

Microevolución morfológica y extinción del parentesco en asentamientos humanos prehistóricos del Valle de Azapa, Chile

Morphological microevolution and extinction of kinship in prehistoric human settlements from the Azapa Valley, Chile

JOSE A. COCILOVO¹ y FRANCISCO ROTHHAMMER²

¹Departamento de Ciencias Naturales, Universidad Nacional del Río Cuarto,
5800 Río Cuarto, Argentina

²Departamento de Arqueología y Museología, Universidad de Tarapacá, Arica, Chile

RESUMEN

En el presente trabajo se analiza la microevolución de los asentamientos humanos prehistóricos del Valle de Azapa (Norte de Chile) empleando matrices de distancias D^2 de Mahalanobis (1936) con sus componentes de tamaño y forma (Spielman 1973). Estas matrices, basadas en caracteres métricos maxilodentarios se calcularon entre cinco muestras pertenecientes a distintas fases cronológicas. En el análisis se utiliza una adaptación empírica de un modelo que prevé la extinción exponencial del parentesco ancestral a medida que aumenta la distancia cronológica entre las muestras. Los resultados obtenidos confirman una alta correlación entre distancias morfológicas y cronológicas. Entre un 40 y un 60% de la variación métrica puede ser explicada en función de las diferencias cronológicas (en número de generaciones) que son resultado de un proceso microevolutivo.

Palabras clave: distancias biológicas, parentesco, biocronología.

ABSTRACT

The present paper is concerned with the microevolution of prehistoric human settlements from the Azapa Valley, Northern Chile. Mahalanobis (1936) D^2 and its components size and shape (Spielman 1973) based on metrical maxillary and dental characters were estimated among five samples representing different chronological phases. An empirical approximation to a model that predicts the exponential decrease of kinship with chronological distance confirmed a high correlation among morphological and chronological distances. Between 40 and 60% of metrical variation can be explained as a function of chronological differences (in generations) which are the result of a microevolutionary process.

Key words: biological distances, kinship, biochronology.

INTRODUCCION

La reconstrucción de la historia biológica de asentamientos humanos prehistóricos constituye sin duda un desafío para la antropología biológica y más aún para la genética de poblaciones. Las medidas craneométricas han sido históricamente las características morfológicas más utilizadas para analizar la diferenciación cronológica. Sin embargo, rara vez, se ha intentado sobrepasar el nivel descriptivo, utilizando modelos genético-poblacionales para estimar parámetros, que permitan rea-

lizar inferencias sobre los factores evolutivos que han participado en los procesos de microdiferenciación. (Rothhammer et al. 1982, Salzano (Callegari-Jacques 1988, Rothhammer & Silva 1992). Debido a que la teoría genético poblacional que se aplica en el análisis de poblaciones humanas es aún poco conocida, hemos decidido incluir en este trabajo una introducción algo más extensa.

El estudio de la llamada estructura de población proporciona información básica para la interpretación del proceso microevolutivo en una determinada región. Un

conjunto de factores históricos, políticos, sociales, biológicos, geográficos y económicos generalmente influyen en la estructuración de grupos o de subgrupos humanos (generaciones, clases sociales o localidades) vinculados por relaciones de parentesco más o menos estrechas (dentro de grupos) o más o menos lejanas (entre grupos).

Existen varios modelos para el estudio de la estructura de población. El más simple es el modelo particionado de Wahlund, que tiene en cuenta solamente el grado de la subdivisión, luego el de Wright, que considera las relaciones entre las subdivisiones y por último, el de "aislamiento por distancia" de Malecot, que explica la extinción exponencial del parentesco a través de la dispersión geográfica (Rothhammer 1977). Gracias a las contribuciones de Malecot (1969), Morton & Lalouel (1973), Morton & Green (1972) y Morton (1973, 1975, 1977), se dispone de un conjunto de procedimientos numéricos denominados bioensayos o pruebas biológicas de parentesco (biossay of kinship). Estos procedimientos han permitido interpretar el proceso dispersivo en poblaciones finitas, empleando datos genéticos, antropométricos e isonimia. La eficacia de esta aproximación fue repetidamente probada con datos antropométricos por Relethford (1980, 1981).

