

El estudio del estrés mecánico en sociedades actuales y pasadas

Una aproximación desde la morfología ósea y los cambios entésicos



Bárbara Mazza

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina

Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano (INAPL). Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina

 <https://orcid.org/0000-0002-3474-4660>

Correo electrónico: barbaramazza@conicet.gov.ar

Recibido:

15 de noviembre de 2021

Aceptado:

14 de abril de 2022

doi: 10.34096/runa.v43i2.10738

Resumen

La inferencia de actividades en sociedades pasadas es uno de los grandes desafíos de la bioarqueología. Desde comienzos del siglo XX se han realizado interpretaciones sobre el estrés mecánico a partir de rasgos morfológicos óseos. No obstante, y a pesar de los avances teóricos y metodológicos en su acercamiento, dichas investigaciones no han estado exentas de críticas. El objetivo de este trabajo es hacer una revisión de los acercamientos teóricos y metodológicos para deducir actividades en el pasado a partir de la morfología ósea en general y de los cambios entésicos en particular. Se revisan los aportes de la medicina y la biología a los estudios bioarqueológicos, los cambios en la forma de aproximarse a la temática, sus críticas y soluciones.

Palabras clave

Estrés mecánico; Morfología ósea; Cambios entésicos; Bioarqueología; Interdisciplinariedad

The study of mechanical stress in present and past societies. An approach from bone morphology and enthesal changes

Abstract

The inference of activities in past societies is one of the great challenges of bioarchaeology. Since the beginning of the 20th century, interpretations of mechanical stress have been based on bone morphological traits. However, despite theoretical and methodological advances in their approach, such research has not been free of criticism. This paper aims to review the theoretical and methodological approaches to deduce past activities from general bone morphology and enthesal changes. This review focuses on medical and biological

Key Words

Mechanical Stress; Bone Morphology; Enthesal Changes; Bioarchaeology; Interdisciplinarity



contributions to bioarchaeological studies, the changes in the approach to the subject, and their criticisms and solutions.

O estudo do estresse mecânico nas sociedades atuais e passadas. Uma abordagem baseada na morfologia óssea e alterações das enteses

Resumo

Palavras-chave

Estresse mecânico; Morfologia óssea; Alterações das enteses; Bioarqueologia; Interdisciplinaridade

A inferência das atividades nas sociedades do passado é um dos grandes desafios da bioarqueologia. Desde o início do século 20, as interpretações do estresse mecânico têm sido feitas com base em características morfológicas ósseas. No entanto, apesar dos avanços teóricos e metodológicos em sua abordagem, tais pesquisas não têm estado livres de críticas. O objetivo deste trabalho é rever as abordagens teóricas e metodológicas para deduzir atividades passadas a partir da morfologia óssea em geral e de alterações das enteses em particular. As contribuições da medicina e da biologia para os estudos bioarqueológicos, as mudanças na abordagem do assunto, suas críticas e soluções são revistas.

Introducción

Las funciones biomecánicas de los elementos óseos comprenden la transmisión de fuerzas musculares desde una parte del cuerpo hacia otra, proveen un sistema de soporte estructural y mecánico para la actividad muscular y protegen los órganos de fuerzas mecánicas que podrían dañarlos (Hart *et al.*, 2020). Por lo tanto, el tejido óseo está constantemente expuesto a condiciones de estrés que condicionan su desarrollo y arquitectura interna, con efectos en las funciones mecánicas, metabólicas y fisiológicas del esqueleto (Bronner, Farach-Carson y Roach, 2012). Es decir que los elementos óseos tienen la capacidad de adaptarse al ambiente circundante mediante modificaciones en sus propiedades internas, tamaño y forma. En este sentido, a fines del siglo XIX, Roux y Wolff establecieron que la forma de un hueso está relacionada con la dirección de las presiones externas y aumenta o decrece su masa para reflejar la cantidad de presión funcional recibida. De esta forma, los huesos crecen y se remodelan a lo largo de la vida del organismo para adaptarse a su ambiente mecánico. Estas particularidades óseas se conocen como la ley de Wolff (Ruff, Holt y Trinkaus, 2006) e involucran tres supuestos: 1) al tiempo que se reabsorben determinadas cantidades de tejido óseo, otras se depositan en lugares estratégicos del elemento anatómico para lograr un balance óptimo entre fuerza y peso; 2) las trabéculas del tejido esponjoso tienden a alinearse en la dirección del eje principal de estrés al que fue sometido; 3) ambos fenómenos ocurren por medio de mecanismos autorreguladores que responden a fuerzas mecánicas actuantes sobre los tejidos óseos (Martin, Burr y Sharkey, 1998). Estos tres supuestos pueden resumirse en: 1) los organismos poseen la habilidad de adaptar su estructura a nuevas condiciones; y 2) las células óseas son capaces de responder a diferentes niveles de estrés mecánico (Ruff *et al.*, 2006; García-Aznar, Nasello, Hervas-Raluy, Pérez y Gómez-Benito, 2021). Estas respuestas dependen de factores internos y externos (*e.g.*, sexo, edad, genética,

hormonas, nutrición, presencia de enfermedades y traumas) que interfieren en las funciones metabólicas de los elementos óseos relacionadas, en parte, con sus funciones mecánicas (Bronner *et al.*, 2012).

Dichos supuestos teóricos, junto con otras investigaciones médicas y biológicas, sentaron las bases para la inferencia de actividades en sociedades pasadas a partir de la morfología ósea. Las investigaciones bioarqueológicas estuvieron y están particularmente concentradas en determinar los factores que inciden en: 1) la cantidad y distribución de hueso cortical en las diáfisis de miembros superiores e inferiores; 2) los cambios entésicos (*i.e.*, cambios en la morfología de las zonas de origen e inserción de ligamentos, músculos y tendones, llamadas entesis); y 3) cambios morfológicos en las superficies articulares, producidos, por un lado, por la degeneración del cartilago articular, comúnmente conocido como osteoartritis (ver síntesis en Ruff, 2018; Schrader, 2019) y, en menor medida, por la aparición de facetas articulares accesorias, como por ejemplo aquellas de la tibia y astrágalo adjudicadas a una postura de acuclillamiento (*e.g.*, Boulle, 2001; Trinkaus, Thibeault y Villotte, 2021). Dado que el estrés mecánico percibido por una unidad de superficie ósea es proporcional a la cantidad de fuerza aplicada (Biewener, 1992), la hipertrofia de las entesis, los cambios proliferativos y erosivos de las superficies articulares y el aumento en la cantidad de tejido cortical en las diáfisis fueron interpretados como adaptaciones morfológicas a un aumento del estrés mecánico. Sin embargo, este tipo de inferencia no ha estado exento de críticas (*e.g.*, Jurmain, Alves Cardoso, Henderson y Villotte, 2012; Godde, Taylor y Gutiérrez, 2018; Nikita, Xanthopoulou, Bertsatos, Chovalopoulou y Hafez, 2019).

El objetivo de este trabajo es realizar una revisión de los acercamientos teóricos y metodológicos para inferir actividades en el pasado a partir de la morfología ósea en general y de las entesis en particular. Nos centraremos en los aportes por parte de la medicina y la biología, los modos de aproximarse a la problemática en los trabajos bioarqueológicos, sus críticas y soluciones actuales.

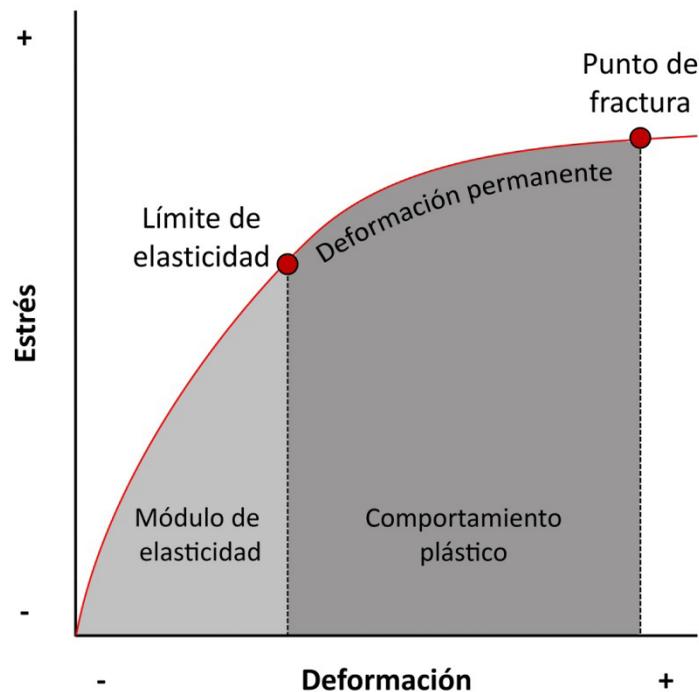
Morfología ósea y actividades: conceptos básicos

Los estímulos mecánicos que recibe un hueso provienen, ya sea de la tracción que ejerce un músculo en su zona de origen o inserción o de fuerzas externas que actúan a través de las articulaciones. Estos estímulos se clasifican en estrés (fuerza por unidad de área) y deformación (cambios en las dimensiones por unidad de longitud). El estrés puede ser generado con diferentes intensidades, lo que provoca deformaciones de variadas magnitudes y modos. La deformación es ejercida por cuatro tipos de fuerzas, que pueden actuar en combinación: compresión axial, flexión, torsión y desplazamiento (Pearson y Lieberman, 2004).

