

DIVERSIDAD MORFOMÉTRICA: ESTIMACIÓN DE DISTANCIAS, SUPUESTOS Y RESTRICCIONES (1)

JOSÉ A. COCILOVO

Departamento de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, 5800, Río Cuarto, Argentina (CONICET).

RESUMEN

Parte de la diversidad morfométrica es el resultado de la distribución espacial y temporal de la variación fenotípica y de la estructura genética subyacente producida por un proceso microevolutivo. Comúnmente el análisis y la explicación del fenómeno se realiza mediante la estimación de estadísticas y de parámetros que permiten hacer inferencias sobre la significación de las diferencias entre dos o más grupos. Para esta finalidad recurrimos al cálculo de varios tipos de distancias, entre las cuales la más usada es la D^2 de Mahalanobis. En el presente trabajo, se realiza una revisión del tema desde el punto de vista de los supuestos y de las restricciones que implica la obtención de estimadores de distancias en cuanto a su imparcialidad, eficiencia y naturaleza de la información estadística y biológica transmitida. Se discuten además algunos diseños experimentales en base al cumplimiento de dichos supuestos y a la calidad de la información obtenida. Por último se proporciona una exposición sobre el progreso esperado y realmente logrado en la explicación racional de los hechos evolutivos con el empleo de variables cuantitativas.

Palabras clave: Morfometría, Diversidad, Distancias biológicas.

ABSTRACT

Morphometric diversity: estimate of distances, assumptions and restrictions(1). The morphometric diversity is the result of the space and chronological distribution of the phenotypic variation, and of the underlying genetic structure taken place by a microevolutive process. Commonly the analysis and the explanation of the phenomenon is carried out by means of the estimate of statistics, and of parameters that allow to make inferences about the meaning of the significance of the differences between two or more groups. For this purpose we appeal to the calculation of several types of distances, among which the most used one is the D^2 of Mahalanobis. In this paper, is carried out a revision of the topic from the point of view of the assumptions and the restrictions that it implies the obtaining of estimator of distances as for its impartiality, efficiency and nature of the transmitted statistical and biological information. They are also discussed some experimental designs based on the execution of this assumptions and to the quality of the obtained information. Lastly an exhibition is provided about the prospective progress and really achieved in the rational explanation of the evolutionary facts with the employment of quantitative variables.

Key words: Morphometry, Diversity, Distance estimation.

(1) Trabajo realizado con fondos Programa de Investigación (UNRC), CONICOR (1995-1996), CONICET (PIP 0603/98) y FONCYT (PICT 98 04-03790).

INTRODUCCIÓN

La evaluación de las diferencias entre individuos, grupos, y poblaciones se realiza en un espacio multidimensional empleando coeficientes o índices que resumen las diferencias de un conjunto de características descriptivas. Esta medida debe poseer las propiedades de una métrica y cumplir con una serie de condiciones. Sea φ una función de distancia entre dos objetos representada por un número real positivo, entonces, debe cumplir con los siguientes axiomas (Sneath y Sokal, 1973; cfr Rao, 1952; Jacquard, 1974):

AXIOMA	PROPIEDAD
1 $\varphi(a,b) \geq 0$, y $\varphi(a,a) = \varphi(b,b) = 0$	identidad
2 $\varphi(a,b) = \varphi(b,a)$	simetría
3 $\varphi(a,c) \leq \varphi(a,b) + \varphi(b,c)$	desigualdad triangular
4 si $a \neq b$, entonces $\varphi(a,b) > 0$	

Desde fines del siglo XIX se propusieron un conjunto variado de índices de distancias, como por ejemplo, la diferencia media entre caracteres (MCD), la distancia taxonómica (δ_{ij}), el coeficiente de divergencia (CDjk) y el coeficiente de semejanza racial (CRL) o la distancia de Penrose (C^2H), los cuales constituyen indicadores gruesos y varían en la importancia otorgada a la varianza y a la correlación entre caracteres (Sneath y Sokal, 1973; Manly, 1986). La más seria presentación del tema desde el punto de vista morfológico y genético es la realizada por Jacquard (1974).

En 1936 (el 15 de abril) aparece el trabajo de Mahalanobis proponiendo la estadística D^2 para estimar las diferencias entre dos poblaciones normales multivariadas con igual dispersión. En este trabajo introduce la idea de un "campo estadístico" tal que en cada punto existe un conjunto específico de parámetros (vector de medias y matriz de dispersión) que definen una particular población cuya distribución de frecuencias puede expresarse como:

$$df = \text{conste} \cdot \frac{1}{2|\Sigma^{-1}|} \left[(x_i - \bar{x})' \Sigma^{-1} (x_j - \bar{x}) \right] dx_1 dx_2 \dots dx_p$$

en donde \bar{x} es el vector de medias y Σ^{-1} la inversa de la matriz de varianzas y covarianzas. Entonces, si la dispersión (varianzas y correlaciones) es la misma, dos poblaciones difieren solamente por sus valores medios en una cantidad estimada por:

$$P.D_1^2 = \sum_{j=1}^p \left[(\bar{x}_1 - \bar{x}_2)' \Sigma^{-1} (\bar{x}_1 - \bar{x}_2) \right]$$

cuya esperanza matemática es:

$$E(D_i^2) = \Delta^2 + \left(\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2} \right) = \Delta^2 + \frac{2}{n}$$

donde n_1 y n_2 son los tamaños relativos de las dos muestras y Δ^2 la diferencia entre las medias poblacionales.

