

ARTÍCULOS

MUNDO DE ANTES



Воблимен 15 (2) | Јулио-Дисембре 2021

Тисииман, Аргентина

Filogenia, innovación y recambio tecnológico en las puntas de proyectil del Holoceno medio de las Tierras Altas Surandinas

Phylogeny, innovation and technological turnover in the mid-Holocene projectile points from the southern Andean Highlands

Marcelo Cardillo ^a

<https://orcid.org/0000-0003-0567-1252>

Hernán Muscio ^b

<https://orcid.org/0000-0002-5025-5277>

Resumen

En este trabajo abordamos el estudio del *tempo* y *modo* de la evolución de las puntas de proyectil lanceoladas del Holoceno medio de las Tierras Altas Surandinas, analizando la continuidad formal de algunos diseños y la superposición temporal de clases y atributos. Mediante la construcción de cronofilogramas mostramos diferencias en la tasa de innovación de las puntas líticas y sus caracteres a lo largo del tiempo, el aumento de la longevidad de las clases, y una estructura de evolución en mosaico, con ciertos rasgos con dinámicas direccionales y otros con patrones de movimiento aleatorio Browniano. Concluimos que desde comienzos del Holoceno medio, una población de cazadores recolectores más grande junto con la

Abstract

In this work we approach the study of the *tempo* and *mode* of evolution of the Mid-Holocene lanceolate projectile points from the southern Andean Highlands, by analyzing the formal continuity of some designs and the temporal overlap of classes and attributes of the points. Through the construction of chronophylograms we show the existence of differences over time in the rate of innovation of the lithic points and their characters, the increase in the longevity of the classes along time, and a mosaic evolution structure, with certain traits depicting directional dynamics while others random Brownian motion patterns. We conclude that since the beginnings of the Mid-Holocene, a larger hunter gatherer population along the specialization

a Instituto Multidisciplinario de Historia y Ciencias Humanas (IMHICIHU)-Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Saavedra 15, 5to piso. Ciudad de Buenos Aires. Correo electrónico: marcelo.cardillo@gmail.com.

b Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)-Instituto de Arqueología, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires. Correo electrónico: hmscio@gmail.com.

especialización en la caza de camélidos, propiciaron la evolución selectiva de una mayor diversidad de clases de puntas líticas, que con el tiempo dio lugar a la evolución de clases de mayor longevidad por competencia. Además, la coexistencia de distintos sistemas de armas y estrategias de caza con diferente *performance* permitió tanto una mayor variabilidad, como la evolución no direccional de atributos en la filogenia de estos artefactos.

Palabras clave: Filogenias andinas; Puntas de proyectil; Tasa de evolución; Modelos de cambio.

in camelid hunting led to the selective evolution of a greater diversity of classes of points, which over time gave rise to the evolution of classes with greater longevity due to competition. Furthermore, the coexistence of different weapon systems and hunting strategies with different performance allowed both greater variability and the non-directional evolution of attributes in the phylogeny of these artifacts.

Keywords: Andean phylogenies; Projectile points; Evolutionary rates; Change models.

Introducción

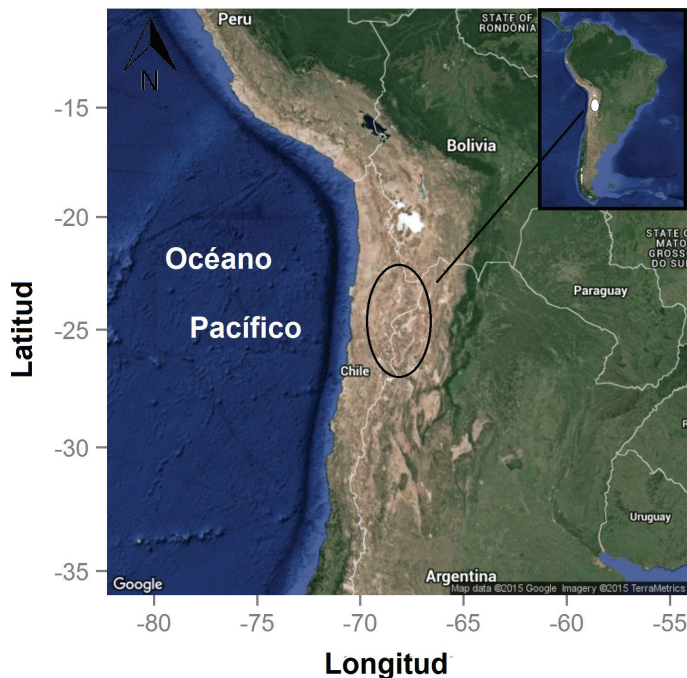
La dispersión humana en las Tierras Altas Surandinas, la actual Puna de Argentina y Norte de Chile, tuvo lugar durante la transición Pleistoceno - Holoceno ca. 12000 años AP. En esta área, el llamado Holoceno temprano (ca. 10000-8000 AP) fue un bloque de tiempo caracterizado por un clima más frío y de mayor humedad, en relación con el ambiente actual (Yacobaccio & Morales, 2005). La mayor humedad relativa habría estado asociada a un paisaje de mayor homogeneidad ecológica. La evidencia arqueológica documenta que en estos entornos de altura los primeros cazadores recolectores que se dispersaron en el área, hicieron un uso extensivo del espacio, en un contexto de baja demografía, ausencia de presiones denso dependientes y con una estrategia de alta movilidad mayormente orientada a la explotación de los camélidos silvestres (Aschero, 1994; López & Restifo, 2012; Muscio, 2009; Yacobaccio, 2001, 2012). Durante este bloque de tiempo hay consenso en que predominó la caza a distancia con puntas de proyectil mayormente triangulares, y un sistema de arma de mano con propulsor de dardos (Aschero & Martínez, 2001; De Souza, 2004; Martínez, 2003; Núñez, 1992; Ratto, 2003).

En el Holoceno medio (ca. 8000-4500 AP) se documenta el cambio hacia un clima de menor humedad y mayor temperatura con variaciones locales (Yacobaccio & Morales, 2005). Se sostiene que este proceso, en la Puna de Atacama, alcanzó su pico máximo hacia los 6000 años AP (Núñez & Grosjean, 1994). En toda el área, el clima más árido estuvo acompañado por una distribución de recursos más heterogénea, en un paisaje de mayor contraste ecológico, segmentado en parches. Esto aumentó la predictibilidad espacial de los camélidos para la caza y disminuyó la frecuencia de encuentro de presas (Muscio, 2009; Restifo, 2013a). En este marco, la movilidad residencial de las poblaciones de cazadores recolectores se redujo y se orientó al uso de espacios más localizados y con disponibilidad de recursos clave para la subsistencia (Yacobaccio & Morales, 2005). Esto dio lugar a la especialización en la caza de camélidos, en un proceso que algunos autores caracterizan como intensificación (López & Restifo, 2012, 2014; Yacobaccio & Vilá, 2013) y que hacia los ca. 3000 AP, resultó en el desarrollo pleno de nichos basados en la producción de alimentos, a partir del pastoralismo y la agricultura de altura (Escola, 1996; Yacobaccio, 2001; Yacobaccio & Vilá, 2013).

En la arqueología de las Tierras Altas Surandinas, se ha documentado un proceso de diversificación y recambio tecnológico en las puntas líticas, que comenzó a finales del Holoceno temprano, hacia los 9000 años AP y abarcó todo el Holoceno medio (8000 a 4500 años AP) (ver Aschero & Hocsman, 2011; Huguin, 2013, 2014; López & Restifo, 2014; Martínez, 2007). A partir de la reconstrucción filogenética se ha documentado que la evolución y diversificación de estas puntas describen un patrón cladístico (Cardillo, 2009; Muscio & Cardillo, 2019). Se ha esgrimido que esta diversificación tecnológica respondió

a diferentes sistemas de armas, tales como lanza arrojadiza, no arrojadiza y propulsor de dardos (ver Aschero & Hocsman, 2011; Aschero & Martínez, 2001; Ratto, 2003; Restifo 2013a, 2013b) y distintas estrategias de caza (Aschero & Martínez, 2001; De Souza, 2004; Martínez, 2003, 2007; Moreno 2011; Ratto, 2003).

