DE COMO CRUZAR FRONTERAS EN LA CIENCIA.

Homenaje a Héctor M. Pucciarelli

Compiladores
Carolina Paschetta
Rolando González-José
José Luis Lanata

CONICET CENPAT IPCSH
Instituto Patagónico de Ciencias Sociales y Humanas.
CONICET

IIDYPCA CONICET UNRN
Instituto de Investigaciones en Diversidad Cultural y Procesos de Cambio.
UNRN-CONICET

DE COMO CRUZAR FRONTERAS EN LA CIENCIA.
Homenaje a Héctor M. Pucciarelli

Compiladores
Carolina Paschetta
Rolando González-José
José Luis Lanata

CONICET CENPAT IPCSH
Instituto Patagónico de Ciencias Sociales y Humanas.
CONICET

IIDYPCA CONICET UNRN
Instituto de Insvestigaciones en Diversidad Cultural y Procesos de Cambio.
CONICET

De Cómo Cruzar Fronteras en la Ciencia. Homenaje a Héctor M. Pucciarelli. Compilado por Carolina Paschetta; Rolando González-José; José Luis Lanata - 1ra edición compendiada - Puerto Madryn y San Carlos de Bariloche: Instituto Patagónico de Ciencias Sociales y Humanas e Instituto de Investigaciones en Diversidad Cultural y Procesos de Cambio, 2017.
Libro digital, PDF

Archivo Digital: online
ISBN 978-987-28950-9-9

1. Antropología Física. 2. Antropología Forense. 3. Antropología Cultural. I. Paschetta, Carolina, compilador. II. González-José, Rolando, compilador. III. Lanata, José Luis, compilador.
CDD 306

Fecha de catalogación: 07/04/2017
De Cómo Cruzar Fronteras en la Ciencia. Homenaje a Héctor M. Pucciarelli
Carolina Paschetta, Rolando González-José y José Luis Lanata, compiladores
Primera Edición - Abril 2017.
© 2017 Los Autores. Derechos reservados para todas las ediciones.

Diseño e Ilustración de Tapa y Contratapa:
Marianela Sal Anglada - marianelasalanglada@gmail.com

Edición y Diseño Interior:
Omar Okada - omar.okada@hotmail.com

ISBN 978-987-28950-9-9

Queda prohibida la reproducción, total o parcial por cualquier medio de impresión, en forma idéntica, extractada o modificada, en castellano o en cualquier otro idioma. Se permite la reproducción de citas particulares indicando la fuente. Las opiniones vertidas en los artículos publicados en este libro no representan necesariamente la opinión de las instituciones que lo editan. Los artículos de este volumen cumplieron con las prácticas de revisión anónima de pares externos.

Carolina Paschetta, Rolando González-José y José Luis Lanata, compiladores.
2017. De Cómo Cruzar Fronteras en la Ciencia. Homenaje a Héctor M. Pucciarelli. IPCSH e IIDyPCa, CONICET. Puerto Madryn y San Carlos de Bariloche. Argentina.

CONICET
CENPAT
IPCSH

ISBN 978-987-28950-9-9
9 789872 895099

IIDYPCA
CONICET
UNRN

CONTENIDO

Agradecimientos I

Prólogo
Una Vida de Compromiso Científico
Rolando González-José 1

Capítulo 1
Héctor Mario Pucciarelli. Su Vida de Estudiante
Héctor Mario Pucciarelli. His life as a Student
Francisco Raúl Carnese 5

Capítulo 2
La Hipótesis de la Matriz Funcional de Melvin Moss y su Relación con los Nuevos Nodos Disciplinares
Melvin Moss's Functional Matrix Hypothesis and its Relationship with New Disciplinary Nodes
Vicente Dressino, Susana Gisela Lamas 15

Capítulo 3
Crecimiento, Dimorfimo Sexual y Desnutrición Una Reseña desde la Antropología Biológica Experimental y Comparativa
Growth, Sexual Dimorphism and Undernutrition. A Review from the Experimental and Comparative Biological Anthropology Perspective
Evelia Edith Oyhenart, Silvia Lucrecia Dahinten 27

Capítulo 4
La Desnutrición Crónica y su Efecto Generacional sobre el Crecimiento. Aporte de los Estudios de Antropología Biológica Experimental
Chronic Generational Malnutrition on Growth. Contribution of the Studies of Experimental Biological Anthropology
María Florencia Cesani, Evelia Edith Oyhenart 43

Capítulo 5
Diversificación Morfológica de los Primates Platirrinos: Una Aproximación Craneofuncional Comparativa
Morphological Diversification Among Platyrrhine Primates: A Comparative Craniofunctional Approach
S. Ivan Perez, Jimena Barbeito-Andrés, Joaquín del Río, María Cristina Muñe 59

Capítulo 6
Héctor Pucciarelli y la Diversidad Morfológica de los Grupos Humanos Tempranos en el Continente Americano
Héctor Pucciarelli and the Morphological Diversity of Early Humans in the Americas
Mark Hubbe, Walter Neves, André Strauss, Danilo Bernardo 73

Capítulo 7
Variación Craneofacial de los Primeros Americanos de las Pampas Argentinas: Implicancias para el Poblamiento del Nuevo Mundo
Craniofacial Variation of Early Americans from Argentinean Pampas: Implications for the Peopling of the New World
Lumila P. Menéndez, Mariano Bonomo, Pablo G. Messineo, Mariela E. Gonzalez, Gustavo G. Politis, S. Ivan Perez 87

Capítulo 8
Variación Morfológica en Hokkaido Un Estudio Craneofuncional
Morphological Variation in Hokkaido. A Craniofunctional Study
Marina Laura Sardi, Marisol Anzelmo, Fernando Ramírez Rozzi 111

Capítulo 9
El Método Craneofuncional
The Craniofunctional Method
Marina Laura Sardi 125

Anexo 1 141
Appendix 1 153

AGRADECIMIENTOS

Los editores de este libro quieren agradecer a los autores de los capítulos por su espíritu constructivo a la hora de enfocar, desarrollar y revisar sus respectivas contribuciones. Se agradece también a Damiana C. Pucciarelli, quien llevó adelante la traducción al inglés del material Anexo y al Dr. S. Ivan Perez quien compiló y revisó la base de datos anexa. Asimismo, agradecen efusivamente la labor editorial pulcra y eficiente de María Cristina Muñe, compañera de vida de nuestro homenajeado y de la Dra. María Fernanda Torres. Ambas volcaron su cariño, profesionalismo y dedicación en el maquetado de este libro. Y por supuesto: gracias a Héctor, por ser el Maestro de tantos.

PRÓLOGO

Una Vida de Compromiso Científico

Rolando González-José

Este libro intenta ser un homenaje a una figura central en la Antropología Biológica Latinoamericana, que ha contribuido a cimentar bases duraderas para nuestra disciplina a través de sus conocimientos, de su capacidad de trabajo y de su enfoque científico. Tal vez porque las referencias al entorno propio generan una sensación de bienestar, muchos bioantropólogos argentinos hemos experimentado aquella grata sensación de "Ah!, de Argentina… ¿cómo anda Héctor?". Así pues, la presencia de Héctor Pucciarelli en la escena de la Antropología Biológica Latinoamericana se ha consolidado gracias a una acumulación de cualidades que raramente confluyen en una única persona: la excelencia científica, la audacia intelectual, el compromiso político, el pensamiento disruptivo y lateral que tanto aire fresco da a los paradigmas anquilosados, la mirada puesta en las nuevas generaciones y un carácter abierto y franco.

En perspectiva histórica, Héctor puede ser visto como un exponente de la Universidad pública de acceso abierto, generadora de científicos que lograron desarrollar su carrera a pesar de los vaivenes, algunas veces salvajes, del devenir político argentino. En ese sentido, como tantos otros de su generación, es a la vez un superviviente, un constructor, un planificador y un navegante de aguas borrascosas en el océano académico que le tocó surcar. Pero lo interesante de científicos con este perfil es el efecto multiplicador que generan en la comunidad académica que los contiene. Multiplicador en varios niveles, me refiero. Ha sido, por ejemplo, un formador de recursos humanos que a su vez se han hecho eco de la excelencia y rigurosidad científica que Héctor les inculcó en su formación: las generaciones de científicos que ha formado ya conforman un linaje académico sólido.

Multiplica además cuando es un actor fundacional en las instituciones que lo han tenido cerca. ¿Puede alguien imaginarse la Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica o la Asociación de Antropología Biológica Argentina, sin el protagonismo de Héctor, a la par de otros científicos de su talla?

Multiplica también cuando decide unirse a pares de otros países latinoamericanos para exponer sus ideas y estudios en el plano internacional,

a través del esfuerzo de publicación continuo y de calidad. Y a través de esa presencia y esas "sociedades" multiplica el impacto, al demostrar a los jóvenes que está mal trabajar solos, que está mal trabajar mirándose el ombligo, que está mal no conversar y colaborar con los colegas de los países latinoamericanos. No sé si Héctor es un referente de lo que los historiadores de la ciencia han llamado el "*Pensamiento Latinoamericano en Ciencia y Tecnología*", pero sí sé que se comportó toda su vida como un fiel exponente de ese espacio epistemológico. En este sentido, es notorio el impacto de Héctor en muchos de los que tuvimos la suerte de trabajar a su lado, en tanto confrontador de ideas. Cuando una discusión se empantana, es el pensamiento lateral, disruptivo y discordante el que llena de aire fresco los salones del debate. Muchos hemos visto a Héctor cambiar el rumbo de una discusión simplemente por su capacidad para mirar las cosas desde otro lugar, sin por ello abandonar la visión evolutiva de las poblaciones humanas.

Y finalmente, la vida científica de Héctor ha multiplicado porque ha llegado a esos lugares fronterizos en la Ciencia, donde sólo encontramos lo más valioso: la interdisciplina tal como la entendieron Rolando García y Edgar Morin, entre otros. A través de la adopción de conceptos de punta para la época en que se formó en el exterior, como lo es la Teoría Craneofuncional, Héctor supo hilvanar preguntas científicas que bien podrían clasificarse dentro de disciplinas distintas, tales como la Primatología, la Antropología Física, los estudios de Crecimiento y Desarrollo, la Biología Experimental, etc. En lugar de "saltar" de las zonas de confort que cada una de esas disciplinas ofrecían, a través de problemáticas cómodamente clásicas, Héctor prefirió llevar preguntas simples y universales, con la incomodidad epistémica que ello genera, a las distintas sub-disciplinas que definen *grosso modo* la Biología Evolutiva Humana. Al hacerlo en épocas de plomo para el país y sus academias, desafiando convenciones, comisiones evaluadoras y autoridades grises, se la jugó con convicción, en otra enseñanza que nos deja a quienes a veces nos quejamos por sutilezas del sistema y perdemos el Norte de los grandes temas.

En este libro intentamos compilar humildemente lo dicho más arriba. Se trata de un compendio donde los principales discípulos de Héctor, voluntariamente y con una alegría y un compromiso espontáneo, plasman el estado del arte de diversas disciplinas en que el maestro dejó su huella.

El libro comienza con un capítulo en que el Dr. Francisco Raúl Carnese, por haber sido un testigo directo de los hechos, además de un amigo fiel, comenta el perfil estudiantil de Héctor y sus años de formación y militancia (Capítulo 1: Héctor Mario Pucciarelli. Su Vida de Estudiante).

A continuación, en el Capítulo 2 titulado "La Hipótesis de la Matriz Funcional de Melvin Moss y su Relación con los Nuevos Nodos Disciplinares", los Dres. Dressino y Lamas discurren sobre el principal basamento teórico que motorizó la carrera de Héctor, analizado desde una óptica epistemológica.

Esta introducción teórica sirve de andamiaje para los capítulos subsiguientes, como el escrito por las Dras. Oyhenart y Dahinten (Capítulo 3): "Crecimiento, Dimorfimo Sexual y Desnutrición. Una Reseña desde la Antropología Biológica Experimental y Comparativa", quienes en su contribución delinean los aportes de Héctor a este campo de tanto interés y de tanta utilidad práctica para la comunidad.

En el Capítulo 4, las Dras. Cesani y Oyhenart hacen foco en "La Desnutrición Crónica y su Efecto Generacional sobre el Crecimiento. Aporte de los Estudios de Antropología Biológica Experimental", explayándose sobre estos importantes estudios que demuestran que no hay aplicaciones científicas sólidas que impacten en la Salud Pública o las políticas de desarrollo social si no existe previamente un cúmulo importante de investigación sobre fenómenos bioantropológicos básicos.

En el Capítulo 5 "Diversificación Morfológica de los Primates Platirrinos: Una Aproximación Craneofuncional Comparativa", el Dr. Perez y colaboradores demuestran cómo los conceptos desarrollados por Héctor a lo largo de su carrera hacen pie con solidez en las discusiones macroevolutivas, en este caso, sobre los monos americanos.

El Capítulo 6 es una bella contribución de sus amigos brasileros: "Héctor Pucciarelli y la Diversidad Morfológica de los Grupos Humanos Tempranos en el Continente Americano". Hubbe y colaboradores presentan allí resultados en el marco de las hipótesis que le permitieron a Héctor y a su amigo y "parceiro" Walter Neves alborotar la discusión sobre el Poblamiento Americano y que lograron que las academias de los países del Norte verifiquen que en el Sur también existimos.

El Capítulo 7 "Variación Craneofacial de los Primeros Habitantes de las Pampas Argentinas: Implicancias para el Poblamiento de América" llevado adelante por la Dra. Menéndez y colaboradores, nos ilustra acerca de cómo esta gran discusión sobre el poblamiento continental tiene también su correlato en un plano más micro-regional, cubriendo así la escala más acotada geográficamente, pero muy necesaria en términos teóricos, sobre el poblamiento americano.

En el Capítulo 8 "Variación Morfológica en Hokkaido. Un Estudio Craneofuncional" la Dra. Sardi y colaboradores ejemplifican cómo el método craneofuncional puede aplicarse a discusiones sobre la base de la va-

riación craneométrica, donde complejos factores genéticos y ambientales interactúan a lo largo de la evolución de las poblaciones humanas.

Ya en el fin del libro, el Capítulo 9 "El Método Craneofuncional" escrito por la Dra. Sardi, desmenuza los principales aspectos teóricos y prácticos que deben considerarse cuando se planifica un análisis basado en el método que Héctor empleó durante su vida científica.

Cierra el libro lo que tal vez, haya sido el aporte más esforzado y de largo aliento en la vida de Héctor. Luego de haber comprobado en múltiples foros y países la importancia de la base de datos craneofuncional construida por Héctor durante su larga carrera y de percibir que su apertura al público significaría el más sano corolario de una vida dedicada a la ciencia sin fronteras, los editores de este libro encomendaron al Dr. Sergio Iván Perez y a la compañera inseparable de Héctor, María Cristina Muñe, la compilación de los datos para su publicación abierta (Detalles sobre la Base de Datos Craneofuncional). Estamos convencidos que, más allá del aporte invaluable que los datos en sí representan, muchos jóvenes latinoamericanos y especialistas de todo el mundo se mostrarán interesados en contar con una base de datos seria, masiva y contundente que permitirá la elaboración y puesta a prueba de múltiples preguntas de investigación en el campo de la Antropología Biológica.

La salud actual de Héctor le impedirá mensurar, con su habilidad innata para cuantificar fenómenos de todo tipo, el inmenso cariño y respeto que los autores de este libro han volcado en sus capítulos, así como el de muchos otros especialistas que no han contribuido a este libro pero que conforman el universo "Pucciarelliano". Se ha querido evitar un homenaje retórico, en pos de transformar en artículos científicos el sentir genuino que sus discípulos tenemos y tendremos siempre por quien ha sido un faro tan destacado.

Es el mejor homenaje a quien ha intentado llevarnos de la mano por el camino del pensamiento crítico y la Ciencia como instrumento para la comprensión de los misterios del mundo humano.

Puerto Madryn, Diciembre 11 de 2016

CAPÍTULO 1

Héctor Mario Pucciarelli. Su Vida de Estudiante

Francisco Raúl Carnese

De acuerdo con los editores de este libro me comprometí a relatar parte de la vida estudiantil de Héctor Mario Pucciarelli. A partir de ahora lo nombraré como Héctor, porque es mi amigo y lo conozco desde que comenzamos a cursar la carrera de Antropología en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata, allá por la década de 1960.

Comentar su larga y fecunda trayectoria no es fácil, debido a que ciertos hechos pueden quedar en el tintero y sería injusto no lograr rescatarlos. Espero que mi memoria me responda adecuadamente. Ademas, este amigo es un personaje brillante y demostró todas sus virtudes no sólo en la actividad científica sino también en la política, cuando era miembro de una agrupación estudiantil de la Facultad.

Fue y es un lector apasionado y un científico innovador en temas de su disciplina, la antropología biológica. La literatura y la música clásica fueron y son otras de sus preferencias, en relación a esta última podía discernir quien era el ejecutante de una misma sinfonía y definir cuál era el mejor intérprete. Pero todo ser humano vive en sociedad, no es ajeno a ella e influye en su personalidad, por esa razón me parece conveniente comentar cuál era el contexto cultural, artístico, científico y político de la década de 1960, que es cuando Héctor comenzó su vida de estudiante.

La Década de los Años Sesenta. Luces y Sombras

Esa década se caracterizó por poseer un alto voltaje político que atravesó a todas las instituciones, incluida a las universidades. En ese marco, debe remarcarse la influencia ideológica y política de la Revolución Cubana y los movimientos de liberación de los países del Tercer Mundo como por ejemplo, la lucha del pueblo argelino contra el colonialismo francés. Ese contexto daba lugar a un amplio debate a nivel popular, académico, político y artístico. En este último aspecto, la cinematografía cumplía un

Sección Antropología Biológica. Instituto de Ciencias Antropológicas. Facultad de Filosofía y Letras. Universidad de Buenos Aires. CABA. Argentina. antbiol@gmail.com

rol destacado. El cine *Select* de La Plata era el lugar de encuentro y discusión de esta expresión artística[1]. Allí se podían ver dos o tres películas y en los intervalos, que se extendían bastante, se generaba un interesante debate que luego continuaba en los cafés de la ciudad o en las casas de amigos. Un símil del *Select* era el cine *Lorraine* ubicado en la calle Corrientes de la ciudad de Buenos Aires.

La literatura tenía una extraordinaria vigencia justamente, en Europa se hablaba del "Boom" de la literatura Latinoamericana, la cual generó una importante influencia en la intelectualidad de la época[2].

Es la década en que el Instituto Di Tella comenzó a difundir manifestaciones artísticas de vanguardia, que el Estado fomentó desde el Fondo Nacional de las Artes.

En las universidades del país se impulsó el desarrollo de la actividad científica, relacionándola con la docencia. En la Universidad de Buenos Aires, las Facultades de Ciencias Exactas y de Filosofía y Letras se convirtieron en centros privilegiados para la investigación. Esa política también, se extendió a la Facultad de Medicina donde se constituyó un ciclo básico con profesores que se dedicaban exclusivamente a la investigación y docencia (ver: Buchbinder, 2010).

En 1958 se crea el CONICET[3] que estimuló la investigación mediante subsidios para equipamiento y el otorgamiento de becas para jóvenes graduados, algunos de ellos se perfeccionaron en el exterior y luego se incorporaron a equipos de investigación en universidades nacionales.

Ese mismo año se creo la Editorial Universitaria de Buenos Aires

[1]Algunas de las producciones más importantes que reflejaban el clima de la época eran, por ejemplo, la película de Gillo Pontecorvo "La Batalla de Argelia" (1965), "La Dolce Vita" de Federico Fellini (1960), "El Gatopardo" de Luchino Visconti (1963). Se veía también, mucho cine ruso y sueco, Sergei Eisentein (El Acorazado Potemkin, 1925, Alexánder Nevky, 1938) y de Ingmar Bergman "Cuando Huye el Día" (1957), "El Séptimo Sello" (1957), "La Fuente de la Doncella" (1960), entre otras. El cine argentino con Fernando Birri tuvo a uno de los representantes más significativos en la denuncia de las desigualdades sociales del país, expresadas en películas como "Tire die" (1958) y "Los Inundados" (1961). Otro director destacado fue Rodolfo Kuhn con su "Pajarito Gómez, una vida feliz" (1965). Sería largo enumerar toda la producción cinematográfica argentina de esa época pero, no podemos dejar de mencionar las películas "Shunko" de Lautaro Murúa y "Un Guapo del Novecientos" de Leopoldo Torre Nilsson, que fueron presentadas en el año 1960.

[2]Entre las expresiones literarias más significativas de esa década podemos mencionar, entre otras, a "La Rayuela" de Julio F. Cortazar (1963), "La Ciudad y los Perros" (1962) de Mario Vargas Llosa, cuando éste era progresista, "Cien Años de Soledad" de Gabriel García Márquez (1967), "La Muerte de Artemio Cruz" (1962) de Carlos Fuentes. Sin embargo, hay que reconocer que hubo precursores que facilitaron el surgimiento de ese "Boom", entre los más representativos tenemos que mencionar a Alejo Carpentier de Cuba, Miguel Ángel Asturias de Guatemala, Franco Morales Díaz de México y Jorge Luis Borges y Ernesto Sábato de Argentina.

[3]En realidad el CONICET con el nombre de Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas fue creado el 17 de mayo de 1951, por Decreto Nacional N° 9695/1951. Posteriormente, este Consejo fue derogado por la Dictadura Cívico-Militar de Aramburu y Rojas.

(Eudeba) dirigida por Boris Spivacow. Según Buchbinder, Eudeba publicó en ocho años 802 títulos y distribuyó casi 12 millones de ejemplares.

Más adelante, Manuel Sadosky impulsó en 1963 la carrera de computador científico en la Facultad de Ciencias Exactas de la UBA, que ya contaba con la primera computadora que denominaron "Clementina".

Por su parte el INTA también, promovió la investigación científica y tecnológica. Además, se crearon nuevas carreras como las de sociología y psicología.

En la UNLP el proceso fue similar al de Buenos Aires, facilitado por el hecho que desde su fundación esta universidad había sostenido la relevancia de la investigación científica para el desarrollo de la Institución y de la Argentina.

En el país gobernaba el presidente Arturo Frondizi que en el año 1958 transformó en ley el decreto 6403 del 23 de diciembre de 1955, pergeñado por la dictadura cívico-militar de Aramburu y Rojas, que autorizaba la creación de universidades privadas, capacitadas además, para otorgar títulos habilitantes. El 11 de febrero de 1959 reglamentó el artículo 28 de ese decreto y de esa forma comenzaron a instalarse las primeras universidades privadas como la del Salvador, la Universidad Católica Argentina y la de Belgrano, entre otras. Previa a esa reglamentación hubo numerosas manifestaciones estudiantiles universitarias en las que participaban también, estudiantes de escuelas secundarias. Se calcula que la máxima expresión de esa movilización reunió a más de 300.000 personas frente al Congreso de la Nación el 19 de setiembre de 1958. Uno de los principales defensores de la medida tomada por Frondizi fue Atilio Dell'Oro Maini, católico ultraconservador que había sido el ministro de Educación de Aramburu (ver: El Socialista, 2008).

En marzo de 1962 el peronismo gana las elecciones en diez provincias y Frondizi decide intervenir, respondiendo a la presión de los militares, a la de Buenos Aires. Sin embargo, a pesar de haber tomado esa decisión las Fuerzas Armadas lo destituyen el 29 de marzo de ese año, asumiendo como presidente Luis María Guido.

Posteriormente, en el año 1963 es electo presidente de la Nación el Dr. Arturo U. Illía[4]. Su mandato finalizó dramáticamente en el año 1966 al ser depuesto por el golpe cívico-militar dirigido por el General Juan C. Onganía. Según coincidieron diversos analistas políticos de la época el golpe se produjo principalmente, porque Illía había anulado los contratos petroleros firmados por Frondizi y por la ley de medicamentos que esperaba impulsar.

[4]Esas elecciones se realizaron con el peronismo proscripto.

El Golpe Cívico-Militar de Onganía

Con el onganiato comenzó la represión ideológica y política en las universidades y en el país. Los grupos de investigación que se habían generado durante esa década fueron desmantelados y perseguidos. Muchos científicos, docentes y estudiantes que se oponían al régimen militar debieron abandonar los claustros universitarios. La oscuridad había arribado a las universidades.

El 29 de julio de 1966 se reprimió a profesores y estudiantes de distintas Facultades de la UBA, que se resistían a la intervención de la Universidad. A esta represión se la conoce como "la noche de los bastones largos" porque fueron reprimidos y detenidos miembros de los distintos claustros de la Universidad, particularmente los pertenecientes a la Facultad de Ciencias Exactas de la UBA.

No obstante, se generó una importante resistencia popular a la dictadura que concluyó con "El Cordobazo" en el año 1969 y la posterior caída de Onganía. Sin embargo, el régimen dictatorial continúo hasta 1973 a través de otros representantes.

A esta altura del relato el lector se habrá percatado de por qué subtitule a este apartado "Luces y Sombras", las sombras tuvieron su expresión en la reglamentación del artículo 28 del decreto 6403, en la proscripción del peronismo y en el golpe cívico-militar de Onganía.

Lo comentado hasta ahora me parece suficiente para dar una idea del marco cultural, científico y político en que Héctor comenzó su carrera de antropología. No creo que sea conveniente extenderme más sobre estos tópicos que por otra parte, deberían ser tarea de un politólogo.

La Política y la Actividad Científica y Docente Universitaria

En todas las Facultades, dado el contexto existente había una clara imbricación entre la política universitaria y el estudio. Los dirigentes estudiantiles eran respetados si a su vez eran buenos estudiantes. Salvo excepciones, éstos se destacaban en sus respectivas carreras. En nuestra Facultad, Héctor participó activamente en el movimiento estudiantil dentro de la Agrupación Reformista Florentino Ameghino, constituida por integrantes de la Juventud Comunista, miembros de otras agrupaciones de izquierda y grupos independientes de los partidos políticos. El nombre de la Agrupación es un claro indicador de la estrecha relación que había entre la militancia política y el respeto a reconocidas figuras de la actividad científica-académica como Ameghino que además, de ser un prestigioso científico era un hombre preocupado por las cuestiones político-sociales del país.

Héctor tenía formación marxista y era un polemista teórico de relieve,

lo cual se podía constatar en las discusiones y debates que se generaban en la Agrupación, en el Centro de Estudiantes y en las asambleas universitarias. En la Agrupación se leía y discutía, entre otros, el Manifiesto Comunista, El Capital de Marx, Materialismo y Empiriocriticismo de Lenin. Más adelante, se incorporó a la bibliografía "Los Condenados de la Tierra" de Franz Fanon.

Estas inquietudes crearon la necesidad de organizar una Escuela de Marxismo-Leninismo, donde Héctor formó parte del cuerpo de profesores. Esta escuela se convirtió luego en un taller de discusión política universitaria y nacional.

Otros materiales bibliográficos estaban más relacionados con nuestra carrera como "La Dialéctica de la Naturaleza" de Engel (1875-76) y del mismo autor "El Papel del Trabajo en la Transformación del Mono en Hombre" (1876). Engel sostenía, de acuerdo con otros autores, que en el proceso evolutivo humano primero había surgido la postura erecta y luego el desarrollo del cerebro. Debemos recordar que en esa época eran pocos los fósiles que se conocían y que además, no permitían inferir con claridad esas deducciones. Es necesario mencionar que en todas estas actividades Héctor tuvo un rol destacado.

Además, trabajaba como técnico químico en el Laboratorio de Ensayos de Materiales e Investigaciones Tecnológicas (LEMIT).

Por supuesto que, paralelamente a esas tareas, le dedicaba mucho tiempo a estudiar antropología, disciplina que fue convirtiéndose paulatinamente en su principal actividad académico-científica.

Ya se vislumbraba en su época de estudiante su capacidad para la investigación científica y su curiosidad sobre los problemas vinculados con la diversidad biológica humana, que lo llevó a incursionar, ya como investigador formado, en áreas innovadoras de la disciplina, no desarrolladas hasta ese momento en el campo de la antropología biológica.

El Plan de Estudios de la Carrera de Antropología

En esos años se cursaba la carrera de antropología de acuerdo al Plan de Estudios del año 1958. Ese plan consistía de 21 materias obligatorias, cinco de ellas correspondían al Ciclo Común que debían cursar todos los estudiantes: Zoología General, Fundamentos de Botánica, Geología General, Introducción a la Química y Química Inorgánica y Fundamentos de Antropología. Posteriormente el alumno elegía una de esas orientaciones con la excepción de Química, que se dictaba en la Facultad de Farmacia y Bioquímica, hoy Facultad de Ciencias Exactas, que no se correspondía con una orientación dentro de la Facultad de Ciencias Naturales.

El estudiante que se definía por seguir la carrera de Antropología

descubría que ésta estaba representada por sólo dos materias de antropología biológica. La mayor parte de las asignaturas se orientaban hacia la arqueología, la prehistoria y las etnografías. La antropología social no estaba incluida como materia obligatoria. Debo agregar además, que el panorama de la carrera en nuestra Facultad no era alentador, tanto por la falta de referentes de relieve en antropología biológica como por el marco teórico y metodológico adoptado.

El paradigma predominante era el historicismo-cultural, una escuela de influencia alemana e italiana, cuyo máximo representante en la Argentina fue Imbelloni. Esta escuela proveniente de las ciencias sociales era antievolucionista y practicaba el método tipológico. Esta concepción estaba claramente expresada en el libro de Imbelloni "Epítome de Culturología" (1953) que se convirtió en el principal material bibliográfico para los estudiantes que cursaban la materia Etnología. Ese libro refería a los ciclos y círculos culturales y a que los cambios culturales y biológicos eran consecuencias de los contactos que se establecían entre los pueblos. Esta idea hiperdifusionista no tenía en cuenta la dimensión temporal que explica también, las modificaciones que se producen en las sociedades y en la biología de las poblaciones. Para los estudios de evolución humana uno de los libros recomendados era el de Osvaldo Menghin "Origen y Desarrollo Racial de la Especie Humana" (1958). Este autor presentaba una buena descripción sobre la evolución de los homínidos, pero dentro de un marco teórico creacionista.

Estas concepciones y ese ambiente cultural, contradictorio respecto de otras carreras y de la realidad que vivía el país, generaron desazón entre los estudiantes; recuerdo que algunos de ellos pensaron en abandonar la carrera de antropología. En síntesis, los sustanciales cambios e innovaciones que se estaban produciendo en otras Universidades del país no se evidenciaron en la carrera de Antropología de nuestra Facultad.

Dentro de ese contexto particular negativo, la Editorial Universitaria de Buenos Aires (Eudeba) jugó un rol importantísimo. Su política de traducción de libros de autores extranjeros permitió acceder a los de G.G. Simpson "El Sentido de la Evolución" (1961), C. Arambourg "La Genesis de la Humanidad" (1961) y W.E. Le Gross Clark "Los Fundamentos de la Evolución Humana" (1962). En aquella época también, fueron muy importantes los argumentos de S. Washburn (1951) sobre lo que denominó la "Nueva Antropología Física". Si bien esta nueva propuesta se presentó a principio de los años 1950, tuvo una marcada influencia en la década siguiente. El autor entendía que los nuevos aportes de la biología y de la Teoría Sintética de la Evolución dieron elementos para proponer un cambio de carácter conceptual entre la antropología física, con su tendencia a

describir la diversidad biológica y la antropología biológica preocupada en buscar las causas que determinaban esa variabilidad.

La Docencia en la Facultad de Ciencias Naturales

Héctor asume junto a otros estudiantes el cargo de ayudante alumno en la Cátedra de Fundamentos de Antropología, cargo que ejerció desde 1965 a 1967. Luego pasó a desempeñarse como Ayudante Diplomado desde 1967 a 1971. Esta materia estaba ubicada en el Ciclo Común y como ya comenté, la cursaban todos los alumnos que ingresaban a la Facultad para luego orientarse hacia las distintas carreras que se dictaban en la Institución.

Siempre preocupado por actualizar la bibliografía y mejorar los contenidos de las existentes, incorporó para el dictado de la materia libros sobre temas de evolución biológica humana, los irremplazables libros que, como ya vimos en el apartado anterior, habían sido traducidos por Eudeba.

Estas y otras decisiones tomadas en el ámbito de la enseñanza de la materia dieron lugar a una denuncia, aparentemente presentada por algunos profesores de la carrera de antropología, que involucró a los ayudantes alumnos de Fundamentos de Antropología. En esa denuncia se sostenía que los auxiliares docentes estaban organizando una Cátedra paralela porque, además de los trabajos prácticos, dictaban clases teóricas dentro de un marco conceptual diferente al del programa original. Creo recordar que se respondió a esa denuncia diciendo que era falsa y que se había empleado esa nueva bibliografía para estimular a los estudiantes en temas sobre evolución humana. Hoy podemos decir que en verdad, esas modificaciones, no presentes en los contenidos del programa oficial, se corresponden con las características que reúne una Cátedra paralela. Estos conflictos se producían como consecuencia de la incertidumbre que generaba el Plan de Estudios vigente, asociado a los contenidos teóricos predominantes de la Escuela Histórico-Cultural. Ante esta situación, tres estudiantes, Alejandro Isla, Héctor y el autor de esta reseña, se reunieron y organizaron un grupo de discusión cuyo objetivo era cambiar ese Plan de Estudios. En ese ámbito, Héctor jugó un papel preponderante dedicándole mucho tiempo y gran perseverancia.

Realmente la tarea fue compleja, porque no sólo se discutía el número y tipo de materias que debían incluirse en el nuevo plan de estudio, sino también los contenidos de las mismas, los cuales, debían adecuarse al desarrollo que había alcanzado la antropología en sus diferentes especializaciones.

Uno de los temas de discusión se refería a si la disciplina debía ubicarse dentro del ámbito de las Ciencias Naturales o de las Ciencias Socia-

les. Se planteo que la antropología estudia poblaciones y no individuos y que uno de sus objetivos es analizar la diversidad cultural y biológica de la especie humana, tanto en el tiempo como en el espacio.

Para las orientaciones arqueológica y sociocultural era claro en que espacio se ubicaban esas especializaciones, la duda se centraba en relación a la antropología biológica. Recuerdo que no hubo consenso para resolver esa dicotomía, aunque en general la inclinación era sostener que nuestra disciplina pertenece al área de las ciencias sociales. Sí se acordó que la orientación se denominara Antropología Biológica y no Antropología Física, por considerar que las diferencias no son semánticas sino conceptuales, en concordancia con los lineamientos que ya hemos discutido. Es también, en esa época cuando comienza a discutirse la existencia o no de las razas humanas como realidad biológica.

Uno de los profesores que colaboró con ese grupo de estudiantes, aportando experiencia y formación académica y científica, fue el Dr. Alberto Rex González.

Luego de arduas discusiones y debates se logró imponer el nuevo Plan que establecía tres orientaciones para la carrera: Antropología Social, Arqueología y Antropología Biológica. Este fue un hito trascendente en nuestra disciplina, sin embargo, debido a la ausencia de una masa crítica de antropólogos biólogos, sus resultados positivos debieron esperar muchos años. Tan es así que la formación de Héctor como graduado se concretó fuera de la carrera de antropología, cuando se incorporó en 1970 al Instituto de Neurobiología de Buenos Aires. Permaneció en ese lugar hasta el año 1972, donde desarrolló el tema "Estudio Experimental sobre Alteraciones en la Morfología del Neurocráneo", que era un proyecto de investigación que había sido financiado por la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC).

En esa etapa de su trayectoria ya se había recibido de Licenciado en Antropología en el año 1967 y de Doctor en Ciencias Naturales en 1971, siendo el título de su tesis doctoral "Variaciones Craneanas en Grupos Raciales Aborígenes de la República Argentina". Esa Tesis fue calificada como sobresaliente 10 con recomendación de publicación.

El reconocimiento de su capacidad científica, siendo aún muy joven, hizo que varias instituciones del país lo invitaran a participar en conferencias y cursos como los que realizó en el año 1967 en la Sociedad de Estomatología de Buenos Aires sobre el tema "Evolución y Filogenia de la Dentición Humana" además, el mismo año dictó el "Curso de Iniciación en Ciencias Antropológicas" en el Ministerio de Educación de la Provincia de Buenos Aires. Otras actividades de este tipo las realizó en la Cátedra de

Medicina Social e Higiene de la Facultad de Ciencias Médicas de la Universidad Nacional de La Plata.

Posteriormente, en el año 1983 obtuvo una Beca Externa de Investigador Formado del CONICET para trabajar sobre temas de su especialidad en la Universidad de Columbia en Nueva York, Estados Unidos. A su regreso, unos meses después, se dedicó a incorporar técnicas y métodos que aplicó en sus estudios de craneología introduciendo además, el método experimental en Antropología, que se constituyó en una herramienta fundamental para comprender y explicar lo que no podía ser resuelto por el método comparativo.

Por otra parte, ha tenido una activa participación en la organización de la Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica (ALAB) y fue fundamental su contribución para la creación de nuestra Asociación de Antropología Biológica Argentina (AABA). Esta Asociación tuvo como antecedente las reuniones que se realizaban entre las cátedras de Antropología de La Plata, Buenos Aires y Río Cuarto. Es de destacar que en este emprendimiento también, jugo un rol destacado.

Además, en el año 1996, creo y organizó la Revista Argentina de Antropología Biológica y fue uno de sus Directores hasta el año 2013. En la actualidad esta revista es reconocida, tanto a nivel nacional como internacional, por su elevado nivel científico.

No quiero extenderme más sobre estas cuestiones porque estos temas lo desarrollarán otros autores y discípulos que me siguen en este libro y que se dedicarán a comentar su fructífera labor científica. Sin embargo, antes de terminar quisiera señalar la actitud, ya como investigador formado, hacia los jóvenes que querían incursionar en la práctica investigativa en Antropología Biológica, a quienes les brindó todos sus conocimientos sin retacear información alguna, adoptando una posición amplia y generosa.

Por último, quiero remarcar que para mi fue un orgullo compartir con él gran parte de la actividad estudiantil y profesional. Nos conocimos en la década de los años sesenta, compartimos alegrías y tristezas que forman parte de la vida y discutíamos y discutimos sobre ciencia, política, arte y también, sobre fútbol porque somos hinchas de equipos diferentes. ¡¡¡Qué encontronazos!!! Es también un placer seguir compartiendo hoy nuestras dos familias.

Creo que vale comentar una anécdota que lo caracteriza por su fina percepción de las personas, en reuniones con colegas o con amigos, al referirse a alguien que le caía bien o que admiraba me decía “este personaje si no hubiera existido habría que haberlo inventado”. Lo mismo vale para vos, lo dice tu amigo.

Lecturas Sugeridas

Buchbinder P. 2010. Historia de las Universidades Argentinas. Buenos Aires: Editorial Sudamericana.

El Socialista. 2008. Número 115.

CAPÍTULO 2

La Hipótesis de la Matriz Funcional de Melvin Moss y su Relación con los Nuevos Nodos Disciplinares

Vicente Dressino[1*], Susana Gisela Lamas[2]

Until the early 20th century, there was no functional theory of the skull that allowed craniological studies to be oriented from a functional perspective. van der Klaauw's work enabled a dynamic interpretation of the skull that would move beyond classic anatomical studies and allow the development of innovative interdisciplinary approaches such as, for example, ecomorphology. On the other hand, Melvin Moss put forward a more complex theory of the craniofacial dynamic, known as the theory of Functional Cranial Components, in which the hypothesis of the functional matrix played a fundamental role. This hypothesis contemplates various biological notions by following Hegel's dialectical model, the key aspect of which is the spiral made up of the thesis, antithesis, and synthesis. Melvin Moss applied this philosophical scheme to the structure of his theory, which was supported by large quantities of experimental data. This paper will essentially focus on Melvin Moss's works, with two main objectives: first, to analyze how he established the functional matrix theory in relation to novel theoretical perspectives such as mechanotransduction, epigenetics, etc.; and second, to examine the significant contribution to this theoretical system that the work of Héctor Pucciarelli represents.

Las influencias en la obra de Moss pueden ser reconocidas principalmente a partir de los trabajos de D'Arcy Thompson (1942) "*On growth and form*", de De Beer (1937) "*The development of vertebral skull*" y sobre todo de van der Klaauw (1945, 1948, 1952). Sus primeros trabajos se centraron en el rol de las suturas de la calvaria durante el crecimiento, llegando

[1]*Cátedra de Antropología Biológica IV. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina*
[2]*Cátedra de Lógica y Metodología de las Ciencias. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina*
[*]*Correspondencia: Cátedra de Antropología Biológica IV. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Calle 64 N° 3, e/119 y 120. 1900 La Plata. Argentina. vdressino@gmail.com*
Financiamiento: Proyecto de Incentivos 11N/775. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata

a la conclusión que los tejidos suturales no constituyen centros de crecimiento primario que empujaban al resto de los huesos separándolos entre sí como era la creencia de la época (Moss, 1954). Sino que el crecimiento neurocraneano era una respuesta al crecimiento primario de la masa neural y que las suturas eran sitios de respuestas compensatorias y de crecimiento secundario al de la masa neural. Esta nueva visión funcional del crecimiento craneano y de las relaciones entre centros de crecimientos primarios y secundarios ejerció una fuerte influencia en las distintas disciplinas abocadas al estudio funcional del complejo craneofacial.

Las diferencias entre la propuesta teórica de Moss y la de van der Klaauw pueden sintetizarse admitiendo que ambas presentan elementos comunes en lo general, salvo en lo referido al nuevo término teórico introducido por Moss, es decir, la matriz funcional (Dressino y Lamas, 2003). En efecto, la hipótesis de la matriz funcional (HMF) constituye el elemento característico de la teoría y por mucho tiempo fue el más controversial debido a la falta de un criterio que permita demarcar entre matriz funcional, componente funcional y unidad esqueletógena.

Para Moss el cráneo de todo ser vivo está compuesto por diversas regiones funcionales, a saber, olfación, visión, alimentación, etc. Y estas funciones, son llevadas a cabo por los componentes craneanos funcionales que están formados por estructuras óseas y tejidos blandos asociados (vasos sanguíneos, músculos, nervios, etc.). En este contexto la matriz funcional está compuesta por los tejidos y espacios necesarios para llevar a cabo una función y las unidades esqueléticas (hueso, cartílago, tejido conectivo denso) proveen protección biomecánica y sostén a sus matrices funcionales específicas. Las unidades esqueléticas (o esqueletógenas) no se corresponden necesariamente con la unidad anatómica llamada hueso, ya que un hueso puede contener varias unidades esqueléticas. Según Moss (1984), la mandíbula contiene varias unidades esqueletógenas: el angular, el coronoide, el cóndilo y los procesos alveolares, etc. En este punto Moss asevera que su propuesta se diferencia de la escuela alemana en general y de van der Klaauw en particular tanto semánticamente como conceptualmente (Moss, 1968). Porque si bien el término *componente craneano* en la nomenclatura de van der Klaauw es afín con el término *unidad esquelética* de Moss, el término *matriz funcional* no tiene correlato en la obra de van der Klaauw ni en la escuela alemana.

Por otra parte también existen diferencias metodológicas importantes entre las propuestas de Moss y de la morfología alemana. Mientras que en esta última el abordaje del estudio del cráneo es holista, en

Moss es reduccionista ("atomista" según el término utilizado por el autor, ver Moss, 1968, p 196). Esta diferencia podría radicar en el carácter comparativo, de la escuela alemana en contraposición al carácter experimental de la propuesta de Moss. A modo de ejemplo, el autor sostiene que el pensamiento de la escuela alemana representa primero el funcionamiento armónico del todo (por ejemplo, del esplacnocráneo) y luego demuestra la interacción funcional y morfológica de los diversos subconjuntos componentes de ese todo funcional (mandíbulas, órbitas, etc.) (Moss, 1968). Por otra parte, Moss afirma que metodológicamente su trabajo se basa exclusivamente en la cirugía animal aplicada para la demostración experimental de los componentes craneanos funcionales. El objetivo de esta metodología consistía en producir algún tipo de cambio en la matriz funcional y observar el resultado de la unidad esquelética correspondiente. Cabe destacar que el empleo de esta técnica mostró la presencia de un gran número de componentes craneanos funcionales pero no logró precisar los límites morfológicos (Moss, 1968). En este sentido, una serie de trabajos de Pucciarelli y colaboradores permitieron contrastar experimentalmente la HMF desde la perspectiva del crecimiento y desarrollo, pero mediante la utilización de una estrategia experimental basada en la modificación de una variable ambiental de efecto global sobre el organismo como la aplicación de la malnutrición proteica y proteico-calórica en monos y ratas (Dressino, 1991; Oyhenart y Pucciarelli, 1991, 1992; Pucciarelli y Dressino, 1996; Dressino y Pucciarelli, 1997, 1999; Pucciarrelli et al., 2000, entre otros). Los diseños experimentales utilizados por Pucciarelli y su equipo no producían trauma quirúrgico ni sus consecuentes secuelas. Por otra parte, los trabajos de Moss a diferencia de la escuela alemana, se enfocaron a la ontogenia de los componentes craneanos funcionales. Esto supuso un abordaje dinámico que permitió reconocer diferencias e interrelaciones entre diversas matrices funcionales.

