

Evolución de las Poblaciones Prehistóricas del Área Andina Centro Sur: Deriva Genética, Migración y Selección Natural

Evolution of Prehistoric Populations of South Central Andean: Genetic Drift, Migration and Natural Selection

Héctor H. Varela¹, José A. Cocilovo¹ y Tyler G. O'Brien²

¹Departamento de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Química y Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, 5800 Río Cuarto, Argentina.

²Department of Sociology, Anthropology and Criminology, University of Northern Iowa, Cedar Falls, Iowa, United States.

Correspondencia: Héctor H. Varela Departamento de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Química y Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, 5800 Río Cuarto, Argentina. Tel: 54-358-4676167, Fax:54-358-4676230. E-mail: hvarela@exa.unrc.edu.ar

Palabras claves: poblaciones prehistóricas, deriva genética, flujo genético, selección direccional, caracteres cuantitativos, F_{ST} .

Key words: prehistoric population, genetic drift, gene flow, directional selection, quantitative traits, F_{ST} .

Resumen

En el presente trabajo se pone a prueba diferentes modelos de la teoría genética cuantitativa para evaluar si la divergencia fenotípica entre las poblaciones prehistóricas del área Andina Centro Sur puede ser explicada sólo por la deriva genética, por la acción combinada de este factor y la migración o si es posible advertir la influencia de la selección natural. Para esto se aplicaron tres modelos para poner a prueba distintas hipótesis microevolutivas. Se trabajó con un total de 455 cráneos adultos de ambos sexos, sin deformación artificial y 15 caracteres cuantitativos, de las siguientes localidades: Cochabamba (Bolivia), Puna de Jujuy, Selvas Occidentales (Argentina), Arica, Caleta Huelén 42, San Pedro de Atacama, Punta de Teatinos y El Cerrito (Chile). El análisis realizado de acuerdo con los modelos empleados indicó: 1) que al evaluar la acción exclusiva de la deriva genética se comprobó un exceso de variación posiblemente producida por la acción de la migración y de la selección y 2) que el modelo de equilibrio entre deriva génica y migración reveló, en algunas poblaciones como Puna y Selvas Occidentales, la existencia de un mayor flujo génico desde otras regiones. Si bien, en algunas situaciones particulares no puede ser descartado el efecto de la selección, en otras la deriva y la migración explicarían una gran parte de la variabilidad observada entre las poblaciones, coincidiendo con las investigaciones arqueológicas que evidencian una activa interacción biosocial a nivel regional y extrarregional.

Abstract

In the present work we tested different models of quantitative genetic theory to assess whether the phenotypic divergence between prehistoric populations of South Central Andean Area can be explained only by genetic drift, by the combined action of this factor and migration or if it is possible to perceive the influence of natural selection. Three models were applied to test various microevolutionary hypotheses. We analyzed 15 quantitative traits from 455 adult, non-deformed skulls of both sexes from the following locations: Cochabamba (Bolivia), Puna de Jujuy and Selvas Occidentales (Argentina), Arica, Caleta Huelén 42, San Pedro de Atacama, Punta de Teatinos and El Cerrito (Chile). According to the models employed our results indicated 1) that in evaluating the exclusive action of genetic drift, any excess variation was possibly caused by the action of migration and selection and 2) the balance of genetic drift and migration revealed, in some populations, such as Puna and Selvas Occidentales the existence of a higher gene flow from other regions. Although in some situations the effects of selection cannot be ruled out; in others genetic drift and migration explain much of the observed variability between populations, coinciding with the archaeological investigations that show an active regional and extra-regional biosocial interaction.

Introducción

Uno de los problemas más relevantes de la biología evolutiva humana es determinar las causas que de la diversidad morfológica observada dentro y entre poblaciones producto de un proceso evolutivo que puede ser explicado mediante la aplicación de modelos teóricos específicos derivados de la genética cuantitativa. Estos modelos hacen referencia a la acción de un factor en particular o combinaciones de dos o más factores entre los cuales se destacan aquellos que involucran a la deriva genética exclusivamente, a la acción conjunta de la deriva y la migración o solamente a la selección natural. En general, la aplicación de estos modelos se basa en una serie de consideraciones teóricas, prácticas y en supuestos cuyo cumplimiento o no permite descartar un efecto particular y aceptar otro como más probable.

Por ejemplo, la aplicación del modelo de deriva génica regulada por la acción de la migración basado en los trabajos de Relethford (1980), Relethford (1994, 1995), Relethford y Blangero (1990), Relethford y Harpending (1994, 1995), permitió estudiar la estructura biocronológica y comprender el proceso microevolutivo en las poblaciones del valle de Azapa y de los Oasis de San Pedro de Atacama en el Norte Árido de Chile (Cocilovo y Rothhammer 1996 a, 1996 b; Cocilovo y Varela 1998; Cocilovo y Rothhammer 1999; Rothhammer *et al.* 1982, 1984; Varela y Cocilovo 2000, 2002).

Siguiendo esta línea de investigación, pero contando con un registro mucho más amplio sobre poblaciones antiguas del Área Andina Centro Meridional (Sur de Bolivia, Norte de Chile y Noroeste Argentino), nuevamente la aplicación del modelo deriva-migración permitió comprobar una marcada divergencia fenotípica ($F_{ST} = 0.19$), posiblemente producida por la dispersión de varias líneas a partir de una población ancestral común (Cocilovo *et al.* 2009; Varela *et al.* 2008).

Sin embargo, otras evidencias apuntan a la selección natural como factor influyente en la divergencia de las poblaciones actuales y antiguas. Por ejemplo, Roseman (2004), empleando muestras de una amplia distribución mundial y basándose sólo en la asociación entre morfología y el clima, sugirió el efecto de la selección natural sobre la diferenciación del cráneo, mientras que otros estudios no proporcionaron pruebas fehacientes acerca de esta relación. En efecto, Relethford (2004) y Betti *et al.* (2009, 2010), prueban que el aislamiento por distancia y la deriva génica habrían jugado un rol relevante en los procesos de variación craneométrica entre las poblaciones. Por otra parte, Pérez y Monteiro (2009), analizando una serie de muestras craneanas de Argentina y Chile, comprueban que la divergencia morfológica es demasiado alta como para ser explicada sólo por deriva genética, razón por la cual sugieren la acción de la selección natural y de la plasticidad fenotípica.

