

PROCESOS Y PATRONES: UNA ESTRUCTURA EVOLUTIVA DE NIVELES  
MÚLTIPLES EN ARQUEOLOGÍA EVOLUTIVA

Hernán Juan Muscio<sup>1</sup>

*Abstract:* Natural selection is a population level mechanism that sorts heritable variation (cultural or biological) by differences in the probabilities of alternative variants to be successfully replicated. As a probabilistic mechanism, natural selection is not reproductively based. Differential reproductive success, *by selection acting at the scale of the organisms*, is one way by which alternative variants achieve replicative differentials. In cultural systems another powerful way is the direct biased replication of cultural variants, *by selection acting at the level of the cultural objects*. Group selection is another path by which cultural variation may evolve. A multilevel darwinian framework in cultural evolution highlights the links between the short-term microevolutionary mechanisms of cultural transmission and biased replicative behavior and the macroevolutionary patterns of descent with modification archaeologically documented. After focusing on some of the elements of such framework, I exemplify its utility discussing the evolution of the earliest ceramics of Northwestern Argentina.

## INTRODUCCIÓN

La cultura tiene propiedades evolutivas darwinianas (ver Mesoudi *et al.* 2006). Por esta razón la estructura de una ciencia de la evolución cultural debe compartir rasgos fundamentales con la estructura de la evolución biológica. De esta manera, dicha teoría debería brindar un marco unificado para la investigación arqueológica con intereses evolucionistas. Ya que la aplicación de la teoría científica de la evolución en arqueología es una empresa relativamente reciente, implicando enfoques seleccionistas diferentes y hasta tradiciones nacionales distintas, tal unificación paradigmática aun está en proceso de síntesis (ver Gremillion 2009, Muscio 2009, Shennan 2003).

Concibiendo a los artefactos y al comportamiento como partes del fenotipo, la arqueología evolutiva explica el cambio del registro arqueológico por la acción directa de la selección natural y de otros procesos evolutivos que actúan sobre variación hereditaria (Lyman

---

<sup>1</sup> Instituto de Arqueología, FFyL Universidad de Buenos Aires. Conicet .

y O'Brien 1998, O'Brien y Lyman 2000, 2002, 2003; Neff 2001,). Recientemente se destacó la compatibilidad de este paradigma con otros orientados al estudio de procesos de micro escala (Muscio 2002, Shennan 2003, Gremillion 2009), como la ecología evolutiva humana (Smith 2000) y la teoría de la transmisión cultural (Durham 1992). No obstante, la estructura teórica resultante de dicha complementariedad no ha sido suficientemente estudiada.

La ecología evolutiva es una aproximación microevolutiva al estudio del cambio fenotípico que tiene lugar en escalas ecológicas (Smith 2000), mientras que la arqueología evolutiva es un marco macroevolutivo orientado a explicar el cambio cultural y la evolución de las poblaciones humanas en escalas temporales evolutivas (Lyman y O'Brien 1998, 2001, O'Brien y Lyman 2002). Otras disciplinas que enfocan el estudio microevolutivo de la cultura son la memética (Blackmore 1999) y la Teoría de la Transmisión Cultural (Cavalli Sforza and Feldman 1981, Boyd y Richerson 1985, Durham 1992).

Los arqueólogos evolutivos siempre fueron muy conscientes de que la ecología evolutiva y la teoría de la transmisión cultural no poseen *per se* ningún contenido arqueológico. La arqueología evolutiva y la ecología evolutiva tienen poco en común en cuanto a sus fines analíticos poseyendo diferentes *explananda* (objetos a explicar). Pero como la investigación darwiniana, a la cual ambos paradigmas apuntan, demanda la aplicación del pensamiento poblacional y la lógica adaptacionista (Dennet 1995), tienen mucho en común en términos epistemológicos y metodológicos. No accidentalmente ambos paradigmas descomponen los fenómenos complejos en partes elementales a explicar individualmente bajo la lógica seleccionista. La ecología evolutiva humana denomina a esta estrategia "enfoque fragmentario" o *piecemeal approach* (Smith 2000), que es una forma de reduccionismo explicativo (Smith 2000). La arqueología evolutiva y la paleobiología hacen lo mismo bajo el rotulo ingeniería inversa (O'Brien *et al.* 1994) donde el pensamiento adaptativo seleccionista es la base para construir argumentos funcionales de un rasgo o un conjunto de rasgos (Maxwell 2001).

