

Variaciones ecomorfológicas de las poblaciones de guanaco de Patagonia (Argentina)

 G. Lorena L'Heureux* y Jimena Cornaglia Fernández**

Recibido:
15 de marzo de 2015

Aceptado:
24 de noviembre de 2016

Resumen

Este trabajo estudia los tamaños corporales de las poblaciones modernas de *Lama guanicoe* de Patagonia continental e insular (Argentina), a partir del análisis osteométrico de cuatro huesos largos delanteros (húmero, radiocúbito, metacarpo y primera falange). Se analizó una muestra de más de 100 individuos procedentes de las provincias de Río Negro (40°S), Santa Cruz (48-52°S) y Tierra del Fuego (53-54.5°S). Las variaciones morfológicas de los tamaños se evaluaron en función de las variables ecoambientales de: temperatura (máxima/mínima), precipitación (estival, invernal y anual), productividad primaria neta aérea (PPNA) e índice de vegetación diferencial normalizado (NDVI). Los datos fueron procesados mediante diferentes análisis uni y multivariados. Los resultados demostraron que, en una escala macroregional, se registra un gradiente clinal de los tamaños corporales de las poblaciones de guanacos (los individuos de Tierra del Fuego son significativamente más grandes que los de Santa Cruz y éstos más grandes que los de Río Negro). Todos los factores ecoambientales que se asocian fuertemente con los tamaños óseos (temperatura máxima, PPNA, NDVI) covarían en la región de estudio con la latitud. El patrón clinal observado es, en principio, consistente con las expectativas derivadas de la Regla de Bergmann. Igualmente las diferentes variables ambientales y biogeográficas que influyen sobre los patrones de los tamaños de los guanacos modernos de Patagonia, exponen que la relación entre el tamaño corporal y el ambiente es de naturaleza compleja y no se puede explicar de forma simple y directa por un solo factor.

Palabras clave

Lama guanicoe
Patagonia
Tamaño corporal
Variación latitudinal
Variables ambientales
Osteometría

Ecomorphological variations in the guanaco population of Patagonia (Argentina)

Abstract

This paper studies the body sizes of modern, continental and insular Patagonian (Argentina) *Lama guanicoe* populations based on the osteometric analysis of four forelimb bones (humerus, radio-ulnae, metacarpus and first phalanx). A sample of more

* CONICET - Instituto Multidisciplinario de Historia y Ciencias Humanas. Saavedra 15 piso 5 (CP 1083) Buenos Aires, Argentina. E-mail: lorenalheureux222@gmail.com

** Facultad de Humanidades y Artes, UNR. Entre Ríos 758 (CP 2000) Rosario, Santa Fe, Argentina. E-mail: jimena-cornaglia@hotmail.com

Keywords

Lama guanicoe
Patagonia
Body size
Latitudinal variation
Environmental variables
Osteometry

1. La Regla de Bergmann identifica la tendencia en especies homeotermas a registrar tamaños más grandes en climas fríos y menores tamaños en climas cálidos (Mayr 1956). La Regla asume que el incremento en el tamaño del cuerpo de poblaciones homeotermas se correlaciona positivamente con la latitud. La explicación fisiológica más usual reside en que los animales más grandes gastan menos energía en su termorregulación debido a su menor tasa superficie/volumen, por lo que un tamaño corporal mayor sirve para reducir la radiación del calor (McNab 1971). En climas fríos, se concedería una ventaja selectiva a la relativa reducción de la superficie corporal y a mayores tamaños corporales (Mayr 1963, 1998).

2. La regla de eNPP explica la variación geográfica de los tamaños corporales sin asociarse con la latitud. Se define como la producción primaria neta durante la estación de crecimiento. NPP (producción primaria neta de plantas) ecológica y evolutivamente importante: eNPP. Lo importante del concepto de la eNPP es que está dirigida a la disponibilidad de NPP para satisfacer las demandas energéticas y nutricionales de los animales sólo durante el tiempo en que se están reproduciendo y creciendo (Huston y Wolverton 2009, 2011).

3. La Regla de la Isla (van Valen 1973) predice, de forma simple y generalizada, que en las islas las especies de mamíferos pequeños tienden a hacerse más grandes y las especies más grandes a reducir su tamaño corporal (Angerbjörn 1985; Foster 1964; Heaney 1978; Lomolino *et al.* 2006; Meiri *et al.* 2004; Melton 1982; entre otros).

4. Las interacciones intra e interespecífica han sido consideradas como potenciales mecanismos responsables de la variación de los tamaños corporales de los mamíferos. La ausencia o la baja predación sobre los adultos de una población puede incrementar la densidad poblacional y seleccionar tamaños corporales más grandes (Maiorana 1990; Michaux *et al.* 2002; Yom-Tov *et al.* 1999, etc.). También la reducción de la competencia interespecífica tiende a seleccionar tamaños corporales mayores, mientras que la disminución de la disponibilidad de comida selecciona tamaños corporales menores (*e.g.*, Dayan y Simberloff 1998).

than 100 individuals from the Provinces of Río Negro (40°S), Santa Cruz (48-52°S) and Tierra del Fuego (53-54.5°S) were analyzed. The morphological size variations were evaluated considering the eco-environmental variables of temperature (maximum/minimum), precipitation (summer, winter and annual), aerial net primary productivity (ANPP) and normalized difference vegetation index (NDVI). The data was analyzed using a number of uni and multivariate statistical models. The results show that, at a macro-regional scale, there was a clinal variation in the body sizes of guanaco populations (with individuals from Tierra del Fuego being significantly bigger than those from Santa Cruz, with the latter in turn being larger than those from Río Negro). All eco-environmental factors strongly associated with bone sizes (maximum temperature, ANPP, NDVI) co-vary, in the study region depending on latitude. The clinal pattern observed was, in principle, consistent with the expectations of Bergmann's Rule. Also different environmental and biogeographic variables influenced the size patterns of modern Patagonian guanacos, thereby underscoring that the relationship between body size and environment is of a complex nature - and cannot be explained simply and directly by a single factor.

Introducción

Para todo mamífero, el tamaño de su cuerpo condicionará su *fitness*, el uso que haga del espacio y los recursos, la interacción con sus competidores, y las relaciones predador-presa que establezca (*e.g.*, Johansson 2003; Peters 1983). Por esto, el tamaño corporal de los organismos es un parámetro biológico de gran interés para muchas disciplinas en tanto se correlaciona con diferentes rasgos morfológicos, fisiológicos, comportamentales y ecológicos de las especies (Calder 1984; Greve *et al.* 2008; Margalef 1955; Meiri y Thomas 2007; McNab 1971; Olden *et al.* 2007). En este sentido, el presente trabajo analiza las variaciones geográficas de los tamaños corporales de especímenes modernos de guanaco que habitan en Patagonia continental e Isla Grande de Tierra del Fuego (Argentina), mediante el análisis métrico de sus elementos óseos apendiculares delanteros. Las variaciones halladas en los tamaños de los animales son evaluadas en función de diferentes variables ambientales, ecológicas y biogeográficas de Patagonia (Argentina). Desde hace más de un siglo se vienen postulando teorías centradas en factores ambientales, condiciones ecológicas y/o procesos biogeográficos para explicar las variaciones geográficas del tamaño corporal de las especies de mamíferos. Por ejemplo, la Regla de Bergmann¹ (Bergmann 1847; Blackburn *et al.* 1999; Calder 1984; Gaston y Blackburn 2000; Lin *et al.* 2008; Meiri 2011; entre otros) que da cuenta de la relación biogeográfica entre los tamaños corporales de las especies y la latitud; y más recientemente la Regla de la eNPP² (Huston y Wolverton 2009, 2011), una hipótesis alternativa basada en la disponibilidad de comida regulada por la producción primaria neta de plantas durante la estación de crecimiento y reproducción de los animales. También se han considerado los procesos microevolutivos de aislamiento y diferenciación genética derivadas de la teoría de la Regla de la Isla³ (van Valen 1973), o las relaciones poblacionales o interespecíficas de predación y/o competencia⁴ (Dayan *et al.* 1993; Rodríguez *et al.* 2006; etc.).

En nuestro caso de estudio la influencia de la variable diacrónica de interacción "predador (cazador aborigen) – presa" no aplicaría por tratarse de muestras de guanacos modernas. Tampoco se hace foco en la interacción de este taxón con los pobladores locales actuales. El interés se dirige hacia los aspectos ambientales que influyen -e influyeron- en la variación morfológica de las poblaciones de guanacos. Se considera que, conociendo como actúan estos aspectos en el presente, la información morfológica generada puede contribuir con el estudio de las principales presas de los cazadores recolectores en el pasado. Esto es posible en tanto se conoce que, a partir del Holoceno tardío, se establecen en Patagonia austral los patrones regionales de vegetación, clima

