



ANÁLISIS DE LA VARIANZA AMBIENTAL DE CARACTERES MÉTRICOS DEL ESQUELETO HUMANO. EL CASO PUNTA TEATINOS, NORTE SEMIÁRIDO, CHILE (4.500 A.P.)

ENVIRONMENTAL VARIANCE AS ESTIMATED IN METRIC TRAITS OF THE HUMAN SKELETON. THE CASE OF PUNTA TEATINOS, SEMIARID NORTHERN CHILE (4,500 BP)

Héctor H. Varela¹, José A. Cocilovo¹ y Silvia Quevedo²

Para hacer inferencias acerca del parentesco entre los individuos es necesario conocer la varianza genética (V_G) de caracteres cuantitativos, lo cual es posible a partir de la correlación entre parientes. En ausencia de esta información, puede emplearse la repetibilidad (r), es decir, la correlación entre mediciones del lado derecho e izquierdo del individuo, la cual permite estimar además la componente ambiental especial ($1-r$). La varianza fenotípica (V_P) es igual a la varianza genética (V_G) más la varianza ambiental (V_E) y esta última incluye la varianza ambiental general (V_{Eg}) y la varianza ambiental especial (V_{Es}). Empleando el grupo prehistórico de Punta Teatinos, se hacen estimaciones de estos estadísticos para nueve mediciones del cráneo, siete del esqueleto postcraneal y dos de los dientes. Se determinó que la repetibilidad promedio es de 0,74 en dientes, 0,83 en cráneo y 0,98 en el esqueleto postcraneal, sugiriendo una distribución diferencial de V_{Es} desde el punto de vista anatómico y funcional. Las repetibilidades en individuos adultos de ambos sexos en el cráneo y en el esqueleto postcraneal son semejantes. En esta última región anatómica, los valores r de los infantiles se diferencian de los adultos. Las piezas dentarias presentan la menor correlación bilateral y registran un mayor impacto ambiental especial, actuando durante la mayor parte de la experiencia vital de los individuos.

Palabras claves: caracteres métricos, varianza genética y ambiental, repetibilidad, poblaciones prehistóricas, norte semiárido, Chile.

In order to assess kinship between individuals, it is necessary to know the genetic variance (V_G) of quantitative traits. In many cases it is not possible to estimate this value without the information obtained from a correlation among relatives or through selection experiments. In the absence of appropriate data it is possible to approach this by means of the repeatability of quantitative traits. Phenotypic variance (V_P) is equal to genetic variance (V_G) plus environmental variance (V_E) and this last can be broken down into a general environmental variance (V_{Eg}) and a special environmental variance (V_{Es}). The correlation between measurements of the left and right side of an individual allows us to estimate the repeatability (r) and the special environmental component ($1 - r$). Using the information obtained from a prehistoric group from Punta Teatinos, the maximum genetic variance is calculated ($V_{Gmax} = V_P - V_{Es}$) for nine variables of the skull, seven of the postcranial skeleton, and two of the dentition. The results indicate that the r average is of 0.74 in teeth, 0.83 in the skull and 0.98 in the postcranial skeleton, suggesting a differential distribution of the special environmental effect from the anatomical and functional point of view.

Key words: Metric traits, genetic and environmental variance, repeatability, prehistoric populations, semiarid Northern Chile.

El empleo de caracteres cuantitativos para realizar estudios de biología evolutiva requiere el conocimiento de la varianza genética para hacer inferencias sobre la historia y la estructura de la población. Dicha varianza puede ser estimada a partir de los valores fenotípicos si se sabe cuál es el grado de parentesco entre los individuos. La varianza fenotípica (V_P) de cualquier carácter cuantitativo, en su descomposición más sencilla, es igual a la suma de la varianza genética (V_G) y la

varianza ambiental (V_E), es decir $V_P = V_G + V_E$. El grado en que el fenotipo está determinado por el genotipo se llama heredabilidad en sentido amplio o determinación genética (h^2) y se obtiene como el cociente V_G/V_P (Falconer y Mackay 1996).

En poblaciones de organismos que viven en ambientes naturales y particularmente en grupos humanos prehistóricos no se puede estimar h^2 porque se desconoce la filiación, es decir las relaciones de parentesco entre los individuos, pero sí es posible

¹ Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto- CONICET, (5800) Río Cuarto, Córdoba, Argentina. hvarela@exa.unrc.edu.ar; jcocilovo@exa.unrc.edu.ar

² Museo Nacional de Historia Natural, Casilla 787, Santiago, Chile. squevedok@tutopia.com

calcular la repetibilidad (r) o heredabilidad máxima (h^2_{\max}). La V_E puede partitionarse en la varianza ambiental general (V_{Eg}) y en la varianza ambiental especial (V_{Es}) (Falconer y Mackay 1996; Lynch y Walsh 1998). La V_{Eg} mide la influencia de factores ambientales generales que son compartidos por grupos determinados de individuos, como por ejemplo el cuidado que brindan las madres a su progenie, la nutrición o el clima. La V_{Es} es el producto de las variaciones dentro de los individuos experimentadas durante el desarrollo y de causas ambientales externas de origen desconocido. Este valor es medido en organismos de simetría bilateral como la variación que existe entre las mediciones realizadas en el lado derecho e izquierdo de un mismo carácter. La diferencia entre ambos lados (no direccional) también se denomina asimetría fluctuante (Palmer y Strobeck 1986; van Valen 1962) y es interpretada como una medida de inestabilidad del desarrollo (Lynch y Walsh 1998).

