesta adaptativa al ambiente frío y severo de Tierra del Fuego. Se ha intentado reflejar esta idea en el modelo de distancias climáticas que, en última instancia, representa las diferencias climatológicas entre las regiones estudiadas. Esta posibilidad ha sido explorada en trabajos centrados en variables de Howells (Hernández *et al.* 1997; Lalueza *et al.* 1997b), que reportan evidencias en favor de una

adaptación al ambiente frío, particularmente centrada en la morfología nasal. No obstante ello, la matriz de distancias climáticas no presentó un buen ajuste con la matriz de distancias biológicas y menos aún luego de que las distancias geográficas, que afectan tanto al clima como a las distancias biológicas, fueran eliminadas del análisis. Esto no quiere decir que la morfología craneana no se haya adaptado en modo alguno al ambiente frío de la región, sino que esos cambios parecen haberse circunscrito a la morfología nasal y no son lo suficientemente fuertes como para alterar un patrón subyacente de relaciones interpoblacionales. Otra explicación para la falta de asociación entre clima y morfología craneal es que el clima observado actualmente en Patagonia no es explicativo de la historia climática de la región. Esta historia es compleja y caracterizada por múltiples cambios y fluctuaciones concentrados en un período geológicamente breve de tiempo. Para una población humana que ha acumulado información tecnológica a lo largo del desplazamiento desde Alaska hasta Tierra del Fuego, ¿no hubiese sido más efectiva y veloz una mecánica adaptativa centrada en los caracteres culturales, más que en la modificación de la morfología del cráneo? De hecho, los cambios climáticos en el extremo sur de América han sido la norma más que la excepción, en especial en épocas posteriores a la ocupación humana. En todo caso, y de acuerdo a Borrero (1989, 2001), los primeros pobladores de Patagonia habrían estado adaptados a los cambios constantes. Sin embargo, desde una óptica biológica, es poco parsimonioso pensar en muchos cambios en la morfología craneofacial concentrados en poco tiempo. Esto lleva a pensar que el fenotipo craneal observado no representa casos de adaptación extrema y que su cambio mediante selección natural no significó grandes ventajas a las poblaciones humanas de Patagonia. Es en estas situaciones donde se vislumbran debilidades en las tesis puramente adaptacionistas, porque ante un ambiente que cambia rápidamente los cambios adaptativos deben ser también rápidos. Es factible pensar que el bagaje cultural y el conocimiento del medio, que son capaces de moldearse y adaptarse mucho más rápido que el bagaje genético, pudieron actuar más en consonancia con los cambios ambientales que el cambio selectivo del fenotipo craneal.

Las evidencias arqueológicas reflejan que la adaptación al medio cambiante de la transición

Pleistoceno-Holoceno y del Holoceno temprano se consolidó a través de un conjunto de adaptaciones tecnológicas, que habrían sido suficientes para garantizar la supervivencia de los primeros grupos y habrían optimizado el aprovechamiento de una fauna en vías de extinción y de una nueva fauna holocénica. El sitio de Monte Verde, el más antiguo de los conocidos hasta el momento para la región, es un buen ejemplo del grado de sofisticación en la explotación de recursos que desplegaban los grupos tempranos.

Otras particularidades morfológicas de los cráneos fueguinos y patagónicos, como la robustez craneofacial, han sido atribuidas al estrés masticatorio (Hernández *et al.* 1997; Lahr y Wright 1996). Constantinescu (1999) sugiere que el desgaste dentario observado en los grupos patagónicos se debe principalmente a una dieta dura. La misma autora (Constantinescu 1999) también presenta pruebas de uso parafuncional de los dientes en grupos selk'nam. La dificultad de modelar los efectos del estrés masticatorio en las poblaciones patagónicas se debe a que todas comparten aproximadamente los mismos tipos de dieta. Si el estrés masticatorio está relacionado con la dieta, entonces puede ser de utilidad buscar asociaciones entre estrategias económicas y variabilidad craneofacial. Esto se llevó a cabo a través del modelo de Aislamiento Adaptativo, que simula un escenario en el cual las diferencias craneofaciales están asociadas al tipo de adaptación (marina o terrestre) de los grupos.

Este modelo refleja, al mismo tiempo, las relaciones esperadas bajo un modelo de poblamiento defendido en algunos trabajos (Bird 1938; Chapman 1982, 1987; Cocilovo y DiRienzo 1984; Cocilovo y Guichón 1985; Guichón *et al.* 1989; Ortiz-Troncoso 1989). Bajo este modelo, la estrategia adaptativa marina habría sido introducida en la región a través de una migración de poblaciones marítimas provenientes de la costa Pacífica en el norte de Chile. Esto implicaría que la estrategia adaptativa no es un producto local de los grupos canoeros fueguinos, sino que habría existido desde la llegada misma de los primeros grupos. A este estrato poblacional "marítimo" y entrando por una ruta Pacífica, se le sumaría un estrato poblacional "atlántico" que habría dado origen a los cazadores-recolectores terrestres. Este esquema fue simulado en el modelo de Aislamiento Adaptativo (MAA) que

intenta reproducir una separación de los grupos, bien por adaptación a la explotación de recursos alimentarios diferentes, o por la pertenencia a estratos migratorios diferentes (Pacífico *versus* Atlántico). Este modelo (MAA) no se ajustó satisfactoriamente con la variabilidad observada a nivel craneofacial. Estas pruebas parecen contradecir las interpretaciones de dos *stocks* poblacionales para Patagonia o la noción de que la explotación de determinados recursos es el principal elemento responsable de las diferencias craneofaciales.

