



Intersecciones en Antropología
ISSN: 1666-2105
ISSN: 1850-373X
intersec@soc.unicen.edu.ar
Universidad Nacional del Centro de la Provincia
de Buenos Aires
Argentina

Perspectiva ecológico-evolutiva de la adaptación fisiológica de las poblaciones humanas patagónicas: tamaño corporal y requerimientos energéticos

Rindel, Diego D.
Cobos, Virginia A.
Gordón, Florencia

Perspectiva ecológico-evolutiva de la adaptación fisiológica de las poblaciones humanas patagónicas: tamaño corporal y requerimientos energéticos

Intersecciones en Antropología, vol. 24, núm. 1, pp. 41-58, 2023

Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires

Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=179575877003>

DOI: <https://doi.org/10.37176/iea.24.1.2023.777>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional.

Artículos

Perspectiva ecológico-evolutiva de la adaptación fisiológica de las poblaciones humanas patagónicas: tamaño corporal y requerimientos energéticos

An ecological-evolutionary perspective of the physiological adaptation of inland Patagonian human populations: body size and energy requirements

Diego D. Rindel

DOI: <https://doi.org/10.37176/ica.24.1.2023.777>

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Argentina

drindelarqueco@yahoo.com

Virginia A. Cobos

CONICET. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP), Argentina

virginiacobos@gmail.com

Florencia Gordón

CONICET. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP), Argentina

fgordon2007@gmail.com

Recepción: 04 Julio 2022

Aprobación: 12 Diciembre 2022



Acceso abierto diamante

Resumen

Los procesos de captación y gasto energético tienen implicancias en las historias de vida de los individuos, los patrones demográficos y los sistemas de asentamiento. El tamaño corporal se ve impactado por factores energéticos que influyen desde procesos fisiológicos hasta relaciones ecológicas, y está relacionado con estrategias tróficas, rangos de acción y tipos de recursos consumidos. El objetivo de este trabajo es explorar las poblaciones humanas de Patagonia desde una perspectiva fisiológica y ecológica, vinculando las demandas y límites impuestos por el metabolismo con los recursos disponibles. Sobre la base de datos medioambientales (*i.e.*, latitud, altitud, precipitaciones y temperatura), así como de datos publicados de estatura y masa corporal de las poblaciones patagónicas, se estimaron sus costos de mantenimiento a partir del cálculo de la tasa metabólica basal y niveles de actividad física. Luego, se compararon las estimaciones obtenidas con el rendimiento nutricional de diversas presas. Los resultados indican que los cazadores-recolectores patagónicos presentaron un mayor tamaño corporal respecto de otros grupos actuales. Asimismo, los grupos del sur de Patagonia mostraron mayores pesos y estaturas que los del norte de la región. En el sur, los requerimientos calóricos fueron más elevados pero la disponibilidad de recursos fue menor, lo cual redundó en una menor demografía.

Palabras clave: Norte y sur de Patagonia, Tamaño corporal, Costos energéticos, Recursos disponibles, Demografía.

Abstract

The processes of energy capture and expenditure have implications for individuals' life histories, demographic patterns, and settlement systems. Body size is impacted by energetic factors that influence everything, from physiological processes to ecological relationships, and is related to trophic strategies, ranges of action, and types of resources consumed. The objectives of this paper are to explore Patagonian human populations from a physiological and ecological perspective, linking the demands and limits imposed by metabolism to the available resources. Based on published data on height and body mass of Patagonian populations, maintenance costs were estimated from the calculation of basal metabolic rate, levels of physical activity, and

environmental variables (i.e., latitude, altitude, rainfall, and temperature). Subsequently, these estimates were compared with the nutritional yield of various prey. The results indicate that Patagonian hunter-gatherers had a larger body size compared to other human groups. Likewise, people from southern Patagonia were heavier and taller than those from the north of the region. In southern Patagonia caloric requirements were higher but the availability of resources was lower, resulting in smaller populations.

Keywords: North and South Patagonia, Body size, Energetic cost, Available resources, Demography.

INTRODUCCIÓN

El metabolismo, entendido como el conjunto de procesos que convierten o usan energía a diferentes escalas, obedece a principios físicos, químicos y biológicos que gobiernan la transformación de materia y energía. Este no solo determina las demandas que un organismo impone a su entorno y fija límites estrechos a la asignación de recursos, sino que además varía predeciblemente de acuerdo con el tamaño, la temperatura y la composición química corporal (Brown et al., 2004). La dinámica espacio-temporal de los sistemas ecológicos es el resultado, en gran medida, del metabolismo, dado que muchas de las variables que estructuran los ecosistemas dependen de las características metabólicas de los individuos. Estas consideraciones permiten pensar en una teoría metabólica que vincule la *performance* de los organismos con la ecología de las poblaciones, comunidades y ecosistemas (Sibly et al., 2012).

Los procesos de captación y gasto energético tienen importantes implicancias en las historias de vida, la socioecología, la biogeografía y los sistemas de asentamiento humanos. El tamaño corporal se ve fuertemente impactado por factores energéticos que influyen en diversas escalas. Por ejemplo, tamaño y forma corporal son determinantes clave de las tasas metabólicas relativas y absolutas, y, por ende, dictan necesidades calóricas, calidad de dieta y procesos termorregulatorios (Churchill, 2006, 2014; Pontzer et al., 2016; Kraft et al., 2021). En términos ecológicos, el tamaño corporal está relacionado con estrategias tróficas, rangos de acción y tipos de recursos que pueden ser obtenidos, y constituye uno de los mayores condicionantes del nicho ecológico (Damuth y McFadden, 2005; Woodward et al., 2005; Samaras, 2007; Belgrano y Reiss, 2011). La Patagonia es una región extensa, con grandes contrastes ecológicos, climáticos y de productividad. Reflejo de esta variabilidad son las diferencias detectadas entre las poblaciones humanas que la habitaron. De esta forma, el área de estudio ofrece la oportunidad de explorar las relaciones entre tamaño corporal, requerimientos energéticos, dieta y variabilidad ambiental.

El objetivo general de este trabajo es explorar a las poblaciones humanas prehistóricas del interior patagónico desde una perspectiva fisiológica y ecológica que vincule las demandas y los límites impuestos por el metabolismo humano con los recursos disponibles en diferentes escenarios. Los objetivos particulares son estimar los costos de mantenimiento de las poblaciones (*i.e.*, requerimientos calóricos diarios) a partir del cálculo de diversos parámetros de los individuos (*i.e.*, estatura, masa corporal, tasa metabólica basal y nivel de actividad) y del ambiente (*i.e.*, latitud, altitud, zona biogeográfica, precipitaciones y temperatura) y explorar cómo estos requerimientos energéticos fueron solventados. Proponemos que un enfoque integral que vincule parámetros fisiológicos y ecológicos es el adecuado para alcanzar tales objetivos. En este contexto, sostenemos que existieron diferencias significativas tanto fisiológicas como ecológicas entre el norte y el sur de Patagonia, las cuales habrían tenido implicancias en las tendencias demográficas de las poblaciones que habitaron ambas áreas de Patagonia continental.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio incluye Patagonia continental, que limita al norte con los ríos Diamante y Colorado, al oeste con la cordillera de los Andes y al sur con el estrecho de Magallanes (Figura 1). Se consideraron sitios del interior patagónico y muestras humanas cuyas dietas fueron caracterizadas principalmente como terrestres (Barberena, 2002; Borrero y Barberena, 2006; Gómez Otero, 2007; Tessone, 2010; Millán et al., 2013; Gómez Otero et al., 2015; Gordón et al., 2018; Gil et al., 2020). A su vez, se distinguió Patagonia norte de Patagonia sur, con límite en 45° LS (Figura 1), considerando principalmente un criterio ecológico, dado que en el sector norte se encuentra una amplia diversidad de ecorregiones (*i.e.*, Estepa Andina Sur, Bosque Templado Valdiviano, Monte Bajo, Espinal y Estepa Patagónica), mientras que en el sur se hallan únicamente la Estepa Patagónica y el Bosque Andino-Patagónico (Oyarzábal et al., 2018). Esta

estructuración ecológica se traduce en diferencias en la diversidad de recursos disponibles para los humanos.

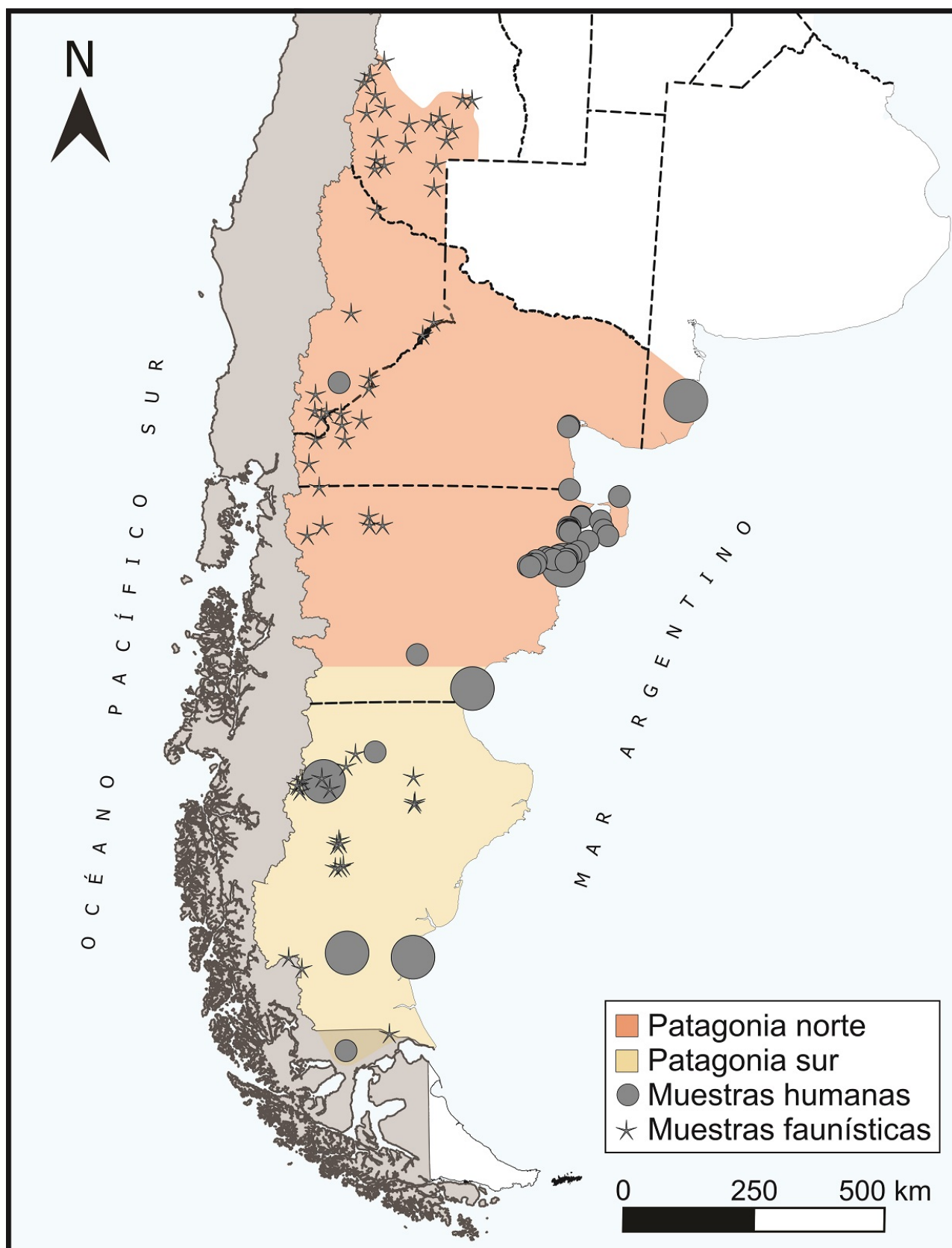


Figura 1

Área de estudio y procedencia de las muestras humanas y faunísticas consideradas en este trabajo. El tamaño de los círculos se refiere a la cantidad de individuos analizados por localidad y tiene como único fin dar información visual y no lineal.

