

EL MÉTODO EXPERIMENTAL EN ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA. HISTORIA Y ACTUALIDAD EN ARGENTINA

Evelia E. Oyhenart^{1,2} * y María F. Cesani²

¹ Cátedra de Antropología Biológica IV. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina

² Instituto de Genética Veterinaria. Facultad de Ciencias Veterinarias. UNLP-CONICET, CCT La Plata. La Plata. Argentina

PALABRAS CLAVE antropología biológica; método experimental; Argentina

RESUMEN La práctica experimental en Antropología no difiere en esencia de la de otras ciencias. Consiste en reproducir, bajo condiciones controladas, un hecho natural previamente observado, con el objetivo de estudiar su causa y efecto. Cuando se considera al hombre inmerso en un ambiente bio-físico-sociocultural, se torna dificultoso establecer patrones de diferenciación debido a la multiplicidad de factores actuantes y sus probables interacciones. En este contexto, surgió la necesidad de incorporar la metodología experimental en los estudios antropológicos. En el presente trabajo se realiza una revisión histórica y actual del em-

pleo del método experimental en Antropología Biológica. Se destacan los trabajos pioneros de Sherwood Washburn y Samuel Detwiler, realizados en anfibios, y los de Melvin Moss, en ratas, para estudiar el crecimiento craneano, entre otros. En Argentina, en particular, se reconoce a Héctor Pucciarelli como el responsable de incorporar dicha metodología en los estudios bioantropológicos en la década de los años 70 y de consolidar un grupo de trabajo y distintas líneas de investigación que continúan su desarrollo en la actualidad. Rev Arg Antrop Biol 18(1), 2016 doi:10.17139/raab.2016.0018.01.07

KEY WORDS biological anthropology; experimental method; Argentina

ABSTRACT Experimental methods in Anthropology are not different from those of other sciences. They are used to simulate previously observed natural events under controlled conditions, in order to study their causes and effects. Given that humans are immersed in a biological, physical and socio-cultural environment, establishing differentiation patterns proves more difficult because of the multiplicity of factors involved and their probable interactions. In this context, it became necessary to incorporate the experimental method in anthropological studies.

In our study we review the past and present of the experimental method in Biological Anthropology, namely, the pioneering work of Sherwood Washburn and Samuel Detwiler, in amphibians, and that of Melvin Moss, in rats, to study cranial growth. In Argentina, Héctor Pucciarelli is recognized as the first to introduce this methodology in bioanthropological studies in the seventies. He also consolidated a work group and developed different lines of research still in progress today. Rev Arg Antrop Biol 18(1), 2016 doi:10.17139/raab.2016.0018.01.07

Historia del empleo del método experimental en Antropología Biológica

Uno de los principales temas de interés de la Antropología Biológica es el conocimiento del origen y variación del hombre, que si bien data de la antigüedad comienza a ser explícito, en la literatura, en el siglo XVIII. Ese fue también el momento en que se formalizó el concepto de “raza” y se propusieron diversos sistemas de clasificación (Little y Sussman, 2010). Fue el taxónomo sueco Carl von Linné (también conocido como Linneo) (1707-1778) quien identificó por primera vez la estrecha relación entre humanos y primates no humanos y clasificó al *Homo sapiens* como miembro de la categoría primate (Linneo, 1735). Luego, Johann Friedrich Blumenbach (1752-1840), médico y anatomista alemán, siguió el sistema de clasificación geográfica de Linneo de “variedades humanas” para América, Asia, África y Eu-

ropa y más tarde añadió la quinta variedad Malayo, para representar las poblaciones del Pacífico (Blumenbach, 1795). Algunos autores identifican a Blumenbach como uno de los fundadores de la Antropología Física debido a su interés por la craneología y las “variedades humanas” (Mielke et al., 2006). En este sentido, el criterio esencialmente taxonomista dominó la casi totalidad del pensamiento antropológico de la época. Fue recién en el siglo XIX cuando comenzaron a operarse cambios en la disciplina con la incorporación del evolucionismo darwiniano y, a mediados del siglo XX, de la teoría genética

Financiamiento: Sin financiamiento

* Correspondencia a: Evelia E. Oyhenart. Instituto de Genética Veterinaria, Facultad de Ciencias Veterinarias, UNLP-CONICET. Calle 60 y 118. B1900ASV La Plata, Buenos Aires, Argentina. E-mail: oyhenart@fcnym.unlp.edu.ar

Recibido 13 Enero 2015; aceptado 12 Mayo 2015

doi:10.17139/raab.2016.0018.01.07

conducentes al reemplazo del concepto tipológico imperante, por el de población (Pucciarelli, 1989).

El cambio de enfoque del individuo a la población motivó un desplazamiento de la estrategia metodológica con el fin de explicitar los problemas objeto de estudio. Así, el marco teórico se amplió con la consideración de los factores ambientales, la variabilidad genética de las poblaciones y los efectos que las prácticas culturales podían tener sobre los procesos de evolución y diferenciación de las poblaciones humanas. Estos cambios fueron suficientemente bruscos como para que, tras la II Guerra Mundial, la disciplina fuera redefinida como “Biología Humana” o “Antropología Biológica” en el contexto europeo y “Nueva Antropología Física” en Estados Unidos. Esta última fue formulada por Sherwood Washburn quien, en su artículo publicado como “*The New Physical Anthropology*” (1951), planteó que las diferencias entre la “Antropología Física Tradicional” y la “Nueva Antropología Física” se presentaban en cuatro niveles específicos: propósito, teoría, técnica e interpretación. Si bien ambas compartían los mismos objetivos, según Washburn, la estrategia de las investigaciones descriptivas tradicionales contrastaba significativamente con la estrategia analítica contenida en la “Nueva Antropología”. En este contexto, la antropometría dejaba de ser un fin en sí mismo.