Para el caso de Tierra del Fuego y Patagonia, el poblamiento está fuertemente marcado por su historia glacial en general y por la presencia de puentes terrestres en el estrecho de Magallanes ocasionados por descensos en el nivel del mar. Las fluctuaciones de los campos de hielo patagónicos en respuesta al cambio climático pueden ser identificadas en la secuencia de sedimentos, la geomorfología del paisaje y los cambios en los patrones de vegetación (McCulloch *et al.* 1997). El cruce desde el continente hacia la Isla Grande de Tierra del Fuego a través de un puente terrestre fue posible en varias oportunidades entre el 14.000 y el 8.000 AP (Borrero y McEwan 1997; McCulloch *et al.* 1997). La evidencia arqueológica indica que los humanos estaban presentes en la Isla Grande entre los 11.000 y los 10.200 años AP (Borrero y McEwan 1997). Con la desaparición del último puente de conexión, esos grupos quedaron aislados desde hace 8.000 años AP hasta el contacto con los europeos, a no ser que un flujo génico se haya establecido a través de los grupos canoeros del archipiélago chileno y los grupos continentales del sur de la Patagonia, donde los pasos a través de los Andes son bajos y accesibles.

Partiendo de esta información, pueden construirse modelos en los cuales las diferencias serían provocadas por deriva génica con respecto a los grupos continentales y, a las diferencias que podrían surgir en estos últimos a través del flujo génico con otros grupos continentales. En este contexto, el flujo génico al sur del estrecho estaría limitado a intercambios exclusivamente dentro de Tierra del Fuego y el archipiélago chileno, con pequeñas o nulas influencias de grupos no fueguinos. Lanata (2000) también sugirió que en la isla Grande de los Andes habrían funcionado como barrera, separando los cazadores recolectores terrestres, al norte, de los marinos, al sur de la cordillera. Este escenario de poblamiento, en que los accidentes geográficos separan a los cazadores terrestres de los marítimos,

fue simulado teniendo en cuenta diversos grados de intensidad (MAG y MAGA). En el modelo de Aislamiento Geográfico Atenuado, se asumió que las poblaciones que habitaron el archipiélago chileno mantendrían un flujo génico con los grupos continentales a través de los pasos cordilleranos del sur de los Andes. Estos modelos simples de aislamiento geográfico tampoco arrojaron resultados positivos en su comparación con las matrices de distancia genética mínima.

En base a lo discutido más arriba y a la gran cantidad de datos históricos y arqueológicos en referencia a la araucanización, es menester pensar que los modelos descritos anteriormente no estarían completos si no se incluye en ellos algunas relaciones hipotéticas surgidas luego de la importante migración araucanizante. Por ello, se volvieron a construir todos los modelos anteriores simulando una oleada de migración araucanizante que habría afectado a los grupos de norpatagonia. Finalmente y siguiendo algunas fuentes etnográficas (Casamiquela 1990; Musters 1871) y arqueológicas (Borrero 2001; Gómez Otero *et al.* 1998) se consideró que las poblaciones del centro patagónico podrían estar vinculadas mediante un simple esquema de aislamiento por distancia. En consecuencia se simuló este escenario más complejo, incluyendo aislamiento geográfico atenuado en el extremo sur, araucanización en el norte y aislamiento por distancia en el centro (MAGAyAyC). Como se presentó en la sección de resultados, este modelo presentó el mejor ajuste con las distancias craneofaciales, diferenciándose claramente de las comparaciones restantes. Su influencia fue notoria tanto cuando se mantuvieron constantes los efectos de la separación geográfica, como cuando se incluyeron en el análisis.

Un punto fundamental a tener en cuenta y que sirve de contraste independiente al análisis de permutación de matrices, es que las predicciones del modelo de mejor ajuste sean corroboradas por el análisis Relethford-Blangero, que está enfocado en la variación intra-intergrupala y no en las relaciones intergrupales exclusivamente. Los espectros de variabilidad interna en Patagonia (Fig. 2) reflejan altos niveles de heterogeneidad en la zona norte, variabilidad en torno a la esperada en la zona central y variabilidad significativamente por debajo de la esperada en el extremo sur. Bajo el modelo Relethford-Blangero, los residuales positivos se producen por varios motivos: a) mayores niveles

de flujo génico de amplio rango desde una fuente "externa" (Relethford y Blangero 1990) que aumente la heterocigosidad de la población en cuestión; b) tasas de mutación mayores en el grupo en cuestión con respecto a los grupos restantes (Powell y Neves 1999); c) un tamaño efectivo de la población mayor o tasas de crecimiento poblacional más elevadas que en las restantes poblaciones (Powell y Neves 1999); o bien d) sesgos en el muestreo que aumenten la variabilidad intragrupal artificialmente (Powell y Neves 1999).

En el caso puntual de las poblaciones norteañas, la manera más parsimoniosa de interpretar la elevada variabilidad intragrupal observada es a través del flujo génico que estos grupos podrían haber recibido de las poblaciones araucanas (con un tamaño efectivo mucho mayor) que habitaban el centro de Chile. Este mestizaje tiene su correlato cultural y está bien documentado en la literatura etnográfica. Se lo conoce como "proceso de araucanización" (Casamiquela 1990), un fenómeno de dispersión de las poblaciones araucanas que es observable en el registro arqueológico en áreas pericordilleranas desde el año 1.000 dC (Mena 1997) y que se intensifica cuando difunden masivamente su lengua y cultura en el centro de Argentina en los siglos XVIII y XIX. Asimismo, la araucanización trajo aparejada una creciente belicosidad de los grupos Pampas araucanizados, quienes disputaron una auténtica guerra de desgaste con las poblaciones criollas del centro argentino a través de los famosos "malones", incursiones de saqueo que llegaron a asolar importantes y fortificadas ciudades como Bahía Blanca (abril de 1852). Como es de esperar, si el análisis hubiese incluido una muestra de araucanos de Chile, entonces éstos ya no formarían parte del "universo" genético exterior y contribuirían a desplazar el centroide regional. Estos resultados podrían considerarse como la primera evidencia biológica del proceso de araucanización en Patagonia norte y la región pampeana y como se ha visto, debería ser interpretado como un fenómeno migratorio que sería responsable de la estructura poblacional que se observa en los restos esqueléticos de períodos históricos.