La capacidad que poseen los huesos de resistir a las fuerzas mencionadas sin fracturarse está relacionada con su composición orgánica e inorgánica. El 35% del hueso está conformado por fibras de colágeno, junto con un pequeño porcentaje de proteínas no colágenas. El otro 65% es hidroxiapatita, la cual está conformada principalmente por fosfato cálcico y contiene trazas de varios minerales, como ser fluoruro y magnesio. El colágeno provee a los huesos de la elasticidad y de la habilidad de resistir a las tensiones, mientras que los minerales óseos les aportan dureza y resistencia a la compresión. En combinación, ambos proveen al hueso de la fuerza y dureza necesarias para hacer frente a las distintas presiones estresoras (Martin *et al.*, 1998; Pearson y Lieberman,

2004). Si se grafica una curva de deformación ósea en relación con las distintas fuerzas aplicadas sobre el hueso (Figura 1), puede verse que, a bajos niveles de estrés y deformación, la curva es casi recta. Esta fase es conocida como módulo de Young o módulo de elasticidad. En estos rangos, las deformaciones que ocurran en el hueso son elásticas, debido a que retorna a su tamaño y forma originales después de finalizada la presión. Sin embargo, cuando los niveles de estrés superan el límite de elasticidad, el hueso responde plásticamente a las fuerzas aplicadas, por lo que las deformaciones sufridas son permanentes (Figura 1). Si la presión continúa, se llega hasta un punto en que el hueso se fractura. No obstante, tanto factores intrínsecos como extrínsecos afectan a las propiedades mecánicas en respuesta a las presiones externas. Los factores intrínsecos incluyen el grado de mineralización y el de organización de los tejidos, mientras que los factores extrínsecos abarcan el modo de deformación (por ejemplo, el hueso es más fuerte frente a la compresión que frente a la tensión), la duración, frecuencia, dirección y tasa de la presión y los tiempos de descanso entre ciclos de estrés mecánico (Martin *et al.*, 1998; Pivonka, Park y Forwood, 2018). A estos factores se suman aquellos de índole genética, el sexo biológico, las hormonas, la edad, la dieta, entre otros, los cuales acentúan o suprimen dichas deformaciones óseas (Frost, 2000; Pivonka *et al.*, 2018).

Figura 1. Curva de estrés-deformación ósea (tomado y modificado de Pearson y Lieberman, 2004).

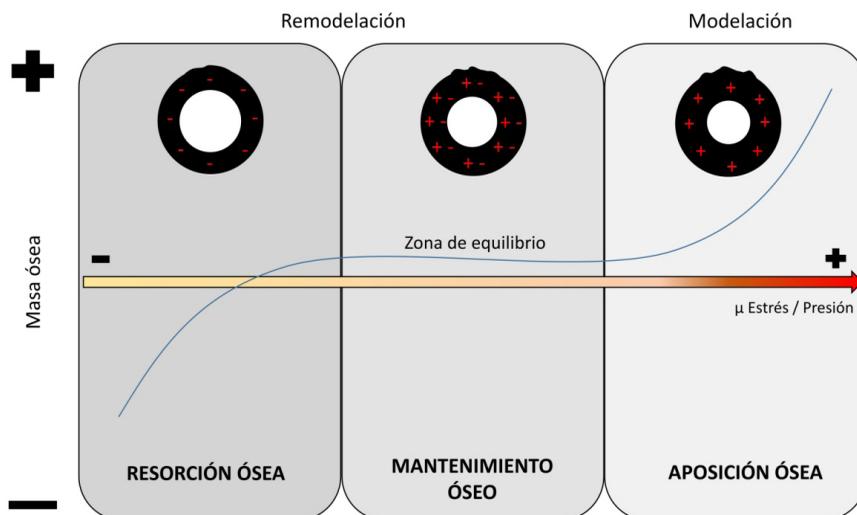


Una vez producidas las presiones sobre el hueso ocurre el proceso de mecanotransducción, procedimiento mediante el cual las células óseas traducen el estímulo mecánico recibido hacia el hueso (Frost, 1987). Las células sensoriales que monitorean el estrés mecánico (o cualquier otro tipo de variable relacionada con la ejecución de presión, como por ejemplo, el crecimiento) lo comparan con un rango de valores fisiológicos deseables y activan procesos biológicos correctivos cuando los rangos percibidos caen por fuera de lo establecido.

En estos momentos se inicia la remodelación ósea, a partir de dos procesos conocidos como modelación y remodelación (Pivonka *et al.*, 2018; Hart *et al.*, 2021). El primero de ellos sucede a lo largo de nuestra ontogenia, y modifica la forma, tamaño y fuerza de los huesos mediante la remoción de tejido óseo en determinados lugares y su deposición en otras zonas. Durante este proceso, los osteoblastos y osteoclastos (células encargadas de la formación y resorción ósea, respectivamente) trabajan de forma independiente, creando un ambiente en donde la aposición de tejido óseo es más rápida en el periostio que la resorción endocortical. Esto conlleva a la formación de nuevo tejido óseo y a la preservación parcial del tejido óseo viejo, lo cual aumenta la masa ósea y, por lo tanto, la resistencia frente a fuerzas externas. En cambio, la remodelación en términos mecánicos implica el proceso por el cual las células responden al estímulo mecánico para reparar y reemplazar el tejido óseo dañado, por medio de la aposición y resorción ósea simultánea en determinadas regiones anatómicas.

La modelación y remodelación conforman la teoría mecanostática de Frost, la cual postula que presiones mecánicas por encima de un rango de equilibrio de estrés (conocido como “zona muerta”) incentivan la formación por sobre la resorción ósea (Figura 2; Frost, 1987; Martin, 2000). En cambio, cuando hay un detrimento de esta presión mecánica por debajo del rango de equilibrio (por ejemplo, frente a un estado de baja actividad debido a enfermedades, traumas, parálisis, situaciones de microgravedad o detrimento etario), hay mayor resorción que formación ósea (Pivonka *et al.*, 2018; Hart *et al.*, 2020). Esto último responde a que los bajos niveles de presión mecánica inducen a la apoptosis de los osteocitos (células mecanosensibles encargadas de transformar el estrés mecánico en señales químicas para iniciar la remodelación ósea, entre otras funciones) (–cfr. Hart *et al.*, 2020; Tresguerres *et al.*, 2020) y de los osteoblastos, reducen la proliferación de los osteoblastos e inhiben su diferenciación (Martin, Sansalone, Cooper, Forwood y Pivonka, 2019).

Figura 2. Teoría mecanostática de Frost. Deformación fisiológica en relación con niveles de estrés. En situaciones de pérdida ósea hay un aumento de la remodelación, una mayor resorción frente a la formación ósea. Si aumenta la magnitud del estrés, se inicia una fase de homeostasis ósea en la cual la resorción y formación de tejido están en equilibrio. A mayores niveles de estrés hay una mayor formación de tejido óseo y menor resorción (tomado y modificado de Pivonka *et al.*, 2018).



No obstante, hay que tener en cuenta que las presiones mecánicas no son el único factor que intercede en la remodelación ósea, sino que también influyen factores endócrinos y paracrinos, etarios, genéticos, estado de salud y nutrición, la dieta, el sexo biológico, hormonas, entre otros (Frost, 2000; Tresguerres *et al.*, 2020). Esta incorporación de factores no mecánicos al entendimiento de la biomecánica esquelética y la forma en que los tejidos se adaptan a diferentes situaciones mecánicas derivó en una mejora y suplemento de la teoría mecanostática de Frost, conocido como el paradigma de Utah (cfr. Frost, 2000).

Los cambios en la morfología ósea que resultan de estrés severos y prolongados han llamado la atención, por un lado, de la medicina del deporte y de la biología, disciplinas que han estudiado los cambios en la arquitectura ósea producto de determinadas actividades o niveles de estrés; y por otro lado, de la bioarqueología, para inferir patrones de actividad en sociedades pasadas en relación con distintos tipos de organización social.

Morfología funcional. Aportes desde la medicina del deporte y la biología experimental

Los primeros estudios clínicos que se focalizaron en el impacto de las actividades en el esqueleto humano analizaron las patologías óseas asociadas a ciertas profesiones en Europa del siglo XVI, como por ejemplo las de mineros, comerciantes y militares. Posteriormente, hacia el siglo XIX, anatomistas y cirujanos observaron que ciertas irregularidades óseas estaban relacionadas con hábitos cotidianos, por ejemplo, la presencia de fracturas y modificaciones en el esternón y clavícula por el acarreo de objetos pesados, o las facetas de acucillamiento (Kennedy, 1989). Durante el siglo XX, predominaron los estudios en atletas de la hipertrofia ósea en respuesta a determinadas actividades que involucran mociones unilaterales o el uso de determinadas partes del cuerpo de forma intensa (*e.g.*, Kannus, Haapasalo, Sievänen, Oja y Vouri, 1994; Krahl, Michaelis, Pieper, Quack y Montag, 1994; Jones, Priest, Hayes, Tichenor y Nagel, 1977; Edelson, Kunos, Vigder y Obed, 2001; Hahn, Erschbaumer, Allenspach, Rufibach y Schweizer, 2012; Warden *et al.*, 2014).

Estas investigaciones demostraron que los aumentos en las presiones mecánicas incrementan la tasa de remodelación ósea, y así producen cambios en la cantidad y distribución de tejido óseo. Por ejemplo, el brazo utilizado para agarrar la raqueta durante el tenis, para hacer lanzamientos en béisbol o las falanges de escaladores son más robustas y resistentes a fracturas que su antímero o que el grupo control de no deportistas. Otras investigaciones evaluaron los efectos en los miembros inferiores en deportes que implican diferentes patrones de movilidad (*e.g.*, Shaw y Stock, 2009), y observaron que la morfología ósea depende de la dirección en la que se produce el estrés. Además, las actividades deportivas iniciadas antes del cierre epifisiario influyen en los grosores corticales de los huesos largos (Krahl *et al.*, 1994; Pearson y Lieberman, 2004).