Posteriormente, estos conceptos fueron tomados y profundizados por Stanley Garn en dos de sus artículos (Garn 1962, 1963). En el trabajo titulado “*The Newer Physical Anthropology*” (1962) sostuvo que excepto la antropología física aplicada, la antropometría, la tipología y la craneología, con sus índices y tipos de cráneo, habían prácticamente desaparecido. La “Más Nueva Antropología Física” se apoyaba en gran medida en nuevas tecnologías. Las mediciones se hacían sobre radiografías, utilizando impresión automática. Los colorímetros de reflexión, espectrofotómetros, cromatógrafos en papel y electroforesis en gel de almidón resultaban de gran utilidad. A nivel experimental también se había avanzado hasta el punto en que los trasplantes de embriones se cultivaban *in vivo* para estudiar la formación del hueso y a través de técnicas biofísicas los componentes minerales se determinaban no sólo en restos óseos sino

también en seres vivos. Por lo tanto, la transición de una a otra Antropología se vinculó con el empleo de una nueva teoría, el estudio de procesos y la incorporación de la metodología experimental.

Particularizando en los estudios experimentales, aún cuando se registran algunos dedicados al análisis de temas de interés antropológico relacionados con la masticación y la locomoción como los realizados por Hildebrand (1931) y Eftman y Manter (1935), se considera que fue Washburn el primero en aplicar con fundamentación el método experimental en la disciplina. Después de su experiencia docente en Harvard, en 1939 fue contratado por Samuel Detwiler como profesor asistente en el Colegio de Médicos y Cirujanos de la Universidad de Columbia. Su traslado a Nueva York resultó importante en varios aspectos de su vida, pero fundamentalmente porque Detwiler era embriólogo experimental y como tal le había brindado su experiencia para que pudiera realizar sus propios trabajos. Fue así que, con el objetivo de analizar la relación entre el crecimiento del globo ocular y el de la órbita, Washburn y Detwiler experimentaron con embriones de anfibios. Los resultados de este experimento fueron publicados en el *American Journal of Physical Anthropology* en un trabajo titulado “*An experiment bearing on the problems of physical anthropology*” en el que concluyeron que el crecimiento muscular resultó un elemento determinante para el crecimiento óseo y que éste no sólo tenía bases genéticas sino que, además, era plástico (Washburn y Detwiler, 1943).

Posteriormente y a fin de responder preguntas que el método tipológico no lograba responder, Washburn llevó a cabo otros experimentos. A modo de ejemplo, mediante la inyección de alizarina y otras técnicas quirúrgicas estudió la modificación del crecimiento craneano por efecto de la parálisis de los músculos faciales (Washburn, 1946a), la eliminación del arco cigomático (Washburn, 1946b) y el desprendimiento del músculo temporal (Washburn, 1947).

Según lo expresado por Schmitt et al. (2008) Washburn pretendía que los antropólogos fueran más allá de las opiniones, de los modelos teóricos y de las correlaciones simples que dominaban la anatomía comparada del momento. Sin embargo, en el contexto histórico en el que

Washburn apostaba al desarrollo de “una anatomía moderna, experimental y comparativa” la actividad en el campo de la Antropología Física era escasa y los ensayos que empleaban datos experimentales para resolver problemas de evolución y adaptación humana no eran bien vistos por sus colegas contemporáneos, quienes consideraban que los experimentos con ratas y anfibios se alejaban demasiado de los objetivos de la disciplina. No obstante y acordando con Stini (2010), el punto de vista defendido en sus trabajos representó un cambio de enfoque tendiente a la multidisciplina, en el cual los experimentos comenzaron a tener un papel muy importante.

Con posterioridad, diversos autores interesados en problemáticas antropológicas, aunque especialistas en otras disciplinas, continuaron lo iniciado por Washburn y Detwiler. Ejemplo de ello es Melvin Moss, docente e investigador en anatomía y biología celular, que inició una línea de investigación empleando ratas de laboratorio a fin de determinar los cambios morfológicos ocurridos durante el crecimiento craneofacial (Moss, 1954, 1955; Moss y Baer, 1956). Analizó, además, el patrón de crecimiento craneano normal mediante una metodología propuesta originalmente por van der Klaaw (1952) que fue posteriormente conocida como “Teoría Craneana Funcional” (Moss y Young, 1960). Interesado en avanzar, aún más, en el conocimiento de los cambios de forma y tamaño, junto con Henning Vilmann, investigó el proceso de ortocefalización (Moss y Vilmann, 1978; Vilmann y Moss 1979, 1981) y más tarde introdujo el “Método de los Elementos Finitos” (Moss 1985; Moss et al., 1985, 1987a, b).

Por su parte, Alphonse Riesenfeld realizó también varios trabajos experimentales con objetivos bio-antropológicos. En ellos analizó por una parte, los cambios morfológicos relacionados con el bipedismo (Riesenfeld, 1966, 1970) y por otra, los postulados relacionados con la adaptación térmica derivados de la aplicación de la regla ecológica de Allen (Riesenfeld, 1973).

El empleo del método experimental en los estudios de morfología funcional en primates, también evidenció un importante interés entre los años 1960 y 1970. Se considera a William Hylander uno de los pioneros en realizar estudios del cráneo primate (Hylander, 1977, 1979). Cabe además citar los trabajos realizados por

Fleagle (1979), Churchill y Schmitt (2003) y Lemelin y Schmitt (2007) que lograron una mejor comprensión del postcráneo.

La incorporación del método experimental en los estudios de Antropología Biológica en Argentina

En Argentina, el Método Experimental en los estudios de Antropología Biológica fue introducido por Héctor Mario Pucciarelli en el año 1973. Su planteo teórico-metodológico se basó en los conceptos aportados por Washburn y Detwiler (1943) por cuanto consideraba necesario desarrollar experimentos destinados a probar hipótesis y observaciones antropológicas no corroborables desde el punto de vista descriptivo-comparativo (Pucciarelli, 1973, 1974a). Los primeros trabajos que desarrolló tuvieron como objetivo determinar la asociación entre la deformación craneana y la presencia de huesos wormianos o formaciones óseas supernumerarias, presentes en numerosos cráneos humanos con deformación por prácticas culturales. Los resultados obtenidos indicaron que dicha deformación podía ser un factor extra genético que afectaba la expresión de los huesos wormianos. Esta idea resultó relevante para los estudios de poblaciones humanas basados en rasgos craneanos discontinuos (Pucciarelli, 1974b).