De acuerdo a lo expuesto, se pone de manifiesto la existencia de criterios y experiencias que originan pruebas divergentes para explicar la diferenciación de las poblaciones humanas, al

emplear modelos rivales de uno, dos o tres factores evolutivos. Sin negar la importancia de un factor particular en una situación dada, es necesario advertir que la capacidad de generalización de un modelo para explicar la realidad en casos y oportunidades distintas, depende del control de los supuestos que sustentan los resultados obtenidos.

Cuando el tiempo de separación entre las poblaciones no es muy grande, es decir en procesos microevolutivos, como el ocurrido con las poblaciones del Área Andina Centro Meridional, se asume que la mutación tiene un efecto mínimo sobre la matriz de varianza covarianza genética, y que la heredabilidad es constante (Lande 1976; Spicer 1993; Turrelli *et al.* 1988).

La divergencia fenotípica puede ocurrir como consecuencia del apareamiento no aleatorio, la deriva génica y la selección natural. Estos factores producirán una disminución de la varianza genética dentro de grupos y un aumento de la varianza entre grupos, el primero de ellos como consecuencia del apareamiento entre individuos emparentados, el segundo por las fluctuaciones al azar de las frecuencias génicas en poblaciones de tamaño pequeño y el tercero al favorecer la reproducción de algunos fenotipos (genotipos) mejor adaptados que otros en determinados ambientes con distinta disponibilidad de recursos y condiciones de habitabilidad. Dentro de una determinada región el aumento de la heterocigosidad local puede ser compensado por el efecto de la migración.

El modelo de divergencia neutral o hipótesis neutralista propuesta por Lande (1976, 1977) permite poner a prueba si la diferencia entre grupos puede ser explicada sólo por la acción de la deriva genética, supone apareamiento aleatorio dentro de grupos y ausencia de mutación, migración y selección natural. El rechazo de esta hipótesis sugiere que otras fuerzas como la selección o la migración pueden haber influido en el proceso de divergencia fenotípica (Lynch 1989).

Otro modelo es el que propone la divergencia entre poblaciones a partir del equilibrio entre deriva génica y migración (Relethford y Blangero, 1990). Se supone que los caracteres cuantitativos son selectivamente neutros, que la tasa de mutación es similar en todas las poblaciones, la migración es constante y el número de migrantes es igual entre cualquier par de poblaciones. Las desviaciones con respecto al mismo, pueden ser explicadas por variación en el tamaño efectivo o por diferencias en la tasa de flujo génico proveniente de localidades próximas o desde otras regiones.

Si bien, hasta el momento se consideró que el proceso evolutivo de los grupos que poblaron y colonizaron el Área Andina Centro Meridional, fue explicado principalmente por la acción de la deriva genética balanceada por la migración (Cocilovo *et al.* 2009; Varela *et al.* 2008), no puede ser descartada la posibilidad de que además, pueda haber actuado la selección natural, pensando en los resultados obtenidos por Pérez y Monteiro (2009). Por este motivo, el propósito del presente trabajo es evaluar si la divergencia fenotípica observada entre los grupos antiguos del área citada puede ser explicada exclusivamente por la deriva genética, por la deriva y la migración o por la selección natural.

Materiales y Métodos

Los materiales de Cochabamba (Bolivia) están depositados en el Museo Arqueológico en Cochabamba y pertenecen a los períodos Formativo, Tiwanaku e Histórico, con un rango cronológico entre el 0 y 1700 DC (O' Brien 2003).

Las muestras del Norte de Chile (Arica, Caleta Huelén 42, San Pedro de Atacama, Punta Teatinos y El Cerrito) están alojadas en diferentes instituciones de Chile (Museo Nacional de Historia Natural en Santiago, Museo de Arqueología San Miguel de Azapa en Arica e Instituto de Investigaciones Arqueológicas R.P. Gustavo Le Paige, S.J. en San Pedro de Atacama). Estas colecciones abarcan un importante intervalo temporal, desde 5000 AC hasta 1475 DC y se corresponden con los períodos Arcaico Tardío, Formativo, Tiwanaku e Intermedio Tardío (Allison *et al.* 1984; Berenguer y Dauelsberg 1989; Berenguer *et al.* 1986; Espouey *et al.*, manuscrito no publicado; Focacci y Chacón 1989; Focacci 1974; Hidalgo y Focacci 1986; Kuzmanic y Castillo 1986; Muñoz 1989; Núñez *et al.* 1975; Quevedo 1998; Rivera 1987, 1991;

Schiappacasse y Niemeyer 1968; Schiappacasse *et al.* 1989; Standen 1991; Tarragó 1989; Vera 1981; Zlatar 1983; Quevedo *et al.* 2000, 2003).

Por último, las muestras provenientes de los sitios del Noroeste Argentino (Puna Jujena y Selvas Occidentales) están depositadas en el Museo Etnográfico "Juan Bautista Ambrosetti" de la Universidad Nacional de Buenos Aires y en el Museo de Ciencias Naturales de La Plata, han sido asignadas a los períodos Temprano, Medio y Tardío de la región, con fechas entre el 600 y el 1480 DC (Baffi y Cocilovo 1989; Baffi *et al.* 1996; Mendonça *et al.* 1991). Para un mayor detalle de los períodos y fases culturales de la muestra remitirse a Cocilovo *et al.* (2005, 2009) y Varela *et al.* (2008).

Se empleó una muestra constituida por 455 individuos adultos no deformados artificialmente (225 masculinos y 230 femeninos) provenientes del Sur de Bolivia, del Noroeste de Argentina y del Norte Árido y Semiárido de Chile (tabla 1, figura 1). La matriz de datos fue integrada con 15 caracteres métricos del cráneo: longitud máxima, anchura máxima, altura basilo bregmática, diámetro frontal mínimo, diámetro frontal máximo, anchura fronto malar, altura nasio alveolar, anchura bicigomática, altura de la nariz, anchura de la nariz, altura de la orbita, anchura de la orbita, anchura biorbitaria, diámetro alveolo basilar y diámetro nasion basion. Se eliminó la variabilidad debida al sexo mediante la aplicación del Modelo Lineal General (Seber 1984).

Para evaluar cuales fueron los factores evolutivos involucrados en la divergencia de las poblaciones, se asume un modelo de herencia aditiva, es decir que los caracteres métricos del cráneo están determinados por un conjunto de genes que contribuyen por igual y en forma aditiva (no hay interacción dentro locus y entre loci) (Falconer y Mackay, 1996). A continuación se presentan las hipótesis que se pusieron a prueba.