Con respecto a los tejidos blandos, no hay dudas de que el ejercicio provoca una mayor dureza, fuerza y aumento del tamaño de los músculos, tendones y ligamentos como respuesta al estrés mecánico (*e.g.*, Magnusson y Kjaer, 2003; Kongsgaard *et al.*, 2007; Westh *et al.*, 2008). De hecho, algunas lesiones de las entesis son denominadas con nombres de deportes, como ser codo de tenista o de golfista y rodilla de saltador (Benjamin *et al.*, 2006). Estas patologías implican lesiones de los tejidos blandos y presencia de entesofitos. El codo de

tenista y de golfista comprenden el lugar de origen del común extensor, para el primero, y común flexor, para el segundo, ubicado en los epicóndilos lateral y medial del húmero, respectivamente (Edelson *et al.*, 2001). Por su parte, la rodilla del saltador implica una lesión del tendón rotuliano que afecta sus zonas de inserción en la tibia y rótula (Santana, Mabrouk y Sherman, 2022).

Es importante mencionar que otras investigaciones no observaron cambios en las propiedades mecánicas de los tejidos blandos u óseos frente al estrés mecánico (*e.g.*, Hansen, Aagaard, Kjaer, Larsson, y Magnusson, 2003; Westh *et al.*, 2008). Esta falta de correlaciones fue adjudicada tanto a la edad, sexo y genética de los individuos analizados como a la duración del ejercicio (Janssen, Heymsfield, Wang y Ross, 2000).

Los estudios experimentales sobre la remodelación ósea por estrés inducido en laboratorio sobre diferentes especies de animales se han concentrado en examinar los cambios en el grosor y en el volumen cortical (*e.g.*, Robling, Burr y Turner, 2000; Robling, Hinant, Burr y Turner, 2002; Wallace, Minchester, Su, Boyer y Konow, 2017), en la densidad mineral ósea (*e.g.*, Zeininger, Richmond y Hartman, 2011) o en la orientación de las trabéculas del tejido esponjoso (*e.g.*, Barak, Lieberman y Hublin, 2011; Wallace *et al.*, 2017). Si bien estos estudios han podido correlacionar cambios en la morfología ósea con niveles de estrés mecánico, la hipertrofia de las entesis ha arrojado resultados ambiguos (Zumwalt, 2006; Rabey *et al.*, 2015; Wallace *et al.*, 2017; Karakostis, Jeffery y Harvati, 2019; Karakostis, Wallace, Konow y Harvati, 2019; Castro *et al.*, 2021). Estos análisis implicaron grupos de ratones, ovejas y pavos que fueron sometidos a diferentes regímenes de ejercicios y luego comparados con un grupo de control. Si bien en algunos casos observaron la hipertrofia de los músculos (Zumwalt, 2006), cambios en la arquitectura muscular y crecimiento del periostio (Rabey *et al.*, 2015), aumento en el grosor cortical de las diáfisis y en el hueso trabecular de la epífisis distal (Wallace *et al.*, 2017), no ocurrieron cambios en el tamaño y forma de las entesis. Mientras que Zumwalt (2006) adjudica su fracaso a la posible falta de maleabilidad de las entesis en los animales de edad avanzada utilizados en su experimento, Wallace *et al.* (2017) y Rabey *et al.* (2015) simplemente desaconsejan el uso de la morfología externa de las entesis como estimador de estrés mecánico. Por el contrario, trabajos recientes utilizando modelos 3D y estadística multivariada detectaron diferencias morfológicas en algunas entesis entre los grupos de ratones y pavos ejercitados y los de control (Karakostis, Jeffery, *et al.*, 2019; Karakostis, Wallace *et al.*, 2019; Castro *et al.*, 2021). Es posible que las diferencias de los resultados entre los estudios se deban a la metodología de registro y análisis junto con otros factores que influyen en la morfología ósea de las entesis: sexo, edad y factores genéticos (ver más abajo; Castro *et al.*, 2021 y bibliografía allí citada).

La reconstrucción de actividades pasadas

Durante las décadas de 1960 a 1980 varias investigaciones bioarqueológicas tuvieron como objetivo reconstruir las actividades de sociedades pasadas y acceder a diferentes aspectos de su organización social y económica a partir del análisis de patologías articulares (*e.g.*, Jurmain, 1977, 1980), de los cambios entésicos y de la morfología ósea en general (*e.g.*, Angel, 1966; Frayer, 1981; Merbs, 1983; Kennedy, 1989). No obstante, es a partir de 1990 cuando aumenta esta clase de estudios. Básicamente, los incrementos en la robusticidad ósea o de las irregularidades de las entesis eran interpretados como un correlato material de un aumento en las presiones mecánicas (*e.g.*, Hawkey y Merbs,

1995; Chapman, 1997; Churchill y Morris, 1998; Stirland, 1998; al-Oumaoui, Jiménez-Brobeil y du Souich, 2004; Eshed, Gopher, Galili, y Hershkovitz, 2004; Molnar, 2006). Es así que dichos cambios morfológicos se denominaron marcadores de estrés músculo-esqueléticos o de estrés ocupacional (Hawkey y Merbs, 1995). Paralelamente, y con mayor énfasis en años subsiguientes, surgió el término entesopatía para designar cambios específicos en las entesis, como ser la presencia de entesofitos, fosas y porosidad (Benjamin y Ralphs, 1998; Benjamin *et al.*, 2006; Villotte, 2006). Hoy en día, dichos términos son considerados inapropiados dado que los marcadores de estrés ocupacional asumen una etiología determinada, mientras que las entesopatías presuponen una condición patológica (Jurmain y Villotte, 2010). Debido a esto, se utiliza un término más neutral, cambios entésicos, para referirse a todos los cambios morfológicos de las entesis (Santos, Alves-Cardoso, Assis, y Villotte, 2011).

A los fines de poder estudiar los cambios entésicos se desarrollaron varias metodologías macroscópicas de índole cualitativa (*e.g.*, Hawkey y Merbs, 1995; Robb, 1998; Galtés, Rodríguez-Baeza y Malgosa, 2006; Galtés y Malgosa, 2007). El método más conocido y utilizado mundialmente para el relevo de los cambios entésicos corresponde al de Hawkey y Merbs (1995). Sin embargo, este método recibió varias críticas debido a que la etiología de las manifestaciones óseas que registra carece de un fundamento clínico o histológico (Jurmain *et al.*, 2012), no tiene en cuenta las diferencias entre los tipos de entesis (ver más abajo) y uno de los cambios óseos a registrar (lesiones por estrés) no tiene relación con el estrés mecánico en individuos jóvenes sino con la actividad osteoclástica en las entesis (Mariotti, Facchini, y Belcastro, 2004; Villotte, 2006; Villotte y Knüsel, 2013). Además, presenta errores interobservador elevados (Davis, Shuler, Danforth, y Herndon, 2013).

A la hora de interpretar las manifestaciones óseas se podían distinguir dos posturas: por un lado, los que sostenían que era posible acceder a actividades específicas observando patrones morfológicos óseos en particular (*e.g.*, Lai y Lovell, 1992; Chapman, 1997; Capasso, Kennedy, y Wilczak, 1998; Peterson, 1998; Eshed *et al.*, 2004; Molnar, 2006); por otro lado, aquellos que analizaron la variabilidad general en los patrones morfológicos sin hacer mención a actividades específicas sino a movimientos (*e.g.*, Kennedy, 1998; Robb, 1998; Stirland, 1998; Wilczak, 1998; al-Oumaoui *et al.*, 2004). El primer grupo validaba sus interpretaciones argumentando que el repertorio de actividades realizadas por una población es limitado, idea fundamentada por sus prácticas de subsistencia. Frente a este argumento, los que están en contra de esta postura sostienen que el conocimiento e imaginación del investigador limitan las interpretaciones sobre el rango de tareas posibles y de los modos de realizarlas. Por ejemplo, comúnmente los cambios morfológicos en las entesis de miembros superiores de individuos masculinos eran adjudicados al uso de armas, mientras que manifestaciones similares entre individuos femeninos han sido atribuidas al procesamiento de plantas o de pieles (*e.g.*, Eshed *et al.*, 2004). Robb (1998) sostiene que cuando dicha información no está apoyada por evidencia etnográfica o histórica, esas interpretaciones pueden decir más sobre nuestras categorías de género culturalmente definidas que de las actividades del pasado. A su vez, la mayoría de los conjuntos musculares responden a mosaicos complejos de estrés biomecánico, lo cual significa que el esqueleto registra muchas actividades realizadas en diferentes periodos a lo largo de la vida de un individuo y varias de ellas pueden tener correlatos óseos similares (Meyer, Nicklisch, Held, Fritsch y Alt, 2011). Con esto, la relación entre la morfología ósea y actividades específicas se vio debilitada.

La interdisciplinariedad como herramienta de análisis

Durante los últimos veinte años, las investigaciones arqueológicas comenzaron a considerar otros aspectos señalados por estudios médicos y biológicos a la hora de analizar los cambios entésicos. En primer lugar, se distinguen dos tipos de entesis, fibrosas y fibrocartilaginosas, según su modo de inserción al hueso (Benjamin, Evans, y Copp, 1986; Benjamin *et al.*, 2002). Las fibrosas se insertan directamente al periostio a través de fibras de Sharpey; en cambio, las entesis fibrocartilaginosas pasan por cuatro zonas de transición: tendones, fibrocartílago no calcificado, fibrocartílago calcificado y el hueso. Ambos tipos de entesis adaptan su estructura a la presión ejercida por un músculo determinado, pero las fibrocartilaginosas son más frecuentes a sufrir microtraumas por estrés mecánico (Benjamin *et al.*, 2002; Benjamin y Ralphs, 1998). Esto es debido a su ubicación cercana a las articulaciones, que las deja sujetas a mayores cambios en los ángulos de inserción; además, al insertarse en apófisis o epífisis, el estrés queda concentrado en pequeñas áreas del hueso, lo que provoca mayores tensiones.