Estimación de los requerimientos energéticos

Para la obtención de este parámetro fue necesario desarrollar previamente una serie de estimaciones. Con el fin de minimizar los potenciales sesgos inherentes al enfoque utilizado, se obtuvieron variables de fuentes independientes. Para construir la muestra, se realizó la recopilación bibliográfica de la estatura de restos humanos arqueológicos adultos de ambos sexos procedentes de Patagonia continental. Solo en dos casos (Gómez Otero y Dahinten, 1997-1998) que proporcionaron la longitud máxima del fémur (*Femoral Maximum Length* –FML–) se calculó la estatura. Esto permitió obtener una muestra de 194 individuos adultos, de los cuales, 136 corresponden al sector norte (masculinos $n = 101$; femeninos $n = 35$) y 58 al sector sur (masculinos $n = 56$; femeninos $n = 2$) (Figura 1 y Material suplementario 1: Tabla S1). Entre los individuos del sur se incluyeron dos masculinos del sitio Cañadón Leona, ubicado en Chile, en función de la dieta y las características ambientales. La cronología de los individuos corresponde a los últimos 5000 años AP, único bloque temporal considerado.

Béguelin (2009) proporciona datos de longitud máxima del fémur y del diámetro máximo de la cabeza del fémur en una muestra de 183 individuos masculinos (norte $n = 104$; sur $n = 79$), correspondiente al bloque temporal aquí considerado. A partir de ellos, estimamos estatura y peso de forma independiente, a fin de comparar los resultados con los obtenidos mediante la recopilación bibliográfica. Las estimaciones de estatura a partir de la longitud de los huesos largos son altamente dependientes de la muestra de referencia. En este sentido, las regresiones de Trotter y Gleser (1952, 1958) constituyen las muestras de referencia más grandes para poblaciones adaptadas a condiciones templadas. No obstante, autores como Feldesman *et al.* (1990) encontraron que la proporción fémur/estatura ofrece un mejor resultado para predecir la estatura. Finalmente, Béguelin (2011) sugirió la utilización preferencial de fórmulas específicas para la población a estudiar dado que las diferencias en proporciones corporales pueden alterar el cálculo de la estatura. Teniendo en cuenta estas consideraciones, propuso una ecuación para poblaciones patagónicas. Por estos motivos, en este trabajo se estimó la estatura mediante los siguientes métodos: regresiones del largo femoral (Trotter y Gleser, 1952), estimaciones de la proporción fémur/estatura (Feldesman *et al.*, 1990) y la ecuación propuesta por Béguelin (2011) para poblaciones patagónicas. En esta elección de fórmulas se consideraron los resultados de Zuñiga Thayer y Suby (2020), que señalan que las estimaciones de talla más exactas son las que emplean el fémur.

La estimación de la masa corporal (*i.e.*, peso) se realizó despejando esta variable de la ecuación de índice de masa corporal (*Body Mass Index*) (BMI = peso g/ estatura cm.) (Porter, 1995). Para este cálculo, se emplearon los valores de una población filogenéticamente relacionada con los grupos patagónicos (Bodner *et al.*, 2012; de Saint Pierre *et al.*, 2012; Postillone *et al.*, 2020) de la zona rural de Chile. (*i.e.*, masculinos = 24,86 y femeninos = 25,32). Asimismo, se utilizaron tanto estimaciones de estatura recopiladas de la bibliografía como las obtenidas en este trabajo. Para controlar la adecuación de estas, se compararon los valores obtenidos con los datos de la regresión que considera el diámetro máximo de la cabeza del fémur (*Maximum Femoral Head Diameter* –MFHD–). a partir de los valores para masculinos calculados por Béguelin (2009). Las diferencias de peso y estatura entre Patagonia norte y Patagonia sur se evaluaron mediante el valor F de ANOVA.

A partir de estos datos, se calculó la tasa metabólica basal (*Basal Metabolic Rate* –BMR–) utilizando diversas ecuaciones: la de Kleiber (1961) para mamíferos placentarios, la de Sorensen y Leonard (2001) para humanos y la de Froehle (2008), que considera la influencia de la temperatura. Asimismo, se consideraron las estimaciones de Aiello y Wheeler (1995), que calculan la BMR a partir de la sumatoria del costo energético de todos los órganos y sus contribuciones a la tasa metabólica total.

Para estimar el gasto energético total (*Total Energy Expenditure* –TEE–), se multiplicó la BMR por diferentes valores de actividad física (*Physical Activity Level* –PAL–, que puede ser ligero, moderado o alto) que implican diferentes requerimientos energéticos. Para calcular el TEE se tomó el abordaje estándar sugerido por la Organización Mundial de la Salud y la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación (FAO, OMS, UNU, 1985). La OMS considera niveles de PAL ligeros a aquellos de 1,55-1,77 para hombres y de 1,56-1,63 para mujeres. Los niveles de PAL moderados se ubican en los rangos 1,78-2,09 y 1,64-1,81 para hombres y mujeres, respectivamente; finalmente, PAL altos muestran valores de 2,5 para hombres y de 2 para mujeres. Estos parámetros se basan en estimaciones para cazadores-

recolectores modernos de altas y bajas latitudes, como los aché y esquimales igloolik (Godin y Shephard, 1973; Leonard y Robertson, 1992; Panter Brick, 2002; Churchill, 2014). En este abordaje se aplicaron multiplicadores PAL ligeros, moderados y altos derivados de tales estudios energéticos a la BMR, para determinar los gastos calóricos diarios bajo diversos escenarios.

Recursos consumidos

Para caracterizar el consumo de recursos animales, se tomó en cuenta información faunística de 79 sitios (norte $n = 54$; sur $n = 25$) y 164 contextos (norte $n = 98$; sur $n = 66$) de la misma área y cronología que las de las muestras humanas (Figura 1 y Material suplementario 2). Se consideraron únicamente especies con evidencias de consumo (*i.e.*, marcas de corte, fracturas y termoalteración) (Mengoni Goñalons, 1999; Rindel, 2009). Para la presente investigación, solo se consideraron conjuntos del interior patagónico, dado que las dietas terrestres fueron las más representadas en la mayor parte del área de estudio, mientras que las dietas marinas tuvieron una extensión espacial reducida (Barberena, 2002; Borrero y Barberena, 2006; Gómez Otero, 2007; Moreno et al., 2011; Svoboda y Gómez Otero, 2015; Ambrústolo, 2021). Asimismo, fueron discontinuas en el tiempo, tanto en el norte como en el sur de Patagonia (Gómez Otero, 2007; Moreno y Videla, 2008; Favier Dubois et al., 2010; Moreno et al., 2011; Scartascini, 2014, 2017) y la presencia de ítems marinos fue muy escasa en el interior (Borrero y Barberena, 2006; Zubimendi y Ambrústolo, 2011; Pallo y Borrero, 2015; Svoboda y Gómez Otero, 2015); incluso en sitios de la costa se registró un importante consumo de recursos terrestres (Barberena, 2002; Borrero y Barberena, 2006; Gómez Otero, 2007; Moreno et al., 2011).

Para estimar el aporte nutricional de las distintas presas, se tomaron los valores de aporte energético total y su contribución en proteínas y diferentes tipos de ácidos grasos (Rindel et al., 2021a).

Con el fin de generar expectativas sobre tendencias dietarias a partir de líneas independientes, así como estimaciones demográficas, utilizamos el *software* EnvCalc 2.1 (Binford, 2001; Johnson, 2014). Este programa considera información etnográfica de cazadores-recolectores contemporáneos e información ambiental. Binford (2001) observó una relación entre las estrategias de subsistencia con la temperatura efectiva (TE) y la densidad poblacional. En latitudes altas, los grupos de baja densidad poblacional dependen principalmente de la caza de animales terrestres. A medida que la latitud disminuye y, en consecuencia, la TE aumenta, los grupos incrementan la dependencia sobre los vegetales. Asimismo, solo cuando los grupos desarrollan estrategias de intensificación (*i.e.*, proceso por el cual los cazadores-recolectores incrementan la cantidad de alimento que pueden extraer de unidades del paisaje cada vez más pequeñas), la densidad puede superar el umbral de 9,1 personas/100 km. (Binford, 2001). Estas generalizaciones basadas en evidencia empírica tienen el potencial de ser utilizadas como marco de referencia para predecir patrones paleodietarios en ambientes particulares que pueden compararse con información arqueológica (Binford, 2001; Johnson, 2014).

Para la aplicación del *software* EnvCalc 2.1, se consideraron registros históricos de precipitación y temperatura procedentes de 27 estaciones meteorológicas de Patagonia (norte $n = 16$; sur $n = 11$, con límite 45° LS) de diferentes fuentes (*i.e.*, Servicio Meteorológico Nacional –SMN–, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria –INTA– y datos de estancias particulares). Asimismo, se relevaron tipos de suelo y de vegetación de Patagonia continental (Panigatti, 2010). Cabe destacar que, dada la delimitación del área de estudio, no se tomaron en cuenta estaciones de la franja costera (100 km). Se consideró un valor para el norte y uno para el sur sobre la base de los promedios de los valores procedentes de las estaciones de cada sector. El programa permitió estimar variables ambientales tales como temperatura efectiva (TE), biomasa (individuos/km.), expectativas de parámetros del sistema de subsistencia (*i.e.*, caza, recolección y pesca) y densidad poblacional.

RESULTADOS

Estimaciones de los requerimientos energéticos

En la Tabla S1 del Material suplementario 1 se presentan los datos de estatura de la recopilación bibliográfica, mientras que la Tabla 1 exhibe las estimaciones de la estatura promedio para individuos masculinos calculadas por medio de las fórmulas de Trotter y Gleser (1958), Feldesman *et al.* (1990) y Béguelin (2011) a partir de la muestra analizada por Beguelin (2009). Se observa un buen acuerdo entre los tres métodos, ya que la diferencia entre los valores máximo y mínimo es menor al desvío estándar de cada método (Material suplementario 1: Tabla S1). En este trabajo, para el sector norte se obtuvo un valor promedio de 167,06 cm (promedio masculino, 169,89 cm; promedio femenino, 163,66 cm) y para el sur, de 173,36 cm (promedio masculino, 173,76 cm; promedio femenino, 169,68 cm) (Material suplementario 1: Tabla S2 y Figura S1). Se obtuvieron estaturas significativamente más elevadas para las muestras del sur tanto en masculinos ($\Delta = 3,87$ cm) como en femeninos ($\Delta = 6,02$ cm) (Tabla 2, Figura 2a).