En este trabajo nos centramos en la cuestión de la diversificación tecnológica de las puntas de proyectil del Holoceno medio, en la continuidad formal de algunos diseños y en la superposición temporal de varias clases y atributos de los cabezales líticos de morfología lanceolada, desde una perspectiva evolutiva (ver Cardillo, 2002, 2009; Muscio & Cardillo, 2019). Así, buscamos documentar los patrones de innovación y recambio tecnológico de estos artefactos a partir de distintos modelos de evolución. Algunas de estas clases lanceoladas, desde lo morfológico, fueron identificadas como temporalmente diagnósticas en el área Andina Centro Sur (Klink & 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 & Heider, 2016, 2017; entre otros). Más generalmente, dentro del paradigma difusionista Histórico-Cultural, y sin otro argumento que la similitud formal, se ha considerado a estos artefactos lanceolados como característicos del llamado Horizonte Andino de Bifaces, de amplia distribución en Sudamérica (Schobinger, 1988), ejemplificados

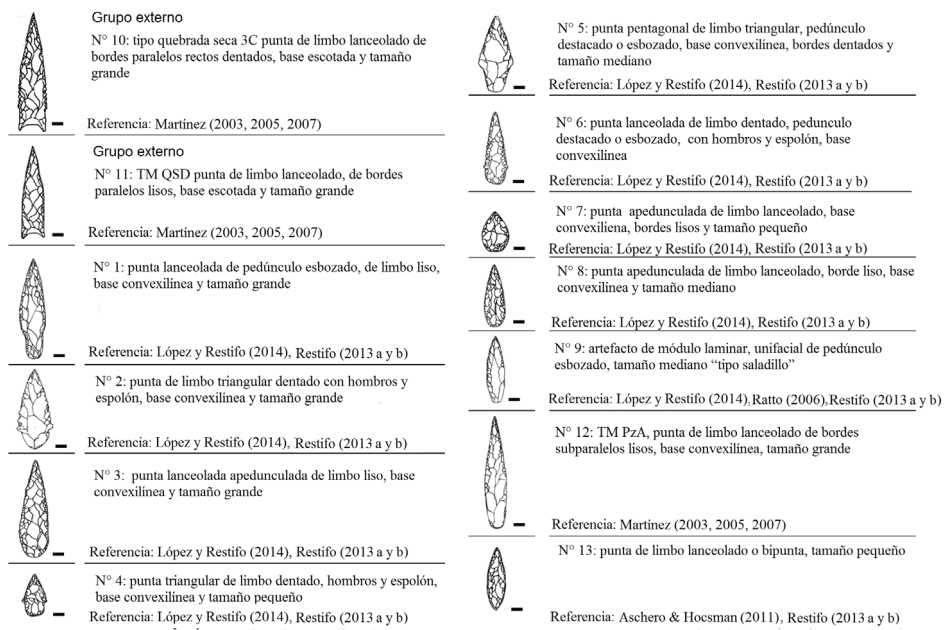


por las puntas lanceoladas denominadas Ayampitín (González, 1952). Desde una perspectiva evolucionista, la continuidad de atributos y artefactos en el tiempo y en el espacio es uno de los resultados posibles de la transmisión cultural, cuando actúa preservando linajes de artefactos en un área geográfica, lo que puede producir la

Figura 1: Área de estudio en este trabajo. A partir de Muscio & Cardillo (2019).

evolución de clados artefactuales, es decir grupos de clases de artefactos emparentadas que comparten un ancestro común (Muscio & Cardillo, 2016; O'Brien et al., 2001; O'Brien & Lyman, 2000, 2003). La existencia de linajes producidos por transmisión se prueba sobre la base de homologías compartidas y no por simple similitud formal. Con esta lógica, en otro trabajo hemos probado la existencia de señal filogenética en conjuntos de cabezales líticos lanceolados del Holoceno medio de las Tierras Altas Surandinas (Figuras 1 y 2), un patrón evolutivo de diversificación de linajes y un proceso de cladogénesis para estos diseños (Muscio & Cardillo, 2019). En el siguiente apartado, comentamos algunos aspectos de esta filogenia ya que ella nos sirve de base para el desarrollo de los análisis del *tempo* y *modo* de este conjunto cultural.

Figura 2: Clases de puntas empleadas en la reconstrucción filogenética (modificado de Muscio & Cardillo, 2019). Escala 1 cm.



Catálogos y clasificación de estelas

La reconstrucción filogenética y el árbol de las puntas lanceoladas surandinas del Holoceno medio (Figura 2) se realizó a partir de variables, discretas, métricas lineales y

morfológicas (continuas), registradas mediante morfometría geométrica (Muscio & Cardillo, 2019). El árbol filogenético (Figura 3) fue obtenido mediante el programa TNT (Goloboff et al., 2008) y se estimaron medidas de soporte y congruencia de los resultados, con el fin de evaluar tanto la potencia de la señal filogenética como la existencia de incongruencias (homoplasias) en el *tempo y modo* de evolución de los rasgos estudiados (Muscio & Cardillo, 2019). El resultado sugiere la existencia de un linaje o línea evolutiva de descendencia entre las puntas más tempranas y las más tardías representado por un sólo árbol más parsimonioso (Figura 3). En este árbol se identificaron dos clados o grupos principales (A y B, Figura 3), el primero (A) de formas más pequeñas, sin hombro y el segundo (B) más diverso, de morfologías de tamaño mayor que paulatinamente se reducen y presentan variantes con hombros, limbo dentados y espolones (Figura 3).

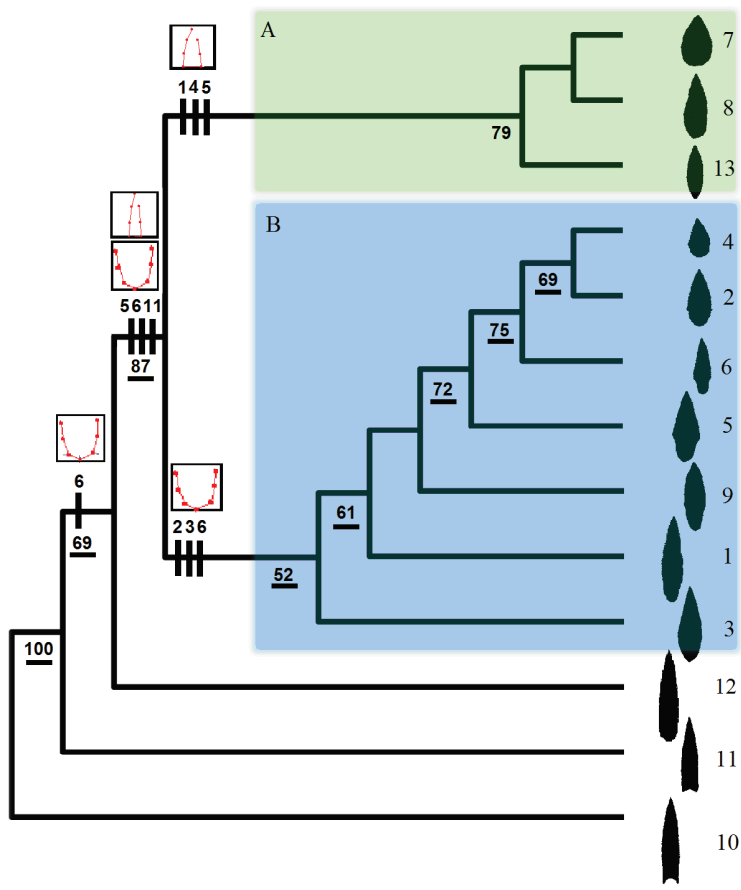


Figura 3: Filogenia obtenida por máxima parsimonia empleando una matriz de caracteres cuali y cuantitativos. Los valores en la base de las ramas indican el soporte de remuestreo (<50%). Las líneas horizontales en la base de las ramas señalan el número de carácter que contiene señal filogenética en cada transición (ver discusión en Muscio & Cardillo, 2019).

En cuanto a la morfología, los principales cambios observados en esta filogenia se vinculan a un relativo redondeamiento del limbo para el clado A, mientras que el B si bien muestra mayor diversidad morfológica está marcado por un cambio en el sector del empuñadura del cabezal lítico, que tiende a volverse más bajo y redondeado. El mapeo de los distintos caracteres morfológicos y métricos a lo largo del árbol, es congruente con la información procedente de distintos trabajos que sugieren una reducción paulatina del tamaño en los cabezales líticos así como una tendencia al incremento (diversificación) a lo largo del tiempo (Figura 3). Asimismo, los resultados sugieren que las puntas lanceoladas de base convexa y bordes subparalelos son los ancestros más probables de este linaje (Clases 10 y 11, Figura 2), donde los cambios observados a nivel métrico y morfológico sugieren modificaciones vinculadas a la funcionalidad de las puntas y plausiblemente de los sistemas de armas.