La morfología normal de las entesis fibrocartilaginosas es de superficie lisa, con bordes bien definidos y sin vascularización (Benjamin *et al.*, 1986). Los cambios entésicos observados en este tipo de entesis comprenden un aumento en la vascularización, crecimiento óseo y presencia de cistas (Villotte, 2006; Henderson, Mariotti, Pany-Kucera, Villotte y Wilczak, 2016). En cambio, las entesis fibrosas se encuentran en grandes áreas de las diáfisis, y pueden disipar mejor las sobrecargas a lo largo de la superficie ósea (Benjamin *et al.*, 2002). Los cambios óseos descritos para este tipo de entesis comprenden irregularidades o rugosidad en la superficie ósea y la presencia de defectos corticales (Benjamin *et al.*, 2002; Villotte, 2006).

Benjamin *et al.* (2002) advierten que algunos tendones están conformados por ambos tipos de entesis; la parte superficial de algunas entesis de las extremidades o de músculos relacionados con la masticación son fibrosas y el resto es fibrocartilaginoso. Por lo tanto, sugieren distinguir entre entesis fibrosas y fibrocartilaginosas, pero subdividir las primeras entre inserciones o bien directamente al hueso o al periostio. Además, destacan otra complicación: las entesis fibrosas periósticas pueden convertirse en óseas a medida que avanza la edad y desaparece el periostio.

En segundo lugar, se considera que la edad, el sexo biológico, el tamaño corporal, la genética, la presencia de traumas y patologías óseas y el estado nutricional también influyen sobre los cambios entésicos (*e.g.*, Resnick y Niwayama, 1983; Weiss, 2003, 2004; Mariotti *et al.*, 2004; Chen, Macica, Nasiri, Judex, y Broadus, 2007; Niinimäki, 2011; Jurmain *et al.*, 2012; Milella, Belcastro, Zollikofer y Mariotti, 2012; Schlecht, 2012; Weiss, Corona y Schultz, 2012; Dideriksen, Reitelseder, y Holm, 2013; Henderson, 2013a; Henderson, Mariotti, Santos, Villotte y Wilczak, 2017). La incorporación de estos factores a los análisis bioarqueológicos dio lugar a una serie de críticas en cuanto a la relación directa entre la morfología ósea y las actividades y, por ende, a las conclusiones arribadas en algunos trabajos (Jurmain *et al.*, 2012). Por lo tanto, las investigaciones comenzaron a descartar aquellos individuos con presencia de patologías y traumas, a distinguir entre distintos tipos de economías y a controlar variables biológicas que son posibles de determinar en muestras óseas para inferir patrones de actividad pasados. Entre estas últimas, las más habituales son la edad, el sexo y el tamaño corporal, con alguna mención a factores genéticos.

Estas nuevas investigaciones determinaron que los cambios entésicos son más frecuentes con posterioridad a los 40 años, ya sea producto de la acumulación de estrés durante la vida del individuo (Weiss, 2003; Alves Cardoso y Henderson, 2010; Milella *et al.*, 2012); por cambios en la estructura del hueso debido a una reducción de la actividad osteoblástica en las entesis fibrosas, lo cual puede derivar en una corteza ósea más fina y en una apariencia más rugosa (Weiss *et al.*, 2012); o por un aumento en la dureza de los tendones de las entesis fibrocartilaginosas, que provoca microtraumas óseos en individuos más viejos (Jurmain *et al.*, 2012). Además, se comprobó que no todas las características de las entesis reaccionan de la misma manera frente a la edad; por ejemplo, los entesofitos son el rasgo que más se correlaciona con este factor (Milella *et al.*, 2012; Henderson, Mariotti, *et al.*, 2017). A su vez, la edad de comienzo de las actividades también influye en la morfología ósea. En este sentido, parte de la morfología ósea de los individuos adultos son producto de adaptaciones a fuerzas mecánicas acontecidas antes o durante los inicios de la adultez (Pearson y Lieberman, 2004; Warden *et al.*, 2014). Por otro lado, debido a la alta correlación entre los cambios entésicos y la edad, algunos investigadores indagaron sobre la eficacia de los cambios entésicos como estimadores etarios (Listi, 2016; Milella, Belcastro, Mariotti y Nikita, 2020; Villotte, Polet, Colard y Santos, 2021). El nivel de precisión de las predicciones etarias a partir de los cambios entésicos varía según los métodos de registro empleados y las entesis analizadas. Sin embargo, los trabajos sostienen que niveles avanzados de cambios entésicos serían buenos estimadores de individuos mayores a los 40 años.

En cuanto a la influencia del tamaño corporal, se observó que aquellos individuos más grandes y pesados suelen tener cambios entésicos más pronunciados que aquellos de tamaños corporales más pequeños (*e.g.*, Weiss, 2004, 2007; Henderson y Nikita, 2015), debido a que los individuos más grandes necesitan de mayor esfuerzo para moverse (Krantz, 1981); aunque cabe mencionar que no todos encontraron dicha relación (Niinimäki y Baiges Sotos, 2013).

Las diferencias sexuales se observan, generalmente, en mayores cambios entésicos y diáfisis más robustas entre los individuos masculinos. Si bien parte de estas diferencias puede deberse a actividades y, en algunos casos, a su mayor tamaño corporal, los niveles de testosterona también influyen en los resultados. Los andrógenos promueven el crecimiento muscular, cuya fuerza y efecto anabólico es más pronunciado entre los hombres (Notelovitz, 2002; Mirza, Zakko y Taxel, 2012). Además, los andrógenos en los hombres provocan un mayor pico de masa ósea hacia fines de la pubertad en relación con las mujeres y una menor pérdida de masa ósea con el envejecimiento. Esto último se debe, principalmente, a la disminución en los niveles de estrógenos hacia los 45-50 años en las mujeres y alrededor de los 70-75 años entre los hombres. Esta disminución produce un aumento de la resorción frente a la formación ósea, que deriva en la pérdida de tejido óseo (Khosla, Oursler y Monroe, 2012), y por ende, en menores espesores corticales entre los individuos femeninos.

Algunas variantes genéticas determinan la morfología y fuerza ósea, y, de esta forma, establecen límites para la remodelación (*e.g.*, Chen *et al.*, 2007; Agostini, Holt, y Relethford, 2018). De hecho, la morfología de las diáfisis no solo se correlaciona con niveles de estrés mecánico sino también con distancias biológicas cráneo-faciales (Agostini *et al.*, 2018). Esto indica que factores genéticos podrían afectar las tasas y umbrales de absorción y depositación ósea frente a estímulos mecánicos cuando se comparan poblaciones temporal y espacialmente distantes.

Todo este nuevo conocimiento también produjo el desarrollo de nuevos métodos de registro macroscópico cualitativos (Mariotti *et al.*, 2004; Villotte, 2006; Mariotti, Facchini, y Belcastro, 2007; Henderson *et al.*, 2016; Henderson, Wilczak, y Mariotti, 2017) y cuantitativos del tamaño de las entesis (Wilczak, 1998; Henderson, 2013b). De todos ellos, el método Coímbra fue desarrollado reuniendo variables de otros métodos con la intención de que fuera utilizado como un estándar para el registro de los cambios entésicos a nivel mundial (Henderson *et al.*, 2016; Henderson, Wilczak, *et al.*, 2017). Este método analiza formación ósea, porosidad, erosión, cavitaciones y cambios texturales de las entesis fibrocartilaginosas, con el fin de determinar la etiología de cada rasgo en particular y aislar aquellos que son producto del estrés mecánico. Los autores decidieron concentrarse en las entesis fibrocartilaginosas dado que, para las entesis fibrosas, si bien comprenden grandes músculos del cuerpo (ej., pectoral mayor, deltoides), no hay un buen entendimiento de su reacción al estrés mecánico. Además, en entesis fibrosas se han encontrado mayores correlaciones entre los cambios y el tamaño corporal, factores genéticos y la edad, además de bajos niveles de asimetría bilateral, que los detectados para las entesis fibrocartilaginosas (Benjamin *et al.*, 2002; Weiss, 2015).

Otros métodos propuestos comprenden la generación de modelos tridimensionales a través de fotogrametría o el uso de scanner láser. Si bien requieren de un mayor equipamiento, permiten analizar otras propiedades de las entesis, como ser su topografía, por medio de programas de procesamiento de imágenes tridimensionales (Pany, Viola y Teschler-Nicola, 2009; Noldner y Edgar, 2013; Nolte y Wilczak, 2013; Karakostis y Harvati, 2021).

Considerando los métodos desarrollados con posterioridad al año 2000 y un mayor entendimiento de las entesis, varios estudios evaluaron la correspondencia entre los cambios entésicos y las ocupaciones laborales, sexo y edad en colecciones osteológicas de referencia (*e.g.*, Alves Cardoso y Henderson, 2010, 2013; Villotte *et al.*, 2010; Niinimäki, 2011; Milella *et al.*, 2012; Niinimäki y Baiges Sotos, 2013; Karakostis, Hotz, Scherf, Wahl y Harvati, 2017; Salega y Grosskopf, 2021). El mayor interés de tales investigaciones fue examinar la utilidad de las entesis para inferir patrones mecánicos. Los resultados han sido ambiguos e independientes del método aplicado. Mientras que algunos estudios no encontraron relación (Alves Cardoso y Henderson, 2010, 2013; Milella *et al.*, 2012; Henderson, Craps, Caffell, Millard, y Gowland, 2013), otros obtuvieron resultados positivos (Villotte, 2006; Villotte *et al.*, 2010; Milella, Cardoso, Assis, Lopreno, y Speith, 2015; Karakostis *et al.*, 2017). Esta discordancia ha sido atribuida a ciertas omisiones o a la falta de información en los certificados de defunción, como por ejemplo, la edad de comienzo laboral, pasatiempos e historia clínica, o el contexto socioeconómico de los individuos analizados (Alves Cardoso y Henderson, 2013). Por otro lado, otros investigadores lo atribuyeron a la variabilidad de rasgos óseos analizados, dado que los métodos de registro de los cambios entésicos no son los mismos en todas las investigaciones, así como al criterio usado para clasificar las ocupaciones y la variedad de métodos estadísticos para analizar los cambios entésicos (Perréard Lopreno, Alves Cardoso, Assis, Milella y Speith, 2013; Milella *et al.*, 2015).