La masa corporal promedio estimada para el sector norte es de 70,04 kg (masculinos = 71,86 kg; femeninos = 67,85 kg), mientras que el promedio para el sur es de 74,88 kg (masculinos = 75,10 kg; femeninos = 72,90 kg) (Figura 2b y Material suplementario 1: Tabla S1, Tabla S2 y Figura S1).

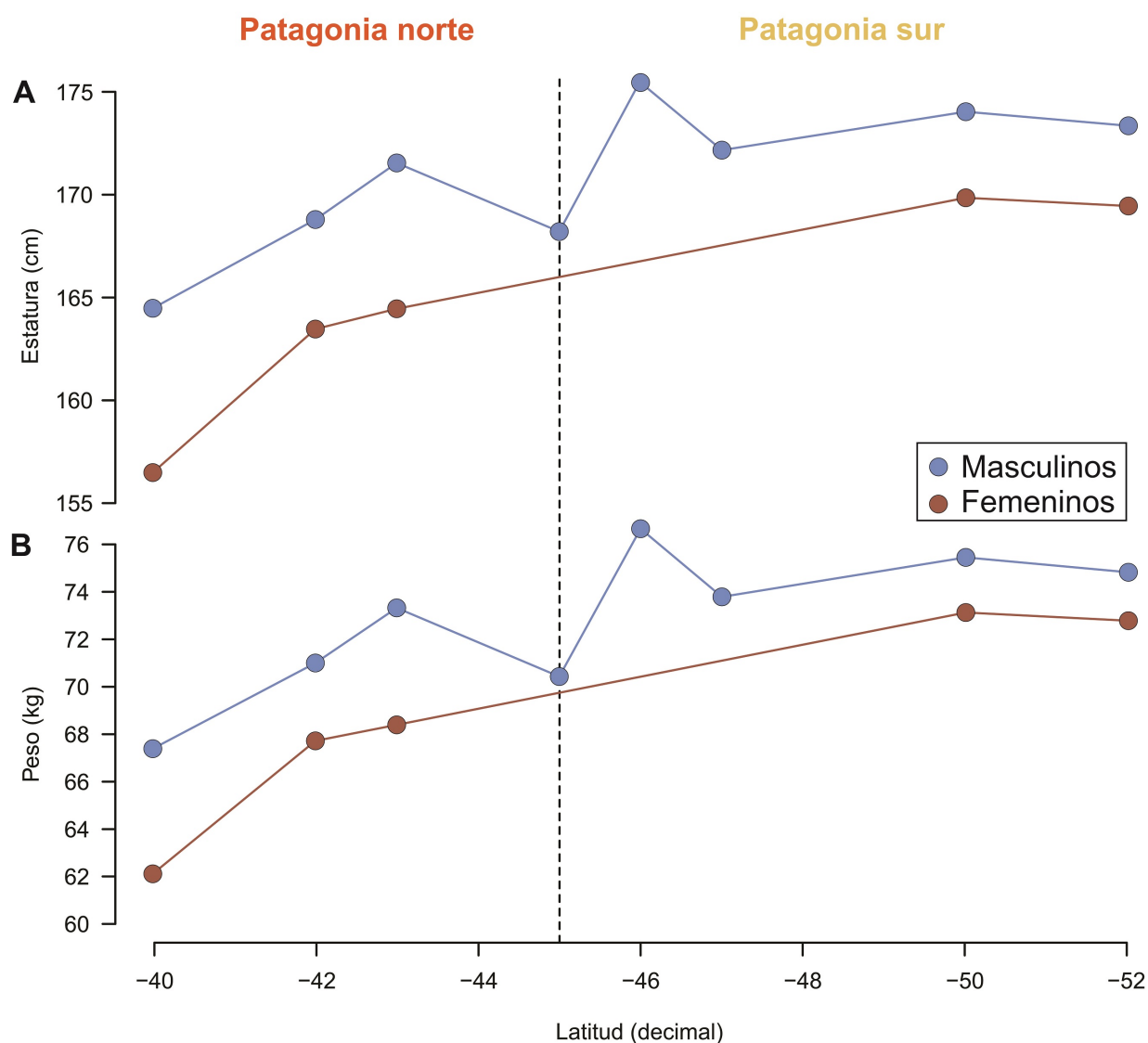


Figura 2

Diferencias en los promedios de los parámetros corporales entre las poblaciones de Patagonia norte y sur. (A) estatura, (B) masa corporal.

Tabla 1

Autor	Fórmula	Norte	Sur
Feldesman <i>et al.</i> (1990)	FLB*100 / 26,74	167,28	172,39
Béguelin (2011)	69,38+2,21*FLM $\pm$ 3,32	168,01	171,5
Trotter y Glasser (1958)	2,15 (FLM) + 72,57	168,74	171,67
Este trabajo	Diversas fórmulas (Mat. Supl. 1: Tabla S1)	169,89	173,76
	Δ máx/mín	2,61	2,26

Fórmulas de estimación de la estatura y promedios obtenidos para los individuos masculinos del norte y sur de Patagonia continental.

Nota: FLB = longitud bicondilar del fémur, FLM = longitud máxima del fémur. Calculado a partir de la muestra de masculinos en Béguelin (2009).

Tabla 2

ANOVA	Norte vs. Sur		F	Valor de p
	Estatura	Todos	18,67	3,82e-05 ***
		Femeninos	5,524	0,0245 *
		Masculinos	5,487	0,0226 *
	Peso	Todos	17,24	7,18e-05 ***
		Femeninos	5,797	0,0215 *
		Masculinos	5,318	0,0247 *

Comparación estadística de estatura y peso entre Patagonia norte y Patagonia sur.

Nota: *p<0,05, **p<0,005, ***p<0,001

Autores como Auerbach y Ruff (2004) indican que esta medida no toma en cuenta la alta variación en forma corporal (*i.e.*, ancho del cuerpo en relación con el largo) que exhiben las poblaciones humanas modernas. En este sentido, indican que métodos mecánicos que involucran regresiones basadas en dimensiones articulares, o métodos morfométricos, que incluyen mediciones usando estatura y anchura pélvica, ofrecen mejores resultados. Para explorar esta posibilidad, utilizamos las medidas del ancho de la cabeza del fémur (MFHD) publicadas por Béguelin (2009), junto con la regresión para calcular tamaño corporal publicada por Ruff *et al.* (1997) (Tabla 3). Los resultados indican una diferencia de 6,5-7,5 kg entre la masa corporal calculada con ambos métodos.

Tabla 3

Autor	Fórmula	Sexo	Norte	Sur
Porter (1995)	$25,32 \times \text{estatura}^2$	Femeninos	67,85	72,9
Porter (1995)	$24,86 \times \text{estatura}^2$	Masculinos	71,86	75,10
Ruff <i>et al.</i> (1997)	$2,741 \times \text{MFHD} - 54,9$	Masculinos	78,37	82,59
		Δ Masculinos	6,51	7,49

Comparación entre el cálculo de la masa corporal (kg) para hombres y mujeres siguiendo a Porter (1995) y Ruff *et al.* (1997) para individuos masculinos.

Nota: MFHD= diámetro máximo de la cabeza del fémur.

Independientemente de la forma del cálculo, las estimaciones obtenidas permiten afirmar que las poblaciones patagónicas eran considerablemente grandes tanto en estatura como en masa (Material suplementario 1: Tabla S3). Además, se observa una variación importante de estos parámetros entre el norte y el sur de la región, que concuerda con trabajos previos (*e.g.*, Béguelin, 2005, 2009, 2010, 2011) (Tabla 2). Para saber cómo influyeron estas características en los costos de mantenimiento, calculamos la BMR (Churchill, 2006). Con el fin de evitar sesgos inherentes al empleo de un único método, utilizamos varios que hacen diferentes asunciones acerca de los costos metabólicos de las poblaciones humanas, y se estimaron rangos de BMR en vez de un único valor (Tabla 4). Obtuvimos diferencias de 61-108 kcal/día para femeninos y de 58-69 kcal/día para masculinos; en ambos casos, los valores más elevados se registraron en las poblaciones del sur. Si se consideran los valores de masa más elevados para los individuos masculinos calculados a partir del MFHD, las diferencias son 65-90 kcal/día en favor de los individuos del sur.

Tabla 4

Autor	Fórmula	Sexo	Medida	Norte	Sur
Este trabajo		Fem.	Masa (kg)	67,85	72,9
Frohele (2008)	$9,2 \times M - 3,8 \text{ TMEAN} + 852$		BMRt (kcal)	1424,16	1484,87
Sorensen y Leonard (2001)	$14,7 \times (M) + 496$		BMR (kcal)	1493,39	1567,63
Kleiber (1961) ¹	$3,39M \times 0,75$		BMR (kcal)	1653,84	1745,33
Aiello y Wheeler (1995)			BMR (kcal)	1799	1907,16
Este trabajo		Masc.	Masa (kg)	71,86	75,1
Frohele (2008)	$14,7 \times M - 5,6 \times \text{TMEAN} + 735$		BMRt (kcal)	1714,62	1783,25
Sorensen y Leonard (2001)	$15,3 \times M + 679$		BMR (kcal)	1726,62	1784,68
Kleiber (1961)	$3,39M \times 0,75$		BMR (kcal)	1778,49	1828,03
Aiello y Wheeler (1995)			BMR (kcal)	1908,01	1977,32
Béguelin (2010)			Masa (kg)	78,37	82,59
Frohele (2008)	$14,7 \times M - 5,6 \times \text{TMEAN} + 735$		BMRt (kcal)	1810,32	1893,35
Sorensen y Leonard (2001)	$15,3 \times M + 679$		BMR (kcal)	1842,65	1916,57
Kleiber (1961) ¹	$3,39M \times 0,75$		BMR (kcal)	1878,06	1942,63
Aiello y Wheeler (1995)			BMR (kcal)	2047,18	2137,22

Estimaciones de BMR para hombres y mujeres de Patagonia continental.

Nota: M = masa corporal, TMEAN = temperatura media anual. 1La fórmula de Kleiber provee resultados en Whatts, que deben ser convertidos a Kcal/día. BMRt = tasa metabólica basal con factor de corrección por temperatura.