De acuerdo con lo expresado anteriormente, la $V_P = V_G + V_{Eg} + V_{Es}$, como $V_G + V_{Eg} = V_{G\max}$ (varianza genética máxima) entonces $V_P = V_{G\max} + V_{Es}$ y, $r = h^2_{\max} = V_{G\max} / V_P$, es decir, la proporción de la varianza fenotípica debida a la $V_{G\max}$. Este valor es equivalente a la correlación entre mediciones repetidas del mismo individuo, y $1-r = V_{Es} / V_P$ representa la proporción de la varianza fenotípica explicada por la varianza ambiental especial. La V_{Es} o la varianza dentro de individuos de un carácter medido del lado derecho (Di) e izquierdo (Ii), que incluye también el error de medición, se puede expresar de la siguiente manera, $V_{Es} = \sum_{i=1}^N (D_i - I_i)^2 / 2N$, siendo N el número

de individuos (Falconer y Mackay 1996, Lynch y Walsh 1998). El valor $V_{G\max}$ puro puede obtenerse haciendo el producto entre r y V_P .

En poblaciones humanas existen muchos trabajos dedicados al estudio de la varianza ambiental especial o dentro de individuos de caracteres morfométricos (entre otros: Hershkovitz et al. 1987; Hershkovitz et al. 1990; Livshits y Kobylansky 1991; Hershkovitz et al. 1992; Livshits y Smouse 1993a, 1993b). También se dispone de datos semejantes para grupos prehispánicos del norte de Chile, como Punta Teatinos (Quevedo 1998; Cocilovo et al. 2006), San Pedro de Atacama (Varela y Cocilovo 1999) y Arica (Varela y Cocilovo 2002). En líneas generales, en estos trabajos se evalúa la distribución de las diferencias bilaterales entre dientes antiméricos, distintas regiones del cráneo,

miembros superiores e inferiores, sexo y edad de los individuos.

Sin embargo, a pesar de la importancia que posee este tipo de información en poblaciones humanas antiguas, no es suficiente la actualmente disponible ni es generalizable a diferentes casos. Por ejemplo, no se conoce si la porción de la varianza fenotípica debida a causas ambientales localizadas (V_{Es}) varía desde el punto de vista espacial, cultural o económico. Por el momento el análisis de su distribución anatómica, o en función del sexo y de la edad puede ser interesante para determinar la naturaleza, la magnitud y la repartición del impacto ambiental durante el desarrollo de los individuos.

De acuerdo con los antecedentes existentes, en una población local cuyos individuos crecieron y se desarrollaron en las mismas condiciones ambientales y culturales, aprovechando los mismos recursos provenientes de la caza, la pesca y la recolección, no se esperan variaciones apreciables de los valores de correlación entre mediciones bilaterales (repetibilidad), ni de la varianza ambiental especial de acuerdo con el sexo y la edad, aunque sí entre distintas regiones anatomo-funcionales sometidas, durante la vida, a diferentes estresantes ambientales.

En el presente trabajo se intenta dar respuesta a estos últimos interrogantes para un conjunto de caracteres métricos del cráneo, del esqueleto postcranial y de la dentición en materiales del sitio Punta Teatinos considerado como caso testigo por la excelente conservación y documentación asociada. Aunque los datos originales fueron presentados con anterioridad por uno de los autores (Quevedo 1998), para la realización de esta experiencia fue necesaria la revisión de los mismos y la realización de un nuevo análisis de la información disponible. Además, esto nos dio la oportunidad para hacer algunas reflexiones sobre la estimación de la repetibilidad y sus importantes consecuencias para los estudios de microevolución.

Material y Métodos

El sitio de Punta Teatinos está ubicado aproximadamente a 12 km al norte de La Serena en el Norte Semiárido de Chile. El cementerio contiene dos niveles culturales, el primero corresponde a la fase Arcaico III (Punta Teatinos I) y el segundo es más tardío (Punta Teatinos II) y se lo asocia a un momento anterior al complejo Molle.

La colección correspondiente a este sitio está depositada en el Museo Nacional de Historia Natural de Santiago de Chile y cuenta con los siguientes fechados radiocarbónicos: Punta Teatinos I: 4.905±100 a.p., 4.560±95 a.p., 4.000±95 a.p. y Punta Teatinos II: 1.920±60 a.p. (Quevedo 1998; Schiappacasse y Niemeyer 1986). En este trabajo se emplearon los restos pertenecientes al período Arcaico (Punta Teatinos I).

El tamaño de la muestra utilizada en esta experiencia varía de acuerdo con la región anatómica estudiada y con las variables empleadas en cada una de ellas (Tablas 1-6). En el cráneo se tomaron nueve variables (Tabla 1) del lado derecho e izquierdo. En el esqueleto postcraneal se realizaron siete mediciones (Tabla 1) correspondientes a piezas pares en individuos infantiles (desde recién nacidos hasta 13 años de edad) y juveniles-adultos (desde los 15 hasta los 45 años). En el grupo infantil se midió la longitud de la diáfisis de los huesos (por la pérdida de las relaciones anatómicas con las epífisis), mientras

que en el grupo juvenil-adulto se pudo medir la pieza completa (diáfisis+epífisis).