Es posible definir el valor muestral del estadístico D^2 de la siguiente forma:

$$P.D^2 = P.D_i^2 - \frac{2.P}{n}$$

siendo entonces:

$$E(D^2) = \Delta^2$$

Mahalanobis, en el citado trabajo también proporciona los momentos de la distribución D^2 y la forma de la distribución exacta de tales valores por medio de una función Bessel. También expone las restricciones referidas al conocimiento de la distribución cuando son relacionados los supuestos referidos a la matriz de dispersión. Por último, en una nota al pie, proporciona los elementos de otras posibles aproximaciones para la solución del problema mediante la transformación de las variables en un conjunto de variables independientes (no correlacionadas), o igualando las varianzas y las correlaciones (Mahalanobis, 1936). Esta estadística tomada como distancia entre organismos y entre muestras cumple con todos los axiomas antes expuestos.

En 1952 tenemos la presentación de Rao que considera el problema de la estimación de las diferencias entre poblaciones multivariadas en forma más general integrando los casos vinculados con la dócima entre dos muestras, entre varias muestras p -variadas y la aplicación de pruebas asociadas con el cálculo de las funciones discriminantes. De esta forma, con dos muestras que se distribuyen en forma normal multivariada con iguales matrices de dispersión:

$$D_p^2 = \sum_1^p \sum_1^p w_{ij} (\bar{x}_{i1} - \bar{x}_{i2}) (\bar{x}_{j1} - \bar{x}_{j2})$$

donde (w_{ij}) es la inversa de la matriz de varianzas covarianzas común dentro de grupo (w_{ij}) , $(i,j=1,2,\dots,p)$. La dócima de la diferencia entre vectores medios se realiza con:

$$\frac{N_1 N_2 (N_1 + N_2 - p - 1)}{p (N_1 + N_2) (N_1 + N_2 - 2)} D^2$$

Esta cantidad puede ser usada como un cociente de varianzas (F) con p y $(N_1 + N_2 - 1 - p)$ grados de libertad para el numerador y denominador respectivamente.

Con varias muestras p -variadas es posible generalizar la d6cima de hip6tesis referida a las diferencias entre vectores medios mediante la estadística V_{pk} , empleando la matriz com6n dentro de grupos α_{ij} :

$$V_{pk} = \sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^p \alpha_p^{-1} \sum_{r=1}^p N_r (\bar{x}_{ir} - \bar{x}_i)(\bar{x}_{jr} - \bar{x}_j)$$

que puede ser usada como una χ^2 con $p(k-1)$ grados de libertad (Rao, 1952).

En la literatura cient6fica encontramos la soluci6n propuesta por Pearson en 1921 basada en el c6lculo del llamado coeficiente de semejanza racial (CRL). Siguiendo a Rao (1952) este valor presenta varios inconvenientes entre los que se cuenta el supuesto de igualdad de varianzas entre dos muestras, la existencia de grados de libertad variables para cada caracter (lo cual de partida hace incomparables dos CRL dados), la falta de algun criterio de ponderaci6n asociado con las variables m6tricas usadas, y adem6s, no se tiene en cuenta la correlaci6n entre las caracter6sticas, es decir que 6stas son consideradas independientes. Con diferentes tama6os muestrales se pueden obtener CRL distintos. En cambio, el efecto del tama6o de la muestra en los valores D^2 no es muy serio y puede facilmente ser corregido, su comparabilidad no es afectada pues la ponderaci6n de los caracteres no depende del tama6o muestral. El hecho de que en CRL se consideren las caracter6sticas como independientes, adem6s de enfrentarse con un c6mulo de pruebas biol6gicas, hace que su valor se incremente m6s r6pidamente con el n6mero de variables. El cambio de valor no necesariamente indica un aumento en la potencia de la bateria de variables empleadas, mientras que el comportamiento de D^2 es diferente, su variaci6n no es apreciable si las caracter6sticas agregadas son superfluas, pero si es alterado considerablemente es precisamente por la influencia de la nueva variable en la discriminaci6n. Son estos hechos que hacen preferible el uso de D^2 para la estimaci6n de distancias entre poblaciones (Rao, 1952).

Los valores D^2 pueden ser empleados con propiedad para estimar distancias interpoblaciones (a diferencia de CRL) y el sesgo introducido por el diferente tama6o de las muestras es:

$$p \frac{n_1 + n_2}{n_1 n_2}$$

Esta cantidad puede ser substra6da de los valores D^2 , excepto cuando los tama6os son muy grandes pues la correcci6n se torna trivial (Rao, 1952).

Los supuestos subyacentes asociados con la estimaci6n de los valores D^2 , son los corrientes en estadística referidos a la estructura de los datos: 1) muestreo al azar, 2) tama6o de la muestra y representatividad, 3) distribuci6n normal multivariada y 4) iguales matrices de dis-

persión (homocedasticidad). El primero y el segundo son restricciones dependientes del diseño experimental, el tercero puede ser probado explorando la distribución marginal de los residuos y el cuarto a partir de la aproximación de Box (1949).