Para evaluar la influencia del clima en la BMR, consideramos la ecuación de Froehle (2008). Estos cálculos señalan diferencias de alrededor de 60 kcal/día para mujeres, y entre 69-83 kcal/día para los hombres del sur en relación con los del norte considerando las dos estimaciones de tamaño corporal. La ecuación de Aiello y Wheeler (1995) genera los valores más elevados, e indica diferencias de 108 kcal/día para femeninos del sur con respecto al norte, y entre 70-90 kcal/día para masculinos. En conjunto, estas ecuaciones muestran que las poblaciones del sur gastaban 60-108 kcal/día más que las del norte solo para mantener las funciones corporales. A estos valores se les debe sumar una estimación de niveles de actividad física que permita obtener el TEE. Por lo tanto, se aplicó el multiplicador de la intensidad en la actividad física (PAL) a la BMR. Si bien las características de los grupos humanos patagónicos (*i.e.*, cazadores-recolectores con alta movilidad residencial, con tecnología de obtención de recursos sencilla y sin medios de transporte) permiten defender altos niveles de actividad, se calcularon los TEE bajo los tres escenarios posibles (Material suplementario 1: Tabla S4).

Los resultados obtenidos indican valores de TEE de 3400 y 3600 kcal/día para femeninos y de 4380 y 4540 kcal/día para masculinos del norte y sur de Patagonia, respectivamente (Figura 3). Estos valores son más altos, del orden de 4700 y 4900 kcal/día si se toma la masa corporal calculada a partir del MFHD en la muestra de masculinos.

Si se consideran los valores obtenidos a partir de las diferentes fórmulas de la BMR y los diferentes PAL, las mujeres del sur gastaban entre 95-216 kcal/día más que las del norte. Para los hombres, esta diferencia es de 90-170 kcal/día cuando se toman los datos de estimación de masa a partir de la estatura, y de 100-225 kcal/día a partir de la estimación de la masa con el MFHD (Material suplementario 1: Tabla S4).

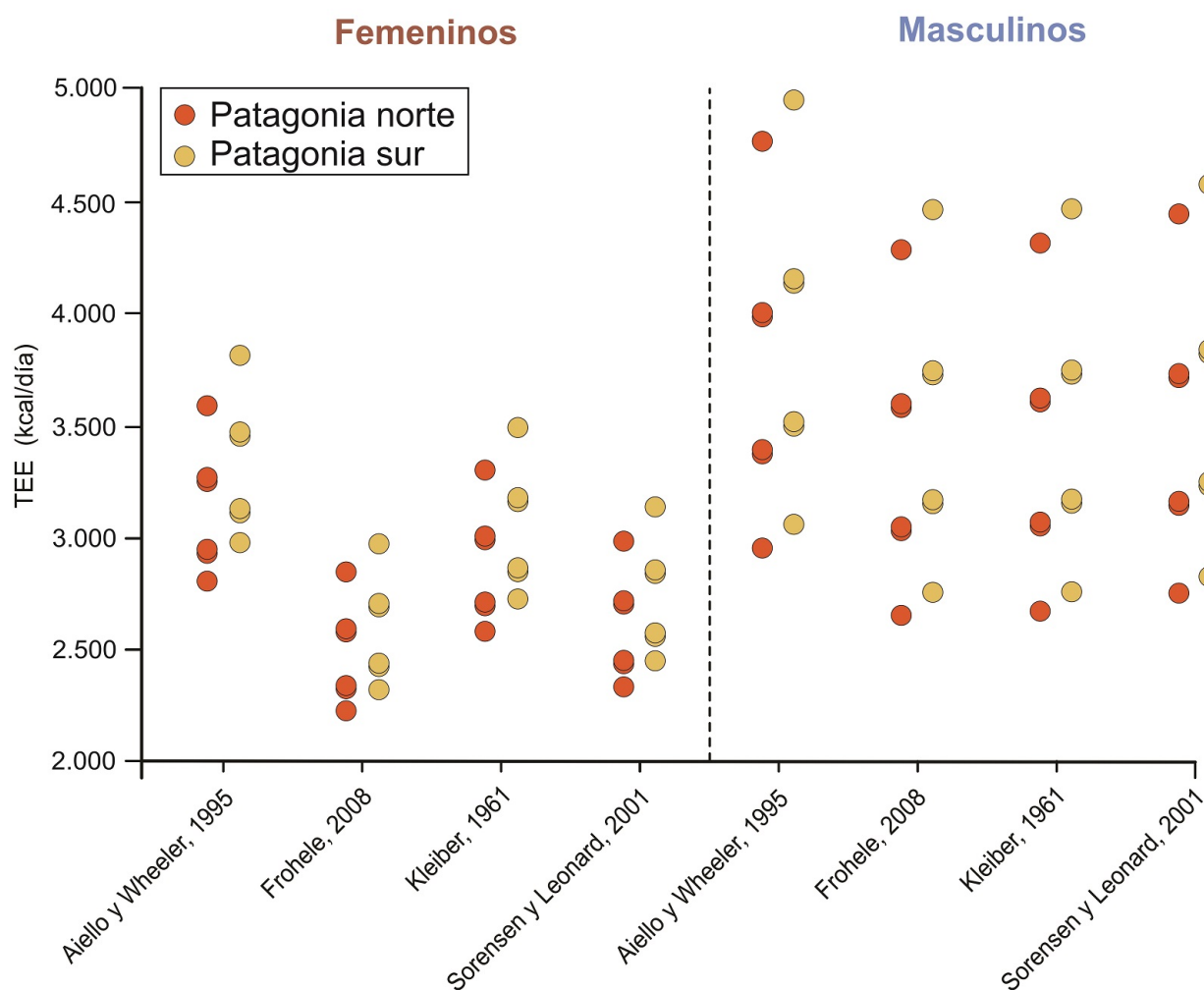


Figura 3

Gasto energético total (TEE) para los distintos niveles de actividad física (PAL) para individuos femeninos y masculinos del norte y sur de Patagonia continental a partir de diferentes fórmulas para estimar la BMR.

Disponibilidad y rendimiento de los recursos utilizados

Los macronutrientes fundamentales de la dieta humana (*i.e.*, proteínas, lípidos y carbohidratos) se encuentran disponibles de manera diferencial en los recursos que fueron consumidos por las poblaciones humanas de Patagonia. En este sentido, las dietas del sur se caracterizaron por un consumo elevado de proteína animal, mientras que en el norte de Patagonia fueron más diversas (Tabla 5). Al considerar especies con baja representación en el registro zooarqueológico, es evidente que en el norte, los desafíos impuestos por la subsistencia se resolvían con una elevada cantidad de especies. Por el contrario, en el sur, el registro de especies con evidencias de procesamiento es considerablemente menor, ya que solo el 41% de ellas integran la dieta en comparación con el sector norte.

Esta distribución de animales de presa cobra especial relevancia al considerar los nutrientes ofrecidos por otras especies, fundamentalmente de fauna menor, en relación con el guanaco. La Figura 4 muestra valores de energía, proteínas y grasas de distintas especies. El cero del eje Y corresponde a los valores estimados para guanaco. Con excepción de los peces, todas las especies presentan valores de energía más elevados que la carne de dicho animal. Por otra parte, excepto algunos roedores y aves acuáticas, el resto de los recursos muestra valores más elevados de proteínas. Asimismo, la carne de todas las especies presenta más grasa que la de guanaco.

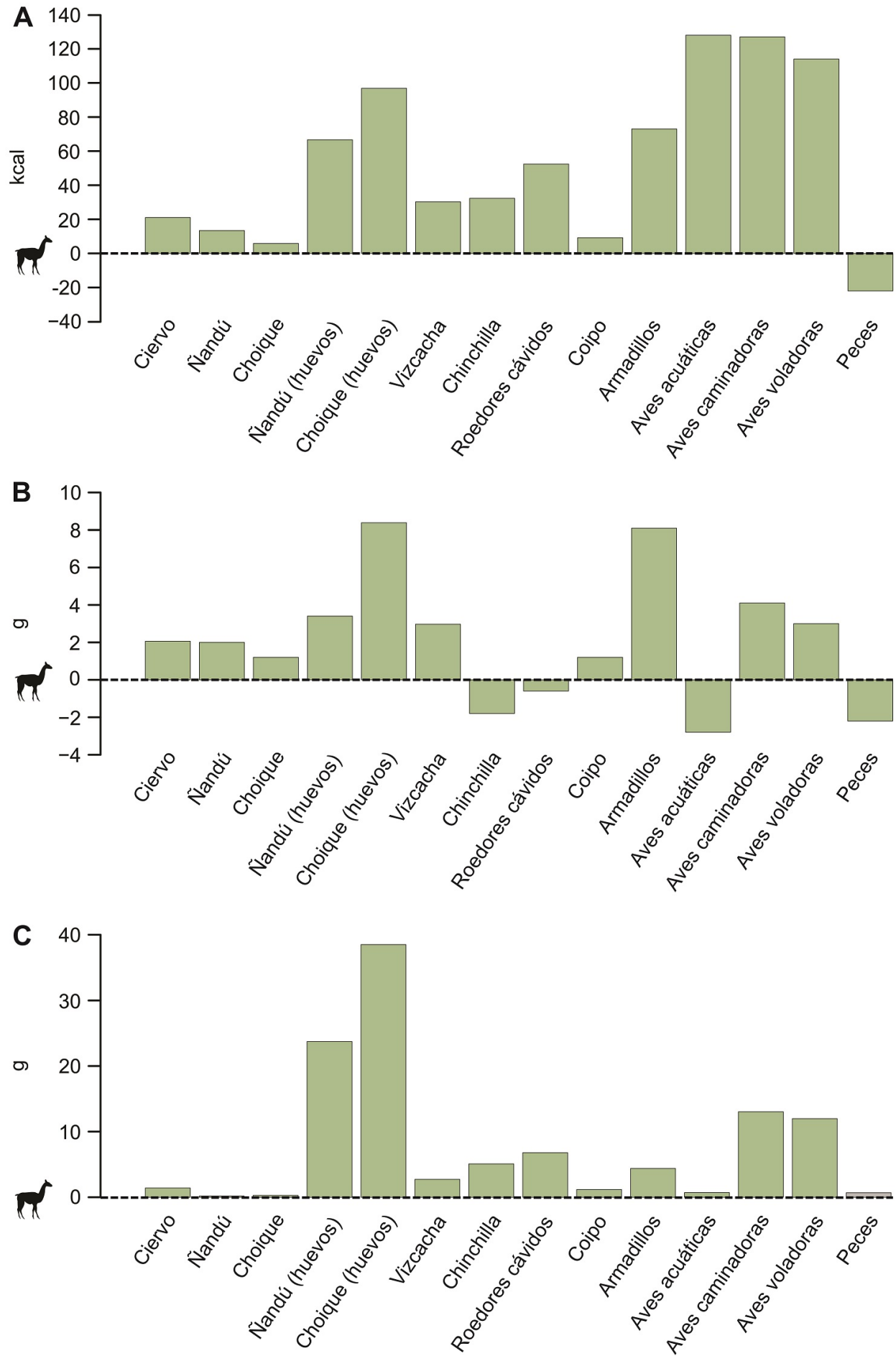


Figura 4

Valores de (A) energía (kcal/100 g), (B) proteínas (g/100 g) y (C) grasas (g/100 g) de las principales especies consumidas en el interior de Patagonia continental con relación a los valores aportados por el guanaco (reformulado de Rindel et al., 2021a).

Valores para guanaco: (A) energía (99 kcal/100 g), (B) proteínas (20,9 g/100 g) y (C) grasas (1,02 g/100 g).

