

FILOGENIAS ANDINAS: ANÁLISIS CLADÍSTICO DE LAS PUNTAS LÍTICAS LANCEOLADAS DEL HOLOCENO MEDIO DE LA PUNA DE ARGENTINA Y NORTE DE CHILE

*Hernán Muscio** y *Marcelo Cardillo***

Fecha de recepción: 2 de noviembre de 2018

Fecha de aceptación: 27 de septiembre de 2019

RESUMEN

Este trabajo presenta el análisis filogenético de las puntas de proyectil lanceoladas del Holoceno medio de las Tierras Altas Surandinas. Aplicamos el método cladístico y un enfoque de evidencia total, al integrar un conjunto sólido de datos morfológicos, métricos y discretos. A través de esta metodología, documentamos una fuerte señal filogenética en el conjunto de datos culturales, y una estructura que se ajusta al modelo cladístico de evolución ramificante. El árbol filogenético obtenido revela el patrón de cambio evolutivo de estos artefactos, así como un proceso de diversificación de clases de puntas. Concluimos que en el área de estudio se produjo un proceso de diversificación de puntas de proyectil durante el Holoceno medio en tándem con una tendencia general hacia la reducción en el tamaño de las puntas; y asociado a la aparición de nuevas técnicas de caza. Discutimos estos resultados sugiriendo que este proceso de diversificación fue el producto de un aumento en la tasa de innovación tecnológica que acompañó al crecimiento de la población desde el comienzo de la mitad del Holoceno.

Palabras clave: tecnología lítica – evolución cultural – cladismo – arqueología de la Puna

* Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas-Instituto de Arqueología, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires, E-mail: hmuscio@gmail.com

** Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Instituto Multidisciplinario de Historia y Ciencias Humanas. E-mail: marcelo.cardillo@gmail.com

ANDEAN PHYLOGENIES: CLADISTIC ANALYSIS OF LANCEOLATE LITHIC POINTS OF THE MID HOLOCENE OF THE PUNA OF ARGENTINA AND NORTHERN CHILE

ABSTRACT

This work presents the phylogenetic analysis of the mid-Holocene lanceolate projectile points from the southern Andean Highlands region. We applied the cladistics method and a total evidence approach, by integrating a robust set of morphological, metric and discrete data. Through this methodology, we documented a strong phylogenetic signal in the cultural data set, and a structure which fits the cladistic model of branching evolution. The obtained phylogenetic tree reveals the pattern of evolutionary change of these artifacts as well as a process of diversification of point classes. We conclude that in the study area the diversification of projectile point classes occurred during the mid-Holocene in tandem with a general trend towards the reduction in size of the points; and associated with the spread of new hunting techniques. We discuss these results suggesting that this process of diversification was the result of an increased rate of technological innovation that accompanied population growth since the beginning of the mid-Holocene.

Keywords: *lithic technology – cultural evolution – cladistics – archeology of the Puna*

INTRODUCCIÓN

Desde hace 12000 años AP, durante el límite Pleistoceno-Holoceno, cuando los humanos se dispersaron a las Tierras Altas Surandinas, el registro arqueológico documenta la persistencia de la caza como estrategia predominante del nicho económico en el área. Esta situación cambió tardíamente en el Holoceno, hacia los *ca.* 3000 AP cal., con el desarrollo pleno de nichos basados en la producción de alimentos, a partir de la agricultura o el pastoreo (Escola 1996; Yacobaccio 2001; Yacobaccio y Vilá 2013).

En los últimos años, sobre la base de nuevas evidencias (Núñez *et al.* 2005, 2010; Restifo 2013a y b) se ha avanzado en el estudio de la cronología y de la diversidad de los cabezales líticos holocénicos de las Tierras Altas Surandinas, el área comprendida por la Puna de Argentina y el Norte de Chile (figura 1). Esto permitió documentar patrones de representación de clases de puntas de alta resolución temporal para el bloque Holoceno temprano-Holoceno medio (Martínez 2003, 2005; Hocsman 2006; López y Restifo 2012, 2014; Huguin 2013, 2014). La clasificación de estos artefactos se hizo a partir de la variación en los estados de atributos morfológicos en limbo y pedúnculo (Aschero 1983; Pintar 1995, 2014; Martínez 2003; Ratto 2003; De Souza 2004a y b; Núñez *et al.* 2005; Hocsman 2006; Aschero *et al.* 2011; Moreno 2011; Huguin y Yacobaccio 2012; López 2013; Restifo 2013a y b; entre otros). Esto dio lugar a la documentación de distintas morfologías de cabezales líticos a nivel local y macrorregional, y a la detección de artefactos temporalmente diagnósticos, de alta representación en el registro arqueológico del área de estudio (Huguin 2014; López y Restifo 2014).

Durante este bloque de tiempo, que abarcó cerca de 9000 años, durante el cual la caza fue la estrategia predominante de subsistencia humana, se ha considerado que la diversidad morfológica de los cabezales líticos de las Tierras Altas Surandinas documenta diferentes sistemas de armas, tales como arco y flecha, lanza arrojadiza, lanza no arrojadiza y propulsor de dardos (ver Aschero y Martínez 2001; Aschero y Hocsman 2011; Ratto 2003; Restifo 2013 a,b). Con el fin de explicar la diversidad de cabezales líticos funcionales como punta de proyectil se plantearon cambios en las técnicas de caza a lo largo del Holoceno. Esto se hizo modelando distintas estrategias de caza en las cuales intervinieron diferentes clases de puntas mediante información distribucional, topográfica, ecológica y etológica (Aschero y Martínez 2001; Martínez 2003, 2007; Ratto 2003; De Souza 2004a; Moreno 2011).

Un aspecto a destacar es la continuidad formal y la superposición temporal de varias clases y atributos de estos cabezales líticos, especialmente los de morfología lanceolada (Hoguín 2013, 2014; López y Restifo 2014). Algunos de estos artefactos también han sido identificados como temporalmente diagnósticos en el área Andina Centro Sur (Klink y Aldenderfer 2005; ver discusión en Beck 1998) así como en el área central de Argentina, en particular en las provincias de San Luis y Córdoba (González 1952, 1960; Rivero y Heider 2016, 2017; entre otros). Más generalmente, dentro del paradigma Histórico-Cultural se ha considerado estos artefactos lanceolados como característicos del llamado Horizonte Andino de Bifaces, de amplia distribución en Sudamérica (Schobinger 1988), ejemplificados por las puntas lanceoladas denominadas Ayampitín (González 1952). Precisamente, la continuidad de atributos y artefactos en el tiempo y en el espacio es uno de los resultados posibles de la transmisión cultural, cuando actúa preservando linajes de artefactos en un área geográfica (O'Brien *et al* 2001; O'Brien y Lyman 2003). De hecho, el análisis de conjuntos de cabezales líticos lanceolados procedentes de contextos del Holoceno medio de la Puna de Salta, Argentina, ha permitido documentar un patrón de diversificación de linajes que sugiere un proceso de cladogénesis para estos diseños (Cardillo 2002, 2009). Para determinar si este patrón evolutivo se repite en una escala geográfica mayor y apuntando a discutir sus causas, en este trabajo ampliamos la muestra de artefactos para el estudio filogenético, tomando el conjunto de clases cabezales líticos de limbo lanceolado *sensu* Aschero *et al.* (2011) del Holoceno medio de las Tierras Altas Surandinas. Nuestra hipótesis es que debido a la acción de la transmisión cultural, estas clases de artefactos evolucionaron en un proceso bifurcante. De acuerdo con esto, buscamos: a) documentar la existencia de señal filogenética con estructura cladística en este conjunto cultural y, b) identificar los patrones de diversificación y evolución de clases y atributos de estos morfodiseños en esta región de los Andes y a largo del tiempo. En la siguiente sección presentamos los fundamentos del cladismo y aportamos definiciones analíticas que sirven de base para nuestro trabajo.