En las arcadas dentarias se midió el diámetro mesiodistal y vestibulolingual de cada elemento (M3, M2, M1, P2, P1, C, I2, I1) de ambos lados del maxilar y de la mandíbula. En este último caso el tamaño de la muestra presenta una marcada variación porque depende del tipo de diente, de la variable que se toma en el mismo, de su ubicación en la región (maxilar o mandíbula) y de su posición (derecha o izquierda). Las variables del cráneo fueron tomadas por José A. Cocilovo de acuerdo con Howell (1973), Droessler (1981), Bräuer (1988), Comas (1966), Bass (1971) y Varela y Cocilovo (1999, 2002). Las observaciones en dientes y en huesos largos del esqueleto postcraneal fueron realizadas por Silvia Quevedo siguiendo a Buikstra y Ubelaker (1994) para los primeros y a Bass (1971), Brothwell (1981) y Buikstra y Ubelaker (1994) para los segundos. La estimación de la repetibilidad se efectuó de acuerdo con Falconer y Mackay (1996), como

Tabla 1. Punta Teatinos. Variables simétricas del cráneo y el postcraneo empleadas en este trabajo.
Punta Teatinos. *Symmetrical variables of the cranium and post-cranium used in this work.*

Código	Variables del cráneo	Código	Variables del post-cráneo
AIP	Altura del pómulo	LH	Longitud del húmero
AnO	Ancho de la órbita	LCu	Longitud del cúbito
AIO	Altura de la órbita	LR	Longitud del radio
AIOA	Altura orbito-alveolar	LF	Longitud del fémur
PB	Cuerda porion-bregma	LT	Longitud de la tibia
ZA	Longitud maxilo-asterión	LP	Longitud del peroné
AIR	Altura mínima de la rama montante	LCl	Longitud de la clavícula
AnR	Anchura de la rama montante		
AnMR	Anchura mínima de la rama montante		

Tabla 2. Punta Teatinos. Variables de la dentición empleadas en este trabajo¹.
Punta Teatinos. *Dental variables used in this work.*

Código	Variables de la dentición	Código	Variables de la dentición
MDI1	Diámetro mesiodistal incisivo 1	VLI1	Diámetro vestibulolingual incisivo 1
MDI2	Diámetro mesiodistal incisivo 2	VLI2	Diámetro vestibulolingual incisivo 2
MDC	Diámetro mesiodistal canino	VLC	Diámetro vestibulolingual canino
MDP1	Diámetro mesiodistal premolar 1	VLP1	Diámetro vestibulolingual premolar 1
MDP2	Diámetro mesiodistal premolar 2	VLP2	Diámetro vestibulolingual premolar 2
MDM1	Diámetro mesiodistal molar 1	VLM1	Diámetro vestibulolingual molar 1
MDM2	Diámetro mesiodistal molar 2	VLM2	Diámetro vestibulolingual molar 2
MDM3	Diámetro mesiodistal molar 3	VLM3	Diámetro vestibulolingual molar 3

¹ Variables disponibles por pieza para maxilar y mandíbula, arcada derecha e izquierda.

la correlación intraclase entre la misma medida tomada del lado derecho e izquierdo del cráneo, de piezas pares del esqueleto potcraneal y de los dientes izquierdos y derechos del maxilar y de la mandíbula. Las diferencias entre las mediciones del lado izquierdo y derecho originan los valores ambientales especiales (E_s) los cuales se distribuyen con una media (\bar{E}_s) y una varianza como antes se

explicó: $V_{Es} = \sum_{i=1}^N (D_i - \bar{I})^2 / 2N$. La repetibilidad

mide la variación causada por factores permanentes (genéticos y ambientales) que son comunes a un conjunto de individuos y la V_{Es} las causas de variación localizada relacionada con el desarrollo de cada individuo.

El error estándar de la repetibilidad se calculó según Becker (1975) como:

$$es = \sqrt{\frac{2(1 + (n-1)r)^2(1-r)^2}{n(n-1)(N-1)}}$$

donde n es el número de repeticiones del rasgo por individuo y N es el número de individuos.

En este trabajo empleamos tanto r como V_{Gmax} para la realización de varias pruebas estadísticas que se especifican a continuación. Para evaluar la igualdad entre las repetibilidades de caracteres correspondientes a diferentes regiones se empleó la prueba U de Mann-Whitney y el análisis de la varianza para una clasificación por rangos de Kruskal-Wallis (Siegel 1983).

Los valores de repetibilidad de las variables correspondientes a cada región anatómica (cráneo, esqueleto postcraneal y dientes) se estimaron considerando los siguientes grupos:

- (1) cráneo, individuos adultos: ambos sexos (CMF), masculino (CM) y femenino (CF),
- (2) esqueleto postcraneal: infantiles (PCI) y juvenil-adulto de ambos sexos (PCMF), masculinos (PCM) y femeninos (PCF),
- (3) dientes, individuos adultos: diámetro mesiodistal de piezas del maxilar (MDMx) y de la mandíbula (MDMn) y diámetro vestibulolingual de elementos dentarios del maxilar (VLMx) y de la mandíbula (VLMn). En cada uno de estos grupos los cálculos fueron realizados para los ocho dientes (tres molares, dos premolares, un canino y dos incisivos).

