Chungara volumen 30, N° 1, 1998 (Impreso 1999). Páginas 75-85
Universidad de Tarapacá. Arica - Chile

VARIACIÓN MORFOLÓGICA, ESTRUCTURA CANÓNICA Y BIOENSAYO DE PARENTESCO EN POBLACIONES PREHISTÓRICAS DEL NORTE DE CHILE

José Alberto Cocilovo y Héctor Hugo Varela**

RESUMEN

En el presente trabajo se exploran desde el punto de vista metodológico las relaciones teóricas existentes entre variación morfométrica, el análisis de la estructura canónica de una muestra y el conjunto de procedimientos conocidos como "bioensayos de parentesco" (bioassay of kinship). Dichas relaciones son evaluadas empleando como ejemplo la serie biocronológica disponible para el Valle de Azapa (Norte de Chile): Camarones 14 (5470 a.C.), Morro de Arica (3000-4000 a.C.), El Laucho (530 a.C.), Alto Ramírez (496 a.C.) y Playa Miller 4 (1100-1300 d.C.). Se seleccionaron diez variables por su mayor poder discriminante entre fases mediante un procedimiento numérico paso a paso (stepwise dicriminant analisys). Luego se calcularon distancias cronológicas (en términos de diferencias de generaciones) y los valores D^2 de Mahalanobis como distancias morfométricas entre pares de muestras. La estructura canónica fue establecida mediante un conjunto de estadísticas vinculadas con el cálculo de las funciones discriminantes. En la última etapa se ensayó un modelo experimental para inferir la posible estructura genética de la población y explicar el proceso microevolutivo. La secuencia de procedimientos aplicados constituye una síntesis de los principales momentos desarrollados durante el estudio de una población a nivel regional. Se analizan las relaciones entre dichas etapas en base a su respectiva calidad explicativa y a los principales supuestos explícitos e implícitos que las acompañan. Se discute la naturaleza de la información básica, las posibilidades de las técnicas estadísticas y las consecuencias derivadas de la aplicación de modelos empíricos inspirados en la teoría genético poblacional para la estimación de diversos parámetros que permiten obtener información sobre la estructura genética de la población. Por último, se realiza una evaluación sobre los estudios descriptivos y experimentales, incluyendo en estos últimos, los llamados modelos restringidos (bound models) y los modelos libres (free models).

Palabras claves: *Antropología, parentesco, microevolución.*

ABSTRACT

In the present work we explore the theoretical relationships among morphological variation, the analysis of the canonical structure of a sample and the set of procedures known as bioassay of kinship from a methodological point of view. These relationships are evaluated employing as example the biochronological series available for the Azapa Valley (northern Chile): Camarones 14 (5470 B.C.), Morro de Arica (3000-4000 B.C.), El Laucho (530 B.C.), Alto Ramirez (496 B.C.) and Playa Miller 4 (1100-1300 A.D.). Ten variables were selected on the basis of their greater discriminant power among phases through the use of a stepwise discriminant analysis. Then chronological distances (in terms of differences between generations) and Mahalanobis´ D^2 values as indicative of morphometric distances among pair of samples were calculated. The canonical structure was established through a set of statistics linked to the calculation of the discriminants functions. In the last stage an experimental model to infer the genetic structure of the population and to explain the microevolutionary process was applied. The sequence of procedures used constitutes a synthesis of the main steps of the development during the study of a population at regional level. We analyzed the relationships among these steps based on their explanatory power and in relationand to the implicit and explicit main assumptions that accompany them. We discuss the nature of the basic information, the possibilities of the statistical techniques and the consequences derived from the application of empirical models derived from population genetic theory for the estimation of parameters that permit to obtain information on the genetic structure of populations. Finally, we evaluate descriptive and experimental studies, including the so called model-bound methods and model-free methods.

Key words: *Anthropology, kinship, microevolution.*

* Departamento de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Exactas Físico-Químicas y Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, 5800 Río Cuarto, Argentina.
Recibido: Abril 1998
Aceptado: Septiembre 1999

El conocimiento de la estructura genética de las poblaciones permite hacer inferencias acerca de fuerzas y de mecanismos que intervinieron en el proceso microevolutivo. Dicha estructura puede ser estudiada a partir de una amplia variedad de datos (moleculares, isonimia y métrica) y está determinada por factores históricos, políticos, sociales, biológicos, geográficos y económicos que interactúan en forma compleja con la deriva, la selección y la migración determinando su diferenciación temporal y espacial en unidades discretas integradas por conjuntos de individuos vinculados por relaciones de parentesco. En virtud de los trabajos de Morton *et al.* (1971), Morton (1973a), Relethford (1980) y Relethford y Blangero (1990) es posible aplicar modelos genético poblacionales y estimar parámetros que definen la estructura de una población a partir de datos métricos, cuyas virtudes y problemas fueron evaluados críticamente por Chakraborty (1990).