Figura 1. Área Andina Centro Sur: ubicación de las muestras estudiadas.
Figure 1. South Central Andean Area: Location of the studied samples.

Región (Código)	Subregión (Código)	Cronología	N
Sur de Bolivia (SB)	Cochabamba (CCBB)	0-1700 DC	162
Noroeste de Argentina (NOA)	Puna Jujeña (PUNA)	1000 DC-1480 DC	95
	Selvas Occidentales (SELV)	600 DC-700 DC	14
Norte de Chile (NCH)	Arica (ARICA)	3000 AC-1470 DC	49
	Caleta Huelén 42 (CAHU)	2830 AC-1830 AC	22
	San Pedro de Atacama (SPA)	300 AC-1480 DC	51
	Punta Teatinos (TEAT)	2955 AC-2050 AC	43
	El Cerrito (CERR)	1830 AC	19
Total			455

Tabla 1. Nombre y tamaño de las muestras del área Andino Centro Meridional empleadas en este estudio.

Table 1. Name and size of the samples of South Central Andean area used in this study.

Hipótesis de divergencia neutral

En este caso el proceso de divergencia ocurre sólo por la acción de la deriva genética, entonces se supone que las líneas o subpoblaciones del área de estudio se originaron a partir de una misma población ancestral, que cada una de ellas tienen un tamaño poblacional efectivo (N_e) pequeño y constante, apareamiento aleatorio dentro de línea, y ausencia de mutación, flujo génico y selección natural (Falconer y Mackay 1996).

En un modelo exclusivo de deriva, la varianza genética dentro (V_w) y entre grupos (V_{bE}) esperada de un carácter de herencia aditiva es:

$$V_w = V_0(1-F) \text{ y } V_{bE} = V_0 2F,$$

donde V_0 es la varianza en la población panmíctica inicial y F el coeficiente de endogamia en el tiempo t (Crow y Kimura 1970; Wright 1952). La varianza entre grupos V_{bE} alcanza distintos valores en el intervalo $0 \leq F \leq 1$ siendo máxima cuando $F=1$.

Varianza entre grupos máxima

Se estimó el valor máximo esperado promedio para todas las variables de V_{bE} cuando $F=1$, siendo V_w la media de la suma de cuadrado dentro de grupos. Además, para conocer $V_0 = V_w / (1-F)$ se calculó el valor de divergencia genética (F) entre las ocho poblaciones de la región mediante el método Relethford y Blangero (1990), el cual se detalla más adelante. Si los resultados indican que el valor observado de V_{bE} , (calculado como el promedio para todas las variables de la suma de cuadrado entre grupos) es mayor al valor esperado $V_0 2F$, cuando F es igual a uno, es posible sospechar la acción de otros factores evolutivos que aporten nueva variabilidad genética al sistema como la mutación o la migración.

En un proceso dispersivo después de t generaciones, $F = (1 - (1 - 1/2N_e)^t)$, se espera que en el tiempo la media no cambie y que en el caso univariado: $V_{bE} = V_w h^2 t / N_e$ y en el caso multivariado: $V_{bE} = (t/N_e)G$, siendo h^2 la heredabilidad del carácter o su valor medio para un conjunto de caracteres, G la matriz genética aditiva y N_e el tamaño reproductor efectivo (Lande 1976, 1977, 1979; Lofsvold 1988). En general se ha observado que la matriz de varianza-covarianza fenotípica dentro de grupos (W) es proporcional a G (Cheverud 1988; Roff 1995, 1996). La hipótesis de divergencia neutral se puede poner a prueba mediante los métodos de Lande (1977) y Ackermann y Cheverud (2002, 2004).

Método de Lande (caso univariado)

Lande (1977), sugiere que la hipótesis de neutralidad selectiva se puede probar mediante el estadístico L (en el presente trabajo se reemplaza la letra original F por L para diferenciarlo del coeficiente de endogamia),

$$L = V_{bE} / (V_w h^2 t / N_e) \quad (1)$$

L se distribuye como una F con $n-1$ grados de libertad en el numerador (n es el número de grupos o poblaciones) e infinitos grados de libertad en el denominador. Como se mencionó antes,

V_b representa la varianza fenotípica entre poblaciones para el carácter z en la generación t . Las varianzas dentro (V_w) y entre (V_b) poblaciones se calcularon como el promedio de la suma de cuadrado dentro y entre grupos respectivamente, obtenidas mediante un ANOVA para cada uno de los 15 caracteres.

Se consideró el valor h^2 promedio igual a 0.8 para las variables del cráneo porque representa una estimación máxima sugerida para poblaciones prehistóricas del norte del Chile y el NO de Argentina (Varela y Cocilovo 1999; Varela y Cocilovo 2002, 2007; Cocilovo et al. 2006; Medeot et al. 2008); además se utilizó el valor más generalizado de $h^2=0.55$ para facilitar la comparación con otros trabajos que aplican modelos de genética cuantitativa empleando variables métricas del cráneo.

Se asumió un tiempo de divergencia (t) de 10000 años, considerando los fechados en Chile de 11000 A.P. para la Puna (Nuñez y Santoro 1988) y 9000 A.P. para el sitio Acha 2 (Muñoz y Chacama 1993). Se consideró un intervalo generacional medio de 28 años, de acuerdo a lo sugerido por Fenner (2005), lo cual significa que el proceso evolutivo abarca aproximadamente 357 generaciones (10000/28).

Por último, de acuerdo con la ecuación (1), se calculó el N_e mínimo necesario para rechazar la hipótesis nula que establece que la divergencia ocurrió exclusivamente por la acción de la deriva genética.

Método de Akermann y Cheverud (Caso multivariado)

La hipótesis de divergencia por deriva genética también puede probarse de acuerdo a la siguiente propuesta:

$$B \propto (t/N_e)W \tag{2}$$

Si la diversificación de los grupos ocurrió por deriva genética y como t y N_e son constantes, se espera que exista proporcionalidad entre las matrices de dispersión fenotípica entre grupos (B) y dentro grupos (W), es decir $B \propto W$. La ecuación (2) arriba expuesta puede expresarse como una regresión lineal,

$$\ln(B_i) = \ln(t/N_e) + \beta \ln(W_i),$$

donde B_i son los autovalores del i -ésimo autovector de la matriz de varianza covarianza entre grupos y W_i son los autovalores de la matriz de varianza covarianza dentro de grupos. Los cálculos de los autovalores de las dos matrices se obtuvieron mediante el programa InfoStat (Di Rienzo et al. 2011). Si la diferenciación entre las poblaciones ocurrió por deriva genética se espera que la pendiente de la recta (β) sea igual a 1. Como la regresión prueba si $\beta=0$ y es necesario probar si $\beta=1$, para estimar el estadístico t de Student se calculó la diferencia $1 - \beta$. Si este coeficiente es estadísticamente diferente de 1 se supone que otros factores no aleatorios (selección y migración) habrían actuado en la divergencia entre los grupos.