Las variables métricas son aquellas que mostraron un patrón más claro de cambio, con una tendencia a lo largo del tiempo hacia una disminución del largo máximo, un incremento relativo del ancho y una reducción en el espesor de las distintas secciones, que es compatible como mencionamos, con sistemas técnicos como los propulsores (ver Muscio & Cardillo, 2019).

Una de las cuestiones que emergen de esta investigación previa es qué mecanismos evolutivos pueden explicar las trayectorias de evolución observadas y de qué manera evolucionaron los distintos caracteres estudiados, en particular los métricos, que tal como se mencionó, tuvieron una gran incidencia en la evolución de todo el clado a través de cambios en el tamaño general de las puntas. El mapeo de estos cambios a lo largo del árbol, puede ser comparado con el cambio esperado bajo distintos modelos de evolución, lo que nos permite discutir el *tempo* y *modo* de cambio seguido por estas tecnologías.

Marco teórico

El estudio de los procesos y patrones de cambio evolutivo ha cobrado interés en arqueología (García Rivero, 2013; O'Brien & Lyman, 2000; Prentiss et al., 2016; Shott, 2011). Dos cuestiones claves en los procesos evolutivos son el *tempo* y el *modo* de la evolución. Con respecto al *tempo* se han hecho avances en el estudio de las tasas de evolución cultural (Hamilton & Buchanan, 2009; Hamilton et al., 2019; Perreault, 2012; Shennan, 2015). Con respecto al *modo*, también se ha estudiado la existencia de patrones de evolución cladística emergentes de distintos modelos de cambio evolutivo (Collard et al., 2006; Foley, 1997; Gould, 2002; O'Brien & Lyman, 2000; Raup, 1977; Raup & Gould, 1974). El uso de modelos de evolución para explicar la existencia de patrones particulares en filogenias biológicas es un área de investigación en crecimiento tanto en biología evolutiva (Gould, 2002; Hunt

& Carrano, 2010) como en evolución cultural (Gjesfjeld et al., 2020; Lipo et al., 2017; Mace et al., 1994). Como vamos a mostrar, las preguntas sobre el *tempo* y *modo* del cambio tecnológico contribuyen mucho en la comprensión de las particularidades de los procesos de innovación tecnológica, en el marco de patrones y procesos de evolución más generales que tuvieron lugar en poblaciones humanas pasadas.

En este trabajo nuestro objetivo es doble. Por un lado nos enfocamos en el estudio del *tempo* de evolución de los cabezales líticos lanceolados de las Tierras Altas Surandinas del Holoceno medio, a partir del estudio de sus tasas de innovación y diversificación. Además, nos interesamos por el *modo* de evolución de estos linajes, buscando poner a prueba modelos de evolución generales, aplicables a la evolución cultural. Nos acercamos a estas dos cuestiones basándonos en la reconstrucción filogenética y en el árbol evolutivo obtenido para estos linajes de artefactos mediante el método cladístico (Muscio & Cardillo, 2019). La reconstrucción filogenética la presentamos en un trabajo previo que comprendió una muestra de 13 clases de cabezales líticos lanceolados de las Tierras Altas Surandinas pertenecientes al Holoceno medio (Muscio & Cardillo, 2019) (Figura 2). El resultado obtenido documenta la existencia de una señal filogenética congruente con un proceso de diversificación ramificante, cladogenética, en la muestra estudiada. En el presente trabajo, con el fin de estudiar las tasas de cambio de estos linajes culturales, construimos un cronofilograma empleando como base, el cladograma antes mencionado. Por cronofilograma entendemos a un árbol filogenético que contiene información temporal, donde el largo de las ramas es proporcional al tiempo de vida de sus clases, y donde sus nodos indican el origen y la temporalidad de cada uno de los clados. Por lo tanto un cronofilograma presenta gráficamente tanto la relación genealógica entre las clases estudiadas, como los tiempos de evolución y divergencia entre ellas.

Desde una perspectiva evolutiva el cambio cultural resulta de una variedad de procesos microevolutivos ligados con formas selectivas de transmisión cultural, con procesos aleatorios como la deriva y con la acción de la selección natural y otros procesos demográficos (Boyd & Richerson, 1985; Mesoudi, 2011; Muscio, 2010; Muscio & Cardillo, 2016).

Aquí presentamos sucintamente los modelos evolutivos que vamos a poner a prueba con la filogenia de puntas lanceoladas de las Tierras Altas Surandinas del Holoceno medio. Para ello, partimos de la base de que el registro arqueológico presenta limitaciones similares al registro fósil para inferir procesos microevolutivos y por esa razón es más conveniente enfocarse en documentar aspectos como la direccionalidad y las tasas de cambio en los procesos de divergencia de linajes. En otras palabras:

Excepto en circunstancias verdaderamente excepcionales (e.g. Hunt & Carrano, 2008), generalmente es muy difícil inferir procesos microevolutivos específicos a partir de datos fósiles.

Cualquier patrón paleontológico es consistente con una mirada de combinaciones de selección, deriva, mutación y flujo de genes, y generalmente carecemos de la información requerida para discriminar entre estas posibilidades. Como resultado, casi siempre es más útil usar modelos simples de evolución para extraer aspectos significativos sobre la divergencia evolutiva, como la direccionalidad y las tasas de cambio, sin comprometerse con ningún escenario microevolutivo específico (Hunt & Carrano, 2010, p. 247).

Sobre esta base, sin pretender adentrarnos en procesos microevolutivos específicos, nos interesa centrarnos en tres modelos de evolución que encontramos aplicables a datos paleontológicos o arqueológicos: evolución direccional, caminata aleatoria y estasis. Como veremos, cada uno de estos modelos genera patrones estadísticos explícitos de evolución e incorpora la información genealógica de las entidades evolutivas bajo estudio (relaciones entre ancestros y descendientes en una filogenia).

Evolución direccional y caminatas aleatorias

Como generalidad, los resultados de un proceso evolutivo con una trayectoria no azarosa consisten en patrones con alguna direccionalidad a lo largo del tiempo. A esta tendencia de largo plazo se refiere la noción de evolución direccional que no debe confundirse con el mecanismo microevolutivo de selección direccional (Harmon, 2019). En arqueología se ha propuesto que estas trayectorias caracterizan la acción de la selección, de mecanismos sesgados de transmisión cultural o la combinación de ambos procesos (Boyd & Richerson, 1985, Muscio & Cardillo, 2019). Por otra parte, las trayectorias puramente aleatorias, en los análisis filogenéticos y comparativos, frecuentemente se modelan tomando como referencia al movimiento Browniano, movimiento al azar de una molécula de fluido afectada por ruido térmico (Díaz-Uriarte & Garland, 1996; Felsenstein, 1985; Kamilar & Cooper, 2013). Uno de los supuestos de este modelo es que la tasa de cambio es constante a lo largo del tiempo y entre linajes (Nunn, 2011). En este sentido el modelo Browniano es un tipo de lo que se denomina “caminata aleatoria” de un carácter continuo, tanto en tiempo como en espacio, dentro de un intervalo determinado. Bajo este modelo, en una filogenia, la cantidad de cambio esperado a lo largo de las ramas es nula, mientras que la varianza es proporcional al largo de las ramas (Felsenstein, 1988; Harmon, 2019; Hunt & Carrano, 2010; O’Meara et al., 2006). Por consiguiente, cuanto mayor es el tiempo de divergencia entre dos clases en la filogenia, mayor es la varianza entre ellas (Felsenstein, 1985, 2004).

Sin embargo, tal como lo refiere Harmon (2019) el hecho de que un rasgo se comporte de acuerdo a lo esperado por el modelo Browniano no implica que este rasgo no se encuentre bajo selección, como en el caso hipotético en que la dirección del sesgo de selección

cambia aleatoriamente de una generación a la otra, sin seguir una tendencia determinada e independientemente de su intensidad. Entonces demostrar una trayectoria Browniana en una filogenia no implica, necesariamente, documentar las trayectorias puramente estocásticas propias de la denominada variación neutra en arqueología (Dunnell, 1978) y que comprometen procesos de evolución totalmente neutral de artefactos y rasgos (Neiman, 1995; Shennan & Wilkinson, 2001). Bajo la evolución neutra los rasgos siguen una trayectoria completamente independiente de la acción de agentes selectivos y en consecuencia el patrón emergente es Markoviano, donde las frecuencias del rasgo en cuestión solamente dependen de los valores inmediatamente anteriores (Dunnell, 1978; Neiman, 1995).