La estimación del coeficiente de parentesco, ϕ , definido por Malecot (1969) como la probabilidad de que dos alelos tomados al azar del mismo locus, uno del individuo i y el otro del individuo j , sean idénticos por descendencia a partir de uno o más ancestros en común, permite predecir la extinción exponencial del parentesco a medida que aumenta la distancia entre las poblaciones, de acuerdo con la siguiente expresión:

$$\phi_{ij} = ae^{-bd}d^{-c} \quad (1)$$

donde el parentesco entre dos grupos ϕ_{ij} , depende de la distancia d entre ellos. El parámetro a mide el parentesco medio dentro de poblaciones locales y b es la tasa de disminución del mismo entre grupos con la distancia. El fenómeno así descrito, es

regulado por el efecto de migraciones locales y fuerzas estabilizadoras lineales (principalmente migración de amplio rango y selección). El parámetro c es un coeficiente de dimensionalidad de la migración, que puede ser unidimensional ($c=0$), bidimensional ($c=1/2$) y tridimensional ($c=1$). Consideraciones teórica y prácticas indican que, para distancias finitas, el proceso de aislamiento por distancia puede ser explicado por un modelo que contempla un efecto migracional unidimensional ($c=0$), es decir

$$\phi_{ij} = ae^{-bd} \quad (2)$$

Tal como está planteada la expresión anterior debemos notar que (ϕd) puede variar entre a y 0 . Cuando el exponente tiende a 0 , sea porque b o d se aproximan a este valor, la función alcanza un máximo y se hace igual a a . Cuando d adopta valores grandes, para valores intermedios de b la función tiende a 0 y el parentesco es mínimo. En un sistema dado (entre localidades contemporáneas), el parentesco entre dos individuos del mismo grupo o entre dos grupos muy próximos es máximo y no depende de la distancia entre ellos sino de la particular historia de la localidad.

De acuerdo con las demostraciones realizadas y con las pruebas empíricas descritas en los trabajos antes citados los valores de D^2 (Mahalanobis 1936) obtenidos en base a mediciones pueden ser expresados en términos del modelo de aislamiento por distancia: (Relethford 1980).

$$D^2_{ij} = A(1-e^{-bd}) \quad (3)$$

El parámetro b de esta expresión puede ser estimado por una regresión no lineal de los valores D^2 sobre d para todos los pares de poblaciones y es equivalente al del modelo original de Malecot. A es igual a $2^a/M$, donde M es una constante que indica la varianza genética entre grupos y a es el parámetro que mide el parentesco promedio dentro grupos que puede estimarse si se conoce M . Este último valor puede ser calculado si se dispone de información sobre la matriz de covarianzas genéticas entre rasgos o una estimación independiente del

parentesco (ij) para todos los pares de poblaciones (Relethford 1980).

En 1982, a partir de estos desarrollos, Rothhammer et al. (1982) propusieron una función semiempírica para explicar el proceso microevolutivo operado en el Valle de Azapa (Norte de Chile) mediante el empleo de valores D^2 calculados entre pares de muestras de distintas cronologías. Habiéndose comprobado una alta correlación entre distancias cronológicas y las diferencias craneométricas expresadas en términos de D^2 , se consideró apropiado partir de la función (3) para explicar la variación de D^2 en función del tiempo y estimar el parámetro b del modelo exponencial. Como el valor de A y de b eran desconocidos se realizó una regresión no lineal de D^2 sobre d (diferencias cronológicas en términos de generaciones). Se adelantó la hipótesis de la acción de migraciones de amplio rango sobre la zona como el principal factor responsable en la determinación del parámetro b, que indica la tasa de evolución del parentesco con el tiempo y la acción de presiones sistemáticas (migración y selección). La variación cronológica en el Valle de Azapa fue posteriormente estudiada empleando rasgos no métricos con similares resultados, en términos de correlación entre cronologías y distancias morfológicas (Rothhammer et al. 1984).