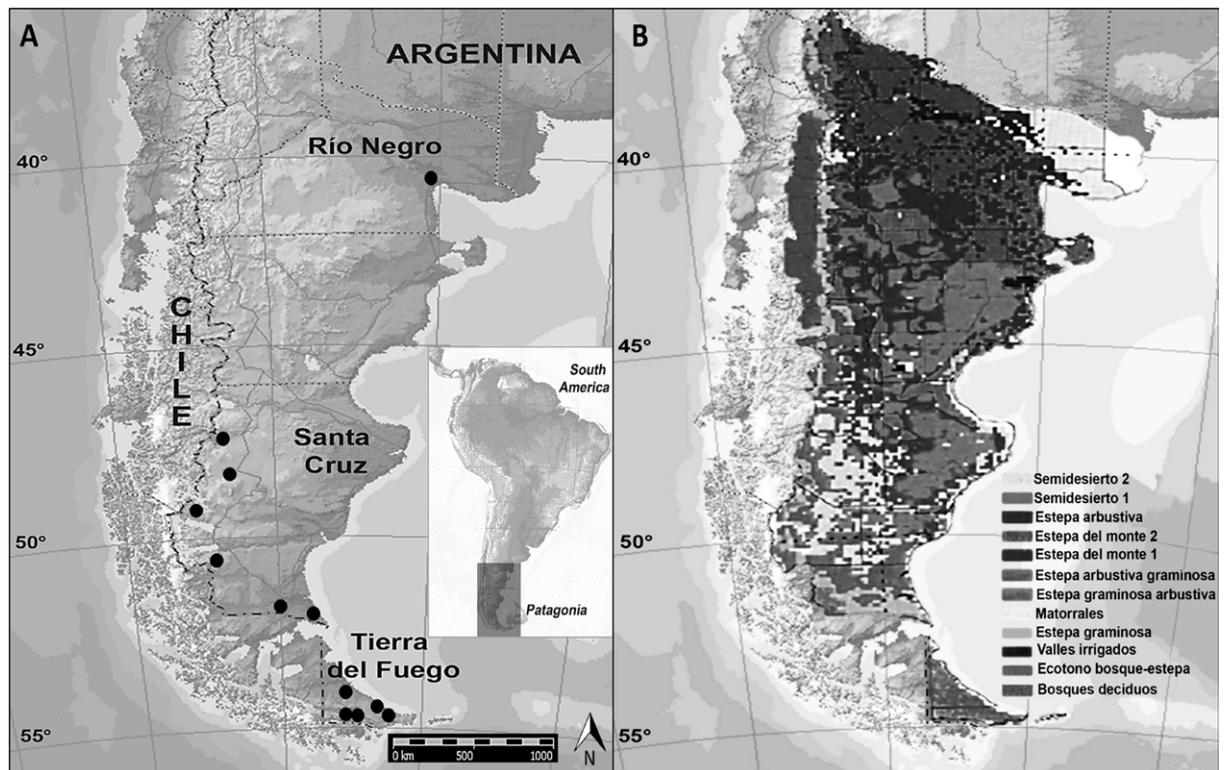


Figura 1. A: Procedencia de las muestras de guanaco de Río Negro, Santa Cruz y Tierra del Fuego (Argentina). B: Biozonas funcionales de Patagonia (sensu Paruelo et. al 1998).

y circulación atmosférica que prevalecen en la actualidad (Mancini 2003; Markgraf 1993; Moreno et al. 2009; van Geel et al. 2000).

En arqueología, las variaciones morfológicas de las osamentas de los mamíferos que generaron relaciones de interacción ecológica relevantes con las poblaciones humanas en el pasado, se tornan importantes para evaluar el impacto que estas últimas tuvieron sobre las primeras -y a la inversa-, en un proceso coevolutivo de intensificación de caza, de manejo zootécnico y/o domesticación. En el caso particular de estudio, contamos con los referentes modernos de la principal especie terrestre, *Lama guanicoe* (Müller 1776), que constituyó la principal presa de las poblaciones humanas de Patagonia desde el Pleistoceno final hasta los momentos de contacto hispano-indígena (Borrero 1985; De Nigris 2004; Fernández 2010; Massone 2001; Mengoni Goñalons 1999; Miotti 1998; Rindel 2008; Santiago 2013; entre otros).

Materiales y métodos

Muestras Analizadas

Para este trabajo se analiza una muestra de 110 individuos de diferentes poblaciones modernas de guanacos de la Patagonia argentina. Los mismos proceden de las provincias de Río Negro (Kaufmann 2009), Santa Cruz (L'Heureux 2008, 2009a; L'Heureux y Borrero 2002) y Tierra del Fuego (Herrera 1988; Vázquez 2006) (Figura 1A).

Los ejemplares de la provincia de Río Negro (MNI= 33) proceden de la localidad de Cinco Chañares (40.36S-65.28W) y forman parte de la colección osteológica de referencia del INCUAPA-UNCPBA (Kaufmann 2009). El conjunto de individuos

representativo de Santa Cruz (MNI= 27) procede de diferentes localidades de la provincia: Lago Belgrano (47.52S-72.08W); Lago Cardiel (48.21S-71.11W); Lago San Martín (49.06S-72.22W); Lago Roca (50.33S-72.45W); Pali Aike (51.35S-69.53W), Cañadón Gap (52.07S-68.33W) y Ea. Cancha Carrera (72.13S-51.15W). Los mismos fueron cedidos por colegas que trabajan en el área de estudio y colectados por una de las autoras (G.L.L.) y conservados en el Laboratorio de Arqueología del IMHICIHU-CONICET. Del sector argentino de la Isla Grande de Tierra del Fuego (MNI= 50), se analizan muestras procedentes de Las Mandíbulas (53.30S-68.31W); Ea. María Luisa (54.30S-66.17W); Bahía Valentín (54.50S-65.30W); Ea. Remolino (54.51S-67.52W) y Bahía Cambaceres (54.45S-67.18W). La mayoría de los individuos analizados de este conjunto forman parte de la colección osteológica de referencia del Laboratorio de Arqueología del CADIC-CONICET (Ushuaia), solo la muestra procedente de Las Mandíbulas, actualmente depositada en el IMHICIHU-CONICET, fue colectada por el equipo de trabajo de una de las autoras (G.L.L.) en el marco de los trabajos de campo en dicha localidad.

El material recuperado en el campo se encontraba esquelizado en superficie con bajos grado de meteorización (*sensu* Behrensmeyer 1978), y fue incluido en el análisis previo lavado y cepillado. Las muestras que forman parte de colecciones de referencia particulares o institucionales, siguieron los tratamientos de acondicionamiento diseñados por los investigadores a cargo de las mismas (*e.g.*, Kaufmann 2009).

Metodología

Diferentes estudios morfométricos realizados sobre material fósil de mamíferos han demostrado que las estimaciones realizadas sobre los huesos largos delanteros se correlacionan mejor con la masa y tamaño corporal del animal que los huesos largos de la extremidad posterior (Damuth y Macfadden 1990). A su vez, la longitud de la pata delantera de animales vivos (altura de la cruz), es uno de los parámetros morfométricos estandarizados más utilizados en la estimación del tamaño de los ungulados (*e.g.*, Cortez Ferrel *et al.* 2006; García Wilber y Franco 2006; Yacobaccio 2006, 2010). En acuerdo con esto, se realizó el análisis métrico de los elementos óseos del miembro delantero de los guanacos con el fin de evaluar las variaciones ecomorfológicas de los tamaños de *Lama guanicoe* en Patagonia.

Se estudiaron cuatro huesos largos, el húmero (n=164), el radiocúbito (n=146), el metacarpo (n=128) y la primera falange delantera (n=153) (Figura 2). Ambas lateralidades fueron medidas, considerando la completitud, el estado de conservación, la baja meteorización, la ausencia de patologías y la ausencia de alteración térmica, como las principales condiciones que debía cumplir el elemento y que definían su inclusión -y lateralidad- en el estudio (L'Heureux 2009b).

Todos los elementos presentan estados de maduración ósea completa, estimando que los animales tenían más de 24-36 meses de edad al momento de muerte (Kaufmann 2009). A su vez, estudios previos demostraron que, a nivel osteológico, no existe dimorfismo sexual en los elementos apendiculares del guanaco (Kaufmann y L'Heureux 2009), por lo que las variaciones de tamaño en función del sexo y de la edad se encontrarían controladas.

Las medidas fueron obtenidas por un único observador (G.L.L.) utilizando un calibre digital (0.01 mm de precisión), y el error intraobservador (EIO) evaluado mediante pruebas de error de observación (Análisis de Varianza-ANOVA-de un factor y Coeficiente de Correlación Intraclase -CCI-; McGraw y Wong 1996; Yezerinac *et al.* 1992), obteniendo un excelente grado de acuerdo entre las series de medidas realizadas por el sujeto y una elevada consistencia en el registro y

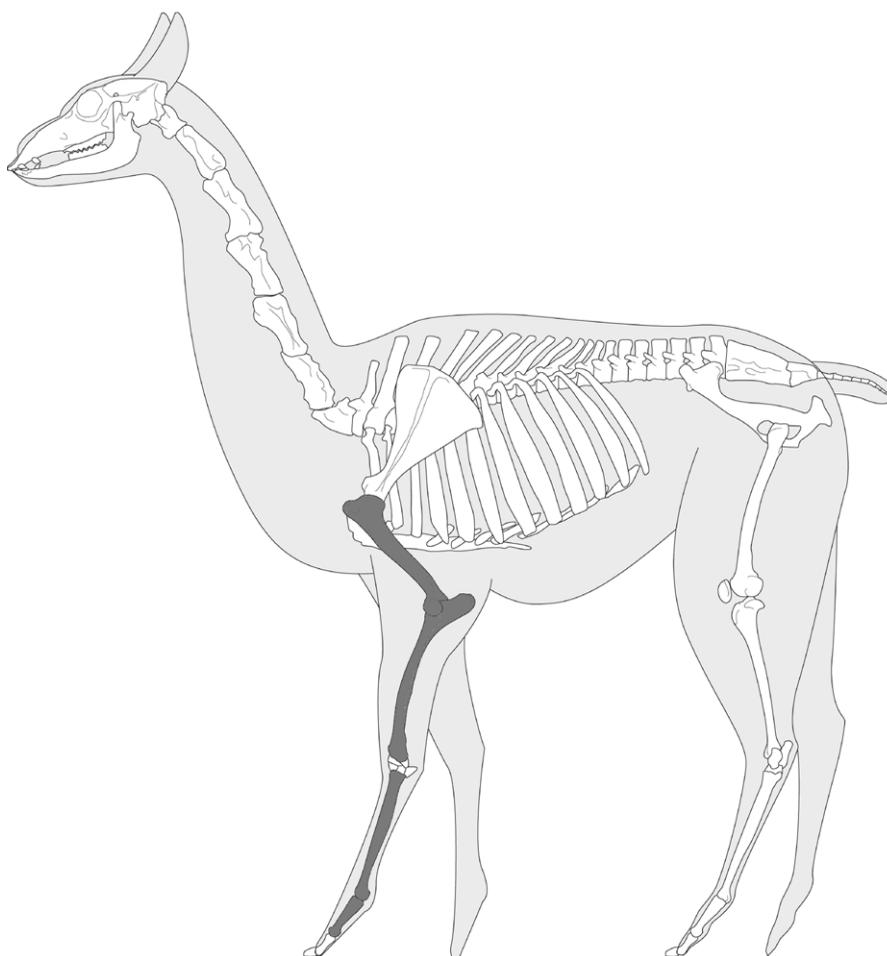


Figura 2. Elementos apendiculares de guanaco analizados (húmero, radiocúbito, metacarpo y primera falange delantera).

replicabilidad de los datos métricos utilizados. Las variables métricas obtenidas sobre el húmero (21), radiocúbito (25), metacarpo (23), y primera falange delantera (10) se describen en la Figura 3 y siguen los criterios establecidos por L'Heureux (2008) e Izeta *et. al.* (2012).