Hipótesis del equilibrio entre deriva génica y migración.

También se analizó la divergencia morfológica entre las poblaciones mediante la aplicación del modelo desarrollado para caracteres cuantitativos que establece un equilibrio entre deriva genética y migración.

Método de Relethford y Blangero

Predice una relación lineal entre la varianza fenotípica promedio dentro de grupos (V_{pw}) y la distancia genética de cada grupo con respecto a la media de la población total (r_{ii}),

$$E(V_{pi}) = V_{pw}(1 - r_{ii})/(1 - F)$$

donde V_{pi} es la varianza fenotípica media esperada de la población i y F la distancia genética promedio o la endogamia media dentro de grupos, que se calcula como el promedio de las distancias r_{ii} . Este modelo asume que los caracteres métricos son selectivamente neutros, la tasa

de mutación es semejante en todas las poblaciones, la migración es constante y similar el número de migrantes entre cualquier par de poblaciones. Las desviaciones con respecto a este modelo se pueden explicar por variaciones en el tamaño efectivo o por diferencias en la tasa de flujo génico desde otra región. Si un grupo recibe un flujo génico mayor que el flujo génico promedio tendrá una varianza observada mayor que la esperada, y si el flujo génico es reducido tendrá una varianza observada menor (Relethford 1994; Relethford 1996; Relethford y Blangero 1990; Relethford y Harpending 1994; Relethford et al. 1997). Para estimar los diferentes estadísticos (V_{Pi} , V_{Pw} , r_{ii} , F) se empleó el programa Rmet versión 5.0 (<http://konig.la.utk.edu/relethsoft.html>).

Resultados

Hipótesis de divergencia neutral

Varianza entre grupos máxima

Aplicando el método de Relethford y Blangero (1990), el valor F de divergencia genética o endogamia promedio dentro de grupos estimado para las ocho poblaciones es 0.21, empleando una heredabilidad de 0.55. La varianza dentro de grupos (V_w) promedio para todas las variables obtenida mediante análisis de la varianza es 16.4 (tabla 2), y la varianza inicial ($V_0=V_w/(1-F)$) es 20.76. Con esta información, en un proceso dispersivo, el valor máximo de la varianza esperada entre grupos ($V_b=V_02F$) es 41.52 (cuando $F=1$). Como se explica más adelante, este es un valor mucho menor que el valor estimado de la varianza entre grupos (Tabla 2).

	Varianza	N_e
		$h^2 = .8$
		$h^2 = .55$
Entre (V_b)	174.061	54
Dentro (V_w)	16.437	37

Tabla 2. Tamaño efectivo mínimo para rechazar la hipótesis de divergencia sólo por deriva genética.

Table 2. Minimum effective size to reject the hypothesis of divergence by genetic drift alone.

Método de Lande

Los resultados derivados del método de Lande (1976, 1977) para las dos heredabilidades empleadas (0.8 y 0.55) se presentan en la tabla 2. En ella se observa, en promedio para todos los caracteres, las varianzas dentro y entre grupos, y los valores N_e mínimos a partir de los cuales se rechaza la hipótesis nula de neutralidad selectiva a un nivel de significación del 5%. Este N_e mínimo se obtiene cuando el estadístico L (ecuación 1) es igual a dos, con siete grados de libertad en el numerador e infinitos en el denominador. Para aceptar la hipótesis planteada sería necesario en promedio un tamaño poblacional efectivo pequeño, es decir menor a 54, si h^2 es 0.8 o menor a 37 si h^2 es 0.55, si estos valores fuesen mayores habría que sospechar el efecto de la selección natural y de la migración.

Método de Akermann y Cheverud

Los resultados de la aplicación de este método se observan en la figura 2, en ella se presenta la regresión del logaritmo natural de los autovalores de la matriz de varianza covarianza entre grupos sobre los de la matriz de varianza covarianza dentro de grupos. Puesto que la pendiente de la recta es diferente de 1 ($R^2 = 0.912$, $\beta = 1.992$, $1-\beta = 0.992$, $t = 3.583$, $p = 0.0158$) el proceso microevolutivo no ocurrió exclusivamente por deriva génica sino también por la acción de la selección natural.

Equilibrio entre deriva génica y migración.

Método de Relethford y Blangero

En la tabla 3 se observan los resultados derivados de este modelo, y en la figura 3 se presenta la relación entre la varianza fenotípica dentro de grupos y la distancia genética de cada grupo con respecto al promedio de la población total (r_{ii}). Al comparar las varianzas observadas y esperadas, las muestras de PUNA y SELV presentan un exceso de varianza dentro de grupos indicando, la acción de un mayor flujo génico extrarregional, mientras que en CAHU la menor

varianza dentro de grupos indicaría su desarrollo en condiciones de mayor aislamiento reproductivo.

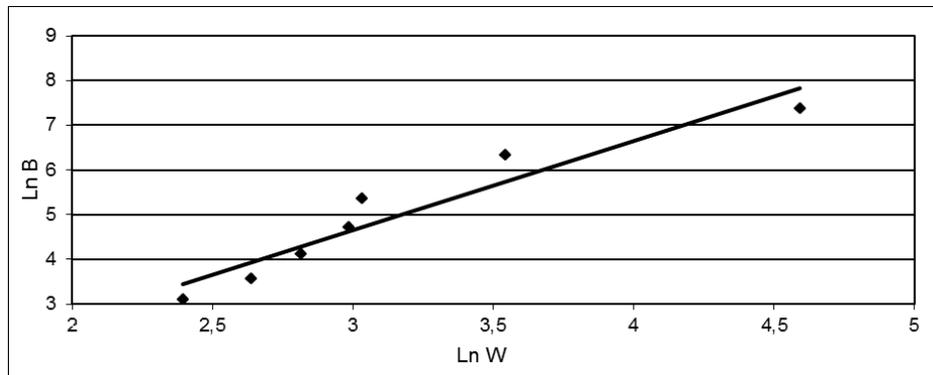


Figura 2. Método de Akermann y Cheverud: regresión lineal del logaritmo de los autovalores de la matriz de varianza covarianza entre grupos (Ln B) sobre logaritmo de los autovalores de la matriz de varianza covarianza dentro de grupos (Ln W).