La descripción de poblaciones antiguas se realiza en base a caracteres cuantitativos como las dimensiones del cráneo que están controlados por muchos genes, y su variación fenotípica se debe tanto a factores genéticos como a factores ambientales. La naturaleza de estos caracteres y su herencia particular está claramente desarrollada en la obra de Falconer (1986). La medida en que la estructura genotípica se refleja en la estructura fenotípica está dada por la heredabilidad del o de los caracteres empleados en la descripción de una o de varias muestras. Suponiendo el empleo de rasgos de herencia aditiva y la distribución al azar de los efectos no genéticos, las diferencias fenotípicas entre distintos grupos o líneas pueden ser interpretadas como diferencias en la composición genotípica.

El estudio de la estructura de la población empleando caracteres de variación continua puede lograrse mediante un análisis descriptivo simple basado principalmente en hallar las diferencias o similitudes entre las subpoblaciones (índices de distancia o de similitud), mostrar las relaciones topográficas entre ellas e inferir de acuerdo a esto las relaciones de parentesco entre los grupos. Una técnica particular y apropiada es el llamado análisis canónico que permite establecer la estructura canónica de una muestra y su generalización a la población de la cual fue obtenida. Mediante esta técnica es posible lograr un conjunto menor de nuevas variables independientes entre sí que son una combinación lineal de las variables originales.

La aplicación de técnicas numéricas como las citadas posibilita el desarrollo de estudios en los cuales se analiza la variación entre grupos y se brindan explicaciones en cuanto al grado de similitud, haciendo referencia indirectamente a la teoría genético poblacional o a un modelo en particular, pero no la estimación de parámetros específicos relacionados con éstos. Este tipo de diseño pertenece a los denominados experimentos de modelos libres (*free model*), los cuales evalúan la semejanza fenotípica prescindiendo de las causas que la provocaron (Howells 1973; Relethford 1980; Williams-Blangero *et al.* 1990; Relethford 1994; Relethford y Harpending 1994).

Otro conjunto de procedimientos numéricos emplean modelos limitados o restringidos (*bound model*) que incorporan una medida de similitud genética dentro de los modelos de estructura de población. La base conceptual común de la idea de similitud genética está dada por el coeficiente de parentesco ϕ_{ij}, definido por Malecot (1969) como la probabilidad de que dos alelos del mismo locus tomados al azar, uno del individuo i y el otro del individuo j, sean idénticos debido a que descienden de uno o más ancestros comunes. La aplicación y desarrollo de diferentes técnicas para estimar el parentesco a partir de distintos tipos de datos es lo que se ha denominado bioensayos de parentesco (Relethford 1980).

El modelo de aislamiento por distancia propuesto por Malecot (1969) es uno de los más usados en los estudios de estructura de poblaciones humanas, éste expresa el parentesco, ϕ, como una función exponencial negativa de la distancia geográfica, d, entre poblaciones:

$\phi(d) = ae^{-bd}$, (1), siendo a el parentesco medio dentro de las subpoblaciones y b la tasa de disminución del mismo entre grupos a medida que aumenta la distancia geográfica entre ellos.

La extensión de este modelo a caracteres métricos fue realizada por Morton *et al.* (1968 y 1971) quien además propone la hibridez como una función del parentesco y explica su relación de proporcionalidad con la D^2 de Mahalanobis (Morton 1973 a y b). Siguiendo los desarrollos de estos trabajos, Relethford (1980) plantea la relación entre la D^2 y el modelo de aislamiento por distancia de Malecot (1) de la siguiente manera:

$D^2_{ij} = A'(1- e^{-bd})$, (2)

en donde A' = 2a/M, siendo M igual al producto de la inversa de la matriz de dispersión común dentro de grupo y la matriz de varianzas y covarianzas genética entre caracteres (Morton 1973; Relethford 1980). Según Relethford (1980), el parámetro b de Malecot, cuando A' es desconocido, puede ser estimado por una regresión no lineal de los valores D^2 sobre la distancia geográfica (d) entre todos los pares de grupos.