Las variables ecoambientales consideradas para evaluar los patrones de tamaño de los guanacos modernos patagónicos fueron: a- temperatura máxima y mínima, y b- precipitación media verano/invierno y anual de acuerdo con los datos compilados por el Servicio Meteorológico Nacional de la República Argentina; c- productividad primaria neta aérea (PPNA), y d- índice de vegetación diferencial normalizado (NDVI).

Los datos de temperatura y precipitación corresponden al período 1987 a 2007 y se obtuvieron de la estación meteorológica más cercana al lugar de procedencia de las muestras (<http://www.smn.gov.ar/>). Los valores de PPNA (Kg/ha.año), propuestos por Paruelo y colaboradores (1998a,b), refieren a la tasa de generación de biomasa vegetal y, por lo tanto, constituye la medida de la principal entrada de energía del ecosistema (Odum 1971). El NDVI es un parámetro calculado a partir de los valores de la reflectancia a distintas longitudes de onda particularmente sensible a la cubierta vegetal (Gilbert *et al.* 1997), y facilita la interpretación directa de los parámetros biofísicos de la vegetación sobre el suelo.

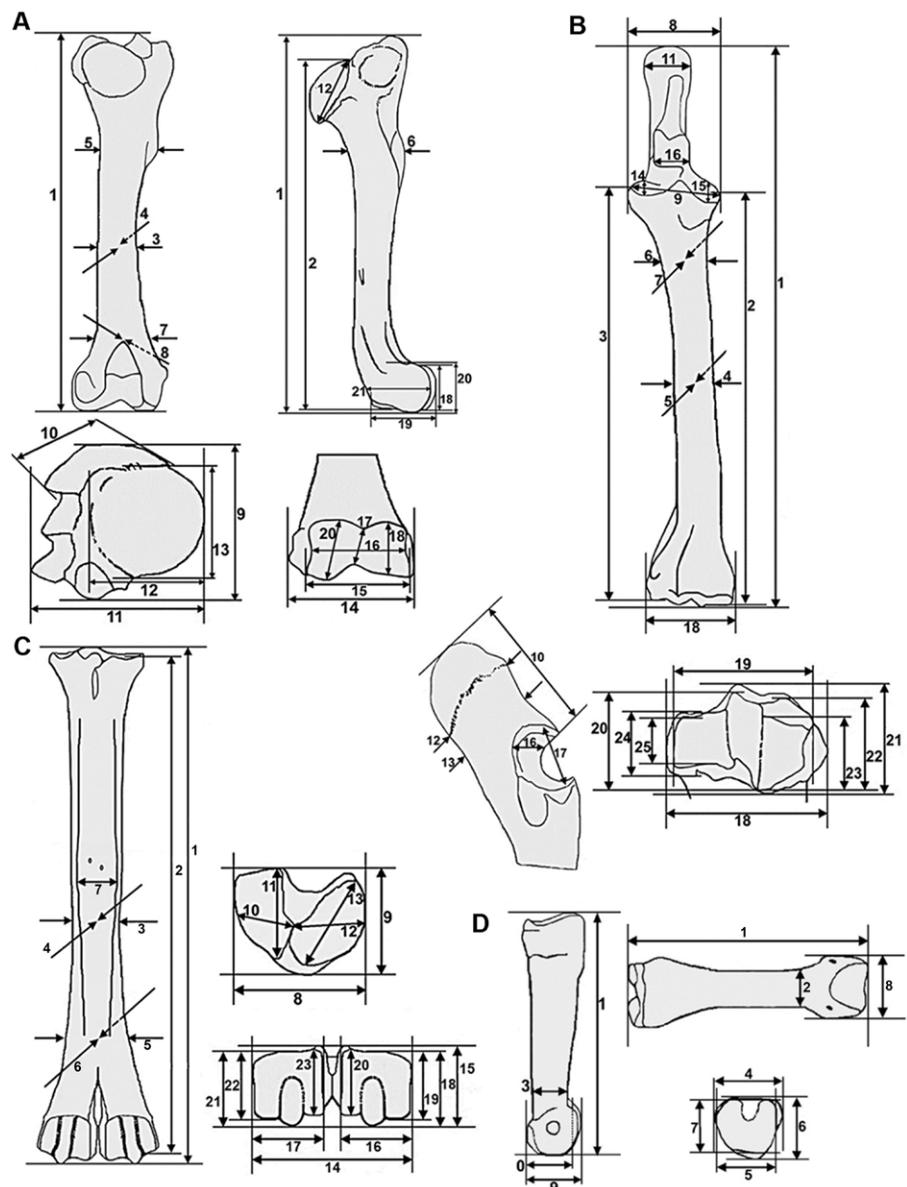


Figura 3. Medidas obtenidas en: (A) el húmero, (B) radiocúbito, (C) metacarpo y (D) primera falange delantera. Ver definiciones de las mediciones en [L'Heureux 2008] e [Izeta et al. 2012]. Las equivalencias entre ambas guías de medidas se indica con los signos de puntuación correspondiente a la respectiva cita ([/]).

Medidas obtenidas en el húmero: 1(GL)/[HUMo6]; 2(GLC)/[HUMo7]; 3(SD)/[HUM12]; 4(DDm)/[HUM13]; 5(GBD)/[HUM10]; 6(GDD)/[HUM11]; 7(BDd)/[HUM14]; 8(DDd)/[HUM15]; 9(Bp)/[HUMo1]; 10(GDT)/[HUMo2]; 11(GDp)/[HUMo3]; 12(DH)/[HUMo4]; 13(BH)/[HUMo5]; 14(Bd)/[HUM16]; 15(BT)/[HUM17]; 16(BTC)/[HUM25]; 17(HTC)/[HUM24]; 18(HTm)/[HUM20]; 19(DTm)/[HUM21]; 20(HTI)/[HUM19]; 21(DTI)/[HUM23]. Medidas del radiocúbito: 1(GL)/[RDUo1]; 2(PL)/[RDUo2]; 3(L); 4(BDm)/[RDU23]; 5(SDD)/[RDU24]; 6(SD)/[RDU20]; 7(DDp)/[RDU21]; 8(Bp)/[RDUo7]; 9(BFp)/[RDU16]; 10(LO)/[RDUo8]; 11(BO)/[RDUo9]; 12(DO)/[RDU10]; 13(SDO)/[RDU11]; 14(GDR)/[RDU12]; 15(GDC)/[RDU13]; 16(GBSn)/[RDU14]; 17(DSn)/[RDU15]; 18(BD)/[RDU26]; 19(BFd)/[RDU27]; 20(GDFd)/[RDU28]; 21(GDd)/[RDU29]; 22(GDm)/[RDU30]; 23(SDm)/[RDU31]; 24(GDI)/[RDU32]; 25(SDI)/[RDU33]. Medidas del metacarpo: 1(GL)/[MC13]; 2(GLI)/[MC11]; 3(SD)/[MC16]; 4(DDm)/[MC17]; 5(BDD)/[MC20]; 6(SDD)/[MC19]; 7(GBDG)/[MC18]; 8(Bp)/[MCo1]; 9(Dp)/[MCo2]; 10(GBFI)/[MCo7]; 11(LFI)/[MCo6]; 12(GBFm)/[MCo8]; 13(LFm)/[MCo3]; 14(Bd)/[MC22]; 15(18Dd)/[MC21-MC31-MC35]; 16(WCM)/[MC26]; 17(WCL)/[MC27]; 18(DVM)/[MC34]; 19(DEM)/[MC33]; 20(DIM)/[MC32]; 21(DVL)/[MC30]; 22(DEL)/[MC29]; 23(DIL)/[MC]. Medidas de la primera falange delantera: 1(GL)/[PHFo1]; 2(SD)/[PHF11]; 3(SDD)/[PHF12]; 4(Bp)/[PHFo4]; 5(BFp)/[PHFo5]; 6(Dp)/[PHFo8]; 7(DFp)/[PHFo7]; 8(Bd)/[PHF13]; 9(GDd)/[PHF14]; 10(SDd)/[PHF15].

Procedencia de las muestras			Temperatura		Precipitaciones			Productividad	
Provincia	Latitud	Biozona	Máx.	Mín.	Verano	Invierno	Media Anual	PPNA	NDVI
Río Negro	40°	Jh11	40,4	-6,3	43,9	26,7	31,8	600	0,2
Santa Cruz	48-52°	Id12 Kd12	29,7	-11,2	27,1	16,3	22,7	900	0,8
Tierra del Fuego	53-54,5°	Id12 Ha12	24,2	-7,0	38,9	18	30,6	1110	1,0

Tabla 1. Variables ecoambientales analizadas en Patagonia por provincia/latitud y biozona. Máx.: máxima; Mín.: mínima; PPNA: Productividad primaria neta área; NDVI: Índice de vegetación normalizado. Jh11: Estepa arbustiva del monte; Id12/Kd12: Estepa gramínea y gramínea-arbustiva; Ha12: Bosques caducifolios ralos (ecotono bosque-estepa) (Paruelo et al. 1998a).

Tanto los valores de PPNA como los del NDVI se definieron sobre la base de las biozonas funcionales de Patagonia (Paruelo et al. 1998a), las cuales se utilizan para clasificar los ecosistemas patagónicos (Figura 1B; Tabla 1). Las biozonas definidas para los espacios de donde provienen las muestras analizadas en el presente trabajo son: a- estepa arbustiva del monte; b- estepa gramínea/estepa gramínea arbustiva y c- ecotono bosque-estepa (*sensu* Paruelo et al. 1998a) (Figura 1B; Tabla 1).

Las muestras cubren un rango entre 40° y 54° latitud Sur y para su estudio fueron agrupadas en tres unidades geográficas de acuerdo con su procedencia -provincia y latitud-: RN (Río Negro; 40°S), SC (Santa Cruz; 48-52°S) y TDF (Tierra del Fuego; 53-54,5°S). Los huesos largos se analizaron por secciones (epífisis proximales y/o distales) y como elementos completos, considerando el conjunto de variables para cada elemento y su media geométrica (MG), la cual es considerada como la mejor variable de tamaño del elemento (Jungers et al. 1995).