En síntesis puede expresarse de manera simbólica la teoría de Moss asumiendo que los componentes craneanos funcionales están constituidos por las matrices funcionales correspondientes y las unidades esqueletógenas (o unidades esqueléticas):

$$CCF = MF + SKU$$

donde:
CCF: Componente Craneano Funcional
MF: Matriz Funcional
SKU: Unidad Esqueletógena (Figura 1)

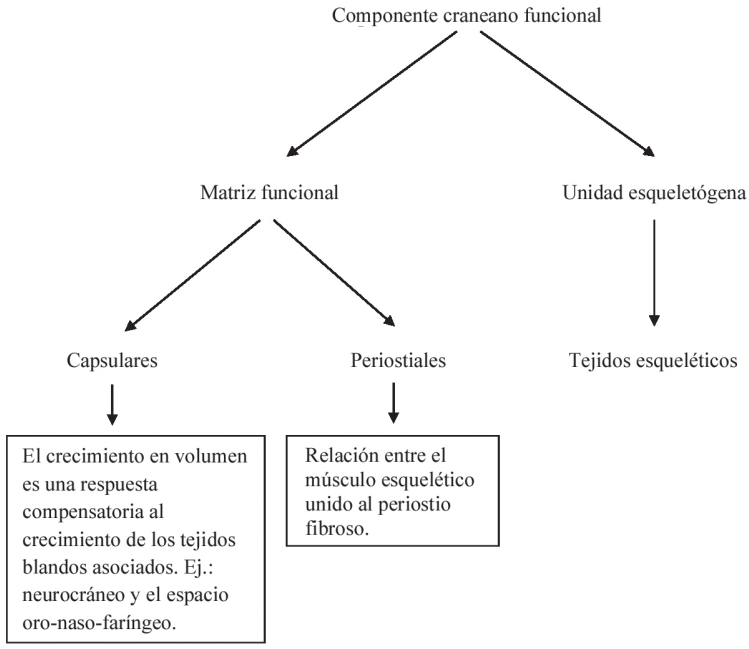

Figura 1. Esquema de los elementos que componen la Teoría Craneana Funcional de Moss.

La Matriz Funcional (MF)

La hipótesis de matriz funcional sufrió cambios acordes con el desarrollo de la biología y de la incorporación de nuevas técnicas de estudio (bioquímica, microscopía, sistemas de medición más precisos, etc.). En este sentido se puede aseverar que el desarrollo en la biología puede caracterizarse por cambios metodológicos-tecnológicos y jerárquicos. Dentro de los primeros (los metodológico-tecnológicos) podemos mencionar la mejora en las técnicas roentgenográficas que permitieron observar con mayor definición los detalles. Asimismo, la aplicación del método de los elementos finitos que permitió analizar el desarrollo cefálico con una mayor precisión. En cuanto a los desarrollos jerárquicos, éstos se basan en la causación descendente (*downwards*) es decir, el análisis a nivel celular, subcelular o molecular. Y la causación ascendente (*upwards*) que analiza el proceso multicelular o global del crecimiento craneano. Estos aspectos serán tratados en forma general más adelante en este texto.

En los primeros trabajos sobre matriz funcional Moss (1954, 1955, 1957a, b, 1958a, b, c, 1962, 1968); Moss y Young (1960); Moss y Rankow (1968) se propone este concepto aunque con una definición muy difusa y parte básicamente de dos premisas: a- las unidades esqueléticas se originan y mantienen integradas dentro de sus respectivas matrices funcionales (Moss, 1968, p 197) y b- el origen, crecimiento y mantenimiento de las unidades esqueléticas es una respuesta secundaria y obligatoria a las demandas primarias morfogenéticas de sus respectivas matrices funcionales (Moss, 1968, p 197). De ahí que argumente que "las matrices funcionales evolucionan, las unidades esqueléticas responden" (Moss, 1968, p 198). Estas matrices funcionales pueden ser de dos tipos: las periostiales y las capsulares. Las matrices periostiales pueden ser comprendidas analizando la relación entre el músculo esquelético unido al periostio fibroso, en donde la relación se produce por procesos de deposición o reabsorción ósea o alterando los procesos de crecimiento acrecional peri o endocondral. En esta relación, las respuestas de las unidades esqueléticas frente a las demandas de la matriz respectiva generan cambios de tamaño y forma en la unidad microesqueletaria específica, llamándose a estos procesos *transformaciones* (Moss, 1973, 1979).

Los ejemplos más importantes de matrices funcionales capsulares son el neurocráneo y el espacio oro-naso-faríngeo. El comportamiento de estas matrices es diferente al expuesto para las matrices periostiales ya que en aquellas el crecimiento en volumen es una respuesta compensatoria al crecimiento de los tejidos blandos asociados. Así por ejemplo, la cápsula neurocraneana responde al crecimiento de la masa encefálica. En este punto, podemos percibir que las definiciones de matriz funcional, así como las definiciones de los tipos capsulares y periostiales pueden comprenderse de forma general pero no son definiciones precisas. Además, desde la perspectiva metodológica es importante recordar, como se mencionó anteriormente, que los desarrollos teóricos de Moss fueron efectuados mediante observaciones realizadas en parte mediante prácticas quirúrgicas que producían fuertes efectos traumáticos en los animales. Con esto queremos expresar que la intervención propia de la metodología experimental generaba una serie de efectos secundarios o sinergias que podrían enmascarar el comportamiento de las estructuras estudiadas. Además, la correspondencia genética y epigenética de las diversas matrices tampoco era comprendida en una primera etapa. Es por ello que, como veremos posteriormente, Moss trabaja en la redefinición de las matrices funcionales.

A partir del año 1997 Moss publica una serie de trabajos en donde intenta actualizar la hipótesis (Moss, 1997a, b, c, d). Para ello se plantea

una estrategia basada en: a- el análisis del rol de la mecanotransducción y de la teoría de redes biológicas; b- el análisis de las redes celulares de uniones óseas intercomunicantes; c- la incorporación de las bases de datos genéticos relacionadas con el crecimiento y desarrollo craneofacial y d- la incorporación de la epigenética al análisis de la matriz funcional como síntesis teórica. Esta tetralogía teórica respecto a la matriz funcional se relacionó con el auge de metodologías y especialidades teóricas que se desarrollaron fuertemente en aquella época y que dejaban desactualizada a la hipótesis de la matriz funcional.

La estructura explicativa esencialmente funcionalista de la HMF dejaba de lado aspectos importantes de la biología de los sistemas biológicos. La comprensión de la importancia de los procesos de mecanotransducción y de las moléculas mensajeras en la comunicación y modificación de la expresión génica supuso un cambio importante para la HMF. En efecto, se disponía de un sistema que permitía explicar el flujo de la información desde los genes hacia la expresión de diversas características o rasgos y por otra parte, la importancia de los mecanismos transductivos en la modificación de la expresión génica en respuesta a los estímulos externos. En este sentido, la HMF cobraba un nuevo impulso ya que la funcionalidad de la matriz explicaba el cambio morfológico a nivel macro anatómico y podía ser fundamentado a nivel celular. Es decir, la inclusión de la dimensión epigenética generaba un marco teórico ampliado y con una fuerte capacidad explicativa. De esta forma, Moss asevera:

"...the FMH claims that epigenetic, extraskeletal factors and processes are the prior, proximate, extrinsic, and primary cause of all adaptive, secondary responses of skeletal tissues and organs. It follows that the responses of the skeletal unit (bone and cartilage) cells and tissues are not directly regulated by informational content of the intrinsic skeletal cell genome per se. Rather, this additional, extrinsic, epigenetic information is created by functional matrix operations." (Moss, 1997a, p 9)

La relación entre un mecanismo transductivo que ocurre a nivel celular y el resto de las células óseas vecinas, fue explicado considerando que las células óseas constituyen elementos computacionales que funcionan multicelularmente como una red celular interconectada. Las moléculas integrinas presentes en la membrana celular en combinación con las actinas del citoesqueleto que están conectadas con el núcleo, permiten el flujo de información desde el exterior al interior de la célula. Asimismo, las uniones en hendidura o uniones comunicantes entre osteocitos -al igual que en

las sinapsis eléctricas- permiten dar cuenta de la organización del tejido óseo como una red celular interconectada. Según Moss:

"The inclusion of the concepts and databases that are related to the intracellular and intercellular bone cell mechanisms and processes of mechanotransduction and the organization of bone as a biologic connected cellular network permit revision of the functional matrix hypothesis, which offers an explanatory chain, extending from the epigenetic event of muscle contraction hierarchically downward to the regulation of the bone cell genome." (Moss, 1997b, p 221)

La importancia de la activación mecanotransductiva de las células óseas radica en que los osteocitos pueden iniciar potenciales de acción capaces de ser transmitidos a través de las uniones en hendidura. En este sentido, Moss (1997b) sugiere que el comportamiento de los osteocitos presenta ciertas similitudes con el sistema nervioso, en especial con las neuronas que utilizan sinapsis eléctricas. Cuando los procesos transductivos a nivel iónico de membrana y mecánicos se combinan conceptual y operacionalmente con los datos de los campos eléctricos y la energética de la frecuencia de contracción muscular, proveen una base biofísica lógica de apoyo a la hipótesis de la regulación de la adaptación del tejido esquelético (Moss, 1997b, p 223).

A partir de lo expuesto se desprende que las primeras versiones de la HMF fueron de índole descriptivas en tanto que, con la incorporación de los conceptos de mecanotransducción y de la biología computacional aplicada al tejido óseo, Moss propone una hipótesis explicativa de causación jerárquica hacia abajo (*downward*) y la respuesta hacia arriba (*upward*) de los distintos niveles de organización biológica, es decir desde genes hasta cambios adaptativos.

La Propuesta Epistémica de Moss

Moss, para defender la HMF utiliza una doble estrategia argumentativa. Por un lado parte del método dialéctico hegeliano y por otra parte pero estrechamente vinculada con la anterior, discute las estrategias metodológicas que se utilizan para dar apoyo empírico a hipótesis contrarias a la HMF. Examinaremos, en primer término, la utilización realizada por Moss del modelo propuesto por Hegel acerca de que toda tesis contiene intrínsecamente su antítesis, que es contradictoria con la primera y que esta contradicción, sólo se supera con una síntesis que presenta el contenido de las dos anteriores pero no en forma contradictoria sino superadora.

Para llevar a cabo este esquema dialéctico, plantea como tesis la hipótesis contraria a la suya que afirma que el cigoto, contiene toda la información necesaria para *regular* la morfogénesis. No obstante, a partir de datos empíricos que mostraron la existencia de procesos emergentes que no son controlados sólo por los genes y la imposibilidad de explicar los fenómenos de emergencia, causación descendente y jerarquización, se propuso la hipótesis -antitética- que existen mecanismos epigenéticos capaces de *regular* la expresión genómica. Moss reconoce que esta aparente contradicción puede superarse a partir de definir qué entiende por *regular* en ambas hipótesis y propone que *regular* es llevar a cabo las acciones de *controlar* y *causar*. Por tanto examina los mecanismos que controlan y causan la morfogénesis considerando que pueden ser intrínsecos o extrínsecos.

Para analizar estos mecanismos causales Moss parte de la propuesta aristotélica que afirma cuatro tipos de causas: la formal (indica lo que un objeto es), la material (indica de lo que está hecho algo), la eficiente (indica qué ha producido a algo) y la teleológica (indica para qué existe algo, a qué tiende o puede llegar a ser). Moss reconoce que la HMF carece de causa teleológica y que la causa formal -que estaría constituida por el material celular e intercelular- y la causa material -que sería el código genético, es decir, un sistema de reglas- representan los factores intrínsecos en esta hipótesis. La causa eficiente, por otra parte, serían los procesos epigenéticos que formarían los factores externos de la HMF. Por tanto y siguiendo con la noción de *factores de regulación* antes discutida, las *causas* de regulación son intrínsecas y extrínsecas, por tanto, serán procesos y mecanismos genéticos y epigenéticos que no son antitéticos entre sí. De esta manera, Moss afirma haber llegado a una síntesis explicativa donde tanto los factores, procesos y mecanismos genéticos como los epigenéticos son necesarios para explicar los procesos morfogenéticos pero cada uno de manera aislada no puede explicarla porque aluden a causaciones diferentes.

A partir de esta aceptación de diversos mecanismos, su estrategia argumentativa se desliza hacia otros aspectos de corte metodológico. En este sentido, sostiene que el reconocimiento de los mecanismos epigenéticos como agentes causales se vincula con entender a los tejidos y órganos como ensambles y no sólo como agrupaciones (*clusters*) de células individuales y sustancias extracelulares. Y considera que estos ensambles representan sistemas adaptativos complejos (SAC) que son necesarios analizar como procesos de información en paralelo y no de manera serial. Por tanto, al no ser seriales, las herramientas

estadísticas clásicas como la estadística lineal y los análisis de regresión no serían útiles para explicar procesos ontogenéticos que, en la gran mayoría de los casos, no son lineales porque pequeños cambios en los SAC pueden traer como consecuencia grandes modificaciones morfológicas. En este mismo sentido, Moss reconoce que las propiedades morfológicas de orden superior como la matriz funcional y las unidades esqueletarias pueden ser el resultado de procesos y mecanismos ontogenéticos espontáneos y autoorganizados.

Conclusión

A lo largo de este estudio se analizó la modificación de la HMF en la obra de Moss, pasando de una explicación funcional y reduccionista estricta a una explicación causal integrada entre diversos niveles de organización y encuadrada dentro del marco teórico de la teoría de la complejidad. Este cambio conceptual estuvo acompañado por cambios metodológicos y tecnológicos y por una profundización de los mecanismos moleculares intervinientes en los procesos de desarrollo. En este sentido cobran especial importancia los mecanismos mecanotransductivos en relación con proteínas integradoras de la célula que permitieron integrar en el contexto explicativo la causación ascendente y descendente.

Este cambio conceptual de la HMF fue acompañado por los trabajos de Pucciarelli y colaboradores que llevaron a cabo diversos aportes. Por un lado, desarrollaron diseños experimentales con una notoria disminución de los efectos secundarios respecto de los diseños de Moss. Además la utilización del factor nutricional como variable de modificación del cráneo en desarrollo permitió la observación de huesos supernumerarios que agregó un elemento más a la HMF (Dahinten y Pucciarelli, 1981, 1983).

Por otra parte, los trabajos de crecimiento longitudinal en el cráneo de primates aportaron un elemento fuerte de contrastación de la HMF. Asimismo, a través de la utilización del método de elementos finitos, Pucciarelli pudo discriminar a los tensores de crecimiento como indicadores de cambio y forma (comunicación personal). De este modo podemos afirmar que la HMF fue contrastada tanto mediante intervenciones locales (quirúrgicas) como mediante efectos sistémicos mayores (malnutrición).

En la HMF revisada, Moss utilizó tanto aspectos filosóficos que incidieron en su metodología como el marco teórico de los sistemas complejos de evidente actualidad que fue un punto de quiebre para las futuras interpretaciones morfológicas de carácter descriptivo. Y como resulta evidente, Pucciarelli y colaboradores supieron interpretar y desarrollar estas nuevas corrientes teórico-metodológicas y sus nodos disciplinares.

Literatura Citada

Dahinten SL, Pucciarelli HM. 1981. Effect of sex, age and nutrition on discontinuous traits from rat skull. Acta Anatomica 110:159-163. Doi:10.1159/000145425

Dahinten SL, Pucciarelli HM. 1983. Effects of protein-calorie malnutrition during suckling and post-weaning periods on discontinuous cranial traits in rats. Am J Phys Anthropol 60:425-430. Doi:10.1002/ajpa.1330600403

De Beer G. 1937. The development of the vertebrate skull. Oxford: The Clarendon Press.

Dressino V. 1991. Desarrollo craneofacial en *Saimiri sciureus* (Cebidae) y su alteración por factores nutricionales. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. Argentina. Doi: http://hdl.handle.net/10915/4876

Dressino V, Pucciarelli HM. 1997. Cranial growth in *Saimiri sciureus* (Cebidae) and its alteration by nutritional factors. A longitudinal study. Am J Phys Anthropol 102:545-554. Doi:10.1002/(SICI)1096-8644(199704)102:4<545::AID-AJPA8>3.0.CO;2-Q

Dressino V, Pucciarelli HM. 1999. Growth of functional cranial components in *Saimiri sciureus boliviensis* (Cebidae). A longitudinal study. Growth Dev Aging 63(3):111-127. Doi:http://europepmc.org/abstract/med/10921503

Dressino V, Lamas SG. 2003. Teoría craneana funcional de Cornelis Jakob van der Klaauw: Una teoría sobre adaptación morfológica. Episteme, Porto Alegre 16:99-110.

Moss ML. 1954. Growth of the calvaria in the rat. The determination of osseous morphology. Am J Anat 94:333-362. Doi:10.1002/aja.1000940302

Moss ML. 1955. Morphological changes in the growing rat skull following the administration of cortisone acetate. Proc Exp Biol Med 89:648-650. Doi:10.3181/00379727-89-21905

Moss ML. 1957a. Experimental alteration of sutural area morphology. Anat Rec 127:569-590. Doi:0.1002/ar.1091270307

Moss ML. 1957b. Premature synostosis of the frontal suture in the cleft palate patient. Plast Reconstr Surg 20:199-205.

Moss ML. 1958a. Rotations of the cranial components in the growing rat skull and their experimental alterations. Acta anat 32:65-86. Doi: 10.1159/000141314

Moss ML. 1958b. Fusion of the frontal suture in the rat. Am J Anat 102(1):141-165. Doi:10.1002/aja.1001020107

Moss ML. 1958c. The pathogenesis of artificial cranial deformations. Am J Phys Anthropol 16:269-286. Doi:10.1002/ajpa.1330160302

Moss ML. 1962. The functional matrix. En: Krausand BS, Reidel R, editores. Vistas in orthodontics. Philadelphia: Lea and Febiger. Doi: http://dx.Doi.org/10.1016/0002-9416(63)90212-4

Moss ML. 1968. A theoretical analysis of the functional matrix. Acta Biotheoretica 18:195-202.

Moss ML. 1973. A functional cranial analysis of primate craniofacial growth. En: Zingeser MR, editor. Craniofacial biology of primates. Basel: Karger. p 191-208. Doi:http://dx.Doi.org/10.1016/0002-9416(74)90066-9

Moss ML. 1979. Functional cranial analysis and the functional matrix. Int J Orthod 17:21-31.

Moss ML. 1984. The functional matrix hypothesis: It's explanatory role in problems of craniofacial form and growth. En: Rahman Khan AU, Moss ML, editores. Emerging dentistry: A viewpoint from Pakistan. Rawalpindi, Pakistan: Ferozsons Rawalpindi Limited. p 282.

Moss ML. 1997a. The functional matrix hypothesis of mechanotransduction revisited. 1. The role of mechanotransduction. Am J Orthod Dentofac Orthop 112:8-11.

Moss ML. 1997b. The functional matrix hypothesis revisited. 2. The role of an osseous connected cellular network. Am J Orthod Dentofac Orthop 112:221-226.

Moss ML. 1997c. The functional matrix hypothesis revisited. 3. The genomic thesis. Am J Orthod Dentofac Orthop 112:338-342.

Moss ML. 1997d. The functional matrix hypothesis revisited. 4. The epigenetic antithesis and the resolving synthesis. Am J Orthod Dentofac Orthop 112:410-417.

Moss ML, Young RW. 1960. A functional approach to craniology. Am J Phys Anthropol 18:281-292. Doi:10.1002/ajpa.1330180406

Moss ML, Rankow R. 1968. The role of the functional matrix in mandibular growth. Angle Orthod 38:95-103.

Oyhenart EE, Pucciarelli HM. 1991. The influence of gonadic hormones on skull differences in rats malnourished during lactation. Acta Physiol Pharmacol Ther Latinoam 41(3):287-293.

Oyhenart EE, Pucciarelli HM. 1992. Sexual cranial dimorphism in malnourished rats treated with growth hormone. Growth Dev Aging 56(3):179-184.

Pucciarelli HM, Dressino V. 1996. Orthocephalization in the postweaning squirrel monkey. Am J Phys Anthropol 101:173-181.

Pucciarelli HM, Muñe MC, Oyhenart EE, Orden AB, Villanueva ME, Rodríguez RR, Pons ER. 2000. Growth of skeletal components in the young squirrel monkey (*Saimiri sciureus boliviensis*): A longitudinal experiment. Am J Phys Anthropol 112(1):57-68. Doi:10.1002/(SICI)1096-8644(200005)112:1<57::AID-AJPA7>3.0.CO;2-Q

Thompson DW. 1942. On growth and form. Cambridge: Cambridge University Press.

van der Klaauw CJ. 1945. Cerebral skull and facial skull. A contribution to the knowledge of skull-structure. Archives Néerlandaises de Zoologie7:16-37. Doi:10.1163/187530146X00023

van der Klaauw CJ. 1948. Size and position of the functional com- ponents of the skull. A contribution to the knowledge of the architecture of the skull, based on data in the literature. Archives Néerlandaises de Zoologie 9:1-176. Doi:10.1163/187530152X00017

van der Klaauw CJ. 1952. Size and position of the functional com- ponents of the skull. A contribution to the knowledge of the architecture of the skull, based on data in the literature. Archives Néerlandaises de Zoologie 8:1-556. Doi:10.1163/187530152X00017

CAPÍTULO 3

Crecimiento, Dimorfismo Sexual y Desnutrición. Una Reseña desde la Antropología Biológica Experimental y Comparativa

Evelia Edith Oyhenart[1,2]*, Silvia Lucrecia Dahinten[3,4]

Growth and sexual dimorphism reflect the interaction between genetic composition and the capacity of human beings to respond to different environments. The underlying environmental factors cannot be easily detected with comparative methods, even though evidence in the literature suggests that nutritional factors may cause variations in growth and sexual differentiation patterns. In this regard, the results published by Pucciarelli in his doctoral thesis in 1971 showed that comparative studies in Biological Anthropology were not absolutely concluding. In cases of two or more contradictory explanations for the same factor supported by comparative evidence, the procedure applied had methodological limitations. Thus, Pucciarelli distinguished a clear function of the experimental method in Biological Anthropology, settling a question difficult to solve by comparative methodology. Here we present a review of the work by Héctor Pucciarelli and associate researchers addressing growth and sexual dimorphism through experimental models, employing rodents and primates, and later in human populations.

El crecimiento y el dimorfismo sexual (DS) reflejan la interacción de la composición genética y las capacidades de los seres humanos para reaccionar a diferentes ambientes. Es por ello que se los considera indicadores de la calidad del ambiente social, económico y político en los cuales las poblaciones viven (Tanner, 1981, 1986; Komlos, 1994). Sin embargo, los factores socio-ambientales que subyacen no han resultado fácilmente

[1]*Instituto de Genética Veterinaria (IGEVET). Facultad de Ciencias Veterinarias. Universidad Nacional de La Plata-CONICET. La Plata. Argentina*
[2]*Cátedra de Antropología Biológica IV. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina*
[3]*Instituto de Diversidad y Evolución Austral. CENPAT-CONICET. Puerto Madryn. Argentina*
[4]*Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de la Patagonia SJB. Sede Puerto Madryn. Argentina*
[*]*Correspondencia: IGEVET. Calle 60 y 118. 1900 La Plata. Argentina. oyhenart@fcnym.unlp.edu.ar*

distinguibles por medio de los métodos comparativos. Vinculado a ello, los resultados obtenidos por Héctor Pucciarelli en su tesis doctoral "Variaciones Craneanas en Grupos Raciales Aborígenes de la República Argentina" (1971), lo llevaron a concluir que los estudios descriptivos-comparativos en Antropología Biológica no eran del todo concluyentes y que, ante dos o más explicaciones discordantes para un mismo hecho observado y si ambas sustentaban evidencia comparativa, se estaba frente a una limitación del método descriptivo-comparativo. Asumiendo las propuestas de Washburn y Detwiller (1943), Pucciarelli planteó que la aplicación del Método Experimental en Antropología Biológica, podría aportar soluciones a temas de difícil resolución mediante la metodología comparativa.

Así fue que Pucciarelli, introdujo y desarrolló la Antropología Biológica Experimental (ABE) en Latinoamérica (Scarano, 2003; Oyhenart y Cesani, 2016). Precisamente en 1974, publicó los trabajos que marcaron el inicio de su línea en Antropología Biológica Experimental (Pucciarelli, 1974a, b). El primero de ellos es un trabajo teórico metodológico donde puntualizó el concepto de sujeto y objeto experimental, experimentación directa e indirecta y los diferentes grupos que habrían de considerarse en una experimentación de objetivo antropobiológico, remarcando también la generalización de los resultados al grupo taxonómico común del sujeto y objeto experimental (Pucciarelli, 1974a). Los resultados del segundo trabajo, publicado en el *American Journal of Physical Anthropology*, tuvieron un alto impacto en la comunidad antropobiológica internacional al contrastar experimentalmente dos hipótesis rivales sobre la relación o no entre la frecuencia de expresión de huesos wormianos neurocraneanos y la deformación craneana artificial, práctica cultural muy extendida en poblaciones aborígenes de América del Sur y cuya relación no podía ser deslindada por la metodología comparativa (Pucciarelli, 1974b). Sus resultados fueron concluyentes respecto a la persistencia de wormianos en relación a la acción deformatoria sobre el neurocráneo de la rata, extendiendo posteriormente este modelo experimental a otros aspectos del crecimiento craneofacial de la rata (Pucciarelli, 1978). De esta forma, la introducción de la experimentación en Antropología Biológica le permitió estudiar el modo en que diversos factores ambientales actuaban sobre los patrones morfogenéticos de los individuos y de las poblaciones (Pucciarelli, 1991).

La Desnutrición como Modelo Experimental en los Estudios de Crecimiento y Dimorfismo Sexual

Considerando que uno de los factores de mayor efecto sobre el crecimiento y la plasticidad fenotípica de las poblaciones humanas es la

nutrición, desde 1980 Pucciarelli consolidó una línea de trabajo a fin de determinar la influencia de la desnutrición sobre el crecimiento mediante el empleo del método experimental. Contrastó el efecto de diferentes grados de malnutrición proteico-calórica (MPC) y del déficit proteico (DP) sobre la variación continua y discontinua del cráneo empleando como sujetos experimentales dos niveles taxonómicos: roedores y primates.

Crecimiento y Desnutrición en Roedores

Uno de sus primeros trabajos le permitió concluir que las deficiencias nutricionales en la postlactancia, cuando actuaban en forma prolongada sobre el crecimiento, podían provocar mayor variación que los propios factores biológicos. Los factores nutricionales por ejemplo influyeron en el 55% de la distancia morfológica producida entre controles y desnutridos, mientras que el 45% restante correspondió a factores biológicos tal como la diferenciación subespecífica y el sexo (Pucciarelli, 1980). Mediante el estudio funcional de la variación craneofacial, según la teoría propuesta por van der Klaauw (1952), mostró una información esencialmente diferente de la basada en craneometría tradicional puesto que los resultados obtenidos indicaron mayor retraso cronológico en el componente masticatorio, respecto de los componentes respiratorio y neurocraneano (Pucciarelli, 1981). En relación a ello, las dimensiones craneanas fueron clasificadas, de acuerdo a la sensibilidad del crecimiento a la desnutrición, como rasgos invariables, nutricionalmente inestables o nutricionalmente estables (Pucciarelli y Niveiro, 1981). Posteriormente, Pucciarelli y Goya (1983) concluyeron que las modificaciones en el patrón de crecimiento craneofacial como consecuencia de las deficiencias nutricionales, podían ser explicadas por las diferentes reacciones del cerebro -funcionalmente asociado con el neurocráneo- y los músculos esqueléticos -funcionalmente asociados con el aparato masticatorio-. Informaron además que el déficit proteico retrasaba el crecimiento muscular como consecuencia de la disminución del tamaño celular sin modificar el número de células.

En el análisis de la robustez ósea encontraron que los huesos craneanos y los incisivos no se comportaban de manera uniforme frente a las deficiencias nutricionales por cuanto se observaban dos patrones: uno correspondiente a huesos que no se modificaban (base del cráneo y cuatro de los diez faciales) y otro que variaba de acuerdo al tipo de carencia nutricional. Así, el déficit proteico actuaba en los incisivos superiores e inferiores y en uno de los huesos faciales y el déficit proteico-calórico en los huesos de la bóveda y en los cinco huesos faciales restantes. Estas respuestas diferenciales se atribuyeron a las características histogenéticas y a los roles funcio-

nales de cada estructura y alertaron sobre el impedimento del empleo de la clasificación de la región facial según algunos de los patrones previamente definidos (Pucciarelli et al., 1984).

Resultados concordantes fueron hallados cuando Dahinten y Pucciarelli (1981, 1983) aplicaron un tratamiento experimental similar sobre la variación de rasgos craneanos epigenéticos. Los rasgos no métricos o epigenéticos son empleados frecuentemente para estudiar la historia biológica y divergencia genética de poblaciones humanas del pasado, asumiendo que presentan altos valores de heredabilidad (Carson, 2006). No obstante, se plantearon controversias sobre su empleo como indicadores de biodistancias (Ossenberg, 1970; Wijsman y Neves, 1986). Se contrastó entonces experimentalmente el comportamiento de estos rasgos en relación a la edad, el sexo, la variación subespecífica, la malnutrición proteico-calórica y el déficit proteico. Los resultados mostraron que no sólo la variación ambiental y biológica afectaban rasgos hipostósicos-hiperostósicos, sino que los caracteres teóricamente más estables como forámenes faciales y neurocraneanos también se modificaban (Dahinten y Pucciarelli, 1981, 1983; Dahinten, 1988).

Posteriormente, Pucciarelli conjuntamente con Oyhenart se interesaron en el análisis del crecimiento en las etapas gestacional y lactacional. Fue así que encontraron que la desnutrición proteico-calórica en madres gestantes provocaba un retardo del 30% en el crecimiento de las crías. El crecimiento cerebral resultó menos susceptible y altamente reversible y el muscular y masticatorio más susceptible y menos reversible. Los cambios en la morfología craneana indujeron a que se modificara la relación neuro-esplacnocráneo con posibilidad de ser restablecida por rehabilitación nutricional durante la lactancia. Por otra parte, se pudo corroborar que cuando la desnutrición acontecía durante la lactancia o en gestación más lactancia las consecuencias sobre el crecimiento eran más severas que cuando ocurría durante la gestación (Figura 1). En este sentido, la desnutrición lactacional afectaba el tamaño craneano, por reducción de todas las longitudes y además la forma, por modificación de la variación angular de los complejos fronto-etmo-facial y occipito-interparietal. Este cambio en el proceso de ortocefalización pudo ser revertido cuando a las madres desnutridas se les brindó suplementación proteica o de carbohidratos (Pucciarelli y Oyhenart, 1987a, b).

A partir de estos trabajos Pucciarelli y su equipo se interesaron en el estudio de la variación ambiental del DS, rasgo de gran interés en estudios antropobiológicos. El DS es la expresión de la diferenciación entre los patrones de crecimiento masculinos y femeninos de una población y se

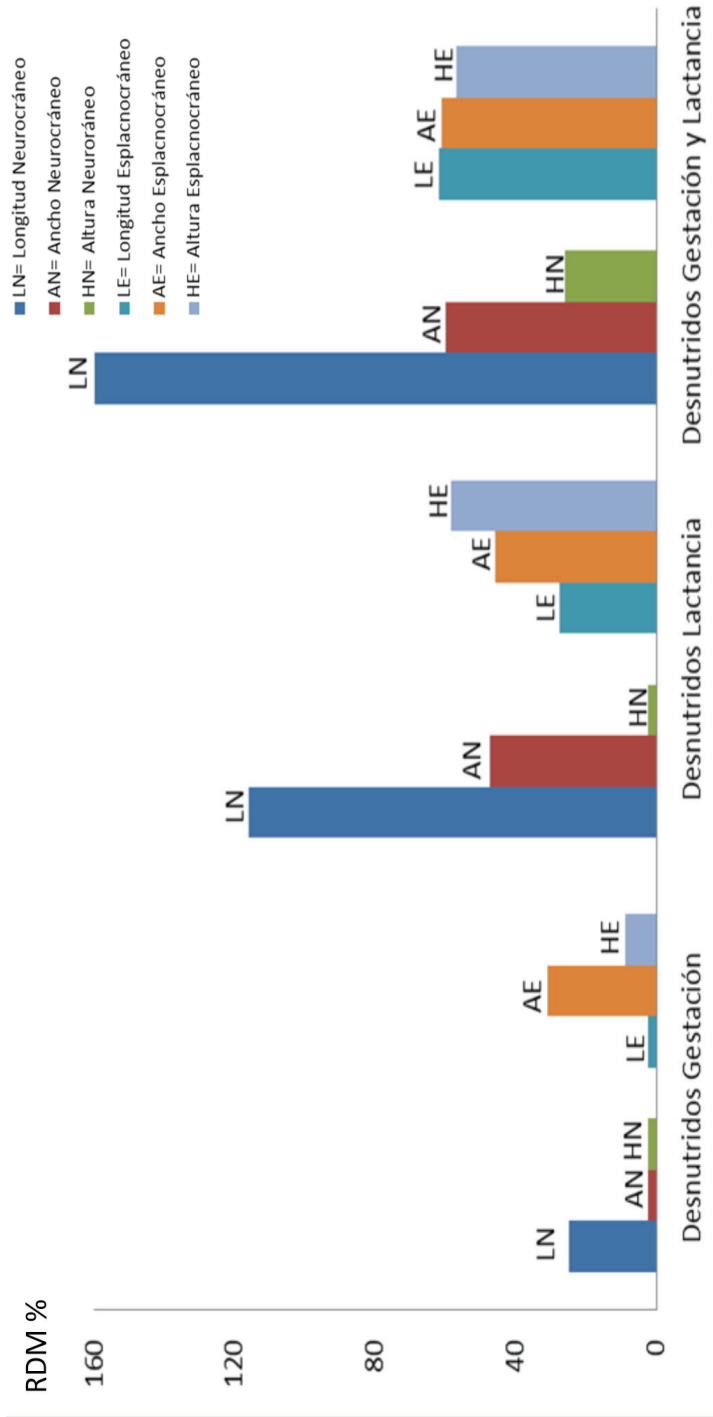

Figura 1. RDM %= (Mc-Md/Mc)*100; donde Mc corresponde a la medición en el grupo Control y Md a la misma medición en el grupo Desnutrido.

lo puede considerar también como resultado de la interacción genético ambiental (Pucciarelli, 1991). En efecto, varios autores han encontrado disminución del DS en poblaciones humanas sujetas a catástrofes como la Segunda Guerra Mundial (Gruelich et al., 1953) y efectos climáticos súbitos (Brauer, 1982). Esta inhibición dimórfica fue descripta también en grupos de población de diferentes continentes sometidos a carencias socio-económicas (Tobias, 1970). En relación a ello, Stini (1969) y Tobias (1975) propusieron que la estimación del DS de una población podía ser tomada como indicador de estado nutricional de la misma. En forma concordante, Pucciarelli (1980) encontró que ratas alimentadas con dieta control mostraban dimorfismo craneano, mientras que en aquellas sujetas a malnutrición proteico-calórica y déficit proteico el dimorfismo craneofacial era inhibido o retrasado cronológicamente en su expresión (Figura 2). Se decidió entonces focalizar los estudios en el rol de la actividad hormonal gonadal (Dahinten y Pucciarelli, 1986). Para ello se contrastaron dos hipótesis: 1) La castración afectaba el dimorfismo craneano sexual (DCS) del mismo modo que la malnutrición y 2) El dimorfismo craneano sexual en ratas malnutridas podía ser restituido por tratamiento con estradiol y testosterona en machos y hembras, respectivamente. Los resultados mostraron que el dimorfismo craneano sexual inhibido por malnutrición fue restablecido por tratamiento con testosterona, no así por el estradiol. Asimismo, el diferente rol de las hormonas sexuales se evidenció en los animales castrados por cuanto mientras los machos difirieron de los sham-operados, las hembras no lo hicieron. Los autores concluyeron que la malnutrición afectaba el DCS a través de la disfunción gonadal en machos mediada por testosterona e inversamente, por el efecto "masculinizante" del estradiol en hembras que intensificó el efecto inhibitorio de la malnutrición (Dahinten y Pucciarelli, 1986). Posteriormente se encontraron resultados similares cuando se trataron a ratas castradas de ambos sexos con extractos gonadales. La castración en machos disminuyó las diferencias craneofaciales y la inyección de extracto testicular las restituyó y por el contrario, la castración en hembras incrementó la diferenciación craneofacial y la administración de extracto ovárico disminuyó dicha diferencia, indicando un efecto contrario de las hormonas sexuales sobre el DCS (Dahinten et al., 1988).

En el año 1987 Pucciarelli, interesado en avanzar en el conocimiento de la influencia de los factores endócrinos, se relacionó con investigadores de la Facultad de Ciencias Médicas de la UNLP y junto a César Gómez Dumm realizaron un estudio en células somatotropas. Observaron que la desnutrición inducía modificaciones ultraestructurales relacionadas con la reducción de la masa citoplásmática y de la cantidad de gránulos

	Edad (Días)				
	20	30	40	50	60
Neurocráneo					
Longitud	C				D
Ancho			C D		
Altura	C				D
Esplacnocráneo					
Longitud		C			D
Ancho	D		C		
Altura	C	D			

Figura 2. Manifestación cronológica del dimorfismo craneano sexual en animales control (C) y desnutridos (D).

secretorios (Gómez Dumm et al., 1987). Vinculado a ello y al hecho que el DCS presente en control era inhibido por la desnutrición lactacional se analizó la acción del tratamiento con testosterona a machos y estradiol a hembras desnutridas. Fue así que la diferenciación sexual fue restablecida, por cuanto el tamaño craneano se incrementó en machos por acción de la testosterona y disminuyó en las hembras por efecto del estradiol. Estos resultados dieron cuenta, una vez más, de la relación entre estrés nutricional, disfunción de las hormonas sexuales y modificación de los patrones de crecimiento (Pucciarelli y Oyhenart, 1987a; Oyhenart y Pucciarelli, 1991). Por otra parte, la administración de hormona de crecimiento (GH) incrementó el DS al estimular el crecimiento tanto de machos como de hembras. En consecuencia se pudo determinar que la expresión del dimorfismo sexual estaba sujeta a un doble comando: (a) gonadal: como parte del proceso de diferenciación sexual y (b) hipofisario: como producto de diferencias en el ritmo de crecimiento en cada sexo (Oyhenart y Pucciarelli, 1992).

Crecimiento y Desnutrición en Primates

Pucciarelli se interesó luego en disminuir la distancia taxonó-

mica entre sujeto y objeto experimental. Para ello, comenzó una línea en primates platirrinos, empleando *Saimiri sciureus* como modelo animal. Los trabajos, realizados mayoritariamente con Vicente Dressino, tuvieron como objetivo general analizar, tal como había sido estudiado previamente en ratas, el efecto de la desnutrición sobre el crecimiento. En líneas generales, la desnutrición durante la postlactancia modificó el crecimiento del complejo craneofacial y de los componentes funcionales mayores. En relación a los subcomponentes, los neurocraneanos mostraron un comportamiento heterogéneo: mientras que el anteroneural se mantuvo estable, el medioneural aumentó y fue compensado por la disminución del posteroneural. A nivel del esplacnocráneo, los subcomponentes masticatorio y respiratorio fueron los más afectados. La desnutrición también provocó cambios de la forma craneana, confirmando la existencia de interrelaciones funcionales entre los componentes (Pucciarelli et al., 1990; Dressino y Pucciarelli, 1996, 1997, 1999; Pucciarelli y Dressino, 1996).

Tal como se había realizado en los estudios endocrinológicos en ratas, Pucciarelli se relacionó con Gloria Cónsole, investigadora de la Facultad de Ciencias Médicas de la UNLP para analizar la desnutrición en el complejo craneofacial y en diferentes poblaciones de células pituitarias. En relación a ello informaron que el peso del cerebro no fue modificado debido posiblemente a una mayor densidad. Sin embargo, los valores de GH hipofisaria y prolactina fueron menores debido a la disminución del número celular. Concluyeron que si bien no se podía establecer una relación de causa-efecto entre los cambios neurocraneanos, cerebrales y pituitarios, los cambios inmunohistoquímicos cuantitativos correlacionados con los hallazgos ultraestructurales resultaban evidentes (Cónsole et al., 2001a, b).

Por último, en el año 2000 Pucciarelli y su grupo de investigación realizaron, mediante el seguimiento longitudinal mensual durante dos años a partir del destete, las curvas de crecimiento craneano y post craneano de *Saimiri sciureus* control y en condiciones de desnutrición (Pucciarelli et al., 2000).

La Desnutrición en los Estudios de Crecimiento en Poblaciones Cosmopolitas y Aborígenes

A partir de 1983 con la recuperación del estado de derecho en Argentina, comenzó una nueva etapa para el país en general y para la Antropología Biológica en particular. Fue así que en la Universidad Nacional de La Plata se reincorporaron numerosos docentes e investigadores, entre los que figuraba Héctor Pucciarelli, en la Facultad de Ciencias Naturales y

Museo. En la Universidad de Buenos Aires, en la Facultad de Filosofía y Letras, se reorganizó la Sección de Antropología Biológica, perteneciente al Instituto de Ciencias Antropológicas de esa Institución. En esa sección Raúl Carnese comenzó a desarrollar líneas de investigación en genética de poblaciones y demografía genética. Este contexto, favoreció el contacto entre los equipos de investigación de Antropología Biológica de la UBA, de la UNLP, representado por Héctor Pucciarelli, del Hospital de Niños "Sor María Ludovica" por Luis Guimarey y del Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET) por Silvia Dahinten. El objetivo fue promover la realización de trabajos sobre crecimiento y DS en poblaciones cosmopolitas y aborígenes.

Los primeros trabajos fueron realizados en 1993 en Villa IAPI, un barrio ubicado en el conurbano bonaerense, cuyos habitantes tenían carencias económicas y sociales producidas por altos índices de desempleo -la mayoría de los hombres adultos eran trabajadores de la construcción y el resto trabajadores temporales, subempleados o desempleados- y deficiencias en el saneamiento ambiental. El estudio antropométrico consistió en el relevamiento de siete variables antropométricas de niños de 6 a 14 años. Los resultados indicaron que los niños de Villa IAPI tenían retraso del crecimiento lineal, fundamentalmente a expensas del acortamiento de los miembros inferiores, disminución de la masa muscular y aumento del panículo adiposo. El DS también estaba modificado pudiendo diferenciarse ontogénicamente dos patrones, uno temprano y otro tardío. El DS temprano, vinculado a la etapa prepuberal estuvo representado por la diferenciación en tamaño del perímetro cefálico -mayor en varones- y de los pliegues subcutáneos tricipital y subescapular -mayor en mujeres-. El DS tardío se asoció a la superioridad femenina en los valores medios del peso corporal y la estatura sentado. Por otra parte, el comienzo de la preponderancia en la talla de los varones se retrasó hasta los 14 años de edad. Estos cambios condujeron a los autores a considerar que el ambiente en el que crecían los niños de Villa IAPI no era óptimo. La mayor vulnerabilidad de los varones les permitió apoyar la hipótesis de "mejor canalización femenina de crecimiento" propuesta originalmente por Tanner (1962) (Guimarey et al., 1993; Pucciarelli et al., 1993). En 1993, publicaron los resultados del trabajo realizado en San Clemente del Tuyú, una localidad ubicada frente a la costa atlántica en la provincia de Buenos Aires. En este caso, el estudio antropométrico realizado en niños de 7 a 13 años de edad se acompañó por un análisis referido a la ocupación laboral de los padres. De ello resultó que los niños cuyos padres tenían niveles de ocupación bajos, fueron los que presentaban mayor déficit global del

crecimiento evidenciado por la menor longitud de las piernas en relación a la estatura total. Nuevamente, el impacto fue mayor en los varones confirmando la mayor ecorresistencia del sexo femenino (Bolzán et al., 1993). Los resultados descriptos anteriormente llevaron a Pucciarelli junto con Guimarey y Carnese, a publicar un trabajo de síntesis sobre la influencia ambiental sobre el crecimiento y la diferenciación sexual (Guimarey et al., 1995; Pucciarelli et al., 1996).En relación a los estudios realizados en poblaciones aborígenes cabe mencionar el trabajo realizado en la población mapuche de Río Negro y que constituye la única referencia que existe para Argentina (Carnese et al., 1994). A partir de 1996, los estudios colaborativos, entre los investigadores de la UBA, el CENPAT y la UNLP, se centraron en una de las tres poblaciones Tehuelche que residían en Patagonia. Dicha población estaba asentada en la reserva de El Chalía, ubicada en el Departamento de Río Senguer, al sud-oeste de la provincia de Chubut. El objetivo de estos estudios fue analizar crecimiento, dimorfismo sexual e indicadores de estrés nutricional en la población infanto-juvenil y adulta. Uno de estos trabajos fue pionero en los estudios de crecimiento y dimorfismo sexual al considerar variables neurales y faciales. Así, el crecimiento neural fue alométricamente modificado y el facial presentó mayor tamaño, cambio que fue explicado por mecanismos adaptativos en tanto que históricamente estas poblaciones predominantemente cazadoras-recolectoras presentaban mayores estructuras masticatorias, relacionadas con el estilo de vida. El análisis de la diferenciación sexual indicó inversión dimórfica en variables neurales y faciales. Por otra parte, los individuos adultos y seniles tenían marcado dimorfismo sexual aunque menor estatura respecto de los tehuelche históricos. Además, toda la población mostró elevadas prevalencias de hipoplasia de esmalte dental y apiñamiento dentario, indicadores de estrés ambiental que conjuntamente con los demás cambios observados se asociaron a la pobreza en la que vivían dichas poblaciones (Oyhenart et al., 2000; Torres et al., 2000, 2002, 2003).