En una población aislada con apareamiento aleatorio, con una presión sistemática de la migración m y un tamaño efectivo N, el parentesco en el tiempo $\phi(t)$ es (Morton *et al.* 1971):

$\varphi^{(t)} = \phi\ (1 - e^{-t/2N\phi})$ (3)

$\phi = \psi^{(\infty)} = 1/(4Nm+1)$ (4)

Rothhammer *et al.* (1982) basados en los desarrollos antes expuestos e inspirados particularmente en el trabajo de Relethford (1980), propusieron el siguiente modelo para explicar el aumento exponencial de la distancia D^2 en función del tiempo entre las muestras de la población prehistórica del Valle de Azapa (Norte de Chile)

$D^2_{ij} = A'(1- e^{-ct})$ (5)

donde D^{2ij} representa las distancias de Mahalanobis entre todos los pares de muestras i y j, t es la distancia cronológica en número de generaciones y c es la tasa de disminución del parentesco ancestral. Como A' es desconocido se estimó la tasa c a través de una regresión no lineal de los valores D^2_{ij} sobre las distancias temporales t. Recientemente Cocilovo y Rothhammer (1996a) lograron una mejor estimación de los parámetros (A' y c) para el Valle de Azapa reevaluando la información métrica del trabajo de Rothhammer *et al.* (1982) y utilizando caracteres no métricos y maxilofaciales del cráneo (Cocilovo y Rothhammer 1996b, 1999). Este mismo modelo fue aplicado por Cocilovo (1995) para el grupo prehistórico de Pisagua (Costa Norte de Chile), y por Varela (1997) para la población prehistórica de San Pedro de Atacama (Norte de Chile).

El objetivo del presente trabajo es analizar desde una perspectiva metodológica las relaciones teóricas existentes entre variación morfológica, la estructura canónica de una población y uno de los procedimientos conocidos como bioensayos de parentesco. Además se hará una evaluación de los estudios descriptivos y experimentales, incluyendo en estos últimos los modelos libres y restringidos. Con respecto a estos últimos se aplica el modelo de parentesco de Malecot porque, de acuerdo con los antecedentes existentes, se adapta mejor para explicar la historia biológica local desde el punto de vista microevolutivo. No descartamos la existencia de otros modelos pero la prueba de la eficiencia relativa entre los mismos se encuentra fuera de los objetivos de nuestro trabajo.

MATERIAL Y MÉTODO

Los materiales empleados en este trabajo fueron exhumados en cinco sitios arqueológicos pertenecientes a fases culturales distintas: Camarones 14, Morro de Arica, El Laucho, Alto Ramírez y Playa Miller 4, ubicados próximos a la ciudad de Arica, Norte de Chile. En la Tabla 1 se muestra el período cultural, la cronología, y las referencias de cada uno de los sitios. Las medidas fueron tomadas de acuerdo a la Convención Internacional de Mónaco de 1906 (en Comas 1966), Wilder (1920) y Bass (1981) sobre 155 cráneos adultos de ambos sexos por José A. Cocilovo, Silvia Quevedo y Francisco Rothhammer (para mayor información consultar Rothhammer *et al.* 1982).

Tabla 1
VALLE DE AZAPA
REFERENCIAS DE LAS MUESTRAS

SITIO	PERÍODO	CRONOLOGÍA	REFERENCIAS
Playa Miller 4	Agrícola Tardío	1100-1300 AD	Erices 1974 Hidalgo y Focacci 1986
Alto Ramírez	Agrícola Temprano	496 a.C.	Focacci y Erices 1973
El Laucho	Agrícola Temprano	530 a.C.	Focacci 1974
Morro de Arica	Arcaico	5000-3500 a.C.	Uhle 1919
Camarones 14	Arcaico	5470 a.C.	Niemeyer y Schiappacasse 1977

La variación debida al dimorfismo sexual fue eliminada de acuerdo a lo propuesto por Varela *et al.* (1993) para incrementar los grados de libertad disponibles en las dócimas de hipótesis. Se aplicó el análisis discriminante paso a paso (Stepwise Discriminant Analysis, Seber 1984) para seleccionar las variables métricas que mejor discriminaban entre clases o grupos (Tabla 2). Estas variables fueron empleadas en todos los procedimientos estadísticos aplicados en el presente trabajo.

Con el fin de estudiar la estructura canónica de la población, se realizó un análisis discriminante canónico (Seber 1984). Esta técnica permite obtener un menor número de variables o de componentes de la variación total llamadas variables canónicas que poseen las siguientes propiedades: son una combinación lineal de los caracteres cuantitativos originales, son independientes entre sí, acumulan la mayor cantidad de variación entre los grupos y tienen la mayor correlación canónica posible con el vector grupo.