La precisión en la estimación de distancias entre poblaciones a partir de valores D^2 y la calidad de la explicación biológica depende no sólo del cumplimiento de los axiomas y de los supuestos estadísticos presentados, sino también de una serie de restricciones que existen respecto a la distribución uniforme o aleatoria de un conjunto de efectos presentes en todo carácter cuantitativo, sean de naturaleza genética o ambiental, sean dependientes del sexo y la edad, estén asociados con la localidad o la fase temporal o sean producidos por errores durante el registro de los datos. Por ejemplo, si el objetivo de nuestro trabajo es estimar con la mayor precisión posible diferencias temporales o espaciales, es aconsejable que el diseño experimental garantice la aleatorización de cualquier otro efecto que puede influir en la expresión de valores medios, de varianzas y de correlaciones.

Cuando los supuestos y las restricciones expuestas se cumplen el cálculo de distancias morfométricas entre muestras puede estimar la distancia biológica entre poblaciones. La matriz de valores D^2 entre pares de grupos y su generalización para un conjunto de grupos constituye una buena representación de la estructura fenotípica de la población en sentido espacial y temporal. Si admitimos que el conjunto de efectos no genéticos (variación ambiental general y especial) que influyen en la expresión de los caracteres métricos se distribuyen aleatoriamente y que los rasgos son de herencia aditiva, entonces podemos admitir con un 80% de seguridad que el patrón observado de interdistancias refleja la estructura genética subyacente y las relaciones de parentesco más probables. En estas condiciones, la tasa de variación espacial y temporal de los valores D^2 es un índice de cambio microevolutivo definido por la acción de factores que influyen en el cambio de las frecuencias alélicas y en las frecuencias genotípicas como la mutación, la migración, la selección y la deriva genética.

La conexión entre valores D^2 calculados con variables métricas y el parentesco fue lograda fundamentalmente por Morton (1973a, 1973b, 1973c y 1973d), Morton y Lalouel (1973), Morton *et al.* (1968, 1971), Morton y Green (1972), Relethford (1980), Relethford *et al.* (1981) en cuyos trabajos abundan los ejemplos de aplicación. El llamado coeficiente de hibridez (θ) es definido como una función sencilla del coeficiente de parentesco (ϕ) de Malecot y se correlaciona con varias medidas de distancias (isonimia, genética y métrica). La estructura de la población puede ser estudiada mediante el empleo del modelo de aislamiento por distancia de Malecot (1969). La aplicación de este modelo con información métrica y no métrica de poblaciones antiguas fue realizado por primera vez por Rothhammer *et al.* (1982) y Rothhammer *et al.* (1984), y posteriormente por Cocilovo y Rothhammer (1996a), Cocilovo y Rothhammer (1996b), Rothhammer (1994), Cocilovo y Varela (1999), Cocilovo (1995) y Varela (1997).

Sin embargo, la proporción de variación ambiental y genética presente en los valores D^2 es un problema tanto teórico como práctico y con soluciones particulares para cada situación. En esta dirección, lograr una idea acerca de la heredabilidad (h^2) de las variables tiene una importancia crucial para conseguir estimaciones realistas acerca de la varianza genética asociada con las mediciones y con ello obtener los parámetros del modelo de Malecot que sean comparables en distintas situaciones (Morton, 1973d y 1975), confiriendo tal propiedad a diferentes estructuras de población que se analicen en el futuro. A pesar de esto, existe la idea de que los valores D^2 representan la mejor aproximación para ser utilizada en bioensayos de parentesco frente a otras alternativas de distancias, como por ejemplo las propuestas para atributos (Morton, 1973a).

Recientemente se realizó una evaluación de la componente ambiental de la varianza fenotípica en poblaciones antiguas que representa un avance en la solución del problema planteado. En esta experiencia por medio del cálculo de la repetibilidad (r) inspirado en Falconer (1980) se logró estimar el límite superior de la heredabilidad para un conjunto de caracteres métricos del cráneo en una muestra de la población prehistórica de San Pedro de Atacama. Las variables individuales presentan repetibilidades en el rango comprendido desde el 65 % al 88 %, y consideradas en conjunto por medio de una correlación canónica se obtuvieron valores de R^2 en el rango que va desde el 70 % al 93 %. Estos valores se encuentran dentro del mismo orden de magnitud que los valores de h^2 obtenidos con técnicas y muestras diferentes por Morton *et al.* (1972), Da Rocha *et al.* (1972) y Clark (1956). A partir de este conocimiento Varela (1997) pudo obtener estimaciones bastante aceptables del coeficiente de parentesco medio dentro de grupo en San Pedro de Atacama posibilitando con ello completar la primera descripción de la estructura de la población agroalfarera y proporcionar una hipótesis coherente del proceso microevolutivo operado en la zona de las cuencas intermedias del norte de Chile.

PRESENTACION DE ALGUNOS CASOS

Topología en un espacio p-dimensional

En la Figura 1 se presenta la primera topología de poblaciones obtenida a partir de valores D^2 entre un conjunto de muestras de Perú, Chile y Argentina con siete variables métricas del esplacnocráneo. Se destaca la diferenciación de los vectores medios y la reproducción de la distribución espacial (Cocilovo, Rothhammer y Quevedo, 1987-88). Las muestras corresponden a distintos observadores y fueron integradas con individuos adultos de ambos sexos y diferentes tipos de deformatorios.

Análisis de agrupamientos y dendrogramas

En la Figura 2 se representa un dendrograma construido con la técnica de agrupamiento UPGM aplicada a una matriz de distancias D^2 con 25 variables craneométricas entre distintas muestras del norte de Chile. El diseño experimental integra la información obtenida por un único observador y la corrección de los datos para sexo, edad y deformación artificial. Se destaca el aislamiento relativo de las muestras de Pisagua.