Posteriormente, en 2005 Pucciarelli conjuntamente con investigadores de Brasil estudiaron tres comunidades Caboclo de Isla de Marajó (Estado de Pará, Brasil). Paricatuba era la comunidad más tradicional, Marajó-Açu se dedicaba a la extracción y comercialización de la fruta de açaí y Praia Grande había adoptado una agricultura mecanizada, practicaba la ganadería y tenía una organización religiosa cooperativa. Los resultados confirmaron el llamado "modelo latinoamericano" de desnutrición, es decir, baja prevalencia de retraso del crecimiento y emaciación, con predominio del primero sobre el segundo. En preadolescentes, encontraron que las frecuencias de bajo peso y retraso del crecimiento fueron mayores en Paricatuba y

Marajó-Açu respecto a Praia Grande. El dimorfismo sexual en los jóvenes se presentó en las tres comunidades, con valores mayores de tejido adiposo en mujeres que en hombres. Sin embargo, los varones adultos de Praia Grande tuvieron mayor proporción de tejido muscular y las mujeres de tejido adiposo respecto a las otras dos aldeas. Las importantes diferencias en contenido de grasa y músculo entre aldeas junto con las prevalencias bajas de desnutrición encontradas en Praia Grande, mostraron que esta población estaba, en términos generales, menos estresada. El estado nutricional encontrado en personas de Praia Grande les resultó intrigante porque, tenían el nivel más bajo de proteínas y calorías en la ingesta de las tres comunidades llevándolos a formular dos hipótesis. La primera de ellas fue que la amplitud de la dieta era tan importante como la cantidad de la ingesta de alimentos necesaria para el crecimiento físico y el desarrollo. En este sentido, Praia Grande presentaba la dieta más diversificada de las tres comunidades. La segunda era que el proceso de organización cooperativa ofrecía las mejores condiciones de saneamiento para la comunidad. En síntesis, las tres comunidades presentaban algún tipo de estrés nutricional, no obstante Praia Grande estaba en mejores condiciones sugiriendo mejor calidad de vida, presumiblemente debido a la occidentalización (Pucciarelli et al., 2005).

Consideraciones Finales

La introducción del Método Experimental en Antropología Biológica no alejó a Héctor Pucciarelli del objetivo de la disciplina, la diversidad humana, sino que la replanteó en el conjunto de tendencias que intervienen en la diferenciación microevolutiva de las poblaciones actuales y pasadas (Pucciarelli, 1989, 1991). Esto se vio reflejado en el desarrollo de la Antropología Biológica Experimental con numerosos e importantes resultados que sin lugar a dudas sirvieron y sirven para la interpretación de los estudios realizados en poblaciones humanas.

Literatura Citada

Brauer GW. 1982. Size sexual dimorphism and secular trend: Indicators of subclinical malnutrition? En: Hall RL, editor. Sexual dimorphism in *Homo sapiens*: A question of size. New York: Praeger. p 245-259.

Bolzán AG, Guimarey LM, Pucciarelli HM. 1993. Crecimiento y dimorfismo sexual de escolares según la ocupación laboral paterna. Arch Latinoam Nutr 43(2):132-138.

Carnese FR, Pucciarelli HM, Pinotti LV, Dubois CMF. 1994. Estándares de crecimiento normal en la población mapuche de Río Negro.

Facultad de Filosofía y Letras de la Universidad de Buenos Aires. Serie Extensión Universitaria 1:1-51.

Carson EA. 2006. Maximum likelihood estimation of human craniometric heritabilities. Am J Phys Anthropol 131(2):169-180.

Cónsole GM, Oyhenart EE, Jurado SB, Riccillo FL, Pucciarelli HM, Gómez Dumm CL. 2001a. Effect of undernutrition on cranial components and somatotroph-lactotroph pituitary populations in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus boliviensis*). Cells Tissues Organs 168:272-284.

Cónsole GM, Jurado SB, Oyhenart EE, Ferese C, Pucciarelli HM, Gómez Dumm CL. 2001b. Morphometric and ultrastructural analysis of different pituitary cell populations in undernourished monkeys. Braz J Med Biol Res 34:65-74.

Dahinten SL. 1988. Influencia de la malnutrición proteico-calórica en ratas, sobre la diferenciación del fenotipo craneano. Un estudio de Antropología Biológica Experimental. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. Argentina.

Dahinten SL, Pucciarelli HM. 1981. Effect of age, sex and nutrition on discontinuous traits of rat skull. Acta Anat 110(2):159-163.

Dahinten SL, Pucciarelli HM. 1983. Effects of protein-calorie malnutrition during suckling and post-weaning periods on discontinuous cranial traits in rats. Am J Phys Anthropol 60:425-430.

Dahinten SL, Pucciarelli HM. 1986. Variations in sexual dimorphism in the skulls of rats subjected to malnutrition, castration, and treatment with gonadal hormones. Am J Phys Anthropol 71:63-67.

Dahinten SL, Pucciarelli HM, Moreno FR. 1988. Effect of gonadal activity on the cranial dimorphism of the rat. Acta Anat 132:324-326.

Dressino V, Pucciarelli HM. 1996. Efecto nutricional sobre el crecimiento craneofacial de *Saimiri sciureus* (Cebidae). Un estudio experimental. Rev Arg Antrop Biol 1:98-112.

Dressino V, Pucciarelli HM. 1997. Cranial growth in *Saimiri sciureus* (Cebidae) and its alteration by nutritional factors: A longitudinal study. Am J Phys Anthropol 102(4):545-554.

Dressino V, Pucciarelli HM. 1999. Growth of functional cranial components in *Saimiri sciureus boliviensis* (Cebidae). A longitudinal study. Growth Dev Aging 63(3):111-127.

Gómez Dumm CLA, Pucciarelli HM, Dressino V. 1987. Quantitative ultrastructural study of somatotrophic cells in malnourished weanling rats. Acta Anat 129:200-202.

Greulich WW, Crismon CS, Turner ML, Greulich ML, Okumoto Y. 1953. The physical growth and development of children who survived the atomic bombing of Hiroshima or Nagasaki. J Pediatr 43(2):121-145.

Guimarey LM, Carnese FR, Pinotti LV, Pucciarelli HM, Goicoechea AS. 1993. Crecimiento en escolares de Villa IAPI (Quilmes, Buenos Aires, Argentina). Arch Latinoam Nutr 43(2):139-145.

Guimarey LM, Carnese FR, Pucciarelli HM. 1995. La influencia ambiental en el crecimiento humano. Ciencia Hoy 5(30):41-47.

Komlos J.1994. On the significance of anthropometric history. En: Komlos J, editor. Stature, living standards and economic development. Essays in anthropometric history. Chicago: University of Chicago Press. p 210-220.

Ossenberg NS. 1970. The influence of artificial cranial deformation on discontinuous morphological traits. Am J Phys Anthropol 33(3):357-371.

Oyhenart EE, Pucciarelli HM. 1991. The influence of gonadic hormones on skull differences in rats malnourished during lactation. Acta Physiol Pharmacol Ther Latinoam 41:287-293.

Oyhenart EE, Pucciarelli HM. 1992. Sexual cranial dimorphism in malnourished rats treated with growth hormone. Growth Dev Aging 56:179-184.

Oyhenart EE, Cesani MF. 2016. El método experimental en antropología biológica. Historia y actualidad en Argentina. Rev Arg Antrop Biol 18(1):1-9. Doi:10.17139/raab.2016.0018.01.07

Oyhenart EE, Torres MF, Pucciarelli HM, Dahinten SL, Carnese FR. 2000. Growth and sexual dimorphism in aborigines from Chubut (Argentina). I: Body analysis. Acta Med Auxol 32(2):105-113.

Pucciarelli HM. 1971. Variaciones craneanas en grupos raciales aborígenes de la República Argentina. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. Argentina.

Pucciarelli HM. 1974a. El método experimental en Antropología Biológica. Etnía 19:1-7.

Pucciarelli HM. 1974b. The influence of experimental deformation on neurocranial wormian bones in rats. Am J Phys Anthropol 41(1):29-38.

Pucciarelli HM. 1978. The influence of experimental deformation on craniofacial development in rats. Am J Phys Anthropol 48:455-462.

Pucciarelli HM. 1980. The effects of race, sex, and nutrition on craniofacial differentiation in rats. A multivariate analysis. Am J Phys Anthropol 53:359-368.

Pucciarelli HM. 1981. Growth of the functional components of the rat skull and its alteration by nutritional effects. A multivariate analysis. Am J Phys Anthropol 56:33-41.

Pucciarelli HM. 1989. Contribución al concepto de Antropología Biológica. Revista de Antropología 7:27-31.

Pucciarelli HM. 1991. Nutrición y morfogénesis craneofacial. Una contribución de la Antropología Biológica Experimental. Interciencia 16(5):248-253.

Pucciarelli HM, Niveiro MH. 1981. Effet de la malnutrition sur le developpement de l'ontogenese cranio-faciale. Cahiers d'Anthropologie 2:97-109.

Pucciarelli HM, Goya RG. 1983. Effects of post-weaning malnutrition on the weight of the head components in rats. Acta Anat 115(3):231-237.

Pucciarelli HM, Oyhenart EE. 1987a. Influence of food restriction during gestation on craniofacial growth of the weanling rat. Acta Anat 129:182-187.

Pucciarelli HM, Oyhenart EE. 1987b. Effects of maternal food restriction during lactation on craniofacial growth in weanling rats. Am J Phys Anthropol 72:67-75.

Pucciarelli HM, Dressino V. 1996. Orthocephalization in the post-weaning squirrel monkey. Am J Phys Anthropol 101(2):173-181.

Pucciarelli HM, Oyhenart EE, Terreros MC. 1984. Variations of rat skull bone robusticity evoked by malnutrition. Am J Phys Anthropol 64:119-124.

Pucciarelli HM, Dressino V, Niveiro MH. 1990. Changes in skull components of the squirrel monkey evoked by growth and nutrition: An experimental study. Am J Phys Anthropol 81:535-543.

Pucciarelli HM, Carnese FR, Pinotti LV, Guimarey LM, Goicoechea AS. 1993. Sexual dimorphism in schoolchildrem of the Villa IAPI neighborhood (Quilmes, Buenos Aires, Argentina). Am J Phys Anthropol 92:165-172.

Pucciarelli HM, Carnese FR, Guimarey LM. 1996. Desnutrición y dimorfismo sexual. Ciencia Hoy 34:53-59.

Pucciarelli HM, Muñe MC, Oyhenart EE, Orden AB, Villanueva ME, Rodríguez RR, Pons ER. 2000. Growth of skeletal components in the young squirrel monkey (*Saimiri sciureus boliviensis*). A longitudinal experiment. Am J Phys Anthropol 112:57-68.

Pucciarelli HM, Neves WA, Melcher SS, Murrieta RSS. 2005. Nutritional status and sexual dimorphism in three amazonian caboclo communities. Anthropologie XLIII/1:63-75.

Scarano ER. 2003. El desarrollo y consolidación del paradigma experimental en Antropología Biológica. RUNA XXIV:7-26.

Stini WA. 1969. Nutritional stress and growth: Sex difference in adaptive response. Am J Phys Anthropol 31(3):417-426.

Tanner JM. 1962. Growth at adolescence. Oxford: Blackwell Scientific Publication.

Tanner JM. 1981. A history of the study of human growth. Cambridge: Cambridge University Press.

Tanner JM. 1986. Growth as a mirror for the conditions of society, secular trends and class distinctions. En: Demirjian A, editor. Human growth: A multi-disciplinary review. London: Taylor and Francis. p 3-34.

Tobias PV. 1970. Puberty, growth, malnutrition and the weaker sex-and two new measures of environmental betterment. Leech 40:101-107.

Tobias PV. 1975. Anthropometry of disadvantaged peoples: studies in Southern Africa. En: Watts ES, Johnston FE, Lasker GW, editores. Biosocial interrelations on populations adaptations. The Hague: Mouton Publishers. p 287-305.

Torres MF, Oyhenart EE, Dahinten SL, Carnese FR, Pucciarelli HM. 2000. Growth and sexual dimorphism in aborigines from Chubut (Argentina). II: Head and face analysis. Acta Med Auxol 32:115-123.

Torres MF, Oyhenart EE, Pucciarelli HM, Dahinten SL, Carnese FR. 2002. Aging and sexual dimorphism in aborigines from Chubut (Argentina). Anthropologie XL/1:89-94.

Torres MF, Oyhenart EE, Dahinten SL, Carnese FR, Pucciarelli HM. 2003. Análisis de indicadores de estrés nutricional en una comunidad aborigen de Argentina. En: Aluja Ma P, Malgosa A, Nogués R Ma, editores. Antropología y biodiversidad. Barcelona: Edicions Bellaterra. p 502-509.

van der Klaauw CJ. 1952. Size and position of the functional components of the skull. A Contribution to the knowledge of the architecture of the skull, based on data in the literature. Arch Neerl Zool 9:1-556.

Washburn SL, Detwiller SB. 1943. An experiment bearing on the problems of physical anthropology. Am J Phys Anthropol 1:171-190.

Wijsman EM, Neves W. 1986. The use of non-metric variation in estimating human populations admixtures: A test case with brasilian blacks, whites and mulattos. Am J Phys Anthropol 70:395-479.

CAPÍTULO 4

La Desnutrición Crónica y su Efecto Generacional sobre el Crecimiento. Aporte de los Estudios de Antropología Biológica Experimental

María Florencia Cesani[1]*, Evelia Edith Oyhenart[1,2]

The prevalent form of malnutrition in human populations is characterized by its chronic and generational nature. Many people around the world live in deficient environments, with scarce economic resources and poor sanitation; further, the diets of children are deficient and unbalanced throughout life. Considering the multiplicity of factors that define these environments characterized by poverty and marginalization, malnutrition solely would not affect physical growth. In this sense, experimental studies allow us to isolate the aspect to be investigated (nutritional) and to use experimental animals (such as the rat), thus facilitating the study of many generations in a short time, which is impossible when human populations are considered. We performed a review of studies addressing this issue, particularly those in which the experimental method was used. We focused especially in the work developed by the research group led by Héctor Pucciarelli at the National University of La Plata.

El análisis del crecimiento humano en el campo de la Antropología reviste especial interés, debido a que permite abordar la compleja interacción entre factores biológicos y socio-ambientales. El crecimiento humano es la expresión fenotípica del potencial genético de cada individuo modulado por factores externos (Rosenbloom, 2007). Resulta de la interacción entre la biología de nuestra propia especie (factores intrínsecos) y el ambiente bio-físico-sociocultural (factores extrínsecos) en el que cada grupo crece y se desarrolla (Pucciarelli, 1989; Guimarey et al., 1995). En otras palabras, si un individuo está expuesto a factores ambientales desfavorables, como pueden ser las condiciones sanitarias insuficientes, la presencia

[1]*Instituto de Genética Veterinaria (IGEVET). Facultad de Ciencias Veterinarias. Universidad Nacional de La Plata-CONICET. La Plata. Argentina*
[2]*Cátedra de Antropología Biológica IV. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina*
**Correspondencia: IGEVET. Calle 60 y 118. 1900 La Plata. Argentina. mfcesani@igevet.gob.ar*

de enfermedades infecciosas y parasitarias, la falta de estímulo o afecto y especialmente una alimentación inadecuada, su crecimiento puede resultar modificado (Guimarey, 2004). Es por ello que el crecimiento se considera un excelente indicador de salud y nutrición y permite medir indirectamente la calidad de vida de una población (Bogin, 2001).

La capacidad de modificar el patrón de crecimiento, en respuesta a las condiciones ambientales, se denomina plasticidad (Lasker, 1969). A diferencia del resto de los mamíferos -que pasan de la infancia a la adultez sin etapas intermedias- el hombre presenta un ritmo de crecimiento más lento y requiere un tiempo adicional para lograr su estado adulto (Bogin, 1999). Esto podría explicar el hecho de que la especie humana sea la más plástica y variable, en términos de morfología y comportamiento (Bogin y Loucky, 1997). Como resultado de la plasticidad pueden observase cambios en el crecimiento poblacional (disminuciones o incrementos en las variables antropométricas) a través de las generaciones. Este proceso, llamado "tendencia secular" refleja la sensibilidad del crecimiento y la maduración frente a las condiciones ambientales (Malina, 1990; Gohlke y Woelfle, 2009).

Existen numerosos estudios que dan cuenta de cambios seculares positivos en la talla de poblaciones europeas, asiáticas y americanas durante los últimos siglos (Meredith, 1976; Hauspie et al., 1997; Martínez Carrión, 2012). Para poblaciones americanas son de destacar los trabajos de Martorell et al. (1989) y Bogin y Loucky (1997) que estudiaron la estatura de migrantes, guatemaltecos y mexicanos, a Estados Unidos. En relación a ello, el efecto que ejerce un nuevo ambiente en el crecimiento infantil fue informado por Martorell et al. (1989) quienes observaron que las generaciones de migrantes nacidas en Estados Unidos habían alcanzado una estatura promedio similar a la del *National Center for Health Statistics*. Resultados similares fueron informados por Bogin y Loucky (1997) por cuanto los migrantes mayas a Estados Unidos presentaban mayor peso corporal, estatura y tejidos adiposo y muscular. Además, los hijos de migrantes mayas nacidos en Estados Unidos, eran más altos que los niños migrantes nacidos en Guatemala o México. Según los autores, las familias migrantes lograron romper el ciclo de reproducción de la pobreza propia de sus países de origen, a pesar de que formaban parte de los estratos socioeconómicos más bajos de Estados Unidos.

La contracara de esta situación se reconoce como tendencia secular negativa. Por ejemplo, durante la segunda mitad del siglo XVIII, Europa experimentó un ciclo de cambio climático que provocó un rendimiento agrícola muy bajo y el consecuente deterioro de la economía. Esto se vio

acompañado de cambios rápidos en el tamaño poblacional y en la composición social, marcado descenso de la esperanza de vida y disminución de la estatura media poblacional (Komlos y Küchenhoff, 2012; Martínez Carrión, 2012). Resultados similares fueron informados para poblaciones infantiles que crecieron durante tiempos de guerra (Malina, 1990) y de conflictos sociales, económicos y políticos como el sucedido durante el *apartheid* en Sudáfrica (Tobias, 1985).

Entre los factores ambientales que modulan el crecimiento, los nutricionales juegan un rol preponderante. La desnutrición -especialmente cuando ocurre en etapas tempranas de la vida- incide negativamente sobre el crecimiento, teniendo en muchos casos, consecuencias irreversibles (Barker, 2007; Salonen et al., 2009). El efecto de las carencias nutricionales está ampliamente documentado a través de eventos tales como las hambrunas de la guerra y la postguerra (Stein et al., 1975; Egal, 2006; WHO, 2011; Devakumar et al., 2014). Sin embargo, la mayoría de estos estudios no han considerado los efectos que dicho estrés podría ejercer sobre las generaciones siguientes. En este sentido, se ha sugerido que el estado biológico actual de un grupo puede explicarse como resultado de las condiciones ecológicas de generaciones pasadas durante su propio período de crecimiento (Azcorra et al., 2015). En este sentido, Emanuel (1986), dio cuenta de la importancia de abordar otro tipo de estudios al definir los factores intergeneracionales, como el conjunto de condiciones de naturaleza ambiental experimentados por una generación, que inciden sobre la salud, el crecimiento y el desarrollo de la siguiente generación.

La Desnutrición como Factor Generacional

Según Resnick y Morgane (1984), la forma prevalente de desnutrición en las poblaciones humanas se caracteriza por su naturaleza crónica, de modo tal que puede considerarse un factor generacional. Su efecto sobre el crecimiento, es un fenómeno estudiado en poblaciones que viven inmersas en ambientes de pobreza, con nutrición deficiente y desbalanceada durante varias generaciones (Peraza Roque et al., 2001; Varela-Silva et al., 2009; García Baños, 2012). Se plantea entonces, la existencia de una "transmisión generacional" de la desnutrición (Devakumar et al., 2014). Al respecto, Salas y Torrero (1991) informaron que las características físicas encontradas en grupos que habitaban el Valle de México y Mérida podrían deberse a las condiciones nutricionales experimentadas por las generaciones pasadas. Coincidentemente, Azcorra et al. (2013) confirmaron la hipótesis generacional a partir del análisis del estado nutricional de 109 tríadas de niños mayas, sus madres y sus abuelas maternas y plantearon que las

condiciones de vida de las dos primeras generaciones habían influido en el crecimiento de los niños de la tercera generación.

No obstante, la multiplicidad de factores que definen el ambiente bio-físico-sociocultural de las poblaciones humanas dificulta atribuir los resultados sólo a los factores nutricionales. De hecho, la desnutrición se ha definido como una "enfermedad de la pobreza", vinculada -en términos de causalidad estructural y prevención- a procesos económicos, políticos y culturales (Ortale, 2003). Es en este contexto, donde prima la dificultad para aislar un factor estresante específico y su análisis en numerosas generaciones, que los trabajos experimentales cobran importancia (Cesani, 2004).

El Método Experimental en los Estudios de Desnutrición Generacional

En Argentina, la Antropología Biológica Experimental (ABE) fue introducida por Pucciarelli en 1973 quien, siguiendo los postulados de Washburn y Detwiler (1943), planteó la necesidad de desarrollar experimentos destinados a probar hipótesis y observaciones no corroborables desde el punto de vista comparativo. Este método consiste en reproducir bajo condiciones controladas, un hecho natural previamente observado, con el objetivo de investigar su causa y efecto. La similitud del experimento realizado con el hecho observado dependerá, al momento de la generalización, del sujeto experimental empleado, es decir de la especie elegida para la experimentación (Pucciarelli, 1973, 1974).

En su amplia trayectoria dentro de la ABE, Pucciarelli desarrolló una línea de trabajo dedicada al análisis de los efectos de la nutrición sobre el crecimiento en distintos períodos ontogenéticos, para culminar con el análisis generacional (Pucciarelli, 1981; Pucciarelli y Goya, 1983; Pucciarelli y Oyhenart, 1987; Pucciarelli et al., 2001, 2006). Así, consolidó un grupo de investigación que en la actualidad continúa desarrollando la línea experimental (Oyhenart y Cesani, 2016).

Entre los trabajos experimentales, realizados por otros autores que abordaron la problemática generacional de la desnutrición sobre el crecimiento figuran los de Cowley y Griesel (1966) realizados en dos generaciones de ratas, Zamenhof y van Marthens (1982) en seis y Stewart et al. (1975) en doce, quienes observaron reducción del peso al nacimiento y retardo del crecimiento postnatal. Otros autores informaron también reducción de la fertilidad, de la ganancia de peso materno durante la gestación y del número de crías nacidas (Hoet et al., 1997; Pessoa et al., 2000). Otro tema de interés fue conocer el alcance de la rehabilitación nutricional luego de la desnutrición generacional. Así, Galler (1979) y Galler y Seelig (1981)

demostraron que era necesario un período de rehabilitación mayor a una o dos generaciones, para corregir el retardo de crecimiento.

Por otra parte, se discutió la existencia de un posible "efecto acumulativo" de la desnutrición generacional, hecho que se vería reflejado en el deterioro progresivo en las sucesivas generaciones, aún cuando la intensidad del estrés se mantuviera constante. Sin embargo, no existe acuerdo generalizado al respecto. Mientras que autores, como Resnick y Morgane (1984) informaron mayor reducción de peso en la segunda generación de ratas desnutridas, otros como Kenney y Barton (1975) y Zamenhof y van Marthens (1978) no hallaron dicho efecto en dos y seis generaciones, respectivamente.

Considerando la discrepancia de resultados y teniendo en cuenta que el organismo puede generar respuestas adaptativas dependientes de la etapa del ciclo de vida, en 1997 Pucciarelli, junto a su equipo de investigación, realizó un estudio longitudinal de crecimiento en ratas (*Rattus norvegicus albinus*) con desnutrición proteico-calórica crónica generacional. Para ello, se conformaron dos grupos experimentales: 1. Control *(Generación Parental P):* animales que durante el experimento recibieron alimento balanceado *ad-libitum y* 2. Subnutridos: animales que a partir del destete recibieron el 75% del alimento consumido por un animal control (técnica de pair-feeding). Al alcanzar la madurez sexual hembras de este grupo fueron apareadas con machos del grupo 1 y las crías nacidas constituyeron la Primera Generación Subnutrida (F1) que a su vez fueron subdivididas en dos grupos: (a) destinado a proveer animales a la siguiente generación y (b) animales que fueron radiografiados para evaluar longitudinalmente su crecimiento óseo. Las hembras del grupo (a), una vez que alcanzaron la madurez sexual fueron apareadas con machos del grupo 1 y las crías constituyeron la Segunda Generación Subnutrida (F2), que recibió el mismo tratamiento que la F1.

Los animales de las tres generaciones fueron pesados diariamente y radiografiados cada 10 días a partir del destete. Sobre las radiografías se relevaron variables craneanas y postcraneanas (Cesani, 2004). A continuación se presentan parte de los resultados obtenidos.

Crecimiento Ponderal y del Esqueleto Postcraneano

Para evaluar el efecto de la desnutrición generacional sobre el crecimiento ponderal y del esqueleto postcraneano se evaluó el peso corporal y se relevaron las longitudes corporal total, femoral y humeral (Cesani, 2004; Cesani et al., 2014).

Los animales de la generación P, F1 y F2 presentaron incremento

ponderal y lineal con la edad. Sin embargo, el peso y la longitud final fueron menores en los subnutridos. En machos, el peso disminuyó 24% y 29% en F1 y F2, respectivamente. Las hembras evidenciaron un patrón similar, aunque con porcentajes menores (F1: 22% y F2: 24%). En cuanto al crecimiento lineal en machos la reducción fue de 8.6% (F1) y 9.1% (F2), en tanto que en hembras fue de 7.1% (F1) y 8.1% (F2) (Figura 1). Dado que la longitud corporal resultó más afectada que el peso, hubo cambios en la forma corporal de ambas generaciones subnutridas.

Se destaca que incluso cuando ambas filiales evidenciaron retardo del crecimiento, el deterioro fue mayor en F2. Estos resultados sustentarían la hipótesis del efecto acumulativo de la desnutrición generacional, el cual se manifestó en machos y hembras a partir de los 60 días y 80 días de edad

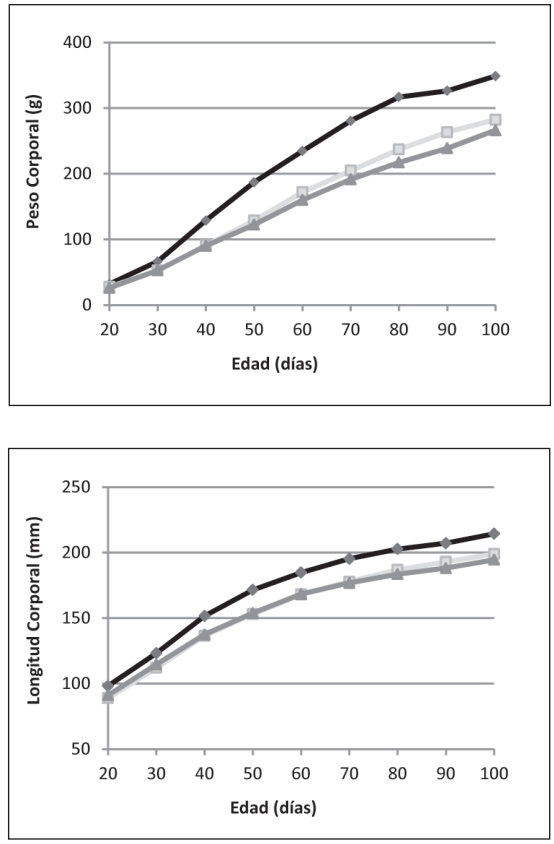

Figura 1. Curvas de crecimiento ponderal y lineal de machos y hembras. Generación P: línea negra; Generación F1: línea gris clara; Generación F2: línea gris oscura.

(peso corporal) y 80 y 100 días (longitud corporal), respectivamente. Los cambios en la forma corporal se observaron a partir de los 50 días de edad, en ambos sexos (Tabla 1). Evidentemente y aún cuando la demanda energética es mayor en etapas tempranas de la ontogenia, los animales jóvenes fueron homeostáticamente más eficaces por cuanto evidenciaron recién en la adultez el efecto acumulativo de la desnutrición. Estos resultados demuestran la importancia de los estudios longitudinales, ya que si el crecimiento sólo fuese analizado al nacimiento o al destete, se hubiera asumido que no hubo efecto generacional. Por otra parte, el retraso del crecimiento generacional fue mayor a edades más tempranas en machos, hecho que demuestra la mayor capacidad de las hembras para mantener la homeostasis.

Por último y en relación a los efectos de la desnutrición generacional sobre los huesos largos, sólo se registran los experimentos de Stewart et al. (1975), quienes informaron reducción de la longitud femoral del orden del 12% (machos) y 8% (hembras). Coincidentemente, nuestros resultados indicaron que la longitud femoral presentó retardo generacional, en ambos sexos, aunque con porcentajes promedio menores (2% a partir de los 70 días de edad). La longitud humeral, en cambio, no evidenció retardos.

Crecimiento Craneano

De acuerdo con la "Teoría Craneana Funcional" el cráneo es considerado un complejo constituido por distintos componentes funcionales, cada uno de ellos sosteniendo una función determinada (Moss y Young, 1960). Así, el cráneo de la rata puede estudiarse como una unidad que se diferencia -al igual que en el resto de los mamíferos- en dos componentes craneanos mayores: el neurocraneano (que da soporte y protección a la masa encefálica y se relaciona con la integración neural y la audición) y el esplacnocraneano o facial (vinculado con las funciones masticatorias, respiratorias y ópticas) (Pucciarelli, 1973).

Siguiendo este marco conceptual, se realizó un análisis del crecimiento neuro y esplacnocraneano a partir de la discretización de los componentes mayores (neural y facial) y menores (neurales: anterior, medio, posterior y ótico y faciales: masticatorio, respiratorio y alveolar). En cada nivel se relevó longitud, ancho y altura y se calcularon índices volumétricos (Cesani et al., 2003, 2006).

Los resultados indicaron que tanto el componente neural como el facial de machos y hembras de las generaciones subnutridas, tuvieron retardo del crecimiento respecto de la generación parental. Sin embargo y a pesar de que el neurocráneo tiende a presentar mayor estabilidad que el

Tabla 1. Pruebas de Comparaciones Múltiples entre las Generaciones Subnutridas (F1-F2)

	Edad (días)								
Variables	20	30	40	50	60	70	80	90	100
Machos									
Peso Corporal	1.41	-0.26	0.95	6.33	11.91**	13.28**	19.98**	24.5**	16.12**
Longitud Corporal	-2.20*	-2.57*	-0.83	-0.69	-0.16	1.04	3.32**	4.80**	4.46**
Índice de Masa Corporal	0.03**	0.01	0.01	0.03**	0.04**	0.03**	0.03**	0.03**	0.01
Hembras									
Peso Corporal	-1.91	-8.98*	-6.73	3.24	3.33	-0.47	8.18*	9.17*	11.59**
Longitud Corporal	-2.16	-6.63**	-5.31**	-2.48*	-2.10	-0.64	0.80	1.69	2.26*
Índice de Masa Corporal	-0.01	-0.03**	0.00	0.03**	0.03**	0.00	0.02*	0.02	0.02*

*p<0.05
**p<0.01

esplacnocráneo debido a su importancia funcional ("brain sparing effect"), el componente neural se vio más afectado. En machos, la reducción volumétrica final fue de 6.5% (F1) y 11.1% (F2), mientras que la facial de 3.7% (F1) y 5.8% (F2). Resultados similares fueron encontrados para hembras quienes presentaron reducción volumétrica neural de 9.1% (F1) y 12.3% (F2) y facial de 3.8% (F1) y 5.4% (F2). Cuando se analizaron los componentes menores se observó que el retardo de crecimiento no fue uniforme. Por ejemplo, machos y hembras de F1 mostraron mayor retardo en los subcomponentes neural anterior y ótico, en tanto que en F2 sólo en el neural anterior. El resto de los componentes presentaron modificaciones similares y de menor magnitud en ambas generaciones subnutridas.

Al igual que lo observado en el peso y la longitud corporal, la reducción volumétrica neural y facial también fue mayor en la segunda generación a partir de los 60-70 días de edad, en ambos sexos. No obstante, sólo el neural anterior, respiratorio, masticatorio y alveolar en machos y el neural medio y respiratorio en hembras presentaron retardo generacional (Figura 2). Estos patrones diferenciales de crecimiento -que se traducen

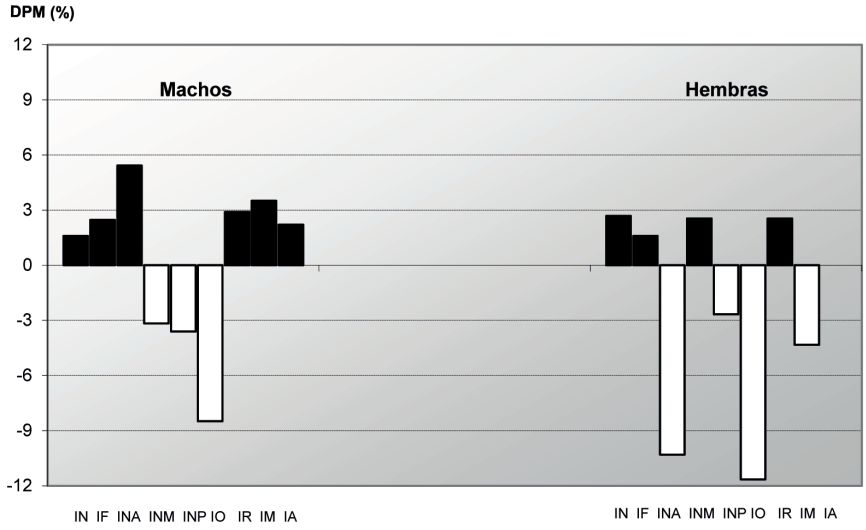

Figura 2. Retardo de crecimiento de los componentes craneanos mayores y menores. Las barras expresan diferencias porcentuales entre medias (DPM%) entre las generaciones F1 y F2. Las barras negras indican valores DPM positivos (F1>F2); las barras blancas indican valores DPM negativos (F1<F2). IN: Índice Neural, IF: Índice Facial, INA: Índice Neural Anterior, INM: Índice Neural Medio, INP: Índice Neural Posterior, IO: Índice Ótico, IR: Índice Respiratorio, IM: Índice Masticatorio, IA: Índice Alveolar.

en modificaciones generacionales de la forma craneana- dan soporte experimental al principio de la "interdependencia funcional" entre componentes (van der Klaauw, 1952) pudiendo interpretarse como una respuesta adaptativa específica a las demandas funcionales de las matrices asociadas (Cesani et al., 2006). En este sentido, existen trabajos experimentales de desnutrición generacional que informan sobre alteraciones funcionales de la capacidad visual y auditiva (Stewart et al., 1975; Galler, 1979) y del desarrollo neuronal y peso cerebral (Zamenhof et al., 1971).

Consideraciones Finales

El estrés nutricional crónico y generacional puede modular las trayectorias de crecimiento individual y poblacional, provocando retardos acumulativos. Estos resultados dan cuenta de la relevancia que los estudios generacionales tienen para la Antropología, al permitir analizar procesos adaptativos específicos y por ende evolutivos. Dado que estos procesos resultan muy complejos y que el estrés nutricional no puede discriminarse del resto de los factores que constituyen el entorno del hombre, los resultados experimentales -aunque no directamente extrapolables- permiten avanzar en el conocimiento de la tendencia secular.

Sin embargo, la forma en que estos cambios operan aún necesita explicarse. Investigaciones llevadas a cabo en animales experimentales y en poblaciones humanas, dan cuenta que, la nutrición materna previa a la concepción y durante la gestación, el ambiente intrauterino así como los factores nutricionales peri y postnatales, pueden inducir a cambios epigenéticos (Simopoulos, 2010; Waterland et al., 2010; Gluckman et al., 2011). Según Burdge et al. (2011), los cambios fenotípicos ocurridos en una generación pueden transmitirse a otras generaciones a través de una variedad de mecanismos, entre los que se incluyen la transmisión directa de los cambios epigenéticos o la inducción de las marcas epigenéticas "de novo" en cada generación. Es por ello que los avances que se están dando en el campo de la epigenética tal vez puedan ayudar a profundizar en el conocimiento del retardo de crecimiento por efecto de la subnutrición generacional.

Agradecimientos

Nuestro agradecimiento a todos los profesionales que formaron parte de los proyectos financiados por ANPCyT, CONICET y UNLP, a María Cristina Muñe, Adriana Di Maggio y Lucia Featherston (CONICET). Especialmente a Héctor Mario Pucciarelli quien nos enseñó a comprender y aplicar el método experimental en la Antropología Biológica.

Literatura Citada

Azcorra H, Varela-Silva MI, Rodríguez L, Bogin B, Dickinson F. 2013. Nutritional status of Maya children, their mothers, and their grandmothers residing in the City of Merida, Mexico: revisiting the leg-length hypothesis. Am J Hum Biol 25(5):659-665.

Azcorra H, Rodríguez L, Varela-Silva MI, Datta Banik S, Dickinson F. 2015. Intergenerational changes in knee height among Maya mothers and their adult daughters from Merida, Mexico. Am J Hum Biol 27(6):792-797.

Barker DJ. 2007. The origins of the developmental origins theory. J Intern Med 261(5):412-417.

Bogin B. 1999. Patterns of human growth. Cambridge: Cambridge University Press.

Bogin B. 2001. The growth of humanity. New York: Wiley-Liss.

Bogin B, Loucky J. 1997. Plasticity, political economy, and physical growth status of Guatemala Maya children living in the United States. Am J Phys Anthropol 102(1):17-32.

Burdge GC, Hoile SP, Uller T, Thomas NA, Gluckman PD, Hanson MA, Lillycrop KA. 2011. Progressive, transgenerational changes in offspring phenotype and epigenotype following nutritional transition. PLoS One 6(11):e28282. Doi:10.1371/journal.pone.0028282

Cesani MF. 2004. Influencia de la subnutrición proteico-calórica transgeneracional sobre el crecimiento de la descendencia en la rata (*Rattus norvegicus albinus* var. Wistar). Un estudio de antropología biológica experimental. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. Argentina.

Cesani MF, Orden B, Zucchi M, Muñe MC, Oyhenart EE, Pucciarelli HM. 2003. Effect of undernutrition on the cranial growth of the rat. An intergenerational study. Cells Tissues Organs 174:129-135.

Cesani MF, Orden AB, Oyhenart EE, Zucchi M, Muñe MC, Pucciarelli HM. 2006. Growth of functional cranial components in rats submitted to intergenerational undernutrition. J Anat 209(2):137-147.

Cesani MF, Oyhenart EE, Pucciarelli HM. 2014. Effect of intergenerational chronic undernutrition on ponderal, and linear growth. ISRN Nutrition. Article ID 453460.

Cowley JJ, Griesel RD. 1966. The effect on growth and behavior of rehabilitating first and second generation low protein rats. Anim Behav 14(4):506-517.

Devakumar D, Birch M, Osrin D, Sondorp E, Wells JCK. 2014. The intergenerational effects of war on the health of children. BMC Medicine 12:57.

Egal F. 2006. Nutrition in conflict situations. Br J Nutr 96(Suppl 1):S17-S19.

Emanuel I. 1986. Maternal health during childhood and later reproductive performance. Ann NY Acad Sci 477:27-39.

Galler JR. 1979. Home orientation in nursling rats: The effects of rehabilitation following intergenerational malnutrition. Dev Psychobiol 12(5):499-508.

Galler JR, Seelig C. 1981. Home-orienting behavior in rat pups: The effect of 2 and 3 generations of rehabilitation following intergenerational malnutrition. Dev Psychobiol 14(6):541-548.

García Baños LG. 2012. Factores de riesgo asociados al bajo peso al nacer. Revista Cubana Salud Pública 38(2):238-245.

Gluckman PD, Hanson MA, Low FM. 2011. The role of developmental plasticity and epigenetics in human health. Birth Defects Research Part C: Embryo Today: Reviews 93(1):12-18.

Gohlke B, Woelfle J. 2009. Growth and puberty in German children: Is there still a positive secular trend? Dtsch Arztebl Int 106(23):377-382.

Guimarey LM. 2004. Crecimiento y desarrollo físico. En: Morano E, Rentería Ms, Silber R, Spizzini FD, editores. Tratado de Pediatría. Buenos Aires: Editorial Atlante SRL. p 121-138.

Guimarey LM, Carnese FR, Pucciarelli HM. 1995. La influencia ambiental en el crecimiento humano. Ciencia Hoy 5(30):41-47.

Hauspie RC, Vercauteren M, Susanne C. 1997. Secular changes in growth and maturation: An update. Acta Paediatr 86(S423):20-27.

Hoet JJ, Reusens B, Dahri S, El-Hajjaji H, Remacle C. 1997. Protein malnutrition during pregnancy in the rat has an intergenerational effect on the endocrine pancreas. Proceedings of 16th Int Cong Nutrition, Montreal, Canada 11:4-70.

Kenney MA, Barton EB. 1975. Malnutrition and fetal development in two generations of rats. Nutr Report Int 11:243-250.

Komlos J, Küchenhoff H. 2012. The diminution of physical stature of the British male population in the 18th-century. Cliometrica 6(1):45-62.

Lasker GW. 1969. Human biological adaptability. Science 166:1480-1486.

Malina RM. 1990. Research on secular trends in auxology. Anthropol Anz 48:209-227.

Martínez Carrión JM. 2012. La talla de los europeos, 1700-2000: ciclos,

crecimiento y desigualdad. Investigaciones de Historia Económica 8:176-187.

Martorell R, Mendoza FS, Castillo RO. 1989. Genetic and environmental determinants of growth in Mexican-Americans. Pediatrics 84(5):864-871.

Meredith HV. 1976. Findings from Asia, Australia, Europe, and North America on secular change in mean height of children, youths, and young adults. Am J Phys Anthropol 44(2):315-325.

Moss ML, Young RW. 1960. A functional approach to craniology. Am J Phys Anthropol 18(4):281-292.

Ortale MS. 2003. Prácticas y representaciones sobre desnutrición infantil de causa primaria en familias pobres urbanas del Gran La Plata. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. Argentina.

Oyhenart EE, Cesani MF. 2016. El método experimental en Antropología Biológica. Historia y actualidad en argentina. Rev Arg Antrop Biol 18(1):1-9.

Peraza Roque GJ, Pérez Delgado SC, Figueroa Barreto ZA. 2001. Factores asociados al bajo peso al nacer. Rev Cubana Med Gen Integr 17(5):490-496.

Pessoa DC, Lago ES, Teodósio NR, Bion FM. 2000. Dietary proteins on reproductive performance in three consecutive generations of rats. Arch Latinoam Nutr 50(1):55-61.

Pucciarelli HM. 1973. Experimental technique for cranial deformation in growing rats. Acta Physiol Latinoamer 23:141-147.

Pucciarelli HM. 1974. El método experimental en Antropología Biológica. Etnía 19:1-7.