Las diferencias entre las muestras se evaluó a través de estadísticos específicos como el lambda de Wilks y la D^2 de Mahalanobis entre pares de grupos (Rao 1952). Estas distancias conjuntamente con la representación gráfica de los datos en función de las tres primeras variables canónicas fueron empleados para efectuar una primera evaluación de las posibles afinidades entre los grupos. Posteriormente, con el objeto de analizar la relación entre la separación temporal de las muestras y las distancias biológicas se efectuó una correla-

Tabla 2
VALLE DE AZAPA
VARIABLES SELECCIONADAS SEGÚN EL ANÁLISIS DISCRIMINANTE PASO A PASO
(*STEPWISE*)

Variable ingresada en cada paso	R2 parcial	Estadístico F	Prob.
Long. foramen magnum	0.5974	54.912	0.0001
Anchura de la órbita	0.3590	20.585	0.0001
Long. del paladar	0.2685	13.399	0.0001
Diámetro alveolo basilar	0.2131	9.818	0.0001
Anchura bimastoidea	0.1866	8.261	0.0001
Anchura del paladar	0.2220	10.200	0.0001
Diámetro frontal mínimo	0.1342	5.502	0.0004
Anchura biorbitaria	0.1266	5.107	0.0007
Curva sagital	0.0724	2.732	0.0315
Altura de la nariz	0.0678	2.527	0.0435

ción entre las D^2 y las distancias cronológicas aplicando el test de Mantel (Smouse *et al.* 1986) para evitar la posible falta de independencia entre las distancias.

La evolución del parentesco en el Valle de Azapa fue estudiado mediante la aplicación del siguiente modelo a partir del cual se estimaron los parámetros A' y c:

$$\bar{D}_{ij} = A'(1-\exp^{-ct}), \quad (6)$$

Este es un modelo de dispersión que prevé la extinción del parentesco ancestral y el aumento del parentesco dentro de cada generación a medida que transcurre el tiempo, proceso que es regulado por fuerzas sistemáticas como la mutación, la migración y la selección estabilizadora (Rothhammer *et al.* 1982; Cocilovo 1995; Cocilovo y Rothhammer 1996 a y b; Varela 1997; Cocilovo y Rothhammer 1999). La estimación del parámetro c se logró mediante una regresión no lineal (método Gauss-Newton, en Draper y Smith 1981) de las distancias de Mahalanobis D^2 entre todos los pares de muestras sobre la distancia cronológica t (como diferencia de generaciones entre muestras).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las variables craneométricas seleccionadas como las que mejor discriminan entre muestras son las que se presentan en la Tabla 2. En la Tabla 3 se exponen los resultados del análisis discriminante canónico, en donde figura para cada una de las variables canónicas el valor propio, el porcentaje de variación acumulada, la correlación canónica, la razón de verosimilitud con el nivel de significación correspondiente, y por último los centroides para cada grupo. Las tres primeras variables canónicas tienen un valor propio de 5,04, 0,59 y 0,53, su correlación canónica con el vector clase o grupo es de 0,91, 0,61 y 0,59 y poseen un porcentaje de variación acumulada de 80%, 90% y 98%, respectivamente.

En la Figura 1 se representa la distribución de los datos en función de las tres primeras variables canónicas, las cuales representan el 98,32% de la variabilidad total entre las muestras. Aquí se observa una clara separación según la primera variable canónica entre las muestras más tempranas —Camarones 14 (1) y Morro de Arica (2)— ubicadas en el campo de los números positivos, de las muestras más tardías —El Laucho (3), Alto Ramírez (4) y Playa Miller 4 (5)— desplazadas hacia los números negativos.

Tabla 3
VALLE DE AZAPA
RESULTADOS DEL ANÁLISIS DISCRIMINANTE CANÓNICO

Variable Canónica	Valor Propio	% Acumulado	Correlación Canónica	Razón de Verosimilitud	Nivel Sig.
I	5.0428	80.42	.9135	.061459	.0001
II	.5931	89.88	.6102	.371386	.0001
III	.5293	98.32	.5883	.591670	.0001
IV	.1052	100.00	.3085	.904835	.0438

Media por grupo de cada variable canónica

Grupo	Variables Canónicas			
	I	II	III	IV
Camarones 14	1.08272	-0.26682	2.98582	0.18814
Morro de Arica	2.33501	-0.01828	-0.25457	-0.02281
El Laucho	-2.02037	0.97269	-0.06628	0.15537
Alto Ramírez	-2.35023	-0.10705	0.27413	-1.15007
Playa Miller 4	-2.35019	-1.36277	-0.25383	0.19909