Figure 2. Akermann and Cheverud method: linear regression of the eigenvalues of the covariance matrix between group (Ln B) on the logarithm of the eigenvalues of the covariance matrix within group (Ln W).

Población	r_{ii}	Varianza dentro de grupos	
		Observada	Esperada
CCBB	.098	.968	.910
PUNA	.251	1.022	.755
SELV	.480	.657	.524
ARICA	.042	.938	.966
CAHU	.167	.626	.839
SPA	.173	.739	.833
TEAT	.289	.667	.717
CERR	.195	.738	.811

Tabla 3. Distancia a la media poblacional (r_{ii}) y varianza fenotípica dentro de grupo
Table 3. Distance to the population mean (r_{ii}) and within-group phenotypic variance

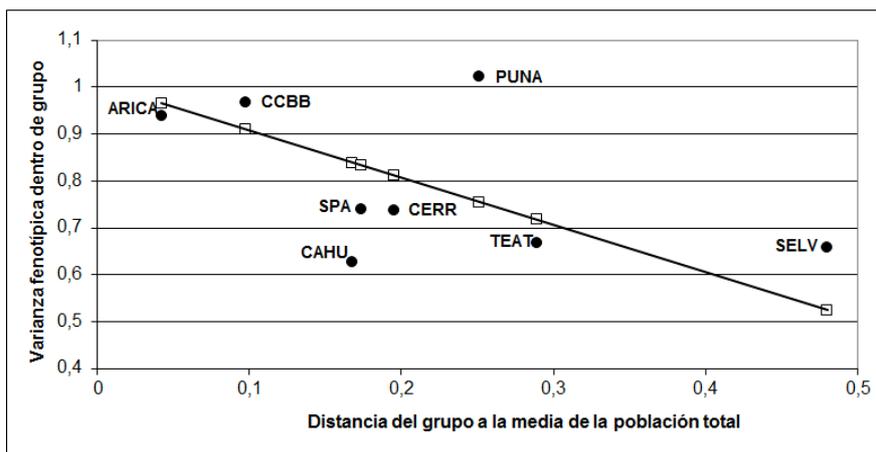


Figura 3. Método de Relethford y Blangero: relación entre la varianza fenotípica dentro de grupos (V_w) y la distancia genética de cada grupo con respecto al promedio de la población total (r_{ii}).

Figure 3. Relethford and Blangero method: relationship among group-within phenotypic variance (V_w) and genetic distance of each group from the total population average (r_{ii}).

Discusión

Hipótesis de divergencia neutral

Varianza entre grupos máxima

Los resultados muestran que la varianza entre poblaciones observada para el área Andina Centro Sur ($V_b = 174$, tabla 2) es 4.2 veces superior a la máxima esperada en un proceso de divergencia por deriva genética ($V_b=41.5$) cuando la endogamia es igual a 1. Esto estaría indicando, si se acepta un escaso o nulo efecto de la mutación, la introducción de nueva variabilidad genética en el área de estudio como consecuencia de la migración.

Método de Lande

La hipótesis establece que la divergencia morfológica ocurrió sólo por deriva genética. En este caso sería necesario, en 357 generaciones, un tamaño poblacional efectivo pequeño, menor o igual a 37 o 54 individuos como término medio, dependiendo si h^2 es 0.55 o 0.8 respectivamente. Estos valores son mucho menores que los estimados para las poblaciones prehistóricas de Arica y San Pedro de Atacama, entre 900 y 1000 (Cocilovo y Varela 1998; Varela y Cocilovo 2000), razón por la cual es posible rechazar la hipótesis de neutralidad selectiva propuesta (según Lande 1976), pues la varianza observada entre poblaciones es mayor a la esperada por un modelo exclusivo de deriva genética. En este caso se espera la posible acción de la selección natural, sin embargo no puede ser descartada la influencia de la migración con una tasa diferencial entre poblaciones.

Método de Akermann y Cheverud

Los resultados derivados de este modelo indican que la variación fenotípica entre grupos no es proporcional a la variación fenotípica dentro de grupos. La pendiente (β) de la recta es estadísticamente mayor que 1, sugiriendo nuevamente que la deriva genética no sería el único factor responsable de la divergencia entre las poblaciones.

De acuerdo a lo expuesto hasta aquí los resultados de la aplicación de los distintos métodos indican un exceso de variación de acuerdo a lo esperado sólo por la deriva genética y la posible acción tanto de la selección natural como de la migración.

Equilibrio entre deriva génica y migración

Método de Relethford y Blangero

Suponiendo que los caracteres métricos del cráneo son selectivamente neutros, la dispersión de las poblaciones, por encima y por debajo de la recta que marca las condiciones de equilibrio entre la deriva y la migración (Fig. 3), permite inferir la magnitud y dirección de uno u otro efecto microevolutivo. En tal sentido la ubicación de las poblaciones de Puna y Selvas Occidentales refleja la existencia de una varianza dentro de grupos mayor que la esperada. Este incremento de la variabilidad es consecuencia de un exceso de flujo génico de amplio rango desde otra región externa al área de estudio.

Por otra parte, la posición del grupo arcaico de Caleta Huelén 42 debajo de la recta de equilibrio (Fig. 3), puede ser el resultado de un mayor aislamiento y del apareamiento no aleatorio. En el caso de San Pedro de Atacama, El Cerrito y Punta de Teatinos la varianza observada es menor que la esperada, lo cual puede explicarse por las mismas causas o tal vez, por un importante efecto migratorio local.

Los antecedentes arqueológicos indican que el Área Andina Centro Meridional recibió influencias en diferentes momentos y de magnitud variable desde el sur de Perú, el altiplano boliviano y la floresta tropical (Berenguer y Dauelsberg 1989; Coll 2009; González y Pérez 1966; González y Pérez 1972; Muñoz 1989; Núñez y Dillehay 1995; Pereira *et al.* 2000; O' Brien 2003; Rivera 1991; Schiappacasse *et al.* 1989), evidencias que avalan la importancia de la migración como principal factor evolutivo que explica del exceso de variabilidad morfológica observada en el área de estudio.

Si bien la divergencia morfológica comprobada en las poblaciones analizadas puede haber sido el resultado de varios factores evolutivos por las evidencia derivadas de este trabajo y de los antecedentes arqueológicos existentes, la deriva y la migración parecen ser las fuerzas principales

que operaron en el pasado. Tal vez, en el futuro habría que considerar la aplicación de un modelo que contemple la acción conjunta de los factores anteriores y de la selección natural.