Pucciarelli HM. 1981. Growth of the functional components of the rat skull and its alteration by nutritional effects. A multivariate analysis. Am J Phys Anthropol 56:33-41.

Pucciarelli HM. 1989. Contribución al concepto de Antropología Biológica. Revista de Antropología 7:27-31.

Pucciarelli HM, Goya RG. 1983. Effects of post-weaning malnutrition on the weight of the head components in rats. Acta Anat 115(3):231-237.

Pucciarelli HM, Oyhenart EE. 1987. Influence of food restriction during gestation on craniofacial growth of the weanling rat. Acta Anat 129:182-187.

Pucciarelli HM, Orden AB, Cesani MF, Oyhenart EE, Muñe MC, Zucchi M. 2001. Relative food intake of rats submitted to a moderate transgenerational undernutrition. Growth Dev Aging 65:83-93.

Pucciarelli HM, Cesani MF, Orden AB, Oyhenart EE, Zucchi M, Muñe MC. 2006. Intergenerational effects on food intake of the rats. International Journal of Anthropology 21(1-4):167-177.

Resnick O, Morgane PJ. 1984. Generational effects of protein malnutrition in the rat. Brain Res 317(2):219-227.

Rosenbloom AL. 2007. Fisiología del crecimiento. Ann Nestlé 65:99-110.

Salas M, Torrero C. 1991. Nutrition and undernutrition in the valley of México: Possible transgenerational influences. Bol Estud Med Biol 39:29-32.

Salonen MK, Kajantie E, Osmond C, Forsén T, Ylihärsilä H, Paile-Hyvärinen M, Barker DJ, Eriksson JG. 2009. Role of childhood growth on the risk of metabolic syndrome in obese men and women. Diabetes & Metabolism 35(2):94-100.

Simopoulos AP. 2010. Nutrigenetics/Nutrigenomics. Annu Rev Public Health 31:53-68.

Stein Z, Susser M, Saenger G, Marolla F. 1975. Famine and human development: The Dutch hunger winter of 1944-1945. New York: Oxford University Press.

Stewart RJ, Preece RF, Sheppard HG. 1975. Twelve generations of marginal protein deficiency. Br J Nutr 33(2):233-253.

Tobias PV. 1985. History of physical anthropology in Southern Africa. Am J Phys Anthropol 28(Supplement S6):1-52.

van der Klaauw CJ. 1952. Size and position of the functional components of the skull. A contribution to the knowledge of the architecture of the skull, based on data in the literature. Arch Neerl Zool 9:1-556.

Varela-Silva MI, Azcorra H, Dickinson F, Bogin B, Frisancho AR. 2009. Influence of maternal stature, pregnancy age, and infant birth weight on growth during childhood in Yucatan, Mexico: A test of the intergenerational effects hypothesis. Am J Hum Biol 21(5):657-663.

Washburn SL, Detwiler SB. 1943. An experiment bearing on the problems of physical anthropology. Am J Phys Anthropol 1(2):171-190.

Waterland RA, Kellermayer R, Laritsky E, Rayco-Solon P, Harris RA, Travisano M, Zhang W, Torskaya MS, Zhang J, Shen L, Manary MJ, Prentice AM. 2010. Season of conception in rural Gambia affects DNA methylation at putative human metastable epialleles. PLoS Genet 6(12):e1001252. Doi:10.1371/journal.pgen.1001252

WHO. World Health Organization. 2011. Public health risk assessment and interventions. The horn of Africa: Drought and famine crisis. Switzerland: WHO/HSE/GAR/DCE/2011.3.

Zamenhof S, van Marthens E. 1978. The effects of chronic undernutrition over generations on rat development. J Nutr 108:1719-1723.

Zamenhof S, van Marthens E. 1982. Effects of prenatal and chronic undernutrition on aging and survival in rats. J Nutr 112:972-977.

Zamenhof S, van Marthens E, Grauel L. 1971. DNA (cell number) in neonatal brain: Second generation (F2) alteration by maternal (F0) dietary protein restriction. Science 172(3985):850-851.

CAPÍTULO 5

Diversificación Morfológica de los Primates Platirrinos: Una Aproximación Craneofuncional Comparativa

S. Ivan Perez[1*], Jimena Barbeito-Andrés[2], Joaquín del Río[1], María Cristina Muñe[2]

Evolutionary history of platyrrhines resulted in an outstanding morphological variation of their craniofacial structures. The early divergence of lineages and the occupation of varied niches are potential causes for this diversity. Our work aims to explore the patterns of morphological variation in the skull of platyrrhines of South America and to test the hypothesis that explains shape diversity as a function of size change. Here, skull lateral radiographs of 12 species of platyrrhines -each species represented a different genus- were analyzed using an approach that combines the craniofunctional theory and methodological tools from geometric morphometric. Results showed that morphological differentiation between genera can be only partially explained by their phylogenetic structure and there may be other ecological factors involved. Additionally, major cranial components presented a relatively independent variation between them, being the facial shape more influenced by the size than the neurocranium. In sum, craniofunctional theory and geometric morphometric gave some clues to formulate hypothesis about development and functional processes related to the origin and maintenance of macroevolutionary patterns of morphological diversity.

Los platirrinos o Monos del Nuevo Mundo son miembros del orden Primate y constituyen un ejemplo de una radiación evolutiva que generó gran diversidad morfológica en el clado (Rosenberger, 1984; Perez et al., 2011; Arístide et al., 2015). La historia evolutiva de los platirrinos está caracterizada por su aislamiento en Centro-Sudamérica y por

[1]División Antropología. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Laboratorio 135. Edificio Anexo del Museo. Universidad Nacional de La Plata. CONICET. La Plata. Argentina
[2]Instituto de Genética Veterinaria "Ing. Fernando Noel Dulout". FCV. Universidad Nacional de La Plata. CONICET. La Plata. Argentina
**Correspondencia: División Antropología. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Laboratorio 135. Edificio Anexo del Museo. Universidad Nacional de La Plata. Calle 122 y 60. 1900 La Plata. Argentina. ivanperezmorea@gmail.com*

la divergencia temprana de sus linajes principales que ocuparon nichos ecológicos específicos sin reemplazo en el tiempo por parte de otros grupos de primates (Delson y Rosenberger, 1984; Rosenberger et al., 2009; Arístide et al., 2015). Como resultado de esa divergencia evolutiva, el clado presenta un gran número de especies (ca. 125) con notable diversidad en aspectos como la dieta, estructura social, locomoción y morfología (Rylands et al., 2012; Fleagle, 2013). Muchas de estas características transforman a los platirrinos en un excelente grupo para comprender los procesos responsables de la diversidad morfológica observada en el orden Primate.

Los trabajos previos se han centrado en el estudio de la diversidad ecológica y las relaciones filogenéticas entre las especies actuales de platirrinos (e.g. Schneider et al., 2001; Norconk et al., 2009; Wildman et al., 2009). Por su parte, los escasos trabajos morfométricos existentes sugieren principalmente que la variación morfológica entre los platirrinos está asociada con cambios en la dieta, relacionados con factores selectivos (e.g. Marroig y Cheverud, 2001, 2005). En particular, estos últimos señalaron que los cambios en tamaño corporal entre especies fueron dirigidos por selección y que la morfología craneofacial evolucionó como una respuesta alométrica. En esta misma línea, varios autores han coincidido en señalar que la diversificación en el tamaño corporal entre especies fue la principal característica de la evolución de los platirrinos (Hershkovitz, 1977; Rosenberger, 1992).

Una Alternativa Craneofuncional al Estudio de la Evolución de los Platirrinos

Los planteos presentados previamente que sostienen una relación directa entre selección y cambio en tamaño asumen una respuesta más o menos homogénea del cráneo. Sin embargo, este esquema podría ser complejizado considerando las diferencias entre regiones craneofaciales cuyos patrones de crecimiento y desarrollo, sus mecanismos de osificación y sus funciones -entre otras características- difieren notablemente (Hallgrímsson y Lieberman, 2008; Lieberman, 2011). Como principal antecedente de un marco teórico metodológico que considera estos aspectos en el estudio de la diversificación craneofacial de los platirrinos se encuentran los aportes de Pucciarelli y colaboradores desarrollados a partir de la década de los 90s (Pucciarelli et al., 1990; Pucciarelli y Neves, 1992; Dressino y Pucciarelli, 1996). La perspectiva empleada por estos autores se basó en la teoría craneofuncional, según la cual el cráneo está formado por

un conjunto de componentes cada uno de los cuales incluye una matriz funcional con sus respectivos tejidos y órganos blandos -involucrados en una o en un grupo de funciones particulares- y una unidad esqueletaria. En este sentido, la variación relativamente independiente de cada una de las unidades esqueletarias podría ser interpretada a partir de su función y desarrollo, en los cuales las interacciones locales con la matriz funcional juegan un rol importante (Moss e Young, 1960; Pucciarelli et al., 2006; Pucciarelli, 2008).

Las investigaciones de Pucciarelli mostraron que la teoría craneofuncional constituye una aproximación promisoria para relevar variables biológicamente significativas en el cráneo y para interpretar los cambios en tamaño y forma en platirrinos (Pucciarelli et al., 1990, 2000; Dressino y Pucciarelli, 1996). Dos aspectos de estos planteos tienen implicancias fundamentales en estudios evolutivos. Por un lado, que la variación craneofacial observada es interpretada teniendo en cuenta los patrones de crecimiento diferenciales de los componentes. Pero además, la discretización de estructuras óseas cuya funcionalidad es relativamente independiente permite un acercamiento indirecto a las respuestas de los tejidos blandos asociados aun cuando éstos no se encuentran presentes (Pucciarelli et al., 1990; Pucciarelli, 2008).

El objetivo de este capítulo es explorar la variación morfológica del cráneo de los platirrinos de Sudamérica y su relación con los cambios en tamaño. En particular se analiza la variación morfométrica en 12 géneros del parvorden Platirrhyni empleando una aproximación comparativa craneofuncional e imágenes radiográficas en norma lateral. El uso de imágenes radiográficas permite la descripción y análisis de rasgos tanto de la superficie externa como interna, los cuales no son accesibles en los casos en que el relevamiento de datos se hace directamente sobre el material óseo. Los análisis son efectuados empleando técnicas de la morfometría geométrica en dos dimensiones para describir la forma de dos componentes funcionales mayores del cráneo (el esqueleto facial y el neurocráneo) y métodos estadísticos multivariados para explorar las diferencias entre especies. A lo largo del capítulo, pondremos a prueba la hipótesis que indica que la variación en forma de estructuras externas e internas del cráneo de los platirrinos se asocia a la variación en tamaño entre los mismos.

Análisis Morfométrico de las Estructuras Externas e Internas del Cráneo

Se analizaron radiografías en norma lateral de 118 cráneos de especímenes de 12 especies de platirrinos: *Cacajao calvus*, *Callicebus moloch*, *Chi-*

ropotes satanas (Familia Pitheciidae), *Alouatta siniculus*, *Ateles paniscus*, *Lagothrix lagothricha* (Familia Atelidae), *Aotus infulatus* (Subfamilia Aotinae), *Cebus apella*, *Saimiri sciurus* (Subfamilia Cebinae), *Callithrix argentata*, *Cebuella pygmae* y *Saguinus midas* (Subfamilia Callitrichinae). Todos los especímenes analizados son adultos y de sexo masculino. Las muestras utilizadas provienen del Museu Paraense Emilio Goeldi (Belém, Pará, Brasil).

Sobre las radiografías de los cráneos en norma lateral se registraron coordenadas cartesianas de 15 *landmarks* y 41 *semilandmarks* (Figura 1). Los puntos fueron definidos con base en la teoría craneofuncional, con el fin de describir los componentes mayores neurocraneal y facial cuyas funciones y desarrollo se asumen relativamente independientes y que, por lo tanto, se considera que pueden medirse separadamente (Pucciarelli, 2008; Pucciarelli et al., 2010). Las coordenadas de los *landmarks* y *semiland-*

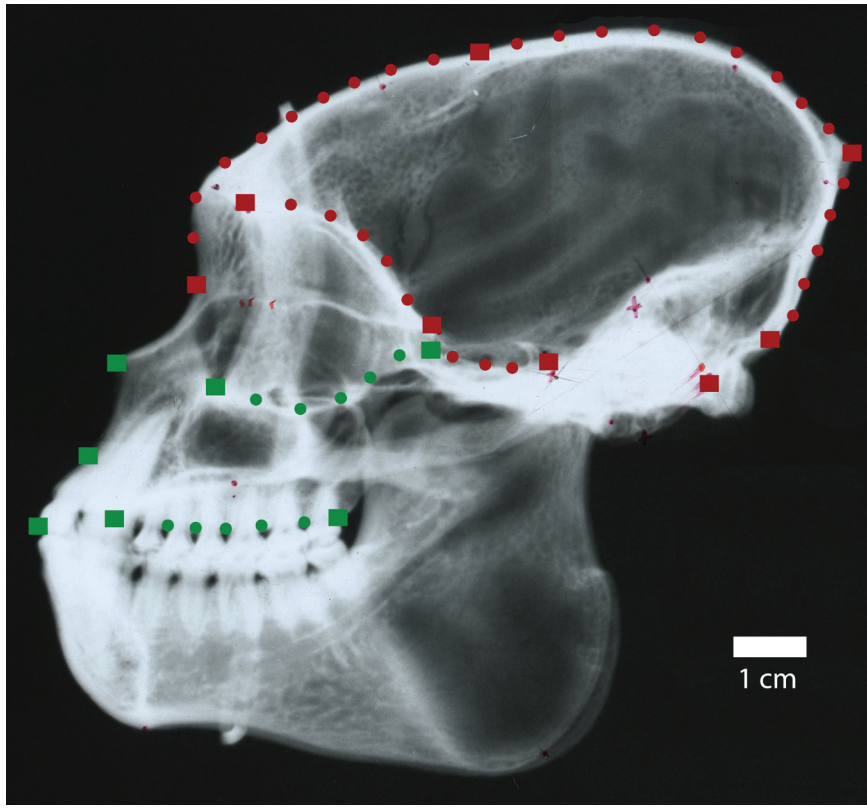

Figura 1. Localización de los *landmarks* (cuadrados) y *semilandmarks* (círculos) registrados sobre las radiografías. Neurocráneo (rojo), esqueleto facial (verde).

marks fueron registradas por uno de los autores de este estudio (JdR) empleando el programa tpsDig 2.22 (Rohlf, 2015).

Las coordenadas cartesianas de los *landmarks* y *semilandmarks* fueron superpuestas empleando el método de Superposición Procrustes Generalizado (Rohlf, 1990; Mitteroecker y Gunz, 2009). Esto permite eliminar del conjunto de datos las diferencias originales en la posición, orientación y escala de las estructuras comparadas. Los *semilandmarks* fueron analizados directamente como puntos igualmente espaciados y deslizados a lo largo de los contornos por medio del criterio de *Bending Energy* (Gunz y Mitteroecker, 2013). Las coordenadas obtenidas después de la superposición Procrustes son llamadas coordenadas de forma. El tamaño de cada espécimen fue estimado a partir del logaritmo natural del tamaño centroide (Log TC; la raíz cuadrada de la suma de las distancias cuadradas desde cada coordenada de *landmarks* y *semilandmarks* al centroide de la configuración de puntos; Mitteroecker y Gunz, 2009).

La variación morfométrica fue explorada mediante Análisis de Componentes Principales entre Grupos (CP), basados en una matriz de covarianza de las coordenadas de forma de las formas medias por especies (Mitteroecker y Bookstein, 2011). Estos análisis permiten describir las tendencias principales de variación en la forma del cráneo entre las especies, donde los primeros componentes principales describen los ejes de mayor variación entre especies. La asociación entre la variación en la forma y tamaño del cráneo se exploró mediante una regresión multivariada, con las coordenadas de forma como variables dependientes y el Log TC como variable independiente. Para tomar en cuenta la falta de independencia entre las especies estudiadas debido a la historia evolutiva compartida (Rohlf, 2001), se ajustó un modelo de regresión filogenética empleando un árbol filogenético de los platirrinos (Perez et al., 2011, 2012). Los análisis morfométricos y estadísticos fueron efectuados utilizando el programa tpsRelw 1.63 (Rohlf, 2015) y MorphoJ 1.06d (Klingenberg, 2011).

Origen de la Diversidad Craneofacial en los Platirrinos

En la Figura 2 se muestra el Análisis de Componentes Principales entre grupos de las variables de forma -con los *semilandmarks* igualmente espaciados- del cráneo en norma lateral, considerando todos los especímenes (panel superior) y los consensos de cada género (panel inferior). El primer CP explica una parte considerable de la variación entre las especies, ca. 55%, mientras que el CP 2 explica alrededor del 20% de la variación total en forma. Se puede observar

una clara separación entre los individuos del género *Alouatta* y el resto de los géneros a lo largo del CP 1, principalmente relacionada con un aumento relativo del esqueleto facial, una proyección del mismo hacia adelante y una disminución relativa en el tamaño neurocraneal en *Alouatta*. Es de destacar también el cambio observado a lo largo

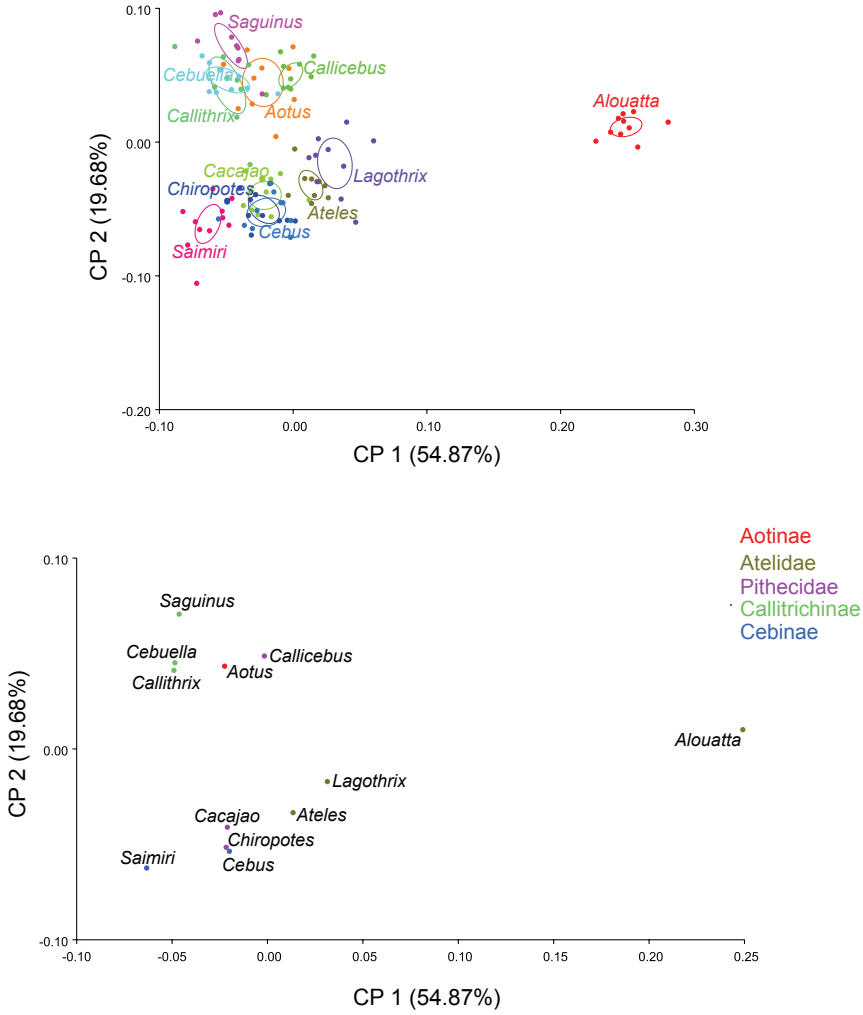

Figura 2. Ordenamiento de los especímenes (panel superior) y los consensos (panel inferior) a lo largo de los dos primeros componentes principales que explican variación en la forma craneofacial entre géneros.

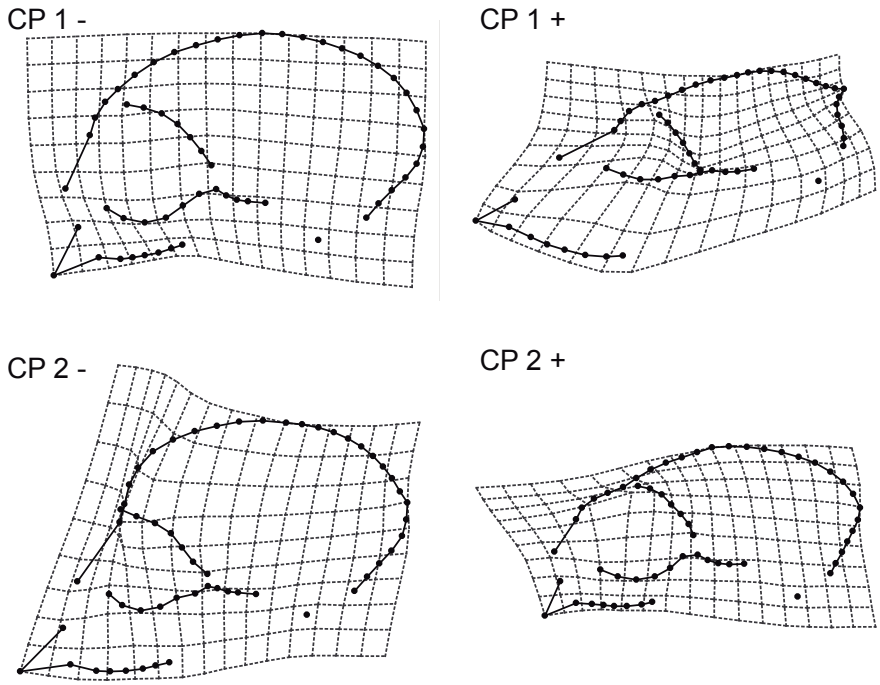

Figura 3. Cambios en forma asociados a los dos primeros componentes principales. Se muestran las configuraciones correspondientes a los extremos de la distribución mediante grillas de deformación.

del primer CP en el tamaño relativo de las órbitas, que están menos desarrolladas en *Allouatta* que en el resto de los géneros (Figura 3). El CP 2 separa claramente los géneros de la subfamilia Callitrichinae más *Aotus* y *Callicebus* de aquellos de la subfamilia Cebinae y los géneros restantes de las familias Pitheciidae y Atelidae (Figura 2). La diferenciación morfométrica entre estos dos grupos de géneros se relaciona principalmente con cambios en la configuración y tamaño relativo del neurocráneo, siendo más desarrollado en Cebinae y los géneros *Ateles*, *Lagothrix*, *Cacajao* y *Chiropotes* y en menor medida con el desarrollo del maxilar (Figura 3). Cuando los análisis fueron repetidos corriendo los *semilandmarks* a lo largo de sus respectivos contornos con el criterio de *Bending Energy*, se obtuvieron resultados similares a los presentados en la Figura 2.

Es de destacar que en general la distribución de los géneros en el morfoespacio de los dos primeros CPs sigue una fuerte estructura filoge-

nética, concordante con estudios moleculares recientes (Wildman et al., 2009; Perez et al., 2012). Sin embargo, algunas similitudes entre géneros observadas en el morfoespacio no coinciden con las establecidas en los estudios filogenéticos moleculares. La primera de ellas es la relativa superposición en el espacio de forma de los géneros *Aotus* y *Callicebus* (Figura 2) alejados de Cebidae y Pitheciidae, respectivamente. Trabajos previos han puntualizado la similitud morfológica global de estos dos géneros y la incongruencia de los resultados morfológicos con los obtenidos con datos moleculares (Rosenberger y Tejedor, 2013). Si aceptamos la veracidad de las estimaciones filogenéticas moleculares, las dos alternativas más plausibles para la similitud en la forma del cráneo de estos dos géneros son la existencia de convergencias ecológicas o la retención de caracteres ancestrales. Sin embargo, algunas investigaciones sugieren que las estimaciones moleculares de las relaciones filogenéticas de *Aotus* deberían ser revisadas (Rosenberger y Tejedor, 2013; Perez y Rosenberger, 2014).

A su vez puede remarcarse la cercanía en el espacio de forma de los géneros *Saimiri*, *Cebus*, *Cacajao*, *Chiropotes*, *Lagothrix* y *Ateles* (Figura 2). Estos géneros claramente convergen en el espacio de forma debido al tamaño relativo del neurocráneo. Varios estudios han sugerido que esta convergencia podría estar relacionada con cambios en la dieta durante la evolución de estos géneros, sin embargo esta hipótesis no ha sido apoyada por las publicaciones más recientes (Hartwig et al., 2011; Allen y Kay, 2012). En cambio, se ha señalado que la forma y el tamaño relativo del cerebro podrían estar relacionados con factores ecológicos asociados con el tamaño del grupo social (Arístide et al., 2016). Estos resultados sugieren que la función ecológica y la evolución del cerebro en los platirrinos tuvo una influencia marcada sobre la diversificación en la forma del esqueleto craneofacial, como es predicho por la teoría craneofuncional (Moss e Young, 1960).

El análisis de regresión mostró un ajuste moderado de 32% entre la variación en forma y el tamaño, medido como el Log TC de cráneo (Figura 4).

Los cambios en forma asociados con el cambio en tamaño se observan principalmente en el esqueleto facial (Figura 5) y son similares a los descriptos por el primer componente principal (Figura 3). Cuando se ajustó el modelo de regresión filogenética, la variación explicada por el tamaño bajó a valores cercanos a cero. Es importante destacar que el valor de ajuste del modelo de regresión es mayor cuando se prueba la asociación únicamente entre el tamaño y forma del esqueleto facial (48%) que cuando se la mide para el neu-

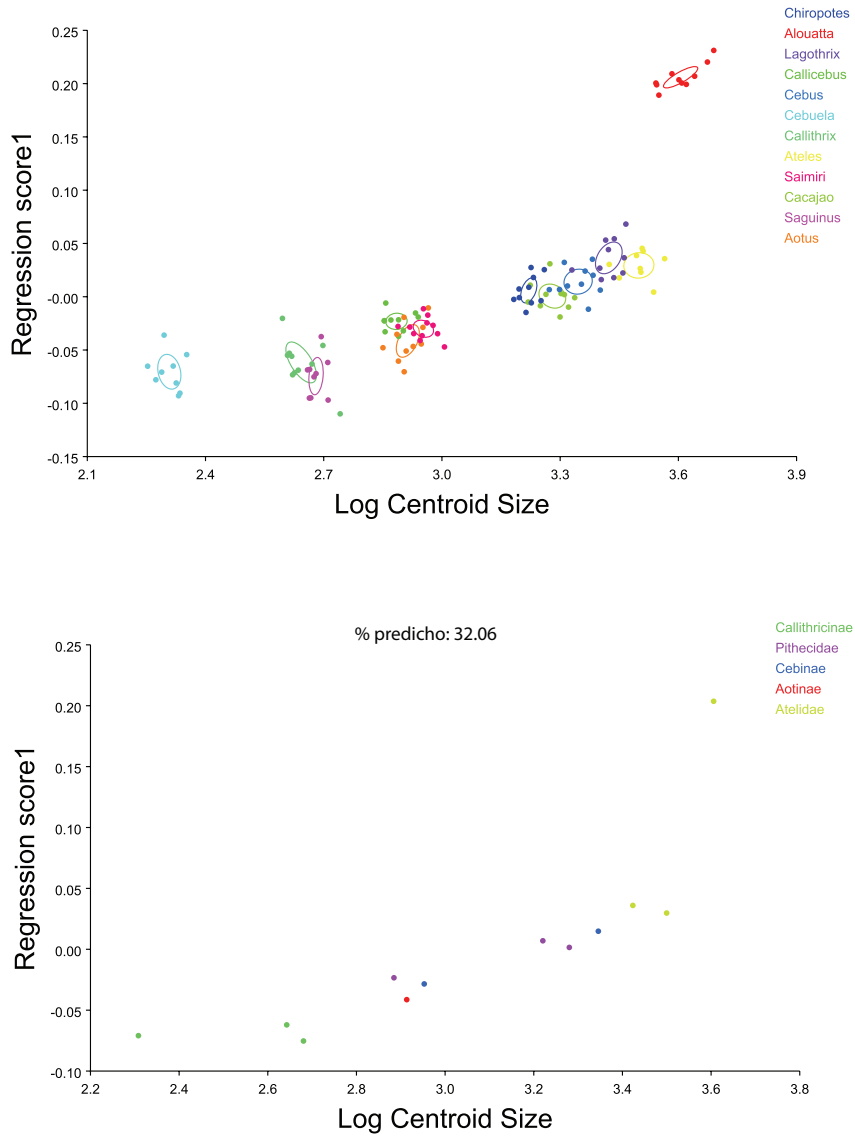

Figura 4. Análisis de regresión entre el tamaño (Log TC) y las variables de forma.

rocráneo (23.6%). Estos resultados sugieren que la hipótesis que relaciona la variación en el esqueleto craneofacial de los platirrinos con los cambios en tamaño que sufrió el clado durante su evolución (Marroig y Cheverud, 2001, 2005) puede ser sustentada por los datos morfométricos solamente para el esqueleto facial.

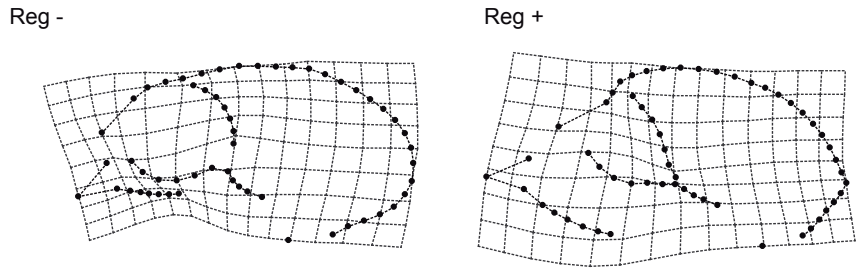

Figura 5. Cambios en forma resultantes del análisis de regresión. Se muestran las configuraciones correspondientes a los extremos de la distribución mediante grillas de deformación.

Conclusiones

Aquí abordamos la primera exploración sistemática de los cambios en forma en estructuras internas y externas del cráneo de diferentes géneros de primates platirrinos empleando una aproximación craneofuncional y técnicas de la morfometría geométrica. La variación relativamente independiente entre el neurocráneo y las estructuras faciales observada en nuestros análisis sugieren que las diferencias de estos componentes craneanos respecto a su desarrollo y función tienen un correlato a escala macroevolutiva. En este sentido, los cambios en el neurocráneo probablemente deban interpretarse en términos de otros factores ecológicos que afectaron el cerebro (Allen y Kay, 2012; Arístide et al., 2016), el órgano con mayor poder de inducción sobre esta unidad esqueletaria.

La utilización de una aproximación craneofuncional para el registro y análisis de los patrones de variación en forma, como fue sugerido hace más de dos décadas por Pucciarelli (Pucciarelli y Neves, 1992), permite el desarrollo de hipótesis acerca de procesos del desarrollo y funciones asociados con el origen y mantenimiento de la variación observable a escala macroevolutiva entre las especies del clado platirrino. Sin embargo, los factores ecológicos responsables del surgimiento de esta variación no son totalmente comprendidos. Futuros estudios son necesarios para entender la interacción de los factores ecológicos con el desarrollo y función de los órganos y tejidos que los mismos afectaron durante la evolución de los platirrinos.

Agradecimientos

Los autores desean agradecer a Héctor Mario Pucciarelli y a Walter Alves Neves por permitir el acceso a las radiografías estudiadas en este

trabajo. También queremos agradecer a los editores de este libro por la invitación a participar en el mismo. Este trabajo fue realizado en el marco de los proyectos PIP 112-200901-00132 (2014-2016), PICT-2014-1810 (2015-2018) y PI-UNLP N787 (2015-2018).

Literatura Citada

Allen KL, Kay RF. 2012. Dietary quality and encephalization in platyrrhine primates. Proc Biol Sci 279(1729):715-721.

Arístide L, Rosenberger AL, Tejedor MF, Perez SI. 2015. Modeling lineage and phenotypic diversification in the New World monkey (Platyrrhini, Primates) radiation. Mol Phylogenet Evol 82:375-385.

Arístide L, dos Reis SF, Machado AC, Lima I, Lopes RT, Perez SI. 2016. Brain shape convergence in the adaptive radiation of New World monkeys. Proc Natl Acad Sci USA. 113:2158-2163.

Delson E, Rosenberger AL. 1984. Are there any anthropoid primate "living fossils"? En: Eldredge N, Stanley S, editores. Casebook on living fossils. New York: Fischer Publishers. p 50-61.

Dressino V, Pucciarelli HM. 1996. Efecto nutricional sobre el crecimiento craniofacial de Saimiri sciureus (Cebidae). Un estudio experimental. Rev Arg Antrop Biol 1:98-112.

Fleagle JG. 2013. Primate adaptation and evolution. New York: Academic Press.

Gunz P, Mitteroecker P. 2013. Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. Hystrix 24(1):103-109.

Hallgrímsson B, Lieberman DE. 2008. Mouse models and the evolutionary developmental biology of the skull. Integrative and Comparative Biology 48(3):373-384.

Hartwig W, Rosenberger AL, Norconk MA, Owl MY. 2011. Relative brain size, gut size, and evolution in New World monkeys. Anat Rec 294(2):2207-2221.

Hershkovitz P. 1977. Living new world monkeys (Platyrrhini). Vol. 1. Chicago: University of Chicago Press.

Klingenberg CP. 2011. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. Mol Ecol Resour 11(2):353-357.

Lieberman DE. 2011. Epigenetic integration, complexity, and evolvability of the head: rethinking the functional matrix hypothesis. En: Hallgrímsson B, Hall BK, editores. Epigenetics: Linking genotype and phenotype in development and evolution. California: University of California Press. p 271-289.

Marroig G, Cheverud JM. 2001. A comparison of phenotypic variation and

covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of new world monkeys. Evolution 55(12):2576-2600.

Marroig G, Cheverud JM. 2005. Size as a line of least evolutionary resistance: Diet and adaptive morphological radiation in New World monkeys. Evolution 59(5):1128-1142.

Mitteroecker P, Gunz P. 2009. Advances in geometric morphometrics. Evol Biol 36(2):235-247.

Mitteroecker P, Bookstein F. 2011. Linear discrimination, ordination, and the visualization of selection gradients in modern morphometrics. Evol Biol 38:100-114.

Moss ML, Young RW. 1960. A functional approach to craniology. Am J Phys Anthropol 18(4):281-292.

Norconk MA, Wright BW, Conklin-Brittain NL, Vinyard CJ. 2009. Mechanical and nutritional properties of food as factors in Platyrrhine dietary adaptations. En: Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW, Strier KB, editores. South American primates, developments in primatology: progress and prospects. New York: Springer-Verlag. p 279-319.

Perez SI, Klaczko J, Rocatti G, dos Reis SF. 2011. Patterns of cranial shape diversification during the phylogenetic branching process of New World monkeys (Primates: Platyrrhini). J Evol Biol 24(8):1826-1835.

Perez SI, Klaczko J, dos Reis SF. 2012. Species tree estimation for a deep phylogenetic divergence in the New World monkeys (Primates: Platyrrhini). Mol Phylogenet Evol 65(2):621-630.

Perez SI, Rosenberger AL. 2014. The phylogeny of Platyrrhines: A quantitative appraisal of topological hypotheses. J Hum Evol 76:177-187.

Pucciarelli HM. 2008. Evolución y diversificación biológica humana desde la perspectiva craneofuncional. México: Universidad Autónoma de México, Instituto de Investigaciones Antropológicas, ENAH.

Pucciarelli HM, Dressino V, Niveiro MH. 1990. Changes in skull components of the squirrel monkey evoked by growth and nutrition: An experimental study. Am J Phys Anthropol 81:535-543.

Pucciarelli HM, Neves WA. 1992. Reliability of intrafunctional indices for correcting size in cranial comparisons of New World primates. Ciência e Cultura 41:29-34.

Pucciarelli HM, Muñe MC, Oyhenart EE, Orden AB, Villanueva ME, Rodríguez RR, Pons ER. 2000. Growth of skeletal components in the young squirrel monkey (Saimiri sciureus boliviensis). A longitudinal experiment. Am J Phys Anthropol 112:57-68.

Pucciarelli HM, Ramirez Rozzi FV, Muñe MC, Sardi ML. 2006. Variation of functional cranial components in six Anthropoidea species. Zoology 109:231-243.

Pucciarelli HM, Perez SI, Politis GG. 2010. Early Holocene human remains from the Argentinean Pampas: Additional evidence for distinctive cranial morphology of early South Americans. Am J Phys Anthropol 143:298-305.

Rohlf FJ. 1990. Rotational fit (Procrustes) methods. En: Rohlf FJ, Bookstein FL, editores. Proceedings Michigan morphometrics Workshop. Special publication n° 2. Museum of Zoology. Michigan: University of Michigan. p 227-236.

Rohlf FJ. 2001. Comparative methods for the analysis of continuous variables: geometric interpretations. Evolution 55:2143-2160.

Rohlf FJ. 2015. The tps series of software. Hystrix 26:9-12.

Rosenberger AL. 1984. Fossil New World Monkeys dispute the molecular clock. J Hum Evol 13:737-742.

Rosenberger AL. 1992. Evolution of feeding niches in New World monkeys. Am J Phys Anthropol 88:525-562.

Rosenberger AL, Tejedor MF, Cooke SB, Pekar S. 2009. Platyrrhine ecophylogenetics in space and time. En: Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW, Strier KB, editores. South American primates. New York: Springer. p 69-113.

Rosenberger AL, Tejedor MF. 2013. The misbegotten: Long lineages, long branches, and the interrelationships of Aotus, Callicebus, and the saki-uakaris. En: Barnett AL, Veiga S, Ferrari S, Norconk MN, editores. Evolutionary biology and conservation of Titis, Sakis and Uacaris. Cambridge: Cambridge University Press. p 13-22.

Rylands AB, Mittermeier RA, Silva JS. 2012. Neotropical primates: Taxonomy and recently described species and subspecies. Int Zool Yrbk 46:11-24.

Schneider H, Canavez FC, Sampaio I, Moreira MAM, Tagliaro CH, Seuánez HN. 2001. Can molecular data place each neotropical monkey in its own branch? Chromosoma 109:515-523.

Wildman DE, Jameson NM, Opazo JC, Yi SV. 2009. A fully resolved genus level phylogeny of neotropical primates (Platyrrhini). Mol Phylogenet Evol 53:695-702.

CAPÍTULO 6

Héctor Pucciarelli y la Diversidad Morfológica de los Grupos Humanos Tempranos en el Continente Americano

Mark Hubbe[1,2*], Walter Neves[3], André Strauss[4,5], Danilo Bernardo[6]

At the end of the 1980s, Héctor Pucciarelli and Walter Neves published the first studies analyzing the morphological affinities of early American skulls through modern multivariate statistics. Their results corroborated observations made in the previous centuries that the early inhabitants of the continent presented a distinct morphology from the one that characterizes most of the modern Native Americans and groups from East Asia. Based on this, they proposed a model that considered two dispersion waves into the continent: the earliest one would have brought the Paleoamerican morphology, which characterizes the early groups; while the second one brought into the continent the morphology that characterizes most of late native Americans, replacing the early morphology in most regions on the continent. Significant advances in different fields, especially in morphometrics and genetics, complemented by the excavation of new early skeletons in the continent, resulted in hundreds of studies that directly or indirectly discussed, challenged, and refined the dual model in the last couple of decades. These studies have shown above all else that the process of human dispersion into the continent was complex and hard to be reconstructed. Here, we present a short revision of the long trajectory of studies dedicated to the study of the human occupation of the New World, with the goal of demonstrating the profound impact that Hector Pucciarelli's work had and still has in the debates about the origins of the first Americans.

[1]*Department of Anthropology. The Ohio State University. Columbus, OH. EE.UU.*
[2]*Instituto de Arqueología y Antropología. Universidad Católica del Norte. San Pedro de Atacama. Chile*
[3]*Laboratório de Estudos Evolutivos e Ecológicos Humanos. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo. São Paulo. Brasil*
[4]*Paleoanthropology Senckenberg Centre for Human Evolution and Palaeoenvironment. Eberhard Karls Universität Tübingen. Tübingen. Alemania*
[5]*Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology. Leipzig. Alemania*
[6]*Laboratório de Estudos em Antropologia Biológica, Bioarqueologia e Evolução Humana. Universidade Federal de Rio Grande. Rio Grande. Brasil*
Correspondencia: Department of Anthropology. The Ohio State University. 147 W 18th Avenue. Columbus, OH 43210. EE.UU. hubbe1@osu.edu

La cronología y el modo de ocupación del continente americano por grupos humanos al final del Pleistoceno fueron y siguen siendo tema de intenso debate entre los diversos investigadores que se han dedicado al tema. Sólo en la última década, más de un centenar de trabajos dedicados a explorar los orígenes de los grupos americanos fueron publicados, sin que se hayan establecido aún visiones consensuales sobre los procesos asociados a la dispersión humana dentro de nuestro continente. Las cuestiones más elementales sobre el poblamiento de América — "¿Quiénes fueron los primeros Americanos?"; "¿Cuándo llegaron aquí?" y "¿Qué rutas tomaron para ocupar el continente?" —, siguen sin respuestas satisfactorias, aún después de siglos de investigación sobre el tema. Lo que esa falta de consenso en la literatura realmente indica, es que el proceso de ocupación humana de las Américas, desde el final del Pleistoceno hasta los días actuales, fue extremamente más complejo de lo que se ha asumido por los distintos grupos de investigación dedicados al tema. Sin embargo, discusiones sobre el poblamiento de América son en su mayoría simplistas y en algunos casos dogmáticas[1], muchas veces simplificando o ignorando la variación biológica y cultural observada en el continente, para seguir defendiendo dichos modelos.

En ese contexto, es de especial importancia el rol que diversos investigadores sudamericanos tuvieron a lo largo de la historia de pesquisa del continente en demostrar aspectos de la diversidad biológica y cultural del pasado que no encajan fácilmente en los modelos simplistas de poblamiento del continente. El conjunto de evidencias que se describieron en Sudamérica en los últimos siglos de investigación, han servido para cuestionar nuestras interpretaciones sobre los procesos que llevaron a la ocupación del continente, al mostrar que existió en el pasado mucha más diversidad biológica y cultural y más profundidad temporal de lo que se ha aceptado. El listado de nombres en esa categoría es extenso e incluye famosos naturalistas y antropólogos como Peter Lund, Paul Rivet y José Imbelloni. Nuestro objetivo en este capítulo es mostrar cómo Héctor Pucciarelli merece su nombre entre el ilustre conjunto de grandes pensadores que empujaron nuestra comprensión sobre el pasado americano por mostrar que la diversidad biológica humana en el continente a lo largo del Holoceno fue mayor de la que se observa entre grupos nativos americanos en el presente. Este capítulo por lo tanto, presenta una sucinta revisión sobre los estudios acerca de la diversidad morfológica craneana de grupos americanos tempranos, sus implicaciones para las discusiones actuales res-

[1]Ver como ejemplo el impacto que el modelo de primacía Clovis (*Clovis-first*) tuvo en la comunidad arqueológica norteamericana y cómo su defensa retardó por años la aceptación de evidencias arqueológicas más tempranas que 11.5 mil años AP en el continente.

pecto del poblamiento del continente americano y el rol que el trabajo de Pucciarelli tuvo y sigue teniendo en este tópico.

La Diversidad Morfológica Craneana de los Grupos Tempranos de América

En los finales de la década de los 1980 y comienzo de la década de 1990, Neves y Pucciarelli (1989, 1990, 1991) publicaron una serie de trabajos explorando las afinidades morfológicas de los cráneos del Pleistoceno Tardío/Holoceno Temprano excavados en distintos abrigos rocosos y cuevas de Lagoa Santa, Brasil y de la Sabana de Bogotá, Colombia. Los análisis de Neves y Pucciarelli sugirieron que esos individuos tempranos no comparten el mismo patrón morfológico que los grupos nativos americanos incluidos en sus muestras comparativas. Sus análisis mostraron que los individuos de Lagoa Santa presentan mayores afinidades morfológicas con series australomelanésicas y africanas que con grupos americanos o del este de Asia.