Para Pucciarelli, entre los factores ambientales, la influencia que ejercía la nutrición era un hecho evidente. No obstante, consideraba que era necesario indagar el grado de especificidad de la variación producida, la cual no podía estimarse de forma directa mediante el empleo de métodos biométricos (Pucciarelli, 1991). Se interesó entonces, mediante la aplicación de la Teoría Craneana Funcional, en analizar la influencia de diferentes tipos de estrés nutricional sobre la morfología craneana. Los primeros resultados le permitieron concluir que los factores nutricionales provocaban tanta o más variabilidad que los biológicos (Pucciarelli, 1980). Observó, además, que el efecto de la desnutrición sobre la estructura craneana no era homogéneo sino que variaba conforme el componente funcional analizado (Pucciarelli 1981; Pucciarelli y Goya, 1983; Pucciarelli et al., 1983, 1984).

Interesado en avanzar en esta temática, Pucciarelli se relacionó con Melvin Moss y en 1983

obtuvo una beca externa para trabajar en el *College of Physicians and Surgeons of Columbia University, Department of Anatomy and Cell Biology* (New York, U.S.A.). Como resultado de su estadía, en el mencionado centro, inició la aplicación del “Método de los Elementos Finitos” (Moss et al., 1987a, b; Pucciarelli et al., 1987) el cual significó, en nuestro país, de acuerdo a lo expresado por Scarano et al. (1994), un ejemplo de interacción transdisciplinaria y un gran avance sobre la métrica tradicional.

A los trabajos antes mencionados le continuaron muchos otros y la posterior consolidación de un grupo de investigación que, hasta la actualidad, sigue desarrollando la línea experimental. Así, junto a Silvia Dahinten analizó la influencia de la desnutrición sobre rasgos craneanos discontinuos o no métricos que, a diferencia de las variables continuas, presentan distribuciones de frecuencia de orden binominal $(p+q)^2$. Los rasgos discontinuos eran considerados de utilidad como marcadores de variabilidad interpoblacional debido a que, por su control oligogénico, su expresión fenotípica no era modificada por acción del medio. Sin embargo, los resultados obtenidos les permitieron concluir que más del 30% de los rasgos discontinuos estudiados en el cráneo de la rata variaban por factores biológicos (i.e. edad y sexo) y ambientales (i.e. diversos tipos de desnutrición) (Dahinten, 1988; Dahinten y Pucciarelli, 1981, 1983, 1986, 1988).

Por otra parte, Pucciarelli conjuntamente con otros integrantes de su equipo de investigación, continuaron empleando rasgos continuos con el objetivo de determinar: (a) la influencia de la nutrición materna sobre el crecimiento y la morfología de la descendencia considerando los períodos de gestación y lactancia (Pucciarelli y Oyhenart, 1987a, b; Oyhenart et al., 1994, 1996), (b) la expresión del dimorfismo sexual y su manifestación cronológica en condiciones control (nutrición normal) y experimental (desnutrición proteico-calórica) (Oyhenart, 1988; Oyhenart et al., 2003a) y (c) los efectos de la hormona de crecimiento y de los esteroides gonadales sobre la recuperación del crecimiento y el patrón de dimorfismo sexual (Oyhenart y Pucciarelli, 1991, 1992; Orden, 1997; Orden et al., 1998; Oyhenart et al., 2003b). Esta línea de investigación fue continuada por el equipo in-

tegrado por Fabián Quintero, Luis Guimarey, María Cecilia Fucini y Evelia Oyhenart.

A fin de disminuir la distancia taxonómica entre objeto y sujeto experimental, Pucciarelli, conjuntamente con Vicente Dressino, desarrollaron una nueva línea de investigación empleando *Saimiri sciureus* (Cebidae). Los objetivos de los trabajos fueron coincidentes con los anteriormente realizados en ratas, respecto a la influencia de la desnutrición sobre la morfología craneofacial (Dressino, 1991; Dressino y Pucciarelli, 1996, 1997, 1999; Pucciarelli et al., 1990, 2000) y sobre los cambios ultraestructurales e inmunohistoquímicos de diferentes poblaciones de células pituitarias (Cónsole et al., 2001a, b).

Asimismo, Pucciarelli se interesó también en lo expresado por Resnick y Morgane (1984) quienes plantearon que la desnutrición prevalente en poblaciones humanas se caracteriza por su naturaleza crónica y generacional. Fue así que comenzó a estudiar el efecto la subnutrición proteico-calórica en dos (Cesani et al., 2001), tres (Orden et al., 2003), cinco (Pucciarelli et al., 2006) y siete (Pucciarelli et al., 2001) generaciones de ratas. Dichas investigaciones culminaron con la Tesis Doctoral de María Florencia Cesani, cuyo objetivo fue analizar el crecimiento en dos generaciones con subnutrición proteico-calórica (Cesani, 2004). Los resultados obtenidos permitieron concluir que la subnutrición generacional provocaba mayor retardo del crecimiento ponderal y óseo en la segunda generación. El peso se vio más comprometido que la longitud, conduciendo a cambios de la forma corporal entre generaciones (Cesani et al., 2014). En cuanto al cráneo, ambos componentes (neural y facial) evidenciaron reducción volumétrica, sin embargo el retardo de crecimiento fue diferente en los distintos componentes menores, reflejando respuestas adaptativas a demandas funcionales específicas (Cesani et al., 2003, 2006).