Modelos microevolutivos

Disponiendo de series de valores D^2 asociados con fases biocronológicas diferentes es posible caracterizar la estructura de la población mediante la estimación de los parámetros del modelo de aislamiento de Malecot en la versión de Morton-Relethford adaptada por Rothhammer *et al.* (1982) ($A'(1-\exp(-ct))$). En el cuadro 1 se exponen los resultados de las experiencias realizadas hasta el momento en el Valle de Azapa, Pisagua y San Pedro de Atacama (Chile) por Rothhammer *et al.* (1982), Rothhammer *et al.* (1984), Cocilovo y Rothhammer (1996a y 1996b), Cocilovo (1995) y Varela (1997). En la Figura 3 se representan las funciones correspondientes. Para el Valle de Azapa disponemos de tres estimaciones de la tasa microevolutiva c que no superan el 5 ‰, en cambio dicho parámetro es casi cinco y diez veces mayor en San Pedro de Atacama y en Pisagua respectivamente. En esta última localidad en un número mucho menor de generaciones se produjo un incremento del parentesco mayor que en las otras localidades. La consecuencia puede observarse en las figuras 5 y 6 en la cual se presenta la distribución bivariada de los

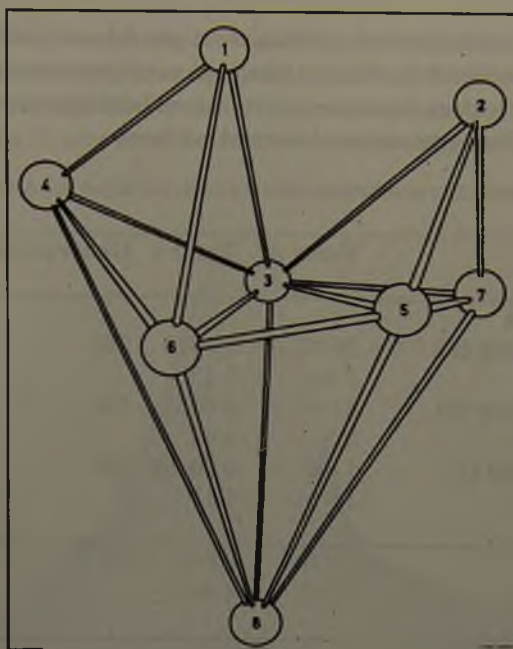


FIGURA 1: Distribución de ocho grupos prehistóricos en base a distancias D^2 . 1: Paucarcancha (Perú), 2: Tiahuanaco (Bolivia), 3: San Pedro de Atacama (Chile), 4: La Isla (Jujuy), 5: Pukará de Tilcara (Jujuy), 6: Santa Rosa de Tastil (Salta), 7: Valles Calchaquíes (Salta y Catamarca) y 8: Patagones de Chubut.

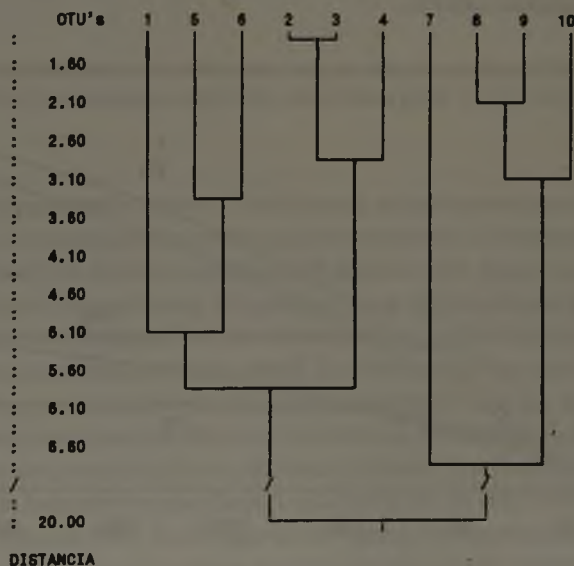


FIGURA 2: Relaciones entre fases de distintas localidades del Norte de Chile. 1: San Pedro I, 2: San Pedro II, 3: San Pedro III, 4: San Pedro IV, 5: Calama (Chunchuri), 6: Morro de Arica, 7: Pisagua I, 8: Pisagua II, 9: Pisagua III y 10: Pisagua IV.

valores discriminantes canónicos de la población antigua del norte de Chile. La bimodalidad es producida por la diferenciación de Pisagua que quizá se originó como una muestra no aleatoria de la población regional (efecto fundador) y evolucionó posteriormente con un modelo basado en un aislamiento relativamente mayor al de otras subáreas.

CUADRO 1: Modelos microevolutivos para distintas subáreas del Área Andina Centro-Sur.

Subárea	Valor A'	Valor c	Generaciones	Intervalo Cronológico
Valle de Azapa				
Rasgos continuos (a)	36.82	0.0038	280	7000
Tasa de error	2.36	1.23		
Rasgos continuos (b)	33.58	0.0053	280	7000
Tasa de error	2.5	1.48		
Rasgos discretos (c)	13.85	0.00498	280	7000
Tasa de error	1.91	1.17		
Pisagua (d)	10.764	0.046	48	1200
Tasa de error	9.151	4.497		
San Pedro de Atacama (e)	5.455	0.024	49	1236
Tasa de error	2.18	1.27		

Los valores D^2 fueron calculados con los siguientes números de variables: (a) nueve variables métricas, (b) 20 variables métricas, (c) 14 rasgos discretos, (d) 36 variables métricas y (e) 11 variables métricas.