Sin embargo, este resultado no fue novedoso, ya que dichas diferencias temporales ya habían sido descritas desde mediados del siglo XIX. Peter Lund, el primer investigador en describir con detalle los cráneos humanos de Lagoa Santa, ya había llamado la atención sobre la morfología peculiar de los antiguos habitantes de la región (Lund, 1842, 1844). En acuerdo con la terminología de la época los cráneos de Lagoa Santa fueron descritos como pertenecientes a una raza humana más primitiva que la americana despertando el interés de la comunidad científica internacional, que se dividió entre aquellos que estaban de acuerdo con la interpretación de Lund (p.ej., Lacerda y Peixoto, 1876; Quatrefages, 1887; Reinhardt, 1888) y aquellos que interpretaron la morfología craneana de Lagoa Santa como parte de la variación que aún se observaba en el continente (p.ej., Blake, 1864; Lütken, 1883; Ten Kate, 1885; Hansen, 1888). En esa discusión inicial, el mayor punto de debate fue la idea que los cráneos encontrados por Lund eran de gran antigüedad, debido a su asociación con restos de megafauna extinta. En su contexto histórico, es fácil entender la razón de ese debate, toda vez que los hallazgos de Lund fueron publicados casi dos décadas antes de la publicación del *Origen de las Especies* (Darwin, 1859) en un momento en que la idea de una gran edad para la especie humana era intensamente debatida. Aunque la morfología craneana haya sido utilizada inicialmente para respaldar la idea de una mayor antigüedad para esos grupos, algunos autores, en especial Imbelloni (1938) la utilizan posteriormente para identificar razas americanas y clasificar otros grupos de Sudamérica de acuerdo con ellas.

El foco en el contexto cronológico de los grupos tempranos del continente perdió fuerza en la primera mitad del siglo 20, cuando se estableció

que la presencia humana en el planeta era mucho más antigua de lo que se había considerado hasta entonces. Asociado a eso, los trabajos de revisión de Hrdlička (1912) acerca de las evidencias tempranas en Sudamérica ofrecieron a la comunidad norteamericana un fuerte argumento de qué toda la diversidad morfológica en el continente americano encaja bien dentro del concepto de un Homótipo Americano, derivado de una sola ola de migración desde el noreste asiático. Como resultado de esas primeras décadas de discusión, el material temprano de Sudamérica, especialmente los restos óseos de Lagoa Santa, dejaron de recibir atención por la comunidad académica internacional. Ni siquiera las distintas expediciones arqueológicas que siguieron a los trabajos en Lagoa Santa por la mayor parte del siglo 20 (Da-Gloria et al., 2016) fueron capaces de mantener la atención internacional en esa colección[2].

Fueron los trabajos de Neves y Pucciarelli (1989, 1990, 1991) los que trajeron el material temprano de Sudamérica de vuelta a una arena de importancia internacional. Neves y Pucciarelli fueron los primeros en estudiar los cráneos de Lagoa Santa utilizando estadísticas multivariadas modernas, para explorar las relaciones de afinidades biológicas entre los cráneos tempranos y colecciones de referencia representativas de la diversidad morfológica craneana mundial (Figura 1). El conjunto de sus trabajos iniciales volvió a destacar las diferencias morfológicas de grupos nativos americanos a lo largo del Holoceno, separando la discusión de las características biológicas de esos grupos de la antigüedad de los primeros americanos. En otras palabras, la discusión sobre la morfología craneana de los primeros grupos dejó de ser utilizada para defender la presencia de grupos primitivos (y por lo tanto antiguos) en el continente, para ser vista como parte de la diversidad morfológica humana, lo que permitió la reconstrucción de las relaciones filogenéticas de los grupos tempranos del continente en relación al resto del planeta. Esta nueva mirada sobre los cráneos tempranos de Sudamérica ha sido, en último término, lo que estableció muchas de las discusiones sobre el origen biológico de los primeros habitantes de América en las últimas dos décadas.

Modelos de Dispersión Humana hacia las Américas

En pocas palabras, los trabajos iniciales de Neves y Pucciarelli demostraron que dentro de las Américas existió a lo largo del Holoceno tanta variabilidad morfológica cómo la que se observa entre las poblaciones

[2]Para una revisión completa sobre la historia de pesquisas en Lagoa Santa, ver Da-Gloria et al. (2016). Varios de los capítulos en ese volumen (p.ej.: Hubbe y Neves; Mendonça de Souza y Lírio; Keuller) presentan una revisión más detallada del impacto internacional de la colección de Lagoa Santa en los siglos XIX y XX y de las expediciones arqueológicas en la región.

Figura 1. Foto de uno de los esqueletos de la región de Lagoa Santa durante su exhumación (izquierda) y de un cráneo tras su reconstitución en el laboratorio (derecha). Créditos: André Strauss y Maurício de Paiva.

actuales más distintas del planeta. Se observaba además una clara organización temporal de la diversidad morfológica americana, con grupos tempranos presentando un patrón morfológico distinto de lo observado entre grupos nativos americanos tardíos (Figura 2). El patrón morfológico temprano, cuya tendencia central es caracterizada por cráneos dolicocéfalos (neurocráneos largos y angostos), caras prognatas (con proyección anterior de su región maxilar), órbitas y narices bajas y anchas, es conocida como morfología Paleoamericana[3]. La morfología Paleoamericana no es sólo observada en Lagoa Santa, sino que también ocurre en todos los cráneos americanos datados de más de 7 mil años AP y ha sido descrita en Colom-

[3]Aquí, llamamos morfología Paleoamericana a la tendencia central de las poblaciones tempranas y reconocemos, así como los trabajos anteriores a este capítulo, que existe tanta diversidad morfológica en el continente al inicio del Holoceno, como actualmente (Mark, mas nosso trabalho no PLOS diz exatamente o contrario disso…). De esa manera, no estamos adoptando con esta terminología una posición tipológica sobre la organización morfológica en el continente, pero sí describiendo tendencias centrales observadas en las series americanas. Cuando las series paleoamericanas son analizadas en conjunto con series amerindias, se observa gran superposición de la diversidad morfológica craneana, similar a lo que se observa cuando poblaciones humanas modernas de distintos continentes son analizadas.

bia (Neves et al., 2007), Argentina (Neves et al., 1999), México (González-José et al., 2005), distintas regiones de Brasil (Neves et al., 2005; Hubbe et al., 2007) e incluso en cráneos aislados de América del Norte (Jantz y Owsley, 2001). Más aún, patrones morfológicos similares al Paleoamericano han sido observados en algunas poblaciones tardías, como los Pericúes de Baja California (González-José et al., 2003), poblaciones de la Sabana de Bogotá (Neves et al., 2007), grupos patagónicos (Lahr, 1995) y los Botocudos de Brasil Central (Strauss et al., 2015a).

Una vez demostrado que la morfología Paleoamericana no fue un evento localizado y restricto a Lagoa Santa, pero presente a lo largo del Holoceno en distintas partes del continente, los trabajos en las últimas décadas han transitado desde describir la diversidad morfológica americana, hacia explorar modelos que expliquen su origen. Los primeros trabajos en esa dirección (Neves et al., 2003) propusieron que la diversidad morfológica en el continente americano fue el resultado de dos olas de migración desde el Noreste Asiático hacia el continente, la primera responsable por

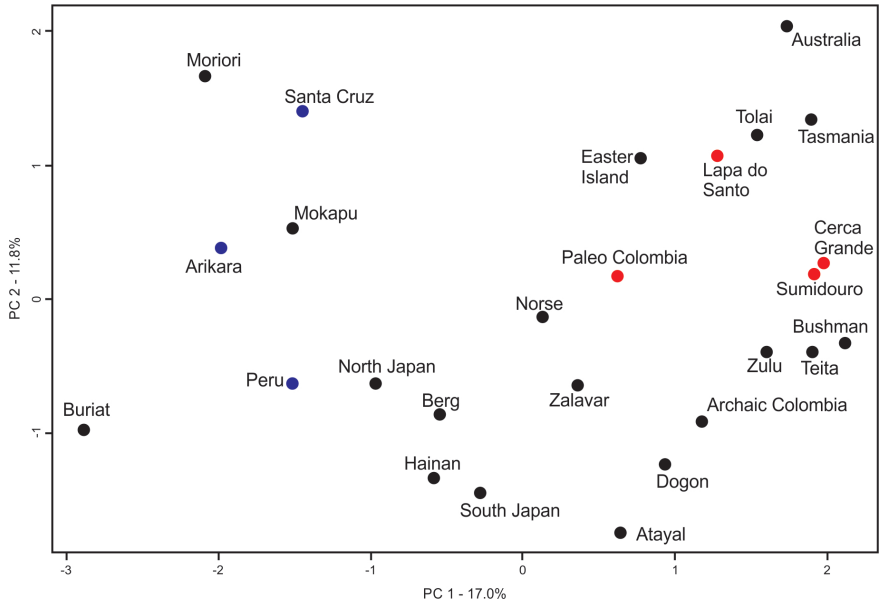

Figura 2. Comparación craneométrica de poblaciones tempranas de Sudamérica con poblaciones modernas de todo el planeta. Se observa aquí la diferencia entre grupos tempranos (en rojo) y tardíos (en azul) del continente americano y grupos de África, Europa, Asia y Australo-Melanesia (en negro).

la entrada de la morfología Paleoamericana en el continente y la segunda responsable por la entrada de la morfología que caracteriza a la mayoría de los grupos amerindios recientes. Sin embargo, la llegada de dos patrones morfológicos distintos no significa la existencia de solamente dos migraciones hacia el continente, lo que fue reconocido en el Modelo de los Dos Componentes Biológicos Principales (M2CBP; Neves et al., 2003) que defendió la presencia de dos grupos biológicamente distintos entre las poblaciones que cruzaron desde Asia hacia el continente americano en el pasado (Figura 3).

Desde la propuesta inicial del M2CBP, el foco de gran parte de los trabajos sobre morfología craneana en el continente ha sido ponerlo a prueba y/o refinarlo. Dos líneas complementarias han sido desarrolladas a lo largo de los últimos 15 años, expandiendo nuestra comprensión respecto del origen y dispersión de la diversidad morfológica americana. La primera es la contextualización cronológica de colecciones tempranas y la generación de nuevas colecciones osteológicas tempranas en Lagoa Santa, que han permitido ampliar significativamente los materiales disponibles para el estudio de las características biológicas de grupos humanos tempranos en el continente. La segunda es la inserción de los datos morfológicos en el

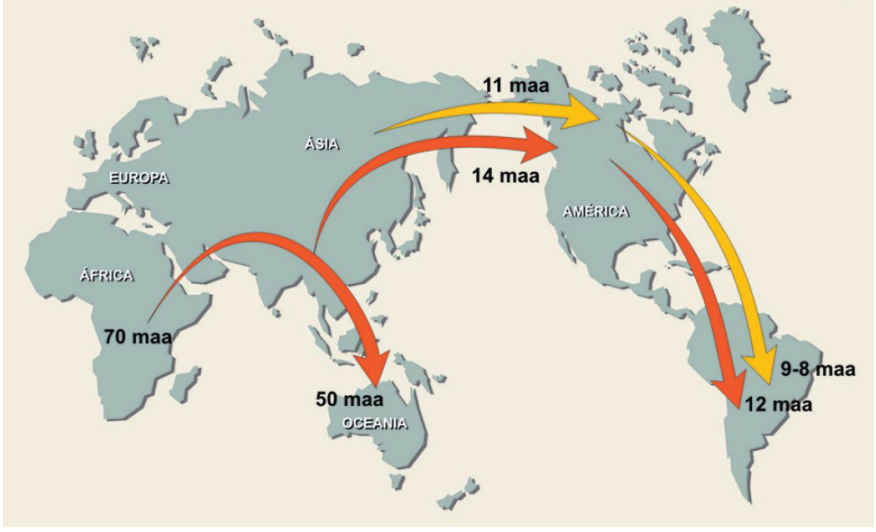

Figura 3. El Modelo de los Dos Componentes Biológicos Principales propone que dos grupos genéticamente distintos llegaran a las Américas. La flecha roja indica la llegada de los grupos que tenían una morfología craneana Paleoamericana mientras la flecha amarilla corresponde a los grupos con morfología Amerindia.

marco teórico de la biología evolutiva y de la genética de poblaciones, que ha permitido la prueba de modelos específicos respecto del poblamiento del continente.

En los últimos 15 años, nuevos proyectos han explorado la región de Lagoa Santa, con el objetivo de contextualizar en detalle la cronología de la ocupación humana en la región, así como el estilo de vida y prácticas de esos grupos cazadores-recolectores. Como fruto de esos trabajos, hoy se conocen más de 200 enterramientos humanos datados del inicio del Holoceno, provenientes de las cuevas y abrigos de Lagoa Santa. Más de 100 cráneos completos o parcialmente completos han sido medidos e incluidos en diversos estudios en los últimos años, haciendo de Lagoa Santa una de las únicas colecciones en el continente con muestras que permiten estimar parámetros poblacionales con gran confianza estadística. Aún más, los nuevos trabajos han demostrado que: 1) la presencia humana en los abrigos se establece alrededor del 12500 antes del presente, aunque la mayoría de los enterramientos humanos son del Holoceno Inicial (Strauss, 2010; Neves et al., 2013); 2) se observa la presencia de complejos ritos funerarios en los abrigos de Lagoa Santa (Strauss et al., 2015b, 2016) asociados a un estilo de vida cazador-recolector representado en una industria lítica sencilla y expedita en relación a otras tradiciones arqueológicas tempranas del continente (Araujo et al., 2012) y 3) aunque exista una superposición cronológica entre el principio de la ocupación humana y las fechas más tardías para megafauna, no hay evidencia de su consumo por grupos humanos en el registro arqueológico local (Hubbe et al., 2013). En conjunto, las nuevas excavaciones han redefinido las poblaciones locales, reemplazando el estigma de grupos simples y primitivos que marcó las descripciones iniciales de los grupos de Lagoa Santa, por un escenario de elaborada sofisticación simbólica y dinámicos cambios culturales a lo largo del Holoceno Temprano[4].

La segunda línea de investigación, dedicada al estudio de la diversidad morfológica americana en un marco evolutivo, sigue siendo tema de intensos debates en la literatura. Desde el punto de vista del estudio de la morfología craneana, no existe todavía un consenso sobre el mejor modelo para explicar la diversidad biológica observada en el continente. Distintos trabajos han defendido la entrada de dos componentes biológicos en el continente (p.ej. Neves y Hubbe, 2005; Hubbe et al., 2010, 2011, 2015) la existencia de un flujo genético continuo con Asia a lo largo del Holoceno

[4]Para revisiones más detalladas sobre los recientes hallazgos arqueológicos en Lagoa Santa, ver Araujo et al. (2012), Neves et al. (2013) y Strauss et al. (2016). Para una revisión exhaustiva de la historia de las investigaciones en Lagoa Santa, ver el volumen editado por Da-Gloria et al. (2016).

(González-José et al., 2008; de Azevedo et al., 2011) o adaptaciones a nuevos estilos de vida (p.ej.: adopción de agricultura; Perez et al., 2009, 2011) como los modelos más parsimoniosos para explicar el origen de la diversidad morfológica en el continente. Para complicar el escenario, hay una falta de consenso entre los estudios de morfología craneana y los estudios moleculares, que también defienden distintos modelos para el poblamiento de América (p.ej.: Perego et al., 2009; Reich et al., 2012; Raghavan et al., 2015; Skoglund et al., 2015) aunque en su mayoría esos estudios apunten a la presencia de baja diversidad biológica en el continente como un todo. Es probable que esa falta de consenso esté en realidad indicando que los procesos que dieron origen a la diversidad biológica en el continente fueron complejos y no lineales, impidiendo nuestra habilidad de generalizarlos hacia modelos simples de dispersión humana en el continente. Si eso es de hecho el caso, las últimas décadas de estudio muestran que los próximos pasos deberán considerar la interacción de más factores simultáneos en los modelos creados para explicar la historia del poblamiento de nuestro continente.

Palabras Finales

Los estudios sobre el origen de la diversidad morfológica a lo largo del tiempo en las Américas han definitivamente cambiado desde una perspectiva descriptiva hacia pruebas de modelos específicos (p.ej., Hubbe et al., 2011; de Azevedo et al., 2011) y con eso ha cambiado el foco de estudio del poblamiento americano, dando más énfasis a las posibles causas de las diferencias observadas, más que a las diferencias en sí mismas. Esos estudios han sido construidos sobre las observaciones iniciales de Neves y Pucciarelli y por más que todavía no existan consensos entre los distintos grupos de investigación sobre la explicación más probable para el origen de la diversidad biológica en el continente, los análisis de Neves y Pucciarelli han resistido a la prueba del tiempo y más de dos décadas después siguen siendo relevantes para la discusión sobre el poblamiento americano. Aunque el espacio en este capítulo no nos permita hacer justicia a la contribución que el Dr. Héctor Pucciarelli tuvo en dicha discusión, la resiliencia de sus observaciones y análisis en el marco de las investigaciones modernas es el mejor ejemplo que podemos presentar de la calidad de sus estudios y de la manera como sus ideas influyeron en nuestra manera de estudiar el pasado americano. Al mostrar constantemente que lo que se observa en Sudamérica no se encaja bien en los modelos presentes hasta entonces, Pucciarelli (p.ej.: Pucciarelli et al., 2006) nos ha llevado a pensar en lo que ocurrió en el pasado con otros ojos. Más que contestar a las pre-

guntas centrales respecto del poblamiento del Nuevo Mundo — ¿Quiénes fueron los primeros americanos? ¿Por dónde vinieron? ¿Cuándo llegaron? —, hay que preguntarse: ¿Por qué aún no somos capaces de contestarlas? Y la respuesta para esa cuestión, cómo repetidamente ha sido demostrado por los esfuerzos de Pucciarelli y otros investigadores que se dedicaron al tema en Sudamérica, es que todavía no comprendemos en su totalidad la diversidad biológica, cultural y cronológica de las poblaciones que ocuparon el continente americano a fines del Pleistoceno.

Literatura Citada

Araujo AGM, Neves WA, Kipnis R. 2012. Lagoa Santa revisited: An overview of the chronology, subsistence, and material culture of Paleoindian sites in eastern Central Brazil. Latin American Antiquity 23(4):533-550.

Blake CC. 1864. On human remains from a bone cave in Brazil. Jour Anthro Soc London 2:265-267.

Da-Gloria P, Neves WA, Hubbe M. 2016. Lagoa Santa: História das pesquisas arqueológicas e paleontológicas. São Paulo: Annablume.

Darwin CR. 1859. On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life. London: Penguin Books.

de Azevedo S, Nocera A, Paschetta C, Castillo L, González M, González-José R. 2011. Evaluating microevolutionary models for the early settlement of the New World: The importance of recurrent gene flow with Asia. Am J Phys Anthropol 146:539-552.

González-José R, González-Martín A, Hernández M, Pucciarelli HM, Sardi M, Rosales A, Van der Molen S. 2003. Craniometric evidence for Palaeoamerican survival in Baja California. Nature 425:62-65.

González-José R, Neves WA, Lahr MM, González S, Pucciarelli H, Hernández M, Correa G. 2005. Late Pleistocene/Holocene craniofacial morphology in mesoamerican paleoindians: Implications for the peopling of the New World. Am J Phys Anthropol 128:772-780.

González-José R, Bortolini MC, Santos FR, Bonatto SL. 2008. The peopling of America: Craniofacial shape variation on a continental scale and its interpretation from an interdisciplinary view. Am J Phys Anthropol 137:175-187.

Hansen S. 1888. Lagoa Santa Racen. En Anthropologisk Undersögelse af Jordfundne Menneskelevninger fra brasilianske Huler. Med et Tillaeg om det jordfundne Menneske fra Pontimelo, Rio de Arrecifes, La Plata. E Museo Lundii 1:1-34.

Hrdlička A. 1912. Early man in South America. Bureau of American Ethnology, Bulletin 52. Washington: Smithsonian Institution.

Hubbe M, Neves WA, Amaral HL, Guidon N. 2007. ‘‘Zuzu’’ strikes again - Morphological affinities of the Early Holocene human skeleton from Toca dos Coqueiros, Piaui, Brazil. Am J Phys Anthropol 134:285-291.

Hubbe M, Neves WA, Harvati K. 2010. Testing evolutionary and dispersion scenarios for the settlement of the New World. PLOS ONE 5: e11105.

Hubbe M, Harvati K, Neves WA. 2011. Paleoamerican morphology in the context of European and East Asian Late Pleistocene variation: Implications for human dispersion into the New World. Am J Phys Anthropol 144:442-453.

Hubbe A, Hubbe M, Neves WA. 2013. The Brazilian megamastofauna of the Pleistocene/Holocene transition and its relationship with the early human settlement of the continent. Earth Science Reviews 118:1-10.

Hubbe M, Strauss A, Hubbe A, Neves WA. 2015. Early South Americans cranial morphological variation and the origin of American biological diversity. PLOS ONE 10:e0138090.

Imbelloni J. 1938. Tabla clasificatoria de los indios: regiones biológicas y grupos raciales humanos de América. Physis 12:229-249.

Jantz RL, Owsley DW. 2001. Variation among early North America crania. Am J Phys Anthropol 114:146-155.

Lacerda JB, Peixoto R. 1876. Contribuições para o estudo anthropologico das raças indígenas do Brazil. Archivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro 1:47-79.

Lahr MM. 1995. Patterns of modern human diversification: Implications for Amerindians origins. Yrbk Phys Anthropol 38:163-198.

Lund PW. 1842. Carta escripta da Lagôa Santa (Minas Geraes), ao Sr. 1.o Secertario do Instituto, pelo socio honorario Sr. Dr. Lund. Revista Trimensal de Historia e Geografia 4:80-87.

Lund PW. 1844. Carta escripta de Lagôa Santa a 21 de abril de 1844. Revista do Instituto Histórico e Geográfico do Brasil 6:334-342.

Lütken CF. 1883. Exposition de quelques-uns des cranes et des autres ossements humains de Minas-Geraés dans le Brésil central découverts et déterrés par le feu Professeur P. W. Lund C. R. Congrès international des Americanistes, Copenhagen, 40.

Neves WA, Pucciarelli HM. 1989. Extra continental biological relationships of early South American human remains: A multivariate analysis. Ciência e Cultura 41:566-575.

Neves WA, Pucciarelli HM. 1990. The origin of the first Americans: An analysis based on the cranial morphology of early South American human remains. Am J Phys Anthropol 81:274.

Neves WA, Pucciarelli HM. 1991. The origin of the first Americans: An analysis based on the cranial morphology of early South American human remains. J Hum Evol 21:261-273.

Neves WA, Powell JF, Ozolins EG. 1999. Extra-continental morphological affinities of Palli Aike, Southern Chile. Interciencia 24:258-263.

Neves WA, Prous A, González-José R, Kipnis R, Powell JF. 2003. Early Holocene human skeletal remains from Santana do Riacho, Brazil: Implications for the settlement of the New World. J Hum Evol 45:19-42.

Neves WA, Hubbe M. 2005. Cranial morphology of early Americans from Lagoa Santa. Brazil: Implications for the settlement of the New World. Proceedings of the National Academy of Science 102:18309-18314.

Neves WA, Hubbe M, Okumura MM, González-José R, Figuti L, Eggers S, De Blasis PAD. 2005. A new early Holocene human skeleton from Brazil: Implications for the settlement of the New World. J Hum Evol 48:403-414.

Neves WA, Hubbe M, Correal G. 2007. Human skeletal remains from Sabana de Bogotá, Colombia: A case of Paleoamerican morphology late survival in South America? Am J Phys Anthropol 133:1080-1098.

Neves WA, Hubbe M, Bernardo D, Strauss A, Araujo A, Kipnis R. 2013. Early human occupation of Lagoa Santa, Eastern Central Brazil: Implications for the dispersion and adaptation of the initial settlers of South America. En: Graf K, Ketron CV, Waters MR, editores. The Paleoamerican Odissey. Santa Fe: Center for the Study of the First Americans. p 397-414.

Perego UA, Achilli A, Angerhofer N, Accetturo M, Pala M, Olivieri A, Kashani BH, Ritchie KH, Scozzari R, Kong QP, Myres NM, Salas A, Semino O, Bandelt HJ, Woodward SR, Torroni A. 2009. Distinctive Paleo-Indian migration routes from Beringia marked by two rare mtDNA haplogroups. Current Biology 19:1-8.

Perez SI, Bernal V, Gonzalez PN, Sardi M, Politis GG. 2009. Discrepancy between cranial and DNA data of Early Americans: Implications for American Peopling. PLOS ONE 4(5), e5746.

Perez SI, Lema V, Diniz-Filho JAF, Bernal V, Gonzalez PN, Gobbo D, Pucciarelli HM. 2011. The role of diet and temperature in shaping

cranial diversification of South American human populations: An approach based on spatial regression and divergence rate tests. Journal of Biogeography 38:148-163.

Pucciarelli HM, Neves WA, González-José R, Sardi ML, Ramírez-Rozzi F, Struck A, Bonilla MY. 2006. East-West cranial differentiation in pre-Columbian human populations of South America. Homo 57:133-150.

Quatrefages A. 1887. Histoire générale des races humaines. Paris: Introduction a l'étude des races humaines.

Raghavan M, Steinrücken M, Harris K, Schiffels S, Rasmussen S, DeGiorgio M, Albrechtsen A, Valdiosera C, Ávila-Arcos MC, Malaspinas AS, Eriksson A, Moltke I, Metspalu M, Homburger JR, Wall J, Cornejo OE, Moreno-Mayar JV, Korneliussen TS, Pierre T, Rasmussen M, Campos PF, Damgaard PB, Allentoft ME, Lindo J, Metspalu E, Rodríguez-Varela R, Mansilla J, Henrickson C, Seguin-Orlando A, Malmström H, Stafford Jr. T, Shringarpure SS, Moreno-Estrada A, Karmin M, Tambets K, Bergström A, Xue Y, Warmuth V, Friend AD, Singarayer J, Valdes P, Balloux F, Leboreiro I, Vera JL, Rangel-Villalobos H, Pettener D, Luiselli D, Davis LG, Heyer E, Zollikofer CPE, Ponce de León MS, Smith CI, Grimes V, Pike KA, Deal M, Fuller BT, Arriaza B, Standen V, Luz MF, Ricaut F, Guidon N, Osipova L, Voevoda MI, Posukh OL, Balanovsky O, Lavryashina M, Bogunov Y, Khusnutdinova E, Gubina M, Balanovska E, Fedorova S, Litvinov S, Malyarchuk B, Derenko M, Mosher MJ, Archer D, Cybulski J, Petzelt B, Mitchell J, Worl R, Norman PJ, Parham P, Kemp BM, Kivisild T, Tyler-Smith C, Sandhu MS, Crawford M, Villems R, Smith DG, Waters MR, Goebel T, Johnson JR, Malhi RS, Jakobsson M, Meltzer DJ, Manica A, Durbin R, Bustamante CD, Song YS, Nielsen R, Willerslev E. 2015. Genomic evidence for the Pleistocene and recent population history of native americans. Science 349(6250). Doi:10.1126/science.aab3884

Reich D, Patterson N, Campbell D, Tandon A, Mazieres S, Ray N, Parra MV, Rojas W, Duque C, Mesa N, García LF, Triana O, Blair S, Maestre A, Dib JC, Bravi CM, Bailliet G, Corach D, Hünemeier T, Bortolini MC, Salzano FM, Petzl-Erler ML, Acuña-Alonzo V, Aguilar-Salinas C, Canizales-Quinteros S, Tusié-Luna T, Riba L, Rodríguez-Cruz M, Lopez-Alarcón M, Coral-Vazquez R, Canto-Cetina T, Silva-Zolezzi I, Fernandez-Lopez JC, Contreras AV, Jimenez-Sanchez G, Gómez-Vázquez MJ, Molina J, Carracedo

A, Salas A, Gallo C, Poletti G, Witonsky DB, Alkorta-Aranburu G, Sukernik RI, Osipova LS, Fedorova A, Vasquez R, Villena M, Moreau C, Barrantes R, Pauls D, Excoffier L, Bedoya G, Rothhammer F, Dugoujon JM, Larrouy G, Klitz W, Labuda D, Kidd J, Kidd K, Di Rienzo A, Freimer NB, Price AL, Ruiz-Linares A. 2012. Reconstructing native American population history. Nature 488:370-374.

Reinhardt JT. 1888. De Brazilianske Knoglehuler og de I dem Forekommende Dyrelevninger. E Museo Lundii 1:1-56.

Skoglund P, Mallick S, Bortolini MC, Chennagiri N, Hünemeier T, Petzl-Erler ML, Salzano FM, Patterson N, Reich D. 2015. Genetic evidence for two founding populations of the Americas. Nature 525:104-108.

Strauss A. 2010. The mortuary practices of pre-historic hunter-gatherers from Lagoa Santa region: A case study of the Santo Rockshelter archaeological site. Master´s Thesis, Genetics and Evolutionary Biology. São Paulo University. Brasil.

Strauss A, Hubbe M, Neves WA, Bernardo D, Atui JP. 2015a. The cranial morphology of the Botocudo Indians, Brazil. Am J Phys Anthropol 157:202-216.

Strauss A, Oliveira RE, Bernardo D, Salazar Garcia DC, Jouen K, Talamo S, Hubbe M, Black S, Wilkinson C, Richards MP, Hublin JJ,Araujo A, Kipnis R, Neves WA. 2015b. The oldest case of decapitation in the New World. PLOS One 10:e0137456.

Strauss A, Oliveira RE, Villagran X, Bernardo DV, Salazar-Garcia DC, Bissaro MC, Pugliese F, Hermenegildo T, Santos R, Barioni A, Oliveira EC, Souza JCM, Jaouen K, Ernani M, Hubbe M, Inglez M, Rockwell HM, Machado MC, Souza GN, Chemale F, Kawashita K, O'Connel T, Israde I, Black S, Feathers J, Castro C, Richards MP, Kipnis R, Wahl J, Araujo A, Neves WA. 2016. Early Holocene ritual complexity in South America: The archaeological record of Lapa do Santo (east-central Brazil). Antiquity (en prensa).

Ten Kate H. 1885. Sur les Crânes de Lagoa-Santa. Bulletins et Mémoires de la Société D'Anthropologie de Paris 8:240-244.

CAPÍTULO 7

Variación Craneofacial de los Primeros Habitantes de las Pampas Argentinas: Implicancias para el Poblamiento de América

Lumila Paula Menéndez[1,2]*, Mariano Bonomo[2,3], Pablo Gerónimo Messineo[2,4], Mariela Edith Gonzalez[2,4], Gustavo Gabriel Politis[2,3,4], S. Ivan Perez[1,2]

Craniofacial comparisons between the earliest and latest human skeletons of America have suggested the existence of a complex scenario underlying the biological evolution of American populations. Particularly, these studies proposed migratory processes -physical movement of large number of people across the space- as the main factor behind the craniofacial variation in America. At the end of 19th and the early 20th centuries, Florentino Ameghino initiated the discussions on the high antiquity of humans and their ancestors on the extensive grasslands of the pampean region. However, only recently, the importance of Argentinean pampas samples to discuss the evolution of American populations had been revisited because of the radiocarbon dating of eight samples of human bones from seven archaeological sites excavated by Ameghino and collaborators. In this study, we present a review and analysis concerning those early samples from the pampean region measured and studied by Héctor Pucciarelli and colaborators in the last years. The early samples were compared against Late Holocene samples, showing pronounced differences. The analyzed samples present the greatest morphological variation when plotted with other early American samples. However, using solely cranial morphometric differences it is hard to support the hypotheses that morphological variations between early and late American samples are related to migratory processes or other factors. Molecular evidence from the same samples suggests population continuity. Although craniometric evidence was very important to understand the human peopling and diversification in South America, it is necessary to jointly consider further evidences (e.g., archaeological and molecular).

[1]División Antropología. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata B1900FWA. Argentina
[2]Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Buenos Aires. Argentina
[3]División Arqueología. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata B1900FWA. Argentina
[4]INCUAPA-CONICET. Facultad de Ciencias Sociales. Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires. Olavarría B7400JWI. Argentina
**Correspondencia a: DFG Center for Advanced Studies. University of Tübingen. Rümelinstraße 23. D-72070 Tübingen. Alemania. lumila.menendez@ifu.uni-tuebingen*

El poblamiento Americano ha sido durante décadas un tema de debate cuya discusión continúa hasta hoy en día (Hrdlička, 1912; Powell y Neves, 1999; Goebel et al., 2008; Meltzer, 2009). Particularmente, la variación biológica de las poblaciones americanas fue investigada de manera intensiva durante los últimos ciento cincuenta años (e.g., Lund, 1842; Ameghino, 1909; Hrdlička, 1912; Turner, 1983; Neves y Pucciarelli, 1991; Bonatto y Salzano, 1997; Moraga et al., 2005; Perez et al., 2009; de Saint Pierre et al., 2012; Battaglia et al., 2013; de Azevedo et al., 2015; Hubbe et al., 2015). Los análisis morfológicos comparativos entre los esqueletos americanos más tempranos y más recientes han sugerido la existencia de un escenario complejo subyacente a la evolución biológica de estas poblaciones. A fines de la década del 80, Walter Neves y Héctor Pucciarelli plantearon un modelo de migración y reemplazo poblacional mediante dos componentes biológicos, para explicar la variación morfológica craneana de las poblaciones sudamericanas (Neves y Pucciarelli, 1989, 1991; Neves et al., 2003, 2007; Pucciarelli et al., 2010). Según este modelo, la gran variación morfológica puede ser agrupada en dos morfologías que se corresponden con cronologías tempranas y tardías: Paleoamericanos, caracterizados por bóvedas craneanas alargadas y estrechas lateralmente, asociadas al Pleistoceno final y Holoceno temprano y Amerindios, que exhiben una bóveda craneana baja y ancha, así como esqueletos faciales amplios, asociados al Holoceno tardío (Neves y Hubbe, 2005; Pucciarelli et al., 2010).

Sin embargo, estos resultados morfológicos contrastan con el bajo nivel de variación molecular encontrada entre las poblaciones americanas (Bonatto y Salzano, 1997; Schurr, 2004; Moraga et al., 2005; de Saint Pierre et al., 2012; Battaglia et al., 2013). Estudios de ADN mitocondrial en poblaciones actuales y antiguas muestran que los linajes maternos de todos los nativos americanos coalescen en cuatro haplogrupos A-D y un haplogrupo menor X presente en Norteamérica (Bonatto y Salzano, 1997; Schurr, 2004; Fagundes et al., 2008; Goebel et al., 2008). Estos resultados sugieren que parte de Norteamérica y todo Sudamérica fueron principalmente pobladas mediante una expansión temprana (entre ca. 20000 a 15000 ^{14}C años AP; Bonatto y Salzano, 1997; Moraga et al., 2005; de Saint Pierre et al., 2012; Llamas et al., 2016) con la excepción de la dispersión de los grupos Esquimales-Aleutianos del norte de Norteamérica (Schurr, 2004; Goebel et al., 2008). Un escenario similar para el poblamiento americano ha sido planteado en base a datos del cromosoma-Y (Battaglia et al., 2013).

En Argentina, entre fines del siglo XIX y principios del siglo XX, Florentino Ameghino (1889, 1910a, b) inició la discusión acerca de los orígenes y la profunda antigüedad de la humanidad en las extensas llanu-

ras de las pampas argentinas. Ameghino investigó intensamente esqueletos humanos, huesos de fauna extinta y conjuntos de artefactos líticos, con los que propuso la existencia de un "hombre-terciario" originario de las pampas, que se expandió mediante puentes terrestres que comunicaban los distintos continentes (Ameghino 1909, 1910a). Aleš Hrdlička (1869-1943) desconfió de cualquier argumento sobre la existencia de seres humanos de la edad terciaria y fue especialmente escéptico respecto de los trabajos que mencionaron la presencia de humanos en las Américas antes del final de la "Edad Glacial". Si bien algunos investigadores continuaron defendiendo las ideas de Ameghino (e.g., Castellanos, 1937; Rusconi, 1959; véase Bonomo, 2002) como producto de estas y otras críticas (e.g., Blanco, 1916) los restos humanos de las pampas argentinas no fueron utilizados para estudiar y discutir hipótesis acerca de la evolución humana en Sudamérica durante la mayor parte del siglo XX.

Recientemente, estas muestras fueron reestudiadas debido a que gran parte de los restos humanos excavados por Ameghino y sus colaboradores, han sido fechados mediante radiocarbono (Pucciarelli et al., 2010; Politis y Bonomo, 2011; Politis et al., 2011; Bonomo et al., 2013). Además, se obtuvieron nuevas muestras con cronologías tempranas (ca. 7000 y 9000 ^{14}C años AP; Politis et al., 2012, 2014). Por otra parte, Pucciarelli y colaboradores (Pucciarelli et al., 2010; Menéndez et al., 2015) iniciaron un programa de estudio acerca de la variación craneofacial en muestras tempranas de la región pampeana empleando técnicas morfométricas craneofuncionales. Estos estudios permitieron por un lado, incorporar muestras muy valiosas a la discusión acerca del origen y evolución de las poblaciones americanas y por otro, explorar la variación morfológica temprana de la región pampeana en un contexto Sudamericano (Menéndez et al., 2015).

En este capítulo, presentamos una revisión y análisis de los datos craneométricos de ocho muestras tempranas de las pampas argentinas que fueron medidos y estudiados en los últimos años por Héctor Pucciarelli y colaboradores (Pucciarelli et al., 2010; Menéndez et al., 2015) procedentes de seis sitios arqueológicos: Arroyo La Tigra, Necochea, Arroyo Chocorí, Arroyo del Moro, Arroyo Seco 2, Laguna de los Pampas (Figuras 1 y 2). Estas son comparadas con muestras del Holoceno tardío de la región pampeana, así como también con otras muestras tempranas americanas (Lagoa Santa en Brasil; Camarones 14 en Chile; Aguazuque, Checua y Tequendama en Colombia; Tabla 1). Además de describir el patrón de variación craneana en las muestras de la región, discutimos explicaciones alternativas para comprender la variación observada. Cabe destacar que las dataciones radiocarbónicas presentadas aquí se encuentran entre las más tempranas

sobre hueso humano fechado de manera directa en sitios arqueológicos argentinos (para excepciones véase Cornero et al., 2014). Todas las muestras de las pampas argentinas fueron datadas directamente mediante AMS ^{14}C en distintos laboratorios, muchas recibieron tratamiento especial debido a su relevancia y potencial antigüedad, en el cual se discriminó los aminoácidos más abundantes y estables. Dos de ellas (La Tigra y Chocorí) fueron tratadas previamente por Tom Stafford (quien discriminó los aminoácidos más abundantes y estables para ser datados) y luego fueron enviadas al *Lawrence Livermore del National Laboratory's Center* para análisis mediante AMS (Politis et al., 2011).

Figura 1. Ubicación geográfica de las muestras de las pampas argentinas: Ara: Araucano, Del: Paraná Delta, SBl: San Blas (negro=muestras tempranas; gris=muestras tardías). La muestra de Fontezuelas fue incluida en el mapa porque fue ampliamente discutida en trabajos previos, pero nótese que está fechada en el Holoceno tardío.

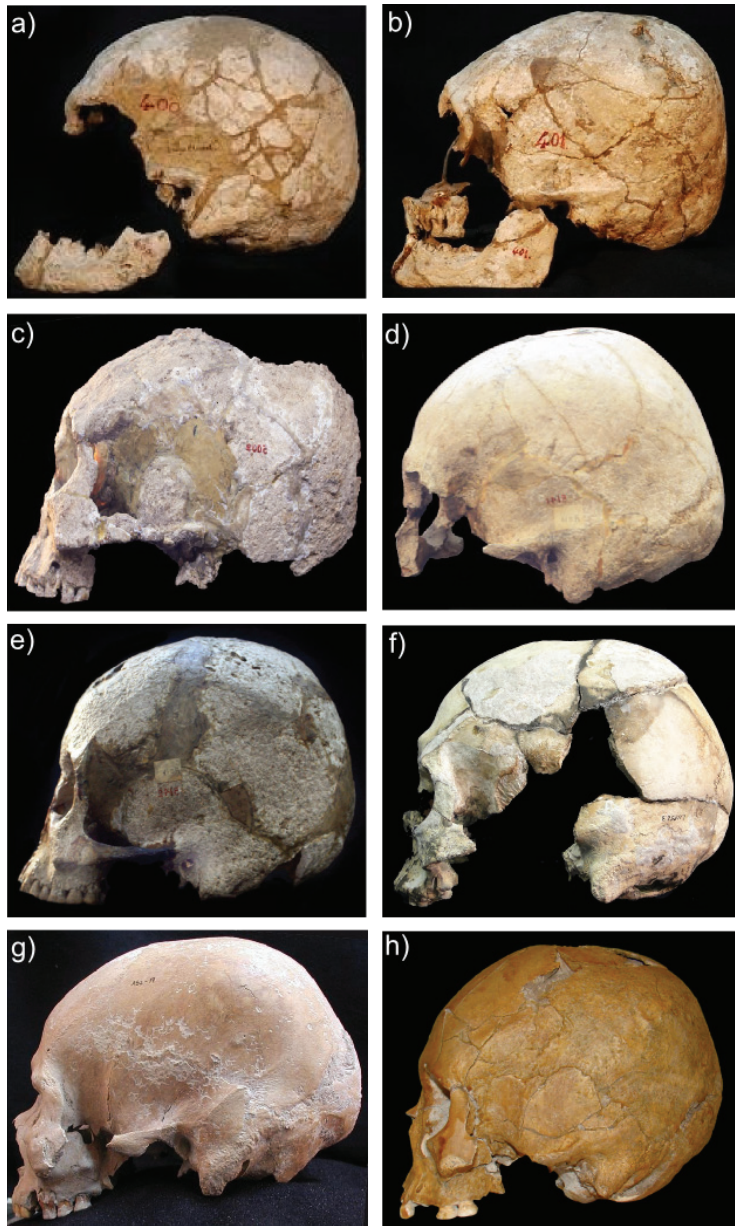

Figura 2. Vista lateral de los cráneos de las muestras tempranas de las pampas argentinas. Referencias: a) Arroyo Chocorí (MLP-400), b) Arroyo La Tigra (MLP-401), c) Necochea (MACN-Pv 5008), d) Arroyo del Moro (MACN-Pv 5141), e) Arroyo del Moro (MACN-Pv 5142), f) Laguna de los Pampas (L.LLP.S2.3), g) Arroyo Seco 2 (AS-19), h) Arroyo Seco 2 (AS-8).

Tabla 1. Muestras arqueológicas incluidas en este estudio

Muestra	País	N	Periodo	Museo*
Araucano	Pampas argentinas	11	Holoceno tardío	MLP
Paraná Delta	Pampas argentinas	11	Holoceno tardío	MLP
San Blas	Pampas argentinas	17	Holoceno tardío	MLP
Fontezuelas	Pampas argentinas	1	Holoceno tardío	ZMUC
Pampas Tempranos	Pampas argentinas	8	Holoceno temprano	INCUAPA-MLP-MACN
Aguazuque	Colombia	27	Holoceno temprano	ICN
Chequa	Colombia	9	Holoceno temprano	ICN
Tequendama	Colombia	10	Holoceno temprano	MNC
Camarones 14	Chile	5	Holoceno temprano	MNHN
Lagoa Santa-Sumiduoro	Brasil	25	Holoceno temprano	ZMUC
Lagoa Santa-Cerca Grande	Brasil	6	Holoceno temprano	MNUFRJ
Lagoa Santa-Lapa**	Brasil	8	Holoceno temprano	MNUFRJ
Total		138		

El tamaño muestral o número de individuos analizados se expresa como N.
*ICN: Instituto de Ciencias Naturales (UNC, Colombia); INCUAPA: INCUAPA-CONICET (Investigaciones Arqueológicas y Paleontológicas del Cuaternario Pampeano, Facultad de Ciencias Sociales, UNICEN); MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (Buenos Aires, Argentina); MLP: Museo de La Plata (La Plata, Argentina); MNC: Museo Nacional de Colombia (Bogotá, Colombia); MNHN: Museo Nacional de Historia Natural (Santiago, Chile); MNUFRJ: Museu Nacional Universidade Federal de Rio de Janeiro (Rio de Janeiro, Brazil); ZMUC: Zoological Museum University of Copenhagen (Copenhagen, Denmark).
**La muestra de Lagoa Santa-Lapa incluye individuos que provienen de los sitios Lapa do Caetano, Lapa Mortuoria, Lapa de Carrancas y Lapa Vermelha IV.

Análisis de la Variación Craneofacial Humana en Sudamérica

Muestras Estudiadas

Fueron analizados un total de 138 cráneos provenientes de distintos sitios arqueológicos de Sudamérica correspondientes al Holoceno temprano (10200-7100 años ^{14}C calibrados AP; N=98) y tardío (3000-500 años AP; N=40; Tabla 1). Las muestras del Holoceno tardío solo incluyen individuos masculinos, mientras que las muestras del Holoceno temprano in-

cluyen mayoritariamente masculinos y unos pocos femeninos. Geográficamente, las muestras provienen de cuatro regiones: 1) Colombia (N=46), 2) Chile (N=5), 3) Brasil Central (N=39) y 4) las pampas argentinas (N=48). Las muestras tardías solo corresponden a esta última región.