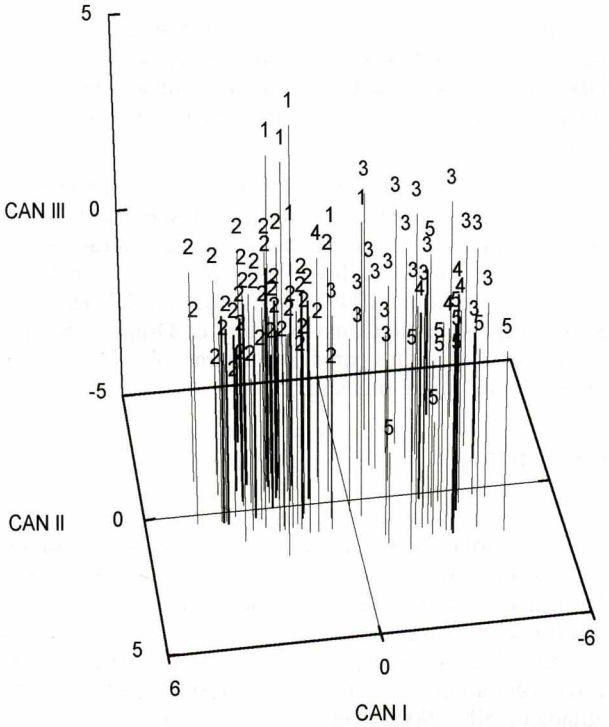

Figura 1. VALLE DE AZAPA. Distribución de las observaciones de acuerdo con las tres primeras variables canónicas: 1 Camarones 14, 2 Morro de Arica, 3 El Laucho, 4 Alto Ramírez, 5 Playa Miller-4.

En la Tabla 4 se muestran los valores D^2, el estadístico F (Rao 1952) de la prueba para docimar las diferencias entre cada par de vectores medios y las correspondientes distancias cronológicas entre muestras expresadas en número de generaciones. Se observa que todas las D^2 son estadísticamente significativas con excepción de las obtenidas entre los grupos 3-4 (El Laucho y Alto Ramírez) y 4-5 (Alto Ramírez y Playa Miller 4). Por otra parte es claro el amplio rango de variación existente entre los grupos, siendo el valor D^2 mínimo de 3,095 y el máximo de 23.808. Las correlaciones obtenidas mediante la prueba de Mantel entre las D^2 y las distancias cronológicas fueron: r=0,8667, R2=0,7511, P (17/119) = 0,0084 (Spearman) y r=0,8781, R2=0,7710, P (2/119) = 0,0168 (Pearson).

Los resultados de la aplicación del modelo dispersivo que explica el incremento exponencial de las distancias biológicas con respecto a la generación inicial a medida que transcurre el tiempo se observan en la Tabla 5 y Figura 2. Según este modelo el 80% de las diferencias morfológicas entre las muestras pueden ser explicadas por las distancias cronológicas. El valor estimado para el parámetro A' es 28,607, el cual representa el límite superior de la función y se corresponde con el máximo parentesco en la última generación o el mínimo parentesco entre esta generación y la inicial del sistema. La tasa de extinción del parentesco ancestral c es de 0,007 por generación. Valores aproximados se obtuvieron con anterioridad para el Valle de Azapa empleando variables métricas: A' = 36,82 y c = 0,0038 (Cocilovo y Rothhammer 1996a) y rasgos discretos: A' = 13,85 y c = 0,005 (Cocilovo y Rothhammer 1996b). En un trabajo reciente (Cocilovo y Rothhammer, 1999) realizado también con muestras del Valle de Azapa y utilizando caracteres maxilodentarios se estimaron los siguientes valores: A' = 10,14 y c = 0,014, indicando que este tipo de variables

Tabla 4
VALLE DE AZAPA
D^2 DE MAHALANOBIS Y DISTANCIAS CRONOLÓGICAS ENTRE TODOS LOS PARES DE MUESTRAS

Pares de Grupos	D^2	F	GL	DC
Camarones 14-Morro de Arica	12.175	7.655 **	10/65	58.80
Camarones 14- El Laucho	20.482	11.085 **	10/38	197.60
Camarones 14- Alto Ramírez	20.954	4.075 *	10/7	198.96
Camarones 14- Playa Miller 4	23.482	10.325 **	10/23	266.80
Morro de Arica- El Laucho	20.019	46.897 **	10/98	138.80
Morro de Arica- Alto Ramírez	23.510	18.069 **	10/67	140.16
Morro de Arica- Playa Miller 4	23.808	40.399 **	10/83	208.00
El Laucho- Alto Ramírez	3.095	2.031	10/40	1.36
El Laucho- Playa Miller 4	5.600	7.677 **	10/56	69.20
Alto Ramírez- Playa Miller 4	3.676	1.952	10/25	67.84

* y ** Rechazo de la hipótesis nula al 0,05 y 0,01 de probabilidad respectivamente. DC: Distancia cronológica en generaciones.