Por último, y debido a la etiología multifactorial de los cambios entésicos, en los últimos años hubo una creciente aplicación de métodos estadísticos multivariados que permiten el control de covariables. Es decir, métodos que permiten correlacionar dos variables (*e.g.*, cambios entésicos y el sexo de los individuos) controlando la influencia de una tercera (*e.g.*, edad), de manera tal que dicha variable no interfiera en los resultados. Entre los métodos disponibles, los

modelos lineales generalizados y las ecuaciones estimadas generalizadas han ganado popularidad (*e.g.*, Villotte *et al.*, 2010; Nikita, 2014; Henderson y Nikita, 2015), ya que permiten trabajar con cualquier tipo de distribución de datos (normal, Poisson, binomial) y evaluar el efecto de varios factores sobre un rasgo morfológico al mismo tiempo en que se controlan los restantes. Otros acercamientos estadísticos multivariados son los análisis de componentes principales y de conglomerados jerárquicos, ya que permiten explorar agrupamientos de individuos basados en similitudes y diferencias entre distintas variables, sin ningún tipo de condicionamiento previo (*e.g.*, Robb, 1998; Porčić y Stefanović, 2009; Karakostis *et al.*, 2017; Laffranchi, Charisi, Jiménez-Brobeil, y Milella, 2020). A su vez, también han sido aplicados estadísticos bivariados con control de covariables, como ser las correlaciones parciales de Spearman (Weiss, 2003, 2007; Weiss *et al.*, 2012). Todos estos métodos permiten evaluar la influencia de varios factores sobre la morfología de las entesis, lo cual posibilita una interpretación más fiable de la influencia del estrés mecánico.

Conclusiones

En vista de lo expuesto, es evidente que la relación entre la inferencia de presiones mecánicas por medio de la morfología ósea necesita de los avances de la medicina y la exploración de los datos por medio de métodos estadísticos avanzados. Algunos de estos avances ya han sido aplicados en estudios de sociedades prehispánicas en Argentina con métodos macroscópicos que distinguen entre los tipos de entesis y con la aplicación de estadísticos multivariados para acceder a diferentes patrones de actividad. De hecho, Zúñiga Thayer y Suby (2019), en su trabajo de revisión, destacan las crecientes investigaciones en la zona de Córdoba, Patagonia, Pampa, Cuyo y NEA realizada por distintos investigadores con variedad de métodos de registro. Gran parte de estas investigaciones continuaron en los años siguientes (Gianotti, 2020; Mazza, 2020; Peralta, 2020; Romano y Serna, 2020; Salega, 2020; Bettera Marcat y Arrieta, 2021; Romano, 2021). Si bien algunos trabajos siguen aplicando el método de Hawkey y Merbs, lo hacen en combinación con el método Coímbra, mientras que otros aplican exclusivamente dicho método u otro reciente. Si bien los avances son sustanciales, todavía predomina el uso de la estadística bivariada o descriptiva por sobre otro tipo de métodos que permitan el control de covariables. Su aplicación es necesaria para el entendimiento de manifestaciones óseas de etiología multifactorial.

Por todo lo antedicho, es necesario continuar profundizando algunos aspectos sobre la morfología ósea en general y de los cambios entésicos en particular, entre los cuales se destacarían:

- 1) Evaluar la concordancia y comparabilidad de los métodos de registro disponibles para estudiar los cambios entésicos (*e.g.*, Palmer, Quintelelier, Inskip y Waters-Rist; 2019; Perez-Arzak, Villotte, Arrizabalaga y Trancho, 2022);
- 2) Determinar la influencia de distintos factores (sexo, edad) en la morfología ósea según diferentes métodos a través de estadísticos multivariados (*e.g.*, Henderson, Mariotti, *et al.*, 2017; Milella *et al.*, 2020; Villotte *et al.*, 2021). Este objetivo permitirá evaluar la eficacia de cada método en la detección de dichos factores y facilitará las interpretaciones en muestras arqueológicas conformadas por elementos óseos aislados o fragmentados.

3) Del punto anterior, se desprende la necesidad de generar y evaluar métodos para determinar el sexo y el tamaño corporal a partir de diversos elementos óseos para cada región geográfica particular (ejemplos de trabajos recientes en Argentina: Mansegosa, Gianotti, Chiavazza y Barrientos, 2018; Zúñiga Thayer y Suby, 2020; Luna, Bosio, García Guraieb y Aranda, 2021; Millán, Tamburrini, Parolín, Dahinten, Gómez Otero, y Suby 2021). Esto permitirá determinar y evaluar la influencia de dichos factores en los cambios entésicos y otras características morfológicas de elementos óseos aislados y fragmentados.

4) Dada la variedad de métodos de registro para el estudio de los cambios entésicos, es necesario informar las frecuencias de las manifestaciones óseas en cada muestra analizada. De esta forma, los datos generados podrán utilizarse en otros estudios, independientemente del método aplicado. Para esto, es necesario generar un consenso sobre la información disponible en las publicaciones.

Financiamiento

Este documento es resultado del financiamiento otorgado por el Estado Nacional, por lo tanto queda sujeto al cumplimiento de la Ley Nº 26.899. Organismo financiador: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica. Código del proyecto: PICT 2018-02821. País: Argentina. Proyecto “Bioarqueología de las Tierras Bajas: aproximaciones al conocimiento de las poblaciones prehispánicas del humedal del Paraná inferior”.

Biografía

Doctora de la Universidad de Buenos Aires, área Arqueología. Investigadora del CONICET y docente en la materia Antropología Biológica y Paleoantropología de la Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires.

Referencias bibliográficas

- » Agostini, G., Holt, B. y Relethford, J. (2018). Bone functional adaptation does not erase neutral evolutionary information. *American Journal of Physical Anthropology*, 166(3), 708-729. doi: 10.1002/ajpa.23460
- » al-Oumaoui, I., Jiménez-Brobeil, S. y du Souich, P. (2004). Markers of activity patters in some populations of the Iberian Peninsula. *International Journal of Osteoarchaeology*, 14, 343-359. doi: 10.1002/oa.719
- » Alves Cardoso, F. y Henderson, C. (2010). Enthesopathy formation in the humerus: data from known age-at-death and known occupation skeletal collections. *American Journal of Physical Anthropology*, 141(4), 550-560. doi: 10.1002/ajpa.21171
- » Alves Cardoso, F. y Henderson, C. (2013). The categorisation of occupation in identified skeletal collections: a source of bias? *International Journal of Osteoarchaeology*, 23(2), 186-196. doi: 10.1002/oa.2285
- » Angel, J. (1966). Early skeletons from Tranquillity, California. *Smithsonian Contributions to Anthropology*, 2(1), 1-19.
- » Barak, M., Lieberman, D. y Hublin, J. (2011). A Wolff in sheep's clothing: trabecular bone adaptation in response to changes in joint loading orientation. *Bone*, 49(6), 1141-1151. doi: 10.1016/j.bone.2011.08.020
- » Benjamin, M., Evans, E. y Copp, L. (1986). The histology of tendon attachments to bone. *Journal of Anatomy*, 149, 89-100.
- » Benjamin, M., Kumai, T., Milz, S., Boszczyk, B., Boszczyk, A. y Ralphps, J. (2002). The skeletal attachment of tendons—tendon 'entheses'. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*(133), 931-945.
- » Benjamin, M. y Ralphps, J. (1998). Fibrocartilage in tendons and ligaments—an adaptation to compressive load. *Journal of Anatomy*, 193, 481-494.
- » Benjamin, M., Toumi, H., Ralphps, J., Bydder, G., Best, T. y Milz, S. (2006). Where tendons and ligaments meet bone: attachment sites ('entheses') in relation to exercise and/or mechanical load. *Journal of Anatomy*, 208(4), 471-490.
- » Bettera Marcat, G. y Arrieta, M. (2021). *Evaluación de la expresión de los cambios entésicos en una muestra esquelética del noroeste argentino (SJ TIL 43): aplicación del nuevo método Coímbra y de los modelos lineales generalizados*. Libro de resúmenes de las XV Jornadas Nacionales de Antropología Biológica, La Plata.
- » Biewener, A. (1992). *Overview of Structural Mechanics. Biomechanics (Structures and Systems): A Practical Approach*. Nueva York: Oxford University Press.
- » Boule, E. (2001). Evolution of two human skeletal markers of the squatting position: a diachronic study from antiquity to the modern age. *American Journal of Physical Anthropology*, 115(1), 50-56. doi: 10.1002/ajpa.1055
- » Bronner, F., Farach-Carson, M. y Roach, H. (2012). *Bone-Metabolic Functions and Modulators*. Londres: Springer.
- » Capasso, L., Kennedy, K. y Wilczak, C. (1998). *Atlas of Occupational Markers on Human Remains*. Italia: Edifrafital SpA.