La información de los tamaños de los guanacos fue procesada mediante una serie de análisis uni y multivariados (Análisis de Varianza -ANOVA *one-way*- y Análisis de Componentes Principales -PCA-) utilizando diferentes softwares estadísticos (SYSTAT 13; STATISTICA 10). El análisis de asociación y dependencia entre los tamaños de los elementos de los guanacos de Patagonia y las variables ecoambientales seleccionadas (Análisis de Correlación de Pearson y Análisis de Componentes Principales -PCA-), se realizó mediante el software SAM v4.0 (*Spatial Analysis in Macroecology*; Rangel et al. 2010). En todos los casos el valor de probabilidad considerado como significativo fue de 0,01 ($p < 0,01$). Se examinó el comportamiento de las variables ambientales entre sí, y luego su relación con los tamaños de los huesos para identificar cuál/es influían sobre la variación del tamaño corporal de los guanacos en Patagonia.

Resultados

Variaciones de Tamaño

Húmero

El análisis de componentes principales (PCA) de los húmeros expone una variación clinal de los tamaños de los guanacos en Patagonia. El diagrama de dispersión derivado del PCA realizado sobre las epífisis distales de este elemento muestra como las poblaciones de guanaco se ordenan (de izquierda a derecha) según su procedencia (de menor a mayor latitud), observándose una notable intersección de los conjuntos de tamaños siguiendo el componente 1 -eje X- (Figura 4A). El primer componente del PCA explica el 77,65% de la variación total observada y

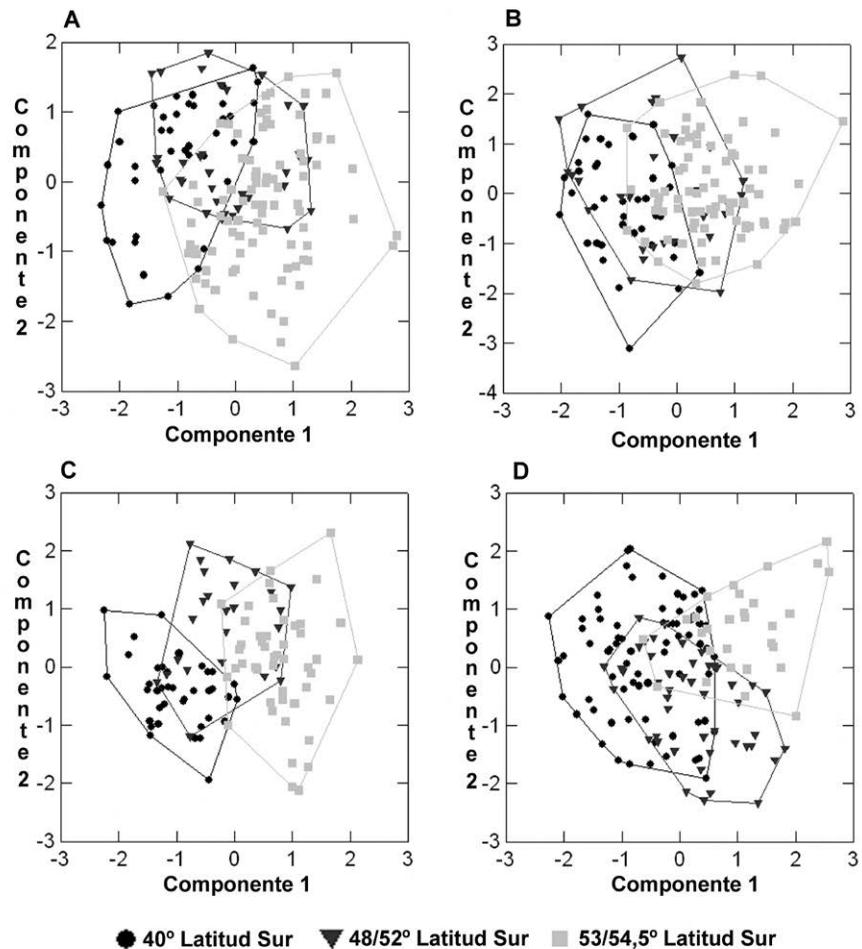


Figura 4. Análisis de Componentes Principales realizado sobre (A) húmero distal, (B) radiocúbito distal, (C) metacarpo entero y (D) primera falange delantera entera.

los dos primeros el 86,74% de dicha variación (Figura 4A). Los pesos del primer componente son todos elevados, siendo mayores ($> 0,90$) para las variables 15, 16 y 14 de la epífisis distal (Figura 3A).

El análisis de varianza realizado sobre la MG del húmero entero, variable que informa sobre todas las dimensiones obtenidas en el hueso, revela una diferencia significativa entre las poblaciones de guanacos de Patagonia ($p < 0,001$; Figura 5A). Las muestras de Tierra del Fuego presentan tamaños significativamente mayores que los de Santa Cruz y éstas, a su vez, tienen mayores tamaños que las de Río Negro (test de Tukey $p < 0,001$; Tabla 2). El mismo patrón se observa al analizar las epífisis distales y proximales del húmero en forma independiente (ANOVA $p < 0,001$; test de Tukey $p < 0,001$; Tabla 2).

Radiocúbito

La salida gráfica del análisis de componentes principales realizado sobre las variables métricas de la epífisis distal del radiocúbito, muestra como los tamaños de los guanacos se ordenan de izquierda a derecha siguiendo el eje del componente 1 en concordancia con el gradiente latitudinal de las muestras (Figura 4B). Asimismo, se

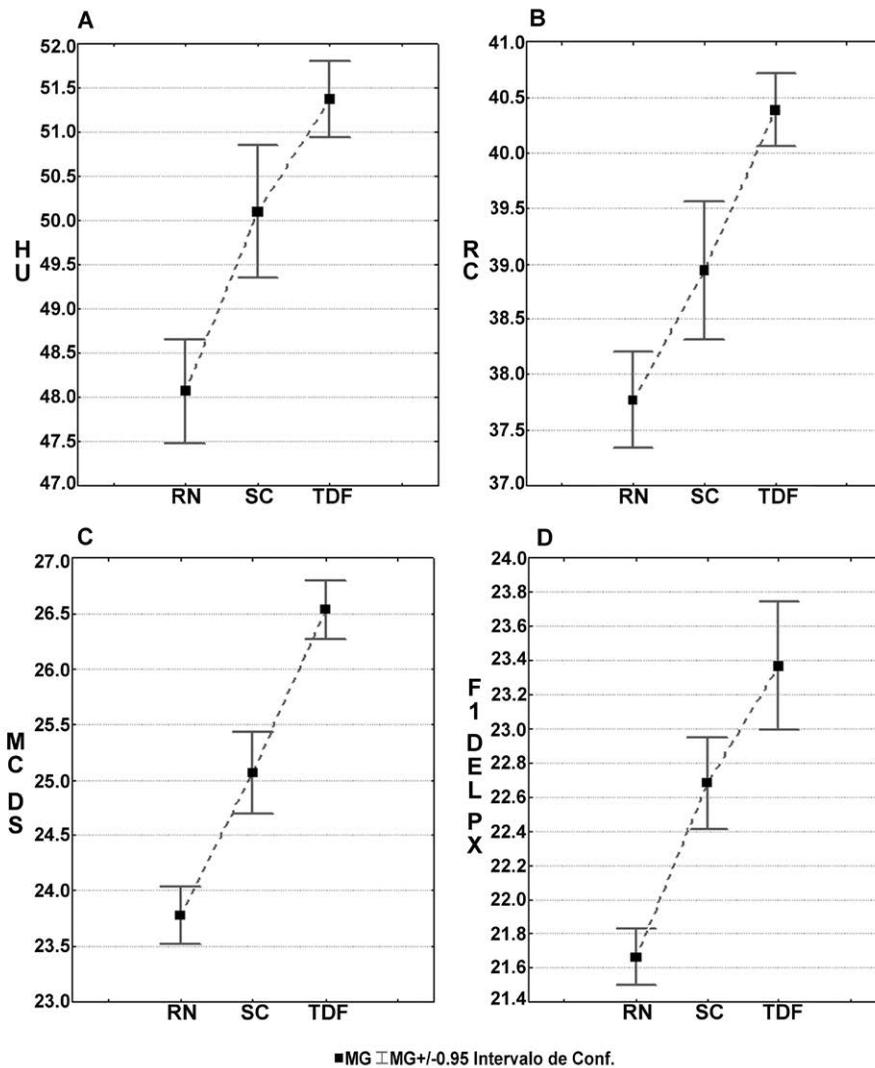


Figura 5. Variación latitudinal de los tamaños (media geométrica de todas las variables obtenidas -mm-) en: (A) húmeros enteros, (B) radiocúbitos enteros, (C) metacarpos distales y (D) epífisis proximales de las primeras falanges delanteras de guanacos. RN: Río Negro (40°S), SC: Santa Cruz (48-52°S), TDF: Tierra del Fuego (53-54.5°S).

observa una amplia superposición de los rangos de tamaños entre grupos. Los dos primeros componentes del PCA explican el 80,61% de la variación total, la cual recae fundamentalmente sobre el componente 1 (72,89% de la variación explicada) (Figura 4B). En este componente, las variables de la epífisis distal del radiocúbito con mayor peso fueron la 18 y 19 (Figura 3B). Al analizar la epífisis proximal del radiocúbito o el radiocúbito completo se observa el patrón clinal ya descrito.

El análisis de varianza de los radiocúbitos presenta una diferencia estadística significativa entre las tres muestras de guanacos de Patagonia. Esto se registra tanto para cada variable medida como para la MG del radiocúbito entero ($p < 0,001$; Figura 5B). La muestra de Tierra del Fuego exhibe medias de tamaño significativamente mayores que la muestra de Santa Cruz y ésta presenta medias de tamaño más grandes que la muestra de Río Negro (test de Tukey $p < 0,001$; Tabla 2). El mismo patrón se registra al analizar las epífisis como elementos independientes (test de Tukey $p < 0,001$; Tabla 2).