Tabla 5

	Patagonia norte	Patagonia sur
Herbívoros	Guanaco, huemul, pudu, venado de las pampas	Guanaco, huemul
Carnívoros	Zorro gris, zorro colorado, zorrillo, hurón patagónico, puma, gato de los pajonales	Zorro gris, zorro colorado, zorrino, puma
Omnívoros	Piche, peludo	Piche, peludo
Roedores	Tucu-tucu, mara, cuis, coipo, vizcacha de la sierra, cuis moro	Vizcacha de la sierra, Roedor indet.
Aves corredoras	Ñandú, choique	Choique
Aves acuáticas	Pato pico cuchara, pato maicero, pato crestón, ganso andino	Cauquén
Aves caminadoras	Perdiz copetona	-
Aves voladoras	Torcaza	-
Peces de agua dulce	Perca, pejerrey patagónico	Indeterminado
Moluscos fluviales	Caracol, almeja de río	-
Total, NTAXA	30	13
N Sitios	54	24
N contextos	97	65

Especies con evidencias de consumo en el norte y sur de Patagonia continental.

La distribución de los tipos de ácidos grasos también es diferencial. La Figura 5 muestra los porcentajes de ácidos grasos saturados (*Saturated Fatty Acids* –SFA–), monoinsaturados (*Monounsaturated Fatty Acids* –MUFA–), poliinsaturados (*Polyunsaturated Fatty Acids* –PUFA–) y la relación poliinsaturados/saturados (PUFA:SFA) en las diferentes presas. Asimismo, se señalan valores de ingesta recomendados para los diferentes tipos de lípidos (Grundy, 1997; Kris-Etherton, 1999; German y Dillard, 2004; Lunn y Theobald, 2006), que indican que el guanaco se compara desfavorablemente.

Estos resultados están en línea con las proyecciones derivadas de EnvCalc 2.1. Estas indican una biomasa primaria un 60% más elevada en el norte respecto del sur de Patagonia y una mayor dependencia de recursos vegetales. Asimismo, la densidad demográfica proyectada estima el doble de población en el norte que en el sur (Tabla 6).

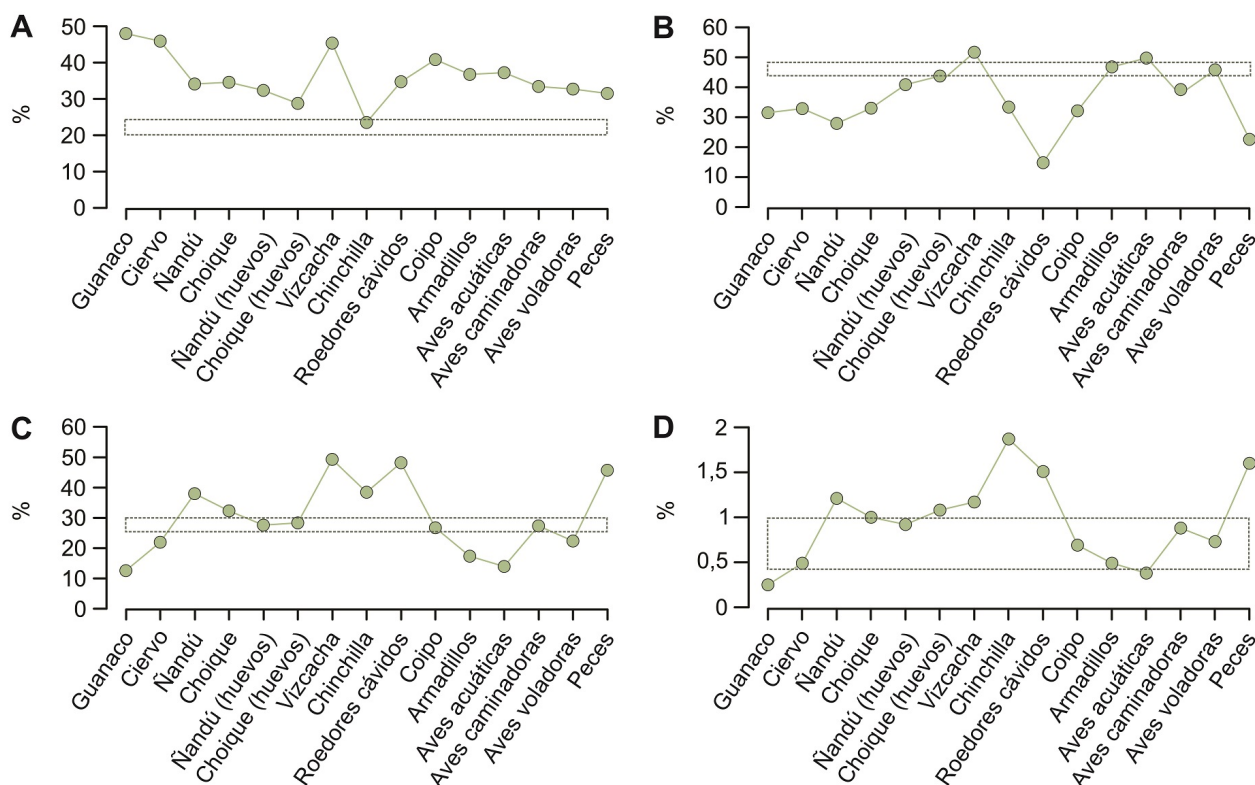


Figura 5

Porcentajes de diferentes tipos de ácidos grasos de presas del interior de Patagonia continental. (A) SFA, (B) MUFA, (C) PUFA y (D) PUFA:SFA. El área punteada indica los valores de ingesta recomendados (reformulado de Rindel et al., 2021a).

Tabla 6

	TE	BP	%EC	%ER	%EP	Densidad proyectada
Norte	12,86	4507,91	32,66	31,82	35,5	10,4
Sur	11,86	1706,56	34,88	24,19	40,92	5,6

Proyecciones derivadas de EnvCalc 2.1 para el norte y sur de Patagonia continental.

Nota: TE = Temperatura efectiva (en °C), BP = Biomasa primaria, %EC = porcentaje esperado de caza, %ER = porcentaje esperado de recolección, %EP = porcentaje esperado de pesca. Densidad proyectada = individuos/100 km².

DISCUSIÓN

Aunque el estudio de las relaciones energéticas tiene una amplia historia en la antropología, solo en tiempos recientes se ha comenzado a aplicar en poblaciones del pasado (e.g. Aiello y Wheeler, 1995; Churchill, 2006, 2014). Los procesos de gasto y captación de energía tienen implicaciones para el estudio de los sistemas humanos del pasado. Asimismo, dado que obedecen a principios físicos y químicos universales, tienen el potencial de integrar un abordaje centrado en los humanos dentro de la trama de relaciones que constituyen los ecosistemas donde estos habitan. No obstante, un estudio de este tipo presenta desafíos específicos. Como ha quedado expuesto, la estimación de parámetros biológicos de las poblaciones humanas requiere de una serie de asunciones simplificadoras. Por otra parte, la construcción del dato muchas veces depende de estimaciones previas, cada una con sus propios sesgos. Una consecuencia es la obtención de estimaciones de parámetros frecuentemente revisados, tal como ocurre con las medidas de masa y estatura (Churchill, 2014). En este trabajo intentamos disminuir esas potenciales fuentes de error aplicando diferentes ecuaciones para la estimación de los parámetros clave y generando rangos de valores que creemos describen mejor la variación. Asimismo, en cada caso comparamos nuestras

estimaciones con valores obtenidos a partir de grupos cazadores-recolectores modernos (Pontzer et al., 2012).

Los resultados indican que las poblaciones patagónicas presentaron tasas metabólicas basales y consumos energéticos diarios similares a los de grupos actuales. La diferencia más marcada entre los cazadores-recolectores actuales y las poblaciones patagónicas prehistóricas reside en la estatura y el peso estimados, con valores más elevados entre los últimos (Material suplementario 1: Tabla S3). Es notoria la similitud en la talla entre individuos masculinos y femeninos de la muestra, lo que sugiere un bajo grado de dimorfismo sexual, posiblemente vinculado a condiciones de eventual estrés nutricional (Pucciarelli et al., 1996; Ranieri et al., 1999).

Nuestros datos indican que los grupos de Patagonia tenían estaturas y pesos elevados. Al desglosarlos entre norte y sur, se observan diferencias de estatura de 6,02 cm para femeninos y 3,87 cm para masculinos, y de 5,05 kg para femeninos y de 3,24 kg para los individuos masculinos, en favor de los grupos de Patagonia meridional.

Las estimaciones a partir de la fórmula de Porter (1995) son problemáticas porque calculan la masa corporal a partir de la estatura, lo cual puede subestimar la masa corporal. Los valores obtenidos, a su vez, generan diferencias para estimar tanto la tasa metabólica basal como el gasto energético derivado de los niveles de actividad física inferidos para las poblaciones del norte y del sur de Patagonia. En este trabajo los utilizamos dado que los valores del ancho de la cabeza del fémur u otros análogos no han sido consistentemente publicados, pero deben ser considerados valores mínimos. Nuestros resultados indican que el gasto energético diario total de estas poblaciones difirió 95-216 kcal/día para las mujeres y 100-225 kcal/día para los hombres. Para contextualizar estos valores, es posible indicar que, dentro de los gastos energéticos más elevados que deben afrontar las poblaciones humanas por fuera del presupuesto calórico diario, se encuentran el embarazo y la lactancia. Datos de la OMS y de otros investigadores (Butte et al., 1997; Dufour y Sauther, 2002) indican gastos adicionales de 175-285 kcal/día para llevar a cabo un embarazo saludable, y del orden de 500 kcal/día durante la lactancia. Diferencias del orden de 100-350 kcal/día han sido propuestas por Frohele y Churchill (2009) como indicadoras de ventajas energéticas de los humanos modernos por sobre los neandertales, lo cual contribuyó a la extinción de estos últimos.

La comparación de estos gastos energéticos con aquellos de las poblaciones del norte y sur de Patagonia indica que existieron importantes diferencias en el presupuesto energético en distintas partes de la región. Se sugiere una fuerte señal ecomorfológica entre las dos áreas, fenómeno que ha sido observado previamente (Béguelin, 2009, 2010, 2011). Béguelin (2009) ha indicado que variables como estatura y masa corporal se ajustan a un gradiente norte-sur (*i.e.*, a medida que aumenta la latitud y disminuye la temperatura se produce un aumento del tamaño corporal, vinculado a ventajas termorregulatorias). El mecanismo propuesto sugiere que individuos de mayor tamaño pierden menos calor por una disminución en la proporción superficie/volumen (Ruff, 1994; Holliday y Ruff, 1997). Sin embargo, es tema de debate cuáles son los factores implicados detrás de estas adaptaciones (*i.e.*, adaptaciones genéticas vs. extragenéticas).