Paralelamente, surgió como interés profundizar el estudio del período gestacional puesto que la insuficiencia útero-placentaria es una causa frecuente de retardo prenatal de crecimiento (RPC), condición que aumenta exponencialmente la morbi-mortalidad fetal y/o perinatal, que tiene consecuencias sobre la salud tanto a corto como a largo plazo y es de difícil

resolución debido a la multiplicidad de factores actuantes. Coincidiendo con Vuguin (2002, 2007) el empleo de animales de laboratorio ha sido una herramienta invaluable para estudiar el RPC como adaptación fetal en respuesta al suministro inadecuado de oxígeno y/o nutrientes. Fue así que Evelia Oyhenart empleó la técnica propuesta por Wigglesworth (1964) consistente en el ligamiento parcial o total de una o ambas arterias uterinas de la rata gestante. Algunos de los resultados obtenidos a partir de estos estudios mostraron cambios ocurridos a nivel morfológico, tales como reducción del peso y tamaño corporal al nacimiento, retardo del crecimiento y efecto alométrico en los huesos del cráneo y del esqueleto postcraniano y modificación de los patrones de dimorfismo sexual, entre otros (Oyhenart et al., 1998, 1999, 2002, 2003a, b). Fueron varios los autores que acompañaron a Oyhenart en la realización de estos estudios (Dressino et al., 2002; Guimarey et al., 2003; Cesani et al., 2009; Quintero et al. 2005, 2012; Gonzalez et al., 2011a, b; Luna et al., 2014). Como parte de esta línea de investigación surgió el interés por analizar la acción de la hormona de crecimiento GH y su relación con las hormonas sexuales (andrógenos y estrógenos) frente al RPC y su eventual recuperación (Guimarey et al. 2003, 2005; Oyhenart et al. 2008; Quintero, 2008; Quintero et al. 2004, 2005, 2012), así como el efecto de la reducción del flujo sanguíneo materno-fetal seguido de subnutrición proteico calórica postnatal sobre el crecimiento ponderal, craneano y de órganos y tejidos funcionalmente asociados al segmento cefálico (Luna, 2012; Luna et al., 2014).

En la actualidad la mayoría de las líneas citadas anteriormente continúan siendo desarrolladas en la en el Instituto de Genética Veterinaria de la Universidad Nacional de La Plata y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

El alcance explicativo de los resultados experimentales en problemas de índole antropológica

La práctica experimental en Antropología no difiere en esencia de la de otras ciencias. Consiste en reproducir, bajo condiciones controladas, un hecho natural previamente observado,

con el objetivo de investigar su causa y acción (Pucciarelli, 1974a). En este sentido, Oyhenart (1988) planteó una serie de pasos que forman parte de todo proceso de experimentación: 1) Observación de los hechos de la realidad. Estos hechos deben ser reconocidos, clasificados y seleccionados. Para ello, se requiere que la observación sea metódica, rigurosa y precisa, 2) Planteo del problema. Implica la búsqueda de una explicación posible al fenómeno observado, es decir la formulación de hipótesis que guíen la investigación, 3) Experimentación. Incluye el diseño experimental, su ejecución y el análisis de los datos extraídos y 4) Contrastación de los resultados con la hipótesis inicial. Si los resultados obtenidos no confirman la hipótesis planteada, se procederá a su ajuste o rechazo. A través de la discusión los resultados se integran y se extraen las conclusiones pertinentes.

De acuerdo con Pucciarelli (1991) la similitud del experimento realizado con el proceso natural observado se relacionará, en gran medida, con el sujeto experimental empleado, entendiéndose como tal al conjunto de organismos de una especie elegida para la experimentación. El objeto experimental en tanto, corresponderá al grupo o especie a la que va dirigida la investigación, que en el caso de la Antropología siempre será el Hombre. Por lo tanto la elección del sujeto experimental dependerá de varios factores, uno de ellos es la similitud general (fisiológica, morfológica, bioquímica, etc.) que comparte con el objeto experimental.

El uso de animales de laboratorio para la investigación constituye un tema científico y ético, ya que implica que quienes trabajen con ellos deben estar capacitados y entrenados en su adecuado manejo y cuidado. En Antropología Biológica los sujetos experimentales más comúnmente utilizados son los primates y los roedores (especialmente *Rattus*). Por la proximidad filogenética con el hombre, el uso de primates presenta una gran ventaja. No obstante, existen ciertas desventajas como: a) la prolongada duración que tienen los periodos de gestación, lactancia y postlactancia, sobre todo cuando los estudios son de tipo longitudinal, b) el requerimiento de un mayor periodo de adaptación de la colonia a condiciones estrictas de laboratorio, sumado al cuidado intensivo que deben recibir los animales y c) el tamaño muestral que es, en

general, menor, debido al mayor costo operativo del experimento, tanto a nivel económico como humano.

Los roedores en cambio y en especial la rata, son de acuerdo a Moss (1958) un excelente sujeto experimental para resolver problemas de índole antropológica. A diferencia de los primates: a) su crecimiento es rápido, alcanzando la madurez sexual entre los 40 y 50 días de edad lo que facilita la realización de estudios en cortos periodos, b) el tamaño de la camada es alto (10 crías en promedio), permitiendo trabajar con un gran número de animales y c) su uso frecuente en trabajos experimentales ha generado una amplia bibliografía acerca del crecimiento normal de estos animales, posibilitando un conocimiento profundo de sus características biológicas y etológicas.

Sin embargo, el empleo de la rata como sujeto experimental tiene como principal limitación la distancia taxonómica que presenta con el hombre. Al respecto, es fundamental considerar, tal como lo formulara Pucciarelli (1974a) que es incorrecto extrapolar al hombre los resultados obtenidos en la rata. Sin embargo, esta limitación se soluciona reemplazando el concepto de extrapolación, entendida como simple traducción del resultado experimental a la problemática humana, por el de generalización. Queda además justificado en tanto se acepta al nivel taxonómico común como entidad homogénea en términos relativos (Oyhenart, 1988). La proyección de los resultados al objeto experimental no deberá sobrepasar el nivel taxonómico común. En consecuencia, en el caso de utilizar a la rata como sujeto experimental, la generalización llegará al nivel taxonómico mamíferos, en tanto que cuando se utilizan monos, la generalización alcanzará al nivel taxonómico primates.