Para el caso del centro patagónico, el resultado del análisis Relethford-Blangero refleja niveles acordes con lo esperado en el contexto regional. Esta evidencia es congruente con la visión de que en el

centro patagónico no existieron barreras importantes al flujo génico y que el contacto entre grupos sólo estuvo limitado por la distancia que los separó. Este resultado refuerza las evidencias obtenidas en relación al modelo de mejor ajuste, que precisamente implica un escenario de flujo génico limitado por distancia para el centro de la región.

Las muestras de Tierra del Fuego y del sur de Santa Cruz se emplazan en la zona de residuales negativos, en la cual las muestras presentan significativamente menor variabilidad interna que la esperada. Para ambos casos, la disminución de la heterogeneidad puede deberse a que estos grupos permanecieron al margen del flujo génico que podrían haber mantenido las poblaciones más norteñas con otros grupos. En particular, puede sugerirse entonces que estos grupos han quedado al margen de las oleadas araucanizantes más importantes. Para el caso de Tierra del Fuego, una fuente potencial de reducción de la variabilidad interna puede estar dada por la dificultad en la asignación etnográfica de los cráneos. En este particular, Varela *et al.* (1994, 1997) demuestran que las asignaciones del material esquelético hechas por Gusinde parecen reflejar errores en la clasificación de los restos como canoero o cazador terrestre. Mediante técnicas de análisis canónico, los autores demuestran que la información somatométrica y craneométrica de un mismo individuo son contradictorias en cuanto a la asignación de grupo en un alto porcentaje de casos, reflejando errores en el proceder clasificatorio de Gusinde. Si bien estos errores pueden haber sido repetidos por otros investigadores, no parece que ello sea de importancia en la muestra considerada aquí, dado que no se ha estudiado el material de Gusinde, depositado en los museos de Viena y Santiago de Chile y la mayoría de los restos fueguinos utilizados provienen de excavaciones arqueológicas. Cabe aclarar, por último, que si dos grupos presentan fuertes afinidades morfológicas, una primera consecuencia práctica es, precisamente, la dificultad de separarlos en grupos discretos.

Otra explicación a la baja variabilidad interna de fueguinos podría ser un bajo tamaño poblacional en relación a las otras series estudiadas. Sin embargo, no existen motivos de peso para pensar que los grupos del extremo sur no alcanzaran los tamaños efectivos de población que se alcanzaron en el norte de Patagonia. Dado que no se cuenta

con estimaciones directas o indirectas de tamaño poblacional (excepto para los Selk'nam, García-Moro 1992 y García-Moro *et al.* 1997), una aproximación posible al problema consiste en utilizar el método Relethford-Blangero (1990) para simular posibles escenarios demográficos para los grupos estudiados. En un trabajo previo (González-José 2003) se calcularon las distancias considerando diferentes arreglos de tamaños poblacionales relativos, en los cuales una población fueguina cualquiera llega a un tamaño poblacional equivalente al 75%, 50% y 25% de una población continental cualquiera. Las matrices de distancia resultantes reflejaron que el patrón de distancias interpoblacionales para Patagonia no se ve alterado cuando se establecen relaciones de tamaño poblacional discordantes entre grupos fueguinos y patagónicos. El único cambio perceptible consiste en un mayor agrupamiento de los grupos fueguinos cuando se considera un escenario demográfico muy extremo, con tamaños poblacionales de las poblaciones fueguinas iguales o menores al 50% del tamaño de una población continental (González-José 2003).

La deriva génica, por otro lado, podría dar cuenta de la disminución de la variabilidad en fueguinos, pero no parece explicar la corta distancia que existe entre los grupos de Tierra del Fuego y SPCP, en el extremo sur continental, a no ser que este grupo haya mantenido cierto grado de contacto con los grupos fueguinos.

La relevancia de los enfoques sobre la varianza observada en torno a un centroide regional radica en que la atención se centra en la varianza polimórfica, es decir, aquella registrada en el seno de las poblaciones y no sobre la variación politípica, aquella existente entre las poblaciones (Comas 1967). Esto redundaría en un cambio en el enfoque de la variación fenotípica, históricamente explorada con fines clasificatorios.

Los resultados concernientes al espécimen de Punta Santa Ana deben discutirse en el contexto de la evolución de las estrategias adaptativas en Patagonia. Teniendo en cuenta que el cráneo de Punta Santa Ana proviene del sitio catalogado como el más antiguo de economía marina y considerando que presenta una clara afinidad con grupos modernos de economía canoera, ello lleva a pensar que la morfología craneofacial característica de los grupos del archipiélago chileno y del sur de Tierra del Fuego es anterior a la evolución

del modo de vida canoero. Esta evidencia resta peso a cualquier hipótesis que justifique la evolución de estrategias adaptativas en Patagonia como el “motor” del cambio morfológico a nivel del cráneo.

En función de las evidencias presentadas aquí y de los datos provenientes de otros estudios, se plantea a continuación un modelo formal para el poblamiento de la Patagonia. Este modelo puede ser evaluado, en el futuro, en cuanto a sus puntos particulares o como un modelo global.

UN MODELO PARA EL POBLAMIENTO DE LA PATAGONIA

De acuerdo a los resultados obtenidos, puede formalizarse un modelo para el poblamiento de Tierra del Fuego-Patagonia, sintetizado en los siguientes puntos:

- 1) Los grupos fueguinos y patagónicos comparten un ancestro común, que protagonizó el poblamiento temprano de la región.
- 2) Tierra del Fuego fue poblada inicialmente por grupos de economía indiferenciada, en algún momento entre los 10.000 y los 12.000 años.
- 3) Las poblaciones fueguinas permanecieron aisladas del continente durante los últimos 8.000 años, salvo por una conexión hipotética entre los grupos canoeros del archipiélago chileno y los grupos del sur continental.
- 4) Las poblaciones fueguinas mantienen altos niveles de flujo génico entre ellas.
- 5) No existieron barreras importantes al flujo génico limitado por la distancia geográfica en el centro de Patagonia, probablemente entre la cuenca del Río Gallegos y el Río Negro o Colorado.
- 6) La importante migración araucana proveniente allende los Andes modifica el patrón de distancias y de variabilidad interna en aquellos grupos patagónicos que reciben el impacto de este flujo durante un tiempo prolongado: los grupos del norte precordillerano y de La Pampa.