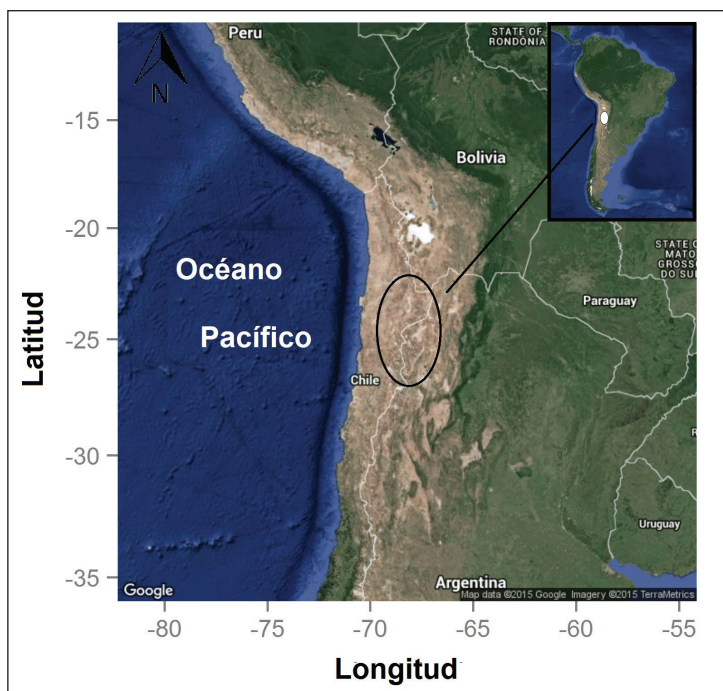


Figura 1. Área de estudio Tierras Altas Surandinas

Cladismo y evolución cultural

La cultura puede definirse como información socialmente aprendida mediante mecanismos de transmisión (Boyd y Richerson 1985; Durham 1991; Richerson y Boyd 2005; Muscio 2009a; Mesoudi 2011). La acción de distintos mecanismos de aprendizaje social da lugar a la transmisión de rasgos no genéticos, de ancestros a descendientes y a la acumulación de variantes fenotípicas culturalmente transmitidas a nivel poblacional (Boyd y Richerson 1996; Richerson y Boyd 2005; Muscio 2009a). Cuando consideramos que un aspecto central de la evolución es la descendencia con modificación, surge la posibilidad de documentar estos procesos en conjuntos culturales si se sospecha que están evolutivamente relacionados por transmisión. De hecho, en evolución cultural se ha avanzado mucho en la aplicación de métodos filogenéticos para documentar patrones de evolución en conjuntos culturales (Boyd *et al.* 1997; Collard *et al.* 2006; Lipo *et al.* 2017; Scheinsohn 2009; García Rivero 2013). Entre estos métodos, y al igual que en la reconstrucción de filogenias biológicas, la cladística ha resultado uno de los más populares (O'Brien *et al.* 2001; O'Brien y Lyman 2003). Un aspecto central de la cladística es su sujeción al modelo darwiniano de evolución bifurcante (Morrone 2000). Este proceso evolutivo ramificante produce filogenias en las que pueden distinguirse grupos de taxones con un mismo antepasado común. Cada uno de estos grupos conforma un clado, definido como el grupo de taxones que incluye un ancestro común y todos sus descendientes. Así, la historia evolutiva de un conjunto relacionado por herencia de clases o taxones se describe mediante diagramas en forma de árbol. Estos exponen la estructura jerárquica de la filogenia, resultante de la divergencia binaria, mediante el ordenamiento que presenta cada clase o taxón en los clados (Kitching *et al.* 1998; Morrone 2000). En este marco, se llama cladogénesis al proceso evolutivo por el cual un linaje ancestral se divide en linajes hermanos que evolucionan independientemente (Gould 2002). En breve, independientemente del sistema de herencia involucrada en el proceso evolutivo, ya sea biológica o cultural, cuando en un conjunto de datos se puede determinar la existencia de estructura cladística, se dice que se ha documentado señal filogenética en ese conjunto, producto de un proceso de evolución ramificante (Muscio 2009a, 2010). De este modo, en evolución cultural es particularmente importante documentar la señal filogenética de conjuntos de datos que se presuponen relacionados por efectos de la transmisión. En este trabajo abordamos esta consigna, en el conjunto de cabezales líticos mencionado.

MATERIALES Y MÉTODOS

El método cladístico

En la teoría evolutiva, filogenia refiere a la historia genealógica de un grupo en el cual las relaciones entre ancestros y descendientes son hipotéticas (Kitching *et al.* 1998, Morrone 2000). El análisis cladístico es un método para reconstruir esas relaciones entre los miembros de un conjunto de clases o taxones a partir de sus estados de atributos (Kitching *et al.* 1998; Morrone 2000; Felsenstein 2004). Esta reconstrucción se hace mediante algoritmos que buscan una estructura cladística bajo el principio de parsimonia. La parsimonia es la base de la cladística. Esta implica considerar que ante dos hipótesis evolutivas, dejando todo constante, se debe preferir aquella que implique la menor cantidad de cambios. De este modo, los algoritmos construyen grupos de taxones minimizando la cantidad de cambios evolutivos que tuvieron que ocurrir (Kitching *et al.* 1998, Felsenstein 2004).

La principal fortaleza del método cladístico es que la reconstrucción filogenética considera solamente la distribución de los rasgos homólogos en el conjunto de datos. Se denomina homólogos a aquellos rasgos heredados de un ancestro común. Por ejemplo, si las clases de artefactos B y C

presentan ambas el rasgo x, que también está presente en la clase A, que a su vez es ancestro de B y C, entonces x es un rasgo homólogo. Inversamente, los rasgos análogos son los que evolucionan independientemente en linajes no conectados por la herencia. En términos cladísticos, los primeros constituyen sinapomorfias, o similitudes heredadas de ancestros comunes (Kitching *et al.* 1998; Morrone 2000). Los segundos constituyen homoplasias y son caracteres similares pero originados independientemente, que pueden estar presentes en varias clases por convergencia evolutiva y otros procesos como la reversión, el paralelismo o la transferencia horizontal entre linajes.

Entonces, mediante el uso de las sinapomorfias para la construcción de las relaciones evolutivas entre clases, el cladismo documenta en cladogramas la estructura ramificante entre taxa evolutivamente relacionados, conformando agrupamientos denominados clados.

Matriz de datos

La construcción de la matriz de datos fue realizada en un formato adecuado para el empleo del programa TNT (Goloboff *et al.* 2008), que permite utilizar conjuntamente caracteres de distinto tipo. Al respecto, se ha demostrado que las matrices con datos métricos, morfológicos y discretos reducen la incertidumbre en la reconstrucción de árboles filogenéticos (Goloboff *et al.* 2006; Catalano *et al.* 2015) en lo que se conoce como enfoque de evidencia total. Para tal fin, se emplearon trece clases de puntas líticas dadas a conocer en la bibliografía especializada (Martínez 2003, 2005, 2007; Aschero *et al.* 2011; Restifo 2013a; López y Restifo 2014) y que cuentan con asignación cronológica conocida a partir de fechados radiocarbónicos en distintos contextos de las Tierras Altas Surandinas, lo que sirvió para establecer un rango cronológico para cada clase (figura 2). Es importante destacar que en la definición de estas clases, los distintos autores han sido cuidadosos en no considerar especímenes resultantes del proceso de mantenimiento-reactivación (Ver Shott 2011).

Con el fin de realizar un análisis de evidencia total (Rieppel 2005), construimos cuatro matrices que incluyeron caracteres métricos cuantitativos, morfométricos y cualitativos (figura 3). La matriz de caracteres cualitativos incluyó cinco caracteres binarios; limbo (normal=1, aserrado=0, figura 3 n°7), pedúnculo (ausente=0, presente=1, figura 3 n°8), espolón (ausente=0, presente=1, figura 3 n°9), reducción bifacial o en ambas caras (ausente o unifacial=0, presente o bifacial=1, figura 3 n°10) y base (cóncava=0 o convexa=1, figura 3 n°11). Luego, las distintas matrices fueron combinadas en una sola de trece clases y once caracteres. El empleo de esta matriz de evidencia total permite reducir la incertidumbre en la búsqueda y evaluar la señal filogenética del conjunto de datos (Rieppel 2005).