Metacarpo

El PCA realizado sobre los metacarpos (enteros) expone un patrón de tamaño en el que los elementos óseos de las tres poblaciones se ordenan de menor a mayor latitud siguiendo el eje X. El componente 1 explica el 65,05% de la variación observada y el segundo componente el 7,6%. En la figura 4C se representa el 72,65% de la variación total de los tamaños de los metacarpos. Las cargas elevadas en el componente 1 se concentran sobre las variables de la epífisis distal (medidas 18 a 23; Figura 3C). A pesar de la amplia dispersión de tamaños de los metacarpos, se observa que la distribución de tamaños de la muestra de Río Negro se separa del conjunto de Tierra del Fuego, mientras que la muestra de Santa Cruz sigue adoptando una distribución intermedia (Figura 4C).

En el análisis de varianza, tanto la media geométrica del elemento completo como de las epífisis presentan diferencias significativas entre las tres poblaciones de guanacos ($p < 0,001$; Figura 5C). La MG de los metacarpos de Río Negro resulta significativamente más chica que la de los guanacos de Santa Cruz y, estas dos muestras, significativamente más chicas que la de Tierra del Fuego (ANOVA $p < 0,001$; Tukey test $p < 0,001$; Tabla 2).

Primera Falange Delantera

La primera falange delantera genera resultados acordes con lo observado en los otros huesos largos. El primer componente del PCA realizado con todas las variables obtenidas explica el 68,84% de la variación morfológica hallada y, el segundo componente, el 7,3% de la variación total (Figura 4D). La representación gráfica del PCA muestra la amplia variabilidad de tamaños intra grupo y la superposición de rangos de tamaño entre las muestras, al mismo tiempo que un gradiente latitudinal (Figura 4D).

Por otro lado, la MG registra tamaños significativamente diferentes entre las tres poblaciones de guanacos (ANOVA $p < 0,001$; Tukey test $p < 0,001$; Tabla 2). Esto se corrobora al analizar cada variable del elemento como la MG de todas ellas, ya sea en el hueso completo o en ambas epífisis (Tabla 2).

Relaciones entre Variables Ecoambientales

La variación geográfica de los tamaños observada manifiesta una clara variabilidad latitudinal del tamaño corporal de las poblaciones de guanacos. Se debe tener en cuenta que los organismos no responden directamente a la latitud, sino que lo hacen a diferentes parámetros ambientales que se correlacionan con la latitud, por lo cual se estudian primero los parámetros ambientales bióticos.

Al evaluar la asociación de las variables ambientales con la latitud (Correlación de Pearson), se registra que la mayoría de los parámetros ambientales en Patagonia varían en forma dependiente de la latitud. Se obtuvo una muy elevada y significativa correlación entre la latitud y la temperatura máxima ($r = -1$; $p < 0,001$), entre la latitud y la precipitación invernal ($r = -0,89$; $p = 0,019$), y entre la latitud y la PPNA y el NVDI ($r = 0,97$; $p < 0,001$ en ambos casos). Por el contrario, la temperatura mínima ($r = -0,32$; $p = 0,60$) y las precipitaciones estivales y anuales no se asociaron con la latitud ($r = -0,31$; $p = 0,60$ y $r = -0,47$; $p = 0,43$ respectivamente).

Un análisis de componentes principales (PCA) generado con las variables ecoambientales seleccionadas muestra que todas aportan una elevada carga en el componente 1, siendo elevada y negativa en el caso de la precipitación invernal, temperatura máxima y precipitación estival; y elevada y positiva para el NDVI y PPNA (Figura 6). Menor información aportan las variables de temperatura mínima y precipitación anual. Tal

Huesos	Análisis de Varianza Media Geométrica			Test de Tukey		
	DF	F-RATIO	P	RN	SC	TDF
Húmero	Latitud	2	39.372	<0,001	RN SC TDF	1 <0,001 1 0,003 1
	Error	127	--	--		
Epífisis proximal	DF	F-RATIO	P	RN	SC	TDF
	Latitud	2	41.935	<0,001	RN SC TDF	1 <0,001 1 0,001 1
	Error	133	--	--		
Epífisis distal	DF	F-RATIO	P	RN	SC	TDF
	Latitud	2	39.964	<0,001	RN SC TDF	1 <0,001 1 0,005 1
	Error	161	--	--		
Radiocúbito	DF	F-RATIO	P	RN	SC	TDF
	Latitud	2	41.761	<0,001	RN SC TDF	1 0,002 1 <0,001 <0,001 1
	Error	123	--	--		
Epífisis proximal	DF	F-RATIO	P	RN	SC	TDF
	Latitud	2	42.663	<0,001	RN SC TDF	1 <0,001 1 <0,001 <0,001 1
	Error	131	--	--		
Epífisis distal	DF	F-RATIO	P	RN	SC	TDF
	Latitud	2	54.102	<0,001	RN SC TDF	1 0,007 1 <0,001 <0,001 1
	Error	143	--	--		
Metacarpo	DF	F-RATIO	P	RN	SC	TDF
	Latitud	2	97.913	<0,001	RN SC TDF	1 <0,001 1 <0,001 <0,001 1
	Error	109	--	--		
Epífisis proximal	DF	F-RATIO	P	RN	SC	TDF
	Latitud	2	56.979	<0,001	RN SC TDF	1 <0,001 1 <0,001 0,001 1
	Error	125	--	--		
Epífisis distal	DF	F-RATIO	P	RN	SC	TDF
	Latitud	2	110.45	<0,001	RN SC TDF	1 <0,001 1 <0,001 <0,001 1
	Error	109	--	--		
Falange 1 delantera	DF	F-RATIO	P	RN	SC	TDF
	Latitud	2	48.698	<0,001	RN SC TDF	1 <0,001 1 <0,001 <0,001 1
	Error	--	--	--		
Epífisis proximal	DF	F-RATIO	P	RN	SC	TDF
	Latitud	2	49.901	<0,001	RN SC TDF	1 <0,001 1 <0,001 <0,001 1
	Error	149	--	--		
Epífisis distal	DF	F-RATIO	P	RN	SC	TDF
	Latitud	2	36.439	<0,001	RN SC TDF	1 <0,001 1 <0,001 <0,001 1
	Error	144	--	--		

Tabla 2. Análisis de Varianza -ANOVA one-way- realizado sobre la MG de cada uno de los huesos (enteros y sus epífisis) y matriz de probabilidades entre muestras. Valores estadísticamente significativos resaltados en negrita ($p < 0,01$). RN: Río Negro (40°); SC: Santa Cruz ($48-52^\circ$); TDF: Tierra del Fuego ($53-54,5^\circ$).

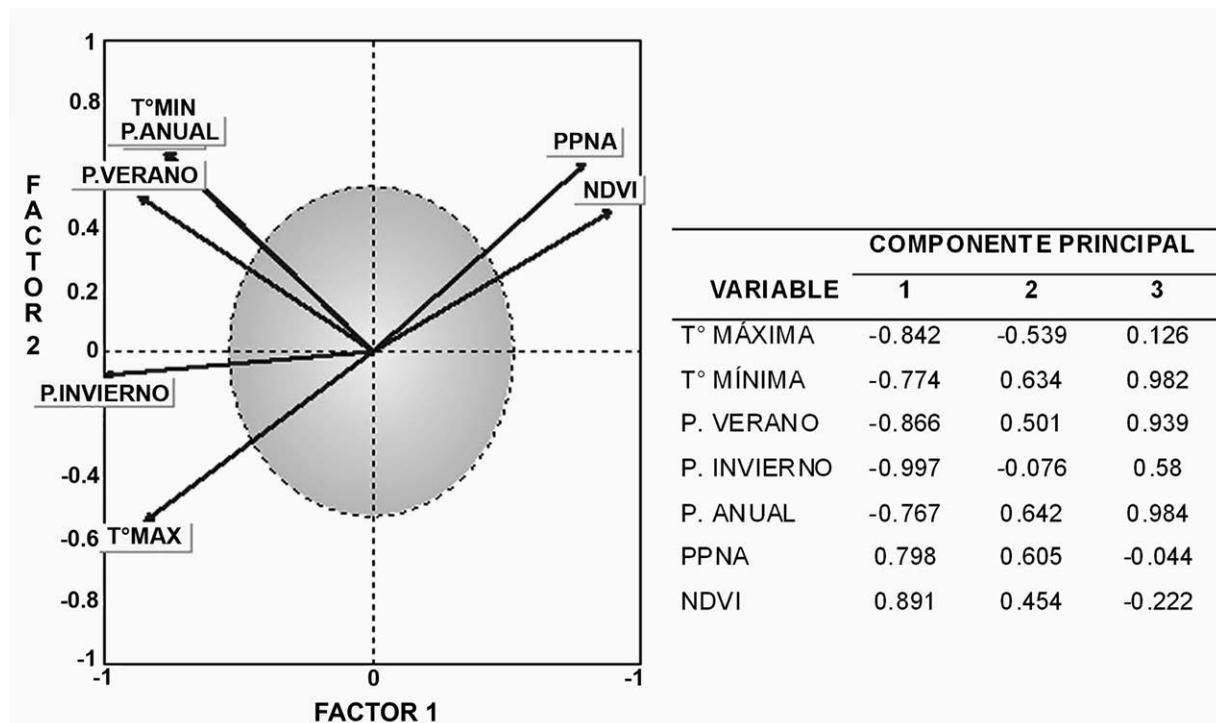


Figura 6. Análisis de Componentes Principales de las variables ambientales estudiadas. T°: Temperatura; P: Precipitación; PPNA: Productividad primaria neta área; NDVI: Índice de vegetación normalizado.

como se observa en la Figura 6, la temperatura máxima y la precipitación invernal varían en concordancia y en sentido opuesto a la PPNA y el NDVI.

Una variable ecológica de relevancia para evaluar en relación con los parámetros climáticos y la latitud, es la densidad de las poblaciones de guanacos silvestres. En un ecosistema poco impactado, las densidades de los herbívoros están en función de las condiciones ambientales del hábitat y de las relaciones ecológicas que establezca dicha población (e.g., de competencia, predación, etc.) con otras especies y/o poblaciones de la misma especie. En Patagonia, la distribución del guanaco es relativamente continua y homogénea, pero con marcadas diferencias en las densidades de las poblaciones según la región. En un censo aéreo en el área continental de la Patagonia argentina se registraron 63.020 animales en provincia de Río Negro y 264.694 en la provincia de Santa Cruz, calculándose una densidad (individuos/km²) de 0,26 y 1,03 respectivamente (Amaya *et al.* 2001). De acuerdo con los censos aéreos realizados en noviembre de 1995 (después del invierno más severo en las últimas décadas en Tierra del Fuego) se contabilizaron 19.952 animales en el sector argentino de la Isla Grande, y el total estimado de la densidad de guanacos fue de 0,97. Una proyección teórica de población de guanacos para marzo de ese año (previa al invierno extremo), fue de alrededor de 27.300 animales (Montes *et al.* 2000).