Consideraciones finales

En Antropología Biológica, los estudios descriptivos-comparativos no permiten en algunos casos obtener resultados del todo concluyentes. Cuando se considera al hombre inmerso en un ambiente bio-físico-sociocultural, con una multiplicidad de factores actuantes, su probable interacción y las diferencias genéticas poblacionales, resulta dificultoso establecer patrones de diferenciación. En este contexto, la incorpo-

ración del método experimental en los estudios bioantropológicos cobra real importancia.

Sin dudas, son muchos los investigadores que emplean esta metodología para analizar problemáticas humanas. Sin desconocer la importancia de todos esos trabajos, cabe mencionar que en el presente artículo sólo se han citado aquellos reconocidos por la comunidad científica como pioneros en el empleo del método experimental. Asimismo, en el contexto de Argentina, nos hemos limitado a citar las investigaciones llevadas a cabo por Antropólogos Biólogos.

AGRADECIMIENTOS

Las autoras agradecen a la Lic. María Antonia Luis por los aportes realizados en la elaboración del manuscrito y a Adriana Di Maggio por la revisión idiomática del inglés.

LITERATURA CITADA

- Blumenbach JF. 1795. De generis humani varietate nativa. Göttingen: FA Rosenbush.
- Cesani MF. 2004. Influencia de la subnutrición proteico-calórica transgeneracional sobre el crecimiento de la descendencia en la rata (*Rattus norvegicus albinus* var. Wistar). Un estudio de antropología biológica experimental. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.
- Cesani MF, Luna ME, Castro LE, Quintero FA, Fucini MC, Villanueva M, Prio MV, Guimarey LM, Oyhenart EE. 2010. Retardo prenatal del crecimiento óseo y crecimiento compensatorio durante la lactancia. Un estudio experimental. En: Gutierrez-Redomero E, Sanches Andrés A, Galera Olmo V, editores. Diversidad Humana y Antropología Aplicada. Alcalá de Henares: SEAF, Universidad de Alcalá y IUICP. p. 169-176.
- Cesani MF, Orden AB, Oyhenart EE, Zucchi M, Muñe MC, Pucciarelli HM. 2006. Growth of functional cranial components in rats submitted to intergenerational undernutrition. *J Anat* 209: 137-147. doi:10.1111/j.1469-7580.2006.00603.x
- Cesani MF, Orden AB, Zucchi M, Oyhenart EE, Muñe MC, Pucciarelli HM. 2001. Influencia de la alimentación durante la lactancia sobre la desnutrición intergeneracional. Un estudio experimental. *Rev Arg Antrop Biol* 3:101-111.
- Cesani MF, Orden B, Zucchi M, Muñe MC, Oyhenart EE, Pucciarelli HM. 2003. Effect of undernutrition on the cranial growth of the rat. An intergenerational study. *Cells Tissues Organs* 174:129-135. doi:10.1159/000071153
- Cesani MF, Oyhenart EE, Pucciarelli HM. 2014. Effect of intergenerational chronic undernutrition on ponderal, and linear growth. *ISRN Nutr*. doi: 10.1155/2014/453460
- Churchill SE, Schmitt D. 2003. Biomechanics in paleoanthropology: engineering and experimental approaches to the investigation of behavioral evolution in the genus *Homo*. En: Harcourt C, Crompton R, editores. New