Matriz de forma

Los datos de la forma de las puntas fueron obtenidos mediante morfometría geométrica (Bookstein 1982, 1991, 1997; Catalano *et al.* 2010) siguiendo la metodología general definida en distintas publicaciones por uno de los autores (Cardillo 2009, 2010; ver también Rivero y Heider 2017, 2018). Este método se basa en la disposición a lo largo del contorno y máximos de curvatura de las imágenes digitalizadas de una serie de puntos denominados comúnmente *landmarks* y *semilandmarks*. Los primeros son emplazados (en el caso de las puntas de proyectil) en rasgos topográficos claramente diferenciables, como en los máximos de curvatura (Bookstein 1991, 1997 y figura 3); los *semilandmarks* son conjuntos de puntos distribuidos a lo largo del contorno emplazados entre dos *landmarks* y poseen la función de describir cambios en el contorno en el cual no existen hitos topográficos (Bookstein 1991, 1997). Estas coordenadas (ya que la localización














	Rango calibrado 8488 a 6867	Grupo externo N° 10: tipo quebrada seca 3C punta de limbo lanceolado de bordes paralelos rectos dentados, base escotada y tamaño grande Referencia: Martínez (2003, 2005, 2007)
	7981 a 6867	Grupo externo N° 11: TM QSD punta de limbo lanceolado, de bordes paralelos lisos, base escotada y tamaño grande Referencia: Martínez (2003, 2005, 2007)
	8606 a 7370	N° 1: punta lanceolada de pedúnculo esbozado, de limbo liso, base convexilínea y tamaño grande Referencia: López y Restifo (2014), Restifo (2013)
	6242 a 3371	N° 2: punta de limbo triangular dentado con hombros y espolón, base convexilínea y tamaño grande Referencia: López y Restifo (2014), Restifo (2013)
	8606 a 7370	N° 3: punta lanceolada apedunculada de limbo liso, base convexilínea y tamaño grande Referencia: López y Restifo (2014), Restifo (2013)
	6242 a 3371	N° 4: punta triangular de limbo dentado, hombros y espolón, base convexilínea y tamaño pequeño Referencia: López y Restifo (2014), Restifo (2013)
	6242 a 4853	N° 5: punta pentagonal de limbo triangular, pedúnculo destacado o esbozado, base convexilínea, bordes dentados y tamaño mediano Referencia: López y Restifo (2014), Restifo (2013)
	6242 a 4853	N° 6: punta lanceolada de limbo dentado, pedunculo destacado o esbozado, con hombros y espolón, base convexilínea Referencia: López y Restifo (2014), Restifo (2013)
	6740 a 4368	N° 7: punta apedunculada de limbo lanceolado, base convexilínea, bordes lisos y tamaño pequeño Referencia: López y Restifo (2014), Restifo (2013)
	7282 a 5520	N° 8: punta apedunculada de limbo lanceolado, borde liso, base convexilínea y tamaño mediano Referencia: López y Restifo (2014), Restifo (2013)
	5811 a 4673	N° 9: artefacto de módulo laminar, unifacial de pedúnculo esbozado, tamaño mediano "tipo saladillo" Referencia: López y Restifo (2014), Ratto (2006), Restifo (2013)
	8675 a 6867	N° 12: TM PZA, punta de limbo lanceolado de bordes subparalelos lisos, base convexilínea, tamaño grande Referencia: Martínez (2003, 2005, 2007)
	6616 a 2528	N° 13: punta de limbo lanceolado o bipunta, tamaño pequeño Referencia: Aschero <i>et al</i> (2011), Restifo (2013)

Figura 2. Ejemplo de clases empleadas en este análisis. Las dos primeras puntas fueron empleadas como grupo externo para la reconstrucción filogenética (ver más adelante), modificadas a partir de Martínez (2003) figuras 2:140 y 3:142. Rango cronológico obtenido a partir de fechados calibrados y definición de las clases con la correspondiente referencia. Escala 1 cm

de cada punto es descrita por un eje x e y en el caso de dos dimensiones) poseen variación tanto métrica como morfológica. El método de Procrustes, permite la superposición de *landmarks* y *semilandmarks* en tanto que elimina la información referente a la localización, translación y rotación del objeto, generando un espacio residual en relación con el tamaño denominado espacio de forma (Rohlf 1999). En estos términos, llamamos módulos la configuración de *landmarks* y *semilandmarks* que definen una sección de la morfología que presenta integridad tanto tecnológica como potencialmente funcional. Sobre esta base, para nuestro análisis utilizamos dos módulos: el contorno del limbo (figura 3 n°5) y el contorno del empuñadura (figura 3 n°6). En el primer caso, el contorno del limbo está sujeto a similares requerimientos de performance (capacidad de corte, penetración) y de cambios vinculados a la historia de vida (mantenimiento, reactivación). En tanto que los requisitos de diseño del empuñadura están en relación con otros factores, como puede ser la sujeción al resto del sistema técnico o su resistencia al estrés mecánico durante el impacto (ver discusión en Ratto 2003; Hughes 1998).

En ambos casos se emplearon tres *landmarks* en cada uno de los extremos o máximos de curvatura y cuatro *semilandmarks* para capturar la forma general del contorno (figura 3). En particular, nos interesan los cambios graduales en la curvatura de las formas de cada clases y si el cambio en uno de los módulos es acompañado por modificaciones en el otro a lo largo de la historia filogenética. El método implementado en TNT busca estimar aquellas configuraciones de *landmarks* que impliquen que el desplazamiento entre *landmarks* individuales ancestrales y descendientes sea el mínimo posible (Catalano *et al.* 2015). Cada conjunto de coordenadas (módulo) es leído como un solo carácter por TNT, por lo que el conjunto de 14 puntos (un par de coordenadas x e y para cada punto) cuentan como un solo carácter en cada caso. Para el registro de los puntos y la generación de las coordenadas de forma se empleó el paquete estadístico tps series (Rohlf 2016a,b,c).

En cuanto a las variables métricas utilizamos cuatro caracteres continuos, medidos en mm (figura 3): largo máximo (figura 3 n°1), ancho máximo (figura 3 n°2), ancho máximo del área de empuñadura (figura 3 n°3), y espesor máximo (figura 3 n°4). En tanto que es común discretizar los caracteres continuos en algunos programas, TNT presenta la ventaja de que permite emplearlos sin realizar este procedimiento (Goloboff *et al.* 2006), aunque es conveniente transformarlos previamente, para que las distintas variables métricas posean una extensión o recorrido similar. Por ello, para eliminar las diferencias en la escala de la varianza entre las variables métricas se estimó la razón entre cada medición y el valor máximo de cada variable, tal que el recorrido de cada una está estandarizado y oscila entre 0 y 1.

El resultado de la integración de las distintas matrices generó una nueva matriz de 13 clases y 11 caracteres (figura 3).

Selección de *Outgroups*

La reconstrucción de una filogenia cladística requiere de una hipótesis de ancestralidad de los caracteres presentes en los taxones del grupo estudiado, llamado grupo interno, o *ingroup* (Kitching *et al.* 1998). Con este fin, para el grupo interno de interés se postulan uno o más ancestros hipotéticos. A cada uno de estos se le denomina *outgroup* o grupo externo. Así, cada *outgroup* contiene los estados de carácter primitivos que sirven para polarizar la filogenia, es decir, para direccionar al cambio evolutivo. Idealmente, la relación filogenética entre un *outgroup* y el grupo interno tiene que ser menor a la de los miembros del grupo interno entre sí. De modo tal que cada *outgroup* es un ancestro hipotético que debe estar alejado del *ingroup*, aunque no tanto como para perder la señal filogenética. En arqueología se han explorado métodos de búsqueda computacional de *outgroups* para casos en los que la determinación de ancestros es de alta incertidumbre. Por ejemplo, esto se ha hecho para *ingroups* formados exclusivamente por puntas Clovis (ver O'Brien

et al. 2001). En nuestro caso de estudio, la elección de los *outgroups* la hicimos tomando clases con cronologías de aparición temprana en el área de estudio y que a la vez poseen una serie de características distintivas, pero afines al *ingroup* (figura 2). La figura 2 informa las edades calibradas de cada una de las clases discutidas en este trabajo y resumidas en López y Restifo (2014) y Restifo (2013b). Las calibraciones las realizamos mediante Oxcal (Bronk Ramsey 2009) utilizando la curva del hemisferio sur SHCal13: *Southern Hemisphere* (Hogg *et al.* 2013), tomando el punto medio del intervalo a dos sigma. Sobre esta base, seleccionamos como *outgroups* las puntas apedunculadas de bordes rectos y base escotada (Martínez 2005, 2007) representadas por las clases 10 y 11 (figura 2) y fechadas a comienzos del Holoceno medio (Martínez 2005, 2007). Estas clases, más allá de presentar características comunes del resto de las clases, como la forma general del contorno, presentan las diferencias técnicas, morfológicas y métricas distintivas antes mencionadas (ver Martínez 2005). Para polarizar y enraizar los árboles en cada corrida de TNT utilizamos la clase 10 y 11, como se presenta más adelante, la clase 11 se ubica basalmente en el árbol, lo que es esperable cuando hay múltiples *outgroups*. De este modo el *ingroup* quedó compuesto por las 11 clases restantes.