Tabla 5
VALLE DE AZAPA
ANÁLISIS DE LA REGRESIÓN NO LINEAL ENTRE LOS VALORES D^2 Y LAS DISTANCIAS CRONOLÓGICAS

Parámetros	Estimación	E.S.A.	Parámetro/E.S.A.	
A'	28,607	8,520	3,35	
c	0,007	0,004	1,586	
Análisis de la Varianza				
SS Regresion	SS Residual	F	GL	R^2
2996,817	136,154	88,043	2/8	0,799

E.S.A.: error estándar asimétrico

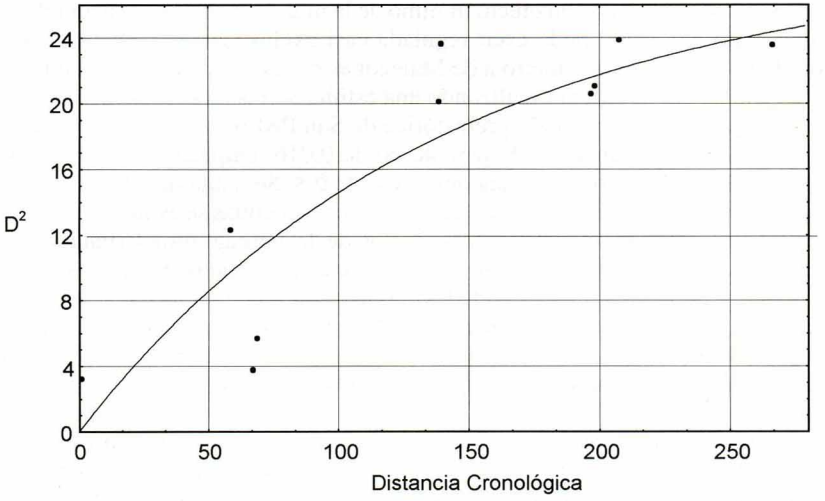

Figura 2. VALLE DE AZAPA. Regresión no lineal de los valores D^2_{ij} sobre las diferencias en cronología.

reflejan un proceso de cambio más rápido que aquellas empleadas en las experiencias antes citadas. En Pisagua, en 48 generaciones se logró una estimación de A' = 10,764 y de c = 0,046 (Cocilovo 1995), y en San Pedro de Atacama en 49 generaciones se obtuvo un valor de A' = 5,455 y de c = 0,024 (Varela 1997). Estos resultados indican que el proceso dispersivo en Pisagua fue dos veces más rápido que en San Pedro de Atacama, y siete veces mayor que en el Valle de Azapa.

La primera variable canónica diferencia entre dos grandes conglomerados (Figura 1) uno desplazado a la izquierda del cero y el otro a la derecha de este valor, el primero constituido por los grupos 1, 2; y el segundo por los grupos 3, 4, 5. Lo mismo se puede deducir si se observan en la tabla 3 los valores de los centroides de la primera variable canónica correspondientes a cada grupo. Además esta misma variable diferencia con menor magnitud entre los grupos 1 y 2. La segunda variable canónica que representa el 9,46% de la variación total, logra diferenciar particularmente el grupo 3 del 5. La tercera variable canónica discrimina el grupo 1 del resto, aportando un 8,44% de variación.

La estructura canónica recién expuesta está asociada con los resultados de las D^2 de Mahalanobis, ya que las mayores distancias justamente se dan entre Camarones 14 o Morro de Arica con respecto a cualquiera de las restantes muestras, diferenciando de esta manera los dos conglomerados arriba mencionados y marcando una clara separación entre las muestras más tempranas (Camarones 14 y Morro de Arica) de las más tardías (El Laucho, Alto Ramírez y Playa Miller 4). Las distancias entre Alto Ramírez con respecto a El Laucho y Playa Miller 4 son las más pequeñas y no son significativas estadísticamente, encontrándose aquel grupo en una posición intermedia entre los otros dos (Figura 1). Es preciso recordar que las fases citadas pertenecen al desarrollo agroalfarero del Valle de Azapa (desde el 530 a.C. hasta el 1300 d.C.) y que las dos primeras definen la etapa inicial en la costa y en el valle. Mientras que los materiales de Playa Miller 4 se vinculan estrechamente con los de AZ70 y AZ71, es este último el que se proyecta en la conformación de la muestra agrícola tardía.