- » Castro, A., Karakostis, F., Copes, L., McClendon, H., Trivedi, A., Schwartz, N. y Garland, T. (2021). Effects of selective breeding for voluntary exercise, chronic exercise, and their interaction on muscle attachment site morphology in house mice. *Journal of Anatomy*, 240(2), 279-295. doi: 10.1111/joa.13547
- » Chapman, N. (1997). Evidence for Spanish influence on activity induced musculoskeletal stress markers at Pecos Pueblo. *International Journal of Osteoarchaeology*, 7, 497-506.
- » Chen, X., Macica, C., Nasiri, A., Judex, S. y Broadus, A. (2007). Mechanical regulation of PTHrP expression in entheses. *Bone*, 41(5), 752-759. doi: 10.1016/j.bone.2007.07.020
- » Churchill, S. y Morris, A. (1998). Muscle marking morphology and labour intensity in prehistoric Khoisan foragers. *International Journal of Osteoarchaeology*, 8(5), 390-411. doi: 10.1002/(SICI)1099-1212(1998090)8:5<390::AID-OA435>3.0.CO;2-N
- » Davis, C., Shuler, K., Danforth, M. y Herndon, K. (2013). Patterns of interobserver error in the scoring of enthesal changes. *International Journal of Osteoarchaeology*, 23(2), 147-151. doi: 10.1002/oa.2277
- » Dideriksen, K., Reitelseder, S. y Holm, L. (2013). Influence of amino acids, dietary protein, and physical activity on muscle mass development in humans. *Nutrients*, 5(3), 852-876. doi: 10.3390/nu5030852
- » Edelson, G., Kunos, C., Vigder, F. y Obed, E. (2001). Bony changes at the lateral epicondyle of possible significance in tennis elbow syndrome. *Journal of Shoulder and Elbow Surgery*, 10(2), 158-163. doi: 10.1067/mse.2001.112020
- » Eshed, V., Gopher, A., Galili, E. y Hershkovitz, I. (2004). Musculoskeletal stress markers in Natufian hunter-gatherers and Neolithic farmers in the Levant: the upper limb. *American Journal of Physical Anthropology*, 123(4), 303-315. doi: 10.1002/ajpa.10312
- » Frayer, D. (1981). Bone size, weapon use, and natural selection in the European Upper Paleolithic and Mesolithic. *American Anthropologist*, 83(1), 57-73.
- » Frost, H. (1987). Bone "mass" and the "mechanostat": a proposal. *The Anatomical Record*, 219, 1-9. doi: 10.1002/ar.1092190104
- » Frost, H. (2000). The Utah paradigm of skeletal physiology: an overview of its insights for bone, cartilage and collagenous tissue organs. *Journal of Bone and Mineral Metabolism*, 18(6), 305-316. doi: 10.1007/s007740070001
- » Galtés, I. y Malgosa, A. (2007). Atlas metodológico para el estudio de marcadores musculoesqueléticos de actividad en el radio. *Paleopatología*, 3, 1-33.
- » Galtés, I., Rodríguez-Baeza, A. y Malgosa, A. (2006). Mechanical morphogenesis: a concept applied to the surface of the radius. *The Anatomical Record*, 288(7), 794-805. doi: 10.1002/ar.a.20337
- » García-Aznar, J., Nasello, G., Hervas-Raluy, S., Pérez, M. y Gómez-Benito, M. (2021). Multiscale modeling of bone tissue mechanobiology. *Bone*, 151, 116032. doi: 10.1016/j.bone.2021.116032
- » Gianotti, P. (2020). Resultados preliminares de evaluación de cambios entesiales mediante método Coimbra en poblaciones coloniales españolas de América meridional: Ciudad de Mendoza, Argentina (siglos XVII-XIX). *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 22(1), 1-19.
- » Godde, K., Taylor, R. y Gutiérrez, C. (2018). Entesal changes and demographic/health indicators in the upper extremity of modern Americans: Associations with age and physical activity. *International Journal of Osteoarchaeology*, 28(3), 285-293. doi: 10.1002/oa.2653

- » Hahn, F., Erschbaumer, M., Allenspach, P., Ruffbach, K. y Schweizer, A. (2012). Physiological bone responses in the fingers after more than 10 years of high-level sport climbing: analysis of cortical parameters. *Wilderness y environmental medicine* 23(1), 31-36. doi: 10.1016/j.wem.2011.12.006
- » Hansen, P., Aagaard, P., Kjaer, M., Larsson, B. y Magnusson, S. (2003). Effect of habitual running on human Achilles tendon load-deformation properties and cross-sectional area. *Journal of Applied Physiology*, 95(6), 2375-2380. doi: 10.1152/jappphysiol.00503.2003
- » Hart, N., Newton, R., Tan, J., Rantalainen, T., Chivers, P., Siafarikas, A. y Nimphius, S. (2020). Biological basis of bone strength: anatomy, physiology and measurement. *Journal of Musculoskeletal & Neuronal Interactions*, 20(3), 347-371.
- » Hawkey, D. y Merbs, C. (1995). Activity-induced musculoskeletal stress markers (MSM) and subsistence strategy changes among ancient Hudson Bay Eskimos. *International Journal of Osteoarchaeology*, 5, 324-338
- » Henderson, C. (2013a). Do diseases cause enthesal changes at fibrous entheses? *International Journal of Paleopathology*, 3(1), 64-69. doi: 10.1016/j.ijpp.2013.03.007
- » Henderson, C. (2013b). Technical note: Quantifying size and shape of entheses. *Anthropological Science*, 121(1), 63-73. doi: 10.1537/ase.121017
- » Henderson, C., Craps, D., Caffell, A., Millard, A. y Gowland, R. (2013). Occupational mobility in 19th century rural England: the interpretation of enthesal changes. *International Journal of Osteoarchaeology*, 23(2), 197-210. doi: 10.1002/oa.2286
- » Henderson, C., Mariotti, V., Pany-Kucera, D., Villotte, S. y Wilczak, C. (2016). The new 'Coímbramethod': a biologically appropriate method for recording specific features of fibrocartilaginous enthesal changes. *International Journal of Osteoarchaeology*, 26(5), 925-932. doi: 10.1002/oa.2477
- » Henderson, C., Mariotti, V., Santos, F., Villotte, S. y Wilczak, C. (2017). The new Coímbra method for recording enthesal changes and the effect of age-at-death. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 29(3-4), 140-149. doi: 10.1007/s13219-017-0185-x
- » Henderson, C. y Nikita, E. (2015). Accounting for multiple effects and the problem of small sample sizes in osteology: a case study focussing on enthesal changes. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 8(4), 805-817. doi: 10.1007/s12520-015-0256-1
- » Henderson, C., Wilczak, C. y Mariotti, V. (2017). Commentary: an update to the new Coímbra method for recording enthesal changes. *International Journal of Osteoarchaeology*, 27(3), 521-522. doi: 10.1002/oa.2548
- » Janssen, I., Heymsfield, S., Wang, Z. y Ross, R. (2000). Skeletal muscle mass and distribution in 468 men and women aged 18-88 yr. *Journal of Applied Physiology*, 89(1), 81-88. doi: 10.1152/jappl.2000.89.1.81
- » Jones, H., Priest, J., Hayes, W., Tichenor, C. y Nagel, D. (1977). Humeral hypertrophy in response to exercise. *The Journal of Bone y Joint Surgery*, 59, 204-208
- » Jurmain, R. (1977). Stress and the ethiology of OA. *American Journal of Physical Anthropology*, 46, 353-366.
- » Jurmain, R. (1980). The pattern of involvement of appendicular degenerative joint disease. *American Journal of Physical Anthropology*, 53, 143-150.
- » Jurmain, R., Alves Cardoso, F., Henderson, C. y Villotte, S. (2012). Bioarchaeology's Holy Grail: The Reconstruction of Activity. En A. Grauer (Ed.). *A Companion to Paleopathology* (pp. 531-552). Nueva York: Blackwell.