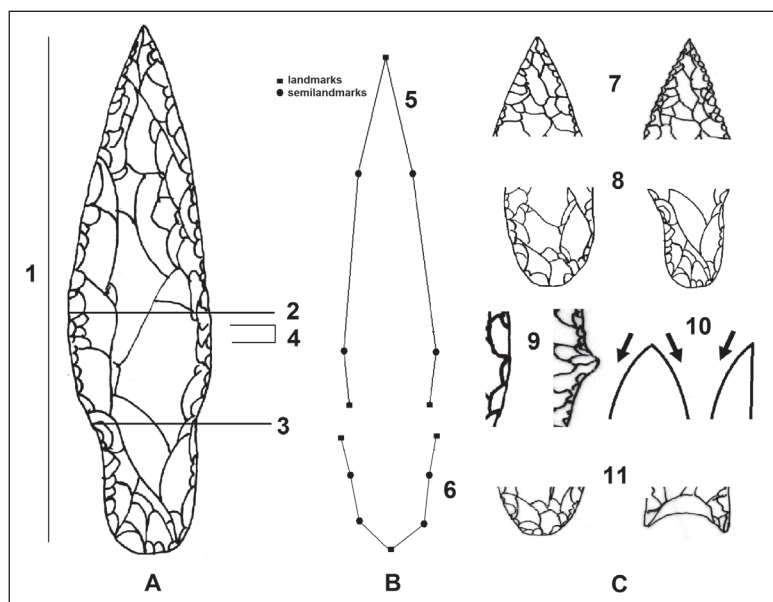


Figura 3. Caracteres: A) continuos métricos: 1) largo máximo, 2) ancho máximo, 3) ancho máximo de la sección del empuñe y, 4) espesor máximo; B) continuos morfométricos: *landmarks* cuadrados, *semilandmarks* círculos, 5) limbo, 6) sector del empuñe; C) discretos: 7) limbo, 8) sector del empuñe, 9) espolón, 10) tratamiento y, 11) base

Medidas de bondad de ajuste al modelo cladístico

Conforme aumenta la homoplasia del conjunto de datos, su señal filogenética disminuye. Sobre esta base se construyen los dos principales índices de bondad de ajuste cladístico que utilizamos en este trabajo: el Índice de Consistencia, CI, y el Índice de Retención, RI. Mediante el CI, la consistencia de la señal filogenética del cladograma es medida por la cantidad de sinapomorfías relativa a la cantidad de cambios necesarios para su construcción (Felsenstein 2004). Este índice varía entre 0 y 1. Cuando CI se aproxima a 1, la homoplasia es nula y se infiere que la estructura

de datos resulta totalmente explicada en términos cladísticos. Inversamente, cuando CI es 0 no hay señal filogenética alguna en el conjunto de datos. Por otra parte, el RI cuantifica la cantidad de homoplasia de todos los caracteres en relación con la cantidad de homoplasia posible en el cladograma (Felsenstein 2004; Morrone 2000). Cuando RI tiende a 1 el cladograma no documenta homoplasia alguna y entonces se dice que su señal filogenética es robusta. De este modo, CI y RI miden el ajuste global entre el conjunto de datos y el patrón cladístico o filogenético (Kitching *et al.* 1998; Morrone 2000).

Finalmente, utilizamos medidas de confianza obtenidas por remuestreo para evaluar la reconstrucción filogenética, calculando el soporte de *bootstrap*¹ de los nodos de los árboles. Este procedimiento es de gran utilidad para medir la incertidumbre en la reconstrucción filogenética ya que usualmente el resultado de la búsqueda genera más de un árbol igualmente parsimonioso en términos de la cantidad de pasos o cambios evolutivos, aunque con diferente ordenamiento de clases en las ramas resultantes. Por este método la matriz de datos original es remuestreada para obtener nuevas matrices, las que luego son sometidas a una búsqueda cladística, con el fin de obtener *n* árboles más parsimoniosos. Por este procedimiento se compara la estructura de todos los árboles obtenidos por remuestreo. A los nodos presentes se les asigna un valor de probabilidad correspondiente a su frecuencia de aparición aleatoria en los distintos árboles. Aquellos con frecuencia del 100% son los nodos que aparecen siempre en el remuestreo. La alta robustez probabilística de estos árboles expresa que su estructura está sostenida por un mayor número de sinapomorfías que las esperables al azar. En cambio, los clados con la mayor inestabilidad son aquellos que, por el contrario, presentan mayor número de homoplasias a lo largo del remuestreo y por eso aparecen sus nodos en baja frecuencia formando clados poco resueltos. Para la construcción de los árboles, las ramas con valores menores al 50% son representadas sin soporte, lo que indica que sus relaciones de descendencia no poseen una resolución robusta (figura 4).

Procedimiento de búsqueda de árboles más parsimoniosos

El software que utilizamos para la reconstrucción cladística es TNT (Goloboff *et al.* 2008) ya que su algoritmo es de alta performance para la búsqueda de árboles en conjuntos de datos extensos, permitiendo además la inclusión de caracteres métricos y morfométricos. También utilizamos los códigos de TNT para la obtención del CI, RI y de los árboles de remuestreo con los valores de soporte *bootstrap*.

Para la búsqueda del árbol más parsimonioso realizamos 1000 corridas, utilizando el método de TBR (*tree bisection and reconnection*) sobre árboles de Wagner, almacenando hasta 100 árboles subóptimos cada vez. Las búsquedas se realizaron en repetidas oportunidades observando que el criterio empleado generaba un resultado repetible y consistente. Esto resultó en un solo árbol más parsimonioso. Posteriormente se compararon los árboles en función del ajuste obtenido por remuestreo simétrico a partir de 1000 pseudoréplicas, donde las ramas soportadas menos del 50% de las veces son representadas como politomías, que son nodos sin bifurcación en los que pueden colapsar tres o más ramas. En estos casos, la bifurcación no es binaria (ya que no puede resolverse el ancestro más cercano de dos clases), sino múltiple, indicando homoplasia.

RESULTADOS

Con nuestro procedimiento de búsqueda y en nuestra matriz de datos TNT retuvo un solo árbol como el más parsimonioso, con CI=0,586, y RI=0,674. Es interesante señalar que si bien la homoplasia medida por el CI da un valor intermedio, el caso del RI indica que un 67% de los

cambios observados posee estructura filogenética. De estos dos índices se infiere la existencia de una alta señal filogenética en el conjunto cultural analizado, con una estructura cladística. Asimismo, los valores de soporte de remuestreo, señalan la existencia de señal filogenética a lo largo de los distintos clados, con algunas excepciones en donde persiste la incertidumbre de algunos nodos, dando lugar a politomías (figura 4).

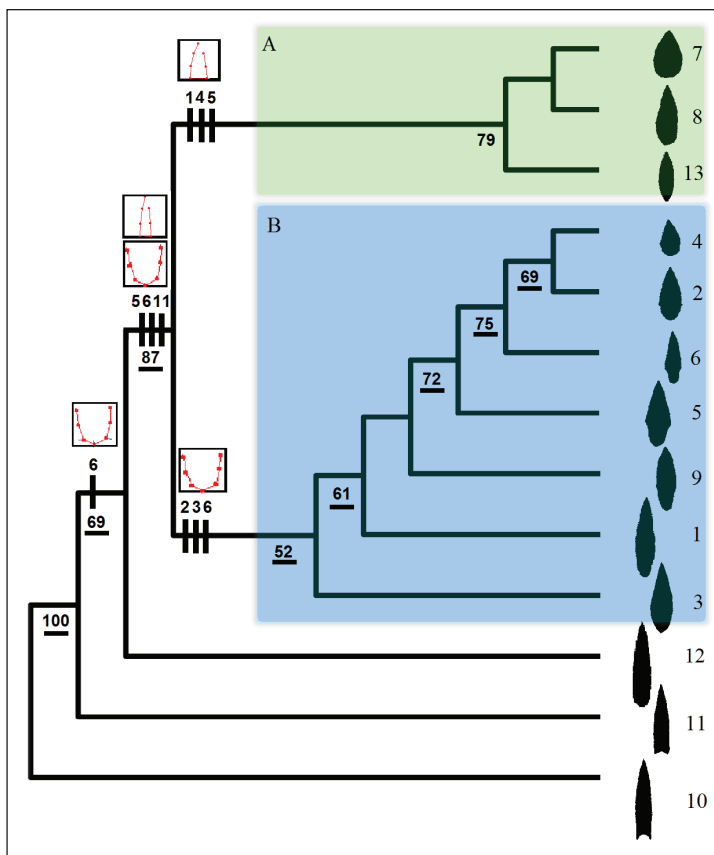


Figura 4. Árbol más parsimonioso obtenido utilizando como *outgroup* las morfologías de base convexa