Los resultados de los coeficientes de correlación entre la D^2 de Mahalanobis y la distancia cronológica no dejan duda sobre la asociación positiva entre las diferencias biológicas y temporales, pero no permiten hacer otra inferencia. En contraste con esto, la aplicación de un modelo restringido (*bound model*) nos permitió estimar los parámetros que caracterizan un determinado proceso evolutivo. Si se acepta la neutralidad selectiva de los caracteres métricos y se asume un efecto mínimo de la mutación, la tasa de acumulación del parentesco dentro del grupo pudo estar regulada casi exclusivamente por la acción de la migración. Para conocer el parámetro a de Malecot es necesario contar con la información de M. Este valor se puede obtener realizando una estimación de la heredabilidad (h^2) de los caracteres métricos. En la población prehistórica de San Pedro de Atacama (Norte de Chile), Varela (1997) obtuvo un valor de parentesco de 0,016, empleando una heredabilidad promedio máxima de las variables craneométricas de 0,8. Se habla de una h^2 máxima porque en aquel trabajo, aplicando el método de mediciones repetidas se estimó la repetibilidad, parámetro que es considerado el límite superior de la heredabilidad (Falconer 1986). Rothhammer *et al.* (1990) trabajando con marcadores electroforéticos en la población Aymara actual de Chile y de Bolivia (14 localidades) obtuvieron una estimación del valor de a = 0,0104, asociado con una alta tasa de migración. Este podría ser el límite superior del valor esperado para la secuencia del Valle de Azapa pero se necesitan mayores elementos de juicio basados en una experiencia particular realizada con características antropométricas (cfr. Relethford 1980).

Si se asume que la h^2 promedio (H^2) de los caracteres empleados en este trabajo es equivalente a la utilizada por Varela (1997) en San Pedro de Atacama se puede lograr una estimación del parentesco (a), de la migración efectiva (me) y del tamaño efectivo (Ne) de la población de Azapa. Dado que $a = A'M / 2$ y $M = 1 / H^2Pk$, en donde P es un escalar que

representa la varianza fenotípica multivariada y se estima como el logaritmo natural del determinante de la matriz de varianza-covarianza promedio dentro del grupo, y k es el número de caracteres métricos empleados, entonces M = 0,0055 y el parentesco para el Valle de Azapa es de 0,0787. Este valor puede considerarse alto, pero está de acuerdo con los valores de las distancias obtenidas entre pares de grupos, es decir a mayor distancia biológica entre grupos mayor es el parentesco dentro de cada grupo.

De acuerdo a la ecuación 3, $c = 1/2N_e\phi$, entonces $N_e = 1/2c\phi$, reemplazando c por 0,007 y (por su equivalente a = 0,0787 el tamaño efectivo, $N_e = 907,6$. Además como $m = ((1/\phi)-1) / 4N_e$ y haciendo los reemplazos necesarios la migración efectiva por generación es, me = 0,0032. En líneas generales el modelo representado en el Valle de Azapa refleja el desarrollo de un proceso dispersivo durante 280 generaciones a una tasa de cambio relativamente baja con un aporte migracional del 0,32 % por generación. En cambio, en San Pedro de Atacama (Varela 1997) y particularmente en Pisagua (Cocilovo 1995) con registros de 48 y 49 generaciones respectivamente, se necesitaron tasas de aporte migracional mucho mayor para compensar el incremento del parentesco local.

La variación morfológica puede ser explicada mediante el empleo de procedimientos asociados con modelos no restringidos (análisis discriminante canónico, distancias de Mahalanobis, correlación), cuyos resultados permiten establecer relaciones globales de afinidad entre los distintos grupos del Valle de Azapa y probar además la asociación de la variabilidad biológica con el tiempo. En cambio, la aproximación lograda mediante la aplicación de modelos restringidos conduce a la estimación de parámetros relacionados directamente con la estructura genética de la población. La conexión entre ambos tiene una referencia general vinculada con la teoría genético poblacional y un puente ineludible que es la información proporcionada por el conocimiento de la matriz de heredabilidades de los caracteres y la matriz de parentesco entre los grupos. En este caso, decir que Camarones 14 y Morro de Arica son más semejantes entre sí que con respecto a los demás grupos, debe implicar que es mayor la probabilidad de que dos alelos del mismo locus tomados al azar (uno de un individuo de Camarones 14 y otro de un individuo de Morro de Arica) sean idénticos por descendencia.

En síntesis, la presentación efectuada pone de manifiesto la estrecha conexión entre distintas técnicas numéricas para el estudio de la estructura de la población en base a caracteres cuantitativos, los cuales representan etapas de una misma secuencia, de naturaleza exploratoria al comienzo y explicativa al final. En el caso del Valle de Azapa esperamos que los nuevos trabajos que se desarrollan permitan mejorar la calidad de la información básica en cuanto a estimaciones cronológicas asociadas con las muestras y a las mediciones para el cálculo de distancias biológicas.

Agradecimientos: Brindamos nuestro franco agradecimiento a la Lic. María V. Zavattieri por la colaboración prestada en la graboverificación de los datos y en la actualización de la información métrica disponible para el Valle de Azapa. Este trabajo fue realizado con fondos CONICET (Pia 0331/92), CONICOR (3059/94) y Programa 477/94 (UNRC), Argentina.