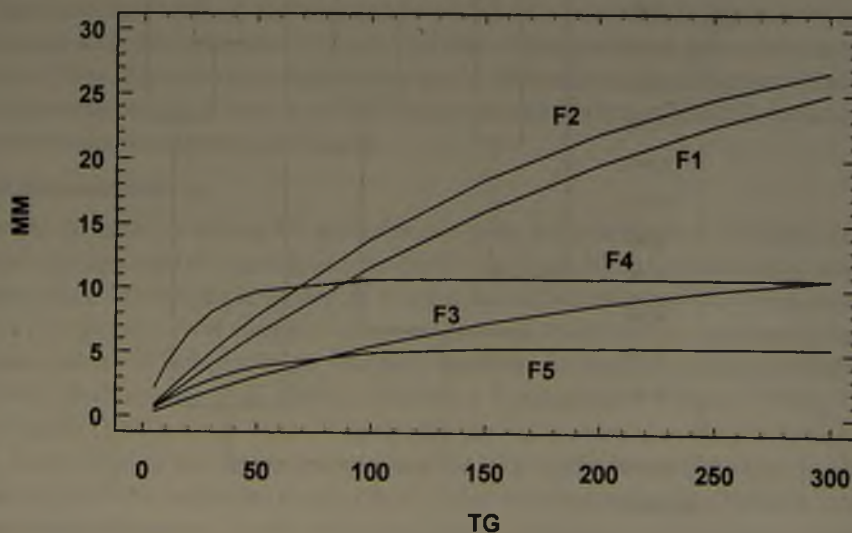


FIGURA 3: Modelos microevolutivos (MM) Área Andina Centro-Sur. F1, F2 y F3: Valle de Azapa (a), (b) y (c), F4: Pisagua y F5: San Pedro de Atacama. TG: Tiempo en generaciones

El registro disponible para el Valle de Azapa es coherente aun con la función calculada con rasgos discretos pues las tasas son semejantes. La función F3 difiere en el valor asintótico. Es posible que la estructura estimada refleje acontecimientos de mayor magnitud, es decir eventos poblacionales ocurridos en un área mucho más amplia que los registrados en Pisagua y aun en San Pedro de Atacama.

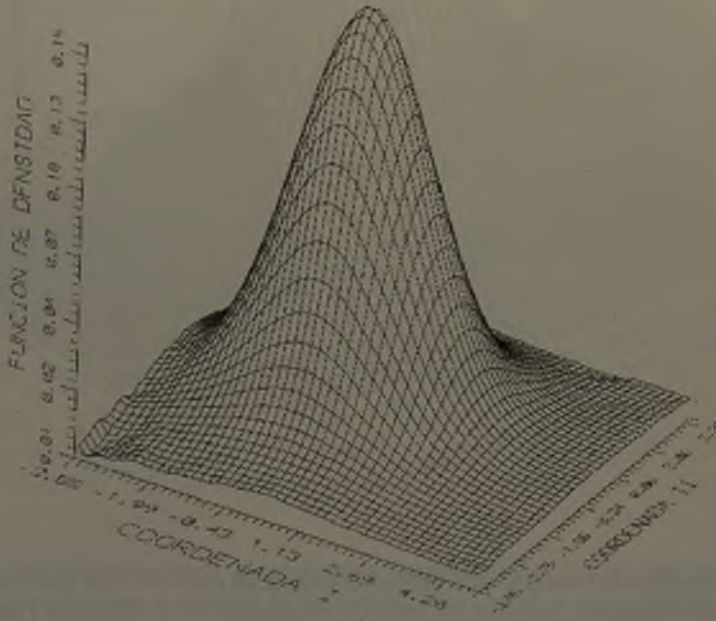


FIGURA 4: Distribución bivariada de la población antigua total del norte de Chile según las dos primeras coordenadas discriminantes canónicas, obtenidas a partir de 16 variables métricas.

El análisis discriminante canónico también nos permite poner en evidencia este tipo de evento y estudiar la distribución de las observaciones originales. Dicha técnica fue aplicada con datos del Norte de Chile (16 variables métricas, 10 grupos y 291 observaciones). La función de densidad bivariada (para la coordenada I y para la II) que se presenta en la Figura 4 indica que en un determinado nivel de integración de la información, la población del norte de Chile puede ser considerada como una unidad a nivel regional. En ella se concentra toda la variación genética existente y producida en cinco milenios de historia biológica. En las figuras 5 y 6 se intentó aumentar el grado de resolución para destacar la localidad de Pisagua. A diferencia de las otras muestras incluidas en este análisis (Morro de Arica, Calama, San Pedro de Atacama), la variación fenotípica de esta localidad se manifiesta concentrada en un sector restringido del rango de distribución de la población total. La imagen de la Figura 6 se logró calculando dos funciones de densidad bivariadas una para Pisagua y otra para el resto de las muestras.