Pérez y Monteiro (2009) expresan que la divergencia craneofacial entre poblaciones humanas de Argentina y Chile es demasiado alta para ser explicada solo por deriva genética y que parte de ella puede ser consecuencia de la acción de la selección natural o de la plasticidad fenotípica, pero en este trabajo no se consideró la influencia del flujo génico como factor fundamental en el aporte de novedades genéticas. La selección natural no genera nueva variabilidad genética sino que la redistribuye entre localidades, disminuyendo la variación local. Por ejemplo, la distribución de los grupos Cochabamba, Puna y Selvas Occidentales en la figura 3, no podría ser explicada por la acción de la selección natural pues poseen una varianza dentro de grupo mayor que la esperada por un equilibrio entre la deriva y la migración (Tabla 3). Sin embargo, el caso de Caleta Huelén 42 por presentar una varianza observada 25 % menor que la esperada, podría admitir una explicación relacionada con el efecto de la selección natural, aunque no puede ser descartado un efecto fundador (Cocilovo *et al.* 2005).

La distribución de los grupos que se observa en la figura 3, coincide bien con la explicación brindada en Varela *et al.* (2008) sobre la evolución en el Área Andina Centro Meridional, basada en la divergencia genética de las poblaciones producida por el aislamiento espacial. En este proceso, la cordillera andina jugó un rol importante como barrera geográfica restringiendo pero no limitando totalmente el flujo génico y la interacción entre los habitantes de ambas vertientes de los Andes.

Es importante señalar que los modelos derivados de la genética cuantitativa aplicados en experiencias como la presente, tienen como principal interés explicar en forma más sencilla los fenómenos evolutivos ocurridos en las poblaciones naturales. Sin embargo, es inevitable observar que algunos de ellos ponen a prueba la intervención exclusiva de un factor evolutivo como por ejemplo la deriva genética, y sugieren hacer inferencias indirectas sobre la importancia de las otras fuerzas evolutivas intervinientes. Otros modelos, permiten evaluar la intervención de dos fuerzas evolutivas opuestas como la deriva génica y la migración haciendo el supuesto de ausencia de selección natural, originando explicaciones diferentes. Frente a esta situación, sería ideal la aplicación de modelos que permitan cotejar y poner a prueba el efecto conjunto de más de dos factores evolutivos, y además lograr mayor precisión en los parámetros empleados como la proporción de la varianza genética y ambiental de los caracteres cuantitativos, el tiempo de divergencia de los grupos y el tamaño efectivo de las poblaciones estudiadas. Avanzar en esta dirección permitirá lograr una explicación más realista del proceso evolutivo experimentado por las poblaciones humanas prehistóricas que habitaron América del Sur.

Agradecimientos. Agradecemos la colaboración brindada por las autoridades y el personal de los museos en donde se encuentran depositadas las colecciones osteológicas empleadas en este trabajo: Museo Arqueológico en Cochabamba, Museo Nacional de Historia Natural en Santiago, Museo de Arqueología San Miguel de Azapa en Arica, Instituto de Investigaciones Arqueológicas R.P. Gustavo Le Paige, S.J. en San Pedro de Atacama, Museo Etnográfico "Juan Bautista Ambrosetti" de la Universidad Nacional de Buenos Aires y Museo de Ciencias Naturales de La Plata. El presente trabajo se realizó con los siguientes fondos: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET, PIP 2405/08), Argentina; Secretaría de Ciencia y Técnica-Universidad Nacional de Río Cuarto (SeCyT-UNRC), Argentina; Ministerio de Ciencia y Técnica de la Provincia de Córdoba, Argentina (Res:1276/07) y Agencia Nacional de Promoción Científica y Técnica (ANPCYT-FONCYT PICT 02210/07), Argentina.

Bibliografía

- Ackermann, R.R. y Cheverud, J.M., 2002, Discerning evolutionary processes in patterns of Tamarin (Genus *Saguinus*) craniofacial variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 117, 260-271.
- Ackermann, R.R. y Cheverud J.M., 2004, Detecting genetic drift versus selection in human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 101, 17946-17951.
- Allison, M., Focacci G., Arriaza B., Standen V., Rivera M., y Lowenstein J., 1984, Chinchorro. Momias de preparación complicada: métodos de momificación. *Chungara*, 13, 155-174.