BIBLIOGRAFÍA

BASS W.M.

1981 Human Osteology: *A Laboratory and Field Manual of the Human Eskeleton.* University of Missouri Press, Springfield.

COCILOVO, J.A.

1995 *Biología de la Población Prehistórica de Pisagua. Continuidad y Cambio Biocultural en el Norte de Chile,* Tesis, Doctorado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

COCILOVO J.A. y F. ROTHHAMMER
1996a El valle de Azapa en el norte de Chile. Análisis de un modelo biocronológico para establecer la estructura de la población. *Revista Argentina Antropología Biológica* 1(1): 232-245.
COCILOVO J.A. y F. ROTHHAMMER
1996b 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 F. ROTHHAMMER
1999 Microevolución morfológica y extensión del parentesco en asentamientos humanos prehistóricos del valle de Azapa, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 213-218.
COMAS J.
1966 *Manual de Antropología Física.* Universidad Autónoma de México, México.
CHAKRABORTY
1990 Quantitative traits in relation to population structure: Why and how are they used and what do they imply? *Human Biology* 62: 147-162
DRAPER N.R. y H. SMITH
1981 *Applied Regression Analysis,* 2 edición. John Willey and Sons, New York.
FALCONER D.S.
1986 *Introducción a la Genética Cuantitativa,* 1 edición. CECSA, México.
HOWELLS W.W.
1973 Measures of population distances. En *Methods and Theories of Anthropological Genetics*, editado por M.H. Crawford y P.L. Workman, pp. 159-176. School of American Research.
MALECOT, G.
1969 *The Mathematics of Heredity,* W.H. Freeman and Co. San Francisco.
MORTON, N.E.
1973a Kinship and population structure. En *Genetic Structure of Population,* editado por N.E. Morton, pp. 66-71. University of Hawaii Press, Honolulu, Hawaii.
MORTON, N.E.
1973b Kinship bioassay. En *Genetic Structure of Population,* editado por N.E. Morton, pp. 158-163. University of Hawaii Press, Honolulu, Hawaii.
MORTON N.E. C. MIKE y S. YEE
1968 Bioassay of population structure under isolation by distance. *American Journal of Human Genetic* 20: 411-419.
MORTON N.E., S. YEE, D.E. HARRIS y R. LEW
1971 Bioassay of kinship. *Theoretical Population Biology* 2: 507-524.
RAO C.R.
1952 *Advanced Statistical Methods in Biometrics Research.* John Willey and Sons, New York.
RELETHFORD J.H.
1980 Bioassay of kinship from continuos trais. *Human Biology* 52: 689-700.
RELETHFORD J.H.
1994 Craneometric variation among modern human population. *American Journal of Physical Anthropology* 95: 53-62.
RELETHFORD J.H y J. BLANGERO
1990 Detection of differential gene flow patterms of quantitative variation. *Human Biology* 62: 5-25.
RELETHFORD J.H. y H.C. HARPENDING
1994 Craneometric variation, genetic theory, and modern human origins. *American Journal of Physical Anthropology* 95: 249-270.
ROTHHAMMER F., J.A. COCILOVO, S. QUEVEDO y E. LLOP
1982 Microevolution in prehistoric andean population: I chronologic craniometric variation. *American Journal of Physical Anthropology* 58: 391-396.
ROTHHAMMER, F., R. CHAKRABORTY y R.E. FARREL
1990 Intratribal genetic differentiation as assessed trhough electrophoresis. En *The Aymara, Strategies in Human Adaptation to a Rigorous Environment,* editado por W.J. Schull y F. Rothhammer, pp. 193-201. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
SEBER G.A.F.
1984 *Multivariate Observations.* John Willey and Sons, New York.

SMOUSE P.E., LONG J.C., y SOKAL R.R.
1986 Multiple regression and correlation extensions of the mantel test of matrix correspondence. *Syst. Zool.* 35:627-632.

VARELA H.H., J.A. COCILOVO y S. VALDANO
1993 Evaluación de la influencia del sexo, edad y deformación artificial en la estimación de distancias biológicas por medio de la D^2 de Mahalanobis. *Boletín Sociedad Española de Antropología Biológica* 14: 135-148.

VARELA H.H.
1997 *La Población Prehistórica de San Pedro de Atacama. Composición, Estructura y Relaciones Biológicas.* Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, Argentina.

WILDER H.
1920 *Laboratory Manual of Anthropometry.* P. Blakiston's, Philadelphia.

WILLIAMS-BLANGERO S., J. BLANGERO y B. TOWNE
1990 Quantitative traits and population structure: Introduction. *Human Biology* 62: 1-4.