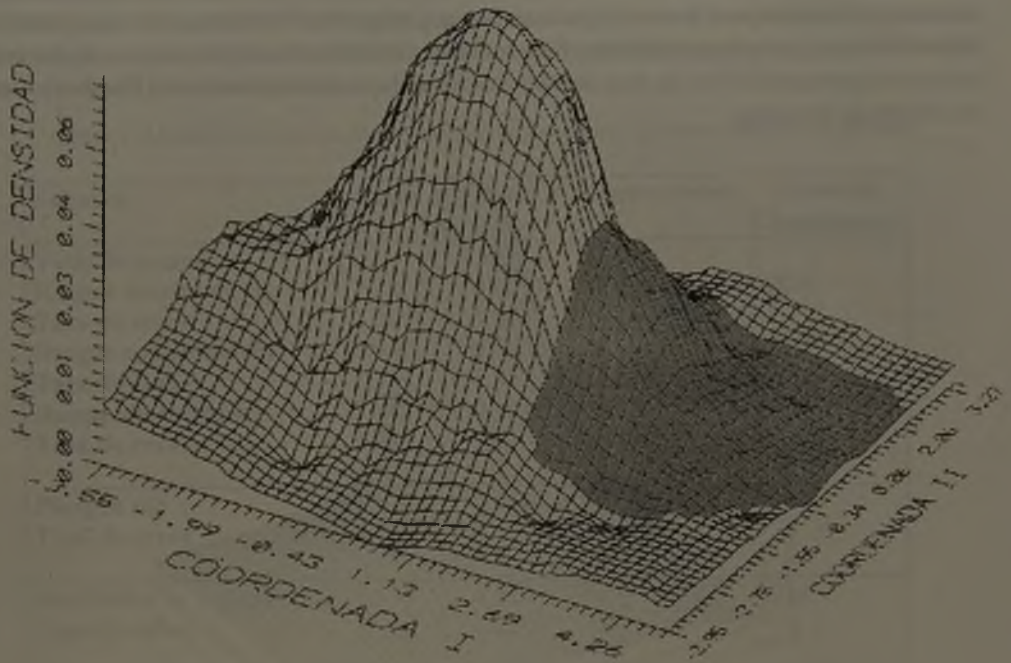


FIGURA 5: Distribución bivariada de la población antigua del norte de Chile para las dos primeras coordenadas discriminantes canónicas. Se señala la disposición de los valores de Pisagua, mientras que las muestras restantes aparecen confundidas en una misma función de densidad.

Evaluación final

La presente constituye sin dudas, una exposición restringida por la experiencia personal en la aplicación de modelos a la investigación en antropología biológica en un campo aun más restringido como lo es el estudio de las poblaciones antiguas del Área Centro-Sur Andina. No he tenido en cuenta una inmensa bibliografía y tampoco las importantes contribuciones realizadas por otros grupos de trabajo en este tema pero creo que los ejemplos bastan para realizar una evaluación del progreso experimentado en nuestra disciplina y para señalar los principales problemas aun no resueltos.

El tamaño de las muestras, su representatividad y la precisión de la información crono-contextual asociada han sido los grandes tiranos que han restringido grandemente el desarrollo del conocimiento sobre las propiedades biológicas de las poblaciones antiguas. La evaluación del error interobservador adquiere cada día una importancia mayor a pesar del empleo de rasgos estandarizados en convenciones internacionales y explicados de manera uniforme en muchos manuales de texto. El empleo de muestras obtenidas por distintos autores desde principios de siglo confiere al diseño y a los resultados un nivel de incertidumbre insuperable. Tampoco, entre distintos observadores es uniforme y constante el reconocimiento del dimorfismo sexual, de la variación etaria y de la deformación artificial. La estandarización de métodos y de técnicas de observación debe ser casi cotidianamente realizada en un mismo grupo de trabajo. Los su-

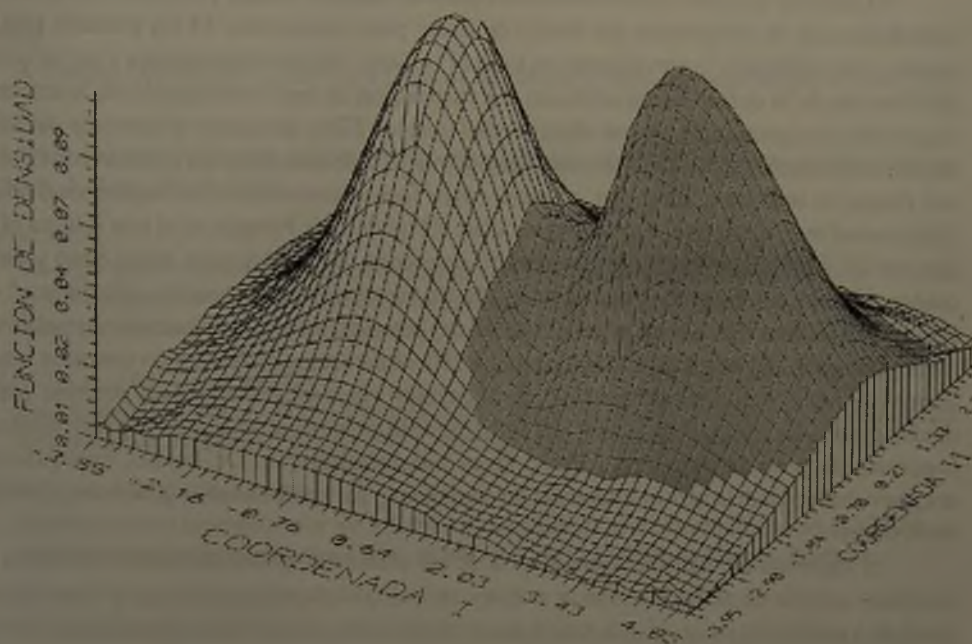


FIGURA 6: Distribución bivariada de la población antigua del norte de Chile para las dos primeras coordenadas discriminantes canónicas. Se ha sobrealzado el perfil de esta localidad, mientras que las muestras restantes aparecen confundidas en una misma función de densidad.