Establecer un nexo entre las necesidades calóricas de los grupos humanos con el medioambiente precisa de la consideración de las estrategias de obtención de recursos. La estimación de los requerimientos energéticos humanos y sus diferencias en Patagonia solo son una parte del problema. Es igualmente importante considerar de qué manera esos requerimientos energéticos fueron solventados de forma tal que permitieran el sostenimiento y reproducción de las poblaciones. Los resultados indican una distribución desigual de macronutrientes entre el norte y el sur de Patagonia. En este sentido, la disponibilidad de recursos es considerablemente menor en el sur respecto del norte de la región. Los carbohidratos son suministrados fundamentalmente por plantas; y tanto la evidencia arqueobotánica como la isotópica indican que estaban presentes y que fueron consumidas por las poblaciones humanas en el norte de Patagonia, pero que su disponibilidad era reducida en el sur (Chaile y Tessone, 2021; Tessone, 2010; Lema et al., 2012; Llano y Barberena, 2013; Caparelli y Prates, 2015). La información disponible permite plantear que las paleodietas en el norte de Patagonia incluían plantas C3 como alpataco, algarrobo y araucaria, entre otras, desde momentos relativamente tempranos (Llano et al., 2012; Gordón et al., 2018;

Gil et al., 2020; Bernal et al., 2021). En el sur, la presencia de estos restos es escasa o nula (Tessone, 2010; Chaile y Tessone, 2021), aunque posiblemente haya un rol para las plantas con órganos de almacenamiento subterráneo aún no explorado (Ochoa y Ladio, 2011). Por otra parte, las fuentes principales de grasas y proteínas en el interior patagónico son los animales de presa. Numerosos trabajos han señalado la importancia del guanaco como la principal fuente de estos macronutrientes en la subsistencia de los grupos de Patagonia, tanto en el norte (Hajduk y Lezcano, 2007; Cordero, 2010; Rindel, 2017; Gordón et al., 2018; Rindel et al., 2021b) como en el sur (Borrero, 1990; Mengoni Goñalons, 1999; Miotti y Salemme, 1999; Rindel, 2009; Moscardi et al., 2020; Rindel et al., 2021a). En función de su tamaño, y asumiendo un rendimiento del 60%, el guanaco proporciona más del doble de kcal/kg que otros ungulados de Patagonia, como los cérvidos, pero es escaso en proteínas y grasas (Figuras 4 y 5). El caso de las grasas, en particular los bajos niveles de ácidos grasos poliinsaturados, sugiere la necesidad de complementar la dieta con otros recursos, particularmente con fauna menor. Sin embargo, la cantidad de especies alternativas al guanaco que ingresó a la dieta es marcadamente diferente en el norte de Patagonia que en el sur. La combinación de una alta dependencia en el consumo de una presa magra como el guanaco, en ausencia de fuentes alternativas de carbohidratos, indica que la disponibilidad de lípidos se constituyó en una limitante para la ocupación humana en el sur de Patagonia. Por el contrario, la inclusión de nutrientes esenciales en la dieta parece haber sido menos problemática en el norte de la región (Perez et al., 2017; Bernal et al., 2018; Rindel et al., 2021a).

Diversos autores indicaron valores recomendados para la ingesta de los diferentes tipos de lípidos (Grundy, 1997; Kris-Etherton, 1999; Wolfran, 2003; German y Dillard, 2004; Williamson et al., 2005; Lunn y Theobald, 2006; Simopoulos, 2001). Estos rondan entre 20-25% de ácidos grasos saturados, 45-55% de ácidos grasos monoinsaturados y 25-30% de ácidos grasos poliinsaturados. Asimismo, se recomienda una proporción de ácidos grasos poliinsaturados/saturados de 0,40-1,00. Ninguno de los recursos disponibles presenta una distribución óptima de los diferentes tipos de lípidos (Figura 5). Por lo tanto, es necesaria la complementariedad entre recursos para asegurar una dieta adecuada. El guanaco presenta los valores más elevados de ácidos grasos saturados, está muy por debajo de lo recomendado en ácidos grasos monoinsaturados y muestra el porcentaje más reducido de ácidos grasos poliinsaturados, lo cual representa menos de la mitad de los valores recomendados. Esto se traduce en una muy baja proporción de ácidos grasos poliinsaturados/saturados.

Nuestros resultados para el norte de Patagonia señalaron una inclusión adecuada de proteínas (suministradas por grandes ungulados), carbohidratos (debido a una adecuada provisión de plantas, aunque posiblemente de manera estacional) y de grasas, en especial, ácidos grasos esenciales, que cumplen un papel fundamental en el crecimiento y el sostenimiento del sistema nervioso central, y que son relativamente abundantes en algunas especies de fauna menor como roedores, peces y aves (Jenike, 2001; Hockett y Haws, 2003; Churchill, 2014; Rindel et al., 2021a). Esta situación difiere en el sur de Patagonia, donde el consumo de proteínas no debió resultar problemático, pero sí la adecuada ingesta de carbohidratos y grasas.

La conjunción de mayores tamaños corporales junto con menores opciones dietéticas, en especial de ácidos grasos esenciales conforme aumenta la latitud en el interior patagónico, indica que las poblaciones del sur estaban más constreñidas energéticamente. Esta situación habría tenido importantes consecuencias demográficas diferenciales en ambos sectores. Al considerar las proyecciones derivadas de EnvCalc 2.1, se encuentra apoyo independiente para las principales tendencias observadas en el registro bioarqueológico y zooarqueológico (Tabla 6). El modelo predice que en latitudes altas con TE por debajo de 12,75 °C, se esperan densidades poblacionales bajas, cuya subsistencia dependa básicamente de la caza de animales terrestres, tal como se observa en el sector sur. Por otra parte, en latitudes medias con TE entre 12,75-15,25 °C, se espera un mayor consumo de plantas y una densidad poblacional que supere el umbral de 9,1 personas/100 km., en concordancia con los valores obtenidos en el norte de Patagonia (Binford, 2001; Johnson, 2014). Si bien se trata de generalizaciones basadas en evidencia empírica, estos escenarios son consistentes con los datos zooarqueológicos, arqueobotánicos e isotópicos y permiten formular nuevas hipótesis. Cabe mencionar que, si bien el modelo predice elevados porcentajes de pesca, para el caso

particular de Patagonia se espera cierto grado de sobrestimación de ese parámetro y que en realidad los porcentajes de caza sean mayores que los proyectados, debido a la falta de peces anádromos en el hemisferio sur (Gordón et al., 2018).

En conjunto, nuestros resultados sugieren mayores limitantes para lograr un balance energético en el interior del sur de Patagonia con respecto al norte. Ello resulta en un presupuesto energético más ajustado, con menores posibilidades de destinar energía a actividades reproductivas, que a su vez tienen altos costos asociados.

La información generada brinda un contexto energético y nutricional que subyace a parámetros tales como estatura, masa corporal y estimaciones de tamaño poblacional como las modelizadas por EnvCalc 2.1, y ofrece sustento independiente a estimaciones demográficas producidas por diversas líneas de evidencia como distribuciones de fechados absolutos (Perez et al., 2017; Gordón et al., 2019; Cobos et al., 2022) y análisis moleculares (*i.e.*, ADN mitocondrial), que indican un orden de magnitud de diferencia entre los tamaños de población efectiva del norte de Patagonia con respecto al sur (Perez et al., 2017).

CONCLUSIÓN

En este trabajo hemos caracterizado a las poblaciones humanas del norte y sur de Patagonia continental desde una perspectiva centrada en los costos energéticos asociados con grupos cazadores-recolectores. En esta escala espacial amplia, los resultados indican importantes diferencias en tamaños corporales y gastos metabólicos asociados, con poblaciones de individuos de mayor tamaño corporal y consumo energético en el sur, pero con menor densidad demográfica. Una consideración de la dieta consumida indica una mayor disponibilidad de macro y micronutrientes en Patagonia septentrional (Rindel et al., 2021a) y una dieta hiperproteica con escaso aporte de carbohidratos y reducidas fuentes de lípidos en el sur. Sugerimos que estas restricciones dietéticas asociadas a un gasto energético más elevado tuvieron importantes consecuencias demográficas para las poblaciones del interior de Patagonia meridional, donde fue posible sostener solo una fracción de la densidad poblacional registrada en el norte.

Esta investigación nos permitió delinear las tendencias generales y parte de la agenda futura. Los datos de masa corporal calculados a partir de la estatura (Porter, 1995) arrojan importantes diferencias con respecto a los valores estimados a partir de la medida de la cabeza del fémur (Ruff et al., 1997). Dado el impacto que el cálculo de la masa tiene en las estimaciones de la BMR y los gastos energéticos diarios, es necesario refinar estas medidas para comprender los costos energéticos asociados con vivir en diferentes sectores de Patagonia. Asimismo, es necesario ampliar la muestra de individuos femeninos, especialmente en el sur. Por otra parte, se requiere mejorar las comparaciones en términos de dieta entre ambas áreas mediante el análisis de diversos parámetros zooarqueológicos. Por ejemplo, Cordain *et al.* (2000), al explorar la implicación de condicionantes dietéticos asociados a una reducida disponibilidad de ácidos grasos, sugieren que las poblaciones humanas pueden: 1) aumentar el consumo de carbohidratos provistos por las plantas; 2) cazar animales de mayor tamaño; 3) obtener fauna menor en la estación en la que el contenido de grasa es mayor; 4) consumir solo aquellas porciones de las presas con elevado contenido de lípidos; 5) incrementar el consumo de fuentes concentradas de carbohidratos (*e.g.*, miel); y 6) implementar dos o más de las opciones anteriores. En el sur del interior patagónico, las opciones 1, 2 y 5 no eran posibles, la opción 3 se hallaba disponible de manera reducida, mientras que la opción 4 explicaría algunos patrones observados en el registro zooarqueológico, pero que aún resta cuantificar adecuadamente. Es probable que algunos correlatos sean: alta intensidad del procesamiento de los recursos (De Nigris, 2004; Rindel, 2009), dominancia de partes esqueléticas ricas en lípidos poliinsaturados como el cráneo (Muñoz, 1997), aprovechamiento del contenido medular de falanges, calcáneos y mandíbulas (Mengoni Goñalons, 1999; De Nigris, 2004; Rindel, 2009), alta frecuencia de marcado perimetral/fractura transversa (Muñoz y Belardi, 1998; Bourlot et al., 2009; Rindel, 2009), altas correlaciones con el índice de médula insaturada (Rindel, 2013; Marchionni et al., 2019), y la aparición de la cerámica en contextos cazadores-recolectores, para la obtención y almacenamiento de ácidos grasos del tejido trabecular (Chaile et al., 2018; Chaile y Tessone, 2021).

Finalmente, la posibilidad de integrar a las poblaciones costeras con dieta marina, tanto de Patagonia continental argentina y chilena como de Tierra del Fuego, abre vías para discutir posibles relaciones entre estos ambientes y el interior. Asimismo, creemos importante resaltar la posibilidad de integrar la estimación de costos energéticos particulares (*e.g.*, embarazo y lactancia), así como el análisis de la influencia de los ambientes patagónicos con alta estacionalidad en el presupuesto energético de las poblaciones humanas.

Material suplementarios

Material suplementario 1 (pdf)

Material suplementario 2 (pdf)

Agradecimientos

A Jorge Suby por su asesoramiento con la bibliografía de talla y peso de las poblaciones patagónicas, y a Ivan Perez por los comentarios realizados en el manuscrito. Queremos agradecer a los editores y revisores anónimos, que realizaron valiosos aportes. Este trabajo fue realizado en el marco del Proyecto PIP CONICET 2974 (2021-2023).