- Arriaza, B., 1995, *Beyond death: the Chinchorro mummies of ancient Chile*, (Washington: Smithsonian Institution Press). pp.176.
- Baffi, E.I. y Cocilovo J.A., 1989, Evaluación del impacto ambiental en una población prehistórica: el caso de Las Pirguas (Salta, Argentina). *Revista de Antropología*, 4, 39-43.
- Baffi, E.I., Torres M.F. y Cocilovo J.A., 1996, La población prehispánica de Las Pirguas (Salta, Argentina). Un enfoque integral. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 1, 204-218.
- Berenguer, J. y Dauelsberg P., 1989, El Norte Grande en la órbita de Tiwanaku (400 a 1.200 d.C.). *Culturas de Chile. Prehistoria. Desde sus orígenes hasta los albores de la conquista*, editado por J. Hidalgo, V. Schiappacasse, H. Niemeyer, C. Aldunate y I. Solimano (Santiago, Chile: Editorial Andrés Bello), pp 129-180.
- Berenguer, J., Deza, A., Román, A., y Llagostera, A., 1986, La secuencia de Myriam Tarragó para San Pedro de Atacama: Un test por termoluminiscencia. *Revista Chilena de Antropología*, 5, 17-54.
- Betti, L., Balloux, F., Amos, W., Hanihara, T., y Manica, A., 2009, Distance from Africa, not climate, explains within-population phenotypic diversity in humans. *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 809-814.
- Betti, L., Balloux, F., Hanihara, T. y Manica, A., 2010, The Relative Role of Drift and Selection in Shaping the Human Skull. *American Journal of Physical Anthropology*, 141,76-82
- Cheverud, J. M., 1988, A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution*, 42, 958-968.
- Cocilovo, J.A. y Rothhammer, F., 1996 a, El Valle de Azapa en el Norte de Chile. Análisis de un modelo biocronológico para establecer la estructura de la población. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 1, 232-245.
- Cocilovo, J.A. y Rothhammer, F., 1996 b, Methodological approaches for the solution of ethnohistorical problems: bioassay of kinship in prehistoric populations of Arica, Chile. *Homo*, 47,177-190.
- Cocilovo, J.A. y Rothhammer, F., 1999, Microevolución morfológica y extinción del parentesco en asentamientos humanos prehistóricos del Valle de Azapa, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72, 213-218.
- Cocilovo, J.A. y Varela, H.H., 1998, Variación morfológica, estructura canónica y bioensayo de parentesco en poblaciones prehistóricas del norte de Chile. *Chungara*, 30, 75-85.
- Cocilovo, J.A., Varela, H.H. y O'Brien, T.G., 2009, La divergencia genética entre poblaciones del Area Andina Centro Meridional evaluada mediante rasgos no métricos del cráneo. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 11, 43-59.
- Cocilovo, J.A., Varela, H.H. y Quevedo, S., 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.
- Cocilovo, J.A., Varela, H.H., Costa-Junqueira, M.A. y Quevedo S, 2005, Los pescadores arcaicos de la desembocadura del río Loa (Norte de Chile): el sitio Caleta Huelén 42. *Chungara*, 37,5-19.
- Coll, V., 2009, Medio ambiente, espacio y paisaje en el Noroeste Argentino: una mirada a través de la historia. *Comechingonia Virtual*. 2:154-174.
- Crow, J.F., y Kimura M., 1970, *An introduction to population genetics theory* (New York: Harper y Row). pp. 591.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M. y Robledo, C.W., InfoStat ver. 2011, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.
- Espouey O., Uribe, M., Roman, A. y Deza, A., (Manuscript). Nuevos fechados por termoluminiscencia para la cerámica del Período Medio del Valle de Azapa (primera parte). FONDECYT 193-0202. Santiago, Chile.
- Falconer, D.S. y Mackay, T.F.C., 1996, *Introduction to Quantitative Genetics*. (England: Longman Group Ltd). pp. 464.
- Fenner, J.N., 2005, Cross-Cultural Estimation of the Human Generation Interval for Use in Genetics-Based Population Divergence Studies. *American Journal of Physical Anthropology*, 128, 415-423.

- Focacci, G. 1974. Excavaciones en el cementerio Playa Miller 7, Arica. *Chungara*, 3, 23-74.
- Focacci, G. y Chacón, S., 1989, Excavaciones arqueológicas en los faldeos del Morro de Arica, sitios 1/6 y 2/2. *Chungara*, 22, 15-62.
- González, A.R. y Pérez, J.A., 1966, El Área Andina Meridional. En *Actas y Memorias del XXXVI Congreso Internacional de Americanistas*. Sevilla. I, 241-265.
- González, A.R. y Pérez, J.A., 1972, *Argentina Indígena: Vísperas de la conquista* (Buenos Aires. Ed. Paidós). pp. 177.
- Hidalgo, J. y Focacci, G., 1986, Multiétnicidad en Arica. S.XVI. Evidencias etnohistóricas y arqueológicas. *Chungara*, 16-17, 137-147.
- Kuzmanic, I. y Castillo, G., 1986, Estadio arcaico en la costa del norte semiárido de Chile. X Congreso Nacional de Arqueología Chilena. *Chungara*, 16-17, 89-94.
- Lande, R., 1976, Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution*, 30, 314-334.
- Lande, R., 1977, Statistical tests for natural selection on quantitative characters. *Evolution* 31, 442-444.
- Lande, R., 1979, Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain:body size allometry. *Evolution*, 33, 402-416.
- Llagostera A., 1989, *Caza y Pesca Marítima (9.000 a 1.000 a.C.)*. Culturas de Chile. Prehistoria. Desde sus orígenes hasta los albores de la conquista, editado por J. Hidalgo, V. Schiappacasse, H. Niemeyer, C. Aldunate y I. Solimano (Santiago, Chile: Editorial Andrés Bello) pp. 57-79.
- Lofsvold, D., 1988, Quantitative genetics of morphological differentiation in *Peromyscus*. II. Analysis of selection and drift. *Evolution*, 42, 54-67.
- Lynch, M., 1989, Phylogenetic hypotheses under the assumption of neutral quantitative- genetic variation. *Evolution*, 43, 1-17.
- Medeot, E., Cocilovo, J.A. y Varela, H.H., 2008, Varianza ambiental y estabilidad del desarrollo en la población prehispánica de Las Pirguas (Salta, Argentina). *Latin American Antiquity*, 19, 146-157.
- Mendonça, O.J., Cocilovo, J.A. y Valdano, S.G., 1991, La población prehistórica de la cuenca de Miraflores-Guayatayo-Salinas Grandes en el sector oriental de la Puna Jujefña. *Avance en Arqueología*, 1, 59-80.
- Muñoz, I., 1989, El Período Formativo en el Norte Grande. Culturas de Chile. Prehistoria. Desde sus orígenes hasta los albores de la conquista, editado por J. Hidalgo, V. Schiappacasse, H. Niemeyer, C. Aldunate y I. Solimano (Santiago, Chile: Editorial Andrés Bello). pp. 107-128.
- Muñoz, I., y Chacama, J., 1993, Patrón de Asentamiento y Cronología de Acha-2. Acha - 2 y los Orígenes del Poblamiento Humano en Arica, editado por I. Muñoz, B. Arriaza, A. Aufderheide (Arica: Ediciones Universidad de Tarapacá). pp. 21-46.
- Núñez, L. y Dillehay, T., 1995, Movilidad Giratoria, Armonía Social y Desarrollo en los Andes Meridionales: Patrones de Tráfico e Interacción Económica (Antofagasta Universidad Católica del Norte).
- Núñez, L. y Santoro, C., 1988, Cazadores de la puna seca y salada del área centro-sur Andina (Norte de Chile). *Estudios Atacameños*, 9, 11-60.
- Núñez, L., Zlatar, V. y Núñez, P., 1975, Caleta Huelén 42: Una Aldea Temprana en el Norte de Chile (Nota Preliminar). *Hombre y Cultura*, 67-103. *Revista del Centro de Investigaciones Antropológicas*. Universidad de Panamá, Panamá.
- O'Brien, Tyler G., 2003, Cranial microvariation in prehistoric south central andean populations: an assessment of morphology in the Cochabamba collection, Bolivia. Ph.D. thesis, Binghamton University, State University of New York.
- Pereira, D., Brockington, D. y Sanzeteña, R., 2000, *Investigaciones Arqueológicas en las Tierras Tropicales del Departamento de Cochabamba- Bolivia* (Cochabamba: Universidad Mayor de San Simón,). pp. 210.
- Pérez, S.I. y Monteiro, L.R., 2009, Nonrandom factors in modern human morphological diversification: a study of craniofacial variation in southern south american populations. *Evolution*, 63-4, 978-993