Resultados y Discusión

En la Tabla 3 se consigna la distribución y los valores de repetibilidad obtenidos para cada carácter métrico del cráneo en ambos sexos (CMF), masculino (CM) y femenino (CF). En general, el primer grupo tiene un valor promedio de 0,87 y un rango de variación entre 0,70 para la anchura orbitaria (ANO) y 0,96 para la altura mínima de la rama montante de la mandíbula (AIR), mientras que para masculinos la repetibilidad media (0,79) es algo menor que en femeninos (0,84). Los errores estándar de r en todos los casos son bajos. No se pudo demostrar diferencias significativas entre los tres grupos mencionados

Tabla 3. Cráneo. Repetibilidad (r), error estándar (es) de r , tamaño muestral de la correlación (N), varianza fenotípica (V_p) y varianza ambiental especial (V_{Es}) por variable en ambos sexos (CMF), masculino (CM) y femenino (CF).
Skull. Repeatability (r), standard error (es) of r , sample size (N), phenotypic variance (V_p) and special environmental variance (V_{Es}) by variable for both sexes (CMF), males (CM) and females (CF).

Grupo	Carácter	r	es	N	V_p	V_{Es}
CMF	AIP	0,89	0,03	53	5,35	0,58
	ANO	0,70	0,07	52	2,80	0,83
	AIO	0,80	0,05	53	2,47	0,50
	ZA	0,91	0,02	52	20,63	1,93
	PB	0,88	0,03	53	28,32	3,50
	ALOA	0,93	0,02	51	23,38	1,62
	AIR	0,96	0,01	39	27,69	1,23
	AnR	0,91	0,03	35	9,89	0,90
	AnMR	0,82	0,05	43	6,72	1,18
	Promedio	0,87	0,03	48	14,14	1,36
CM	AIP	0,89	0,04	25	5,17	0,59
	ANO	0,68	0,11	25	2,29	0,73
	AIO	0,62	0,13	25	1,44	0,55
	ZA	0,85	0,06	25	10,92	1,67
	PB	0,81	0,07	26	27,68	5,31
	ALOA	0,95	0,02	25	22,53	1,21
	AIR	0,90	0,04	17	18,74	1,85
	AnR	0,76	0,10	16	6,32	1,51
	AnMR	0,64	0,13	20	1,99	0,72
	Promedio	0,79	0,08	23	10,79	1,57
CF	AIP	0,82	0,06	28	3,18	0,57
	ANO	0,67	0,11	27	2,26	0,74
	AIO	0,88	0,04	28	3,48	0,43
	ZA	0,84	0,06	27	11,48	1,80
	PB	0,82	0,07	27	10,10	1,87
	ALOA	0,90	0,04	26	15,38	1,56
	AIR	0,94	0,02	22	12,96	0,77
	AnR	0,92	0,03	19	6,24	0,50
	AnMR	0,81	0,07	23	8,42	1,59
	Promedio	0,84	0,06	25	8,17	1,09

(CMF, CM, CF) para los valores r ($H_{(2, N=27)} = 2,38$, $p=0,305$) o para las $V_{G_{max}}$ ($H_{(2, N=27)} = 1,30$, $p=0,523$) mediante la prueba Kruskal Wallis. Esto permite inferir que, globalmente, durante el desarrollo del cráneo, las diferencias no localizadas y permanentes entre individuos de naturaleza genética y ambiental (registradas como r y $V_{G_{max}}$) se distribuyeron independientemente del sexo de los individuos.

En el caso del esqueleto postcraneal (Tabla 4) los individuos infantiles (PCI) presentan una repetibilidad igual a la unidad, lo cual revela un mínimo

Tabla 4. Esqueleto postcraneal. Repetibilidad (r), error estándar (es) de r , tamaño muestral de la correlación (N), varianza fenotípica (V_p) y varianza ambiental especial (V_{Es}) por variable en infantiles (PCI) y juveniles-adultos ambos sexos (PCMF), masculino (PCM) y femenino (PCF).
Postcranial skeleton. Repeatability (r), standard error (es) of r , sample size (N), phenotypic variance (V_p) and special environmental variance (V_{Es}) by variable in infant (PCI) and juvenile-adults of both sexes (PCMF), males (PCM) and females (PCF).

Grupo	Carácter	r	es	N	V_p	V_{Es}
PCI	LH	1,00	0,00	40	2478,79	0,94
	LCu	1,00	0,00	33	1471,76	0,91
	LR	1,00	0,00	35	1328,92	0,71
	LF	1,00	0,00	32	5811,47	1,13
	LT	1,00	0,00	34	4435,97	1,40
	LP	1,00	0,00	30	4081,97	1,29
	LCL	1,00	0,00	19	452,64	1,35
	Promedio	1,00	0,00	32	2865,93	1,10
PCMF	LH	0,98	0,00	68	342,87	5,34
	LCU	0,98	0,01	59	321,23	6,34
	LR	0,98	0,00	79	301,63	4,82
	LF	0,99	0,00	42	721,98	7,88
	LT	0,99	0,00	59	783,01	4,42
	LP	0,99	0,00	47	849,73	5,54
	LCL	0,95	0,01	61	124,25	6,38
	Promedio	0,98	0,00	59	492,10	5,82
PCM	LH	0,97	0,01	33	239,33	6,03
	LCU	0,97	0,01	31	145,20	4,35
	LR	0,96	0,01	37	108,21	4,71
	LF	0,99	0,00	19	684,81	5,36
	LT	0,99	0,00	27	494,95	4,38
	LP	0,99	0,01	19	503,58	5,63
	LCL	0,89	0,04	28	70,44	7,92
	Promedio	0,97	0,01	28	320,93	5,48
PCF	LH	0,98	0,01	35	265,94	4,78
	LCU	0,94	0,02	28	144,80	8,90
	LR	0,97	0,01	42	183,23	4,77
	LF	0,97	0,01	23	334,13	8,82
	LT	0,99	0,00	32	408,38	4,19
	LP	0,99	0,00	28	525,44	5,56
	LCL	0,91	0,03	33	54,03	4,96
	Promedio	0,97	0,01	32	273,71	6,00

efecto ambiental especial en el desarrollo de las diáfisis. En los grupos juvenil-adulto de ambos sexos (PCMF), masculinos (PCM) y femeninos (PCF), considerando la pieza ósea completa, se obtuvo un valor menor de repetibilidad en la longitud de la clavícula comparativamente con la longitud de la tibia y del peroné.