Estos censos, aunque desactualizados, nos sirven para ver, exploratoriamente, que las densidades de guanacos señaladas para la provincia de Río Negro, Santa Cruz y Tierra del Fuego para los años 2000 (las dos primeras) y 1999 (la tercera), se asocian fuertemente y de manera significativa a nivel estadístico con las variables ambientales estudiadas (PPNA/Densidad guanacos: $r = 0,88$, $p = 0,02$; NDVI/Densidad guanacos: $r = 0,95$, $p = 0,005$; Precipitación/Densidad guanacos: $r = -0,997$, $p < 0,001$; Temperatura máxima/Densidad guanacos: $r = -0,92$, $p = 0,01$). Si bien la elevada correlación de las variables ambientales con las densidades poblacionales es categórica, en los análisis

	Húmero		Radiocúbito		Metacarpo		Falange 1	
	r	p	r	p	r	p	r	p
Tº máxima	-0,99	<0,001	-0,97	<0,001	-0,96	<0,001	-0,98	<0,001
Tº mínima	-0,26	>0,001	-0,07	>0,001	-0,04	>0,001	-0,01	>0,001
P. verano	-0,50	>0,001	-0,23	>0,001	-0,20	>0,001	-0,26	>0,001
P. invierno	-0,99	<0,001	-0,74	>0,001	-0,72	>0,001	-0,76	>0,001
P. anual	-0,25	>0,001	-0,06	>0,001	-0,03	>0,001	-0,09	>0,001
PPNA	1	<0,001	0,99	<0,001	0,98	<0,001	0,99	<0,001
NDVI	0,99	<0,001	0,94	<0,001	0,93	<0,001	0,95	<0,001

Tabla 3. Asociaciones ecomorfológicas entre los tamaños óseos de guanaco y las variables ambientales estudiadas. Asociaciones ecomorfológicas significativas sombreadas en gris. Valores estadísticamente significativos resaltados en negrita ($p < 0,01$). Tº: temperatura; P.: precipitación; PPNA: Productividad primaria neta área; NDVI: Índice de vegetación normalizado; r: r de Pearson; p: probabilidad.

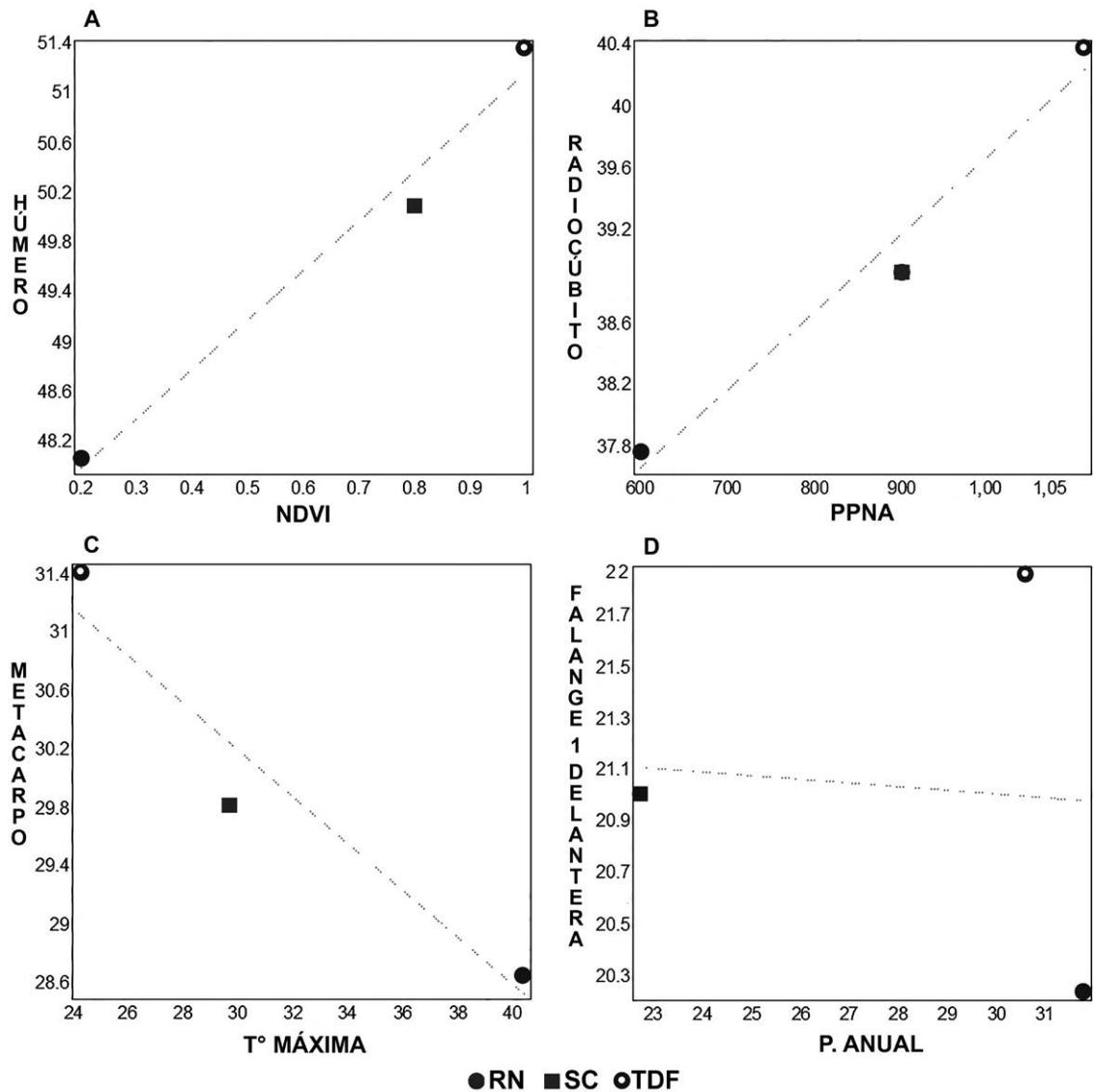


Figura 7. Asociación entre los tamaños corporales de los guanacos y las variables ambientales. Análisis de correlación de Pearson entre (A) Húmero y NDVI; (B) Radiocúbito y PPNA; (C) Metacarpo y Temperatura máxima, y (D) Primera falange delantera y Precipitación anual. RN: Río Negro (40°); SC: Santa Cruz (48-52°); TDF: Tierra del Fuego (53-54.5°).

subsiguientes la variable “densidad de guanacos” es dejada de lado, en tanto estos valores no reflejan aspectos más complejos de la distribución de los tamaños poblacionales ya que, actualmente, las densidades de camélidos se encuentra en función, sobre todo, de decisiones políticas de preservación de la especie (*e.g.*, planes de conservación y proyectos de manejo de rebaño) y de las voluntades particulares de los estancieros de proteger o perseguir a los guanacos. Por otro lado, aun no se encuentran disponibles los resultados del nuevo censo realizado en 2013 en Santa Cruz (UNPA y CAP, Río Gallegos), que augura un aumento sustancial de guanacos en la provincia desde el año 2000.

Relaciones Ecomorfológicas

Al explorar las variaciones geográficas de los tamaños de los guanacos en función de los parámetros ecológicos y ambientales encontramos un claro y recurrente patrón ecomorfológico. Los tamaños de los elementos óseos analizados se correlacionan positivamente con la PPNA y el NDVI y, en forma negativa, con la temperatura máxima y la precipitación (Figura 7). Todas las asociaciones son muy elevadas y significativas a nivel estadístico ($p < 0,001$; Tabla 3). Solo en el caso del húmero, se observó una asociación negativa y significativa con la precipitación invernal (Tabla 3).

El patrón derivado de las asociaciones entre los tamaños de los huesos estudiados y las variables ecoambientales plantea que los tamaños corporales de los guanacos son mayores en cuanto más elevadas son los índices de productividad vegetal de su hábitat (PPNA y NDVI) (Figura 7A y B). Los tamaños grandes también se seleccionan donde las temperaturas máximas no son elevadas (Figura 7C). Por otro lado, las precipitaciones invernales (agua o nieve) parecen influir de forma ambigua o parcial, y las temperaturas mínimas y la variable humedad medida en precipitaciones estivales o anuales (Figura 7D) no ejercerían un efecto significativo sobre el tamaño corporal de la especie.

Discusión y consideraciones finales

Los resultados de este trabajo demuestran que en una escala macroregional se registra una variación clinal de los tamaños corporales de las poblaciones modernas de guanaco de Patagonia (Argentina), un patrón que ya fue observado en los tamaños de guanacos arqueológicos del Holoceno temprano y tardío de sitios de Patagonia meridional e insular (L'Heureux 2008). La variación latitudinal fue verificada a nivel estadístico y resultó significativa al evaluar tanto los huesos largos del miembro delantero completos como sus epífisis proximales y distales en forma independiente.

Los tamaños de las poblaciones modernas de guanaco mostraron una fuerte y significativa correlación positiva con la producción primaria neta aérea (PPNA) y el índice verde normalizado (NDVI). También una fuerte y significativa asociación negativa con la temperatura máxima. Estos factores ecoambientales covariaron en función de la latitud.

En principio, el patrón clinal observado es consistente con las expectativas derivadas de la Regla de Bergmann. Si bien la Regla ha tenido muchas críticas debido a la gran cantidad de casos que la contradicen (Ashton *et al.* 2000; Blackburn *et al.* 1999; Dayan *et al.* 1991; Hayward 1956; Lomolino *et al.* 2006; Mousseau 1997; Ray 1960; Scholander 1956; entre otros), sigue teniendo vigencia por cuanto es considerada una regla biogeográfica con validez estadística que se verifica en más de la mitad de las especies estudiadas (Brown y Lee 1969; James 1970; Lomolino *et al.* 2006; Meiri *et al.* 2004; McNab 1971; Rosenzweig 1966; entre otros), y no una “Ley” que pretende ser invariablemente cierta (Mayr 1956, 1988).