- Quevedo, S., 1998, Punta de Teatinos. Biología de una población arcaica del norte semiárido Chileno. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- Quevedo, S., Cocilovo, J.A., Varela, H.H. y Costa-Junqueira, M.A., 2003, Perfil paleodemográfico de El Cerrito (La Herradura), un grupo de pescadores arcaicos del Norte Semiárido de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, 52, 177-194.
- Quevedo, S., Cocilovo, J.A., Costa, M.A., Varela, H.H. y Valdano, S.G., 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.
- Relethford, J.H. 1980. Bioassay of kinship from continuous traits. *Human Biology* 62:5-25.
- Relethford, J.H., 1994, Craniometric variation among modern human populations. *American Journal of Physical Anthropology*, 95, 53-62.
- Relethford, J.H., 1995, Genetics and modern human origins. *Evolutionary Anthropology*, 4, 53-63.
- Relethford, J.H., 1996, Genetic drift can obscure population history: problem and solution. *Human Biology*, 68, 29-44.
- Relethford, J.H., 2004, Boas and beyond: migration and craniometric variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 16, 379-386.
- Relethford, J.H. y Blangero, J., 1990, Detection of differential gene flow patterns of quantitative variation. *Human Biology*, 62, 5-25.
- Relethford, J.H. y Harpending, H.C., 1994, Craniometric variation, genetic theory, and modern human origins. *American Journal of Physical Anthropology*, 95, 249-270.
- Relethford, J.H. y Harpending, H.C., 1995, Ancient differences in population size can mimic a recent African origin of modern humans. *Current Anthropology*, 36, 667-674.
- Relethford, J.H., Crawford, M.H. y Blangero, J., 1997, Genetic drift and gene flow in Post-Famine Ireland. *Human Biology*, 69, 443-465.
- Rivera, M., 1987, Tres fechados radiométricos de Pampa de Alto Ramirez. Norte de Chile. *Chungara* 18, 7-13.
- Rivera, M., 1991, The prehistory of northern Chile: a synthesis. *Journal of World Prehistory*, 5, 1-47.
- Rivera, M., 1992, Antiguas manifestaciones de momificación humana en América: la Tradición Chinchorro del Norte de Chile. *Beiträge Zur Allgemeinen Und Vergleichenden Archäologies*, 12, 337-359.
- Roff, D.A. 1995. The estimation of genetic correlations from phenotypic correlations: a test of Cheverud's conjecture. *Heredity* 74:481-490.
- Roff, D.A., 1996, The evolution of genetic correlations: an analysis of patterns. *Evolution*, 50, 1392-1403.
- Rothhammer, F., Cocilovo, J.A., Quevedo, S., y Llop, E., 1982, Microevolution in prehistoric Andean populations: I. Chronologic craniometric variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 58, 391-396.
- Rothhammer, F., Quevedo, S., Cocilovo, J. A. y Llop, E., 1984, Microevolution in prehistoric Andean population: chronologic nonmetrical cranial variation in northern Chile. *American Journal of Physical Anthropology*, 65, 157-162.
- Roseman, C.C., 2004, Detecting interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form by using matched molecular and morphometric data. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 101, 12824-12829.
- Schiappacasse, V. y Niemeyer H., 1968, Noticia y comentario de dos fechas radiocarbónicas para un sitio arqueológico en Guanaqueros, Prov. de Coquimbo. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural*, año XIII, 147, 36.
- Schiappacasse, V., Castro, V. y Niemeyer, H., 1989, Los desarrollos regionales en el Norte Grande (1.000 a 1.400 d.C.). *Culturas de Chile. Prehistoria. Desde sus orígenes hasta los albores de la conquista*, editado por J. Hidalgo, V. Schiappacasse, H. Niemeyer, C. Aldunate y I. Solimano. pp. 181-220. (Santiago, Chile: Editorial Andrés Bello).
- Seber G.A.F. 1984. *Multivariate observation* (New York: John Wiley & Sons). 685 pp.
- Spicer, G.S., 1993, Morphological evolution of the *Drosophila virilis* species group as assessed by rate tests for natural selection on quantitative characters. *Evolution*, 47, 1240-1254.

- Standen, V., 1991, El cementerio Morro 1: nuevas evidencias de la tradición funeraria Chinchorro (Período Arcaico, norte de Chile). Tesis de Maestría, Universidad Católica de Lima, Lima.
- Tarragó, M.N., 1989, Contribución al conocimiento arqueológico de las poblaciones de los oasis de San Pedro de Atacama en relación con los otros pueblos puneños, en especial, el sector septentrional del Valle Calchaquí. Tesis doctoral, Facultad de Humanidades y Artes, Universidad Nacional de Rosario, Argentina.
- Turelli, M., Gillespie, J.H. y Lande, R., 1988, Rate tests for selection on quantitative characters during macroevolution and microevolution. *Evolution*, 42, 1085-1089.
- Varela, H.H. y Cocilovo, J.A., 1999, Evaluation of the Environmental Component of the Phenotypic Variance in Prehistoric Populations. *Homo*, 50, 46-53.
- Varela, H.H. y Cocilovo, J.A., 2000, Structure of the prehistoric population of San Pedro de Atacama. *Current Anthropology*, 41, 125-131.
- Varela, H.H. y Cocilovo, J.A., 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.
- Varela, H.H. y Cocilovo, J.A., 2007, Phenotypic, maximum genetic, and special environmental variability in prehistoric human populations. *American Journal of Physical Anthropology*, 132, 17-24.
- Varela, H.H., O'Brien, T.G. y Cocilovo, J.A., 2008, The genetic divergence of prehistoric populations of the South-central Andes as established by means of craniometric traits *American Journal of Physical Anthropology*, 137:274-282.
- Vera, J., 1981, Momias Chinchorro de preparación complicada del Museo de Historia Natural de Valparaíso: 3290 y 3060 a.C. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso*, 14, 5-17.
- Wright, S., 1952, The theoretical variance within and among subdivisions of a population that is in a steady state. *Genetic*, 37, 312-321.
- Zlatar, V., 1983, Replanteamiento sobre el problema Caleta Huelén 42. *Chungara*, 10, 21-28.