En la Tabla 5 se consignan los resultados de las pruebas de diferencias para las repetibilidades y los valores de la varianza genética máxima ($V_G + V_{Eg}$) relacionadas con las variables del esqueleto postcraneal entre los cuatro grupos por edad y sexo: infantiles, masculinos más femeninos adultos, masculinos y femeninos (PCI, PCMF, PCM, PCF). Los resultados de la prueba de Kruskal Wallis: $H_{(3, N=28)} = 16,607$, $p=0,0009$ para r y $H_{(3, N=28)} = 13,961$, $p=0,0030$ para $V_{G_{max}}$ indican la existencia de diferencias globales significativas, mientras que, la prueba U de Mann-Whitney, consignada en la tabla citada, permite comprobar que dicha diferencia se produce entre los valores de la diáfisis de individuos infantiles y del hueso completo de los adultos. En estos últimos, durante el desarrollo se produjo la acumulación de mayores efectos ambientales localizados. Nuevamente aquí, igual que en el cráneo, se destaca en forma global, que los efectos genéticos y no genéticos permanentes se distribuyen en forma independiente del sexo de los individuos adultos.

En las piezas dentarias, los resultados del análisis de correlación bilateral para los diámetros mesiodistal y vestibulolingual se presentan en las Tablas 6 y 7 respectivamente. Con respecto a estas magnitudes (Tabla 6) se advierte que tanto en el maxilar como

Tabla 5. Comparación de la repetibilidad (r) y la varianza genética máxima ($V_{G_{max}}$) de las variables del postcráneo entre grupos.
Comparison of the repeatability (r) and the maximum genetic variance ($V_{G_{max}}$) of the post-cranial variables between groups.

Grupo	PCI	PCMF	PCM	PCF
PCI	–	0,0018	0,0018	0,0018
PCMF	0,0060	–	0,5229	0,2502
PCM	0,0060	0,0639	–	0,8480
PCF	0,0027	0,3379	0,1797	–

En la hemimatriz superior figura la probabilidad asociada con el estadístico U de Mann-Whitney empleando la r y en la hemimatriz inferior la correspondiente a la $V_{G_{max}}$.

Tabla 6. Dentición, ambos sexos. Repetibilidad (r), error estándar (es) de r , tamaño muestral de la correlación (N), varianza fenotípica (V_p) y varianza ambiental especial (V_{Es}) del diámetro mesiodistal por pieza dentaria del maxilar (MDMx) y la mandíbula (MDMn).

Dentition, both sexes. Repeatability (r), standard error (es) of r , sample size (N), phenotypic variance (V_p) and special environmental variance (V_{Es}) of the mesio-distal diameter by tooth of the maxilla (MDMx) and mandible (MDMn).

Grupo	Diente	r	es	N	V_p	V_{Es}
MDMx	M3	0,39	0,21	18	1,00	0,61
	M2	0,72	0,08	33	0,80	0,22
	M1	0,71	0,09	31	1,38	0,41
	P2	0,70	0,09	32	0,81	0,25
	P1	0,84	0,05	35	1,71	0,28
	C	0,85	0,05	39	1,47	0,22
	I2	0,93	0,03	21	1,46	0,10
	I1	0,86	0,06	21	1,23	0,18
	Promedio	0,75	0,08	29	1,23	0,28
MDMn	M3	0,35	0,20	21	0,61	0,40
	M2	0,78	0,07	36	0,54	0,12
	M1	0,65	0,09	40	0,92	0,33
	P2	0,68	0,08	46	0,88	0,28
	P1	0,80	0,05	45	1,03	0,20
	C	0,80	0,05	44	1,18	0,23
	I2	0,85	0,05	29	1,11	0,16
	I1	0,84	0,06	24	0,59	0,09
	Promedio	0,72	0,08	36	0,86	0,23

Tabla 7. Dentición, ambos sexos. Repetibilidad (r), error estándar (es) de r , tamaño muestral de la correlación (N), varianza fenotípica (V_p) y varianza ambiental especial (V_{Es}) del diámetro vestibulolingual por pieza dentaria del maxilar (VLMx) y la mandíbula (VLMn).

Dentition, both sexes. Repeatability (r), standard error (es) of r , sample size (N), phenotypic variance (V_p) and special environmental variance (V_{Es}) of the faciolingual diameter by tooth of the maxilla (VLMx) and mandible (VLMn).