Más específicamente, los modelos de evolución direccional y caminata aleatoria parten de considerar que los cambios morfológicos ocurren en incrementos discretos y en unidades temporales que pueden equipararse a las generaciones biológicas u otras unidades convenientes, como los años radiocarbónicos. Sobre esta base la evolución direccional y las caminatas aleatorias son modelos que están relacionados y que pueden derivarse de un escenario evolutivo simple. En este contexto, durante cada incremento se produce una transición evolutiva, o “paso”. Estos pasos no necesitan ser idénticos, sino que surgen como variaciones al azar y forman parte de la distribución posible de cambios evolutivos en una morfología determinada (Hunt & Carrano, 2010). Desde este planteo, para documentar los patrones de evolución de largo plazo de un número de rasgos métricos, la media y la variación de ellos son los únicos parámetros que importan. Brevemente, considerando cualquier rasgo métrico, cuando la media de su distribución temporal de pasos es positiva, los aumentos superan a las disminuciones y en promedio, los valores de los rasgos aumentan con el tiempo. Del mismo modo, cuando en promedio los pasos son negativos, el patrón resultante es la disminución de los valores promedio de los rasgos focales. En consecuencia, siempre que el valor promedio de los pasos no es cero, el patrón resultante puede describirse como evolución direccional o con tendencia.

Por otra parte, cuando el valor de la media de la distribución de pasos para el bloque de tiempo observado, es igual a cero, la variación promedio de un rasgo aumenta en igual magnitud a la que disminuye, y en consecuencia no hay tendencia alguna. En este escenario el patrón resultante puede describirse como una caminata aleatoria o movimiento Browniano (Harmon, 2019). Cuando se constata una distribución de valores para un rasgo con una media de pasos igual a cero, sólo se hace relevante un parámetro único en una caminata aleatoria: la varianza de la distribución de pasos. Si esta varianza es alta, entonces su gráfica temporal mostrará grandes aumentos y disminuciones en el rasgo en evolución, y trayectorias evolutivas volátiles (Hunt & Carrano, 2010).

En breve cada uno de estos dos modelos evolutivos implica considerar dos parámetros estadísticos en la distribución de valores del rasgo evolutivo focal: el valor medio que

determina la existencia o no de tendencia temporal, y la varianza que permite discutir la magnitud de la variación a lo largo del proceso evolutivo de ese rasgo y la amplitud de sus oscilaciones. Estos parámetros generalmente se refieren como la media instantánea (o coeficiente de deriva) y la varianza instantánea (coeficiente MB), o índice de movimiento Browniano (ver Kamilar & Cooper, 2013). Hasta aquí presentamos los modelos de evolución direccional y las caminatas aleatorias en rasgos individuales y en linajes singulares. Pero esta misma lógica se extiende a los clados lo que implica suponer que cada taxón dentro del clado evoluciona de acuerdo con este modelo (Hunt & Carrano, 2010).

Estasis evolutiva

En cuanto a la estasis, ésta refiere a trayectorias evolutivas con poco o ningún cambio a lo largo del tiempo de vida de cierta taxa. El concepto es central para dar cuenta de tempos continuos o discontinuos del proceso evolutivo que se está estudiando. Al respecto, Eldredge & Gould (1972), plantearon como alternativa al gradualismo filético que las especies, una vez evolucionadas, permanecen estables a lo largo de su existencia, o con cambios menores. A estos periodos de estasis le siguen procesos rápidos de especiación, en los que se acumula la mayor parte del cambio evolutivo. Por ejemplo, en rasgos métricos, la estasis usualmente se documenta por la existencia de variaciones que rápidamente vuelven a la media a largo plazo (Eldredge et al., 2005; Gould, 2002). Un modelo estadístico de estasis surge de considerar un proceso de ruido blanco en donde las trayectorias evolutivas de rasgos tienen una media constante con desviaciones que no están correlacionadas y que, a su vez, tienen una distribución normal. En una filogenia, la acción de este proceso de ruido blanco se modela asumiendo que cada taxón dentro del clado evoluciona de acuerdo con este modelo (Harmon, 2019; Hunt & Carrano, 2010).

Catálogos y clasificación de estelas

Filogenias calibradas

El resultado del análisis por máxima parsimonia es una o más filogenias en las cuales el largo de las ramas no contiene información temporal alguna, sino que muestra las trayectorias de descendencia con modificación desde los nodos ancestrales hasta los más recientes. Esto no permite, en principio, discutir el tiempo evolutivo implicado. Por este motivo, se han desarrollado distintos métodos para otorgar tiempo cronológico a la filogenia y obtener lo que se denomina una filogenia calibrada o cronofilograma. En un cronofilograma, el largo de las ramas contiene información sobre el tiempo de vida, o longevidad, de un taxón,

mientras que los nodos, indican el punto de origen de cada clado. Un método ampliamente utilizado consiste en asignar con una cronología cada clado a partir de la fecha de aparición conocida para cada taxón y su fecha más tardía conocida, lo que se conoce como FAD (*first apparition date*) y LAD (*last apparition date*). A su vez, la longevidad de cada taxón es la diferencia entre su FAD y su LAD. Si el patrón de diversificación sigue el mismo orden del tiempo de duración conocido para cada clase esto genera un cronofilograma que representa el patrón de diversificación seguido por las clases estudiadas, tanto en su punto de origen como de su extinción. Entendemos por extinción a la desaparición de las clases de artefactos del registro arqueológico del área de estudio. Puede tratarse de extinción local si esa clase se presenta en otras áreas o que se mantenga en una frecuencia tan baja que no pueda diferenciarse de un fenómeno aleatorio (ver más adelante). Sin embargo, lo más frecuente es que no exista una perfecta congruencia entre ambos y que el momento de origen y desaparición de una clase no sea totalmente claro. Esto es especialmente importante en arqueología y evolución cultural, ya que las clases pueden originarse y ser adoptadas poblacionalmente en cortos períodos de tiempo, de forma tal que es difícil determinar puntos discretos en el tiempo, tanto para su aparición como su desaparición, sobre la base de cronología radiocarbónica que muchas veces es heterogénea en su incertidumbre. Por otro lado, el concepto de extinción para una clase arqueológica es un tópico que admite considerar situaciones donde la información se preserva en el pool cultural de una población aunque no se manifieste materialmente, por lo que puede reaparecer sin que implique una reinención, lo que se ha denominado efecto Lázaro (Tëmkin & Eldredge, 2007) o *sleeping technologies* (Borrero, 2011). Entonces, si bien la aparición y la extinción (o desaparición material) de una clase son factores indispensables para discutir la diversificación de las tecnologías, es posible considerar la información cronológica disponible como un rango temporal dentro del cual se observa cada clase como un punto o evento en el tiempo. Dentro de un rango determinado, muchos serán entonces, potenciales puntos de origen para una clase, lo que implica considerar la incertidumbre existente en el cronofilograma. Al respecto Bapst (2013) propone generar un árbol calibrado a partir del muestreo estocástico o aleatorio del rango temporal conocido para cada clado. El remuestreo del punto de origen para cada clado generará variaciones en largo de las ramas para todos los descendientes cada vez y será una medida de la incertidumbre en la estimación del tiempo evolutivo. La generación de un gran número de árboles contendrá entonces una mayor información sobre la posible variación en el cronofilograma. En este caso se realizó una búsqueda intensiva de los posibles rearrreglos realizando 5.000 cronofilogramas mediante muestreo estocástico de los rangos temporales conocidos para cada clase. Posteriormente, se estimó un consenso entre todos los árboles empleando un nivel de confianza de 0,95 (95%) que representa además el promedio de largo de ramas representando el tiempo cronológico de todos los árboles