En referencia al primer punto, existen evidencias provenientes de la genética molecular, la arqueología y la etnografía, que también respaldan este enunciado particular. Diversos trabajos sobre morfología craneal (González-José *et al.* 2001b; Lahr 1995; Sardi 2002), biología molecular (Carnese 1995; Lalueza 1995, Lalueza *et al.* 1997a; Mesa *et al.* 2000; Moraga *et al.* 2000; Rothhammer *et al.* 1997), lingüísticos (Casamiquela 1990), arqueológicos (Borrero 1989,

2001; Dillehay 2000) coinciden a la hora de agrupar las poblaciones fueguinas y patagónicas cuando se las compara con poblaciones de otras regiones de América y el mundo.

Con respecto al segundo punto del modelo, los arqueólogos han dedicado gran parte de su esfuerzo a explorar los orígenes de las dos grandes estrategias adaptativas, marina y terrestre. Para algunos autores, la estrategia canoera surge a partir de la migración de grupos ya adaptados a los ambientes litorales, que se habrían expandido hacia el sur llegando hasta Tierra del Fuego (Bird 1946; Chapman 1982, 1987; Ortiz-Troncoso 1989). Algunos estudios de antropología física han respaldado este modelo, a partir del estudio de series craneales fueguinas (Cocilovo y DiRienzo 1984; Cocilovo y Guichón 1985; Guichón *et al.* 1989). No obstante, otros autores han demostrado que la morfología craneal de los grupos fueguinos y patagónicos no apoya la hipótesis de dos orígenes distintos para canoeros y cazadores terrestres (González-José *et al.* 2002; Hernández 1992; Lalueza *et al.* 1997b).

Para otros autores (Borrero 1987, 1997, 2001; Dillehay 2000; Legoupil y Fontugne 1997; Orquera *et al.* 1987; Piana 1984), la aparición del modo de vida canoera está ligada más a fenómenos adaptativos, ocasionados por factores ambientales como la presión demográfica local en ascenso, el aumento en el nivel del mar y la expansión del bosque de *Nothofagus* (Mena 1997). Este último evento ambiental marca un límite claro en la temporalidad de la adaptación marítima porque la construcción de las canoas no es posible sin acceso fácil y directo al bosque. Debe recordarse que la evidencia de adaptación marítima más antigua procede de Punta Santa Ana, con un fechado de 6.410 ± 70 años AP, muy posterior a las evidencias tempranas de ocupación (Ortiz-Troncoso 1975). Si ambas estrategias estaban diferenciadas en el momento del poblamiento temprano de la región, entonces los sitios costeros más antiguos deberían presentar una tecnología especializada en la caza y recolección marinas. Sin embargo, luego de un examen exhaustivo de los sitios Túnel y Lancha Packewaia, en el canal del Beagle, Piana (1984) y Orquera *et al.* (1987) concluyeron que la adaptación marina se desarrolla una vez que las poblaciones se establecen definitivamente en la Isla Grande de Tierra del Fuego. En apoyo de esta visión, Legoupil y Fontugne (1997) observan que los sitios tempranos en Tierra del Fuego están emplazados en zonas transicionales marítimo-terrestres, lo que evidencia la falta de especialización

en la explotación de los recursos. Para los horizontes tempranos del sitio de Monte Verde (Chile), Dillehay (2000) reporta una utilización muy generalista de los recursos, que abarcan elementos del estuario, los ríos circundantes y los ambientes montañosos. Ahora bien, esta estrategia transicional y temprana, ¿evoluciona hacia una estrategia marítima de manera única, o bien se registró en varios lugares de la costa Pacífica? Algunos arqueólogos se inclinan por la segunda opción. En un artículo reciente, Rivas *et al.* (1999) describen la presencia de tres sitios ecotonaes (zonas de transición entre ambientes de estepa y el bosque y ambientes marinos) en torno a los que se concentran los sitios más antiguos y que registran evidencia de una transición de cazadores recolectores terrestres a marítimos a nivel regional. Estos focos transicionales estarían representados por: 1) el Canal Beagle e isla Navarino, en el área meridional extrema, siendo el componente Túnel 1 el antecedente más temprano de esta zona, 2) el sector medio del estrecho de Magallanes, seno Otway, siendo el sitio Ponsonby la evidencia más antigua de dicha transición y 3) el sitio de Puente Quilo, en la parte septentrional del archipiélago chileno, ubicado en el norte de la isla de Chiloé y fechado en torno a los 5.500 años AP (Rivas *et al.* 1999).

El hecho de que la evolución cultural desde una estrategia generalista a una marina se haya dado con cierta probabilidad de manera independiente en tres lugares bien distanciados a lo largo de la costa sur y occidental de Patagonia, lleva a pensar que la economía marina no era parte del bagaje cultural de los primeros pobladores, sino que surgió como una adaptación dependiente de la aparición de la “tecnología de la madera” y condicionada por el establecimiento del bosque de *Nothofagus*. En relación a ello, el hecho de que el espécimen de Punta Santa Ana presente afinidades con grupos canoeros actuales indica que este proceso de diversificación estratégica se ha canalizado en evolución cultural más que en cambios a nivel del cráneo. Para Barth (en Borrero 2001), el origen del modo de vida canoero es producto de estrés ambiental, dado por una crisis en los recursos desencadenada por los cambios climáticos y que originó la necesidad de explotar otros recursos. Este mecanismo de cambio y adaptación cultural rápido promovido por situaciones de estrés es utilizado por Kelly y Todd (1989) para explicar el poblamiento de América. De acuerdo a Borrero (1989, 2001), este mecanismo justifica apropiadamente la falta de saturación de los espacios abandonados y la

expansión a nuevos ambientes.