puestos que condicionan el empleo de técnicas estadísticas paramétricas deben ser probados necesariamente para brindar mayor solidez a las conclusiones y generalizaciones. Esta recomendación es igualmente válida con respecto a las restricciones asociadas con la aplicación de cualquier modelo genético poblacional. Reconocemos las dificultades operativas que esto involucra y confiamos en la robustez de las técnicas numéricas aplicadas pero se encuentra en juego la confianza en los resultados de cualquier experiencia. En una región tan amplia como el norte de Chile y el Noroeste Argentino, con el banco de datos que actualmente manejamos, el garantizar la distribución uniforme o aleatoria de muchos efectos puede llegar a ser una tarea impropia y realmente desalentadora. Pero esto debe estimular la generación de nuevos diseños y la participación de especialistas en análisis estadísticos, desde luego, consultados a tiempo. El modelo de topología presentado en la Figura 1 fue construido con datos de los más diversos autores que publicaron trabajos en un intervalo mayor de cincuenta años. Se emplearon individuos adultos y se igualaron los sexos en cada muestra, pero no se controló ningún supuesto estadístico. El dendrograma de la Figura 2 fue realizado con un banco de datos relevado por un único observador y los valores D^2 fueron calculados eliminando los efectos del sexo, de la edad y de la deformación artificial. La matriz de interdistancias constituye un registro de mayor precisión entre localidades y fases crono-contextuales del norte de Chile, sin embargo carece de pruebas de homogeneidad entre las matrices de dispersión.

El modelo microevolutivo calculado para el Valle de Azapa presenta varios problemas vinculados con la integración del banco de datos pues Camarones 14 (la primera fase) es de tamaño muy reducido, intervinieron en todo el registro varios observadores y no se conoce la distribución de la deformación artificial. La realización de una reevaluación de la información disponible con corrección de los efectos edad y sexo (F2) y un mayor número de variables no cambió substancialmente la experiencia anterior (F1) ni la tasa c fue muy distinta de la obtenida con rasgos no métricos. Tampoco, en estos casos fueron controlados los supuestos de distribución normal multivariada y homocedasticidad. El modelo de Pisagua es el que integra el mayor número de variables métricas, fue realizado con datos corregidos para sexo, edad y deformación artificial pero tampoco posee control de los supuestos mencionados, igual que el de San Pedro de Atacama. Si observamos la Figura 4 no hay dudas de la distribución normal bivariada de la población del norte de Chile basada en 291 observaciones. Tampoco creemos tener problemas de heterogeneidad de matrices de dispersión entre localidades pues cuentan con abundantes grados de libertad cada una, sin embargo esto no nos habilita para suponer verdadera la hipótesis de similar dispersión entre fases biocronológicas. De hecho, cualquier factor microevolutivo podría influir alterando las varianzas y las correlaciones genéticas y fenotípicas en el tiempo.

El supuesto de distribución aleatoria de los efectos no genéticos puede ser más o menos aceptado cuando en el modelo que se prepara se incluyen muestras contemporáneas de un conjunto de localidades de la misma región que vivieron bajo un mismo régimen de explotación de recursos, pero cuando se trabaja con muestras separadas en el tiempo y se conoce la existencia de cambios desde el punto de vista económico y cultural, esa restricción se torna más severa y no disponemos de una solución razonable por el momento. El crecimiento y desarrollo bajo una dieta basada exclusivamente en productos agrícolas y el empleo de un determinado tipo de deformación artificial puede ser una fuente de una covarianza ambiental que no es tenida en cuenta en los modelos antes presentados.

Los comentarios realizados pueden ser calificados de pesimistas pero no lo son en realidad pues siempre confiamos en la disposición de nuevos y mejores diseños experimentales que nos permitan salvar, si no todos, al menos las principales restricciones y poner a prueba los distintos supuestos asociados con el instrumento numérico y con el problema biológico analizado. Nuevas variables, nuevos indicadores y novedosos modelos nos permitirán la adquisición de una información de mayor calidad científica. Por otra parte, hace veinte años atrás ni siquiera imaginábamos la presente discusión de resultados. Esto de por sí habla del progreso experimentado que se advierte precisamente cuando se tratan y se evalúan nuevos problemas.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. H.H. Varela por su inestimable ayuda y por la permanente colaboración recibida. A la Lic. M.V. Zavattieri por su cooperación en la preparación de las ilustraciones. Mi especial reconocimiento a los revisores que ayudaron a mejorar el manuscrito.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BOX, GEP

1949 A General Distribution Theory for a Class of likelihood Criteria, *Biometrika* 36:317-346, UK.

CLARK, P.J.

1956 The heredability of certain anthropometric characters as ascertained from measurement of twins, *Am. J. Hum. Gen.* 8:49-54.

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, Córdoba, Argentina.

COCILOVO, J.A. y ROTHHAMMER, F.

1990 Paleopopulation biology of the southern Andes: craniofacial chronological and geographical differentiation, *Homo* 41(1):16-31, Ed. G. Fischer Verlag, Stuttgart-New York.