La muestra de Colombia incluye individuos de los sitios arqueológicos Tequendama, Aguazuque y Checua; la muestra de Chile proviene del sitio Camarones 14; la muestra de Brasil proviene de los sitios Sumiduoro, Cerca Grande, Lapa do Caetano, Lapa Mortuoria, Lapa de Carrancas y Lapa Vermelha 4 (Tabla 1). La muestra tardía de las pampas argentinas (N=40) incluye individuos provenientes de distintos sitios arqueológicos, que fueron clasificados en cuatro grupos de acuerdo a la localización espacial (Sudeste de Pampa, San Blas, Delta del Paraná, Fontezuelas). Los ocho individuos restantes fueron agrupados dentro del Holoceno temprano y provienen de seis sitios arqueológicos, Arroyo Chocorí, Arroyo La Tigra, Necochea, Arroyo del Moro, Arroyo Seco 2, Laguna de los Pampas (para más detalles ver Tablas 1 y 2).

La muestra temprana de las pampas argentinas incluye seis individuos masculinos y dos femeninos de diferentes sitios arqueológicos: 1) Necochea (Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Paleontología de Vertebrados = MACN-Pv 5008; Figura 2c): Ameghino reconoció en este esqueleto los mismos rasgos que los de Arroyo La Tigra, asignándolo a la especie *Homo pampæus*. El astrágalo derecho del individuo aquí estudiado fue datado en 7013 ± 67 ^{14}C años AP (Politis y Bonomo, 2011; Bonomo et al., 2013); 2) Arroyo del Moro (MACN-Pv 5141 y MACN-Pv 5142; Figura 2d-e): utilizando dos esqueletos de este sitio Ameghino definió en 1910 a la especie *Homo sinemento*, considerada como otro ancestro humano (Ameghino, 1910a). Un fragmento de bóveda correspondiente a MACN-Pv 5141 fue datado en 6885 ± 73 ^{14}C años AP (Politis y Bonomo, 2011; Bonomo et al., 2013); 3) Arroyo Chocorí (MLP-400; Figura 2a): Ameghino los consideró como la variación local del cráneo de Arroyo La Tigra. Un fragmento de hueso del radio fue datado en 7010 ± 60 ^{14}C años AP (Politis et al., 2011); 4) Arroyo La Tigra o Miramar (MLP-401; Figura 2b): a partir de sus rasgos "primitivos", Ameghino asignó dicho espécimen a *Homo pampæus* (Ameghino, 1909). Recientemente, un fragmento de radio fue datado en 7270 ± 60 ^{14}C años AP (Politis et al., 2011); 5) Laguna de los Pampas: excavado en 2009, se recuperaron 10 individuos (8 adultos y 2 subadultos). Se obtuvieron dos fechados radiocarbónicos de 8971 ± 77 ^{14}C años AP (Entierro 1, Individuo 1; Figura 2f) y 8835 ± 83 ^{14}C años AP (hueso aislado Entierro 1, Individuo 2) (Politis et al., 2012). De este sitio, el único esqueleto del Entierro 1, fue estudiado

Tabla 2. Detalle de las muestras tempranas de las Pampas incluidas en este estudio

Sitio Arqueológico	Localidad	N	Investigador	Cronología (años ^{14}C AP)	ID	Referencia Bibliográfica
Arroyo Chocorí	Mar del Sur	1	Francisco Larrumbe	7010 ± 60	MLP-400	Politis, Bonomo, 2011
Arroyo La Tigra	Mar del Sur	1	Andrés Canesa	7270 ± 60	MLP-401	Politis, Bonomo, 2011
Necochea	Necochea	5	Carlos y Florentino Ameghino	7013 ± 67	MACN-5008	Politis, Bonomo, 2011
Arroyo del Moro	Lobería	2	Lorenzo Parodi	6885 ± 73	MACN-5141	Politis, Bonomo, 2011
				-	MACN-5142	Politis, Bonomo, 2011
Laguna de los Pampas	Lincoln	10	Gustavo Politis	8971 ± 77	L.LLP.S2.3	Politis et al., 2012
Arroyo Seco 2	Tres Arroyos	45	Gustavo Politis	6860 ± 60	AS-19	Politis et al., 2014
				-	AS-8	Politis et al., 2014

Localidad: área geográfica donde se localiza el sitio arqueológico; N: número de individuos recuperados en el sitio; Investigador: investigador responsable de la excavación; Cronología: fechas radiocarbónicas realizados sobre hueso humano; ID: número identificatorio de las muestras tempranas de Pampa incluidas en este estudio. Fontezuelas fue incluida en esta tabla porque fue ampliamente discutida en trabajos previos, pero nótese que está fechada en el Holoceno tardío.

en el presente capítulo (Tabla 2); 6) Arroyo Seco 2: este sitio fue excavado entre 1980s y 1990s, recuperándose un alto número de esqueletos (N=45). De los dos individuos estudiados aquí, AS19 (Figura 2g) y AS8 (Figura 2h) el primero fue datado en 6860 ± 60 ^{14}C años AP.

Además, se estudió el cráneo de Fontezuelas (ZMK-11/1885) que fue excavado por Santiago Roth a fines del siglo XIX y luego comprado por el Museo Zoológico de la Universidad de Copenhagen. A pesar de que los restos humanos aparecían cubiertos con un caparazón de Gliptodonte, se trataría de una falsa asociación, ya que una falange de este esqueleto arrojó una edad de 1985 ± 15 años ^{14}C AP (Politis y Bonomo, 2011).

La Aproximación Morfométrica Craneofuncional

Para estudiar la variación morfológica a lo largo de las poblaciones tempranas y tardías sudamericanas, se definieron 30 variables craneofaciales en base a la teoría craneofuncional (Tabla 3). Este marco teórico fue inspirado por la propuesta de van der Klaauw´s (1948-1952) de la independencia funcional de los componentes craneanos en mamíferos, así como estudios posteriores de Moss e Young (1960; más detalles en Pucciarelli et al., 2010). Todas las medidas fueron registradas por un único investigador (HMP). Algunos de los cráneos usados en este estudio presentan una mala preservación, lo cual es esperable en muestras arqueológicas con una gran profundidad temporal. Dado que los análisis morfométricos requieren que las bases de datos se encuentren completas, se imputaron datos perdidos mediante algoritmos de estimaciones múltiples (Schafer y Olsen, 1998). Este método reemplaza los datos perdidos por datos simulados, los cuales son generados a partir de la estructura de covariación de las otras variables (Schafer y Olsen, 1998).

Las medidas craneofaciales fueron usadas para calcular variables de forma de Mosimann, dividiendo cada variable original por la media geométrica (MG) total, la cual fue computada como la enésima raíz del producto de n variables (Jungers et al., 1995). Luego, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) basado en la matriz de covarianza de las variables de forma. Los primeros ejes principales constituyen una representación de reducidas dimensiones de la matriz de distancias euclidianas entre las muestras y como tal, proveen interesantes visualizaciones para estudiar diferencias morfológicas. Se realizaron dos ACP: el primero fue efectuado con todas las muestras tempranas, para evaluar la relación de las muestras de las pampas argentinas con las otras muestras tempranas de Sudamérica; el segundo se realizó con las muestras tempranas y tardías de las pampas argentinas para evaluar la existencia de los dos componentes biológicos diferenciados.

El Patrón de Variación Espacio - Temporal en Sudamérica

El ACP realizado a partir de todas las muestras tempranas (véase Figura 3a), muestra que ambos ejes explican en conjunto ca. 30% de la variación total de la muestra. A lo largo del primer eje, las muestras de Colombia (Tequendama y Checua) se encuentran localizadas en el extremo negativo, separadas de las muestras de Brasil (Lagoa Santa) que se encuentran localizadas en el extremo positivo. Las muestras del norte de Chile (Camarones 14) aparecen en el centro de la distribución. En general, las muestras se encuentran agrupadas en los CPs de acuerdo a la

Tabla 3. Medidas craneométricas empleadas en el presente trabajo

Número	Abreviatura	Nombre	Descripción*	Calibre	Método**
1	LN	Longitud neurocraneana	Nasion-Opistocraneo[1]	Ramas curvas	Directo
2	AN	Ancho neurocraneano	Eurion-Eurion[1]	Ramas curvas	Directo
3	HN	Altura neurocraneana	Basion-Vertex[1]	Ramas curvas	Directo
4	LF	Longitud facial	Prostion interno-Vomerobasilar[2]	Poech	Proyectado
5	AF	Ancho facial	Cigion-Cigion[1]	Ramas curvas	Directo
6	HF	Altura facial	Nasion-Prostion[1]	Poech	Proyectado
7	LNA	Longitud neurocraneana anterior	Glabela-Bregma[1]	Calibre Poech	Proyectado
8	ANA	Ancho neurocraneano anterior	Pterion-Pterion[1]	Ramas curvas	Directo
9	HNA	Altura neurocraneana anterior	Bregma-Vomerobasilar[2]	Ramas curvas	Directo
10	LNM	Longitud neurocraneana media	Bregma-Lambda[1]	Poech	Proyectado
11	ANM	Ancho neurocraneano medio	igual a AN	Ramas curvas	Directo
12	HNM	Altura neurocraneana media	Basion-Bregma[1]	Ramas curvas	Directo
13	LNP	Longitud neurocraneana posterior	Opistion-Opistocraneo[1]	Poech	Proyectado
14	ANP	Ancho neurocraneano posterior	Asterion-Asterion[1]	Ramas curvas	Directo

Tabla 3. (Continuación)

Número	Abreviatura	Nombre	Descripción*	Calibre	Método**
15	HNP	Altura neurocraneana posterior	Lambda-Opistion[1]	Poech	Proyectado
16	LOT	Longitud ótica	Borde timpánico inferior-punto medio del borde interno del hueso petroso[3]	Agujas	Directo
17	AOT	Ancho ótico	Ancho del meato auditivo externo[3]	Agujas	Directo
18	HOT	Altura ótica	Altura del meato auditivo externo[3]	Agujas	Directo
19	LO	Longitud óptica	Dacrion-foramen interesfenoidal[3]	Profundímetro	Directo
20	AO	Ancho óptico	Dacrion-Ectoconquio[1]	Vernier	Directo
21	HO	Altura óptica	Punto supraorbitario medio-punto infraorbitario medio[1]	Poech	Directo
22	LR	Longitud respiratoria	Subnasal-espina nasal posterior[1]	Ramas curvas	Directo
23	AR	Ancho respiratorio	Alar derecho-alar izquierdo[1]	Vernier	Directo
24	HR	Altura respiratoria	Nasion-subnasal[1]	Poech	Proyectado
25	LM	Longitud masticatoria	Borde inferior sincondrosis cigomática-borde posterior cavidad glenoidea[3]	Poech	Proyectado
26	AM	Ancho masticatorio	Borde anterior de ala mayor del esfenoides-punto inferior de sutura cigotemporal[3]	Agujas	Proyectado
27	HM	Altura masticatoria	Estefanion[4]-punto inferior de sutura cigotemporal[3]	Poech	Proyectado

Tabla 3. (Continuación)

Número	Abreviatura	Nombre	Descripción*	Calibre	Método**
28	LA	Longitud alveolar	Prostion-borde alveolar posterior[1]	Calibre Vernier	Directo
29	AA	Ancho alveolar	Ectomolar izquierdo-ectomolar derecho[1]	Vernier	Directo
30	HA	Altura alveolar	Profundidad palatina sagital a la altura del ectomolar[3]	Coordinado	Directo

* Ver Buikstra y Ubelaker (1994), Howells (1973), Knussman (1988), Pucciarelli (2008), Pucciarelli et al. (2010), y Steele y Bramblett (1988) para definiciones de landmarks y descripciones de medidas.

** Para las medidas proyectadas, el cráneo debe ser posicionado lateralmente en un cuadrado de 50x50 cm de cartón blanco, para alcanzar un paralelismo aceptable con el calibre y/o sus ramas. El posicionamiento debe ser realizado con cuidado, rotando el cráneo hasta alcanzar una equiparación entre los puntos auricular-infraorbitario (plano de Frankfurt). Anteriormente, la correcta ubicación anteroposterior y vertical del cráneo debía estar garantizada mediante la equiparación de los puntos prostion e inion con respecto al plano horizontal, y por la posición perpendicular de los primeros molares palatinos con respecto a este plano. El plano de Frankfurt puede ser realizado mediante la colocación de un hilo de nylon a no más de 1 cm por encima del cráneo y se mantiene paralelo a una de las líneas del cartón. El hilo debe ser quitado después de que se haya alcanzado la correcta ubicación y antes de comenzar la medición. Las mediciones directas pueden ser realizadas a partir del plano de Frankfurt. Se recomienda tomar todas las medidas proyectadas primero y luego todas las mediciones directas o viceversa.

[1]Buikstra y Ubelaker (1994), Howells (1973), y Steele y Bramblett (1988).

[2]El punto de interseccion entre el vomer y basioccipital en el plano medio sagital.

[3]Pucciarelli (2008) y Pucciarelli et al. (2010).

[4]El punto donde la linea superior del temporal se cruza con la sutura coronal (Steele y Bramblett, 1988).

región de donde proceden. Sin embargo, se debe notar que las muestras de las pampas argentinas presentan la mayor variación, encontrándose dispersas a lo largo de ambos ejes. Uno de los cráneos de Arroyo Seco 2 se agrupa con las muestras de Aguazuque y Checua, mientras que ambos cráneos de Arroyo del Moro se agrupan con las muestras de Camarones 14. Chocorí se encuentra asociado con las muestras de Lagoa Santa y Tequendama. Las otras muestras (Laguna de los Pampas, La Tigra y Necochea) se mantienen en los extremos, cercanas a la distribución de las muestras de Lagoa Santa.

Cuando se comparan las muestras tempranas y tardías de las pampas argentinas (Figura 3b) se puede apreciar que existen variaciones morfológicas a lo largo del primer eje de variación, que parecen relacionarse con la dimensión temporal. A lo largo del primer eje, las muestras tempranas se encuentran localizadas en el extremo positivo, mientras que las tardías se agrupan en el extremo negativo. El cráneo de Fontezuelas, con una cronología del Holoceno tardío, muestra una morfología similar a la de las muestras tempranas de las pampas. Las diferencias entre las muestras del Holoceno temprano y tardío de las llanuras pampeanas están en general, relacionadas con cambios en el ancho del cráneo, altura basion-bregma, longitud occipital y ancho esfenoideo-cigotemporal. Las muestras tardías presentan cráneos más anchos que las más tempranas a nivel del esqueleto facial y neurocraneo, pero no a nivel masticatorio. Por otro lado, las muestras tempranas se caracterizan por presentar esqueletos faciales angostos y bóvedas craneanas alargadas antero-posteriormente (Figura 2).

Los Modelos de Poblamiento de América Mirados desde las Pampas Argentinas

Los resultados obtenidos en este capítulo muestran que en las pampas argentinas, las muestras tardías (con excepción del cráneo Fontezuelas) se diferencian de las tempranas, confirmando el patrón de dos conjuntos de morfologías craneanas, que se corresponden con las muestras de cronologías tempranas y tardías observadas en estudios previos (Neves y Pucciarelli, 1991; Pucciarelli et al., 2010). La principal hipótesis o modelo formulado para explicar las diferencias morfológicas entre muestras tempranas y tardías es la hipótesis migratoria o de dos componentes biológicos, que sugiere que la variación biológica entre los grupos de Sudamérica es el resultado de dos oleadas migratorias sucesivas. De acuerdo a esta hipótesis, el primer componente (Paleoamericano *sensu* Neves y Pucciarelli, 1991) habría derivado de poblaciones Pleistocénicas del sudeste de Asia y se habría expandido hacia América hace alrededor de 13000 ^{14}C años AP; mientras que

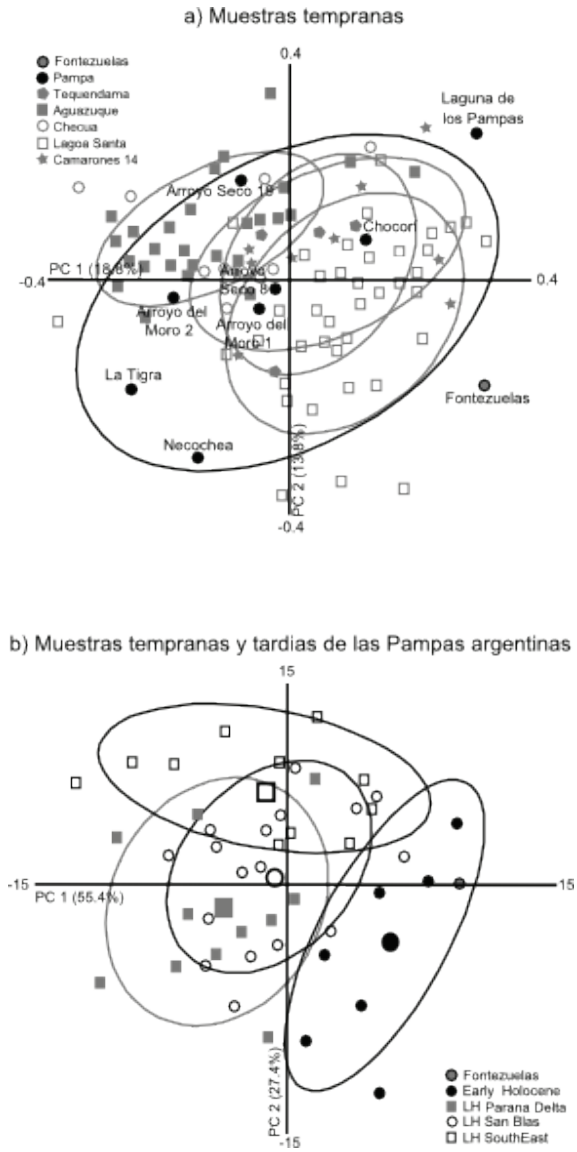

Figura 3. Análisis de Componentes Principales. Referencias: a) Todas las muestras tempranas (Fontezuelas fue incluido en este análisis porque fue ampliamente discutido en trabajos previos, pero nótese que está fechado en el Holoceno tardío), b) muestras tempranas y tardías de las Pampas argentinas. Los símbolos grandes representan la media de cada grupo.

el segundo componente (Amerindio *sensu* Neves y Pucciarelli, 1991) del cual deriva la mayoría de los grupos nativos americanos, corresponde a una migración procedente de una población del noreste de Asia, que habría ingresado a las Américas durante el Holoceno temprano (ca. 8000 ^{14}C años AP; Neves et al., 2003; Neves y Hubbe, 2005).

Cabe destacar que la variación morfológica que presenta el cráneo de Fontezuelas lo diferencia de las otras muestras del Holoceno tardío. A pesar de que tiene una cronología tardía (1985 ± 15 años ^{14}C AP; Politis y Bonomo, 2011) morfológicamente es similar a los cráneos del Holoceno temprano. Si bien constituye un caso aislado en este estudio, dicho patrón morfológico resulta de interés ya que ha sido observado en otras muestras de Pampa y Patagonia con fechados similares (e.g., Laguna del Juncal y Mata Molle; Gordón et al., 2013) y en otras regiones de América ha sido atribuido a la retención de características de las poblaciones del Holoceno temprano en poblaciones del Holoceno medio/tardío (e.g., Sabana de Bogotá, Colombia [Neves et al., 2007]; Baja California, México [Gonzalez-José et al., 2003]; Centro-Este de Brasil [Strauss et al., 2015] y Tierra del Fuego, Argentina [Gonzalez-José et al., 2001; ver discusión en Perez et al., 2007]).

Es importante destacar que cuando se comparan datos de ADNmt de muestras diacrónicas de las pampas (de 8000 a 400 ^{14}C años AP) incluso los individuos más tempranos que muestran rasgos atribuibles a cráneos Paleoamericanos (e.g., Arroyo Seco 2) presentan los mismos haplogrupos de ADNmt que las muestras tardías de morfologías Amerindias (Figueiro y Sans, 2007; Perez et al., 2009; Llamas et al., 2016). Por lo tanto, la explicación de las diferencias craneométricas entre las muestras tempranas y tardías, tanto en la región pampeana como en Sudamérica en general, necesita de más estudios y mayor discusión.

En el marco del modelo de la diversificación local, alternativo a los planteos efectuados por Neves y Pucciarelli, la cantidad y el patrón de variación morfológica de las poblaciones sudamericanas descriptas en este capítulo puede ser resultado de la acción de factores locales aleatorios (i.e., deriva génica) y no-aleatorios (e.g., selección y plasticidad; Powell y Neves, 1999; Perez et al., 2009). Particularmente, se ha sugerido que los factores no-aleatorios -tales como la selección direccional y plasticidad fenotípica- pueden haber jugado un rol importante en la evolución morfológica en Sudamérica; en particular considerando la correspondencia entre morfología craneofacial y variables ecológicas, que han sido observadas previamente (Perez y Monteiro, 2009; Perez et al., 2011; Menéndez et al., 2014). La importancia de factores aleatorios y no-aleatorios locales para explicar la diferenciación morfológica de las poblaciones sudamericanas

debe ser considerada con detenimiento teniendo en cuenta el pequeño tamaño poblacional, el poblamiento rápido y la gran diversidad ecológica del continente (Powell y Neves, 1999; Moraga et al., 2005; Fagundes et al., 2008; Perez et al., 2009).

De esta discusión se desprende que debido a la importancia que podría tener la plasticidad y otros factores locales en la divergencia morfológica, usar sólo análisis morfométricos craneanos resulta insuficiente para apoyar las hipótesis de que las diferencias morfológicas entre muestras americanas tempranas y tardías están relacionadas con procesos migratorios o el modelo de los dos componentes biológicos. En este sentido, si bien actualmente la mayoría de los estudios moleculares sugieren que todas las poblaciones sudamericanas habrían descendido de una misma población ancestral y por tanto, las diferencias morfológicas son el resultado de procesos evolutivos locales (Merriwether et al., 1995; Schurr, 2004; Perego et al., 2009; Perez et al., 2009; Reich et al., 2012; de Azevedo et al., 2015; Raghavan et al., 2015; Scott et al., 2016), algunos resultados aislados le dan un soporte relativo al modelo de los dos componentes biológicos (Skoglund et al., 2015). Por lo tanto, aunque la evidencia craneométrica es muy importante para comprender el poblamiento humano y la diversificación en América, estudios y modelos futuros sobre el poblamiento americano basados en este tipo de evidencias deben incorporar mayor cantidad de datos moleculares, morfológicos y arqueológicos en conjunto.

Conclusión

Los resultados de este capítulo muestran que las diferencias morfométricas en el cráneo entre muestras del Holoceno temprano y tardío son amplias en las llanuras pampeanas. Asimismo, las muestras del Holoceno temprano presentan mayor dispersión y por ende mayor variación que las tardías. Estos resultados están en línea con los obtenidos en los últimos años por Pucciarelli y colaboradores (Pucciarelli et al., 2010; Menéndez et al., 2015) donde se demostró que la evolución craneofacial de las poblaciones de Sudamérica tienen una mayor complejidad que la sugerida por los trabajos de la década de 1990. Además, muestran la necesidad de incorporar otros tipos de datos biológicos y arqueológicos en la discusión acerca del origen y evolución de las poblaciones americanas.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la Sra. María Cristina Muñe, Técnica del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)

por su valiosa colaboración en este trabajo. También al personal de las instituciones de América y Europa por permitir el acceso a las colecciones de esqueletos humanos bajo su custodia. A Diego Gobbo (División Arqueología, FCNyM, UNLP) por su ayuda con el mapa de la Figura 1. Parte del presente trabajo fue realizado en el marco del proyecto "Arqueología de ambientes acuáticos del Centro-este argentino" (UNLP Código 11/N770).

Literatura Citada

Ameghino F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Buenos Aires: Jacobo Peuser.

Ameghino F. 1909. Le *Diprothomo platenses*. Un precurseur de l´homme du pliocène inférieur de Buenos Aires. Anales Mus Nac Hist Nat Buenos Aires 19 (XII):107-209.

Ameghino F. 1910a. La industria lítica del *Homo Pampaeus*, procedente de la región litoral de Mar del Plata a Necochea. Buenos Aires: Actas del XVII Congreso Científico Internacional Americano. p 143-146.

Ameghino F. 1910b. Descubrimiento de dos esqueletos humanos fósiles en el pampeano inferior del Moro. Buenos Aires: Actas del XVII Congreso Científico Internacional Americano. p 10-25.

Battaglia V, Grugni V, Perego UA, Angerhofer N, Gomez-Palmieri JE, Woodward SR, Achilli A, Myres N, Torroni A, Semino O. 2013. The first peopling of South America: New evidence from Y-chromosome haplogroup Q. PLOS ONE 8(8):e71390.

Blanco JM. 1916. La evolución antropológica y Ameghino. Buenos Aires: Conferencias.

Bonatto SL, Salzano FM. 1997. A single and early migration for the people of the Americas supported by mitochondrial DNA sequence data. Proc Natl Acad Sci 94(5):1866-1871.

Bonomo M. 2002. El Hombre Fósil de Miramar. Intersecciones 2:69-85.

Bonomo M, Scabuzzo C, Leon C. 2013. Cronología y dieta en la costa atlántica pampeana. Intersecciones 14:5-18.

Buikstra JE, Ubelaker DH. 1994. Standards for data collection from human skeletal remains. Research Series, N° 44. Fayetteville: Arkansas Archaeological Survey.

de Azevedo S, Quinto-Sanchez M, Paschetta C, Gonzalez-José R. 2015. The first human settlement of the New World: A closer look at craniofacial variation and evolution of early and late Holocene Native American groups. Quatern Int. En prensa. http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2015.11.012

de Saint Pierre M, Bravi CM, Motti JMB, Fuku N, Tanaka M, Llop E, Bonatto SL, Moraga M. 2012. An alternative model for the early peopling of Southern South America revealed by analyses of three mitochondrial DNA haplogroups. PLOS ONE 7(9):e43486. doi:10.1371/journal.pone.0043486

Castellanos A. 1937. Ameghino y la antigüedad del hombre sudamericano. Publicación 2:47-163.

Cornero S, Neves W, Rivero D. 2014. Nuevos aportes a la cronología de las ocupaciones tempranas en las sierras de Córdoba. La Gruta de Candonga (Córdoba, Argentina). Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología 39(1):285-292.

Fagundes NJR, Kanitz R, Eckert R, Valls ACS, Bogo MR, Salzano FM, Smith DG, Silva-Jr WA, Zago MA, Ribeiro-dos-Santos AK, Santos SEB, Petzl-Erler ML, Bonatto SL. 2008. Mitochondrial population genomics supports a single pre-clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas. Am J Hum Genet 82:583-592.

Figueiro G, Sans M. 2007. Primeros resultados del análisis de ADN mitocondrial del sitio Arroyo Seco 2, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Rev Arg Antrop Biol 9(1):78.

Goebel T, Waters MR, O'Rourke DH. 2008. The Late Pleistocene dispersal of modern humans in the Americas. Science 319:1497-1502.

González-José R, Dahinten SL, Luis MA, Hernández M, Pucciarelli HM. 2001. Craniometric variation and the settlement of the Americas: Testing hypotheses by means of R matrix and matrix permutation tests. Am J Phys Anthropol 116:154-166.

González-José R, González-Martín A, Hernández M, Pucciarelli HM, Sardi M, Alfonso Rosales A, Van der Molen S. 2003. Craniometric evidence for Palaeoamerican survival in Baja California. Nature 425:62-65.

Gordon F, Béguelin M, Vázquez RC, Cobos VA, Pucciarelli HM, Bernal V. 2013. El "Hombre Fósil de Mata Molle" (Neuquén, Argentina): Cronología y variación craneofacial en el contexto de las poblaciones de Patagonia y Sudamérica. Rev Arg Antrop Biol 15:77-89.

Hrdlička A. 1912. Early man in South America. Washington D.C.: Smithsonian Institution. Bureau of American Ethnology. Bulletin 52.

Howells WW. 1973. Cranial variation in man: A study by multivariate analysis of patterns of difference among recent human populations. Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology. Cambridge: Peabody Museum.

Hubbe M, Strauss A, Hubbe A, Neves WA. 2015. Early South Americans cranial morphological variation and the origin of american biological diversity. PlOS ONE 10(10):e0138090.

Jungers WL, Falsetti AB, Wall CE. 1995. Shape, relative size, and size-adjustments in morphometrics. Yrbk Phys Anthropol 38:137-161.

Knussman R. 1988. Somatometrie. En: Knussman R, Schwidetzky I, Jurgens HW, Ziegelmayer G, editores. Anthropologie. 1 Teil. Sttugart: Gustav Fischer Verlag. p 232-285.

Llamas B, Fehren-Schmitz L, Valverde G, Soubrier J, Mallick S, Rohland N, Nordenfelt S, Valdiosera C, Richards SM, Rohrlach A, Barreto Romero MI, Flores Espinoza I, Tomasto Cagigao E, Watson Jiménez L, Makowski K, Leboreiro Reyna IS, Mansilla Lory J, Ballivián Torrez JA, Rivera MA, Burger RL, Ceruti MC, Reinhard J, Wells RS, Politis G, Santoro CM, Standen VG, Smith C, Reich D, Ho SYW, Cooper A, Haak W. 2016. Ancient mitochondrial DNA provides high-resolution time scale of the peopling of the Americas. Sci Adv 2(4):e1501385.

Lund PW. 1842. Carta escripta de Lagoa Santa ao senhor Primeiro Secretário do Instituto. Revista do Instituto Histórico e Geográfico Brasileiro 4:30-87.

Meltzer DJ. 2009. First peoples in a new world: Colonizing ice age America. California: University of California Press Foundation.

Menéndez LP, Bernal V, Novellino P, Perez SI. 2014. Effect of bite force and diet composition on craniofacial diversification of Southern South American human populations. Am J Phys Anthropol 155(1):114-127.

Menéndez LP, Perez SI, Pucciarelli HM, Bonomo M, Messineo PG, Gonzalez ME, Politis GG. 2015. Argentinean Pampas early human remains, cranial variation in South America and the American peopling. PaleoAmerica 1(3):251-265.

Merriwether DA, Rothhammer F, Ferrell RE. 1995. Distribution of the four founding lineage haplotypes in native americans suggests a single wave of migration for the New World. Am J Phys Anthropol 98:411-430.

Moraga M, Santoro CM, Standen VG, Carvallo P, Rothhammer F. 2005. Microevolution in prehistoric Andean populations: Chronologic mtDNA variation in the desert valleys of northern Chile. Am J Phys Anthropol 127(2):170-181.

Moss ML, Young RW. 1960. A functional approach to craniology. Am J Phys Anthropol 18:281-292.

Neves WA, Pucciarelli HM. 1989. Extra-continental biological relationships of early South American human remains: A multivariate analysis. Ciencia e Cultura 41:566-575.

Neves WA, Pucciarelli H. 1991. Morphological affinities of the first Americans: An exploratory analysis based of the early South American human remains. J Hum Evol 21:261-273.

Neves WA, Prous A, González-José R, Kipnis R, Powell J. 2003. Early Holocene human skeletal remains from Santana do Riacho, Brazil: Implications for the settlement of the New World. J Hum Evol 45:759-782.

Neves WA, Hubbe M. 2005. Cranial morphology of early Americans from Lagoa Santa. Brazil: Implications for the settlement of the New World. Proc Natl Acad Sci 102:18309-18318.

Neves WA, Hubbe M, Correal G. 2007. Human skeletal remains from sabana de Bogotá, Colombia: A case of Paleoamerican morphology late survival in South America? Am J Phys Anthropol 133:1080-1098.

Perego UA, Achilli A, Angerhofer N, Accetturo M, Pala M, Olivieri A, Kashani BH, Ritchie KH, Scozzari R, Kong QP, Myres NM, Salas A, Semino O, Bandelt HJ, Woodward SR, Torroni A. 2009. Distinctive Paleo-Indian migration routes from Beringia marked by two rare mtDNA haplogroups. Current Biology 19:1-8.

Perez SI, Monteiro LR. 2009. Non-random factors in modern human morphological diversification: A study of craniofacial variation in southern South American populations. Evolution 63:978-993.

Perez SI, Bernal V, Gonzalez PN. 2007. Morphological differentiation of aboriginal human populations from Tierra del Fuego (Patagonia): Implications for South American peopling. Am J Phys Anthropol 133:1067-1079.

Perez SI, Bernal V, Gonzalez PN, Sardi M, Politis GG. 2009. Discrepancy between cranial and DNA data of early Americans: Implications for American peopling. PLOS ONE 4(5), e5746. doi:101371/journal.pone.0005746.

Perez SI, Lema V, Diniz-Filho JAF, Bernal V, Gonzalez PN, Gobbo D, Pucciarelli HM. 2011. The role of diet and temperature in shaping cranial diversification of South American human populations: An approach based on spatial regression and divergence rate tests. J Biogeogr 38(1):148-163.

Politis GG, Bonomo M. 2011. Nuevos datos sobre el "Hombre Fósil" de Ameghino. Publicación Especial Asociación Paleontológica Argentina 12:101-135.

Politis GG, Barrientos G, Stafford TW. 2011. Revisiting Ameghino: new ^{14}C dates from ancient human skeletons from the argentine pampas. En: Vialou D, editor. Peuplements et préhistorie en Amériques. Paris: Editions du Comité des Travaux Historiques et Scientifiques. p 43-53.

Politis GG, Messineo PG, González ME, Álvarez MC, Favier Dubois C. 2012. Primeros resultados de las investigaciones en el sitio Laguna de Las Pampas (partido de Lincoln, provincia de Buenos Aires). Relaciones XXXVII (2):463-472.

Politis GG, Barrientos G, Scabuzzo C. 2014. Los entierros humanos de Arroyo Seco 2. En: Politis GG, Gutiérrez MA, Scabuzzo C, editores. Estado actual de las investigaciones en el sitio arqueológico Arroyo Seco 2. Serie Monográfica N°5. Tandil: Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires. p 329-369.

Powell JF, Neves WA. 1999. Craniofacial morphology of the first Americans: Pattern and process in the peopling of the New World. Yrbk Phys Anthropol 42:153-188.

Pucciarelli HM. 2008. Evolución y diversificación biológica humana desde la perspectiva craneofuncional. México: Universidad Autónoma de México. Instituto de Investigaciones Antropológicas. ENAH.

Pucciarelli HM, Perez SI, Politis GG. 2010. Early Holocene human remains from the Argentinean pampas: Additional evidence for distinctive cranial morphology of early south americans. Am J Phys Anthropol 143(2):298-305.

Raghavan M, Steinrücken M, Harris K, Schiffels S, Rasmussen S, DeGiorgio M, Albrechtsen A, Valdiosera C, Ávila-Arcos MC, Malaspinas AS, Eriksson A, Moltke I, Metspalu M, Homburger JR, Wall J, Cornejo OE, Moreno-Mayar JV, Korneliussen TS, Pierre T, Rasmussen M, Campos PF, Damgaard PB, Allentoft ME, Lindo J, Metspalu E, Rodríguez-Varela R, Mansilla J, Henrickson C, Seguin-Orlando A, Malmström H, Stafford Jr. T, Shringarpure SS, Moreno-Estrada A, Karmin M, Tambets K, Bergström A, Xue Y, Warmuth V, Friend AD, Singarayer J, Valdes P, Balloux F, Leboreiro I, Vera JL, Rangel-Villalobos H, Pettener D, Luiselli D, Davis LG, Heyer E, Zollikofer CPE, Ponce de León MS, Smith CI, Grimes V, Pike KA, Deal M, Fuller BT, Arriaza B, Standen V, Luz MF, Ricaut F, Guidon N, Osipova L, Voevoda MI, Posukh OL, Balanovsky O, Lavryashina M, Bogunov Y, Khusnutdinova E, Gubina M, Balanovska E, Fedorova S, Litvinov S, Malyarchuk B, Derenko M, Mosher MJ, Archer D, Cybulski J, Petzelt B,

Mitchell J, Worl R, Norman PJ, Parham P, Kemp BM, Kivisild T, Tyler-Smith C, Sandhu MS, Crawford M, Villems R, Smith DG, Waters MR, Goebel T, Johnson JR, Malhi RS, Jakobsson M, Meltzer DJ, Manica A, Durbin R, Bustamante CD, Song YS, Nielsen R, Willerslev E. 2015. Genomic evidence for the Pleistocene and recent population history of native americans. Science 349(6250). DOI:10.1126/science.aab3884

Reich D, Patterson N, Campbell D, Tandon A, Mazieres S, Ray N, Parra MV, Rojas W, Duque C, Mesa N, García LF, Triana O, Blair S, Maestre A, Dib JC, Bravi CM, Bailliet G, Corach D, Hünemeier T, Bortolini MC, Salzano FM, Petzl-Erler ML, Acuña-Alonzo V, Aguilar-Salinas C, Canizales-Quinteros S, Tusié-Luna T, Riba L, Rodríguez-Cruz M, Lopez-Alarcón M, Coral-Vazquez R, Canto-Cetina T, Silva-Zolezzi I, Fernandez-Lopez JC, Contreras AV, Jimenez-Sanchez G, Gómez-Vázquez MJ, Molina J, Carracedo A, Salas A, Gallo C, Poletti G, Witonsky DB, Alkorta-Aranburu G, Sukernik RI, Osipova LS, Fedorova A, Vasquez R, Villena M, Moreau C, Barrantes R, Pauls D, Excoffier L, Bedoya G, Rothhammer F, Dugoujon JM, Larrouy G, Klitz W, Labuda D, Kidd J, Kidd K, Di Rienzo A, Freimer NB, Price AL, Ruiz-Linares A. 2012. Reconstructing native American population history. Nature 488:370-374.

Rusconi C. 1959 Acerca del hombre fósil argentino y sus relaciones con las faunas extinguidas. Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza XII:13-113.

Schafer JL, Olsen MK. 1998. Multiple imputation for multivariate missing-data problems: A data analyst‘s perspective. Multivar Behav Res 33:545-571.

Schurr TG. 2004. The peopling of the New World: Perspectives from molecular anthropology. Annu Rev Anthropol 33:551-583.

Scott GR, Schmitz K, Heim KN, Paul KS, Schomberg R, Pilloud MA. 2016. Sinodonty, sundadonty, and the Beringian standstill model: Issues of timing and migrations into the New World. Quatern Int. En prensa. http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2016.04.027.

Skoglund P, Mallick S, Bortolini MC, Chennagiri N, Hünemeier T, Petzl-Erler ML, Salzano FM, Patterson N, Reich D. 2015. Genetic evidence for two founding populations of the Americas. Nature 525:104-108.

Steele DG, Bramblett CA. 1988. The anatomy and biology of the human skeleton. College Station: Texas A&M University Press.

Strauss A, Hubbe M, Neves WA, Bernardo DV, Atuí JPV. 2015. The cranial morphology of the Botocudo Indians, Brazil. Am J Phys Anthropol 157:202-216.

Turner II CG. 1983. Dental evidence for the peopling of the Americas. En: Shutler R Jr, editor. Early man in the new world. Beverly Hills: Sage Publications. p 147-157.

CAPÍTULO 8

Variación Morfológica en Hokkaido. Un Estudio Craneofuncional

Marina Laura Sardi[1]*, Marisol Anzelmo[1], Fernando Ramírez Rozzi[2]

Cranial differentiation is an indicator of relationships between populations and between populations and their environment. For instance, populations that inhabit cold climates show a particular nasal morphology that favors warming and moisturizing of the inspired air, while populations that consume diets with different consistencies show variation in masticatory structures. Hokkaido registers human occupation since the Pleistocene. After the postglacial and up to 4.300 BP the climate was quite warm; followed by a much colder period. Hokkaido was inhabited by Jomon hunter-gatherers-fishers. Their descendants, Ainu people, continued the same subsistence pattern but adding some seasonal agriculture. The purpose of this study is to compare cranial morphology of Jomon and Ainu, through the craniofunctional method, in order to verify if groups vary as a consequence of directional forces. We registered landmarks and applied geometric-morphometrics and estimated measurements and indices in neural, facial, masticatory and nasal indices. The main differentiation of Ainu occurred by a change in the nasal shape, without changes in size, and a reduction in masticatory volume, mainly in width. The pattern obtained fits with predictions: aborigines of Hokkaido evolved during the last five millennia under climatic stress and with less masticatory stress.

El estudio de la diferenciación craneana entre poblaciones humanas constituye un modo de conocer la historia poblacional (Relethford, 2004) debido a que presenta un importante componente genético. Consistentemente, el patrón de diferenciación basado en datos craneométricos se corresponde con el basado en marcadores genéticos (Relethford, 2004; Hubbe et al., 2009). Sin embargo, numerosos rasgos de variación craneana

[1]División Antropología. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. CONICET. Argentina
[2]UPR 2147 Centre National de la Recherche Scientifique. Paris. Francia
**Correspondencia: División Antropología. Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n. 1900 La Plata. Argentina. msardi@fcnym.unlp.edu.ar*
Financiamiento: Proyecto de Incentivos N788. Universidad Nacional de La Plata

se han asociado a factores ambientales, tales como algunas variables del clima y la alimentación.

Desde su dispersión fuera de África, las poblaciones humanas ocuparon diferentes ambientes y divergieron progresivamente a través de deriva y flujo génicos, pero en sus interacciones con cada ecosistema fue necesario realizar ajustes culturales, fisiológicos o genéticos que también resultaron en variación fenotípica y cuyo resultado se conoce como adaptación. En dichos procesos parte de la diferenciación es no heredable y se produce regularmente por la plasticidad de los mecanismos de desarrollo; en cambio aquella parte de la variación que es heredable se asocia con la selección natural.

La especie humana evolucionó en un clima tropical y hacia el Pleistoceno final ocupó regiones frías de Europa y Asia. Para habitar un clima frío es necesario desarrollar mecanismos culturales y biológicos para mantener el balance térmico corporal. Esto se logra a través de las tasas metabólicas, la circulación sanguínea, la forma corporal, etc. La morfología nasal también se considera influida por el clima. Dado que las mucosas pulmonares son sensibles a la calidad del aire inspirado y parte del acondicionamiento en calor y humedad ocurre en la cavidad nasal, si ésta presenta mayor superficie por unidad de volumen entonces aumentará el calentamiento y la humidificación del aire. Esto se lograría por ejemplo aumentando la superficie de los cornetes o la profundidad de la cavidad nasal para incrementar el tiempo de contacto entre aire y mucosa (Noback et al., 2011). Los estudios clásicos han evaluado esta problemática comparando el índice nasal (ancho/altura) y se ha observado una correlación fuerte respecto de variables climáticas, como temperatura y humedad (Franciscus y Long, 1991; Hubbe et al., 2009) donde las poblaciones que habitan climas fríos presentan menor índice. Se ha propuesto también que las poblaciones de climas fríos presentan mayor índice cefálico (ancho neural/longitud neural) -particularmente por aumento en el ancho (Beals et al., 1984)- y cráneo de mayor tamaño (Beals et al., 1984) como consecuencia del mayor tamaño corporal explicado por la regla de Bergmann (Fukase et al., 2012).

Otros factores que producen diferenciación craneana en la especie humana se relacionan con la consistencia y el contenido nutricional de la dieta. La consistencia se asocia con las fuerzas masticatorias, que regulan la osteogénesis y los patrones de remodelación. Estudios experimentales sugieren que la masticación de dietas blandas reduce el espesor óseo, el tamaño de los arcos maxilares, arcos cigomáticos y estructuras masticatorias posteriores del cráneo (Lieberman et al., 2004). Similares resultados se observaron en poblaciones humanas con la transición del modo de vida

cazador-recolector al agricultor (Sardi et al., 2004, 2006; Larsen, 2015) ya que el desarrollo de tecnologías para procesar y cocinar alimentos permitió consumir dietas más blandas. El contenido nutricional afecta la morfología craneana en el tamaño absoluto y relativo de diversas estructuras (Pucciarelli, 1981).

Si bien los estudios de diversidad craneofacial humana han permitido realizar inferencias acerca de la variación temporal en una región, de la diversidad geográfica y de las relaciones de parentesco entre poblaciones, para evaluar la acción de factores específicos se requiere de una aproximación metodológica adecuada para captar la variación y basada en un marco teórico que permita la formulación de hipótesis. Se requiere además realizar un estudio experimental o bien un estudio observacional con conocimiento previo sobre la variación genética y ambiental.

Los estudios multivariados de numerosas estructuras craneanas son adecuados para inferir la historia poblacional y la proximidad genética dado que los efectos de la variación ambiental sobre la morfología, ocurridos por selección o plasticidad, quedarían anulados entre sí (Relethford, 2004). En cambio, la comparación de estructuras craneanas específicas, incluyendo poblaciones en escalas globales o micro-regionales, ha permitido inferir la acción de factores ambientales.