En este trabajo defiendo que un paradigma darwiniano unificado en arqueología evolutiva es factible al reconocer que los procesos explicados por fenómenos de microescala (como la toma de decisión y la transmisión cultural) dan lugar a patrones arqueológicos de macroescala. Entonces la distinción entre procesos y patrones es crítica.

Un paradigma sintético en arqueología evolutiva no demanda que su construcción sea a expensas de la diversidad teórica (Muscio 2009). Lo único que sí requiere es la consolidación de un terreno común sobre el cual una variabilidad de modelos e hipótesis alternativas puedan

emerger y proliferar, alimentando el proceso de selección natural de ideas científicas en competencia. Esto necesita una estructura teórica robusta y con enunciados de nivel medio, aptos para vincular las propiedades del registro arqueológico con las complejidades de la teoría Darwiniana de la evolución.

En lo que sigue destaco la utilidad de una estructura ampliada de la teoría de la evolución Darwiniana como el marco intelectual más general para desprender explicaciones evolucionistas del registro arqueológico. Bajo este marco inclusivo la selección natural es concebida como un proceso que puede actuar en una amplia jerarquía de unidades evolutivas, tales como los organismos individuales, los grupos, y los artefactos. El punto clave es que estas unidades son "unidades evolutivas" porque cambian en historias de descendencia con modificación (Gould 1994, 2002). Sobre esta base sostengo que, como en el caso de la biología, el pensamiento poblacional y adaptacionista, es el mejor camino para modelar los ambientes selectivos donde individuos, comportamientos y artefactos pueden evolucionar por fuerzas selectivas anidadas que actúan en niveles focales múltiples. De tal forma, el pensamiento poblacional y la lógica adaptacionista conforman la arena común donde la arqueología evolutiva puede convergir en un paradigma sintético y diversificado. En el mismo, los procesos de microescala, derivados de la toma de decisión y la transmisión cultural, tienen un rol en la explicación de los patrones arqueológicos que documentan la retención diferencial de variación cultural y los procesos de herencia con modificación. En este marco, a partir de la inclusión de algunos elementos desarrollados en los campos de la ecología evolutiva, reescritos en términos arqueológicos, los procesos microevolutivos pueden integrarse satisfactoriamente a los patrones macroevolutivos estudiados por los arqueólogos.

## LOS ARTEFACTOS COMO UNIDADES EVOLUTIVAS

La cuestión de las unidades evolutivas siempre ocupó la atención de los arqueólogos evolutivos. Al reconocer que los artefactos y los comportamientos pueden tener valor selectivo diferencial para los organismos, los arqueólogos evolutivos a menudo han considerado al organismo individual como la unidad de selección (ver O'Brien *et al.* 1994). Pero como es evidente en la literatura, la arqueología evolutiva no es reduccionista en este asunto. Por ejemplo, Dunnell (1978, 1995) ha sugerido que la transmisión cultural crea oportunidades para que el nivel de selección cambie desde el individuo a los grupos, una hipótesis discutida empíricamente por Kosse (1994) y Shennan (2003).

Debido a esto, el término "éxito replicativo" fue introducido en la disciplina, afirmando que el éxito replicativo de un rasgo cultural particular puede o no afectar al éxito reproductivo de su portador (Leonard y Jones 1987). Aquí son críticas las nociones de "replicador" - una entidad que pasa su estructura directamente a través de la replicación (por ejemplo los genes)- y de "interactor" -una entidad que interactúa directamente como un todo coherente con su entorno de tal manera que la replicación es diferencial (por ejemplo los organismos)- (Hull 1980:318). De esto sigue que la selección actuando sobre los interactores modifica las frecuencias de los replicadores (Hull 1980).