- » Jurmain, R. y Villotte, S. (2010). Terminology. Entheses in medical literature and physical anthropology: a brief review. Documento online del Workshop in Musculoskeletal Stress Markers (MSM): limitations and achievements in the reconstruction of past activity patterns, University of Coimbra, Coimbra, CIAS - Centro de Investigação em Antropologia e Saúde. Recuperado de https://www.uc.pt/en/cia/msm/MSM_terminology3.pdf
- » Kannus, P., Haapasalo, H., Sievänen, H., Oja, P. y Vouri, I. (1994). The site-specific effects of long-term unilateral activity on bone mineral density and content. *Bone*, 15(3), 279-284.
- » Karakostis, F. y Harvati, K. (2021). New horizons in reconstructing past human behavior: Introducing the “Tubingen University Validated Entheses-based Reconstruction of Activity” method. *Evolutionary Anthropology*, 30(3), 185-198. doi: 10.1002/evan.21892
- » Karakostis, F., Hotz, G., Scherf, H., Wahl, J. y Harvati, K. (2017). Occupational manual activity is reflected on the patterns among hand entheses. *American Journal of Physical Anthropology*, 164(1), 30-40. doi: 10.1002/ajpa.23253
- » Karakostis, F., Jeffery, N. y Harvati, K. (2019). Experimental proof that multivariate patterns among muscle attachments (entheses) can reflect repetitive muscle use. *Scientific Reports*, 9(1), 16577. doi: 10.1038/s41598-019-53021-8
- » Karakostis, F., Wallace, I., Konow, N. y Harvati, K. (2019). Experimental evidence that physical activity affects the multivariate associations among muscle attachments (entheses). *The Journal of Experimental Biology*, 222. doi: 10.1242/jeb.213058
- » Kennedy, K. (1989). Skeletal markers of occupational stress. En M. Iscan y K. Kennedy (Eds.), *Reconstruction of Life from the Skeleton* (pp. 129-160). Nueva York: Alan R. Liss.
- » Kennedy, K. (1998). Markers of occupational stress: conspectus and prognosis of research. *International Journal of Osteoarchaeology*, 8(5), 305-310. doi: 10.1002/(SICI)1099-1212(199809)8:5<305::AID-OA444>3.0.CO;2-A
- » Khosla, S., Oursler, M. y Monroe, D. (2012). Estrogen and the skeleton. *Trends in Endocrinology & Metabolism*, 23(11), 576-581. doi: 10.1016/j.tem.2012.03.008
- » Kongsgaard, M., Reitelseder, S., Pedersen, T., Holm, L., Aagaard, P., Kjaer, M. y Magnusson, S. (2007). Region specific patellar tendon hypertrophy in humans following resistance training. *Acta Physiologica*, 191(2), 111-121. doi: 10.1111/j.1748-1716.2007.01714.x
- » Krahl, H., Michaelis, U., Pieper, H., Quack, G. y Montag, M. (1994). Stimulation of bone growth through sports. A radiologic investigation of the upper extremities in professional tennis players. *The American Journal of Sports Medicine*, 22(6), 751-757. doi: 10.1177/036354659402200605
- » Krantz, G. (1981). *The process of human evolution*. Cambridge: Schenkman Publishing Company.
- » Laffranchi, Z., Charisi, D., Jiménez-Brobeil, S. y Milella, M. (2020). Gendered division of labor in a Celtic community? A comparison of sex differences in enthesal changes and long bone shape and robusticity in the pre-Roman population of Verona (Italy, third-first century BC). *American Journal of Physical Anthropology*, 173(3), 568-588. doi: 10.1002/ajpa.24111
- » Lai, P. y Lovell, N. (1992). Skeletal markers of occupational stress in the Fur Trade: A case study from a Hudson's Bay Company Fur Trade post. *International Journal of Osteoarchaeology*, 2(3), 221-234. doi: 10.1002/oa.1390020306
- » Listi, G. (2016). The use of enthesal changes in the femur and os coxa for age assessment. *Journal of Forensic Sciences*, 61(1), 12-18. doi: 10.1111/1556-4029.12905

- » Luna, L., Bosio, L., García Guraieb, S. y Aranda, C. (2021). Adult sex estimation from the minimum supero-inferior femoral neck diameter in a contemporary osteological sample from Buenos Aires, Argentina. *Science & Justice*, 61(5), 528-534. doi: 10.1016/j.scijus.2021.06.007
- » Magnusson, S. y Kjaer, M. (2003). Region-specific differences in Achilles tendon cross-sectional area in runners and non-runners. *European Journal of Applied Physiology*, 90(5-6), 549-553. doi: 10.1007/s00421-003-0865-8
- » Mansegosa, D., Giannotti, P., Chiavazza, H. y Barrientos, G. (2018). Funciones discriminantes para estimar sexo a partir de huesos largos en poblaciones coloniales del centro oeste de Argentina. *Chungara, Revista de Antropología Chilena*, 50(1), 155-164. doi: 10.4067/s0717-73562017005000113
- » Mariotti, V., Facchini, F. y Belcastro, G. (2004). Enthesopathies - Proposal of a standardized scoring method and applications. *Collegium Antropologicum*, 1, 145-159.
- » Mariotti, V., Facchini, F. y Belcastro, G. (2007). The Study of Entheses: Proposal of a Standardised Scoring Method for Twenty-Three Entheses of the Postcranial Skeleton. *Collegium Antropologicum*, 31, 291-313.
- » Martin, B. (2000). Toward a unifying theory of bone remodeling. *Bone*, 26(1), 1-6.
- » Martin, B., Burr, D. y Sharkey, N. (1998). *Skeletal Tissue Mechanics*. Nueva York: Springer.
- » Martin, M., Sansalone, V., Cooper, D., Forwood, M. y Pivonka, P. (2019). Mechanobiological osteocyte feedback drives mechanostat regulation of bone in a multiscale computational model. *Biomechanics and Modeling in Mechanobiology*, 18(5), 1475-1496. doi: 10.1007/s10237-019-01158-w
- » Mazza, B. (2020). Cambios entésicos en Guaraníes pre-hispánicos del delta inferior del río Paraná. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 22(1), 1-15. doi: 10.24215/18536387e010
- » Merbs, C. (1983). *Patterns of Activity-Induced Pathology in a Canadian Inuit Population*. Ottawa: National Museum of Man Mercury Series, Archaeology Survey of Canada Paper Nº 119.
- » Meyer, C., Nicklisch, N., Held, P., Fritsch, B. y Alt, K. (2011). Tracing patterns of activity in the human skeleton: an overview of methods, problems, and limits of interpretation. *Homo*, 62(3), 202-217. doi: 10.1016/j.jchb.2011.03.003
- » Milella, M., Cardoso, F., Assis, S., Lopreno, G. y Speith, N. (2015). Exploring the relationship between enthesal changes and physical activity: a multivariate study. *American Journal of Physical Anthropology*, 156(2), 215-223. doi: 10.1002/ajpa.22640
- » Milella, M., Belcastro, M., Mariotti, V. y Nikita, E. (2020). Estimation of adult age-at-death from enthesal robusticity: A test using an identified Italian skeletal collection. *American Journal of Physical Anthropology*, 173(1), 190-199. doi: 10.1002/ajpa.24083
- » Milella, M., Giovanna Belcastro, M., Zollikofer, C. y Mariotti, V. (2012). The Effect of Age, Sex, and Physical Activity on Enthesal Morphology in a Contemporary Italian Skeletal Collection. *American Journal of Physical Anthropology*, 148(3), 379-388. doi: 10.1002/ajpa.22060
- » Millán, A., Tamburrini, C., Parolin, L., Dahinten, S., Gómez Otero, J. y Suby, J. (2021). Estimación sexual en restos óseos de cazadores-recolectores de Patagonia central argentina: contrastación de métodos morfométricos con análisis paleogenéticos. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 23(2), 037. doi: 10.24215/18536387e037
- » Mirza, F., Zakko, L. y Taxel, P. (2012). Gonadal hormones, diseases, and emerging therapeutics. En F. Bronner, M. Farach-Carson y H. Roach (Eds.), *Bone-Metabolic Functions and Modulators* (pp. 47-67). Londres: Springer.

- » Molnar, P. (2006). Tracing prehistoric activities: musculoskeletal stress marker analysis of a Stone-Age population on the Island of Gotland in the Baltic Sea. *American Journal of Physical Anthropology*, 129(1), 12-23. doi: 10.1002/ajpa.20234
- » Niinimäki, S. (2011). What do Muscle Marker Ruggedness Scores Actually Tell us? *International Journal of Osteoarchaeology*, 21(3), 292-299. doi: 10.1002/oa.1134
- » Niinimäki, S. y Baiges Sotos, L. (2013). The Relationship Between Intensity of Physical Activity and Enteseal Changes on the Lower Limb. *International Journal of Osteoarchaeology*, 23(2), 221-228. doi: 10.1002/oa.2295
- » Nikita, E., Xanthopoulou, P., Bertsatos, A., Chovalopoulou, M. y Hafez, I. (2019). A three-dimensional digital microscopic investigation of enteseal changes as skeletal activity markers. *American Journal of Physical Anthropology*, 169(4), 704-713. doi: 10.1002/ajpa.23850
- » Nikita, E. (2014). The use of generalized linear models and generalized estimating equations in bioarchaeological studies. *American Journal of Physical Anthropology*, 153(3), 473-483. doi: 10.1002/ajpa.22448
- » Noldner, L. y Edgar, H. (2013). 3D Representation and analysis of entesis morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, 152(3), 417-424. doi: 10.1002/ajpa.22367
- » Nolte, M. y Wilczak, C. (2013). Three-dimensional surface area of the distal biceps entesis, relationship to body size, sex, age and secular changes in a 20th century American sample. *International Journal of Osteoarchaeology*, 23(2), 163-174. doi: 10.1002/oa.2292
- » Notelovitz, M. (2002). Androgen effects on bone and muscle. *Fertility and Sterility*, 77(4), S34-S41.
- » Palmer, J., Quintelier, K., Inskip, S. y Waters-Rist, A. (2019). A comparison of two methods for recording enteseal change on a post-medieval urban skeletal collection from Aalst (Belgium). *Archaeometry*, 61(1), 211-225. doi: 10.1111/arc.12409
- » Pany, D., Viola, T. y Teschler-Nicola, M.-. (2009). *The scientific value of using a 3D surface scanner to quantify enteses*. Trabajo presentado en Workshop in Musculoskeletal Stress Markers (MSM): limitations and achievements in the reconstruction of past activity patterns, CIAS – Centro de Investigación em Antropologia e Saúde. University of Coimbra.
- » Pearson, O. y Lieberman, D. (2004). The aging of Wolff's "law": ontogeny and responses to mechanical loading in cortical bone. *Yearbook of Physical Anthropology*, 47, 63-99. doi: 10.1002/ajpa.20155
- » Peralta, E. (2020). Tendencias en el uso del cuerpo en el valle del Atuel (sur de Mendoza) durante el Holoceno tardío final. *Intersecciones en Antropología*, 21(2), 187-200. doi: 10.37176/iea.21.2.2020.510
- » Perez-Arzak, U., Villotte, S., Arrizabalaga, A. y Trancho, G. (2022). Looking for the most suitable method for the study of enteseal changes: Application to upper limb's fibrocartilaginous enteses in a human medieval sample. *International Journal of Osteoarchaeology*, 1-12. <https://doi.org/10.1002/oa.3085>
- » Perréard Lopreno, G., Alves Cardoso, F., Assis, S., Milella, M. y Speith, N. (2013). Categorization of occupation in documented skeletal collections: its relevance for the interpretation of activity-related osseous changes. *International Journal of Osteoarchaeology*, 23(2), 175-185. doi: 10.1002/oa.2301
- » Peterson, J. (1998). The Natufian hunting conundrum: spears, atlatls, or bows? musculoskeletal and armature evidence. *International Journal of Osteoarchaeology*, 8(5), 378-389. doi: 10.1002/(SICI)1099-1212(199809)8:5<378::AID-OA436>3.O.CO;2-I