- perspectives in Primate evolution and behavior. London: Linnaean Society. p. 59-90.
- Cónsole GM, Jurado SB, Oyhenart EE, Ferese C, Pucciarelli HM, Gómez Dumm CL. 2001a. Morphometric and ultrastructural analysis of different pituitary cell populations in undernourished monkeys. *Braz J Med Biol Res* 34:65-74. doi:10.1590/s0100-879x2001000100008
- Cónsole GM, Oyhenart EE, Jurado SB, Riccillo FL, Pucciarelli HM, Gómez Dumm CL. 2001b. Effect of undernutrition on cranial components and somatotroph-lactotroph pituitary populations in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus boliviensis*). *Cells Tissues Organs* 168:272-284. doi:10.1159/000047844
- Dahinten SL. 1988. Influencia de la malnutrición proteinico-calórica en ratas, sobre la diferenciación del fenotipo craneano. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.
- Dahinten SL, Pucciarelli HM. 1981. Effect of age, sex and nutrition on discontinuous traits of rat skull. *Acta Anat* 110:159-163. doi:10.1159/000145425
- Dahinten SL, Pucciarelli HM. 1983. Effects of protein calorie malnutrition during suckling and post-weaning periods on discontinuous cranial traits in rats. *Am J Phys Anthropol* 60:425-430. doi:10.1002/ajpa.1330600403
- Dahinten SL, Pucciarelli HM. 1986. Variations in sexual dimorphism in the skulls of rats subjected to malnutrition, castration, and treatment with gonadal hormones. *Am J Phys Anthropol* 71:63-67. doi:10.1002/ajpa.1330710108
- Dahinten SL, Pucciarelli HM, Moreno FR. 1988. Effect of gonadal activity on cranial dimorphism of the rat. *Acta Anat* 132:324-326. doi:10.1159/000146596
- Dressino V. 1991. Desarrollo craneofacial en *Saimiri sciureus* (Cebidae) y su alteración por factores nutricionales. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.
- Dressino V, Pucciarelli HM. 1996. Efecto nutricional sobre el crecimiento craneofacial de *Saimiri sciureus* (Cebidae). Un estudio experimental. *Rev Arg Antrop Biol* 1:98-112.
- Dressino V, Pucciarelli HM. 1997. Cranial growth in *Saimiri sciureus* (Cebidae) and its alteration by nutritional factors: a longitudinal study. *Am J Phys Anthropol* 102:545-554. doi:10.1002/(sici)1096-8644(199704)102:4<545::aid-ajpa8>3.0.co;2-q
- Dressino V, Pucciarelli HM. 1999. Growth of functional cranial components in *Saimiri sciureus boliviensis* (Cebidae). A longitudinal study. *Growth Dev Aging* 63:111-127.
- Dressino V, Orden B, Oyhenart EE. 2002. Sexual responses to intrauterine stress: body and brain growth. *Clin Exp Obstet Gynecol* 29:100-102.
- Elftman H, Manter J. 1935. Chimpanzee and human feet in bipedal walking. *Am J Phys Anthropol* 20:69-79. doi:10.1002/ajpa.1330200109
- Fleagle JG. 1979. Primate positional behavior and anatomy: naturalistic and experimental approaches. En: Morbeck ME, Preuschoft H, Gomberg N, editores. *Environment, behavior, and morphology: dynamic interactions in Primates*. New York: Gustav Fischer. p. 313-326.
- Garn SM. 1962. The newer physical anthropology. *Am Anthropol* 64:917-918. doi:10.1525/aa.1962.64.5.02a00010
- Garn SM. 1963. Physical anthropology today. *Am J Phys Anthropol* 21:225-226. doi:10.1002/ajpa.1330210214
- Gonzalez PN, Hallgrímsson B, Oyhenart E. 2011a. Developmental plasticity in the covariance structure of the skull: effects of prenatal stress. *J Anat* 218:243-257. doi:10.1111/j.1469-7580.2010.01326.x
- Gonzalez PN, Oyhenart EE, Hallgrímsson B. 2011b. Effects of environmental perturbations during postnatal development on the phenotypic integration of the skull. *J Exp Zool Mol Dev Evol* 314: 547-561. doi:10.1002/jez.b.21430
- Guimarey LM, Oyhenart EE, Quintero F, Fucini MC. 2003. Body weight recovery in intrauterine growth-retarded rats treated with growth hormone. *Clin Exp Obstet Gynecol* 30:51-56.
- Guimarey LM, Quintero FA, Orden AB, Fucini MC, Oyhenart EE. 2005. Catch up in body weight of IUGR rats castrated and treated with growth hormone. *Growth Dev Aging* 69:89-99.
- Hildebrand GY. 1931. Studies in the masticatory movements of the lower jaw. *Scand Arch Physiol Suppl* 61:1-190.
- Hylander WL. 1977. In vivo bone strain in the mandible of *Galago crassicaudatus*. *Am J Phys Anthropol* 46:309-326. doi:10.1002/ajpa.1330460212
- Hylander WL. 1979. An experimental analysis of temporomandibular joint reaction force in macaques. *Am J Phys Anthropol* 51:433-456. doi:10.1002/ajpa.1330510317
- Lemelin P, Schmitt D. 2007. Origins of grasping and locomotor adaptations in primates: comparative and experimental approaches using an opossum model. En: Ravosa MJ, Dagosto M, editores. *Primate origins: adaptations and evolution*. New York: Kluwer Academic. p. 329-380. doi:10.1007/978-0-387-33507-0_10
- Linneo C. 1735. *Sistema naturae*. Leiden: Theodorum Haak.
- Little MA, Sussman RW. 2010. History of biological anthropology. En: Larsen CS, editor. *A companion to biological anthropology*. Oxford: Wiley-Blackwell. p. 13-38. doi:10.1002/9781444320039.ch1
- Luna ME. 2012. Influencia de los factores nutricionales sobre el crecimiento pre y post natal: Un estudio experimental. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.
- Luna ME, Quintero FA, Cesani MF, Fucini MC; Prio V, Guimarey LM, Oyhenart EE. 2014. Craniofacial catch-up growth in intrauterine growth retarded rats following postnatal nutritional rehabilitation. *Clin Exp Obstet Gynecol* 41:530-533.
- Mielke JH, Konigsberg LW, Relethford JH. 2006. *Human biological variation*. New York: Oxford University Press. doi:10.1086/661144
- Moss ML. 1954. Growth of the calvaria in the rat. The determination of osseous morphology. *Am J Anat* 94:333-362. doi:10.1002/aja.1000940302
- Moss ML. 1955. Morphological changes in the growing rat skull following the administration of cortisone acetate. *Proc Soc Exp Biol* 89:648-650. doi:10.3181/00379727-89-21905
- Moss ML. 1958. Rotations of cranial components in the growing rat and their experimental alteration. *Acta Anat* 32:65-86. doi:10.1159/000141314
- Moss ML. 1985. The application of the finite element method to the analysis of craniofacial growth and form. *Acta Morphol Neerl Scand* 23:37-56.
- Moss ML, Baer MJ. 1956. Differential growth of the rat skull. *Growth* 20:107-120.
- Moss ML, Pucciarelli HM, Moss-Salentijn L, Skalak R, Bose A, Goodall C, Sen K, Morgan B, Winick M. 1987b. Effects of pre-weaning undernutrition on 21 day-old male rat skull form as described by the finite element method. *Gegenbaurs Morphol Jahrb* 133:837-868.
- Moss ML, Skalak R, Patel H, Sen K, Moss-Salentijn L, Shinozuka M, Vilmann H. 1985. Finite element method modeling of craniofacial growth. *Am J Orth* 89: 453-