Craneología Funcional

El método craneofuncional, propuesto por Héctor Pucciarelli, resulta adecuado para cumplir múltiples propósitos de la investigación basada en la morfología. Permite dilucidar cuestiones sobre historia poblacional, adaptaciones, ontogenia e integración.

Dicho método se sustenta en la Hipótesis de la Matriz Funcional, desarrollada por Moss e Young (1960) y propuesta como alternativa al paradigma genético sobre el crecimiento craneano ya que la Hipótesis Funcional plantea que la regulación del crecimiento óseo no resulta de su propio potencial intrínseco sino de respuestas a demandas primarias de los tejidos no esqueletarios, órganos y espacios funcionales que llevan a cabo las funciones de la cabeza y cuello. O sea que la forma del cráneo está en relación con sus funciones primarias de sostén y protección de los tejidos blandos, órganos y cavidades con las que se relacionan. Cada función se lleva a cabo por un componente craneano funcional, formado por dos elementos. La *matriz funcional*, por un lado, comprende los tejidos blandos y espacios necesarios para desarrollar una función. La *unidad esqueletaria*, por otro lado, involucra los tejidos que aseguran protección biomecánica y soporte a la matriz funcional (hueso, tendones, etc.).

En su versión original el método asume que el cráneo está compuesto por dos componentes mayores: neurocráneo y cara; cada uno de ellos conformado por cuatro componentes menores: anteroneural, meso-neural, posteroneural y ótico, para el primero; óptico, respiratorio o nasal, masticatorio y alveolar, para la segunda. Sin embargo, esta división no debe ser limitante siempre que se delimiten componentes con algún criterio biológico. Aquí radica su potencial heurístico y su contribución a la formulación de hipótesis. El método craneofuncional permite interpretar la variación registrada sobre el esqueleto en términos de la dinámica de los tejidos; es decir, considerar factores epigenéticos, que además pueden modificarse por el ambiente (celular, tisular, del individuo o población).

Este método presenta numerosas propiedades (Pucciarelli, 2008) tales como el registro tridimensional de los componentes, la ortogonalidad y uniformidad de las mediciones y su especificidad, dado que se miden regiones específicas delimitadas por diferentes tejidos y variables patrones de crecimiento y desarrollo. Estas propiedades son superadoras respecto de sistemas de mediciones como las desarrolladas en la Convención de Mónaco.

Las Poblaciones Aborígenes de Hokkaido

El archipiélago de Japón registra ocupación humana desde hace 20000 años. A partir del 13000 AP comienza el período denominado Jomon, que se extendió hasta el 2300 AP (Hanihara e Ishida, 2009). Este período se caracteriza por grupos cazadores-recolectores y pescadores, que fabricaron un tipo característico de cerámica.

Diversos estudios de morfología craneana y dental indican que los ancestros de las poblaciones Jomon evolucionaron en el sudeste asiático debido a la similitud con poblaciones de este lugar y de Polinesia y Micronesia (Brace et al., 1989) (Figura 1). Otros estudios genéticos apoyan un origen de los ancestros Jomon en la región norte-centro de Asia (Hanihara e Ishida, 2009).

Hacia el 2300 AP, Honshu fue colonizado por los agricultores Yayoi, llegados desde el continente y se produjo un reemplazo poblacional con mestizaje. En cambio, la isla más septentrional de Japón, Hokkaido, no recibió migrantes Yayoi, por lo que hubo continuidad poblacional desde el Pleistoceno tardío hasta el presente. En Hokkaido, el período Jomon se extendió desde el 13000 al 2300 AP, seguido de los períodos epi-Jomon y Satsumon del 2300 al 700 AP. Hacia el 700 AP aparecieron los modernos Ainus que habitan actualmente la isla.

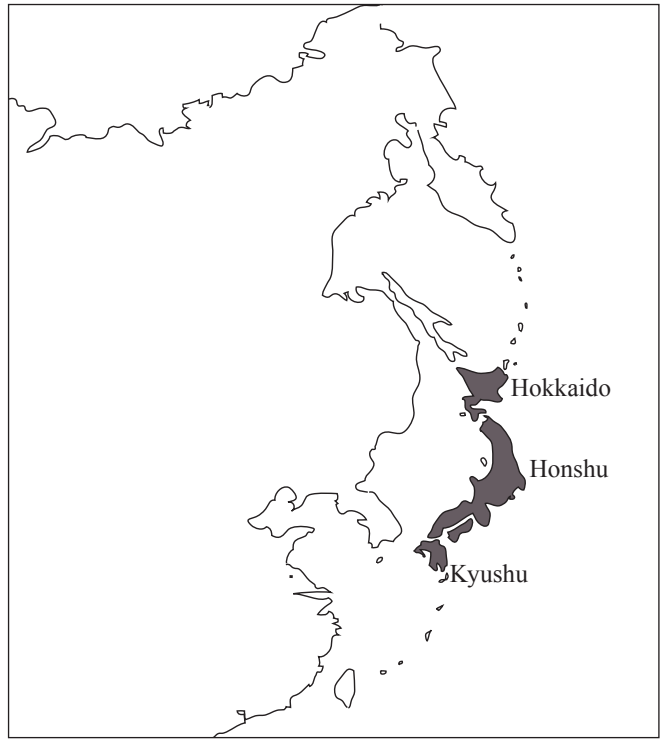

Figura 1. Archipiélago japonés.

Se acepta que los Ainu descienden de los grupos Jomon según evidencia genética y morfológica que expresa similitud entre las poblaciones prehistóricas y actuales de Hokkaido (Temple et al., 2008). Es probable también que se hayan mestizado con grupos siberianos del río Amur (Hanihara et al., 2008). Los Ainu continuaron con el modo de vida cazador-recolector-pescador al menos hasta el siglo XIX, basado principalmente en recursos marinos con variables cantidades de consumo de plantas (Temple, 2007; Hoover y Williams, 2016). Crawford y Bleed (1998) en tanto, reportan datos sobre la práctica estacional de la agricultura.

El sudeste de Asia, en donde evolucionaron los ancestros de Jomon, se ha caracterizado por un ambiente tropical húmedo a lo largo del Pleistoceno final y de todo el Holoceno (Temple et al., 2008). Japón presentaba hacia el Pleistoceno final un ecosistema de taiga. Los primeros pobladores Jomon se asentaron en un medioambiente de condiciones más frías que las de su origen. El último máximo glacial terminó hace 10000 años, seguido de un calentamiento postglacial hasta el 4300 AP, según evidencia

paleoambiental y arqueológica y luego de un enfriamiento, lo que condujo a una reducción en los recursos vegetales para el consumo (Temple, 2007). Hokkaido presenta actualmente un ambiente subártico.

Objetivo y Expectativas

Se evalúa la variación craneofacial entre grupos Jomon y Ainu; en particular, en los componentes mayores -neurocráneo y cara- y en los componentes nasal y masticatorio. Se puso a prueba la hipótesis nula que indica que la morfología craneofacial expresa la historia poblacional y por lo tanto, la variación entre ambos grupos es no significativa.

Si la hipótesis es rechazada, la diferenciación puede atribuirse a factores climáticos dado que los datos paleoambientales sustentan la existencia de un enfriamiento en el clima en los últimos 4000 años. Se espera que los Ainu difieran en rasgos relacionados a la termorregulación por habitar durante numerosas generaciones en un clima más frío: mayor tamaño neural y facial (Beals et al., 1984; Fukase et al., 2012) y mayor índice neural (Beals et al., 1984); mayor altura y longitud nasales, menor ancho nasal, menor índice nasal (Franciscus y Long, 1991; Noback et al., 2011) y mayor volumen nasal asociado al mayor tamaño general (Fukase et al., 2012). No se realizan expectativas respecto de la variación masticatoria dado que, por un lado, se esperaría reducción de tamaño como ha ocurrido en poblaciones más recientes y que han adoptado la agricultura (Crawford y Bleed, 1998) pero por otro, se espera que las dimensiones masticatorias hayan aumentado de tamaño en asociación con un aumento craneano y corporal (Beals et al., 1984). En ausencia de una fuerza direccional, la variación será no significativa o bien será significativa, pero diferente a lo predicho.

Evaluación de la Morfología

Los cráneos de origen Jomon (n=103) comprenden los períodos Temprano-Medio (hasta 4300 AP) y Tardío-Final (4300-2300 AP). Proceden de todo el archipiélago japonés y se analizan conjuntamente asumiendo cierta continuidad poblacional entre todos los grupos Jomon (Fukase et al., 2012). Los individuos Ainu (n=137) proceden de Hokkaido. Ambas muestras están depositadas en el University Museum de Tokio y en la Sapporo Medical University (Japón).

Se registraron 28 *landmarks* sobre el lado izquierdo de la bóveda, la base craneana y la cara con Microscribe (Figura 2). Dado que Jomon presenta numerosos datos faltantes especialmente en la base de cráneo, se analizaron separadamente la bóveda y la cara, evitando individuos con menor grado de completitud.

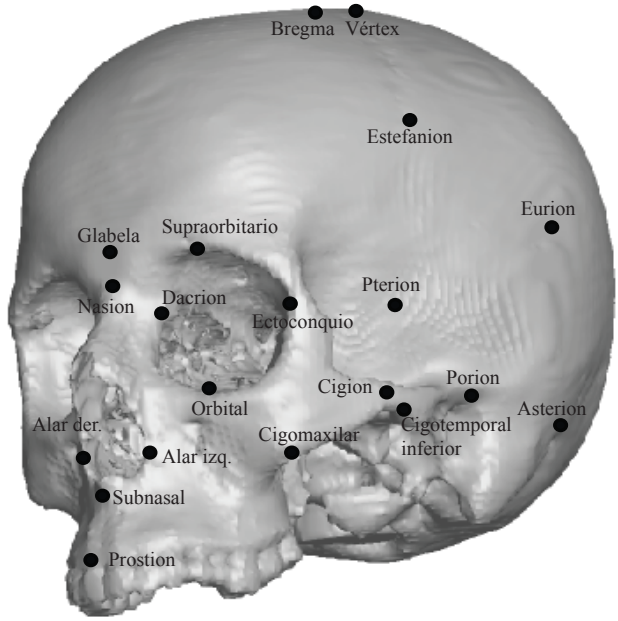

Figura 2. *Landmarks* registrados. En las normas posterior y basilar se registraron además: Opistocráneo, Lambda, Glenoideo Posterior: punto más posterior de la cavidad glenoidea, Basion, Hormion y Espina Nasal Posterior, Cigotemporal Inferior: punto más inferior de la sutura cigotemporal, Esfenotemporal: punto más externo del surco localizado delante de la cresta esfenotemporal.

Sobre las coordenadas tridimensionales de *landmarks* se realizó la transformación Procrustes (AGP) para eliminar las diferencias debidas a rotación, traslación, reflexión y escalamiento. Luego, las configuraciones de *landmarks* se analizaron mediante Análisis de Componentes Principales (ACP) para conocer la variación en forma.

Con algunos *landmarks* se calcularon medidas lineales a fin de evaluar la variación en componentes específicos (e.g. neurocraneanas, faciales, respiratorias y masticatorias) que se asumen influidas por factores ambientales (Tabla 1). Con las medidas se calcularon índices volumétricos, dados por la media geométrica, que son estimadores del tamaño de cada componente (Sardi et al., 2004, 2006). En los componentes neural y nasal se compararon índices bidimensionales sugeridos por la literatura (Beals et al., 1984; Franciscus y Long, 1991).

La igualdad de promedios de las muestras se evaluó mediante pruebas bilaterales *t* de Student, luego de comprobada la normalidad de las distribuciones. Dado que Jomon involucra un mayor período temporal y

Tabla 1. Estadística descriptiva y pruebas de hipótesis (*t* de Student) para las distancias, volúmenes e índices bidimensionales de los componentes neural, facial, masticatorio y nasal o respiratorio. Las medidas constituyen proyecciones ortogonales. La columna Expectativa representa la diferenciación esperada de Ainu respecto de Jomon según la evidencia previa, mencionada en Objetivos y Expectativas

		Expectativa	Jomon		Ainu		
Ainu vs Jomon							
longitud neural	Nasion-Opistocráneo	>	97	177.0 ± 7.0	130	182.7 ± 8.1	-5.51**
ancho neural	Eurion-Bregma		100	67.8 ± 4.5	135	66.9 ± 3.4	1.64
altura neural	Basion-Vértex	>	68	137.1 ± 5.4	134	138.8 ± 7.0	-1.85
volumen neural	$\sqrt[3]{}$(longitud x ancho x altura)	>	64	112.9 ± 5.4	129	113.8 ± 4.2	-1.10
índice neural	ancho neural / longitud neural		66	38.3 ± 2.5	134	36.7 ± 2.1	5.03**
longitud facial	Prostion-Hormion		28	68.7 ± 7.0	129	66.4 ± 5.2	1.35
ancho facial	Cigion-Hormion		73	70.1 ± 4.5	123	68.2 ± 4.3	2.92**
altura facial	Nasion-Prostion	>	85	65.3 ± 5.4	129	66.4 ± 5.2	-1.43
volumen facial	$\sqrt[3]{}$(longitud x ancho x altura)		26	64.2 ± 3.4	116	64.5 ± 3.2	-0.52
longitud masticatoria	Cigomaxilar- Glenoideo posterior		94	64.2 ± 5.1	133	64.4 ± 4.0	-0.41
ancho masticatorio	Esfenotemporal-Cigotemporal inferior		53	29.5 ± 2.6	116	27.4 ± 2.4	5.09**
altura masticatoria	Estefanion-Cigotemporal inferior		78	100.7 ± 5.7	125	103.5 ± 6.5	-3.13**
volumen masticatorio	$\sqrt[3]{}$(longitud x ancho x altura)		51	57.7 ± 3.0	115	56.7 ± 2.8	1.98*
longitud nasal	Subnasal-Espina nasal posterior	>	52	48.5 ± 3.4	119	50.6 ± 4.6	-3.21**
ancho nasal	Alar derecho-Alar izquierdo	<	83	25.4 ± 2.0	131	25.0 ± 2.1	1.46
altura nasal	Nasion-Subnasal	>	84	50.7 ± 3.8	129	51.9 ± 3.7	-2.30*
volumen nasal	$\sqrt[3]{}$(longitud x ancho x altura)	>	51	38.3 ± 2.2	116	38.9 ± 2.1	-1.76
índice nasal	ancho nasal / altura nasal	<	80	50.4 ± 4.9	128	48.5 ± 5.0	2.63

muchos datos faltantes es esperable una mayor varianza. Mediante una prueba de razón de varianzas se probó la homocedasticidad de las distribuciones. El ancho e índice neurales y la longitud masticatoria resultaron en varianzas significativamente diferentes, por lo que su diferenciación se probó con otros métodos no paramétricos (Wilcoxon y Kruskal Wallis), verificando que los resultados no difieran del estadístico *t*.

Variación Temporal en las Poblaciones de Hokkaido

Del AGP/ACP se obtuvieron los escores de cada individuo para conocer la variación en forma. Se analizó el primer componente porque representa mayor porcentaje de variación y diferenciación altamente significativa entre Jomon y Ainu (Figura 3). Se construyeron *wireframes* entre los *landmarks* para conocer la localización de la deformación de Ainu respecto de Jomon.

Los Ainu presentan neurocráneos más largos con sus mayores anchos desplazados hacia adelante y aumento relativo de la altura facial en la parte media y de la cavidad nasal, asociada con estrechamiento del maxilar superior (Figura 3). La diferenciación facial se corresponde con las expectativas bajo estrés climático.

El análisis de las mediciones indica que los Ainu difieren por el incremento en algunas variables y la reducción en otras. El neurocráneo presenta mayor longitud, lo que resultó en un índice neural de menor tamaño (Tabla 1). O sea que la diferenciación es contraria a la esperada. La cara mostró una reducción en el ancho, pero no se observó, de acuerdo con lo esperado, una reducción en el volumen facial (Tabla 1). Las expectativas se basaban en que de acuerdo con la regla de Bergmann es esperable que en climas más fríos las poblaciones muestren mayor tamaño; de hecho, se ha observado que las poblaciones Jomon presentan una correlación del tamaño y forma corporal con la latitud (Fukase et al., 2012). Sin embargo, en el cráneo esta tendencia no se observó.

Las medidas masticatorias de los Ainu resultaron en menor ancho y mayor altura y volumen masticatorio menor (Tabla 1). La variación en el ancho y la altura podría asociarse al ancho y altura facial (Tabla 1, Figura 3). Este patrón coincide con una reducción de las fuerzas masticatorias (Lieberman et al., 2004; Sardi et al., 2004, 2006). El sistema de subsistencia Jomon fue de cazadores-recolectores-pescadores sedentarios, adaptados a las fluctuaciones ambientales postglaciares. Sin embargo, en Hokkaido el clima fue relativamente constante y la dieta tendió a basarse en mamíferos marinos (Hoover y Williams, 2016), pero practicaron una agricultura estacional e intensa recolección de raíces y

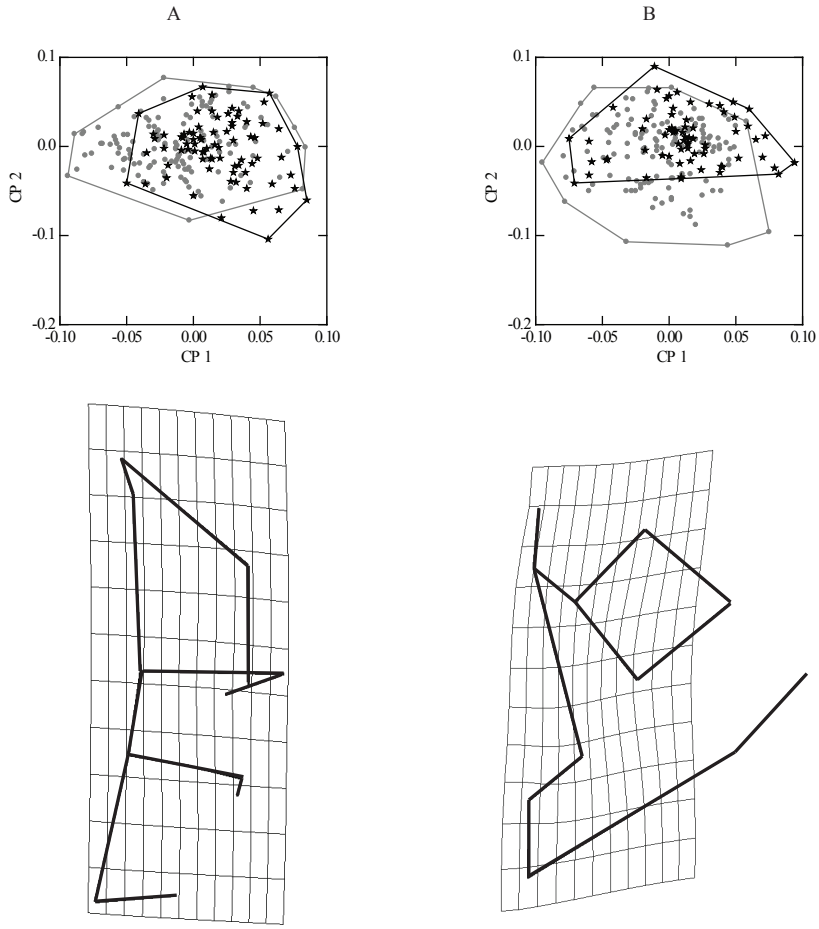

Figura 3. Análisis de Componentes Principales. A: variación en la bóveda craneana. Arriba: Distribución de Jomon (n=77; estrellas) y Ainu (n=137; círculos) según los CPs 1 (21% de variación) y 2 (15% de variación). Abajo: *wireframe* en norma superior de la forma de la bóveda de Ainu comparada con Jomon, según el primer componente. B: variación facial. Arriba: Distribución de Jomon (n=68; estrellas) y Ainu (n=132; círculos), según los CPs 1 (17,2% de la variación) y 2 (17% de la variación). Abajo: *wireframe* en norma frontal de la forma facial de Ainu comparada con Jomon según el primer componente.

tubérculos (Crawford y Bleed, 1998). Es probable que una dieta más baja en proteínas afecte el tamaño o que ciertos cambios tecnológicos hayan disminuido el estrés masticatorio y se traduzca en reducción del volumen de los músculos masticatorios.

La diferenciación nasal se produjo porque los Ainu aumentaron significativamente la longitud y altura; el ancho no varió aunque se evidencia una tendencia a la reducción, por lo que el índice nasal varió significativamente sin haber modificado el volumen (Tabla 1). Este patrón se corresponde con lo esperado en condiciones en que se optimizaría el intercambio de calor y humedad a través de la mucosa nasal. A través de la mucosa, el aire se calienta para evitar que el aire frío perjudique la garganta o los pulmones. Franciscus y Long (1991) y Yokley (2009) predicen que el calentamiento del aire se mejora si bajo estrés climático hay un aumento de la profundidad nasal, lo que varió de modo significativamente en los Ainu. Esto favorecería la retención por mayor cantidad de tiempo del aire a fin de calentarse.

Numerosos Factores, una Región

Los estudios de variación ambiental sobre la morfología esqueletaria se han realizado tradicionalmente con muestras de diversas regiones mundiales. Este estudio, en cambio, constituye un ejemplo ocurrido en una región pequeña con continuidad poblacional y permite discutir sobre los numerosos factores que pueden potencialmente modificar el fenotipo, a veces de modo diferente a lo esperado. Se observó que la población Ainu presenta variación morfológica respecto de sus ancestros Jomon; por lo tanto, la hipótesis se rechaza.

El patrón de diferenciación parece resultado de dos fuerzas direccionales actuando en estructuras específicas: una reducción del volumen masticatorio, en particular en el ancho y un cambio de forma nasal sin cambio en el volumen. El patrón de variación de ambos componentes habría influido en la reducción del ancho facial en los Ainu.

De acuerdo con lo esperado en asociación con variación climática (Franciscus y Long, 1991; Hubbe et al., 2009; Noback et al., 2011) los Ainu presentan cavidad nasal más alta, profunda y angosta que resultaría de la adaptación a un clima más frío que aquel en el que los rasgos Jomon evolucionaron. Resultados similares se observaron comparando poblaciones de Europa y de África subsahariana (Yokley, 2009) pero dicha diferenciación podría estar sobreestimada por las diferentes historias poblacionales de ambos grupos. La presente comparación, en cambio, se realizó con poblaciones genéticamente relacionadas. Si bien los resultados no permiten decidir si los cambios morfológicos son resultado de selección natural o de plasticidad, se ha observado que la cápsula nasal presenta fuerte control genético (Yokley, 2009) y las fuerzas masticatorias se relacionan a la plasticidad (Lieberman et al., 2004).

Agradecimientos

Al Hirofumi Matsumura del Sapporo Medical University y a Gen Suwa del University Museum de Tokyo, por permitir el acceso a las colecciones.

Literatura Citada

Beals KL, Smith CL, Dodd SM. 1984. Brain size, cranial morphology, climate, and time machines. Curr Anthropol 25:301-330.

Brace CL, Brace ML, Leonard WR. 1989. Reflections on the face of Japan: a multivariate craniofacial and odoentometric perspective. Am J Phys Anthropol 78:93-113.

Crawford GW, Bleed P. 1998. Scheduling and sedentism in the prehistory of northern Japan. En: Rocek T, Bar-Yosef O, editores. Identifying seasonality and sedentism in archaeological sites: Old and new world perspectives. Cambridge, MA: Peabody Museum. Harvard University. p 109-128.

Franciscus RG, Long JC. 1991. Variation in human nasal height and breadth. Am J Phys Anthropol 85:419-427.

Fukase H, Wakebe T, Tsurumoto T, Saiki K, Fujita M, Ishida H. 2012. Geographic variation in body form of prehistoric Jomon males in the Japanese archipielago: Its ecogeographic implications. Am J Phys Anthropol 146:125-135.

Hanihara T, Yoshida K, Ishida H. 2008. Craniometric variation of the Ainu: An assessment of differential gene flow from Northeast Asia into northern Japan, Hokkaido. Am J Phys Anthropol 137:283-293.

Hanihara T, Ishida H. 2009. Regional differences in craniofacial diversity and the population history of Jomon Japan. Am J Phys Anthropol 139:311-322.

Hoover KC, Williams FE. 2016. Variation in regional diet and mandibular morphology in prehistoric Japanese hunter-gatherer-fishers. Quaternary International 405:101-109. Doi: j.quaint.2015.01.030

Hubbe M, Hanihara T, Harvati K. 2009. Cimate signatures in the morphological differentiation of worldwide modern human populations. Anat Rec 292:1720-1733.

Larsen CS. 2015. Bioarchaeology. Interpreting behavior from the human skeleton. Cambridge: Cambridge University Press.

Lieberman DE, Krovitz GE, Yates FW, Devlin 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.

Moss ML, Young RW. 1960. A functional approach to craniology. Am J Phys Anthropol 18:281-291.

Noback ML, Harvati K, Spoor F. 2011. Climate-related variation of the human nasal cavity. Am J Phys Anthropol 145:599-614.

Pucciarelli HM. 1981. Growth of the functional components of the rat skull and its alteration by nutritional effects. Am J Phys Anthropol 56:33-41.

Pucciarelli HM. 2008. Evolución y diversificación biológica humana desde la perspectiva craneofuncional. México: Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Investigaciones Antropológicas. ENAH.

Relethford JH. 2004. Boas and beyond: Migration and craniometric variation. Am J Hum Biol 16:379-386.

Sardi ML, Ramírez Rozzi F, Pucciarelli HM. 2004. The Neolithic transition in Europe and North Africa. The functional craneology contribution. Anthropol Anz 62:129-145.

Sardi ML, Novellino PN, Pucciarelli HM. 2006. Craniofacial morphology in the Argentine center-west: Consequences of the transition to food production. Am J Phys Anthropol 130:333-343.

Temple DH. 2007. Dietary variation and stress among prehistoric Jomon foragers from Japan. Am J Phys Anthropol 133:1035-1046.

Temple DH, Auerbach BM, Nakatsukasa M, Sciulli PW, Larsen CS. 2008. Variation in limb proportions between Jomon foragers and Yayoi agriculturalists from prehistoric Japan. Am J Phys Anthropol 137:164-174.

Yokley TR. 2009. Ecogeographic variation in human nasal passages Am J Phys Anthropol 138:11-22.

CAPÍTULO ***9***

El Método Craneofuncional

Marina Laura Sardi

The craniofunctional method was developed by Héctor Mario Pucciarelli based on the Functional Matrix Hypothesis. The goal was to provide an alternative method, contrasting with classic craniometry that presents limited potential to explain biological causes of human variation. The database contains several populations of diverse origins and it enables to asses subjects, such as population history, geographic variation, adaptation and morphological integration of the human skull.

Gran parte del campo disciplinar de la Antropología Biológica se ha basado desde sus orígenes en comparaciones de morfología craneana de diferentes poblaciones humanas. Desde la segunda mitad del siglo XX se generalizaron las comparaciones multivariadas de mediciones craneométricas en individuos adultos a fin de inferir los mecanismos responsables del patrón de diversificación entre poblaciones y entre especies -e.g. deriva y flujo génicos- para dilucidar la historia de las poblaciones a nivel global o regional.

Hasta el presente se han utilizado mediciones estandarizadas en la Convención de Mónaco de 1906 o aquellas publicadas por William Howells (1973), mediciones que presentan grandes limitaciones. Si se considera el ancho máximo facial (entre ambos puntos Cigion) por ejemplo, dos poblaciones pueden diferir por diferencias en el ancho de la cavidad nasal, del maxilar, del arco cigomático o de todas las estructuras a la vez. Es decir, las mediciones e índices estimados abarcan regiones del cráneo más o menos amplias y con distinto contenido tisular y procedencia embriológica, dificultando inferir los factores que produjeron la variación. Esto no se consideraba relevante dada la menor importancia que se concedieron en los

División Antropología. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Argentina
Correspondencia: División Antropología. Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n. 1900 La Plata. Argentina. msardi@fcnym.unlp.edu.ar
Financiamiento: Proyecto de Incentivos N788 UNLP

estudios craneométricos a mecanismos dependientes del ambiente, como selección natural o plasticidad fenotípica.

De allí que Héctor Pucciarelli, con su amplia práctica en trabajo experimental (Oyhenart y Cesani, 2016) y habiendo comenzado sus propuestas sobre el poblamiento de América (Neves y Pucciarelli, 1991) se preguntara regularmente "¿Sirve para algo obtener una diferencia estadística que no pueda ser explicada por un efecto biológico? No. Y ¿Por qué no puede ser explicada por un efecto biológico?" (Pucciarelli, 2008:23).

El método craneofuncional (MCF) fue su propuesta y respuesta. El mismo se sustenta en la Hipótesis de la Matriz Funcional desarrollada por Melvin Moss y su valor se sustenta en los numerosos trabajos publicados. Si bien es resultado de un proyecto comenzado en el año 1996 en el Museo de La Plata (Universidad Nacional de La Plata), el MCF se fundó en el propio trabajo de Héctor Pucciarelli junto con Melvin Moss, en la década del 80 y en sus experiencias de trabajo experimental (e.g. Pucciarelli, 1981; Pucciarelli et al., 1990, 2000; Oyhenart y Cesani, 2016) en los que se buscaba dilucidar la influencia de diversos factores, tales como la desnutrición y la deformación craneana, en la variación craneométrica de ratas y primates no humanos.

Fundamentos Teóricos del MCF

El crecimiento craneofacial se consideraba hasta la primera mitad del siglo XX como predeterminado genéticamente (Carlson, 2005). Posteriormente se desarrollaron nuevas teorías a medida que se logró mayor comprensión de cómo las células son afectadas durante el desarrollo por productos celulares, hormonas, tensiones mecánicas, entre otros factores y se conocieron los mecanismos de crecimiento aposicional (vs intersticial) del hueso.

Una alternativa al paradigma genético fue desarrollada por Melvin Moss en su Hipótesis de la Matríz Funcional (Moss e Young, 1960; Moss, 1973). Esta se inspiró en el análisis funcional de los vertebrados de van der Klaauw (1948-1952), quien consideraba al cráneo como un complejo de componentes funcionales relativamente separados, a veces desunidos, otras unidos en un todo morfológico, pero aún así con una cierta independencia en tamaño absoluto y relativo, posición y agrupamiento. Así, van der Klaaw (1948-1952) distinguió componentes con su forma y tamaño individual, componentes cuyo tamaño y forma muestran el efecto del ambiente y componentes desprovistos de cualquier tamaño y forma específicos.

Moss e Young (1960) sugirieron entonces que la forma del cráneo está en relación con sus funciones primarias de sostén y protección de los tejidos blandos, órganos y cavidades con las que se relacionan. Propusie-

ron que la regulación del crecimiento óseo no resulta de su propio potencial intrínseco (i.e. genético) sino de respuestas a demandas primarias (epigenéticas) de los tejidos no esqueletarios, órganos y espacios funcionales que llevan a cabo las funciones de la cabeza y cuello y puede ser comprendida en términos de componentes funcionales (Moss, 1973).

Un componente funcional, relacionado con funciones de digestión, respiración, audición, etc., está formado por dos elementos. La *matriz funcional*, por un lado, comprende los tejidos, órganos, glándulas y espacios necesarios para desarrollar una función y por otro lado, la *unidad esqueletaria*, que involucra los tejidos que aseguran protección biomecánica y soporte a la matriz funcional (huesos, cartílagos y tendones). Pueden distinguirse matrices capsulares (cavidades y órganos mayores como el cerebro y el ojo), que actúan indirecta y pasivamente sobre el hueso produciendo cambios espaciales como resultado de la expansión de dichas matrices; además, están las matrices periosteales (músculos, dientes, glándulas y estructuras neurovasculares), que actúan directa y activamente sobre el hueso circundante que es modificado porque las demandas funcionales producen cambios de tamaño y forma (Moss, 1969). Se distinguen además unidades macroesqueletarias, relacionadas a matrices capsulares o más bien a componentes funcionales enteros, como la cavidad endocraneana y unidades microesqueletarias, que expresan las restricciones de las matrices periosteales (e.g. tuberosidades para inserción muscular) a través de reabsorción y depósito o por crecimiento peri o endocondral (Moss, 1969). Debido a la particular asociación entre esqueleto y matrices, los componentes pueden clasificarse en: contiguos (una única unidad esqueletaria con diferentes matrices) y adyacentes (diferentes unidades esqueletarias con una única matriz funcional) (Moss y Simon, 1968).

Esta hipótesis encuentra apoyo en numerosos estudios experimentales sobre, por ejemplo, extirpaciones de distintos huesos y órganos en diferentes vertebrados, destacándose los estudios de crecimiento sutural de la bóveda que sugirieron que las suturas responden adaptativamente a las tensiones del cerebro en crecimiento. Si bien subestimaba la influencia genética, Moss (1997) actualizó su propuesta a la luz de nuevos conocimientos sobre la regulación genómica y epigenómica de la morfología; por ejemplo, los complejos de genes *Homeobox* que intervienen tempranamente en la morfogénesis craneana (Gilbert, 2005) y los factores intrínsecos que actúan en las sincondrosis basicraneanas durante la ontogenia tardía (Opperman et al., 2005).

Se ha cuestionado en esta hipótesis el supuesto de independencia de las matrices ya que éstas interaccionan con otras matrices y unidades

esqueletarias asociadas, como sugiere el Principio de la Contraparte de Donald Enlow (Bastir y Rosas, 2005), por el cual el crecimiento de cualquier parte del cráneo se relaciona y ajusta con su contraparte estructural. La órbita y el neurocráneo anterior, por ejemplo, formarían un compartimento relativamente independiente de la fosa craneal media y la rama mandibular (Bastir y Rosas, 2005). Otros modelos enfatizan el rol de factores integradores (e.g. hormonas) en el crecimiento. No obstante y más allá de sus limitaciones, hay acuerdo en que la Hipótesis Funcional constituyó una síntesis heurística superadora de los modos de concebir la morfología (Carlson, 2005).

Componentes Funcionales y Técnica de Registro

Las mediciones involucran dos componentes funcionales mayores -neural y facial- y ocho menores: neural anterior, neural medio, neural posterior y ótico, correspondientes al componente neural mayor y óptico, respiratorio, masticatorio y alveolar, correspondientes a la cara. Cada componente comprende matrices funcionales específicas (Sardi et al., 2004, 2006) (Tabla 1). Siguiendo a Moss (1969), los componentes neurales anterior, medio y posterior, ótico y óptico comprenderían matrices principalmente capsulares, en tanto que los restantes, matrices periosteales.

Tabla 1. Principales matrices funcionales de los componentes menores

Componente	Matriz funcional
Neural anterior	Porción del cerebro (principalmente, lóbulos anteriores) relacionada al frontal y la fosa craneal anterior, meninges, líquido céfalo-raquídeo, seno frontal
Neural medio	Porción del cerebro (principalmente, lóbulos anteriores) relacionada los parietales, fosa craneal media y parte de la fosa posterior, tallo cerebral, meninges, líquido céfalo-raquídeo
Neural posterior	Cerebelo, meninges, líquido céfalo-raquídeo
Ótico	Cavidades, conductos, huesecillos, tímpano, ligamentos
Óptico	Globo ocular, músculos orbitarios, nervio óptico, tejido adiposo, ligamentos
Respiratorio	Cavidad funcional, mucosas respiratorias y olfatorias
Masticatorio	Músculos masticatorios; principalmente el músculo temporal que se inserta en las paredes de la bóveda, ocupa el arco cigomático y el masetero, el cual se origina propiamente en el arco cigomático y desciende hasta la mandíbula
Alveolar	Dentición, mucosas orales, lengua

Los componentes mayores y menores están representados por tres mediciones -longitud, ancho y altura- ortogonales o casi ortogonales entre sí (Tabla 2, Figuras 1-3). La técnica funcional, los puntos craneométricos y el instrumental fueron publicados en Sardi (2002), Pucciarelli et al. (2006), Sardi et al. (2006), Sardi y Ramírez Rozzi (2007), entre otros, pero en Pucciarelli (2008) se ofrecen detalles del procedimiento a partir del uso de calibres. Para el registro se requiere de: calibre tipo Vernier (CV) de ramas rectas para medir diámetros externos, diámetros internos y rama para profundidades, calibre de ramas curvas (CRC), calibre con rama central deslizante (CCD) y calibre de ramas deslizantes (tipo Poech) (CP).

Tabla 2. Registro de mediciones, basado en Pucciarelli (2008). La ubicación de los *landmarks* y mediciones pueden observarse en Figuras 1-3

Abreviatura, Nombre, Referencias	***Landmarks* y Modo de Registro**	**Calibre**
LN: Longitud neural Fig. 1	**1**. Nasion; **2**. Opistocráneo Distancia directa	CRC
AN: Ancho neural Fig. 2	**3**. Eurion derecho; **4**. Eurion izquierdo Proyección lateral, tomada sobre los parietales	CRC
HN: Altura neural Fig. 1	**5**. Basion; **6**. Vértex Distancia directa	CRC
LF: Longitud facial Fig. 1	**7**. Prostion; **8**. Hormion Proyección anteroposterior	CP
AF: Ancho facial Fig. 2	**9**. Cigion derecho; **10**. Cigion izquierdo Distancia directa	CRC
HF: Altura facial Fig. 1	**1**. Nasion; **7**. Prostion Proyección vertical	CP
LNA: Longitud neural anterior Fig. 1	**11**. Glabela; **12**. Bregma Proyección anteroposterior	CP
ANA: Ancho neural anterior Fig. 2	**13**. Pterion derecho; **14**. Pterion izquierdo Distancia directa	CRC
HNA: Altura neural anterior Fig. 1	**8**. Hormion; **12**. Bregma Distancia directa	CRC
LNM: Longitud neural media Fig. 1	**12**. Bregma; **15**. Lambda Proyección anteroposterior	CP

Tabla 2. (Continuación)

Abreviatura, Nombre, Referencias	*Landmarks* y Modo de Registro	Calibre
ANM: Ancho neural medio Fig. 2	ídem **AN**	
HNM: Altura neural media Fig. 1	**5**. Basion; **12**. Bregma Distancia directa	CRC
LNP: Longitud neural posterior Fig. 1	**2**. Opistocráneo; **16**. Opistion Proyección anteroposterior	CP
ANP: Ancho neural posterior	**17**. Asterion derecho; **18**. Asterion izquierdo Distancia directa	CV o CRC
HNP: Altura neural posterior Fig. 1	**15**. Lambda; **16**. Opistion Proyección vertical	CP
LOT: Longitud ótica Fig. 3	**19**. Extremo postero-inferior del hueso timpánico; **20**. Punto medio del extremo interior del hueso petroso Distancia directa, del lado izquierdo	CV
AOT: Ancho ótico Fig. 1	**21**. Punto más anterior de entrada del conducto auditivo externo izquierdo; **22**. Punto más posterior del conducto izquierdo Distancia directa, perpendicular a HOT	CV
HOT: Altura ótica Fig. 1	**23**. Porion; **24**. Punto más inferior de entrada del conducto auditivo externo izquierdo Distancia directa	CV
LO: Longitud óptica Fig. 2	**25**. Dacrion; **26**. Borde inferior del agujero orbitario Distancia directa, tomada en órbita izquierda	CV
AO: Ancho óptico Fig. 2	**25**. Dacrion; **27**. Ectoconquio Distancia directa siguiendo el eje transversal de la órbita izquierda y perpendicular a HO	CV
HO: Altura óptica Fig. 2	**28**. Supraorbital; **29**. Infraorbital Distancia directa, en órbita izquierda	CV
LR: Longitud respiratoria Fig. 3	**30**. Subnasal; **31**. Espina nasal posterior Distancia directa	CV o CRC

Tabla 2. (Continuación)

Abreviatura, Nombre, Referencias	*Landmarks* y Modo de Registro	Calibre
AR: Ancho respiratorio Fig. 2	**32**. Alar derecho; **33**. Alar izquierdo Distancia directa	CV
HR: Altura respiratoria Fig. 1	**1**. Nasion; **30**. Subnasal Proyección vertical	CP
LM: Longitud masticatoria Fig. 3	**34**. Cigomaxilar; **35**. Punto más posterior de la cavidad glenoidea izquierda Proyección anteroposterior	CP
AM: Ancho masticatorio Fig. 3	**36**. Surco anterior a la cresta esfenotemporal; **37**. Punto más inferior de la sutura Cigotemporal (si la sutura es plana se toma el punto medio) Proyección lateral	CP
HM: Altura masticatoria Fig. 3	**37**. Punto más inferior de la sutura Cigotemporal; **38**. Estefanion superior (intersección de la línea temporal superior y la sutura coronal) Proyección vertical	CP
LA: Longitud alveolar Fig. 3	**7**. Prostion; **39**. punto más posterior del arco alveolar Proyección anteroposterior	CP
AA: Ancho alveolar Figs. 2, 3	**40**. Borde alveolar externo derecho; **41**. Borde alveolar externo izquierdo, ambos a la altura del M2 Distancia directa. En individuos adultos coincide con la mayor apertura del calibre	CV o CRC
HA: Altura alveolar Fig. 3	**41**. Borde alveolar externo izquierdo; **42**. Sutura intermaxilar. Si existe una cresta, debe medirse a lado Distancia directa	CCD

Para la toma de mediciones ortogonales el cráneo debe ser orientado según el plano de *Frankfurt* que es la referencia (ver detalles en Tabla 2, Figuras 1-3). Las proyecciones anteroposteriores (i.e. longitudes) deben ser paralelas al plano de *Frankfurt* y al plano sagital del cráneo; las proyecciones laterales (i.e. anchos), perpendiculares al plano sagital y paralelos al

plano de *Frankfurt*; en tanto que las proyecciones verticales (i.e. alturas), paralelas al plano sagital y perpendiculares al de *Frankfurt*. En los componentes ótico y óptico, las mediciones son ortogonales entre sí, pero sin referenciarse en el plano de Frankfurt (Tabla 2). Algunas mediciones no pueden registrarse de modo ortogonal dado que los *landmarks* se ubican en regiones solo accesibles para calibres Vernier o de ramas curvas que sólo permiten registrar distancias directas, por ejemplo, las alturas neurales anterior y media (Tabla 2).

Las mediciones pueden también reconstruirse a partir de *landmarks* tomados en imágenes de Rayos X o fotografías o bien de registros tridimensionales realizados con Microscribe, fotogrametría, tomografías computadas, etc. (e.g. Barbeito-Andrés et al., 2011; Anzelmo et al., 2012).

Muestras

La base de datos organizada por Héctor Pucciarelli se compone de individuos adultos, tomando como criterio para su inclusión el cierre de la sincondrosis esfeno-basilar. Las muestras tienen en su mayoría individuos de ambos sexos. En aquellos casos en que el sexo no era conocido, se estimó siguiendo las recomendaciones de Buikstra y Ubelaker (1994) para rasgos del cráneo.

Las muestras se seleccionaron principalmente según un criterio geográfico, representando amplias regiones geográficas del continente americano y de otros continentes. La extensa representación de aborígenes americanos se debe a que la recolección de datos se inició bajo un proyecto que buscaba discutir la supuesta homogeneidad biológica de las poblaciones de América y reconstruir las principales rutas de poblamiento del continente.