El distanciamiento biológico de los grupos patagónicos y fueguinos en función de su estrategia no parece ser un fenómeno esperable bajo estas evidencias arqueológicas: el hecho de que los grupos fueguinos y del sur patagónico presenten similitudes craneofaciales es totalmente compatible con las evidencias arqueológicas que sostienen una economía indiferenciada para los primeros pobladores y alto flujo génico entre los habitantes del sur de Fuego-Patagonia. En este sentido, debe notarse que el segundo grupo de mejor ajuste al cráneo de Punta Santa Ana es, precisamente, el grupo de fueguinos terrestres, lo que grafica la homogeneidad craneofacial entre estos grupos.

Además, de las evidencias geológicas que demuestran el aislamiento de Tierra del Fuego desde alrededor de 8000 años, el tercer punto del modelo encuentra respaldo en algunos trabajos moleculares. Para Lalueza (1995) la inexistencia de haplogrupos mitocondriales A y B en grupos del sur de Fuego-Patagonia, es explicable a partir de la carencia de dichos haplogrupos en el estrato poblacional fundador de la región y, el hecho de que estos haplogrupos no hayan surgido en las muestras del sur mediante flujo génico con otras poblaciones Amerindias, revela el grado de aislamiento geográfico al que llegaron los fueguinos y patagones del sur. Debe notarse que las muestras utilizadas por Lalueza también incluían individuos Aónikenk, equivalentes al grupo SPCP de este trabajo, que tampoco presentaron los haplogrupos A y B. Desde el punto de vista arqueológico, los grupos fueguinos presentan claras muestras de divergencia: no existen pinturas rupestres, la deformación craneana no fue una práctica difundida y las estrategias de caza diferían porque la diversidad de las presas era sensiblemente menor (Borrero 2001).

El cuarto punto del modelo de poblamiento es perfectamente compatible con estos datos, que reflejan homogeneidad en el extremo sur de Fuego-Patagonia, homogeneidad basada en ancestría común y flujo génico (al menos durante los últimos siglos, como se desprende del material estudiado).

El quinto punto del modelo, que describe un escenario de alta movilidad y flujo génico para el centro patagónico, encuentra respaldo en algunas evidencias. Las poblaciones de Patagonia continental durante el Holoceno tardío estuvieron probablemente acopladas a un aprovechamiento estacional de las mesetas centrales en primavera y verano y a un replegamiento hacia los

ríos en épocas desfavorables. Los ríos de Patagonia fueron fundamentales para el establecimiento de las poblaciones humanas debido a que el agua es uno de los recursos críticos en Patagonia (Borrero 1989, 2001; Casamiquela 1990; Gómez Otero *et al.* 1998). Esta movilidad importante en Patagonia se fundamenta en el alto grado de transportabilidad que muestran algunas materias primas líticas, que han sido desplazadas desde fuentes lejanas hasta sitios en la meseta. Debe destacarse que más allá de los ríos, no existen barreras geográficas importantes al desplazamiento entre los ambientes de meseta y la costa atlántica. De acuerdo a las investigaciones arqueológicas de Gómez Otero *et al.* (1998), la costa funcionó como un puente de contacto entre los grupos de Patagonia central. Estos autores encuentran que materiales procedentes de la costa se dan en muestras tempranas del interior de Patagonia, lo que indica circulación de artefactos a través de contacto directo o indirecto entre las poblaciones de ambos ambientes.

En relación al último punto del modelo, los resultados etnográficos, arqueológicos y lingüísticos respaldan la existencia de una oleada Araucana en el centro de Argentina, que se exacerba en épocas históricas y modifica las características biológicas y culturales de los grupos de la Pampa. Recientemente, Pérez y Barrientos (2001) demostraron que las poblaciones tempranas de la región pampeana presentan grandes similitudes morfológicas con la serie de Río Negro estudiada aquí (NERN). Esto permite suponer que las diferencias observadas en este trabajo son recientes y que probablemente respondan al flujo génico protagonizado entre los grupos pampeanos y los grupos de inmigrantes araucanos. La magnitud del cambio provocado en la población receptora depende directamente de las diferencias iniciales y de la tasa de migración. Los datos manejados en este trabajo no permiten profundizar más al respecto, pero Moraga *et al.* (2000) reportan altos niveles de heterocigocidad para los grupos araucanos de Chile. Esta alta variabilidad puede llevar a suponer que aun cuando el impacto inmigratorio no fue excesivamente fuerte en términos demográficos, la alta variabilidad de los inmigrantes generaría una mayor diferenciación de los grupos pampeanos que recibieron el flujo araucanizante.

La discusión y falsación de este modelo debería incluir más poblaciones patagónicas que no han sido estudiadas exhaustivamente, como los grupos de la isla de Chiloé, los haush de la península Mitre o los grupos

del centro precordillerano. Por otro lado, los estudios concernientes a los restos de horizontes tempranos (Mena *et al.* 2003, Neves *et al.* 1999) y medios de Patagonia, como el análisis del cráneo de Punta Santa Ana presentado aquí, son indispensables para estimar el cambio longitudinal a lo largo de la historia de la región.

En cualquier caso, el estudio del poblamiento de la Patagonia debe plantearse en términos globales y a partir de la discusión conjunta de evidencias provenientes de diversas disciplinas.

CONCLUSIONES

- a) Los resultados provenientes del estudio intra e interpoblacional de los grupos patagónicos sustentan un modelo de poblamiento en el cual los grupos fueguinos y del sur de la Patagonia presentan similitudes probablemente a causa de ancestría común y flujo génico limitado al sistema sur del continente y a la Tierra del Fuego.
- b) Las poblaciones del centro Patagónico probablemente evolucionaron hacia un grado de diferenciación mediado por aislamiento y por distancia.
- c) El modelo de poblamiento propuesto se completa considerando que los grupos del norte patagónico y del centro de Argentina recibieron altos niveles de flujo génico externo a las muestras consideradas. Este flujo génico está constituido por el fenómeno de araucanización, la invasión de grupos de lengua mapungdung que entraron a Argentina desde Chile y ocuparon el norte de Patagonia y la región pampeana.
- d) Los modelos de poblamiento para Tierra del Fuego y Patagonia que se fundamentan principalmente en la evolución de estrategias de subsistencia divergentes o en la adaptación climática como factores principales del cambio, no explican la variabilidad observada en la morfología craneofacial de los grupos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer a los responsables de las colecciones estudiadas en Buenos Aires (I. Baffi), La Plata (H. Pucciarelli y A. Di Bastiano), París (P. Mennecier), Zurich (K. Isler), Firenze (B. Chiarelli y M. Negri), Porvenir (T. Torres Mimica), Punta Arenas (M. Martinic, A. Prieto, F. Morello) y Río Grande (P. Ticó) por su colaboración y hospitalidad durante la toma de datos.