En la topología del árbol, se identifican dos grandes clados que se repiten (verde A y azul B) en donde las clases 10, utilizada para polarizar el árbol, y 11 seleccionadas como *outgroup* ocupan el nodo basal. La clase 12 es la más ancestral del *ingroup* y se ubica en un punto de divergencia entre dos grandes clados que poseen un alto soporte *bootstrap*, con una probabilidad de 87%. En términos cladísticos esta ramificación está marcada por la aparición de tres sinapomorfías. Dos de ellas son morfológicas (5,6) y la tercera corresponde a un carácter dicotómico de la base de las puntas (11). Las dos sinapomorfías morfológicas documentan una relativa expansión del limbo de las puntas y una compresión de la sección del enmangue, que se vuelve algo más baja y redondeada con respecto a las clases más ancestrales. Esto representa un carácter derivado de la clase 12 (figura 2) que, como se mencionó, ocupa una posición ancestral con respecto a la bifurcación y es la que se encuentra más cercana al *outgroup*.

Por otra parte, es muy importante señalar que el clado verde se sostiene en tres sinapomorfías correspondientes a dos caracteres métricos (1, 4) y a uno morfológico (5). Esto documenta un

proceso evolutivo en el diseño de estas puntas que implicó una reducción en el largo máximo y en el espesor del sector del empuñe, el cual se incrementó al igual que la curvatura del limbo (5) que pasó a una forma relativamente más oval en las clases más tardías de la filogenia.

DISCUSIÓN

Una perspectiva heredada de la antropología cultural sostiene que a diferencia de la biología, los productos culturales participan siempre de sistemas donde lo que prima es la recombinación de elementos de distintos orígenes (Temkin y Eldredge 2007). Bajo esta visión, la cultura no da lugar a la formación de linajes temporalmente estables. Mucho menos a la emergencia de patrones ramificantes. El trabajo que aquí hemos presentado no soporta esta hipótesis. Por el contrario, nuestro caso de estudio documenta en las puntas líticas del Holoceno medio de las Tierras Altas Surandinas, la existencia de herencia con modificación y un patrón de evolución claramente ramificante, es decir cladístico.

Nuestra reconstrucción filogenética logró documentar distintos linajes de clases de puntas y patrones de descendencia con modificación en gran parte de los caracteres estudiados, tanto morfológicos, métricos como discretos. Una de las tendencias más claras observadas es la reducción a lo largo de la filogenia del tamaño general, así como cambios en la morfología del limbo y en el sector del empuñe, hacia formas más redondeadas y/o con tratamiento del hombro, incluyendo además los denominados artefactos Saladillo (*sensu* Restifo y Patané Aráoz 2017) que aparecen como más derivados en los árboles (clase 9). Esta trayectoria evolutiva es congruente con la información arqueológica disponible que sugiere la transición de grandes puntas lanceoladas hacia inicios del Holoceno medio a puntas más pequeñas, así como una creciente diversificación a lo largo del período estudiado (Martínez 2007; López y Restifo 2014). Sin embargo, se observan incongruencias entre el patrón de bifurcación (el orden de aparición de las distintas clases en el árbol) y las fechas asignadas a dichas clases. En particular, en lo referente a las clases lanceoladas más basales (clases n° 12, 3 y 1). No obstante, estas diferencias, en el orden de los 130 años, son relativamente bajas teniendo en cuenta la amplitud cronológica de las clases estudiadas y la escala espacial considerada, que pueden llevar a sesgo de muestreo afectando la representación temporal de clases. Por otra parte, el patrón cladístico que aquí pudimos documentar es congruente con lo obtenido a partir de otros procedimientos filogenéticos, basados en métodos de distancias como *Neighbor Joining* (Harmon *et al.* 2016; Cardillo 2009). En cuanto a los caracteres morfológicos, es interesante notar que, en general, estos no covarían y que cambios en el limbo o el área del empuñe se dan en mosaico. El limbo es el área que más sinapomorfías presenta, lo que podría deberse a los cambios propuestos por distintos autores en relación con los métodos de propulsión (Martínez 2003; Ratto 2003; Restifo 2013b).

De manera interesante, las puntas más pequeñas se agrupan en un mismo clado que posee alto soporte de remuestreo (n=79), si bien no es posible diferenciar el patrón de descendencia hacia su interior ya que éste se presenta como una politomía (clado A, figura 4). Esto es congruente con la información temporal y posiblemente con la asignación funcional a estas tres morfologías potencialmente asociadas a propulsor (Restifo 2013a). Sin embargo, una primera transición hacia este sistema técnico (Martínez 2005, 2007) estaría representada por el ancestro inmediato, que es la primera clase del *ingroup* (clase 12, figura 2). El clado más grande, en cambio, sugiere la presencia de clases asignables potencialmente a distintos sistemas de armas, tal como fue estudiado en detalle por Ratto (2003, 2006) y Restifo (2013b). La existencia de distintos sistemas de armas puede ser, en parte, uno de los factores por los que este clado muestra mayor complejidad y profusión de clases.

En este sentido, se sostiene que durante el Holoceno temprano la caza se realizó predominantemente mediante puntas de proyectil apedunculadas de limbo triangular, funcionales en un

sistema de armas de propulsor de dardos (Núñez 1992; Aschero y Martínez 2001; Martínez 2003; Ratto 2003; De Souza 2004a). Se ha propuesto que el uso de estas armas implicó una técnica de caza realizada a distancia y en espacios abiertos (Aschero y Martínez 2001). El propulsor de dardos, debido a su alcance efectivo de entre 40 y 50 m aproximadamente (Churchill 1993, Hughes 1998), aportó un arma adecuada para la caza de presas huidizas como los camélidos silvestres (Franklin 1983). Esta distancia de alcance habría permitido un acercamiento suficiente a la presa, sin provocar su huida y la posible dispersión de la manada (Martínez 2003). Si bien esta técnica podría implicar una alta probabilidad de falla, dada la distancia, dicha probabilidad caería dentro de los márgenes de lo tolerable para la viabilidad de la estrategia. Esto es debido a que los camélidos se presentarían con una mayor abundancia relativa, favorecida por las condiciones de mayor humedad propias del Holoceno temprano (Restifo 2013b) y, a su vez, por la ausencia de presiones densodependientes (Aschero y Martínez 2001; Muscio 2009a).

Hacia el Holoceno medio (*ca.* 8000-4500 AP sin cal; 9000-5000 AP cal) la evidencia paleoclimática muestra el comienzo de un proceso de aridización y aumento de las temperaturas, con mayor inestabilidad y variación en la escala local (Yacobaccio y Morales 2005). La información de la puna de Atacama indica que este proceso habría alcanzado su pico máximo hacia los 6000 AP; 6800 AP cal (Núñez y Grosjean 1994). Este clima más seco dio lugar a un paisaje más heterogéneo, con una estructura de parches asociada con la presencia de agua. En ese contexto habría disminuido la frecuencia de encuentro de los camélidos, aumentando su impredecibilidad (Muscio 2009b; Morales 2011). Este paisaje espacialmente fragmentado propició la evolución de nuevos comportamientos adaptativos, a partir de la reducción de la movilidad residencial y el uso de hábitats locales con disponibilidad de agua y recursos clave para la subsistencia (Aschero 1994) dentro de un proceso más general al que se le denomina intensificación en el uso de los camélidos (López *et al.* 2013; López y Restifo 2012; Yacobaccio y Vilá 2013).

En este marco tiene lugar la evolución de nuevas clases de puntas líticas hacia los 8600 años AP cal (ver Martínez 2007), con un patrón de cambio de diversificación macrorregional. En el sector sur de la Puna argentina, el sitio Quebrada Seca 3 muestra hacia los 8488 años AP cal, la aparición de puntas de limbo lanceolado y base escotada denominadas tipo QS3 por Martínez (2003) que constituye nuestro *outgroup* (clase 10 figura 2). Paralelamente en el sitio Peñas de la Cruz se recuperaron puntas de limbo lanceolado y base convexilínea, también presentes en la secuencia de Quebrada Seca 3 (primera clase derivada en nuestro árbol, n° 12 figura 2), (Martínez 2003, ver también Pintar 2004).