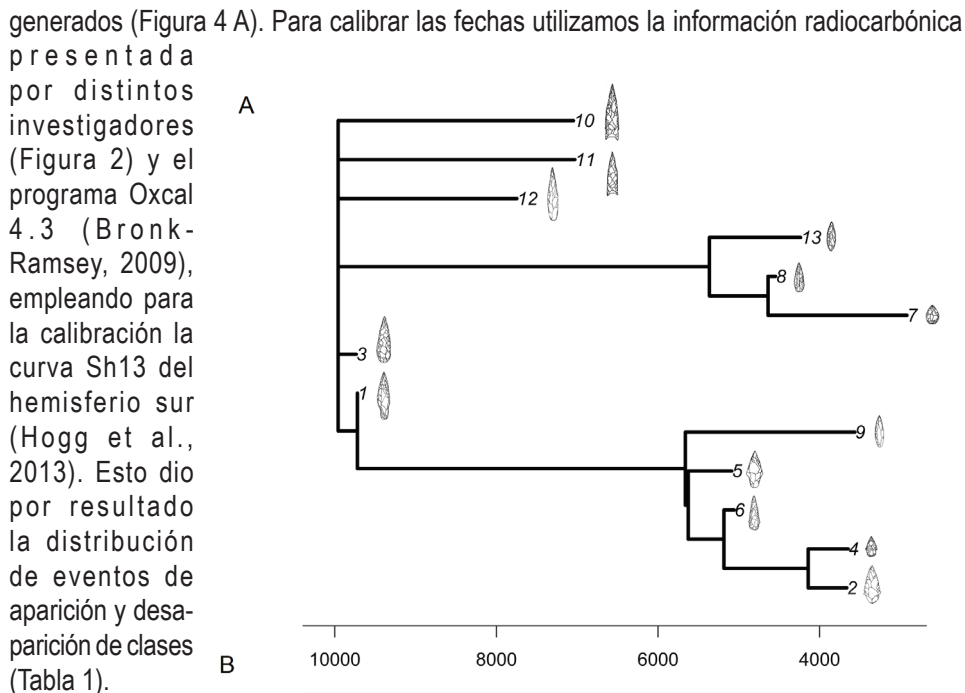


Figura 4:

A) Árbol promediado y

B) gráfico de la mediana de la cantidad de linajes a través del tiempo generados a través de la muestra de árboles calibrados.

Tabla 1: Número de clases y fechas calibradas y longevidad de las clases consideradas. Todas las fechas están expresadas en años calendáricos calibrados antes del presente.

Clase n°	Primera Fecha de Aparición (FAD)	Última Fecha de Aparición (LAD)	Longevidad (FAD-LAD)
1	10473	9334	1139
2	6117	3815	2302
3	10473	9334	1139
4	6117	3815	2302
5	7406	4857.5	2548.5
6	7406	4857.5	2548.5
7	5792	2982.5	2809.5
8	7187	4218.5	2968.5
9	6650	3182	3468
10	8533.5	6941.5	1592
11	8485.5	6941.5	1544
12	9657	6941.5	2715.5
13	8173.5	2683.5	5490

Rastreando linajes culturales en el tiempo

Los cronofilogramas pueden ser utilizados como medio para representar el patrón de diversificación al mostrar la cantidad de linajes a través del tiempo, tal como lo definen Nee (2006) y Harvey et al. (1994), entre otros. Si la tasa de aparición de linajes es constante y no existen discontinuidades, la cantidad de linajes crecerá de forma relativamente exponencial o lineal (si se considera el logaritmo del conteo de linajes), si por el contrario, hay extinción o discontinuidades en la tasa de diversificación esta curva será quebrada e irregular. Este procedimiento es sensible a la topología del árbol y al procedimiento de asignación de largo de las ramas, por lo que su empleo es más bien heurístico, sin embargo, si se cuenta un número amplio de árboles, es posible generar intervalos de confianza para el proceso de diversificación a lo largo del tiempo. En este caso, generamos una representación gráfica de la cantidad de linajes a través del tiempo que resulta de la mediana de la aparición de linajes por árbol de la muestra de 5.000 árboles calibrados, con un intervalo de confianza del 95% en torno a este estimador (Figura 4 B).

Por otro lado, la longevidad es una medida directa de la duración de cada clase por lo que al relacionarla con su correspondiente fecha de aparición, permite explorar la existencia de cambios en la longevidad en el bloque temporal estudiado (ver Hamilton et al., 2019). Por este motivo estimamos la regresión lineal entre la fecha de aparición de cada clase y su longevidad.

Ajuste de modelos evolutivos en las filogenias

Una vez obtenidos los patrones temporales de cambio evolutivo en la filogenia, buscamos documentar qué procesos son los más probables de explicar a estos patrones. Esto lo hacemos poniendo a prueba estadísticamente los modelos de evolución direccional, caminata aleatoria y estasis en los rasgos métricos de la filogenias. Una aproximación comúnmente utilizada para comparar entre modelos estadísticos es el criterio de información de Akaike (*AIC*), que es un índice que evalúa tanto el ajuste del modelo a los datos, como la complejidad del mismo (Akaike, 1974). Los valores de *AIC* más bajos indican un mayor soporte del modelo. Sin embargo, Hunt y Carrano proponen emplear una versión modificada, el *AICC* (Hunt & Carrano, 2010), que funciona mejor cuando el número de observaciones es más bien bajo (Burnham & Anderson, 2010). Asimismo el *AICC* normalizado (o *Akaike weights*, *WAICC*) permite comparar el grado de soporte a cada modelo en términos relativos. El que mayor proporción de soporte tenga (el soporte puede variar entre 0 y 1) será el más probable dado los datos. En este caso presentamos el valor de *AICC* y *WAICC* junto con el índice de verosimilitud de cada modelo en relación a las variables analizadas o *log-likelihood*, donde valores más pequeños del índice señalan mayor verosimilitud o acuerdo entre el modelo evolutivo y los datos.

Es importante destacar que mediante el *WAICC*, el soporte del modelo se mide en un continuo, sin establecer un umbral de significación como en el contraste de hipótesis y su interpretación depende del contexto analizado así como de la congruencia de los distintos indicadores.

Los análisis se realizaron mediante el programa R (R Core Team, 2019) y los paquetes *Phytools* ver 0.7.20 (Revell, 2012) y *Paleotree* ver 3.3.25 (Bapst, 2012).

Resultados

La figura 4 (A), muestra el árbol promedio obtenido a partir del consenso del 95% y la representación de la cantidad de linajes a través del tiempo, ambos basados en la muestra de 5.000 árboles generados por muestreo estocástico del árbol original, a partir de los rangos temporales de aparición y extinción asignados para cada clase (Figura 4 A).

Como observamos, en el árbol con el consenso de ramas hay dos instancias principales de diversificación de clases de puntas, documentando la evolución de dos clados separados con alta resolución, A: 13, 8, 7 (en verde) y B: 9, 5, 6, 4, 2 (en azul, Figura 3 y Figura 4 A). En esta filogenia, los linajes más antiguos son los que comprenden las formas lanceoladas de mayor tamaño, incluyendo las de base escotada que son los *outgroups*. El árbol de consenso sugiere además, que luego de aproximadamente los 6000 AP varias clases coexistieron, aunque con distinta duración. Por otra parte la politimía basal de este árbol (más de dos

ramas emergen de un mismo nodo) puede explicarse por el promedio de árboles al azar con los que se construye el árbol de consenso.

Si tomamos en cuenta la cantidad de linajes (Figura 4 B) que muestra la mediana de la cantidad de linajes por tiempo se observa que el ritmo de aparición de clases fue heterogéneo, con un pico de máxima innovación entre los 8500 y 7000 años aproximadamente donde se originan cinco (38%) de las clases estudiadas. Posteriormente la innovación de linajes culturales se reduce gradualmente, estabilizándose en tres clases a partir de 6000 AP, durante algo más de dos mil años. Con respecto a la longevidad, el tiempo de vida promedio es de 2505 años con un mínimo de 1139 y un máximo de 5480 años AP, aunque este valor parece ser atípico dada la distribución cronológica del resto de la muestra. Las diferencias en la tasa de aparición de linajes junto con la longevidad sugieren que es posible que exista una tendencia de cambio en el tiempo de vida en la muestra estudiada. Cuando hacemos la regresión lineal entre la longevidad y la fecha de aparición de cada clase como variable independiente, resulta un patrón de disminución de la longevidad de clases en el tiempo, donde la clase n°13 presenta valores extremos y se comporta como un *outlier* ya que posee la longevidad estimada más alta de la muestra (5.480 años, ver Tabla 1). Cuando removemos esta observación el patrón se robustece (F: 9,14, $p=0,013$, $R^2=0,47$) mostrando una tendencia significativa con una pendiente positiva de $b=0,31$, lo que implica que la longevidad de clases se incrementó en 310 años cada mil años (Figura 5).