La microevolución del sistema maxilodentario en el valle de Azapa fue analizado por Rothhammer & Rosales (1990). El presente trabajo tiene por objeto aplicar el modelo de extinción exponencial del parentesco a los datos publicados por Rothhammer & Rosales (1990) y comparar

los resultados con experiencias similares realizadas en el valle de Azapa (Cocilovo & Rothhammer 1996).

Los resultados obtenidos por Rothhammer & Rosales (1990) muestran un incremento del tamaño de los maxilares asociado con un patrón de desgaste marcado, baja frecuencia de caries y menor reabsorción ósea marginal. Estas tendencias se revierten en el tiempo hacia una disminución de tamaño, aumento de caries y un menor desgaste dentario relacionado con un cambio en la alimentación basada en la producción agrícola y por ello, en la mayor ingesta de hidratos de carbono. Los valores D^2 presentaron una correlación de 0.81 con las diferencias cronológicas entre las muestras.

MATERIALES Y METODOS

En la Tabla 1 se consignan los sitios arqueológicos a los que pertenecen las muestras analizadas, la cronología y las referencias bibliográficas. Se extrajeron de Rothhammer & Rosales (1990) los valores de D^2 y sus componentes de tamaño (SI2) y de forma (SH2) (Spielman 1973) (Tabla 2).

El cálculo de los valores D^2 expuesto en la Tabla 2 se realizó en base a las siguientes variables maxilodentarias: (1) anchura a nivel de los primeros premolares superiores (2) anchura a nivel de los segundos molares superiores (3), largo externo (4) anchura externa, (5) anchura entre primeros molares inferiores (6) anchura entre segundos molares inferiores, (7) anchura bigoníaca (8) anchura bicondílea, (9) an-

TABLA 1

Sitios arqueológicos, períodos y cronología correspondientes a las colecciones estudiadas

Arqueological sites, periods and chronology of analyzed collections

Sitio	Período	Cronología
Camarones 14	Arcaico	5470 aC (A)
Morro Arica Chile	Arcaico	2500 aC (A)
Playa Miller 7	Agrícola Temprano	530 aC (A)
Azapa 6	Agrícola Medio	800 aC (R)
Playa Miller 4	Agrícola Tardío	1100-1300 dC (A)

(Rothhammer & Rosales 1990).

chura de la rama montante (10) altura de la rama montante, (11) longitud de la mandíbula, (12) ángulo gonion (13) espacio disponible superior y (14) espacio disponible inferior. Se emplearon individuos seleccionados con la dentición completa de ambos sexos y de edades entre 22 y 28 años. Las observaciones y mediciones fueron realizadas por un único observador (P.R). Para estimar el parámetro b se utilizó la fórmula (3) (ver introducción).

RESULTADOS Y DISCUSION

La Tabla 2 nos indica que los valores más altos se obtuvieron entre Camarones 14 y Morro de Arica y que la mayor variación en los valores de D^2 totales es explicada por su componente de forma (SH2) y no por el de tamaño (SI2).

Los resultados del ajuste no lineal del modelo exponencial para la estimación de los parámetros A y b indican que el modelo exponencial aplicado explica aproximadamente el 47% de la variación total de los valores D^2 totales, siendo el análisis de la variancia de la regresión significativo ($F = 53,77$; $P < 0,01$). Los cambios

experimentados por las dimensiones del macizo maxilodentario ocurrieron a una tasa del 1,4% por generación en un lapso de 270 generaciones.

Con respecto a los componentes de forma se observa un mejor ajuste al modelo exponencial que explica aproximadamente un 65% de su variación, siendo también significativo el resultado de la prueba del análisis de la variancia de la regresión ($F=71,91$; $P<0,01$). Aquí los cambios de forma se produjeron a una tasa del 1,08% por generación, siendo el valor asintótico del mismo orden que para los valores D^2 totales. Cabe hacer notar que debido a que las distancias craneométricas (D^2) están intercorrelacionadas tanto los estimadores como los valores de F se encuentran sobreestimados. Resulta apropiado no considerar valores de P superiores a 0,01 como significativos.