BIBLIOGRAFÍA

- ALBRECHT, G.H. 1992. Assessing the affinities of fossils using canonical variates and generalized distances. *Human Evolution* 7: 49-69.
- BIRD, J. 1938. Antiquity and migrations of the early inhabitants of Patagonia. *Geographical Review* 28:270-275.
- BIRD, J. 1946. The archaeology of Patagonia. En: Steward J., editores. *Handbook of South American Indians*. pp. 17-24.
- BORRERO, L.A. 1987. Replanteo de la Arqueología Patagónica. *Interiencia* 14:127-135.
- BORRERO, L.A. 1989. Evolución cultural divergente en la Patagonia Austral. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 19: 133-140.
- BORRERO, L.A. 1997. The origins of ethnographic subsistence patterns in Fuego-Patagonia. En: McEwan C., Borrero LA, and Prieto A., editores. *Patagonia. Natural History, Prehistory and ethnography at the Uttermost end of the Earth*. British Museum Press: Londres. pp. 60-81.
- BORRERO, L.A. 2001. El poblamiento de la Patagonia. Toldos, milodones, volcanes. Emecé: Buenos Aires.
- BORRERO, L.A. y C. McEWAN. 1997. The peopling of Patagonia. En: McEwan C., L.A. Borrero, y A. Prieto, editores. *Patagonia. Natural History, Prehistory and ethnography at the Uttermost end of the Earth*. British Museum Press: Londres. pp. 32-45.
- BUIKSTRA, J.E. y D.H. UBELAKER. 1994. Standards for data collection from human skeletal remains. *Arkansas Archaeology Survey Research Series* N° 44.
- CARNESE, F.R. 1995. Genetic markers in the aboriginal populations of Argentina. *Brazilian Journal of Genetics* 18:651-656.
- CASAMIQUELA, R.M. 1990. Los pueblos indígenas de la Patagonia. *Ciencia Hoy* 2:18-28.
- COCILOVO, J.A. y J.A. DIRIENZO. 1984. Un modelo biológico para el estudio del poblamiento prehispánico del territorio argentino. Correlación fenético-espacial. *Relaciones de la Sociedad Argentina Antropología* 16: 119-135.
- COCILOVO, J.A. y R.A. GUICHÓN. 1985. Propuesta para el estudio de las poblaciones aborígenes del extremo austral de la Patagonia. *Anales del Instituto de la Patagonia*. Serie Ciencias Humanas 6:111-123.
- COMAS, J. 1967. El polimorfismo racial y sus implicaciones sociales. *Anales de Antropología* 4:49-94.
- CONSTANTINESCU, F. 1999. Evidencias bioantropológicas para modos de vida cazador recolector terrestre y marítimo en los restos óseos humanos de Tierra del Fuego. *Anales del Instituto de la Patagonia*. Serie Ciencias Humanas 26:137-174.
- CONSTANTINESCU, F. 2001. Canal Maule y Punta Santa Ana: el habitus cazador recolector marítimo femenino (patrones óseos característicos del modo de vida canoero en el extremo sur de Chile). *Anales del Instituto de la Patagonia*, Ser. Cs. Hs, 29: 163-181.
- CHAPMAN, A. 1982. *Drama and Power in a Hunting Society: The Selknam of Tierra del Fuego*. Cambridge University Press: Cambridge.
- CHAPMAN, A. 1987. *La Isla de los Estados en la Prehistoria*. EUDEBA, Temas: Buenos Aires.
- DEVOR, E.J. 1987. Transmission of human craniofacial dimensions. *J. Craniofacial Genet. Dev. Biol.* 7:95-106.
- DILLEHAY, T.D. 2000. *The Settlement of The Americas*. Basic Books: New York.
- GARCÍA-MORO, C. 1992. Reconstrucción del proceso de extinción de los Selknam a través de los libros misionales. *Anales del Instituto de la Patagonia*. Serie Ciencias Humanas 21:33-46.
- GARCÍA-MORO, C., M. HERNÁNDEZ y C. LALUEZA. 1997. Estimation of the optimum density of the Selk'nam from Tierra del Fuego: inferences about human dynamics in extreme environments. *American Journal of Human Biology* 9:699-708.
- GÓMEZ OTERO, J., J.L. LANATA y A. PRIETO. 1998. Arqueología de la costa patagónica. *Revista de Arqueología Americana* 15:107-185.
- GONZÁLEZ-JOSÉ, R. 2003. El poblamiento de la Patagonia. Análisis de la variación craneofacial en el contexto del poblamiento americano. Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona, Barcelona.
- GONZÁLEZ-JOSÉ, R., S.L. DAHINTEN y M. HERNÁNDEZ. 2001a. The settlement of Patagonia: a matrix correlation study. *Human Biology* 73:233-248.
- GONZÁLEZ-JOSÉ, R., S.L. DAHINTEN, M.A. LUIS, M. HERNÁNDEZ y H.M. PUCCIARELLI. 2001b. Craniometric variation and the settlement of the Americas: testing hypotheses by means of R matrix and matrix correlation analyses. *American Journal of Physical Anthropology* 116:154-166.
- GONZÁLEZ-JOSÉ, R., C. GARCÍA-MORO, S. DAHINTEN y M. HERNÁNDEZ. 2002. The origin of the Fuegian Patagonians: an approach to population history and population structure using R matrix and matrix permutation methods. *American Journal of Human Biology* 14:308-320.
- GUICHÓN, R.A., I. MARTÍ, A. ASPILLAGA, J.A. COCILOVO y F. ROTHHAMMER. 1989. Contribución al conocimiento de las relaciones biológicas entre las poblaciones aborígenes de Patagonia Austral y Tierra del Fuego. *Runa* 19:27-39.
- GUICHÓN, R.A., H.H. VARELA y J.A. COCILOVO. 1991. Variación somatométrica en las poblaciones aborígenes de Tierra del Fuego. *Simposio Biología Humana y Arqueología. X Congreso Nacional de Arqueología*