472. doi:10.1016/0002-9416(85)90084-3
- Moss ML, Vilmann H. 1978. Studies on orthocephalization of the rat head. I. A model system for the study of adaptive cranial growth processes. *Gegenbaurs Morphol Jahrb* 124:559-579.
- Moss ML, Vilmann H, Moss-Salentijn L, Sen K, Pucciarelli HM, Skalak R. 1987a. Studies on orthocephalization: growth behavior of the rat skull in the period 13-49 days as described by the finite element method. *Am J Phys Anthropol* 72:323-342. doi:10.1002/ajpa.1330720306
- Moss ML, Young RW. 1960. A functional approach to craniology. *Am J Phys Anthropol* 18: 281-292. doi: 10.1002/ajpa.1330180406
- Orden AB. 1997. Ontogenia del dimorfismo sexual y su alteración por factores nutricionales. Un estudio de antropología biológica experimental. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.
- Orden AB, Pucciarelli HM, Cesani MF, Muñe MC, Oyhenart EE, Zucchi M, Villanueva M, Rodríguez RR, Pons ER. 2003. Variación craneofacial en ratas sometidas a subnutrición transgeneracional moderada. En: Aluja MP, Malgosa A, Nogués RM, editores. *Antropología y Biodiversidad*. Barcelona: Bellaterra, p.423-429.
- Orden AB, Pucciarelli HM, Muñe MC, Guimarey LM, Villanueva ME, Rodríguez RR, Pons ER. 1998. Efecto de las hormonas gonadales sobre el dimorfismo sexual en substrato de desnutrición. *Acta Physiol Pharmacol Ther Latinoam* 48:157-163.
- Oyhenart EE. 1988. Estudio experimental del dimorfismo craneano racial y sexual y su alteración por efecto del mestizaje. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.
- Oyhenart EE, Pucciarelli HM. 1991. The influence of gonadic hormones on skull differences in rats malnourished during lactation. *Acta Physiol Pharmacol Ther Latinoam* 41:287-293.
- Oyhenart EE, Pucciarelli HM. 1992. Sexual cranial dimorphism in malnourished rats treated with growth hormone. *Growth Dev Aging* 56:179-184.
- Oyhenart EE, Cesani Rossi MF, Pucciarelli HM. 1999. Influencia del retardo del crecimiento intrauterino sobre la diferenciación craneana postnatal. *Rev Arg Antrop Biol* 2:135-150.
- Oyhenart EE, Guimarey LM, Fucini MC, Quintero FA, Orden B. 2002. Effects of bilateral uterine ligation on skeletal growth in rats. *Clin Exp Obstet Gynecol* 29:121-125.
- Oyhenart EE, Guimarey LM, Quintero FA, Fucini MC, Orden AB. 2003a. Efecto de la hormona de crecimiento sobre el retardo prenatal del crecimiento. En: Aluja MP, Malgosa A, Nogués RM, editores. *Antropología y biodiversidad*. Barcelona: Bellaterra, p. 455-461.
- Oyhenart EE, Muñe MC, Pucciarelli HM. 1996. Influencia de la malnutrición intrauterina tardía sobre el crecimiento corporal y el desarrollo craneofacial al nacimiento. *Rev Arg Antrop Biol* 1:113-116.
- Oyhenart EE, Muñe MC, Pucciarelli HM. 1998. Influence of intrauterine blood supply on cranial growth and sexual dimorphism at birth. *Growth Dev Aging* 52:115-122.
- Oyhenart EE, Orden B, Fucini MC, Muñe MC, Pucciarelli HM. 2003b. Sexual dimorphism and postnatal growth of intrauterine growth retarded rats. *Growth Dev Aging* 67:73-83.
- Oyhenart EE, Quintero FA, Orden AB, Fucini MC, Guimarey LM, Carino M, Ferese C, Cónsole GM. 2008. Catch-up Growth in intrauterine growth retarded rats: its correlation with histomorphometric changes of the pituitary somatotrope cells. *Eur J Anat* 12:115-122.
- Oyhenart EE, Sobrero MS, Pucciarelli HM. 1994. Heredity, nutrition and craniofacial differentiation in weanling rats. *Am J Hum Biol* 6:277-282. doi:10.1002/ajhb.1310060302
- Pucciarelli HM. 1973. Experimental technique for cranial deformation in growing rats. *Acta Physiol Latinoamer* 23:141-147.
- Pucciarelli HM. 1974a. El método experimental en antropología biológica. *Etnia* 19:1-7.
- Pucciarelli HM. 1974b. The influence of experimental deformation on neurocranial wormian bones in rats. *Am J Phys Anthropol* 41:29-38. doi:10.1002/ajpa.1330410105
- Pucciarelli HM. 1980. The effects of race, sex and nutrition on craneofacial differentiation in rats. A multivariate analysis. *Am J Phys Anthropol* 53:359-368. doi:10.1002/ajpa.1330530307
- Pucciarelli HM. 1981. Growth of the functional components of the rat skull and its alteration by nutritional effects. A multivariate analysis. *Am J Phys Anthropol* 56:33-41. doi:10.1002/ajpa.1330560104
- Pucciarelli HM. 1989. Contribución al concepto de Antropología Biológica. *Rev Antropología* 7:27-31.
- Pucciarelli HM. 1991. Nutrición y morfogénesis craneofacial. Una contribución de la Antropología Biológica Experimental. *Interciencia* 16: 248-253.
- Pucciarelli HM, Cesani MF, Orden AB, Oyhenart EE, Zucchi M, Muñe MC. 2006. Intergenerational effects on food intake of the rats. *Int J Anthropol* 21:167-177.
- Pucciarelli HM, Dressino V, Niveiro MH. 1990. Changes in skull components of the squirrel monkey evoked by growth and nutrition: An experimental study. *Am J Phys Anthropol* 81:535-543. doi:10.1002/ajpa.1330810409
- Pucciarelli HM, Goya RG. 1983. Effects of postweaning malnutrition on the weight of the head components in rats. *Acta Anat* 115:231-237. doi:10.1159/000145694
- Pucciarelli HM, Moss ML, Skalak R, Moss-Salentijn L, Sen K, Vilmann H. 1987. Aplicación del Método de los Elementos Finitos en estudios de diferenciación craneofacial. *Revista del Museo de La Plata. Sección Antropología* 9:1-20.
- Pucciarelli HM, Muñe MC, Oyhenart EE, Orden AB, Villanueva ME, Rodríguez RR, Pons ER. 2000. Growth of skeletal components in the young squirrel monkey (*Saimiri sciureus boliviensis*). A longitudinal experiment. *Am J Phys Anthropol* 112:57-68. doi:10.1002/(sici)1096-8644(200005)112:1<57::aid-ajpa7>3.0.co;2-q
- Pucciarelli HM, Orden AB, Cesani MF, Oyhenart EE, Muñe MC, Zucchi M. 2001. Relative food intake of rats submitted to a moderate transgenerational undernutrition. *Growth Dev Aging* 65:83-93.
- Pucciarelli HM, Oyhenart EE. 1987a. Effects of maternal food restriction during lactation on craniofacial growth in weanling rats. *Am J Phys Anthropol* 72: 67-75. doi:10.1002/ajpa.1330720109
- Pucciarelli HM, Oyhenart EE. 1987b. Influence of food restriction during gestation on craniofacial growth in weanling rats. *Acta Anat* 129:182-187. doi:10.1159/000146397
- Pucciarelli HM, Oyhenart EE, Muñe MC. 1983. Alterations in protein and mineral contents of rat skull bones, evoked by different protein levels of the diet. *Acta Anat* 117:331-338. doi:10.1159/000145805
- Pucciarelli HM, Oyhenart EE, Terreros MC. 1984. Variations of rat skull bone robusticity evoked by malnutrition. *Am J Phys Anthropol* 64:119-124. doi:10.1002/