Para que la selección natural ocurra deben existir diferencias en el *fitness* de los interactores de una población evolutiva. Como la selección natural, operando sobre los interactores, impacta en la transmisión de la información de los replicadores, el éxito reproductivo es un componente crítico del *fitness* pero no el único. En consecuencia una definición adecuada del *fitness* no está atada a la reproducción sino al éxito diferencial para la transmisión de información (Barton 2008).

Así, cuando la selección actúa por diferencias en el éxito reproductivo de los organismos (los interactores), la consecuencia es el cambio de las frecuencias de genes (replicadores). Lo mismo, por ejemplo, ocurre cuando las células constituyen el nivel focal -los interactores- de un proceso selectivo (Buss 1989).

De la misma manera la selección natural puede tomar el control sobre un pool cultural. Lo relevante para modelar a los replicadores culturales es concebirlos como paquetes más o menos discretos y más o menos inclusivos de información hereditaria. Esta información puede expresarse materialmente en objetos culturales de cualquier escala, por ejemplo en los artefactos. En términos arqueológicos, los replicadores culturales son entonces instrucciones o "recetas de acción" para hacer y utilizar artefactos (O'Brien y Lyman 2003).

Los artefactos tienen cinco propiedades importantes por las cuales adquieren individualidad evolutiva (*sensu* Gould 2002): Primero: los artefactos tienen descendencia, lograda por replicación externa. Segundo: los artefactos tienen intervalos de existencia discretos y ontogenia. Tercero: Los artefactos varían con respecto a los rasgos que poseen Cuarto: Los rasgos pueden impartir probabilidades diferentes de supervivencia y reproducción a los portadores, y probabilidades replicativas diferenciales a los artefactos en un pool cultural determinado. Cinco: hay heredabilidad en la estructuras de los artefactos, con una alta correlación entre los rasgos de clases ancestrales y descendientes de artefactos, resultantes de la

transmisión cultural. Así, los artefactos satisfacen los criterios de Lewontin (1970), y Gould (2002) que definen a las unidades evolutivas.

Una perspectiva seleccionista multinivel ha guiado a muchas otras disciplinas biológicas a definir, en sus respectivos dominios empíricos, a las unidades de evolución en las cuales hacer foco. Este es el caso de los genes y los cromosomas de la genética evolutiva (Merlo *et al.* 2007), de los demes y las metapoblaciones (Hanski y Gilpin, 1997) y de las especies y los clados de la paleobiología (Eldredge 1989, Gould 2002), para mencionar algunos ejemplos. No hay ninguna razón por la cual los artefactos no integren esta lista.

Una condición de la selección natural es que opera sobre variación no dirigida, o "ciega" (es decir, que la innovación debe ser independiente de la selección). La medida en que la variación en la cultura es dirigida es una cuestión empírica (Bettinger 2008, Mesoudi *et al.* 2006). No hay dudas de que la solución de problemas es una poderosa fuente de creación de variabilidad de diseño (Boyd y Richerson 1985). La cuestión central es que la innovación intencional no puede producir soluciones perfectas de adaptación, sino alternativas más o menos adecuadas. Entonces la variación diseñada para resolver un problema determinado competirá con otras alternativas que también son de diseño. Como la evolución darwiniana ocurre en sistemas variacionales, la intencionalidad y la solución a problemas refuerzan el carácter darwiniano de la evolución cultural, porque alimentan la variación del sistema cultural disponible a selección. Más aun cuando consideramos las consecuencias no intencionales que vienen aparejadas con la introducción de novedades como respuestas a problemas percibidos, y la total ignorancia de los agentes racionales acerca del curso de la selección natural en el largo plazo (Rindos 1984, 1989). Una solución adaptativa al aquí y ahora puede abrir una vía a la extinción en la escala más amplia de la evolución selectiva.