- Argentina 2:162-173.
- HARPENDING, H.C. y R.H. WARD. 1982. Chemical systematics and human populations. En: Nitecki M., editores. Biochemical aspects of evolutionary biology. Genetic structure of small populations. University of Chicago Press: Chicago. pp. 213-261.
- HERNÁNDEZ, I. 1992. Los indios de Argentina. Fundación Mapfre: Buenos Aires.
- HERNÁNDEZ, M., C. LALUEZA y C. GARCÍA-MORO. 1997. Fueguian cranial morphology: the adaptation to a cold, harsh environment. *American Journal of Physical Anthropology* 103:103-117.
- HOWELLS, W.W. 1973. Cranial Variation in Man. Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology. Harvard University. Cambridge: Massachusetts, USA.
- HOWELLS, W.W. 1989. Skull shapes and the map. Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology. Harvard University. Cambridge: Massachusetts, USA.
- KELLY, R. y T. TODD 1989. Coming into the Country: Early Paleoindian hunting and mobility. *American Antiquity* 53:231-244.
- LAHR, M.M. 1995. Patterns of modern human diversification: implications for amerindian origins. *Yearbook of Physical Anthropology* 38:163-198.
- LAHR, M.M. y R.V.S. WRIGHT. 1996. The question of robusticity and the relationship between cranial size and shape in Homo Sapiens. *Journal of Human Evolution* 31:157-191.
- LALUEZA, C. 1995. Recuperación de DNA mitocondrial y caracterización de variabilidad en poblaciones antiguas. Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona, Barcelona.
- LALUEZA, C., M. HERNÁNDEZ y C. GARCÍA-MORO. 1996. Craniometric analysis in groups from Tierra del Fuego/Patagonia and the peopling of the south extreme of the Americas. *Human Evolution* 11:217-224.
- LALUEZA, C., A. PÉREZ-PÉREZ, E. PRATS, L. CORNUDELLA y D. TURBÓN. 1997a. Lack of founding Amerindian mitochondrial DNA lineages in extinct aborigines from Tierra del Fuego-Patagonia. *Human Molecular Genetics* 6:41-46.
- LALUEZA, C. M. HERNÁNDEZ y C. GARCÍA-MORO. 1997b. La morfología facial de las poblaciones fueguinas: ¿reflejo de una adaptación al frío? *Anales del Instituto de la Patagonia*. Serie Ciencias Humanas 25:45-58.
- LANATA, J. L. 2000 *The world's southernmost foragers. The native diversity of Tierra del Fuego*.
- LEGOUPIL, D. y M. FONTUGNE. 1997. El poblamiento marítimo en los archipiélagos de Patagonia: núcleos antiguos y dispersión reciente. *Anales del Instituto de la Patagonia*. Serie Ciencias Humanas 25:75-87.
- LIVSHITS, G., R.R. SOKAL y E. KOBLYANSKY. 1991. Genetic affinities of Jewish populations. *American Journal of Human Genetics* 49:131-146.
- MANLY, B.F.J. 1994. *Multivariate statistical methods. A primer*. Chapman and Hall: Londres.
- MANTEL, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27:209-220.
- MARTIN, R. y K. SALLER. 1957. *Lehrbuch der Anthropologie. Band I*. Gustav Fischer Verlag: Stuttgart.
- MARTINIC, M. 1995. Los Aónikenk. Historia y Cultura. Ed. Universidad de Magallanes. Punta Arenas, Chile.
- MARTINIC M. 1999. Dawsonians o Selk'kar: otro caso de mestizaje aborigen histórico en Magallanes. *Anales del Instituto de la Patagonia*. Serie Ciencias Humanas 27:79-88.
- McCULLOCH, R.D., C.M. CLAPPERTON, J. RABASSA y A. CURRANT. 1997. The natural setting. The glacial and post-glacial environmental history of Fuego-Patagonia. En: McEwan C., L.A. Borrero, A. Prieto, editores. Patagonia. *Natural history, prehistory, and ethnography at the uttermost end of the earth*. British Museum Press: Londres. pp. 12-31.
- MENA, F. 1987. Investigaciones sobre cazadores continentales en Aisén, Chile. *Comunicaciones I Jornadas de Arqueología de la Patagonia*. Gobierno Provincia Chubut. Serie Humanidades 2:161-170.
- MENA, F. 1997. Middle to late Holocene adaptations in Patagonia. En: McEwan C., L.A. Borrero, y A. Prieto, editores. *Patagonia. Natural History, Prehistory and ethnography at the Uttermost end of the Earth*. British Museum Press: Londres. pp. 46-59.
- MENA, F, O. REYES, T.W. STAFFORD, y J. SOUTHON. 2003. Early human remains from Baño Nuevo-Icave, central Patagonian Andes, Chile. *Quaternary International*. 109:113-121.
- MESA, N., M.C. MONDRAGÓN, I.D. SOTO, M.V. PARRA, C. DUQUE, D. ORTIZ BARRIENTOS, L.F. GARCÍA, I.D. VÉLEZ, M.L. BRAVO, J.G. MÚNERA, G. BEDOYA, M.C. BORTOLINI y A. RUIZ-LINARES. 2000. Autosomal, mtDNA, and Y-chromosome diversity in Amerinds: pre- and post-columbian patterns of gene flow in South America. *American Journal of Human Genetics* 67:1277-1286.
- MORAGA, M.L., P. ROCCO, J.F. MIQUEL, F. NERVI, E. LLOP, R. CHAKRABORTY, F. ROTHHAMMER y P. CARVALLO. 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.
- MUSTERS, G.C.H. 1871. At home with the Patagonians. Londres.
- NEVES, W.A. POWELLS J.F. Y OZOLINS E.G. 1999. Extra-conti-