Propiedades y Alcances del MCF

El MCF involucra 30 variables, mucho menos que las propuestas por Howells (1973), cuya ventaja pragmática es el menor tiempo involucrado en la medición de cada individuo, aunque sin subestimar la variabilidad craneométrica. Desde el punto de vista geométrico, el MCF presenta numerosas propiedades (Sardi, 2002; Pucciarelli, 2008). En primer lugar, cada componente se mide de modo tridimensional -longitud, ancho y altura- porque la variación puede seguir diferentes direcciones y porque un cambio en una dimensión puede asociarse directa o inversamente a cambios en otra. Por ejemplo, tradicionalmente, la variación del índice nasal (ancho/altura nasal) se ha asociado al clima; las narices más angostas y altas de poblaciones de climas fríos proveerían mayor superficie de calentamiento del aire. Recientemente se ha observado que ese rasgo se asocia

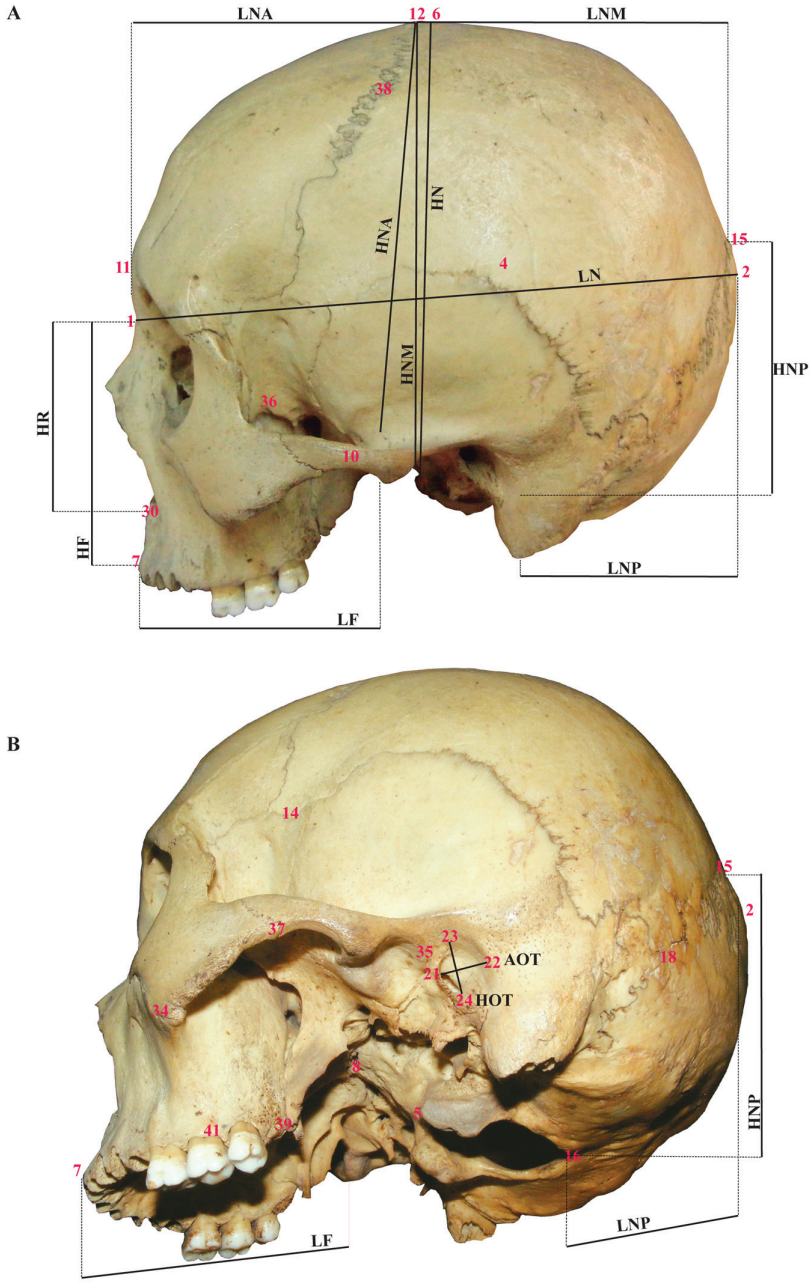

Figura 1. A) Cráneo en vista lateral. B) Cráneo en perspectiva para mostrar mediciones y *landmarks* basicraneanos. La línea sólida representa la medida a registrar.

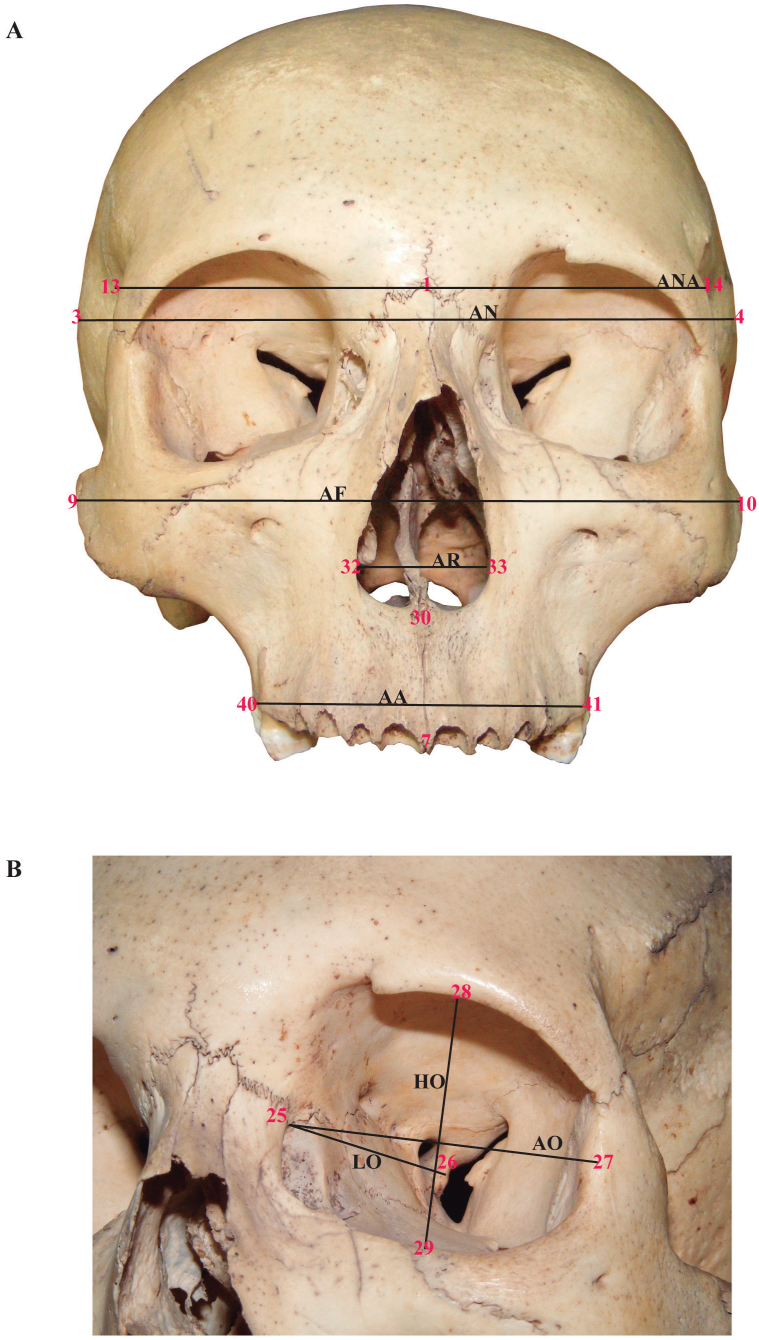

Figura 2. A) Cráneo en vista frontal. B) Órbita.

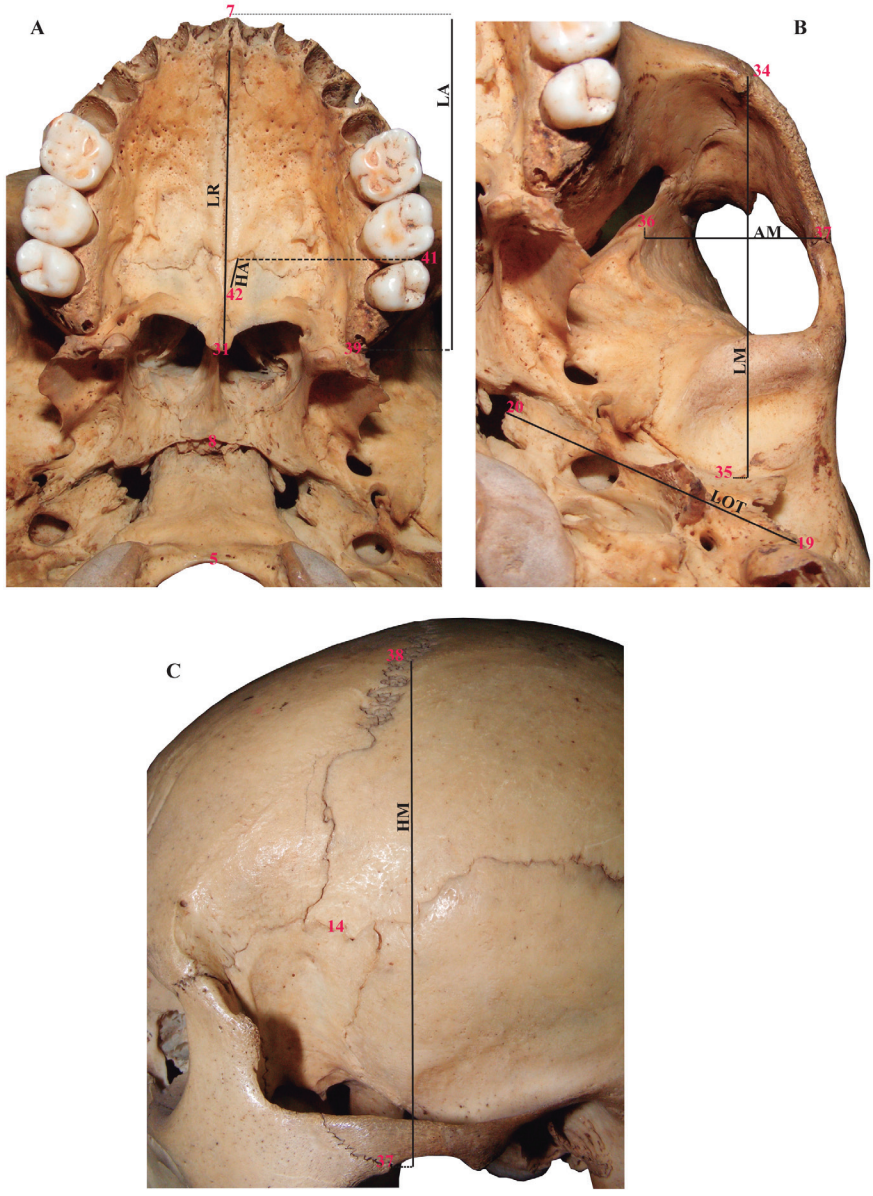

Figura 3. A) Arco alveolar, paladar y apófisis basilar. B) Fosa temporal en vista basilar. C) Fosa temporal en vista lateral. La línea sólida representa la medida a registrar.

con un aumento de la profundidad de las vías aéreas (Noback et al., 2011), aumentando así la superficie. En segundo lugar, las medidas, al ser ortogonales, evitan el solapamiento de dimensiones. Es decir, no redundan en información geométrica. En tercer lugar, cada componente está equitativamente representado, dado que presenta la misma cantidad de mediciones. Permiten, por ello el cálculo de índices volumétricos y morfométricos, por ejemplo, comparables entre sí (Sardi et al., 2004, 2006). En cuarto lugar, si bien las variables funcionales son tomadas sobre la unidad esqueletaria, cada componente involucra matrices específicas (Tabla 1) o sea que las mediciones permiten explicar variación biológica. Esto aporta una característica relevante ya que la matriz de correlaciones representa correlaciones orgánicas en lugar de las correlaciones espurias que representan otros métodos con medidas redundantes de una misma estructura (Armelagos y Van Gerven, 2003).

Como hace dos siglos, el estudio de las formas biológicas se basa en el análisis de caracteres construidos durante la comparación. Los caracteres, interpretados como unidades funcionales, anatómicas, del desarrollo o evolutivas, permiten la detección de patrones en tanto se reconozca algún modo de ordenarse o asociarse en la morfología.

El cráneo es una estructura compleja donde se ejercen numerosas funciones vitales a partir de órganos muy diferentes y es una estructura variable. Durante gran parte del siglo XX la variación craneana se ha interpretado bajo un sesgo tipológico y descriptivo (Armelagos y Van Gerven, 2003), pero se impuso progresivamente la necesidad de proponer explicaciones biológicas de la variación, incoporando la evidencia de los procesos epigenéticos que producen una morfología.

Para entender cómo se generan las diferencias morfológicas observadas en individuos adultos puede evaluarse el crecimiento y desarrollo en poblaciones y especies, lo que ha tenido un notable incremento en las últimas décadas. Puede asimismo evaluarse la variación adulta entre y dentro de poblaciones (y especies) relacionadas, considerando la información disponible sobre los patrones de variabilidad. Actualmente se conoce la interacción dinámica entre tejidos y órganos (Moss, 1969, 1973, 1997). Se acepta también que las matrices funcionales difieren en su origen embriológico (Gilbert, 2005), que presentan diferentes patrones de crecimiento (e.g. Bastir y Rosas, 2005; Buschang y Hinton, 2005; Sardi y Ramírez Rozzi, 2007), aunque jerárquicamente estructurados y con variables grados de integración y que pueden modificarse diferencialmente por el ambiente (e.g. celular, tisular, poblacional), variando su efecto en función del grado de desarrollo de las estructuras (e.g. Pucciarelli et al., 1990; Buschang y Hinton, 2005).

Al estar el MCF fundado en el marco teórico funcional permite lograr un abordaje analítico superador, así como la explicación de procesos. Otorga bases para formular hipótesis sobre la plasticidad de las estructuras durante el crecimiento y desarrollo craneofacial, la interacción epigenética entre factores intrínsecos y extrínsecos de las matrices y sobre los patrones y magnitudes de integración y modularidad que estructuran la variación en ciertos rasgos; por ejemplo, entre componentes contiguos y adyacentes, entre componentes afectados por numerosas matrices y componentes que comparten matrices.

Si bien el MCF propone el registro de dos componentes mayores y ocho componentes menores, dicha segmentación no debe ser limitante siempre que se delimiten componentes con algun criterio biológico. Es posible así, subdividir la cavidad nasal en una parte superior y otra inferior o considerar a cada diente con su alvéolo como un componente funcional. Aquí radica su potencial heurístico y su contribución a la formulación de hipótesis. Dada la posibilidad de seleccionar los componentes funcionales, en función del nivel de resolución con el cual se desea trabajar, es posible identificar la fuente de la variación observada y por tanto, estimar cuales han sido los factores que la produjeron (Pucciarelli et al., 1990).

Con el MCF no se soslaya la posibilidad de alcanzar objetivos de orden más bien taxonómico, como los de Howells (1973). Las variables, comparadas conjuntamente, permiten obtener distancias biológicas, alcanzando resultados similares a los logrados con el uso de variables clásicas (Luis y Sardi, 2000; Pucciarelli et al., 2006, 2008) y ser asociadas a otros modelos teóricos o empíricos, como el de distancia geográfica.

La diversidad de muestras contenidas en la base de datos ofrece la oportunidad de abordar estudios sobre variación regional, continental y mundial; en algunos casos, sobre variación temporal (Menéndez et al., 2015). Por su extensión geográfica, permite abordar estudios particularmente sobre las poblaciones aborígenes de América. Posibilita también evaluar aspectos como el dimorfismo sexual, la migración, el mestizaje, los cambios demográficos y adaptaciones (Perez et al., 2011; de Azevedo et al., 2012), contribuyendo a deconstruir discursos tipológicos y racistas sobre la variación humana y permitiendo comprender cómo pequeños cambios y ajustes morfológicos produjeron la enorme variación de la especie humana (Lieberman, 2011).

La publicación de la base de datos craneofuncionales constituye un avance en la divulgación de las investigaciones financiadas con fondos públicos (i.e. Universidad Nacional de La Plata y Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina). Su circulación libre, gratuita

y sin restricciones promueve la generación de nuevos conocimientos en Antropología Biológica, aumenta la disponibilidad de información, reduce inequidades económicas y favorece el *data sharing* (Weber, 2015). Además, implica un mayor control del análisis y la publicación de resultados.

Consideraciones Sociales

Para construir la base de datos fue necesario recorrer museos, instituciones que vienen siendo fuertemente cuestionadas, principalmente por el modo en que se conformaron las colecciones osteológicas. En Argentina existe desde 2001, aunque vigente desde 2010, la Ley 25.517 de Restitución de Restos Humanos, que forman colecciones científicas, a los descendientes de pueblos originarios que los reclamen. Si bien hasta el momento se realizaron pocas restituciones, cabe esperar su incremento en frecuencia y magnitud, como ha ocurrido en otros países.

Las comunidades descendientes de pueblos originarios de América cuestionan la autoridad de los museos para conservar y decidir sobre los restos y el hecho de considerarlos "objeto de estudio". Ven en dichos restos la corporalidad de los ancestros o espíritus, la evidencia material del genocidio y de la destrucción de sus modos tradicionales de vida, por ejemplo. Entonces, en el debate se encuentran solicitudes de restitución y entierro de los restos, por una parte y la posibilidad de conservar y abrir oportunidades para su estudio, por otro. Cualquier decisión política tiene consecuencias.

Las restituciones y entierros pueden producir secuelas profundas en ciertas áreas del conocimiento, pero son una oportunidad para asumir que ninguna investigación puede ser realizada si se afectan derechos individuales o colectivos, que es necesario modificar prácticas sobre los restos humanos y en particular, dar lugar a las demandas de las comunidades; por último, debe trabajarse en pos de un acceso irrestricto a los resultados que produce la investigación científica porque esto es una herramienta fundamental en la construcción de ciudadanía. La investigación básica, la publicación abierta y la democratización de la información, valores que siempre sostuvo Héctor Pucciarelli, también pueden constituir herramientas para el reconocimiento de derechos y éstos involucran o deben involucrar a todos los sectores sociales.

Literatura Citada

Anzelmo M, Sardi ML, Barbeito-Andrés J, Pucciarelli HM. 2012. Alometrías ontogénicas y dimorfismo sexual en dos poblaciones humanas modernas. Rev Arg Antropol Biol 14:89-100.

Armelagos GJ, Van Gerven DP. 2003. A century of skeletal biology and

paleopathology: Contrasts, contradictions, and conflicts. Am Anthropol 105:51-62.

Barbeito-Andrés J, Pucciarelli HM, Sardi ML. 2011. An ontogenetic approach to facial diversity in three native American populations. Homo 62:56-67.

Bastir M, Rosas A. 2005. Hierarchical nature of morphological integration and modularity in the human posterior face. Am J Phys Anthropol 128:26-34. Doi:10.1002/ajpa.20191

Buikstra JE, Ubelaker DH. 1994. Standards for data collection from human skeletal remains. Arkansas: Archaeological Survey Research (44).

Buschang PH, Hinton RJ. 2005. A gradient of potential for modifying craniofacial growth. Sem Orthod 11:219-226. Doi:10.1053/j.sodo.2005.07.006

Carlson DS. 2005. Theories of craniofacial growth in the postgenomic era. Semin Orthod 11:172-183. Doi:10.1053/j.sodo.2005.07.002

de Azevedo S, Pucciarelli HM, Lanata JL, González-José R. 2012. Identificando señales de evolución no estocástica en la morfología craneofacial de poblaciones humanas modernas. Rev Arg Antrop Biol 14:113-129.

Gilbert SF. 2005. Biología del desarrollo. Buenos Aires: Médica Panamericana.

Howells WW. 1973. Cranial variation in man. Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology. Cambridge: Harvard University Press.

Lieberman DE. 2011. The evolution of the human head. Harvard: Harvard University Press.

Luis MA, Sardi ML. 2000. Comparación entre las técnicas craneofuncional y howelliana para explicar una prueba de diferenciación interpoblacional. VI Congreso de la Asociación Latinoamerica de Antropología Biológica:74.

Menéndez LP, Perez SI, Pucciarelli HM, Bonomo M, Messineo PG, Gonzalez ME, Politis GG. 2015. Early Holocen human remains from the Argentinean pampas: Cranial variation in south America and the American peopling. Paleoamerica 1:251-265. Doi: 10.1179/2055556315Z.00000000031

Moss ML. 1969. The differential roles of periosteal and capsular functional matrices in orofacial growth. Rep Congr Eur Orthod Soc:193-205.

Moss ML. 1973. A functional cranial analysis of primate craniofacial growth. Symposium IVth. Int Cong Primatol 3:191-208.

Moss ML. 1997. The functional matrix hypothesis revisited. 4. The epigen-

etic antithesis and the resolving synthesis. Am J Orthod Dentofac Orthop 112:410-417. Doi:10.1016/S0889-5406(97)70049-0

Moss ML, Young RW. 1960. A functional approach to craniology. Am J Phys Anthropol 18:281-291.

Moss ML, Simon MR. 1968. Growth of the human mandibular angular process: A functional cranial analysis. Am J Phys Anthropol 28:127-138.

Neves WA, Pucciarelli HM. 1991. Morphological affinities of the first Americans: An exploratory analysis based on early South American human remains. J Hum Evol 21:261-273.

Noback ML, Harvati K, Spoor F. 2011. Climate-related variation of the human nasal cavity. Am J Phys Anthropol 145:599-614. Doi: 10.1002/ajpa.21523

Opperman LA, Gakunga PT, Carlson DS. 2005. Genetic factors influencing morphogenesis and growth of sutures and synchondroses in the craniofacial complex. Semin Orthod 11:199-208. Doi:10.1053/j.sodo.2005.07.004

Oyhenart EE, Cesani MF. 2016. El método experimental en Antropología Biológica. Historia y actualidad en Argentina. Rev Arg Antrop Biol 18. Doi:10.17139/raab.2016.0018.01.07

Perez SI, Lema V, Diniz-Filho JAF, Bernal V, Gonzalez PN, Gobbo D, Pucciarelli HM. 2011. The role of diet and temperature in shaping cranial diversification of South American human populations: An approach based on spatial regression and divergence rate tests. J Biogeogr 38:148-163. Doi:10.1111/j.1365-2699.2010.02392.x

Pucciarelli HM. 1981. Growth of the functional components of the rat skull and its alteration by nutritional effects. A multivariate analysis. Am J Phys Anthropol 56:33-41. Doi:10.1002/ajpa.1330560104

Pucciarelli HM. 2008. Evolución y diversificación biológica humana desde la perspectiva craneofuncional. México: UNAM. Instituto de Investigaciones Antropológicas.

Pucciarelli HM, Dressino V, Niveiro MH. 1990. Changes in skull components of the squirrel monkey evoked by growth and nutrition: An experimental study. Am J Phys Anthropol 81:535-543. Doi: 10.1002/ajpa.1330810409

Pucciarelli HM, Muñe MC, Oyhenart EE, Orden AB, Villanueva ME, Rodríguez RR, Pons ER. 2000. Growth of skeletal components in the young squirrel monkey (*Saimiri sciureus boliviensis*): A longitudinal experiment. Am J Phys Anthropol 112:57-68. Doi:10.1002/(SICI)1096-8644(200005)112:1<57::AID-AJPA7>3.0.CO;2-Q

Pucciarelli HM, Neves WA, González-José R, Sardi ML, Ramírez Rozzi F, Struck A, Bonilla MY. 2006. East-West cranial differentiation in pre-Columbian populations of South America. Homo 57:133-150. Doi:10.1016/j.jchb.2005.12.003

Pucciarelli HM, Neves WA, González-José R, Sardi ML, Ramírez Rozzi F. 2008. East-West cranial differentiation in pre-Columbian populations from Central and North America. J Hum Evol 54:296-308. Doi:10.1016/j.jhevol.2007.08.011

Sardi ML. 2002. Diferenciación craneofacial en poblaciones aborígenes de Patagonia y su relación con grupos americanos y extraamericanos. Tesis Doctoral Inédita. Universidad Nacional de La Plata. Argentina.

Sardi ML, Ramírez Rozzi F, Pucciarelli HM. 2004. The Neolithic transition in Europe and north Africa. The functional craniology contribution. Anthropol Anz 62:129-145.

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 130:333-340. Doi: 10.1002/ajpa.20379

Sardi ML, Ramírez Rozzi FV. 2007. Developmental connections between cranial components and the emergence of the first permanent molar in humans. J Anat 210:406-417. Doi:10.1111/j.1469-7580.2007.00701.x

van der Klaauw CJ. 1948-1952. Size and position of the functional components of the skull. Arch Neerl Zool 9:1-559.

Weber GW. 2015. Virtual anthropology. Yrbk Phys Anthropol 156:22-42. Doi:10.1002/ajpa.22658

ANEXO 1

Documentación de los Datos Craneométricos de Héctor Mario Pucciarelli

Introducción

Esta base de datos incluye las variables originales del conjunto de medidas craneométricas de Héctor M. Pucciarelli. Las variables se presentan en formato .csv y .xls. Los archivos incluyen 30 mediciones craneométricas para 3382 individuos de 212 poblaciones. La base de datos está publicada junto con este anexo.

La versión final de esta base de datos fue compilada y corregida por María Cristina Muñe y S. Ivan Perez. Para emplear la base de datos por favor cite esta página, así como Pucciarelli (2008). Además de esta cita general, si Ud. va a emplear la base de datos para estudios que involucren muestras de Sudamérica, por favor cite Pucciarelli et al. (2006, 2010). Asimismo, para estudios de muestras Norteamericanas por favor cite Pucciarelli et al. (2008).

Matriz de Datos

Los archivos disponibles en esta página son matrices rectangulares que incluyen en sus filas las medidas para cada individuo.

Las columnas 1-10 son las variables categóricas con información básica de cada individuo y las columnas 11-40 son las variables craneométricas. Las variables Neurocraneales están coloreadas en gris y las Faciales en azul.

Todas las columnas se definen a continuación:

Columna	Código	Indicador del Código
1	MUSEO	Museo en el que se encuentra depositado el individuo.
2	CODIGO-POBLACION	Código de la población a la que pertenece el individuo.

3	CASO	Número de catálogo del individuo medido.
4	POBLACION	Nombre completo de la población a la que pertenece el individuo.
5	REGION	Región geográfica o país de donde proviene el caso.
6	CONTINENTE	Continente del que proviene el caso.
7	EDAD	Categoría etaria del individuo.
8	SEXO	Designación del sexo del individuo: Masculino=1, Femenino=2.
9	DATACION	Antigüedad absoluta o relativa del caso.
10	COLECCION	Colección de Museo o Instituto a la que pertenece el caso.
11	LN	Longitud Neurocraneana: Nasion-Opistocráneo. Calibre Ramas Curvas. Directa.
12	AN	Ancho Neurocraneano: Eurion-Eurion. Calibre Ramas Curvas. Directa.
13	HN	Altura Neurocraneana: Basion-Vertex. Calibre Ramas Curvas. Directa.
14	LF	Longitud Facial: Prostion interno-Vomerobasilar (Hormion). Calibre Poech. Proyectada.
15	AF	Ancho Facial: Zygion-Zygion. Calibre Ramas Curvas. Directa.
16	HF	Altura Facial: Nasion-Prostion. Calibre Poech. Proyectada.

17	LNA	Longitud Neurocraneana Anterior: Glabela-Bregma. Calibre Poech. Proyectada.
18	ANA	Ancho Neurocraneano Anterior: Pterion-Pterion. Calibre Ramas Curvas. Directa.
19	HNA	Altura Neurocraneana Anterior: Bregma-Vomerobasilar (Hormion). Calibre Ramas Curvas. Directa.
20	LNM	Longitud Neurocraneana Media: Bregma-Lambda. Calibre Poech. Proyectada.
21	ANM	Ancho Neurocraneano Medio: Igual a NA. Calibre Ramas Curvas. Directa.
22	HNM	Altura Neurocraneana Media: Basion-Bregma. Calibre Ramas Curvas. Directa.
23	LNP	Longitud Neurocraneana Posterior: Opistion-Opistocráneo. Calibre Poech. Proyectada.
24	ANP	Ancho Neurocraneano Posterior: Asterion-Asterion. Calibre Ramas Curvas. Directa.
25	HNP	Altura Neurocraneana Posterior: Lambda-Opistion. Calibre Poech. Proyectada.
26	LOT	Longitud Ótica: Distancia desde el conducto auditivo externo al punto medio del borde interno del hueso petroso. Calibre Vernier*. Directa.
27	AOT	Ancho Ótico: Ancho auditivo externo. Calibre Vernier*. Directa.

28	HOT	Altura Ótica: Altura auditiva externa. Calibre Vernier*. Directa.
29	LO	Longitud Óptica: Dacryon-Foramen interesfenoidal. Profundímetro. Directa.
30	AO	Ancho Óptico: Dacrion-Ectoconquio. Calibre Vernier. Directa.
31	HO	Altura Óptica: Altura máxima entre los bordes superior e inferior de la órbita, perpendicular al eje horizontal de la órbita. Calibre Poech. Directa.
32	LR	Longitud Respiratoria: Subnasal-Espina nasal posterior. Calibre Ramas Curvas. Directa.
33	AR	Ancho Respiratorio: Alar izquierdo-Alar derecho. Calibre Vernier. Directa.
34	HR	Altura Respiratoria: Nasion-Subnasal. Calibre Poech. Proyectada.
35	LM	Longitud Masticatoria: Distancia desde el zygomaxilar anterior hasta el margen posterior de la fosa glenoidea. Calibre Poech. Proyectada.
36	AM	Ancho Masticatorio: Distancia desde el borde anterior del esfenoides en el ala mayor hasta el punto más inferior de la sutura zygotemporal. Calibre Vernier*. Proyectada.
37	HM	Altura Masticatoria: Distancia desde el stephanion hasta el punto más bajo de la sutura zygotemporal. Calibre Poech. Proyectada.

38	LA	Longitud Alveolar: Prostion externo-borde alveolar posterior. Calibre Vernier. Directa.
39	AA	Ancho Alveolar: Ectomolar izquierdo-Ectomolar derecho. Calibre Vernier. Directa.
40	HA	Altura Alveolar: Profundidad palatal en la sutura palatina, medida ubicando los brazos del palatómetro en el ectomolar izquierdo y derecho. Calibre Coordinado. Directa.

*También puede emplearse un Calibre de Agujas

Para las medidas proyectadas, el cráneo debe ser posicionado lateralmente en un cuadrado de 50x50 cm de cartón blanco, para alcanzar un paralelismo aceptable con el calibre y/o sus ramas. El posicionamiento debe ser realizado con cuidado, rotando el cráneo hasta alcanzar una equiparación entre los puntos Auricular-Infraorbitario (plano de Frankfurt). Anteriormente, la correcta ubicación anteroposterior y vertical del cráneo debía estar garantizada mediante la equiparación de los puntos Prostion e Inion con respecto al plano horizontal y por la posición perpendicular de los primeros molares superiores con respecto a este plano. El plano de Frankfurt puede ser alcanzado mediante la colocación de un colimador a no más de 1 cm por encima del cráneo y se mantiene paralelo a una de las líneas del cartón. El colimador debe ser quitado después de que se haya alcanzado la correcta ubicación y antes de comenzar la medición. Las mediciones directas pueden ser realizadas a partir de plano de Frankfurt. Se recomienda tomar todas las medidas proyectadas primero y luego todas las mediciones directas o viceversa.

Notas sobre la medición

Existen muy pocos datos faltantes que fueron imputados por Pucciarelli usando criterios estadísticos. Vea detalles del procedimiento en Pucciarelli et al. (2010).

Poblaciones

La afiliación de la población para cada individuo se muestra en la columna 4. Asimismo, para cada población se presenta la región geográfica/país y el continente al que la misma pertenece. Cada población se codifica mediante una abreviatura que se especifica en la columna 2.

Museos

Los individuos presentados en la base de datos fueron medidos en las siguientes instituciones:

Código de Museo	Museo
INAH	Instituto Nacional de Antropología e Historia: Ciudad de México, México
MAM	Museo Nacional de Antropología: Ciudad de México, México
AMNH	American Museum of Natural History: New York, United States
NMNH	National Museum of Natural History: Washington, United States
CENPAT	Centro Nacional Patagónico: Puerto Madryn (Provincia de Chubut), Argentina
INCUAPA	Investigaciones Arqueológicas y Paleontológicas del Cuaternario Pampeano. Facultad de Ciencias Sociales. Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires: Olavarría (Provincia de Buenos Aires), Argentina
MACN	Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia": Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina
MEJBA	Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti": Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina

MLP	Museo de La Plata: La Plata (Provincia de Buenos Aires), Argentina
MPFPM	Museo de la Patagonia "Dr. Francisco P. Moreno": Bariloche (Provincia de Río Negro), Argentina
IBM	Instituto de Ciências Biomédicas. Universidade de São Paulo: São Paulo, Brasil
MMG	Museu de Minas Gerais: Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil
MNUFRJ	Museu Nacional. Universidade Federal do Rio de Janeiro: Rio de Janeiro, Brasil
IIAM	Museo Arqueológico R.P. Le Paige. Instituto de Investigaciones Arqueológicas. Universidad Católica del Norte: San Pedro de Atacama, Chile
IP	Instituto de la Patagonia. Centro de Estudios del Hombre Austral: Punta Arenas, Chile
MMFCR	Museo Municipal "Fernando Cordero Rusque": Porvenir, Chile
MNHN	Museo Nacional de Historia Natural: Santiago de Chile, Chile
MRM	Museo Regional de Magallanes: Punta Arenas, Chile
MRMB	Museo Regional "Mayorino Borgatello": Punta Arenas, Chile
ICN	Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia: Bogotá, Colombia
MNC	Museo Nacional de Colombia: Bogotá, Colombia
UNC/DA	Universidad Nacional de Colombia/Departamento de Antropología: Bogotá, Colombia

MNAAHP	Museo Nacional de Arqueología e Historia del Perú: Lima, Perú
ICAS-FLS	Instituto Caribe de Antropología y Sociología. Fundación La Salle: Caracas, Venezuela
MAHM	Museo de Antropología e Historia del Estado de Aragua: Maracay, Venezuela
EAUCV	Escuela de Antropología. Universidad Central de Venezuela: Caracas, Venezuela
MHNV	Naturhistorisches Museum Wien: Wien, Osterreich (Austria)
LCHES	Leverhulme Centre for Human Evolutionary Studies. Collection Duckworth. University of Cambridge: Cambridge, United Kingdom
PANUM	Laboratory of Biological Anthropology. Institute of Forensic Medicine. University of Copenhague: Copenhague, Danmark
ZMUC	Zoological Museum University of Copenhague: Copenhague, Danmark
IPH	Institut de Paléontologie Humaine: Paris, France
MDH	Musée de l`Homme: Paris, France

Sexo

La mayoría de las poblaciones están representadas por individuos masculinos. Unas pocas poblaciones están representadas por individuos de ambos sexos.

Bibliografía

Pucciarelli HM, Neves WA, González-José R, Sardi ML, Ramírez Rozzi F, Struck A, Bonilla MY. 2006. East-West cranial differentiation in pre-Columbian human populations of South America. Homo 57:133-150.

Pucciarelli HM. 2008. Evolución y Diversificación Biológica Humana desde la Perspectiva Craneofuncional. México D.F.: Universidad Autónoma de México.

Pucciarelli HM, González-José R, Neves WA, Sardi ML, Ramírez Rozzi F. 2008. East-West cranial differentiation in pre-Columbian populations from Central and North America. Journal of Human Evolution 54(3):296-308.

Pucciarelli HM, Perez SI, Politis GG. 2010. Early Holocene human remains from the Argentinean Pampas: additional evidence for distinctive cranial morphology of early South Americans. American Journal of Physical Anthropology 143(2):298-305.

APPENDIX 1

Documentation of H.M. Pucciarelli's craniometric data

Introduction

This database includes the raw variables of Héctor M. Pucciarelli's craniometric data. The original variables are presented in .csv and .xls format. The files include 30 craniometric measurements for 3382 individuals from 212 populations. The database is published along with this appendix.

The final version of this database was compiled and corrected by María Cristina Muñe and S. Ivan Perez. To use the database please cite this webpage, as well as Pucciarelli (2008). In addition to these general references, if you intend to use the database for studies involving samples from South America, please cite Pucciarelli et al. (2006, 2010). Also, for studies of North American samples please cite Pucciarelli et al. (2008).

Data matrix

The files available on this page are rectangular matrices including in their rows the measures for each individual.

Moreover, columns 1-10 show the categorical variables with basic information of each individual and columns 11-40, the craniometric ones. Neurocranial variables are highlighted in gray and Facial ones in blue.

All columns are defined below:

Column	Code	Categorical or numerical variable
1	MUSEO (MUSEUM)	Museum where the individual is deposited.
2	CODIGO-POBLACION (CODE-POPULATION)	Code of the population the individual belongs to.

3	CASO (CASE)	Catalog number of the measured individual.
4	POBLACION (POPULATION)	Complete name of the population the individual belongs to.
5	REGION	Geographic region or country the case comes from.
6	CONTINENTE (CONTINENT)	Continent the case comes from.
7	EDAD (AGE)	Age category of the individual.
8	SEXO (SEX)	Sex designation of the individual: Male=1, Female=2.
9	DATACION (DATE)	Absolute or relative age of the case.
10	COLECCION (COLLECTION)	Museum or Institute collection the case belongs to.
11	LN (NL)	Neurocranial length: Nasion-Opisthocranion. Spreading Caliper. Direct.
12	AN (NW)	Neurocranial width: Eurion-Eurion. Spreading Caliper. Direct.
13	HN (NH)	Neurocranial height: Basion-Vertex. Spreading Caliper. Direct.
14	LF (FL)	Facial length: Inner Prosthion-Vomerbasio. Sliding (Poech type). Projected.
15	AF (FW)	Facial width: Zygion-Zygion. Spreading Caliper. Direct.

16	HF (FH)	Facial height: Nasion-Prosthion. Sliding (Poech type). Projected.
17	LNA (ANL)	Anteroneural length: Glabella-Bregma. Sliding (Poech type). Projected.
18	ANA (ANW)	Anteroneural width: Pterion-Pterion. Spreading Caliper. Direct.
19	HNA (ANH)	Anteroneural height: Bregma-Vomerbasio. Spreading Caliper. Direct.
20	LNM (MNL)	Midneural length: Bregma-Lambda. Sliding (Poech type). Projected.
21	ANM (MNW)	Equal to AN (NW). Spreading Caliper. Direct.
22	HNM (MNH)	Midneural height: Basion-Bregma. Spreading Caliper. Direct.
23	LNP (PNL)	Posteroneural length: Opisthion-Opisthocranium. Sliding (Poech type). Projected.
24	ANP (PNW)	Posteroneural width: Asterion-Asterion. Spreading Caliper. Direct.
25	HNP (PNH)	Posteroneural height: Lambda-Opisthion. Sliding (Poech type). Projected.
26	LOT (OTL)	Otic length: Distance from the external auditory meatus to the midpoint of the inner border of the petrous bone. Vernier Caliper*. Direct.
27	AOT (OTW)	Otic width: External auditory meatus width. Vernier Caliper*. Direct.

28	HOT (OTH)	Otic heigth: External auditory meatus height. Vernier Caliper*. Direct.
29	LO (OL)	Optic length: Dacrion-Superior orbital fissure. Orbitometer. Direct.
30	AO (OW)	Optic width: Dacrion-Ectoconquio. Vernier Caliper. Direct.
31	HO (OH)	Optic height: Maximum height from the upper to the lower orbital borders, perpendicular to the horizontal axis of the orbit. Sliding (Poech type). Direct.
32	LR (RL)	Respiratory length: Nasospinale-Staphylion. Spreading Caliper. Direct.
33	AR (RW)	Respiratory width: Left Alare-right Alare. Vernier Caliper. Direct.
34	HR (RH)	Respiratory height: Nasion-Nasospinale. Sliding (Poech type). Projected.
35	LM (ML)	Masticatory length: Distance from the zygomaxillare anterior to the posterior margin of the glenoid fossa. Sliding (Poech type). Projected.
36	AM (MW)	Masticatory width: Distance from the anterior border of the sphenoid bone in the greater wing to the lowest point of the zygotemporal suture. Vernier Caliper*. Projected.
37	HM (MH)	Masticatory height: Distance from the stephanion to the lowest point of the zygotemporal suture. Sliding (Poech type). Projected.

38	LA (AL)	Alveolar length: external Prosthion-posterior alveolar border. Vernier Caliper. Direct.
39	AA (AW)	Alveolar width: Left ectomolare-right ectomolare. Vernier Caliper. Direct.
40	HA (AH)	Alveolar height: Palatal depth on the palatine suture, measured by placing the lateral arms of the palatometer on the left and right ectomolare. Palatometer. Direct.

*A Needle Caliper can also be used.

For the projected measurements, the skull must be placed laterally on a square 50x50 cm white cardboard, for reaching an acceptable parallelism with the caliper bar and/or its branches. Positioning must be done by carefully rotating the skull up to reach an Auricular-Infraorbitary equalization (Frankfurt line). Previously, the correct anterior-posterior and vertical placement of the skull must be ensured by the equalization of the Prosthion and Inion points with respect to the horizontal plane, and by the positioning of the palatal first molars perpendicularly to this plane. The Frankfurt orientation can be facilitated by a collimator placed not more than 1 cm above the skull and held parallel to one of the cardboard lines. The collimator must be taken away after the correct placement has been reached and before measurement starts. Direct measurements may be made out of the Frankfurt orientation. It is recommended to take all projected measurements first and then all direct measurements or vice versa.

Measurement notes

There are very few missing data that were calculated by Pucciarelli using statistical criteria. Please see details of the procedure in Pucciarelli et al. (2010).

Populations

The population affiliation for each individual is displayed in column 4. The geographical region/country and the continent where each population belongs to are also shown. Each population is coded by an abbreviation specified in column 2.

Museums

The individuals presented in the database were measured in the following institutions:

Museum Code	Museum
INAH	Instituto Nacional de Antropología e Historia: Ciudad de México, México
MAM	Museo Nacional de Antropología: Ciudad de México, México
AMNH	American Museum of Natural History: New York, United States
NMNH	National Museum of Natural History: Washington, United States
CENPAT	Centro Nacional Patagónico: Puerto Madryn (Provincia de Chubut), Argentina
INCUAPA	Investigaciones Arqueológicas y Paleontológicas del Cuaternario Pampeano. Facultad de Ciencias Sociales. Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires: Olavarría (Provincia de Buenos Aires), Argentina
MACN	Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia": Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina
MEJBA	Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti": Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina
MLP	Museo de La Plata: La Plata (Provincia de Buenos Aires), Argentina
MPFPM	Museo de la Patagonia "Dr. Francisco P. Moreno": Bariloche (Provincia de Río Negro), Argentina

IBM	Instituto de Ciências Biomédicas. Universidad de São Paulo: São Paulo, Brasil
MMG	Museu de Minas Gerais: Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil
MNUFRJ	Museu Nacional. Universidade Federal do Rio de Janeiro: Rio de Janeiro, Brasil
IIAM	Museo Arqueológico R.P. Le Paige. Instituto de Investigaciones Arqueológicas. Universidad Católica del Norte: San Pedro de Atacama, Chile
IP	Instituto de la Patagonia. Centro de Estudios del Hombre Austral: Punta Arenas, Chile
MMFCR	Museo Municipal "Fernando Cordero Rusque": Porvenir, Chile
MNHN	Museo Nacional de Historia Natural: Santiago de Chile, Chile
MRM	Museo Regional de Magallanes: Punta Arenas, Chile
MRMB	Museo Regional "Mayorino Borgatello": Punta Arenas, Chile
ICN	Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia: Bogotá, Colombia
MNC	Museo Nacional de Colombia: Bogotá, Colombia
UNC/DA	Universidad Nacional de Colombia/ Departamento de Antropología: Bogotá, Colombia
MNAAHP	Museo Nacional de Arqueología e Historia del Perú: Lima, Perú
ICAS-FLS	Instituto Caribe de Antropología y Sociología. Fundación La Salle: Caracas, Venezuela

MAHM	Museo de Antropología e Historia del Estado de Aragua: Maracay, Venezuela
EAUCV	Escuela de Antropología. Universidad Central de Venezuela: Caracas, Venezuela
MHNV	Naturhistorisches Museum Wien: Wien, Osterreich (Austria)
LCHES	Leverhulme Centre for Human Evolutionary Studies. Collection Duckworth. University of Cambridge: Cambridge, United Kingdom
PANUM	Laboratory of Biological Anthropology. Institute of Forensic Medicine. University of Copenhague: Copenhague, Danmark
ZMUC	Zoological Museum University of Copenhague: Copenhague, Danmark
IPH	Institut de Paléontologie Humaine: Paris, France
MDH	Musée de l`Homme: Paris, France

Sex

Almost all of the populations are represented by male individuals. A few are represented by both male and female individuals.

Bibliography

Pucciarelli HM, Neves WA, González-José R, Sardi ML, Ramírez Rozzi F, Struck A, Bonilla MY. 2006. East-West cranial differentiation in pre-Columbian human populations of South America. Homo 57:133-150.

Pucciarelli HM. 2008. Evolución y Diversificación Biológica Humana desde la Perspectiva Craneofuncional. México D.F.: Universidad Autónoma de México.

Pucciarelli HM, González-José R, Neves WA, Sardi ML, Ramírez Rozzi F. 2008. East-West cranial differentiation in pre-Columbian populations from Central and North America. Journal of Human Evolution 54(3):296-308.

Pucciarelli HM, Perez SI, Politis GG. 2010. Early Holocene human remains from the Argentinean Pampas: additional evidence for distinctive cranial morphology of early South Americans. American Journal of Physical Anthropology 143(2):298-305.

DE COMO CRUZAR FRONTERAS EN LA CIENCIA.

Homenaje a Héctor M. Pucciarelli

Compiladores
Carolina Paschetta
Rolando González-José
José Luis Lanata