Grupo	Diente	r	es	N	V_p	V_{Es}
VLMx	M3	0,54	0,16	20	0,67	0,31
	M2	0,62	0,09	45	0,73	0,28
	M1	0,63	0,09	44	0,85	0,31
	P2	0,70	0,08	46	1,06	0,31
	P1	0,70	0,08	45	0,77	0,23
	C	0,96	0,01	32	3,55	0,14
	I2	0,94	0,03	18	3,52	0,21
	I1	0,97	0,02	17	4,87	0,16
	Promedio	0,76	0,07	33	2,00	0,24
VLMn	M3	0,48	0,14	33	1,02	0,53
	M2	0,79	0,05	53	0,98	0,21
	M1	0,73	0,06	63	0,96	0,26
	P2	0,64	0,07	68	0,51	0,18
	P1	0,60	0,08	69	0,78	0,31
	C	0,89	0,04	33	1,53	0,16
	I2	0,87	0,05	26	1,43	0,18
	I1	0,91	0,04	23	1,40	0,12
	Promedio	0,74	0,06	46	1,08	0,24

en la mandíbula, los molares y en particular el M3, presentan los menores valores de repetibilidad (h^2_{max}) y una varianza ambiental especial mayor, mientras que los incisivos poseen valores mayores de r , bajo error estándar y reducida V_{Es} .

Sin embargo, a pesar de los resultados obtenidos en el análisis, no fue posible encontrar diferencias significativas para r en el diámetro mesiodistal ($H_{(1, N=16)} = 0,5404$, $p=0,4623$) de los ocho dientes al comparar el maxilar (MDMx) con la mandíbula (MDMn). Lo mismo ocurrió con el diámetro vestibulolingual ($H_{(1, N=16)} = 0,0993$, $p=0,7527$) de ambas arcadas (VLMx y VLMn). Tampoco entre las dimensiones: MDMx, MDMn, VLMx y VLMn se pudo demostrar una variación significativa de r para ambos diámetros ($H_{(3, N=32)} = 0,2472$, $p=0,9696$).

Puesto que la repetibilidad de los diámetros mesiodistal y vestibulolingual del maxilar y la mandíbula se incrementa progresivamente desde el M3 hacia el canino y los incisivos (Tablas 6 y 7), se procedió a clasificar los dientes en los siguientes grupos, de acuerdo con los valores de repetibilidad (baja, media y alta): G1 (incluye M3), G2 (incluye M2, M1, P2, P1) y G3 (incluye C, I2, I1). Las pruebas para evaluar la existencia de diferencias en los valores r entre dichos grupos dentarios ($H_{(2, N=32)} = 24,8248$, $p=0,0000$) y V_{Gmax} ($H_{(2, N=32)} = 17,8333$, $p=0,0001$) arrojaron resultados estadísticamente significativos. En este caso, los valores menores de repetibilidad y en consecuencia, los mayores valores ambientales especiales ($1-r$), estarían indicando durante la vida de los individuos, la influencia en la dentición de diferentes factores de variación ambiental localizada según la sección de la arcada.

A este nivel del análisis, es conveniente establecer si los valores de r y V_{Gmax} varían entre las distintas regiones anatomo-topográficas del esqueleto, es decir, entre las variables del cráneo (CMF), del esqueleto postcranial (PCI, PCMF) y los diámetros mesiodistal y vestibulolingual de los dientes del maxilar y la mandíbula (MD-VL) considerados en conjunto. Los resultados de las pruebas estadísticas realizadas (Tabla 8) indican que la repetibilidad varía significativamente entre todas las regiones.

Los individuos infantiles, a nivel de la diáfisis de los huesos largos, poseen una repetibilidad máxima (Tabla 4), indicando que la varianza fenotípica (V_p) es igual a la varianza genética máxima (V_{Gmax}), siendo nula la varianza ambiental especial (V_{Es}). Entre las mediciones de los huesos completos de

Tabla 8. Comparación de la repetibilidad (r) de las variables del cráneo, postcráneo y dientes.
Comparison of the repeatability of the variables of the cranium, post-cranium and teeth.

Grupo	PCI	PCMF	MD-VL
CMF	0,0005	0,0012	0,0275
PCI	–	0,0007	0,0000
PCMF		–	0,0001

En cada celda figura la probabilidad asociada con el estadístico U de Mann-Whitney. Los grados de libertad varían entre 1 y 14 para la comparación PCI y PCMF hasta 1 y 39 para CMF y MD-VL (diámetros mesio y vestibulolingual de los dientes del maxilar y la mandíbula considerados en conjunto).

los individuos de más edad, aquel valor es menor y mayor la componente ambiental especial, indicando, durante el crecimiento y desarrollo un mayor efecto ambiental localizado, influyendo en el tamaño de la diáfisis y de las epífisis tanto proximales como distales. Aunque las unidades anatómicas de ambos grupos de edad no sean enteramente comparables, la disminución de la repetibilidad puede ser considerada como una consecuencia de la adaptación funcional de los miembros durante la vida adulta.

Es interesante destacar que la longitud de la clavícula al presentar un valor de h^2_{\max} bajo, indica un mayor efecto ambiental especial dentro de individuos, tal vez porque este hueso estuvo expuesto durante el desarrollo a tensiones diferentes que las soportadas por las restantes piezas del esqueleto apendicular. El empleo diferencial de los miembros superiores podría ser una explicación funcional aceptable.