En la Tabla 3 se muestran los estimadores del modelo exponencial hasta el momento conocidos para el Valle de Azapa. El valor de b expresa la velocidad con la cual cada sistema se aproxima al equilibrio. Tanto las variables métricas como los rasgos craneanos discretos exhiben tasas del mismo orden entre sí, presentando las varia-

TABLA 2

Valores D^2 y sus componentes de tamaño y de forma

D^2 values with size and shape components

Sitios		1		2		3		4
2	SI2	0,027						
	SH2	4,782						
	D2	4,809	*					
3	SI2	0,140		0,290				
	SH2	11,951		4,673				
	D2	12,091	*	4,963	*			
4	SI2	1,269		1,666		0,565		
	SH2	10,272		7,848		4,330		
	D2	11,542		9,515	*	4,896		
5	SI2	0,032		0,000		0,308		1,709
	SH2	9,116		6,146		5,074		2,808
	D2	9,148		6,147	*	5,383		4,518

$P < 0,05$

1: Camarones 14, 2: Morro Arica Uhle, 3: Playa Miller 7, 4: Azapa 6 y 5: Playa Miller 4. (Rothhammer & Rosales, 1990).

bles maxilodentarias un proceso más rápido. A pesar del hecho que los valores de b deben ser analizados con cautela puesto que no alcanzan significación estadística, resulta interesante constatar que las variables maxilodentarias evolucionan en forma más rápida.

En el trabajo de Rothhammer & Rosales (1990) se proponen tres hipótesis para explicar las transformaciones experimentadas por el aparato maxilodentario en la serie de Arica: (1) una adaptación funcional temporal a requerimientos nutricionales diferentes, (2) un proceso microevolutivo por selección natural, o (3) un proceso dispersivo por deriva genética aleatoria.

Debido a que tanto factores ambientales como genéticos interactúan para dar origen al fenotipo maxilodentario, las tres hipótesis no son mutuamente excluyentes. En efecto, una parte de la variación fenotípica puede ser explicada por cambios en el desarrollo de los individuos dependientes de la naturaleza de la dieta y de su particular modo de vida, mientras que la otra parte asociada con determinantes genéticos específicos puede haber estado sujeta a la acción de la selección, de la migración y/o de la deriva.

Con el inicio de la agricultura los asentamientos humanos prehistóricos del valle de Azapa debieron experimentar cambios globales del modo de vida vinculados con una economía de producción, un sistema de intercambio más amplio, que permitió la captación de mayores recursos y una dieta con nuevos productos alimenticios. Estos cambios se dieron en ciertas áreas asociados con un incremento del crecimiento demográfico, un mayor tamaño de la

familia, un mejor cuidado de la prole y tal vez, con diferentes pautas de apareamiento. El mayor valor de b para las variables maxilodentaria se debería a que los factores medio ambientales descritos acentuarían el proceso de cambio maxilodental por encima de las tasas exhibidas por caracteres con mayor determinación genética tales como las medidas craneométricas faciales y los rasgos discretos del cráneo.

Lamentablemente, no podemos aún hacer inferencias sobre el parentesco medio, el tamaño poblacional efectivo o sobre la tasa de migración efectiva, pues carecemos de los datos necesarios. Sin embargo, resulta apropiado citar los resultados de dos trabajos que brindan una aproximación en tal sentido para otras regiones empleando distintas fuentes de información. Rothhammer et al. (1990) en la población Aymará actual de Chile y de Bolivia en base a los loci polimórficos detectados entre 31 loci estudiados y a una matriz estocástica de migración entre localidades, obtuvieron una varianza de Wahlund (a) de 0,0104 y un tamaño poblacional efectivo de 1011,6. Varela (1997) a partir de datos craneométricos y de un cálculo de repetibilidad en San Pedro de Atacama estimó un valor de a de 0,02071, un tamaño poblacional efectivo de 1018,69 y una migración efectiva de 0,0116. Ambos resultados reflejarían, desde el punto de vista histórico, los límites superiores de estos parámetros del modelo de parentesco que se podrían esperar para Arica. Debemos aguardar que futuras experiencias con nuevos datos nos permitan poner a prueba esta hipótesis y lograr una reconstitución más completa de la historia evolutiva de las antiguas poblaciones del Norte de Chile.