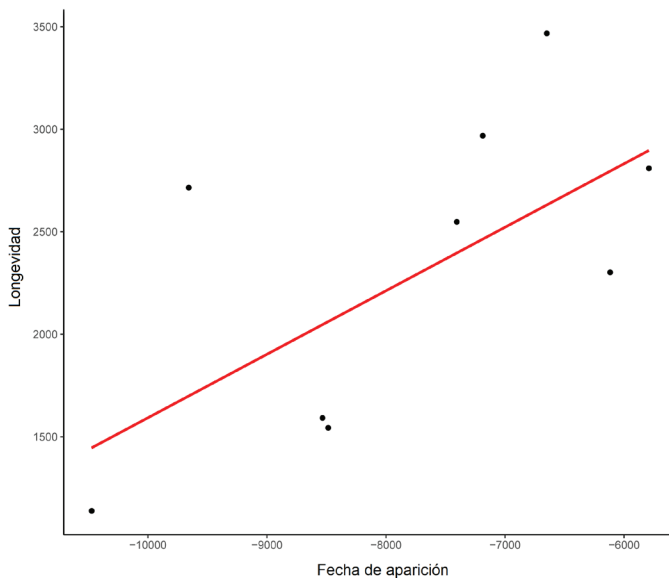


Figura 5: Regresión entre fecha de aparición de cada clase y su longevidad (sin la clase n°13).

Modelos evolutivos

El ajuste de los distintos modelos evolutivos a la filogenia calibrada, sugiere que para el ancho máximo, espesor máximo y espesor en la sección del empuñamiento, el modelo de mayor probabilidad es el movimiento browniano, mientras que para el largo máximo lo es

la evolución direccional con tendencia creciente (Tabla 2).

Tabla 2: Ajuste de los distintos modelos evolutivos. Valores menores de verosimilitud y Akaike sugieren mejor ajuste. *Modelos más probables según el WAIC.

Variable	Modelo	Log-Likelihood	AICC	WAIC
Largo máximo	Browniano	-46.35	98.21	0
	Deriva con tendencia	-43.53	96.48	0.98*
	Estasis	-48.42	102.34	0.02
Ancho máximo	Browniano	-34.57	74.65	0.83*
	Deriva con tendencia	-34.21	146.99	0.17
	Estasis	-70.74	77.84	0
Ancho sector empuñamiento	Browniano	-32.80	71.11	0.79*
	Deriva con tendencia	-32.24	73.92	0.21
	Estasis	-68.32	142.15	0
Espesor empuñamiento	Browniano	-25.99	57.49	0.88*
	Deriva con tendencia	-25.99	61.42	0.12
	Estasis	-63.88	133.26	0

El resultado del largo es acorde a la tendencia general observada en la filogenia, en donde las clases más pequeñas son, en general, las más derivadas. En cuanto a las demás variables, la trayectoria aleatoria sin tendencia alguna es la más probable. Estos resultados poseen implicancias con respecto al modo en que los rasgos métricos evolucionaron a lo largo del tiempo y en la filogenia (ver discusión).

Discusión y consideraciones finales

Como señalamos, se ha propuesto que la diversidad morfológica de los cabezales líticos del Holoceno medio documenta diferentes sistemas de armas usadas por los cazadores recolectores, tales como arco y flecha, lanza arrojada, lanza no arrojada y propulsor de dardos (ver Aschero & Hocsmán, 2011; Aschero & Martínez, 2001; Ratto 2003; Restifo, 2013a, 2013b). Estos diferentes sistemas de armas se asociaron a estrategias de caza que requirieron diferentes clases de puntas de proyectil (Aschero & Martínez, 2001; De Souza, 2004; Martínez, 2003, 2005, 2007; Moreno, 2011; Ratto, 2003). Aquí vamos a discutir los resultados obtenidos en este trabajo a la luz de estos cambios tecnológicos de mayor escala, que constituyen el marco para entender la filogenia y los procesos de evolución de

cabezales líticos del Holoceno medio en el área de estudio.

La señal antrópica de las Tierras Altas Surandinas, estudiada a partir de distintas series temporales (Muscio & López, 2016), tiene un patrón lineal de relativa estasis inicial, de larga duración, que abarcó la transición Pleistoceno-Holoceno y todo el Holoceno temprano. A esto, le siguió una fase de crecimiento que comienza aproximadamente en los 8000 años AP. Así, este contexto temprano de baja demografía y bajo crecimiento poblacional se asoció a una baja tasa de innovación tecnológica, que se expresa por clases de puntas triangulares con poca variación formal. Con la aceleración del crecimiento demográfico posterior a los 8000 años AP, se incrementó la tasa de innovación tecnológica, lo que incluyó novedades conductuales en relación con las distintas estrategias de caza y/o procesamiento (Muscio & Cardillo, 2019). Esto también se desprende del análisis de la calibración temporal de la filogenia de puntas. Los resultados aquí obtenidos sugieren que el proceso de diversificación de puntas fue heterogéneo, donde la innovación comenzó a incrementarse a principios del proceso evolutivo de estos linajes, es decir en los inicios de la fase de crecimiento poblacional (Muscio, 2011). Entre los ca. 8500 y los 6000 AP tuvo lugar la mayor tasa de innovación tecnológica, coincidiendo con el crecimiento de la señal antrópica en el área de estudio (Muscio & López, 2016). Este proceso continuó con un ritmo de innovación homogéneo hasta los ca. 3000 años AP, en donde se observa una paulatina extinción de clases dentro del clado lanceolado y menor innovación. Como se ha señalado desde lo teórico, conforme las poblaciones humanas crecen libremente, debería producirse una retroalimentación positiva entre población-tecnología-población (Richerson, Boyd & Bettinger, 2009). Nuestros resultados muestran que el aumento en la tasa de innovación tecnológica coincide con el incremento en la demografía, y que entonces demografía fue pre-requisito para el uso más especializado de los camélidos que tuvo lugar entre los cazadores recolectores de mediados del Holoceno medio (Muscio & Cardillo, 2019).

Por otra parte, los resultados también muestran que la longevidad de cada clase fue variable, existiendo contemporaneidad entre muchas de ellas, especialmente hacia los momentos de mayor diversificación. A su vez pudimos documentar un patrón de aumento de la longevidad de las clases de puntas en el tiempo.

Es interesante reflexionar sobre qué factores pueden haber estado involucrados en estos procesos. En principio, como vimos, la diversificación de clases acompañó a los cambios en la organización de las estrategias de caza de comienzos del Holoceno medio. En este contexto tuvo lugar también, la extinción de las clases triangulares del Holoceno temprano, y existe la posibilidad de que se hayan preservado como *sleeping technologies* (sensu Borrero, 2011). A su vez, el descenso relativamente rápido en la diversidad de clases, junto con el incremento en la tasa de extinción luego de los 4000 años AP, coincide con el establecimiento del pastoralismo como estrategia económica dominante del nicho

humano. Esto también es concurrente con la aparición del arco y la flecha, que parece haber reemplazado al propulsor para este momento en la mayoría de los contextos estudiados (Ratto, 2003). El cambio hacia sistemas técnicos de arco flecha pudo haber implicado una reducción de la diversidad morfológica de las puntas de proyectil como consecuencia de mayores restricciones de *performance*. Estas restricciones habrían respondido a necesidades aerodinámicas, capacidad de penetración, distancia de vuelo, etc., limitando por ejemplo, la variación potencial en el peso y otras medidas del tamaño de las puntas (Ratto, 1994, 2003, 2006; Vardé & Muscio, 2019; ver también Hughes, 1998).

Con respecto a la longevidad de clases en el tiempo, esto pudo resultar de un proceso evolutivo que se originó a partir de una mayor competencia entre morfodiseños de puntas líticas, en un escenario de mayor innovación tecnológica. Esto puede pensarse desde la noción de espacio de diseño (Stankiewicz, 2000). La mayor longevidad pudo responder a la aproximación gradual de estos diseños a estados óptimos o cuasi óptimos en el espacio de diseño tecnológico, entendido como la combinación posible de variables métricas y morfométricas en un diseño de artefactos (Stankiewicz, 2000; ver también Scheinsohn, 2010). Así podemos distinguir una primera instancia con mayor diversidad de puntas, mayor tasa de innovación y menor longevidad que progresivamente se estabiliza dando lugar a un patrón inverso, esto es una menor innovación y mayor longevidad de clases. Como sugerimos antes, esto tiene sentido considerando la mayor demografía del Holoceno medio y la especialización en la caza de camélidos. Mayor demografía y especialización económica pudieron propiciar un contexto de incremento de presiones selectivas para la mayor diversidad en las tecnologías de caza, incluyendo los cambios en los sistemas de armas y la evolución de nuevas clases de puntas líticas.