Con respecto a las medidas de los dientes, aunque presentan un mayor impacto del ambiente, la proporción de la varianza genética máxima permanece estable tanto en el maxilar como en la mandíbula. La proporción de la varianza ambiental

especial se incrementa desde los incisivos hacia los molares (Tablas 6 y 7), y las diferencias se ponen de manifiesto al comparar los tres grupos de dientes considerados: G1 (M3), G2 (M2, M1, P2, P1) y G3 (C, I2, I1). Estos resultados están indicando que la mayor asimetría entre las dimensiones de los molares y premolares es causada por factores ambientales especiales dentro de individuos durante el desarrollo, como por ejemplo, en el caso del M3 y a efectos ambientales externos relacionados con la función o el uso diferencial de los dientes derechos o izquierdos al morder, cortar o raspar. En este sentido, es conocido que la erupción del M3 presenta una importante componente ambiental.

Los valores de repetibilidad del cráneo en Punta Teatinos (Tabla 9) son similares a los obtenidos para el grupo agroalfarero de San Pedro de Atacama (Varela y Cocilovo 1999) y para los antiguos habitantes del valle de Azapa (Varela y Cocilovo 2002). Las pruebas realizadas así lo confirman ($H_{(2, N=17)}=1,8967$, $p=0,3874$), lo cual estaría indicando una cierta estabilidad de la componente genética máxima, es decir, de las causas genéticas y ambientales que influyen en forma permanente en el fenotipo craneano entre poblaciones. Esto implica que los efectos ambientales especiales asociados con el crecimiento y desarrollo de los individuos se distribuyeron independientemente de la localidad y del régimen de subsistencia predominante. Sin embargo, es necesario realizar una experiencia particular para poner a prueba esta inferencia en poblaciones de una región más amplia, por ejemplo: norte de Chile y noroeste argentino.

Los resultados aquí obtenidos están dentro del rango de estimaciones de repetibilidad (Tabla 9) realizadas para otros grupos humanos. Por ejemplo, en poblaciones africanas de beduinos se obtuvieron valores entre 0,64 y 0,94 para un conjunto de variables métricas del cráneo, en particular se presentaron valores de 0,94 para la altura del pómulo,

Tabla 9. Repetibilidades de caracteres del cráneo estimadas en tres poblaciones prehistóricas del norte de Chile.
Repeatability of cranial traits estimated in three prehistoric populations of Northern Chile.

	AIP	AnO	AIO	ZA	PB	ALOA	Promedio
Punta Teatinos ¹	0,891	0,704	0,799	0,907	0,876	0,931	0,851
San Pedro de Atacama ²	0,884	0,822	0,853	–	0,748	0,65	0,791
Valle de Azapa ³	0,875	0,708	0,897	0,856	0,845	0,81	0,832
Promedio	0,883	0,745	0,850	0,881	0,823	0,797	0,830

¹ Estimadas en el presente trabajo, ² Varela y Cocilovo (1999), ³ Varela y Cocilovo (2002).

0,88 para la altura de la órbita y 0,77 para el ancho de la órbita (Hershkovitz et al. 1990).

En el grupo arcaico costero de Punta Teatinos los indicadores de salud, nutrición, crecimiento y desarrollo y los parámetros demográficos han permitido establecer que el proceso de adaptación funcional fue consistente con el momento histórico y los recursos disponibles y comparativamente más exitoso que otros grupos prehistóricos que habitaron en regiones vecinas (Quevedo et al. 2000). Si bien, a partir de este último trabajo, se dispone de un cuadro bastante detallado del proceso de adaptación funcional en este grupo sobre la base de una serie de bioindicadores, no es fácil relacionarlos con la información proporcionada por la estimación de la varianza ambiental especial como marcador de inestabilidad del desarrollo. Un análisis más detallado de la distribución de la asimetría bilateral fue realizado por Cocilovo et al. (2006).

La abrasión dentaria, la pérdida de piezas en vida y las alteraciones funcionales del aparato masticatorio explicarían los menores valores de repetibilidad observados en la dentición, factores que junto a la mayor incidencia de periostitis y osteomielitis en edades adultas con una mayor incidencia entre 35 y 40 años de edad, pueden estar relacionados con la variación de la repetibilidad entre las mediciones craneanas, así como con los valores de este estadístico en el esqueleto postcraneal de individuos adultos. A estos datos se agregan la prevalencia de líneas de Harris del 68%, y el de las líneas de hipoplasia del esmalte dentario que presenta un registro del 22% en niños, 46% en hombres y 59% en mujeres. A pesar de lo expresado, esta asociación debe ser investigada mejor en el futuro con un diseño experimental de mayor precisión.

En síntesis, de acuerdo con los resultados derivados de la presente experiencia es posible destacar que: (a) la proporción de la varianza genética máxima varía entre caracteres correspondientes a diferentes regiones topográficas del esqueleto, siendo en promedio de 0,87 para el cráneo, de 0,98 para los elementos postcraneales y entre 0,72 y 0,76 para los dientes; (b) en variables métricas del cráneo h^2_{\max} es semejante a las conocidas para otras poblaciones

antiguas del norte de Chile, (c) en el esqueleto postcraneal la componente ambiental tiende a ser menor en la diáfisis de individuos infantiles que en el hueso completo en individuos juveniles-adultos y (d) en los dientes el efecto ambiental especial es de mayor magnitud que en el cráneo y esqueleto postcraneal.