REFERENCIAS

- Aiello, L. C. y Wheeler, P. (1995). The expensive-tissue hypothesis. *Current Anthropology*, 36, 199-221.
- Ambrústolo, P. (2021). Complementary spaces in marine littoral exploitation? A comparative study of rock shelter and shell middens occupations from the lower basin of the Deseado River, Argentine Patagonia. *The Journal of Island and Coastal Archaeology*, 10, 1-25. 10.1080/15564894.2021.1976326
- Auerbach, B. M. y Ruff, C. B. (2004). Human body mass estimation: a comparison of “morphometric” and “mechanical” methods. *American Journal of Physical Anthropology*, 125, 331-342.
- Barberena, R. (2002). *Los límites del mar*. Sociedad Argentina de Antropología.
- Béguelin, M. (2005). Estimación de la estatura en muestras del Holoceno tardío del NO de Santa Cruz: problemas metodológicos. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 7(1), 108-108.
- Béguelin, M. (2009). *Variación geográfica en la morfología del esqueleto poscranial de las poblaciones humanas de Pampa y Patagonia durante el Holoceno tardío. Una aproximación morfométrica* [Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata].
- Béguelin, M. (2010). Tamaño corporal y temperatura ambiental en poblaciones cazadoras recolectoras del Holoceno tardío de Pampa y Patagonia. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 12(1), 27-36.
- Béguelin, M. (2011). Stature estimation in a Central Patagonian prehispanic population: development of new models considering specific body proportions. *International Journal of Osteoarchaeology*, 21(2), 150-158.
- Belgrano, A. y Reiss, J. (Eds.) (2011). *The role of body size in multispecies systems*, Vol. 45. Academic Press.
- Bernal, V., Perez, I., Postillone, B. y Rindel, D. (2018). Hunter-gatherer persistence and demography in Patagonia (southern South America): the impact of ecological changes during the Pleistocene and Holocene. En D. Temple y C. Stojanowski (Eds.), *Hunter-gatherer resilience in bioarchaeological perspective* (pp. 47-64). Cambridge University Press.
- Bernal, V., Gordón, F., Rindel, D. D., Gonzalez, P. N. y Perez, S. I. (2021). Looking for criteria to define groups and select resources for mixing models in northwest Patagonia. Comments on the paper by Gil *et al.* (JAS Reports 2020, 34, 102620). *Journal of Archaeological Science: Reports*, 37, 103051.
- Binford, L. (2001). *Constructing frames of reference. An analytical method for archaeological theory building using hunter-gatherer and environmental data sets*. University of California Press.
- Bodner, M., Perego, U., Huber, G., Fendt, L., Röck, A., Zimmermann, B.,... y Parson, W. (2012). Rapid coastal spread of First Americans: Novel insights from South America's Southern Cone mitochondrial genomes. *Genome Research*, 22(5), 811-820.
- Borrero, L. (1990). Fuego-patagonian bone assemblages and the problem of communal guanaco hunting. En L. Davis y B. Reeves (Eds.), *Hunters of the recent past* (pp. 373-399). Unwin Hyman.
- Borrero, L. y Barberena, R. (2006). Hunter-gatherer home ranges and marine resources: an archaeological case from Southern Patagonia. *Current Anthropology*, 47(5), 855-868.

- Pallo, M. C. y Borrero, L. (2015). ¿Intercambio o movilidad?: una evaluación sobre el uso de escalas de análisis espaciales y curvas de declinación en Patagonia centro-meridional (Argentina). *Latin American Antiquity*, 26(3), 287-303.
- Bourlot, T., Rindel, D. y Aragoné, A. (2009). La fractura transversa/marcado perimetral en sitios a cielo abierto durante el Holoceno tardío en el noroeste de Santa Cruz. En M. Salemme, F. Santiago, M. Álvarez, E. Piana, M. Vázquez y M. Mansur (Eds.), *Arqueología de la Patagonia. Una mirada desde el último confín* (pp. 693-705). Utopías.
- Brown, J., Gillooly, J., Allen, A., Savage, V. y West, G. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771-1789.
- Butte, N., Barbosa, L., Villalpando, S., Wong, W. y Smith, E. (1997). Total energy expenditure and physical activity level of lactating Mesoamerindians. *The Journal of nutrition*, 127(2), 299-305.
- Capparelli, A. y Prates, L. (2015). Explotación de frutos de algarrobo (*Prosopis* spp.) por grupos cazadores recolectores del noreste de Patagonia. *Chungara*, 47(4), 549-563.
- Chaile, C., Tessone, A., Cassiodoro, G., Bellelli, C. y Belardi, J. B. (2018). $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in organic residues of Patagonia pottery. Implications for studies of diet and subsistence strategies among late Holocene hunter-gatherers. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 20, 47-56.
- Chaile, C. y Tessone, A. (2021). Uso de modelos de mezclas para el estudio de paleodietas humanas y residuos orgánicos del centro-oeste de Santa Cruz del Holoceno tardío. En R. García Mancuso (Ed.), *Libro de resúmenes de las XV Jornadas Nacionales de Antropología Biológica* (pp. 13-14). Asociación de Antropología Biológica Argentina.
- Churchill, S. (2006). Bioenergetic perspectives on Neandertal thermoregulatory and activity budgets. En K. Havarti y T. Harrison (Eds.), *Neanderthals revisited: new approaches and perspectives* (pp. 113-134). Springer.
- Churchill, S. (2014). *Thin on the ground: Neandertal biology, archaeology, and ecology*. John Wiley & Sons.
- Cobos, V. A., Postillone, M. B., Bernal, V. y Perez, S. I. (2022). Spatio-temporal demographic dynamics of the human populations from Northwest Patagonia and central Chile during the Pleistocene-Holocene. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 44, 103547.
- Cordain, L., Miller, J., Eaton, S., Mann, N., Holt, S. y Speth, J. (2000). Plant-animal subsistence ratios and macronutrient energy estimations in worldwide hunter-gatherer diets. *The American Journal of Clinical Nutrition*, 71(3), 682-692.
- Cordero, A. (2010). *Explotación animal en el Holoceno del noroeste de la Patagonia argentina. Cambios climáticos y transformaciones del comportamiento humano: una primera aproximación* [Tesis doctoral, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires].
- Damuth, J. D. y MacFadden, B. J. (Eds.) (2005). *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*. Edición revisada. Cambridge University Press.
- De Nigris, M. (2004). *El consumo en grupos cazadores recolectores. Un ejemplo zooarqueológico de Patagonia meridional*. Sociedad Argentina de Antropología [Tesis Doctorales].
- de Saint Pierre, M., Gandini, F., Perego, U. A., Bodner, M., Gómez-Carballa, A., Corach, ... y Olivieri, A. (2012). Arrival of paleo-indians to the Southern Cone of South America: new clues from mitogenomes. *PLoS One*, 7(12), e51311.
- Dufour, D. y Sauter, M. (2002). Comparative and evolutionary dimensions of the energetics of human pregnancy and lactation. *American Journal of Human Biology*, 14(5), 584-602.
- FAO, OMS, UNU (1985). *Energy and protein requirements. Technical Report Series No.724*. Organización Mundial de la Salud.

- Favier-Dubois, C., Borella, F. y Tykot, R. (2010). Explorando tendencias en el uso humano del espacio y los recursos en el litoral rionegrino (Argentina) durante el Holoceno medio y tardío. En M. Salemme, F. Santiago, M. Álvarez, E. Piana, M. Vázquez y M. Mansur (Eds.), *Arqueología de la Patagonia: Una mirada desde el último confín* (pp. 985-997). Utopías.
- Feldesman, M., Kleckner J. y Lundy J. (1990). The femur/stature ratio and estimates of stature in mid- and late-Pleistocene fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 83, 359-372.
- Froehle, A. (2008). Climate variables as predictors of basal metabolic rate: new equations. *American Journal of Human Biology*, 20, 510-529.
- Froehle, A. y Churchill, S. (2009). Energetic competition between Neandertals and anatomically modern humans. *PaleoAnthropology*, 96-116.
- German, J. y Dillard, C. (2004). Saturated fats: what dietary intake? *American Journal of Clinical Nutrition*, 80, 550-559.
- Gil, A., Ugan, A. y Neme, G. (2020). More carnivorous than vegetarian: isotopic perspectives on human diets in Late Holocene northwestern Patagonia. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 34, 102620.
- Godin, G. y Shephard, R. (1973). Activity patterns of the Canadian Eskimo. En O. Edholm y E. Gunderson EKE (Eds.), *Polar human biology* (pp. 193-215). Heinemann Medical Books.
- Gómez Otero, J. (2007). *Dieta, uso del espacio y evolución de las poblaciones cazadoras-recolectoras de la costa centro-septentrional de Patagonia durante el Holoceno medio y tardío* [Tesis doctoral, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires].
- Gómez Otero, J., Schuster, V. y Svoboda, A. (2015). Fish and plants: The “hidden” resources in the archaeological record of the North-central Patagonian coast (Argentina). *Quaternary International*, 373, 72-81.
- Gómez Otero, J. y Dahinten, S. (1997-1998). Costumbres funerarias y esqueletos humanos: variabilidad y poblamiento en la costa nordeste de la provincia de Chubut (Patagonia Argentina). *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología (NS)*, 22-23, 101-124.
- Gordón, F., Perez, S. I., Hajduk, A., Lezcano, M. y Bernal, V. (2018). Dietary patterns in human populations from northwest Patagonia during Holocene: an approach using Binford’s frames of reference and Bayesian isotope mixing models. *Archaeological and Anthropological Science*, 10(6), 1347-1358.
- Gordón, F., Béguelin, M., Rindel, D., Della Negra, C., Hajduk, A., Vázquez, R., ... y Bernal, V. (2019). Estructura espacial y dinámica temporal de la ocupación humana de Neuquén (Patagonia argentina) durante el Pleistoceno final – Holoceno. *Intersecciones en Antropología*, 20(1), 93-105.
- Grundy, S. (1997). What is the desirable ratio of saturated, polyunsaturated, and monounsaturated fatty acids in the diet? *The American Journal of Clinical Nutrition*, 66(4) Suppl, 988S-990S.
- Hajduk, A. y Lezcano, M. (2007). Entre invernadas y veranadas: prospecciones arqueológicas en la cuenca superior del río Curi-Leuvú (norte Neuquino). *Actas del XVI Congreso Nacional de Arqueología Argentina, III* (pp. 401-407). San Salvador de Jujuy, Argentina.
- Hockett, B. y Haws J. (2003). Nutritional ecology and diachronic trends in Paleolithic diet and health. *Evolutionary Anthropology Issues, News and Reviews*, 12(5), 211-216.
- Holliday, T. y Ruff, C. (1997). Ecogeographical patterning and stature prediction in fossil hominids: comment on M.R. Feldesman and R.L. Fountain, *American Journal of Physical Anthropology* (1996) 100:207-224. *American Journal of Physical Anthropology*, 103, 137-140.
- Jenike, M. (2001). Nutritional ecology: diet, physical activity and body size. En C. Panter-Brick, R. Layton y P. Rowley Conwy (Eds.), *Hunter-gatherers: an interdisciplinary perspective* (pp. 205-238). Cambridge University Press.