- mental morphological affinities of Palli-Aike, Southern Chile. Anonymous. Anonymous. *Interciencia* 24:258-263
- ORQUERA, L.A., E.L. PIANA y A.H. TAPIA DE BRADFORD. 1987. Evolución adaptativa humana en la región del canal Beagle. *1^{as} Jornadas de Arqueología de la Patagonia. Gobierno de la Provincia del Chubut. Serie Humanidades* 2:201-209.
- ORTIZ-TRONCOSO, O. 1975. Los yacimientos de Punta Santa Ana y Bahía Bueva (Patagonia Austral). Excavaciones y fechados radiocarbónicos. *Anales del Instituto de la Patagonia. Serie Ciencias Humanas* 6:93-122.
- ORTIZ-TRONCOSO, O. 1989. Ancestros de los pescadores australes. En: Hidalgo J.L., F. Schiappacasse, H.F. Niemeyer, C. Aldunate e I. Solimano, editores. *Culturas de Chile, Prehistoria*. Ed. Andrés Bello: Santiago de Chile. pp. 367-379.
- PÉREZ, I. y G. BARRIENTOS. 2001. Variabilidad morfológica craneofacial en el valle inferior de Río Negro: implicaciones para el análisis de la dinámica poblacional en nordpatagonia y en el sudeste de la región pampeana. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 3:92.
- PIANA, E.L. 1984. Arrinconamiento o adaptación en Tierra del Fuego. En: *Ensayos de Antropología Argentina*. Editorial de Belgrano: Buenos Aires. pp. 15-110.
- POWELL, J.F. y W.A. NEVES. 1999. Craniofacial morphology of the first americans: pattern and process in the peopling of the New World. *Yearbook of Physical Anthropology* 42:153-188.
- PRIETO, A. 1993. Algunos datos en torno a los enterratorios humanos de la región continental de Magallanes. Anonymous. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cs. Hs.* 22:91-100.
- PUCCIARELLI, H. M., M. L. SARDI, M. A. LUIS, A. L. LUSTIG, P. V. PONCE, M. C. ZANINI y W. A. NEVES. 1999. Posición de los araucanos en un contexto asiático-europeo I: Metodología craneofuncional. *Revista Argentina de Antropología. Biológica.* 2:163-186.
- RELETHFORD, J.H. 1994. Craniometric variation among modern human populations. *American Journal of Physical Anthropology* 95:53-62.
- RELETHFORD, J.H. y F.C. LEES. 1982. The use of quantitative traits in the study of human population structure. *Yearbook of Physical Anthropology* 25:113-132.
- RELETHFORD, J.H. y J. BLANGERO. 1990. Detection of differential gene flow from patterns of quantitative variation. *Human Biology* 62:5-25.
- RELETHFORD, J.H. y H.C. HARPENDING. 1994. Craniometric variation, genetic theory and modern human origins. *American Journal of Physical Anthropology* 95:249-270.
- RELETHFORD, J.H., M.H. CRAWFORD y J. BLANGERO. 1997. Genetic drift and gene-flow in post famine Ireland. *Human Biology* 69:443-465.
- RIVAS, P.H., C.E. OCAMPO y E.F. ASPILLAGA. 1999. Poblamiento temprano de los canales patagónicos: el núcleo ecotonal septentrional. *Anales del Instituto de la Patagonia. Serie Ciencias Humanas* 27:221-230.
- ROTHHAMMER, F. y C. SILVA. 1990. Craniometrical variation among south American prehistoric populations: climatic, altitudinal, chronological and geographic contributions. *American Journal of Physical Anthropology* 82:9-17.
- ROTHHAMMER, F., C. SILVA, S.M. CALLEGARI-JACQUES, E. LLOP y F.M. SALZANO. 1997. Gradients of HLA diversity in South American Indians. *Annals of Human Biology* 24:197-208.
- SARDI, M.L. 2002. Diferenciación craneofacial en aborígenes de la Patagonia y su relación con grupos americanos y extra-americanos. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata, La Plata.
- SMOUSE, P.E., J.C. LONG y R.R. SOKAL. 1986. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test matrix correspondence. *Systematic Zoology* 35:627-632.
- SOKAL, R.R., N.L. ODEN y B.A. THOMSON. 1992. Origins of the Indo-Europeans: genetic evidence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 89:7669-7673.
- SOKAL, R.R., N.L. ODEN, J.L. WALKER y D.M. WADDLE. 1997. Using distance matrices to choose between competing theories and an application to the origin of modern humans. *Journal of Human Evolution* 32:501-522.
- VAN VARK, G.N. y W. SCHAAFSMA. 1992. Advances in the quantitative analysis of skeletal morphology. En: Saunders S.R., M.A. Katzenberg, editores. *Skeletal biology of the past peoples, research methods*. Wiley: New York. pp. 225-257.
- VARELA, H.H., J.A. COCILOVO y R. GUICHÓN. 1994. Evaluación de la información somatométrica por Gusinde sobre los aborígenes de Tierra del Fuego. *Anales del Instituto de la Patagonia. Serie Ciencias Humanas* 22:193-205.
- VARELA, H.H., J.A. COCILOVO y R. GUICHÓN. 1997. Evaluation of the craniometric information published by Gusinde on the natives from Tierra del Fuego. *Homo* 48:125-134.
- WADDLE, D.M. 1994. Matrix correlation tests support a single origin for modern humans. *Nature* 368:452-454.
- WADDLE, D.M., R.R. SOKAL y P. RUDAN. 1998. Factors affecting population variation in Eastern Adriatic isolates (Croatia). *Human Biology* 70:845-864.
- WILLIAMS-BLANGERO, S. y J. BLANGERO. 1989. Anthropometric variation and the genetic structure of the Jirels of Nepal. *Human Biology* 61:1-12.