Estas nuevas clases de puntas de proyectil fueron asociadas al desarrollo de nuevas técnicas de caza. Particularmente, una técnica de caza colectiva, mediante el uso de lanza arrojada (Aschero y Martínez 2001). Dicho sistema de arma se caracteriza por su corto alcance en relación con el propulsor de dardos, planteándose una distancia efectiva promedio de siete metros aproximadamente (Churchill 1993, Hughes 1998). Dada esta situación de mayor acercamiento, se plantea que habría sido necesario un grupo de personas que guíen a las manadas hacia espacios determinados, en los cuales serían sorprendidas por los cazadores. Estos podrían acechar a las presas en escondites, lo que pudo haber determinado la construcción de estructuras tales como parapetos (Aschero y Martínez 2001). Esta técnica habría permitido un mayor grado de efectividad de tiro, a causa del mayor acercamiento a la presa y, a su vez, un mayor número de presas (Aschero y Martínez 2001). Este cambio en la técnica de caza habría contribuido a reducir el riesgo de pérdida de presas (Hoguín y Restifo 2012).

Con relación a nuestros resultados, observamos que éstos sostienen la hipótesis de que el diseño lanceolado fue altamente flexible y versátil y que permitió la acumulación de innovaciones morfológicas que fueron funcionales en distintos sistemas técnicos. Asimismo, los resultados obtenidos indican que el espacio del diseño lanceolado parece estar parcialmente constreñido por un vector alométrico que se expresa en términos de la reducción del tamaño y el cambio

morfológico a lo largo del árbol, tal como se observó previamente empleando una muestra más reducida de clases (Cardillo 2009). Sin embargo, la reducción relativa en el tamaño parece estar vinculada también al incremento en la diversificación morfológica, lo que puede indicar que las formas ancestrales, por su tamaño, presentaban más restricciones de diseño. Planteamos como hipótesis que estas restricciones de diseño debieron operar en el nivel del sistema de arma, donde el modo de propulsión (en el caso de aquellas que siguieron trayectorias de vuelo), el tamaño de los astiles y la probabilidad de fractura pudieron condicionar la variabilidad morfológica de estas puntas (como en clases más basales 12, 1 y 3, figura 2).

Por otro lado, si bien la filogenia obtenida no representa tiempo cronológico, es posible identificar que las clases más lejanas a la raíz de los árboles son, en general, las que se recuperan en contextos más tardíos. Se trata de las clases lanceoladas de menor tamaño y de alta resolución temporal (López y Restifo 2014; Restifo y Patané Aráoz 2017). Esto significa, tal como mencionamos anteriormente, que la topología obtenida en la reconstrucción filogenética es congruente en general con la cronología conocida (figura 2) de las clases.

Más particularmente, la mayor diversificación ocurre en un tiempo evolutivo relativamente breve con un evento de cladogénesis en torno a los 7900 sin cal; 8600 AP cal (Martínez 2007). Esto es coincidente con el cambio en las estrategias de caza y el aumento de la diversidad de diseños de puntas de proyectil de las Tierras Altas Surandinas, ocurrida a partir del Holoceno medio (Martínez 2007, López y Restifo 2014).

Es interesante destacar que la diversificación de estos diseños está asociada a un aumento en la diversidad tecnológica del área para esa fecha (Muscio 2009b, 2011). Por ejemplo, para el comienzo del Holoceno medio en Susques, Puna de Argentina, se ha documentado una máxima diversidad de formas bases para instrumentos líticos, la cual declina progresivamente hacia fines del Holoceno medio (Hoguín 2013). Esto sugiere que durante este período aumentó la tasa de innovación de artefactos líticos, lo que incluye además la aparición de tecnología de hojas (Hoguín 2013; López y Restifo 2014). Desde lo teórico se ha propuesto que la tasa de innovación cultural es una función del tamaño de la población (Henrich 2004; Kline y Boyd 2010; Richerson *et al.* 2009). De tal manera, conforme la población aumenta en tamaño, también lo hace la cantidad de variación cultural novedosa que se produce, lo que amplifica las posibilidades de selección (Muscio 2012).

Muscio y López (2016) destacaron que la señal antrópica de las Tierras Altas Surandinas tiene un patrón de relativa estasis y de larga duración, seguido de una fase de crecimiento exponencial que comienza aproximadamente en los 8000 años AP cal. Es interesante destacar que desde inicios del poblamiento humano y durante el Holoceno temprano las puntas de proyectil de la Puna de Argentina y de Chile fueron de diseño triangular con poca variación formal. Entonces, podemos plantear que junto con la aceleración del crecimiento demográfico posterior a los 8000 años AP cal, se incrementó la tasa de innovación tecnológica, lo que incluyó innovaciones conductuales en relación con las distintas estrategias de caza y/o procesamiento. Se ha propuesto que las innovaciones culturales son variantes favorecidas por la selección cultural (Muscio y Cardillo 2016) y por este motivo son retenidas y persisten en el tiempo. En estos términos, la evolución de una amplia diversidad de puntas líticas, filogenéticamente relacionadas, se explicaría selectivamente en este contexto de incremento de la tasa de innovación por aumento de la demografía (Muscio 2011). De esta manera podría postularse que la innovación tecnológica fue pre-requisito para un uso más especializado de los camélidos. Esta hipótesis requiere investigación futura basada en información radiocarbónica de alta resolución que sirva para otorgarles tiempo relativo a los nodos de la filogenia de puntas, en un cladograma que represente el tiempo cronológico –cronoflograma– *sensu* Bapst (2013). Esto nos permitirá, a su vez, estimar los cambios en las tasas de evolución implicadas.

De este modo los resultados de nuestro trabajo indican la necesidad de expandir el análisis filogenético de estas clases de puntas de proyectil a otras áreas. Esta ampliación geográfica de

la muestra es clave para documentar la manera en la cual se comporta la señal filogenética de las puntas líticas y, en particular, los cabezales líticos de limbo lanceolado a lo largo de grandes espacios y para cotejar la acción de la evolución divergente según el caso. En esta escala cobra interés determinar diferencias en los ritmos y patrones de evolución cultural y los factores de macroescala promoviendo divergencia.

Para finalizar, nuestro trabajo demuestra que aun en artefactos que comprimen mayormente variación funcional, como las puntas de proyectil, es posible documentar la existencia de señal filogenética utilizando la cladística y un conjunto robusto de datos morfológicos, métricos y discretos. Sobre esta base sugerimos utilizar este método en la reconstrucción de otras filogenias arqueológicas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se ha realizado con el soporte de CONICET. Agradecemos especialmente a Vivian Scheinsohn y Jorge Martínez, cuyos comentarios y sugerencias nos ayudaron a mejorar sustancialmente este trabajo. A los editores de la revista relaciones por el trabajo realizado.

NOTAS

¹ Empleamos el remuestreo simétrico, sugerido por Goloboff *et al.* (2003).

BIBLIOGRAFÍA

- Aschero, C.
1983. Ensayo para una clasificación morfológica de artefactos líticos. Apéndice A y B. Buenos Aires, informe presentado al CONICET. MS.
1994. Reflexiones desde el Arcaico Tardío (6000-3000 AP). Rumitacana. *Revista de Antropología* 1 (1): 13-17.
- Aschero, C.A. y J.G. Martínez
2001. Técnicas de caza en Antofagasta de la Sierra, Puna Meridional Argentina. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* XXVI: 215-241.
- Aschero, C.A. y S. Hocsman
2011. Arqueología de las ocupaciones cazadoras-recolectoras de fines del Holoceno medio de Antofagasta de la Sierra (Puna Meridional Argentina). *Chungara* 43 (volumen especial): 393-411.
- Aschero, C.A., S. Hocsman y N. Ratto
2011. Las puntas de proyectil en “mandorla” de Inca Cueva 7: Caracterización tipológica e historia de vida (Puna de Jujuy, Argentina). *Estudios Atacameños* 41:5-28.
- Bapst, D. W.
2013. A stochastic rate-calibrated method for time-scaling phylogenies of fossil taxa. *Methods in Ecology and Evolution*. 4(8):724-733.
- Beck, Ch.
1998. Projectile Point Types as Valid Chronological Units. En A. F. Ramenofsky y A. Steffen (eds.), *Unit Issues in Archaeology. Measuring Time, Space, and Material*:21-40. Salt Lake City, The University of Utha Press.

Bookstein, F.

1982. Foundations of Morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:451-470.

1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge, Cambridge University Press.