Por otra parte, al estudiar el conjunto de los distintos rasgos métricos, se observa que éstos no siguen necesariamente, la misma trayectoria evolutiva. El largo máximo es el único rasgo que muestra una tendencia de reducción gradual a lo largo del tiempo y en la filogenia. Este rasgo parece estar sujeto a algún mecanismo sesgado que direccionó la trayectoria en el sentido antes mencionado. Es posible que esta tendencia hacia puntas de menor largo haya resultado de contextos de selección derivados del uso de sistemas de armas con trayectoria de vuelo y caza a distancia. Es esperable que esto mismo ocurra con otros rasgos dimensionales correlacionados con el largo, como el peso. Por otro lado, el ancho máximo, el espesor máximo y el espesor en la sección del empuñadura, se ajustan a lo esperado por el modelo Browniano. La evolución de estos rasgos pudo responder a un contexto de coexistencia entre distintos sistemas de armas y estrategias de caza con diferente *performance* que permitió mayor variabilidad. En nuestro caso los cambios en las estrategias de caza de los distintos sistemas técnicos y el diseño de las armas pudieron introducir variación con cierta direccionalidad, por ejemplo en el espesor, covariando con

el ancho de los astiles, pero en el largo plazo estos cambios técnicos habrían dado lugar a trayectorias aleatorias en la filogenia. En breve, nuestra hipótesis es que estas trayectorias brownianas documentan instancias de selección de variabilidad a nivel del atributo, en el marco de una filogenia que se diversifica en el tiempo, aumentando la cantidad de clases de puntas. Además, los distintos ritmos de evolución de estos rasgos y la direccionalidad del largo muestran un proceso de evolución en mosaico (Prentis et al., 2016; Smallwood et al., 2019).

En breve, hemos podido documentar diferencias en la tasa de innovación de las puntas líticas y sus caracteres durante Holoceno Medio del área de estudio y una estructura de evolución en mosaico, con ciertos rasgos con dinámicas direccionales y otros sin ella. El estudio de estos patrones requiere aumentar la escala geográfica y la inclusividad de clases en la construcción de nuevas filogenias. Para finalizar, nuestros resultados sugieren que el estudio arqueológico de filogenias culturales permite aproximarnos a cuestiones claves de la evolución de las tecnologías tales como el ritmo de cambio y las tasas de innovación, la longevidad de clases en el tiempo y los modelos de cambio evolutivo implicados en los procesos de descendencia con modificación de linajes de artefactos.

Agradecimientos

Este trabajo se realizó con el apoyo de CONICET. Queremos agradecer especialmente a los evaluadores anónimos por sus comentarios y sugerencias y al comité editorial de la revista Mundo de Antes por el trabajo realizado.

Referencias citadas

- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6), 716-723.
- Aschero, C. (1994). Reflexiones desde el Arcaico Tardío (6000-3000 AP). *Rumitacana. Revista de Antropología*, 1(1), 13-17.
- Aschero, C. A. & Hocsmán, S. (2011). Arqueología de las ocupaciones cazadoras-recolectoras de fines del Holoceno medio de Antofagasta de la Sierra (Puna Meridional Argentina). *Chungará*, 43 (número especial 1), 393-411.
- Aschero, C. A. & Martínez, J. G. (2001). Técnicas de caza en Antofagasta de la Sierra, Puna Meridional Argentina. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología*, XXVI, 215-241.
- Bapst, D. W. (2012). Paleotree: an R package for paleontological and phylogenetic analyses of evolution. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 803-807.

- 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, C. (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* (pp. 21-40). The University of Utah Press.
- Borrero, L. A. (2011). The Theory of Evolution, Other Theories, and the Process of Human Colonization of America. *Evolution Education and Outreach*, 4(2), 218-222.
- Boyd, R. & Richerson, P. J. (1985). *Culture and the Evolutionary Process*. University of Chicago Press.
- Bronk-Ramsey, C. (2009). Bayesian analysis of radiocarbon dates. *Radiocarbon*, 51(1), 337-360.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2010). *Model Selection and Multimodel Inference*. Springer.
- 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 G. Martínez y J. Lanata (Eds.), *Perspectivas integradoras entre Arqueología y Evolución* (pp. 97-119). INCUAPA-Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires.
- Cardillo, M. (2009). Temporal trends in the morphometric variation of the lithic projectile points during the middle Holocene of southern andes (Puna region). A Coevolutionary approach. En H. J. Muscio y G. López (Eds.), *Theoretical and methodological issues in evolutionary archaeology: toward an unified darwinian paradigm*, BAR series 20 (pp. 13-20). BAR Publishing.
- Collard, M., Shennan, S. J. & Teherani, J. J. (2006). Branching, blending, and the evolution of cultural similarities and differences among human populations. *Evolution and Human Behavior*, 27(3), 169-184.
- De Souza, P. (2004). Tecnologías de proyectil durante los períodos Arcaico y Formativo en el Loa superior (Norte de Chile); a partir del análisis de puntas líticas. *Chungará*, 36(volumen especial 1), 61-76.
- Díaz-Uriarte, R. & Garland, T. Jr. (1996). Testing Hypotheses of Correlated Evolution Using Phylogenetically Independent Contrasts: Sensitivity to Deviations from Brownian Motion. *Systematic Biology*, 45(1), 27-47.
- Dunnell, R. C. (1978). Style and Function: A Fundamental Dichotomy. *American Antiquity*, 43(2), 192-202.
- Eldredge, N. & Gould, S. J. (1972). Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. En Th. J. M. Schopf (Ed.), *Models in Paleobiology* (pp. 82-115). Freeman Cooper and Co.
- Eldredge, N., Thompson, J. N., Brakefield, P. M., Gavrilets, S., Jablonski, D., Jackson, J. B. C., Lenski, R. E., Lieberman, B. S., McPeck, M. A. & Miller III, W. (2005). The dynamics of evolutionary stasis. *Paleobiology*, 31(2), 133-145.
- Escola, P. (1996). Riesgo e incertidumbre en economías agropastoriles: Consideraciones teórico-metodológicas. *Arqueología*, 6, 9-23.

- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, 125(1), 1-15.
- Felsenstein, J. (1988). Phylogenies and quantitative characters. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 445-471.
- Felsenstein, J. (2004). *Inferring Phylogenies*, Vol. 2. Sinauer associates.
- Foley, R. (1997). Mode 3 Technologies and the Evolution of Modern Humans. *Cambridge Archaeological Journal*, 7(1), 3-36.
- García Rivero, D. (2013). *Arqueología y Evolución. A la Búsqueda de filogenias Culturales*. Universidad de Sevilla.
- Gjesfjeld, E., Silvestro, D., Chang, J., Koch, B., Foster, J. G. & Alfaro, M. E. (2020). A quantitative workflow for modeling diversification in material culture. *PLoS ONE*, 15(2), e0227579.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S. & Nixon, K. C. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 774-786.
- González, A. R. (1952). Antiguo horizonte precerámico en las Sierras Centrales de la Argentina. *Runa*, V, 110-133.
- González, A. R. (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*. Belknap Press.
- Hamilton, M. & Buchanan, B. (2009). The accumulation of stochastic copying errors causes drift in culturally transmitted technologies: Quantifying Clovis evolutionary dynamics. *Journal of Anthropological Archaeology*, 28, 55-69.
- Hamilton, M., Buchanan, B. & Walker, R. S. (2019). Spatiotemporal diversification of projectile point types in western North America over 13,000 years. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 24, 486-495.
- Harmon, L. J. (2019). *Phylogenetic Comparative Methods: Learning from Trees*. Create Space Independent Publishing Platform. <https://lukejharmon.github.io/pcm/pdf/phylogeneticComparativeMethods.pdf>
- Harvey, P. H., May, R. M. & Nee, S. (1994). Phylogenies without fossils. *Evolution*, 48(3), 523-529.
- Hogg, A. G., Hua, Q., Blackwell, P. G., Niu, M., Buck, C. E., Guilderson, T. P., Heaton, T. J., Palmer, J. G., Reimer, P. J., Reimer, R. W., Turney, C. S. M. & Zimmerman, S. R. H. (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, Universidad de Buenos Aires].
- Hoguín, R. (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.