COCILOVO, J.A. y ROTHHAMMER, F.

1996b Methodological approaches for the solution of ethnohistorical problems: Bioassay of Kinship in prehistoric populations of Arica, Chile. *HOMO* 47, 1/2: 177-190, G. Fischer, Stuttgart.

COCILOVO, J.A. y ROTHHAMMER, F.

1996a El Valle de Azapa en el Norte de Chile. Análisis de un modelo biocronológico para establecer la estructura de la población, *Actas Primer Congreso de Antropología Biológica, ABRA*, 1(1): 232-245, La Plata, Argentina.

COCILOVO, J.A., ROTHHAMMER, F. y QUEVEDO, S.

1987-88 La aplicación de distancias biológicas para el estudio de poblaciones prehistóricas, *Runa* 17-18:83-110, Buenos Aires.

COCILOVO, J.A. y VARELA, H. H.

1999 Variación Morfométrica, estructura canónica y bioensayos de parentesco, *Chungará* 30(1):75-85, Universidad de Tarapacá, Arica, Chile.

DA ROCHA, F.J., SALZANO, F.M., PEÑA, H.F y CALLEGARI, S.M.

1972 New Studies on the Heredability of Anthropometric Characteristics as Ascertained from Twins, *Actas Gent. Med. Gemeollol*, 1-2:125-134, Roma.

FALCONER, D.S.

1980 *Introducción a la Genética Cuantitativa*, 430 p., Ed. CECSA, México.

JACQUARD, A.

1974 *The Genetic Structure of Populations*, p. 569, Springer-Verlag, Berlin.

MAHALANOBIS, P.C.

1936 On The Generalized Distance in Statistics, *Proc. Nat. Inst. Sci., India* 2(1):49-55.

MALECOT, G.

1969 *The Mathematics of Heredity*, 88 p., W.H.Freeman and Co. San Francisco, U.S.A.

MANLY, B.F.J.

1986 *Multivariate Statistical Methods. A Primer*, Ed. Chapman and Hall, London.

MORTON, N.E.

1973a Isolation by Distance, en N.E. Morton (ed) Genetic Structure of Populations, p. 76-79, University of Hawaii Press.

MORTON, N.E.

1973b Kinship Bioassay, en N.E. Morton (ed) Genetic Structure of Populations, p. 158-163, University of Hawaii Press.

MORTON, N.E.

1973c Kinship and Population Structure, en N.E. Morton (ed) Genetic Structure of Populations, p. 66-71, University of Hawaii Press.

MORTON, N.E.

1973d Population Structure and Historical Genetics of Isolates, Israel Journal of Medical Sciences, 9:1299-1307.

MORTON, N.E.

1975 Kinship, information and biological distance, Theoretical Population Biology, 7:246-245.

MORTON, N.E.

1977 Isolation by Distance in Human Population, Annals of Human Genetics, 40:361-365.

MORTON N.E. y GREEN, D.L.

1972 Pingelap and Mokil Atolls: Anthropometrics, Amer. Jour. Hum. Gen., 24(30):299-303, Chicago University, U.S.A.

MORTON, N.E. y LALOUEL, J.M.

1973 Bioassay of Kinship in Micronesia, Am. Jour. Phys. Anthrop., 38:709-720.

MORTON, M.E., MIKI, C. y YEE, S.

1968 Bioassay of population structure under isolation by distance, Am. Jour. Hum. Genet. 20:411-419.

MORTON, N.E., YEE, S., HARRIS, D.E. y LEW, R.

1971 Bioassay of Kinship, Theoretical Population Biology 2(4):507-524, Academic Press, New York.

RAO, C.R.

1952 Advanced Statistical Methods in Biometric Research, J. Willey, 390 p., New York.

RELETFORD, J.H.

1980 Bioassay of Kinship From Continuous Traits, Human Biology, 52(4):689-700, Wayne State University Press.

RELETFORD, J.H., LEE, F.C. y CRAWFORD, M.H.

1981 Population Structure and Anthropometric Variation in Rural Western Ireland: Isolation by Distance and Analysis of the Residuals, Am. Jour. Phys. Anthropol. 55:233-245, New York.

ROTHHAMMER, F.

1994 Microevolution in prehistoric Andean populations. Geographic craniometric differentiation, HOMO, 45(1):1-7. G. Fischer, Stuttgart.

ROTHHAMMER, F., COCILOVO, J.A., QUEVEDO, S. y LLOP, E.

1982 Microevolution in Prehistoric Andean Populations: I Chronologic Craniometric Variation, Am Jour. Phys. Anthrop., 58:391-396, A. Liss Inc., New York.

ROTHHAMMER, F., QUEVEDO, S., COCILOVO, J. y LLOP, E.

1984 Microevolution in Prehistoric Andean Population: Chronologic Nonmetrical Cranial Variation in Northern Chile, *Am. Jour. Phys. Anthrop.*, 65:157-162, A.Liss Inc., New York.

SNEATH, P.H.A. y SOKAL, R.R.

1973 *Numerical Taxonomy. The principles and practice of numerical classification.* W.H. Freeman, San Francisco.

VARELA, H.H.

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.

VARELA, H.H. y COCILOVO, J.A.

1999 *Evaluation of the Environmental Component of the Phenotypic Variance in Prehistoric Populations,* *Homo* 50(1): 46-53, Stuttgart, Alemania.

Contribución recibida: 04.04.01; aceptada: 07.08.01