1997. Landmark Methods for Forms Without Landmarks: Localizing Group Differences in Outline Shape. *Medical Image Analysis* 1(3):225-243.

Boyd, R. y P. J. Richerson

1985. *Culture and the Evolutionary Process*. Chicago, University of Chicago Press.

Boyd, Robert y Peter J. Richerson

1996. Why Culture is Common but Cultural Evolution is Rare, *Proceedings of the British Academy* 88: 73-93.

Boyd, R. P. J. Richerson., M. Borgerhoff-Mulder y W. H. Durham

1997. Are Cultural Phylogenies Possible?. En P. Weingart, P. J. Richerson, S. D. Mitchell y S. Maasen (eds.), *Human by Nature, Between Biology and the Social Sciences*: 355-386. Nueva York, Lawrence Erlbaum Associates.

Bronk Ramsey, C.

2009. Bayesian analysis of radiocarbon dates. *Radiocarbon* 51(1): 337-360.

Cardillo, M.

2002. Transmisión cultural y persistencia diferencial de rasgos. Un modelo para el estudio de la variación morfológica de las puntas de proyectil lanceoladas de San Antonio de los Cobres, Provincia de Salta, Argentina. En *Perspectivas integradoras entre Arqueología y Evolución*, editado por G. Martínez y J. Lanata, pp. 97-119. Olavarría, INCUAPA-Universidad Nacional del Centro de la provincia de Buenos Aires.

2009. Temporal trends in the morphometric variation of the lithic projectile points during the middle holocene of southern andes (Puna region). A Coevolutionary approach. *Theoretical and methodological issues in evolutionary archaeology: toward an unified darwinian paradigm*. BAR series. Vol 20: 13-20.

2010. Some applications of Geometric Morphometrics to archaeology. En Ashraf M. T, Elewa (ed.), *Morphometrics to Nonmorphometricians. Lecture Notes in Earth Sciences 124*: 325-344. Nueva York, Springer-Verlag.

Collard M., S.J. Shennan. y J.J. Teherani

2006. Branching, blending, and the evolution of cultural similarities and differences among human populations. *Evolution and Human Behavior* 27 (3): 169-184.

Catalano S. A., P.A. Goloboff. y N.P. Giannini

2010. Phylogenetic morphometrics (I): the use of landmark data in a phylogenetic framework. *Cladistics* 26: 539-549.

Catalano, S.A., M. Ercoli y F. Prevosti

2015. The More, the Better: The Use of Multiple Landmark Configurations to Solve the Phylogenetic Relationships in Musteloids. *Systematic Biology* 64: 294-306.

Churchill, S.E.

1993. Weapon technology, prey size selection and hunting methods in modern hunter gatherers: implications for hunting in the Paleolithic and Mesolithic. *Archaeological papers of the American Anthropological Association* 4: 11-24.

De Souza, P.

2004a. Tecnologías de proyectil durante los períodos Arcaico y Formativo en el Loa superior (Norte de

- Chile): A partir del análisis de puntas líticas. *Chungará*(volumen especial): 61-76.
- 2004b. Cazadores recolectores del Arcaico Temprano y Medio en la Cuenca del río Loa: sitios, conjuntos líticos y sistemas de asentamiento. *Estudios Atacameños* 27: 7-44.
- Durham, W.H.
1991. *Coevolution: Genes Culture and Human Diversity*. Stanford University Press. Stanford, California.
- Escola, P.
1996. Riesgo e incertidumbre en economías agropastoriles: Consideraciones teóricometodológicas. *Arqueología* 6: 9-23.
- Felsenstein, J.
2004. *Inferring Phylogenies*. Vol. 2, p. 664, Sunderland, MA: Sinauer associates. USA.
- Franklin, W.L.
1983. Biology, ecology and relationship to man of the South American camelids. *Mammalian biology in South America (special publication series)* 6: 457-489.
- García Rivero, D.
2013. *Arqueología y Evolución A la Búsqueda de filogenias Culturales*, Universidad de Sevilla.
- Goloboff, P.A., J.S. Farris, M. Källersjo, B. Oxelman, M.J. Ramírez y C.A. Szumik
2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19: 324-332.
- Goloboff, P. A., J.S. Farris y K. C. Nixon
2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786.
- Goloboff, P.A., C.I. Mattoni y A.S. Quinteros
2006. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics* 22: 589-601.
- González, A. R.
1952. Antiguo horizonte precerámico en las Sierras Centrales de la Argentina. *Runa* V:110-133.
1960. La estratigrafía de la gruta de Intihuasi (Prov. de San Luis, R.A.) y sus relaciones con otros sitios precerámicos de Sudamérica. *Revista del Instituto de Antropología* 1:5-296.
- Gould, S.J.
2002. *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge, Harvard University Press.
- Klink, C.J. y M.S. Aldenderfer
2005. A projectile point chronology for the South-Central Andean Highlands. En C. Stanish, A. B. Cohen y M. S. Aldenderfer (eds.), *Advances in Titicaca Basin Archaeology*, vol. 1:25-54. Los Angeles, Cotsen Institute of Archaeology, University of California.
- Kitching, I., P. Forey, C. Humphries y D. Williams
1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. Systematics Association Publication 11, Second Edition. Oxford, Oxford University Press.
- Kline, M. A y R. Boyd
2010. Population size predicts technological complexity in oceania, *Proceedings of the Royal Society* 277, 2559-2564.
- Harmon, M. J., T. L. VanPool, R. D. Leonard, C. S. VanPool y L. A. Salter
2016. Reconstructing the flow of information across time and space: a phylogenetic analysis of ceramic traditions from prehispanic western and northern Mexico and the American southwest. In *Mapping Our Ancestors*: 209-230. Routledge.

Hocsman, S.

2006. Producción lítica, variabilidad y cambio en Antofagasta de la Sierra ca. 5500-1500 AP. Tesis de doctorado inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

Hogg, A. G., Q. Hua, P. G. Blackwell, M. Niu, C. E. Buck, T. P. Guilderson, T. J. Heaton, J. G. Palmer, P. J. Reimer, R. W. Reimer, C. S. M. Turney y S. R. H. Zimmerman

2013. SHCal13 Southern Hemisphere Calibration, 0-50,000 Years cal BP. *Radiocarbon* 55(4), 1889-1903.

Hoguín, R

2013. Evolución y cambios técnicos en sociedades cazadoras-recolectoras de la Puna Seca de los Andes Centro-Sur. Tecnología lítica en la localidad de Susques durante el Holoceno temprano y medio. Tesis Doctoral inédita, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires.

2014. Secuencia cronológica y tecnología lítica en la Puna Seca y Salada de los Andes Centro-Sur para el Holoceno temprano y medio a través del ejemplo de Susques. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 39: 333-364.

Hoguín R. y F. Restifo

2012. Cultural transmission patterns in projectile points manufacture: Implications for the early settlement of the Argentinean Puna. *Current Research in the Pleistocene. Special edition*: 69-74.

Hoguín, R. y H. Yacobaccio

2012. Análisis lítico de ocupaciones del Holoceno Medio de Hornillos 2 (Jujuy, Argentina): discutiendo la tecnología y distribución de las puntas de proyectil “San Martín”. *Chungará. Revista de Antropología Chilena* 44 (1): 85-99.

Hughes, S.

1998. Getting to the Point: Evolutionary Change in Prehistoric Weaponry. *Journal of Archaeological Method and Theory* 5(4):345-408.

Lipo, C. P., M.J. O'Brien, M. Collard y S.J. Shennan (Ed.)

2017. *Mapping our ancestors: Phylogenetic approaches in anthropology and prehistory*. Transaction Publishers.

López, G.

2013. Ocupaciones humanas y cambio a lo largo del Holoceno en abrigos rocosos de la Puna de Salta, Argentina: Una perspectiva regional. *Chungará. Revista de Antropología Chilena* 45 (3): 411-426.

López, G., F. Coloca y J. Orsi

2013. Human Occupations during the Middle Holocene and Beginning of the Late Holocene the Pocitos Basin, Puna of Salta, Argentina: New Research and Regional Comparison. *Quaternary International* 307: 50-57.

López, G. y F. Restifo

2012. The Middle Holocene domestication and intensification of camelids in north Argentina, tracked by zooarchaeology and lithics. *Antiquity* 86 (334): 1041-1054.

2014. Procesos de diversificación, intensificación y domesticación durante el Holoceno en las tierras altas del norte de Argentina y Chile: aportes desde la Puna de Salta. *Comechingonia. Revista de Arqueología* 18:95-116.