- Hughes, S. (1998). Getting to the Point: Evolutionary Change in Prehistoric Weaponry. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 5(4), 345-408.
- Hunt, G. & Carrano, M. T. (2010). Models and Methods for Analyzing Phenotypic Evolution in Lineages and Clades. *Quantitative Methods in Paleobiology*, 16, 245-269.
- Kamilar, J. M. & Cooper, N. (2013). Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences*, 368, 1-10.
- Klink, C. J. & Aldenderfer, M. S. (2005). A projectile point chronology for the South-Central Andean Highlands. En C. Stanish, A. B. Cohen & M. S. Aldenderfer (eds.), *Advances in Titicaca Basin Archaeology*, vol. 1 (pp. 25-54). Cotsen Institute of Archaeology, University of California.
- Lipo, C. P., O'Brien, M. J., Collard, M. & Shennan, S. J. (2017). Mapping our ancestors: *Phylogenetic approaches in anthropology and prehistory*. Transaction Publishers.
- López, G. & Restifo, F. (2012). The Middle Holocene domestication and intensification of camelids in north Argentina, tracked by zooarchaeology and lithics. *Antiquity*, 86(334), 1041-1054.
- López, G. & Restifo, F. (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.
- Mace, R., Pagel, M., Bowen, J. R., Gupta, B. K., Otterbein, K. F., Ridley, M., Schweizer, T. & Volland, E. (1994). The Comparative Method in Anthropology. *Current Anthropology*, 35(5), 549-564.
- Martínez, J. (2003). Ocupaciones humanas tempranas y tecnología de caza en Antofagasta de la Sierra (10000-7000 AP) [Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán].
- Martínez, J. (2005). Tecnología de cazadores en la puna meridional Argentina: el caso de Peñas de la Cruz 1. *Mundo de Antes*, 4, 25-49.
- Martínez, J. (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*, 2, 129-150.
- Mesoudi, A. (2011). *Cultural Evolution: How Darwinian Theory Can Explain Human Culture and Synthesize the Social Sciences*. 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.
- Muscio, H. J. (2009). Nicho y estrategia predominante. Dos conceptos necesarios en arqueología evolutiva. En M. C. Barboza, J. D. Ávila, C. Piccoli y J. Cornaglia Fernández, (Eds.), *150 años después. La vigencia de la teoría evolucionista de Charles Darwin* (pp. 83-101). Universidad Nacional de Rosario.
- Muscio, H. J. (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* (pp. 223-251). Prensa de la Universidad de Sevilla.

- Muscio, H. J. (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.
- Muscio, H. & Cardillo, M. (2016). Preface. En M. Cardillo y H. J. Muscio (Eds.), *Darwin 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* (pp.9-10). South American Archaeology Series 24, Arcaheopress.
- Muscio, H. J. & Cardillo, M. (2019). Filogenias andinas: análisis cladístico de las puntas líticas lanceoladas del Holoceno Medio de la Puna de Argentina y Norte de Chile. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología*, XLIV(2), 213-232.
- Muscio, H. J. & López, G. E. (2016). Radiocarbon dates and anthropogenic signal in the South-Central Andes (12,500–600 cal. years BP). *Journal of Archaeological Science*, 65, 93-102.
- Nee, S. (2006). Birth-Death Models in Macroevolution. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 37(1), 1-17.
- Neiman, F. D. (1995). Stylistic Variation in Evolutionary Perspective: Inferences from Decorative Diversity and Inter-Assemblage Distance. *American Antiquity*, 60(1), 1-37.
- Nunn, C. (2011). *The Comparative Approach in Evolutionary Anthropology and Biology*. University of Chicago Press.
- Núñez, L. (1992). Ocupación arcaica en la Puna de Atacama: secuencia, movilidad y cambio. En B. Meggers (Ed.), *Prehistoria Sudamericana: Nuevas Perspectivas* (pp. 283-307). Washington: Taraxacum.
- Núñez, L. & Grosjean, M. (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., Darwent, J. & Lyman, R. L. (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. J. & Lyman, R. L. (2000). *Applying Evolutionary Archaeology: A Systematic Approach*. Springer.
- O'Brien, M. & Lyman, R. (2003). *Cladistics and archaeology*. University of Utah Press.
- O'Meara, B. C., Ané, C., Sanderson, M. J. & Wainwright, P. C. (2006). Testing for different rates of continuous trait evolution using likelihood. *Evolution*, 60(5), 922-933.
- Perreault, C. (2012). The Pace of Cultural Evolution. *PLoS ONE*, 7(9), e45150.
- Prentiss, A. M., Walsh, M. J., Skelton, R. R. & Mattes, M. (2016). Mosaic Evolution in Cultural Frameworks: Skateboard Decks and Projectile Points. En L. Mendoza-Straffon (Ed.), *Cultural Phylogenetics. Interdisciplinary Evolution Research*, vol 4. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-25928-4_6

- R Core Team (2019). *A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Ratto, N. (1994). Funcionalidad versus adscripción cultural: cabezales líticos de la margen norte del estrecho de Magallanes. Arqueología de cazadores-recolectores. En J. L. Lanata y L. A. Borrero (Ed.), *Límites, casos y aperturas. Arqueología Contemporánea* 5 (pp. 105-120). Edición Especial.
- Ratto, N. (2003). Estrategias de caza y propiedades del registro arqueológico en la Puna de Chaschuil (Departamento de Tinogasta, Catamarca, Argentina). [Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires].
- Ratto, N. (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.
- Raup, D. M. (1977). Stochastic models in evolutionary paleobiology. En A. Hallam (Ed.), *Patterns of Evolution as Illustrated by the Fossil Record* (pp. 59-78). Elsevier Scientific Publishing Company.
- Raup, D. M. & Gould, S. J. (1974). Stochastic simulation and evolution of morphology: towards a nomothetic paleontology. *Systematic Zoology*, 23, 305-322.
- 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.
- Restifo, F. (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 Doctoral, Universidad de Buenos Aires].
- Revell, L. J. (2012). Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 217-223.
- Richerson, P. J., Boyd, R. & Bettinger, R. L. (2009). Cultural Innovations and Demographic Change. *Human Biology*, 81(2-3), 211-235.
- Rivero, D. & Heider, G. (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* (pp. 3085-3090). Universidad Nacional de Tucumán.
- Rivero, D. & Heider, G. (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.
- Scheinsohn, V. (2010). The Good, the Bad and the Ugly: Prehispanic Harpoon Heads from Beagle Channel, Isla Grande de Tierra del Fuego (Patagonia, Argentina). En A. Legrand-Pineau, I. Sidéra, N. Buc, E. David y V. Scheinsohn (Eds.), *Ancient and Modern Bone Artefacts from America to Russia. Cultural, technological and functional signature*, BAR International Series 2136 (pp. 295-302). BAR Publishing.
- Schobinger, J. (1988). *Prehistoria de Sudamérica: Culturas precerámicas*. Alianza Editorial.

- Shennan, S. (2015). Demography and Cultural Evolution. En R. A. Scott y S. M. Kosslyn (Eds.), *Emerging Trends in the Social and Behavioral Sciences* (pp. 1-14). Wiley.
- Shennan, S. & Wilkinson, J. R. (2001). Ceramic Style Change and Neutral Evolution: A Case Study from Neolithic Europe. *American Antiquity*, 66(4), 577-593.
- Shott, M. (2011). History Written in Stone: Evolutionary Analysis of Stone Tools in Archeology. *Evolution: Education and Outreach*, 4, 435-445.
- Smallwood, A. M., Jennings, T. A., Pevny, Ch. D. & Anderson, D. G. (2019). Paleoindian Projectile-Point Diversity in the American Southeast: Evidence for the Mosaic Evolution of Point Design. *PaleoAmerica*, 5(3), 218-230.
- Stankiewicz, R. (2000). The concept of design space. Technological innovation as an evolutionary process. En J. Ziman (Ed.), *Technological Innovation as an Evolutionary Process* (pp. 234-247). Cambridge University Press.
- Tëmkin, I. & Eldredge, N. (2007). Phylogenetics and Material Cultural Evolution. *Current Anthropology*, 48, 146-154.
- Vardé, M. & Muscio, H. (2019). Cultural transmission and correlational selection in Late Period projectile points from the Puna of Salta, Argentina (AD 900-1500). *Journal of Lithic Studies*, 5, 1-25.
- 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* (pp. 261-281). Ediciones del Tridente.
- Yacobaccio, H. (2012). Towards a human ecology for the Middle Holocene in the Southern Puna. *Quaternary International*, 307, 24-30.
- Yacobaccio, H. & Morales, M. (2005). Mid-Holocene environment and human occupation of the Puna (Susques, Argentina). *Quaternary International*, 132, 5-14.
- Yacobaccio, H. D. & Vilá, B. (2013). La domesticación de los camélidos andinos como proceso de interacción humana y animal. *Intersecciones en Antropología*, 14(1), 227-238.



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución - NoComercial - SinDerivadas 2.5 Argentina.