Por otro lado, la relación entre el tamaño corporal de mamíferos grandes y el ambiente es de naturaleza compleja, y no puede ser explicada como producto de un sólo factor (e.g., latitud). Por ejemplo, el presente es un estudio sincrónico y no refleja los efectos de la insularidad y el inicio de la trayectoria evolutiva divergente (*sensu* Borrero 1989-90) producida entre las poblaciones de guanacos de la Isla y las del continente a partir de la apertura del Estrecho de Magallanes (ca. 8000 años AP; McCulloch *et al.* 1997; Rabassa *et al.* 2000). Se conoce que el aislamiento genético de las poblaciones de guanaco de la isla de Tierra del Fuego influyó en la conformación de los tamaños corporales de la Isla (L'Heureux 2008). Por esto, los tamaños más grandes registrados en Tierra del Fuego no deben asociarse de forma simple y directa con una adecuación directa a la Regla de Bergmann si se tienen en cuenta los procesos microevolutivos del aislamiento.

El cuestionamiento que recae sobre la exclusividad de la “explicación térmica” al momento de interpretar el gradiente de tamaños, también se produce por la elevada y significativa covariación entre diferentes y potenciales variables ambientales y bio-geográficas que influyen sobre el tamaño corporal (Rodríguez *et al.* 2006; Yom-Tov y Geffen 2006; Yom-Tov y Yom-Tov 2005). El modelo tradicional de una relación lineal entre el tamaño corporal y la temperatura resulta demasiado simple ya que, en el área de estudio, otras variables relacionadas con la productividad primaria de plantas (PPNA y NDVI) también demuestran una significativa predictibilidad acerca de los cambios regionales de tamaños de los guanacos en Patagonia. Si bien en el sector de Patagonia estudiado los índices de PPNA y NDVI se correlacionan con la latitud, se conoce que en otras regiones, índices diferentes derivados de la producción primaria de plantas probaron ser independientes de la latitud (e.g., Huston y Wolverton 2009, 2011), lo que plantea la posibilidad que las respuestas ecológicas de los mamíferos varíen según el índice de producción primaria analizado y las regiones y/o escalas de estudio.

Para finalizar, consideramos que estos resultados cobran relevancia en tanto aportan al conocimiento de los procesos adaptativos que experimentan las poblaciones modernas de guanacos cuyos representantes son utilizados como referentes morfológicos de las poblaciones explotadas por los cazadores recolectores patagónicos en el pasado. La variación intraespecífica del tamaño corporal a lo largo de un gradiente latitudinal puede revelar patrones y relaciones causales. En este sentido, bajo condiciones ambientales similares a las modernas, a partir del tamaño de los guanacos y su relación con la latitud y los índices de producción primaria, podrían derivarse diferentes aspectos ambientales y ecológicos de dicha especie en el pasado.

Agradecimientos

A todos los colegas que colaboraron para incrementar las muestras modernas de guanacos estudiada: C. Kaufmann, J. Belardi, I. Cruz, N. Franco, M. Vázquez, E. Piana y L. Orquera. A los compañeros de equipo por su ayuda y colaboración en la recolección de muestras en el campo: R. Barberena, K. Borrazzo y L. Borrero. Al INAPL, al CADIC y a la Sección de Mastozoología de la FCNyM, UNLP y del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” por brindarnos el acceso a sus colecciones. Este trabajo fue financiado por los proyectos ANPCyT-PICT N°2046 y PIP N°0083 dirigidos, respectivamente, por L. Borrero y G. L. L'Heureux.

Bibliografía

- » AMAYA, J. N., VON THÜNGEN, J. y D. A. DE LAMO. (2001). Relevamiento y distribución de guanacos en la Patagonia. *Comunicación Técnica* N° 107. Área RR NN Fauna. INTA EEA Bariloche. INTA GTZ-TöB.
- » ANGERBJÖRN, A. (1985). The evolution of body size in mammals on islands: some comments. *American Naturalist* 125: 304-309.
- » ASHTON, K. G., TRACY, M. C. y A. DE QUEIROZ. (2000). Is Bergmann's rule valid for mammals?. *American Naturalist* 156: 390-415.
- » BEHRENSMEYER, K. A., (1978). Taphonomic and ecological information from bone weathering. *Paleobiology* 41: 50-162.
- » BERGMANN, C. (1847). Über die Verhältnisse der Warmeökonomie der Thierezuehrer Grosse. *Göttingen Studien* 3 (1): 595-708.
- » BLACKBURN, T. M., GASTON, K. J. y N. LODER. (1999). Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions* 5: 165-174.
- » BORRERO, L. A. (1985). La Economía Prehistórica de los Habitantes del Norte de la Isla Grande de Tierra del Fuego. Tesis de Doctorado, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires. Ms.
- » BORRERO, L. A. (1989-90). Evolución cultural divergente en la Patagonia Austral. *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Ciencias Sociales)* 19: 133-140.
- » BROWN, J. H. y K. LEE. (1969). Bergmann's rule and climatic adaptation woodrats (Neotoma). *Evolution* 23: 329-338.
- » CALDER, W.A. III. (1984). *Size, function, and life history*. Harvard University Press, Cambridge.
- » CORTEZ FERREL, G. A., GONZALES, V., GUZMÁN, F. y S. COPA. (2006). Determinación de Estándares Zoométricos para la Evaluación Genética de Llamas Q'ara en el Departamento de Oruro, Bolivia. En *Resúmenes y Trabajos del IV Congreso Mundial de Camélidos*, editado por D. Olivera, M. Miragaya y S. Puig, pp. 35-42, CD ROM, Catamarca.
- » DAMUTH, J. y B. J. MACFADDEN. (1990). Introduction: body size and its estimation. En *Body size in mammalian palaeobiology: estimation and biological implications*, editado por J. Damuth y B. J. MacFadden, pp. 1-10. Cambridge University Press, Cambridge.
- » DAYAN, T. y D. SIMBERLOFF. (1998). Size patterns among competitors: ecological character displacement and character release in mammals, with special reference to island population. *Mammal Review* 28 (3): 99-124.
- » DAYAN, T., SIMBERLOFF, D., TCHERNOV, E. y Y. YOM-TOV. (1991). Calibrating the paleothermometer: climate, communities, and the evolution of size. *Paleobiology* 17: 189-199.
- » DAYAN, T., SIMBERLOFF, D. y E. TCHERNOV. (1993). Morphological change in Quaternary mammals: A role for species interactions. En *Morphological Change in Quaternary mammals of North America Integrating Case Studies and Evolutionary Theory*, editado por R. A. Martin y A. D. Barnosky, pp. 71-83. Cambridge University Press, Cambridge.
- » DE NIGRIS, M. E. (2004). *El consumo en grupos cazadores recolectores. Un ejemplo zooarqueológico de Patagonia meridional*. Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires.

- » FERNÁNDEZ, P. M. (2010). *Cazadores y presas. 3500 años de interacción entre seres humanos y animales en el noroeste de Chubut*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires.
- » FOSTER, J. B. (1964). Evolution of mammals on island. *Nature* 202: 234-235.
- » GARCÍA WILBER, W. y F. FRANCO. (2006). Estudio de las principales medidas biométricas y desarrollo de modelos de predicción de peso vivo en llamas. En *Resúmenes y Trabajos del IV Congreso Mundial de Camélidos*, editado por D. Olivera, M. Miragaya y S. Puig, pp. 252-259. CD ROM, Catamarca.
- » GASTON, K. J. y T. N. BLACKBURN. (2000). *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- » GREVE, M., GASTON, K. J., VAN RENSBURG, B. J. y S. L. CHOWN. (2008). Environmental factors, regional body size distributions and spatial variation in body size of local avian assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 17: 514-523.
- » GILBERT, M. A., GONZÁLEZ-PIQUERAS, J. y J. GARCÍA-HARO. (1997). Acerca de los índices de vegetación. *Revista de Teledetección* 8: 35-45.
- » HAYWARD, J. S. (1956). Microclimate temperature and its adaptive significance in six geographic races of *Peromyscus*. *Canadian Journal of Zoology* 43: 341-350.
- » HEANEY, L. R. (1978). Island area and body size of insular mammals: evidence from the tri-colored squirrel (*Calosciurus prevosti*) of Southeast Asia. *Evolution* 32: 29-44.
- » HERRERA, O. N. (1988). Los camélidos y sus indicadores óseos de estacionalidad: apuntes para la discusión. En *De procesos, Contextos y otros Huesos*, editado por N. Ratto y A. Haber, pp. 101-110. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- » HUSTON, M. A. y S. WOLVERTON. (2009). The global distribution of net primary production: resolving the paradox. *Ecological Monographs* 79: 343-377.
- » HUSTON, M. A. y S. WOLVERTON. (2011). Regulation of animal size by eNPP, Bergmann's rule, and related phenomena. *Ecological Monographs* 81 (3): 349-405.
- » IZETA, A. D., SRUR, M. G. y R. LABARCA ENCINA. (2012). *Guía osteométrica de camélidos sudamericanos*. Museo de Antropología, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- » JAMES, F. C. (1970). Geographical size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology* 51: 365-390.
- » JOHANSSON, F. (2003). Latitudinal shifts in body size of *Enallagma cyathigerum* (Odonata). *Journal of Biogeography* 30: 29-34.
- » JUNGERS, W. L., FALSETTI, A. B. y C. E. WALL. (1995). Shape, relative size, and size-adjustments in morphometrics. *Yearbook of Physical Anthropology* 38: 137-161.
- » KAUFMANN, C. (2009). *Estructura de edad y sexo en guanaco. Estudios actualísticos en Pampa y Patagonia*. Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires.
- » KAUFMANN, C. y G. L. L'HEUREUX. (2009). El dimorfismo sexual en guanacos (*Lama guanicoe*). Una evaluación osteométrica de elementos poscraneales. *Revista del Museo de Antropología* 2: 181-198.
- » L'HEUREUX, G. L. (2008). *El estudio arqueológico del proceso coevolutivo entre las poblaciones humanas y las poblaciones de guanacos en Patagonia Meridional y Norte de Tierra del Fuego*. British Archaeological Reports International Series 1751. Archaeopress, Oxford.
- » L'HEUREUX, G. L. (2009a). Aspectos adaptativos y microevolutivos de *Lama guanicoe* en la región volcánica de Pali Aike. Un estudio morfométrico de muestras arqueológicas y modernas. En *Arqueología de Patagonia: una mirada desde el último confin*, editado por M. Salemme, F. Santiago, M. Álvarez, E. Piana, M. Vázquez y M.E. Mansur, II: 773-787. Editorial Utopías, Ushuaia.