- Johnson, A. (2014). Exploring adaptive variation among hunter-gatherers with Binford's frames of reference. *Journal of Archaeological Research*, 22(1), 1-42.
- Kleiber, M. (1961). *The fire of life: an introduction to animal energetics*. John Wiley.
- Kraft, T. S., Venkataraman, V. V., Wallace, I. J., Crittenden, A. N., Holowka, N. B., Stieglitz, J., ... y Pontzer, H. (2021). The energetics of uniquely human subsistence strategies. *Science*, 374(6575), eabf0130.
- Kris-Etherton, P. (1999). AHA science advisory: monounsaturated fatty acids and risk of cardiovascular disease. *Journal of Nutrition*, 129, 2280-2284.
- Lema, V., Della Negra, C. y Bernal, V. (2012). Explotación de recursos vegetales silvestres y domesticados en Neuquén: implicancias del hallazgo de restos de maíz y algarrobo en artefactos de molienda del Holoceno tardío. *Magallania*, 40(1), 229-247.
- Leonard, W. y Robertson, M. (1992). Nutritional requirements and human evolution: a bioenergetics model. *American Journal of Human Biology*, 4, 179-195.
- Llano, C. y Barberena, R. (2013). Explotación de especies vegetales en la Patagonia septentrional: el registro arqueobotánico de Cueva Huenul 1 (Provincia de Neuquén, Argentina). *Darwiniana, nueva serie*, 1(1), 5-19.
- Llano, C., Ugan, A., Guerci, A. y Otaola, C. (2012). Arqueología experimental y valoración nutricional del fruto de algarrobo (*Prosopis flexuosa*): inferencias sobre la presencia de macrorrestos en sitios arqueológicos. *Intersecciones en Antropología*, 13, 513-524.
- Lunn, J. y Theobald, H. (2006). The health effects of dietary unsaturated fatty acids. *Nutrition Bulletin*, 31, 178-224.
- Marchionni, L., Añino, E. y Miotti, L. (2019). La fracturación de huesos largos durante el Holoceno medio en el Macizo del Deseado. Implicancias para el estudio del aprovechamiento de los guanacos. *Comechingonia. Revista de Arqueología*, 23(2), 81-110.
- Mengoni Goñalons, G. (1999). *Cazadores de guanacos de la estepa patagónica*. Sociedad Argentina de Antropología.
- Millán, A., Gómez Otero, J. y Dahinten, S. (2013). Tendencia secular de la estatura en poblaciones humanas del valle inferior del río Chubut y de la costa centro-septentrional (Patagonia Argentina) durante el Holoceno Tardío. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología*, 38(2), 421-440.
- Miotti, L. y Salemme, M. (1999). Biodiversity, taxonomic richness and specialists-generalists during Late Pleistocene/Early Holocene times in Pampa and Patagonia (Argentina, Southern South America). *Quaternary International*, 53/54, 53-68.
- Moreno, E., Zangrando, A., Tessone, A., Castro, A. y Panarello, H. (2011). Isótopos estables, fauna y tecnología en el estudio de los cazadores-recolectores de la costa norte de Santa Cruz. *Magallania (Punta Arenas)*, 39(1), 265-276.
- Moreno, E. y Videla, B. (2008). Rastreando ausencias: la hipótesis del abandono del uso de los recursos marinos en el momento ecuestre en la Patagonia continental. *Magallania (Punta Arenas)*, 36(2), 91-104.
- Moscardi, B., Rindel, D. y Perez, S. (2020). Human diet evolution in Patagonia was driven by the expansion of *Lama guanicoe* after megafaunal extinctions. *Journal of Archaeological Science*, 115, 105098.
- Muñoz, S. (1997). Explotación y procesamiento de ungulados en Patagonia meridional y Tierra del Fuego. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 25, 201-222.
- Muñoz, A. y Belardi, J. B. (1998). El marcado perimetral en los huesos largos de guanaco de Cañadón Leona (Colección Junius Bird): implicaciones arqueofaunísticas para Patagonia Meridional. *Anales del Instituto de la Patagonia*, 26, 107-118.

- Ochoa, J. y Ladio, A. (2011). Pasado y presente del uso de plantas silvestres con órganos de almacenamiento subterráneos comestibles en la Patagonia. *Bonplandia*, 20(2), 265-284.
- Oyarzábal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., ... y León, R. J. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología austral*, 28(1), 40-63.
- Panigatti, J. (2010). *Argentina 200 años, 200 suelos*. INTA.
- Panther-Brick, C. (2002). Sexual division of labor: energetic and evolutionary scenarios. *American Journal of Human Biology*, 14, 627-640.
- Perez, S., Postillone, B. y Rindel D. (2017). Domestication and human demographic history in South America. *American Journal of Physical Anthropology*, 163, 44-52. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23176>
- Pontzer, H., Raichlen, D., Wood, B., Mabulla, A., Racette, S. y Marlowe, F. (2012). Hunter-gatherer energetics and human obesity. *PLoS ONE*, 7(7), e40503.
- Pontzer, H., Brown, M. H., Raichlen, D. A., Dunsworth, H., Hare, B., Walker, K., ... y Ross, S. R. (2016). Metabolic acceleration and the evolution of human brain size and life history. *Nature*, 533(7603), 390-392.
- Porter, A. (1995). The body weight of AL 2881 ('Lucy'): A new approach using estimates of skeletal length and the body mass index. *International Journal of Osteoarchaeology*, 5(3), 203-212.
- Postillone, B., Cobos, V., Urrutia, C., Dejean, C., González, P., Perez, I. y Bernal, V. (2020). Mitochondrial DNA diversity and evolutionary history of native human populations of Argentinean Northwest Patagonia. *Human Biology*, 91(2), 57-79.
- Pucciarelli, H., Carnese, R. y Guimarey, L. (1996). Desnutrición y dimorfismo sexual. *Ciencia Hoy*, 6, 53-59.
- Ranieri, J., Oyhenart, E. y Rodrigo, M. (1999). Influencia de la nutrición sobre la diferenciación sexual. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 2(1), 123-134.
- Rindel, D. (2009). *Arqueología de momentos tardíos en el noroeste de la Provincia de Santa Cruz (Argentina): una perspectiva faunística* [Tesis doctoral, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires].
- Rindel, D. (2013). Marcos de referencia y frecuencia de partes esqueléticas de guanaco en sitios de Patagonia meridional: el caso del índice de médula insaturada. En A. Zangrando, R. Barberena, A. Gil, G. Neme, M. Giardina, L. Luna... y A. Tivoli (Eds.), *Tendencias teórico-metodológicas y casos de estudio en la arqueología de Patagonia* (pp. 515-522). Museo de Historia Natural de San Rafael, SAA e INAPL.
- Rindel, D. (2017). Explorando la variabilidad en el registro zooarqueológico de la provincia del Neuquén: tendencias cronológicas y patrones de uso antrópico. En F. Gordón, R. Barberena y V. Bernal (Eds.), *El poblamiento humano del Norte del Neuquén: estado actual del conocimiento y perspectivas* (pp. 101-122). Aspha.
- Rindel, D., Gordón, F., Moscardi, B. y Perez, I. (2021a). The role of small prey in human populations of Northwestern Patagonia and its implications. En J. Belardi, D. Bozzuto, P. Fernández, E. Moreno y G. Neme (Eds.), *Ancient hunting strategies in Argentina* (pp. 175-207). Springer [The Latin American Studies Book Series].
- Rindel, D., Moscardi, B. y Perez, S. (2021b). The distribution of the guanaco (*Lama guanicoe*) in Patagonia during Late Pleistocene - Holocene and its importance for prehistoric human diet. *The Holocene*, 31(4), 644-657. 10.1177/0959683620981689
- Ruff, C. (1994). Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids. *Yearbook of Physical Anthropology*, 37, 65-107.
- Ruff, C., Trinkaus, E. y Holliday T. (1997). Body mass and encephalization in Pleistocene Homo. *Nature*, 387, 173-176.

- Samaras, T. T. (2007). *Human body size and the laws of scaling: physiological, performance, growth, longevity and ecological ramifications*. Nova Publishers.
- Scartascini, F. (2014). *Arqueología de la pesca en la costa Rionegrina. Patagonia Argentina* [Tesis doctoral, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires].
- Scartascini, F. (2017). The role of ancient fishing on the desert coast of Patagonia, Argentina. *The Journal of Island and Coastal Archaeology*, 12(1), 115-132.
- Sibly, R., Brown, J. y Kodric-Brown, A. (Eds.) (2012). *Metabolic ecology: a scaling approach*. John Wiley & Sons.
- Simopoulos, A. (2001). N-3 fatty acids and human health: Defining strategies for public policy. *Lipids*, 36, S83-S89.
- Sorensen, M. y Leonard, W. (2001). Neandertal energetics and foraging efficiency. *Journal of Human Evolution*, 40, 483-495.
- Svoboda, A. y Gómez Otero, J. (2015). Peces marinos, peces fluviales: explotación diferencial por grupos cazadores-recolectores del noreste de Chubut (Patagonia central, Argentina). *Archaeofauna*, 24, 87-101.
- Tessone, A. (2010). *Arqueología y ecología isotópica. Estudio de restos humanos del Holoceno tardío en Patagonia meridional* [Tesis doctoral, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires].
- Trotter, M. y Gleser, G. (1952). Estimation of stature from long bones of American whites and negroes. *American Journal of Physical Anthropology*, 10, 463-514.
- Trotter, M. y Gleser, G. (1958). A reevaluation of estimation of stature based on measurements of stature taken during life and of long bones after death. *American Journal of Physical Anthropology*, 16(1), 79-123.
- Williamson, C., Foster, R., Scanner, S. y Buttriss, J. (2005). Red meat in the diet. *Nutrition Bulletin*, 30, 323-355.
- Wolfram, G. (2003). Dietary fatty acids and coronary heart disease. *European Journal of Medical Research*, 8, 321-324.
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J. M., Olesen, J. M., Valido, A. y Warren, P. H. (2005). Body size in ecological networks. *Trends in ecology & evolution*, 20(7), 402-409.
- Zubimendi, M. y Ambrústolo, P. (2011). La presencia de ítems marinos en el interior de la Patagonia central. En *Movilidad y migraciones. Actas de las III Jornadas Multidisciplinarias* (pp. 291-305).
- Zuñiga Thayer, R. y Suby, J. (2020). Análisis comparativo de fórmulas de estimación de la talla en restos humanos de Patagonia Austral. Primeros resultados. *Revista del Museo de Antropología*, 13(2), 135-144.

Notas

1 Ncdisc.org (2022). <https://ncdisc.org/data-downloads-adiposity-urban-rural.html>. Consultado en junio de 2022.

2 MFHD: Maximum Femoral Head Diameter corresponde a FDMC de Béguelin (2009) y FH de Ruff et al. (1997).