Martínez, J.

2003. Ocupaciones humanas tempranas y tecnología de caza en Antofagasta de la Sierra (10000-7000AP). Tesis Doctoral inédita. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo. Universidad Nacional de Tucumán.

2005. Tecnología de cazadores en la puna meridional Argentina: el caso de Peñas de la Cruz 1. *Mundo de Antes* 4:25-49.

2007. Ocupaciones humanas tempranas y tecnología de caza en Antofagasta de la Sierra, Puna Meridional Argentina (10000-7000 AP). *Cazadores-Recolectores del Cono Sur. Revista de Arqueología*; Lugar: Mar del Plata (Argentina); vol. 2: 129-150.

Mesoudi, A.

2011. *Cultural evolution*. Chicago IL. University of Chicago Press.

Moreno, E.

2011. Tecnología de caza en Antofalla, Departamento de Antofagasta de la Sierra, Catamarca. *Revista del Museo de Antropología* 4: 17-32.

Morrone, J.J.

2000. *El lenguaje de la cladística*. México D.F. UNAM.

Muscio, H. J.

2009a. Procesos y patrones: una estructura evolutiva de niveles múltiples en arqueología evolutiva. En R. Barberena, K. Borrero y L. A. Borrero (eds.), *Perspectivas Actuales en Arqueología Argentina*: 215-240. Buenos Aires, CONICET-IMHICIHU.

2009b. Nicho y estrategia predominante. Dos conceptos necesarios en arqueología evolutiva. En M. C. Barboza, J. D. Ávila, C. Píccoli y J. Cornaglia Fernández (eds.), *150 años después. La vigencia de la teoría evolucionista de Charles Darwin*: 83-101. Rosario, Universidad Nacional de Rosario.

2010. Transferencia Horizontal, Cladismo y Filogenias Culturales. Clasificación y Arqueología. En D. García Rivero y J. L. Escacena Carrasco (eds.), *Enfoques y Métodos Taxonómicos a la Luz de la Evolución Darwiniana*: 223-251. Sevilla, Prensa de la Universidad de Sevilla.

2011. Modelling demographic dynamics and cultural evolution: The case of the early and mid-Holocene archaeology in the highlands of South America. *Quaternary international* 256: 27-34.

2012. Modelling Demographic Dynamics and Cultural Evolution. The case of the Early and Mid-Holocene Archaeology in the Highlands of South America. *Quaternary International* 256: 19-26.

Muscio, H. y M. Cardillo

2016. Preface. *Darwins Legacy: The Status of Evolutionary Archaeology in Argentina Tribute to the 200th anniversary of the birth of Charles Darwin and the 150th anniversary of the publication of The Origin of Species*. BAR International Series 1915. Oxford.

Muscio, H. J. y G. E. López

2016. Radiocarbon dates and anthropogenic signal in the South-Central Andes (12,500–600 cal. years BP). *Journal of Archaeological Science*, 65: 93-102.

Núñez, L.

1992. Ocupación arcaica en la Puna de Atacama: secuencia, movilidad y cambio. En B. Meggers (ed.), *Prehistoria Sudamericana: Nuevas Perspectivas*: 283-307. Washington, Taraxacum.

Núñez, L., M. Grosjean e I. Cartajena

2005. *Ocupaciones humanas y Paleoambientes en la Puna de Atacama*. San Pedro de Atacama, Instituto de investigaciones arqueológicas y museo. Universidad Católica del Norte-Taraxacum.

2010. Sequential analysis of human occupation patterns and resource use in the Atacama desert. *Chungará Revista de Antropología Chilena* 42 (2): 363-391.

Núñez, L. y M. Grosjean

1994. Cambios ambientales Pleistoceno-Holocénicos: Ocupación humana y uso de recursos en la Puna de Atacama (Norte de Chile). *Estudios Atacameños* 11: 11-24.

O'Brien, M.J., J. Darwent y R. L. Lyman

2001. Cladistics is useful for reconstructing archaeological phylogenies: Palaeoindian points from the Southeastern United States. *Journal of Archaeological Science* 28:1115-1136.

- O'Brien, M. y R. Lyman
2003. *Cladistics and archaeology*. Salt Lake City, University of Utah Press.
- Pintar, E.
1995. Los conjuntos líticos de los cazadores holocénicos en la Puna Salada. *Arqueología* 5: 9-23.
2004. Cueva Salamanca 1: Ocupaciones altitermales en la Puna Sur (Catamarca). *Relaciones* 29: 357-366.
2014. Continuidades e hiatos ocupacionales durante el Holoceno medio en el borde oriental de la Puna Salada, Antofagasta de la Sierra, Argentina. *Chungará. Revista de Antropología Chilena* 46 (1): 51-71.
- Ratto, N.
2003. Estrategias de caza y propiedades del registro arqueológico en la Puna de Chaschuil (Departamento de Tinogasta, Catamarca, Argentina). Tesis Doctoral inédita. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires.
2006. El Arcaico y Formativo en la puna de Chaschuil a través del diseño de las puntas líticas (departamento de Tinogasta, Catamarca). Cazadores-recolectores del Cono Sur. *Revista de Arqueología* 1:93-109.
- Restifo, F.
2013a. Tecnología de caza durante el Holoceno Temprano y Medio en la Puna de la provincia de Salta (República Argentina): patrones de variación y procesos de cambio. *Comechingonia. Revista de Arqueología* 17(1): 59-84.
2013b. Tecnología lítica en la Puna de la Provincia de Salta a lo largo del Holoceno temprano y medio: Patrones de variación y procesos de cambio. Tesis de doctorado inédita. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires.
- Restifo, F. y J. Patané Araújo
2017. Artefactos Saladillo de la puna de la provincia de Salta (Argentina): Interpretación del proceso de cambio tecnológico hacia fines del Holoceno medio a partir de su clasificación funcional macroscópica. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología*, 42 (1): 13-34.
- Richerson, P. J. y R. Boyd
2008. *Not by genes alone: How culture transformed human evolution*. University of Chicago press. Chicago.
- Rieppel, O.
2005. The philosophy of total evidence and its relevance for phylogenetic inference. *Pap. Avulsos Zool*, 45 (8): 77-89. São Paulo.
- Rivero, D. y G. Heider
2016. Estrategias de caza durante el Holoceno medio en las pampas de altura de las sierras de Córdoba. *Actas del XIX Congreso Nacional de Arqueología Argentina*: 3085-309. Tucumán.
2017. Morfometría geométrica en puntas de proyectil lanceoladas de las sierras centrales (prov. de Córdoba y San Luis). Implicancias para la discusión del poblamiento regional. *Revista del Museo de Antropología* 1:75-82.
- Rohlf, F.J.
1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of Classification* 16: 197-223.
2016a. *tps Utility Program Version 1.68*. Department of Ecology and Evolution, SUNY, Stony Brook, New York.
2016b. *tpsDig2 Version 2.25*. Ecology and Evolution, SUNY, Stony Brook, New York.
2016c. *Relative Warps Version 1.62*. Ecology and Evolution, SUNY, Stony Brook, New York.
- Scheinsohn, V.
2009. Cladística y Arqueología. Razones para un encuentro. En F. Oliva, N. de Grandis y J. Rodríguez (eds.), *Arqueología Argentina en los inicios del nuevo milenio. Actas del XIV Congreso Nacional de Arqueología Argentina*: 617-624.

Schobinger, J.

1988. *Prehistoria de Sudamérica: Culturas precerámicas*. Alianza Editorial. Madrid.

Shott, M.

2011. History Written in Stone: Evolutionary Analysis of Stone Tools in Archeology. *Evolution: Education and Outreach* 4:435-445.

Tëmkin, I. y N. Eldredge

2007. Phylogenetics and material culture evolution. *Current Anthropology* 48(1): 146-153.

Yacobaccio, H.

2001. Cazadores complejos y domesticación de camélidos. En G. Mengoni Goñalons, D. E. Olivera y H. D. Yacobaccio (eds.), *El Uso de los Camélidos a través del Tiempo*: 261-281. Buenos Aires, Ediciones del Tridente.

Yacobaccio, H. y M. Morales

2005. Mid-Holocene environment and human occupation of the Puna (Susques, Argentina). *Quaternary International* 132: 5-14.

Yacobaccio, H. D. y B. Vilá

2013. La domesticación de los camélidos andinos como proceso de interacción humana y animal. *Intersecciones en antropología* 14(1): 227-238.