- » L'HEUREUX, G. L. (2009b). Pautas metodológicas para el análisis osteométrico de *Lama guanicoe*. En *Arqueometría Latinoamericana*, editado por O. M. Palacios, C. Vázquez, T. Palacios y E. Cabanillas. II, pp. 314-320. Comisión Nacional de Energía Atómica, Buenos Aires.
- » L'HEUREUX, G. L. y L. A. BORRERO. (2002). Pautas para el reconocimiento de conjuntos óseos antrópicos y no antrópicos de guanaco en Patagonia. *Intersecciones en Antropología* 3: 29-40.
- » LIN, G., CI, H. ZHANG, T. y J. SU. (2008). Conformity to Bergmann's rule in the plateau pika (*Ochotona curzoniae* Hodgson, 1857) on the Qinghai-Tibetan plateau. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 54(4): 411-418.
- » LOMOLINO, M. V., SAX, D. F., RIDDLE, B. R. y J. H. BROWN. (2006). The island rule and a research agenda for studying ecogeographical patterns. *Journal of Biogeography* 33: 1503-1510.
- » MAIORANA, V. C. (1990). Evolutionary strategies and body size in a guild of mammals. En *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*, editado por J. Damuth y B. J. MacFadden, pp. 69-102. Cambridge University Press, Cambridge.
- » MANCINI, M. V. (2003). Paleocología del Cuaternario tardío en el Sur de la Patagonia (46°-52°S), Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 5: 273-283.
- » MARGALEF, R. (1955). Temperatura, dimensiones, y evolución. *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada* 19: 13-94.
- » MARKGRAF, V. (1993). Paleoenvironments and paleoclimates in Tierra del Fuego and southernmost Patagonia, South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 102: 53-68.
- » MASSONE, M. (2001). Los cazadores después del hielo. La cueva de Tres Arroyos en el contexto del poblamiento inicial de Fuego-Patagonia. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias Sociales, Universidad de Chile. Ms.
- » MAYR, E. (1956). Geographical character gradients and climatic adaptation. *Evolution* 10: 105-108.
- » MAYR, E. (1963). *Animal species and evolution*. Belknap Press, Cambridge Mass.
- » MAYR, E. (1988). *Toward a new philosophy of biology*. Harvard University Press, Cambridge Mass.
- » MAYR, E. (1998). *Así es la Biología*. Debate Pensamiento, Madrid.
- » MCCULLOCH, R., CLAPPERTON, C., RABASSA, J. y A. CURRANT. (1997). The glacial and Postglacial environmental history of Fuego-Patagonia. En *Natural History, Prehistory and Ethnography at the Uttermost End of the Earth*, editado por C. McEwan, L. A. Borrero y A. Prieto, pp. 12-31. British Museum Press, London.
- » MCGRAW, K. O. y S. P. WONG. (1996). Forming inferences about some intraclass correlation coefficients. *Psychological Methods* 1 (1): 30-46.
- » MCNAB, B. K. (1971). On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology* 52: 845-854.
- » MEIRI, S. (2011). Bergmann's rule-what's in a name?. *Global Ecology and Biogeography* 20: 203-207.
- » MEIRI, S. y G. H. THOMAS. (2007). The geography of body size-challenges of the interspecific approach. *Global Ecology and Biogeography* 16: 689-693.
- » MEIRI, S., DAYAN, T. y D. SIMBERLOFF. (2004). Carnivores, biases and Bergmann's rule. *Biological Journal of the Linnean Society* 81: 579-588.

- » MELTON, R. H. (1982). Body size and island Peromyscus: a pattern and a hypothesis. *Evolutionary Theory* 6: 113-126.
- » MENGONI GOÑALONS, G. L. (1999). *Cazadores de guanacos de la estepa patagónica*. Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires.
- » MICHAUX, J. R., DE BELLOCO, J. G., SARÁ, M. y S. MORAND. (2002). Body size in insular rodent populations: a role for predators?. *Global Ecology and Biogeography* 11: 427-436.
- » MIOTTI, L. (1998). *Zoarqueología de la Meseta Central y Costa de la Provincia de Santa Cruz. Un enfoque de las Estrategias Adaptativas Aborígenes y los Paleoambientes*. Museo Municipal de Historia Natural, San Rafael.
- » MONTES, C., DE LAMO, D. A. y J. ZAVATTI. (2000). Distribución de abundancias de guanacos (*Lama guanicoe*) en los distintos ambientes de Tierra del Fuego, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 7(1): 23-31.
- » MORENO, P. I., FRANCOIS, J. P., VILLA-MARTINEZ, R. y M. C. MOY. (2009). Millennial-scale variability in Southern Hemisphere westerly wind activity over the last 5000 years in SW Patagonia. *Quaternary Science Reviews* 28: 25-38.
- » MOUSSEAU, T. A. (1997). Ectotherms follow the converse to Bergmann's rule. *Evolution* 51: 630-632.
- » ODUM, E. P. (1971). *Fundamentals of Ecology*. Saunders, Philadelphia.
- » OLDEN, J. D., HOGAN, Z. S. y M. J. VANDER ZANDEN. (2007). Small fish, big fish, red fish, blue fish: size biased extinction risk of the world's freshwater and marine fishes. *Global Ecology and Biogeography* 16: 694-701.
- » PARUELO, J. M., JOBBAGY, E. G. y O. E. SALA. (1998a). Biozonas de la región patagónica: su caracterización mediante imágenes NOAA/AVHRR. Trabajo presentado en Jornadas Argentinas de Teleobservación. CONAE. Buenos Aires.
- » PARUELO, J. M., JOBBAGY, E. G. y O. E. SALA. (1998b). Biozones of Patagonia (Argentina). *Ecología Austral* 8: 145-153.
- » PETERS, R. H. (1983). *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge.
- » RABASSA, J., CORONATO, A., BUJALESKY, G., SALEMME, M., ROIG, C., MEGLIOLI, A., HEUSSER, C., GORDILLO, S., ROIG, F., BORROMEI, A. y M. QUATTROCCHINO. (2000). Quaternary of Tierra del Fuego, southernmost South America: an update review. *Quaternary International* 68-71: 217-140.
- » RAEDEKE, K. J. (1976). *El guanaco de Magallanes, Chile. Distribución y Biología*. Corporación Nacional Forestal de Chile. Ministerio de Agricultura. Publicación Técnica Nº 4.
- » RANGEL, T. F., DINIZ-FILHO, J. A. F. y L. M. BINI. (2010). SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33: 46-50.
- » RAY, C. (1960). The application of Bergmann's rule and Allen's rule to the poikilotherms. *Journal of Morphology* 106: 85-109.
- » RINDEL, D. (2008). *Arqueología de momentos tardíos en el Noroeste de la Provincia de Santa Cruz: una perspectiva faunística*. Tesis de Doctorado, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires. Ms.
- » RODRÍGUEZ, M. A., LÓPEZ-SANUDO, I. L. y B. A. HAWKINS. (2006). The geographic distribution of mammal body size in Europe. *Global Ecology and Biogeography* 15: 173-181.
- » ROSENZWEIG, M. L. (1966). Community structure in Sympatric carnivora. *Journal of Mammalogy* 47:602-612

- » SANTIAGO, F. (2013). *La ocupación humana en el norte de Tierra del Fuego*. Editorial Cultural en Tierra del Fuego, Ushuaia.
- » SERVICIO METEOROLÓGICO NACIONAL. <http://www.smn.gov.ar/>
- » SCHOLANDER, P. F. (1956). Climatic rules. *Evolution* 10: 39-40.
- » VAN GEEL, B., HEUSSE, C. J. RENNSSEN, H. y C. J. E. SCHUURMANS. (2000). Climatic change in Chile at around 2700 BP and global evidence for solar forcing: a hypothesis. *The Holocene* 10 (5): 659-664.
- » VAN VALEN, L. (1973). A new evolutionary theory. *Evolutionary Theory* 1: 1-30.
- » VÁZQUEZ, M. (2006). Tafonomía de la muerte y parámetros poblacionales. Guanacos en las Bahías Valentín y Cambaceres. Costa Sur de Tierra del Fuego. En *Problemáticas de la Arqueología Contemporánea, Publicación del XV Congreso Nacional de Arqueología Argentina*, editado por A. Austral y M. Tamagnini, pp. 239-242. Universidad Nacional de Río Cuarto, Córdoba.
- » YACOBACCIO, H. D. (2006). Variables morfométricas de vicuñas (*Vicugna vicugna vicugna*) en Cieneguillas, Jujuy. En *Investigación, Conservación y Manejo de Vicuñas*, editado por B. L. Vilá, pp. 101-112. Proyecto MACS-Argentina, Buenos Aires.
- » YACOBACCIO, H. (2010). Osteometría de llamas (*Lama glama* L.) y sus consecuencias arqueológicas. En *Zoarqueología a principios del siglo XXI. Aportes teóricos, metodológicos y casos de estudio*, editado por M. Gutiérrez, M. De Nigris, P. Fernández, M. Giardina, A. Gil, A. Izeta, G. Neme y H. Yacobaccio, pp. 65-76. Ediciones del Espinillo, Buenos Aires.
- » YEZERINAC, S. M., LOUGHEED, S. C. y P. HANDFORD. (1992). Measurement error and morphometric studies: statistical power and the effect of observer experience. *Systematic Biology* 41: 471-482.
- » YOM-TOV, Y. y E. GEFFEN. (2006). Geographic variation in body size: the effects of ambient temperature and precipitation. *Oecología* 148: 213-218.
- » YOM-TOV, Y. y J. YOM-TOV. (2005). Global warming, Bergmann's rule and body size in the masked shrew *Sorex cinereus* Kerr in Alaska. *Journal of Animal Ecology* 74: 803-808.
- » YOM-TOV, Y., YOM-TOV, S. y H. MOLLER. (1999). Competition, coexistence and adaptation amongst rodent invaders to Pacific and New Zealand island. *Journal of Biogeography* 26: 947-958.