TABLA 3

Valores de distintos parámetros del modelo exponencial

Values of various parameters of the exponential model

Muestra	A'	b	Generaciones	Referencias
Valle de Azapa				
Craneometría	36,82	0,004	270	Cocilovo & Rothhammer, 1996
Rasgos Discretos	13,85	0,005	270	Cocilovo & Rothhammer, 1996
Sistema Maxilodentario	10,14	0,014	270	Este trabajo

AGRADECIMIENTOS

Trabajo realizado con fondos de los proyectos PIA 331/92-94 (CONICET) Programa 477/95-96 (UNRC), Argentina y 1981111 (FONDECYT) Chile.

LITERATURA CITADA

- COCILOVO JA & F ROTHHAMMER (1996) Methodological approaches for the solution of ethnohistorical problems: bioassay of kinship in prehistoric populations of Arica, Chile. *Homo* 47: 177-190.
- MAHALANOBIS PC (1936) On the generalized distance in statistics, *Proc. Nat. Inst. Sci., India* 2(1): 49-55.
- MALECOT G (1969) *The Mathematics of Heredity*, 88 pp., W.H. Freeman and Co. San Francisco.
- MORTON NE (1973) Isolation by distance. En: Morton NE (ed) *Genetic Structure of Populations*: 76-79, University of Hawaii Press.
- MORTON NE (1975) Kinship, information and biological distance, *Theoretical Population Biology*, 7: 246-45.
- MORTON NE (1977) Isolation by distance in human population, *Annals of Human Genetics*, 40: 361-365.
- MORTON NE & JM LALOUEL (1973) Bioassay of kinship in Micronesia, *American Journal of Physical Anthropology*, 38: 709-720.
- MORTON NE & DL GREEN (1972) Pingelap and Mokil Atolls: Anthropometrics, *American Journal of Human Genetics*, 24: 299-303.
- RELETFORD JH (1980) Bioassay of Kinship From Continuous Traits, *Human Biology* 52: 689-700.
- RELETFORD JH (1981) Simulation of the Island Model of Population structure Under Condition of Population Growth, *Human Biology*, 53: 295-302.
- ROTHHAMMER F (1977) *Genética de Poblaciones Humanas*. Departamento de Asuntos Científicos. OEA Washington D.C.
- ROTHHAMMER F, JA COCILOVO, S QUEVEDO & E LLOP (1982) Microevolution in prehistoric Andean populations: I Chronologic craniometric variation, *American Journal of Physical Anthropology*, 58: 391-396.
- ROTHHAMMER F, S QUEVEDO, JA COCILOVO & E LLOP (1984) Microevolution in prehistoric Andean population: Chronologic nonmetrical cranial variation in Northern Chile, *American Journal of Physical Anthropology*, 65: 157-162.
- ROTHHAMMER F, RE FERRELL & R CHAKRABORTY (1990) Intratribal genetic differentiation as assessed through electrophoresis. *The Aymará: Strategies in Human Adaptation to a Rigorous Environment*. Schull W.J. and Rothhammer F (eds) Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. Boston. London.
- ROTHHAMMER F & PROSALES (1990) Microevolución of the maxillo dental system in pre-Columbian populations of Northern Chile. *Homo* 39: 148-153.
- ROTHHAMMER F & C SILVA (1992) Gene geography of South America: Testing models of population displacement based on archeological evidence, *American Journal of Physical Anthropology*, 89: 441-446.
- SALZANO FM & SCALLEGARI-JACQUES (1988) *South American Indians. A Case Study in Evolution*, 259 pp., Clarendon Press, Oxford.
- SPIELMAN RS (1973) Differences among Yanomama Indian villages: do patterns of allele frequencies, anthropometrics and map locations corresponding?, *American Journal of Physical Anthropology*, 39: 461-480.
- VARELA HH (1997) *La población prehistórica de San Pedro de Atacama, composición, estructura y relaciones biológicas*. Tesis Doctorado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales, UNRC, Córdoba.