- ajpa.1330640204
- Quintero FA. 2008. Efecto del retardo prenatal de crecimiento sobre el crecimiento posnatal de ratas. Modificaciones inducidas por hormonas de crecimiento y sexuales. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.
- Quintero FA, Castro LE, Luna ME, Guimarey LM, Cesani MF, Fucini MC, Villanueva M, Prio V, Oyhenart EE. 2012. Growth of functional cranial components in rats with intrauterine growth retardation after treatment with growth hormone. *Eur J Orthod* 34:710-718. doi:10.1093/ejo/cjr101
- Quintero FA, Orden AB, Fucini MC, Oyhenart EE, Guimarey LM. 2005. Bone growth in IUGR rats treated with growth hormone: a multivariate approach. *Eur J Anat* 9:149-154.
- Quintero F, Orden B, Guimarey L, Fucini M, Oyhenart E. 2004. Skeletal maturation in intrauterine growth retarded rats treated with growth hormone. *Clin Exp Obstet Gynecol* 31:130-132.
- Resnick O, Morgane PJ. 1984. Generational effect of protein malnutrition in the rat. *Dev Brain Res* 317:219-227. doi:10.1016/0165-3806(84)90099-3
- Riesenfeld A. 1966. The effect of experimental bipedalism and upright posture in the rat and their significance for the study of human evolution. *Acta Anat* 65:449-521. doi:10.1159/000142902
- Riesenfeld A. 1970. The effect of environmental factors on tooth development: an experimental investigation. *Acta Anat* 77:188-215. doi:10.1159/000143541
- Riesenfeld A. 1973. The effect of extreme temperatures and starvation on the body proportions of the rat. *Am J Phys Anthropol* 39:427-59. doi:10.1002/ajpa.1330390311
- Scarano ER, Pucciarelli HM, Crivos M, Prati M. 1994. Estado actual de la experimentación antropológica en Argentina. *Interciencia* 19:191-195.
- Schmitt D, Wall CE, Lemelin P. 2008. Experimental comparative anatomy in physical anthropology: the contributions of Dr. William L. Hylander to studies of skull form and function. En: Vinyard C, Ravosa MJ, Wall C, editores. *Primate craniofacial function and biology*. Durham: Springer. p 3-16. doi:10.1007/978-0-387-76585-3_1
- Stini WA. 2010. Sherwood Washburn and the “new physical anthropology”. En: Little MA, Kennedy KAR, editores. *Histories of american physical anthropology in the twentieth century*. New York: Rowman and Littlefield. p. 173-186. doi:10.1086/656834
- van der Klaauw CJ. 1952. Size and position of the functional components of the skull. A Contribution to the knowledge of the architecture of the skull, based on data in the literature. *Arch Neerl Zool* 9:1-556. doi:10.1163/187530152X00017
- Vilmann H, Moss ML. 1979. Spatial position of the lateral semicircular canal in 14 60-day-old rat heads. *Scand J Dent Res* 87:171-177. doi:10.1111/j.1600-0722.1979.tb00669.x
- Vilmann H, Moss ML. 1981. Studies on orthocephalization VII. Behavior of the rat cranial frame in the period between 1 day before birth to 14 days after birth. *Acta Anat* 109: 157-160. doi:10.1159/000145378
- Vuguin PM. 2002. Animals models for assessing the consequences of intrauterine growth retardation on subsequent glucose metabolism of the offspring: a review. *J Matern Fetal Neonatal Med* 11:254-257. doi:10.1080/jmf.11.4.254.257
- Vugin PM. 2007. Animal models for small for gestational age and fetal programming of adult disease. *Horm Res* 68:113-123. doi:10.1159/000100545
- Washburn SL. 1946a. The effect of facial paralysis on the growth of the skull of rat and rabbit. *Anat Rec* 94:163-168. doi:10.1002/ar.1090940205
- Washburn SL. 1946b. The effect of removal of the zygomatic arch in the rat. *J Mammal* 27:169-172. doi:10.2307/1375234
- Washburn SL. 1947. The relation of the temporal muscle to the form of the skull. *Anat Rec* 99:239-248. doi:10.1002/ar.1090990303
- Washburn SL. 1951. The new physical anthropology. *Trans NY Acad Sci* 13:298-304. doi:10.1111/j.2164-0947.1951.tb01033.x
- Washburn SL, Detwiler SB. 1943. An experiment bearing on the problems of physical anthropology. *Am J Phys Anthropol* 1:171-190. doi:10.1002/ajpa.1330010211
- Wigglesworth JS. 1964. Experimental growth retardation in the foetal rat. *J Pathol* 88:1-13. doi:10.1002/path.1700880102