Hasta aquí los hechos comentados, de acuerdo con la teoría de la partición de la varianza ambiental, parecen suceder de acuerdo con lo esperado, lo cual es sumamente gratificante. Pero su proyección excede estos límites cuando pensamos en que una técnica sencilla como la expuesta permite mejorar la estimación de distancias y la reconstrucción de la historia biológica de la población. Así, suponiendo que el efecto ambiental general se distribuye aleatoriamente entre los individuos, tanto r como $V_{G_{\max}}$ pueden ser buenas estimaciones de la varianza genética asociada a los caracteres cuantitativos, tanto en el ser humano, como en cualquier especie animal. Incluso, se llegaría a comprender mejor el proceso de diferenciación espacial y temporal y potenciar las experiencias realizadas con la aplicación de distintos modelos microevolutivos basados en el cálculo de distancias biológicas y el efecto de la deriva genética balanceada por la migración. Sin embargo, todavía se necesita mayor información sobre la variabilidad de estos parámetros dentro y entre poblaciones para verificar la repetibilidad propia de estos resultados y además para contrarrestar la tradicional desconfianza que existe en los círculos antropológicos hacia el empleo de rasgos cuantitativos para la obtención de resultados confiables desde el punto de vista evolutivo.

Agradecimientos: Este trabajo fue realizado con subsidios del Fondo Nacional de Desarrollo Científico y Tecnológico (FONDECYT) 1960113 y 1960169 de Chile, del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET, PIP 0603/98) y de la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de Río Cuarto (SeCyT-UNRC) de Argentina. Deseamos agradecer a tres evaluadores anónimos por haber revisado y mejorado la calidad del presente trabajo.

Referencias Citadas

- Bass, W.M.
1971 *Human Osteology: A Laboratory and Field Manual of the Human Skeleton*. Missouri Archaeological Society, Columbia.
- Becker, W.A.
1975 *Manual of Quantitative Genetics*. Washington State University Press, Washington DC.
- Bräuer, G.
1988 Osteometrie. En *Anthropologie Handbuch der Vergleichenden Biologie des Menschen. Band 1/1*, editado por R. Knussmann, pp. 160-232. G. Fischer, Stuttgart.
- Brothwell, D.R.
1981 *Digging up Bones. The Excavation, Treatment and Study of Human Skeletal Remains*. Cornell University Press, New York.
- Buikstra, J. y D. Ubelaker
1994 *Standards for Data Collection from Human Skeletal Remains*. Arkansas Archeological Survey. Research Series N° 44, Fayetteville.
- Cocilovo, J.A., H.H. Varela y S. Quevedo
2006 La asimetría bilateral y la inestabilidad del desarrollo. Un caso de aplicación en restos óseos humanos del sitio Punta de Teatinos (Norte de Chile). *Revista Argentina de Antropología Biológica* 8:121-144.
- Comas, J.
1966 *Manual de Antropología Física*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Investigaciones Históricas, Sección de Antropología, México.
- Droessler, J.
1981 *Craneometry and Biological Distance. Biocultural Continuity and Change at the Late-Woodland-Mississippian Interface*. Center for American Archeology, at Northwestern University, Evanston.
- Falconer, D.S. y T.F.C. Mackay
1996 *Introduction to Quantitative Genetics*. Longman Group Ltd., Essex.
- Hershkovitz, I., D. Moskona, B. Arensburg y E. Kobyliansky
1987 Directional dental asymmetry in South Sinai Bedouin isolates. *Anthropological Anz* 45:269-274.
- Hershkovitz, I., B. Ring y E. Kobyliansky
1990 Efficiency of cranial bilateral measurements in separating human populations. *American Journal of Physical Anthropology* 83:307-319.
- 1992 Craniofacial asymmetry in Bedouin adults. *American Journal of Human Biology* 4:83-92.
- Howells, W.W.
1973 *Cranial Variation in Man: A Study by Multivariate Analysis of Patterns of Difference Among Recent Human Population*. Papers of the Peabody Museum of American Archaeology and Ethnology N° 67. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Livshits, G. y E. Kobyliansky
1991 Fructuating asymmetry as a possible measure of developmental homeostasis in humans: a review. *Human Biology* 63:441-466.
- Livshits, G. y P. E. Smouse
1993a Multivariate fluctuating asymmetry in Israeli adults. *Human Biology* 65:547-578.
1993b Relationship between fluctuating asymmetry, morphological modality and heterozygosity in an elderly Israeli population. *Genetica* 89:155-166.
- Lynch, M. y B. Walsh
1998 *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sinauer Assoc., Inc, Sunderland.
- Palmer, A.R. y C. Strobeck
1986 Fluctuating asymmetry: Measurement, analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:391-421.
- Quevedo, S.
1998 *Punta de Teatinos. Biología de una Población Arcaica del Norte Semiárido Chileno*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Quevedo, S., J.A. Cocilovo, M.A. Costa, H.H. Varela y S.G. Valdano
2000 Perfil paleodemográfico de Punta de Teatinos, una población de pescadores arcaicos del Norte Semiárido de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 49:237-256.
- Schiappacasse, V. y H. Niemeyer
1986 El arcaico en el norte semiárido de Chile: un comentario. *Chungara* 16-17:95-98.
- Siegel, S.
1983 *Estadística No Paramétrica Aplicada a las Ciencias de la Conducta*. Editorial Trillas, México DF.
- van Valen, L.
1962 A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16 125-142.
- Varela, H.H. y J.A. Cocilovo
1999 Evaluation of the environmental component of the phenotypic variance in prehistoric populations. *Homo* 50:46-53.
2002 Genetic drift and gene flow in a prehistoric population of the Azapa Valley and Coast, Chile. *American Journal of Physical Anthropology* 118:259-267.