- » Pivonka, P., Park, A. y Forwood, M. (2018). Functional adaptation of bone: the mechanostat and beyond. En P. Pivonka (Ed.), *Multiscale Mechanobiology of Bone Remodeling and Adaptation* (pp. 1-60). Suiza: Springer.
- » Porčić, M. y Stefanović, S. (2009). Physical activity and social status in Early Bronze Age society: The Mokrin necropolis. *Journal of Anthropological Archaeology*, 28, 259-273. doi: 10.1016/j.jaa.2009.06.001
- » Rabey, K., Green, D., Taylor, A., Begun, D., Richmond, B. y McFarlin, S. (2015). Locomotor activity influences muscle architecture and bone growth but not muscle attachment site morphology. *Journal of Human Evolution*, 78, 91-102. doi: 10.1016/j.jhevol.2014.10.010
- » Resnick, D. y Niwayama, G. (1983). Entheses and enthesopathy. *Radiology*, 146, 1-9.
- » Robb, J. (1998). The Interpretation of Skeletal Muscle Sites: A Statistical Approach. *International Journal of Osteoarchaeology*, 8(5), 363-377.
- » Robling, A., Burr, D. y Turner, C. (2000). Partitioning a daily mechanical stimulus into discrete loading bouts improves the osteogenic response to loading. *Journal of bone and mineral research*, 15(8), 1596-1602. doi: 10.1359/jbmr.2000.15.8.1596
- » Robling, A., Hinant, F., Burr, D. y Turner, C. (2002). Shorter, more frequent mechanical loading sessions enhance bone mass. *Medicine and science in sports and exercise*, 34(2), 196-202. doi: 10.1097/00005768-200202000-00003
- » Romano, V. (2021). *Cambios entesiales en cazadores-recolectores del noreste patagónico: una aproximación al uso del cuerpo en el pasado*. Libro de resúmenes de XV Jornadas Nacionales de Antropología Biológica, La Plata.
- » Romano, V. y Serna, A. (2020). Cambios entesiales en una muestra bioarqueológica del Noreste de Patagonia: una comparación metodológica. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 22(1), 1-11. doi: 10.24215/18536387e012
- » Ruff, C. (2018). *Skeletal Variation and Adaptation in Europeans*. Estados Unidos: Wiley Blackwell.
- » Ruff, C., Holt, B. y Trinkaus, E. (2006). Who's afraid of the big bad Wolff?: "Wolff's law" and bone functional adaptation. *American Journal of Physical Anthropology*, 129(4), 484-498. doi: 10.1002/ajpa.20371
- » Salega, S. (2020). Cambios entesiales y uso de miembros superiores en poblaciones prehispánicas del centro de Argentina (provincia de Córdoba). *Boletín de Antropología*, 35(60), 100-118. doi: 10.17533/udea.boan.v35n60a06
- » Salega, S. y Grosskopf, B. (2021). Evaluation of enthesal changes in a modern identified skeletal collection from Inden (Germany). *International Journal of Osteoarchaeology* 32(1), 86-99. doi: 10.1002/oa.3046
- » Santana, J., Mabrouk, A., Sherman A. (2022). Jumper'sknee. En *StatPearls* [Internet]. Treasure Island (FL): StatPearls Publishing. PMID: 30422564.
- » Santos, A., Alves-Cardoso, F., Assis, S. y Villotte, S. (2011). The Coimbra workshop in musculoskeletal stress markers (MSM): an annotated review. *Antropologia Portuguesa*, 28, 135-161.
- » Schlecht, S. (2012). Understanding entheses: bridging the gap between clinical and anthropological perspectives. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 295(8), 1239-1251. doi: 10.1002/ar.22516
- » Schrader, S. (2019). Bioarchaeology approaches to activity reconstruction. En D. Martin (Ed.), *Activity, Diet and Social Practice. Addressing Everyday Life in Human Skeletal Remains*. (pp. 55-126). Suiza: Springer.

- » Shaw, C. y Stock, J. (2009). Intensity, repetitiveness, and directionality of habitual adolescent mobility patterns influence the tibial diaphysis morphology of athletes. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(1), 149-159. doi: 10.1002/ajpa.21064
- » Stirland, A. (1998). Musculoskeletal evidence for activity: problems of evaluation. *International Journal of Osteoarchaeology*, 8(5), 354-362. doi: 10.1002/(SICI)1099-1212(1998090)8:5<354::AID-OA432>3.0.CO;2-3
- » Tresguerres, F., Torres, J., Lopez-Quiles, J., Hernandez, G., Vega, J. y Tresguerres, I. (2020). The osteocyte: A multifunctional cell within the bone. *Annals of Anatomy*, 227, 151422. doi: 10.1016/j.aanat.2019.151422
- » Trinkaus, E., Thibeault, A. y Villotte, S. (2021). Disentangling Cro-Magnon: The pedal remains. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 40, 103228. doi: 10.1016/j.jas-rep.2021.103228
- » Villotte, S. (2006). Connaissances médicales actuelles, cotation des enthésopathies : nouvelle méthode. *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 18(1-2), 65-85.
- » Villotte, S., Castex, D., Couallier, V., Dutour, O., Knusel, C. J. y Henry-Gambier, D. (2010). Enthesopathies as occupational stress markers: evidence from the upper limb. *American Journal of Physical Anthropology*, 142(2), 224-234. doi: 10.1002/ajpa.21217
- » Villotte, S. y Knüsel, C. J. (2013). Understanding Entheseal Changes: Definition and Life Course Changes. *International Journal of Osteoarchaeology*, 23(2), 135-146. doi: 10.1002/oa.2289
- » Villotte, S., Polet, C., Colard, C. y Santos, F. (2021). Entheseal changes and estimation of adult age-at-death. *American Journal of Biological Anthropology*, 178(2), 201-204. doi: 10.1002/ajpa.24458
- » Wallace, I. J., Minchester, J., Su, A., Boyer, D. y Konow, N. (2017). Physical activity alters limb bone structure but not enthesal morphology. *Journal of Human Evolution*, 107, 14-18. doi: 10.1016/j.jhevol.2017.02.001
- » Warden, S., Mantila Roosa, S., Kersh, M., Hurd, A., Fleisig, G., Pandey, M. y Fuchs, R. (2014). Physical activity when young provides lifelong benefits to cortical bone size and strength in men. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(14), 5337-5342. doi: 10.1073/pnas.1321605111
- » Weiss, E. (2003). Understanding muscle markers: aggregation and construct validity. *American Journal of Physical Anthropology*, 121, 230-240. doi: 10.1002/ajpa.10226
- » Weiss, E. (2004). Understanding muscle markers: lower limbs. *American Journal of Physical Anthropology*, 125(3), 232-238. doi: 10.1002/ajpa.10397
- » Weiss, E. (2007). Muscle markers revisited: activity pattern reconstruction with controls in a central California Amerind population. *American Journal of Physical Anthropology*, 133(3), 931-940. doi: 10.1002/ajpa.20607
- » Weiss, E. (2015). Examining activity patterns and biological confounding factors: differences between fibrocartilaginous and fibrous musculoskeletal stress markers. *International Journal of Osteoarchaeology*, 25(3), 281-288. doi: 10.1002/oa.2290
- » Weiss, E., Corona, L. y Schultz, B. (2012). Sex differences in musculoskeletal stress markers: Problems with activity pattern reconstructions. *International Journal of Osteoarchaeology*, 22(1), 70-80. doi: 10.1002/oa.1183
- » Westh, E., Kongsgaard, M., Bojsen-Moller, J., Aagaard, P., Hansen, M., Kjaer, M. y Magnusson, S. (2008). Effect of habitual exercise on the structural and mechanical properties of human tendon, in vivo, in men and women. *Scandinavian journal of medicine y science in sports*, 18(1), 23-30. doi: 10.1111/j.1600-0838.2007.00638.x

- » Wilczak, C. (1998). Consideration of sexual dimorphism, age, and asymmetry in quantitative measurements of muscle insertion sites. *International Journal of Osteoarchaeology*, 8(5), 311-325. doi: 10.1002/(sici)1099-1212(1998090)8:5<311::aid-oa443>3.0.co;2-e
- » Zeininger, A., Richmond, B. y Hartman, G. (2011). Metacarpal head biomechanics: a comparative backscattered electron image analysis of trabecular bone mineral density in *Pan troglodytes*, *Pongo pygmaeus*, and *Homo sapiens*. *Journal of Human Evolution*, 60(6), 703-710. doi: 10.1016/j.jhevol.2011.01.002
- » Zumwalt, A. (2006). The effect of endurance exercise on the morphology of muscle attachment sites. *The Journal of Experimental Biology*, 209, 444-454. doi: 10.1242/jeb.02028
- » Zúñiga Thayer, R. y Suby, J. (2019). El estudio de los cambios entésicos en restos humanos de argentina. Estado actual y avances futuros. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 21(2), 1-14. doi: 10.24215/18536387e003
- » Zúñiga Thayer, R. y Suby, J. (2020). Análisis comparativo de fórmulas de estimación de la talla en restos humanos de Patagonia Austral. Primeros resultados. *Revista del Museo de Antropología*, 13(2), 135-144. doi: 10.31048/1852.4826.v13.n2.27838