En breve, como unidades evolutivas genuinas los artefactos son interactores que compiten en ambientes selectivos definidos en su propio nivel. Pero cuando los interactores son entidades de mayor nivel, como los individuos o los grupos portadores de artefactos, su evolución selectiva resultará del impacto de la variación artefactual en el éxito replicativo de estas entidades. La derivación lógica de estas afirmaciones es que la función selectiva de la variación cultural, presente en los artefactos, es dependiente del nivel focal del proceso evolutivo. Este es el tema de las siguientes secciones.

## LA REPLICACIÓN SESGADA GENERA SELECCIÓN DARWINIANA DE VARIACIÓN CULTURAL.

Para que exista herencia con modificación – Evolución- lo único requerido es la transmisión imperfecta de información genética o cultural. La transmisión cultural es el pasaje social de información no genética (Cavalli Sforza y Feldman 1981). Desde una perspectiva evolutiva lo que resulta claro es que cualquier mecanismo que interfiere con la transmisión produce cambio evolutivo. Precisamente la teoría darwiniana de la evolución es una teoría acerca de las consecuencias de las interferencias en la transmisión. Los procesos más elementales que interfieren en la transmisión biológica y cultural son la mutación (la emergencia de novedades), la deriva y la selección. Cuando una variante cultural tiene más chances de ser replicada que otras variantes, entonces la selección actúa favoreciéndola hasta su fijación poblacional (Cavalli-Sforza y Feldman 1981). Por ejemplo, algunas variantes culturales por ser más frecuentes en el pool cultural podrían tener más chances de ser replicadas (Boyd y Richerson 1985). En estos casos la selección, interfiriendo con la transmisión cultural, incrementa aun más la representación poblacional de estos rasgos, en un proceso de selección dependiente de la frecuencia.

Boyd y Richerson (1985) categorizaron a estos procesos de replicación selectiva bajo el rótulo de transmisión sesgada, confundiendo transmisión con selección. Discutiendo la llamada transición demográfica: la declinación en la fertilidad que comenzó en muchos países en desarrollo a fines del siglo XIX, Boyd y Richerson (1985, 1992) expusieron sus razonamientos acerca de cómo la selección natural puede producir maladaptaciones culturales con efectos negativos en la reproducción humana. Brevemente, el argumento esgrimido es que en la búsqueda de éxito social los individuos pueden imitar a otros individuos socialmente exitosos. Al imitar a individuos que por tener pocos hijos o ninguno ganan la competencia por roles de alto status en la sociedad, los imitadores heredan los rasgos que producen el éxito social pero que también reducen su fertilidad. En esta lógica la selección natural ocurre por las mayores probabilidades de los individuos socialmente exitosos de ser imitados por otros individuos. Entonces, bajo este planteo, la selección natural tiene lugar por las probabilidades diferenciales de los individuos para ser imitados, o de convertirse en *role models*.

El argumento es defectuoso porque desatiende los lugares en la explicación del éxito replicativo y del éxito reproductivo. Considerando estas nociones, en el ejemplo resulta claro que los rasgos que permiten ocupar nichos sociales de alto status comprenden variación con alto éxito replicativo aunque reproductivamente desventajosa. Entonces hay dos niveles en juego,

el de los rasgos culturales y el de los organismos. Bajo esta perspectiva el proceso es uno de selección natural actuando directamente en el nivel de los rasgos culturales. En este nivel –y solo en este nivel- la colección de rasgo que dan éxito social tiene una ventaja selectiva en términos replicativos. Precisamente esta variación tiene el efecto de aumentar las chances de sus portadores de ser imitados. Esa es la ventaja selectiva de esta variación. Por esta razón puede proliferar sobre otras alternativas de menor desempeño, que son desfavorecidas por la toma de decisión implicada en la imitación. No obstante, como en el nivel del organismo esta variación tiene efectos deletéreos, lo que se espera es que gradualmente sea eliminada por un régimen de selección natural *de* individuos prolíficos *por* poseer rasgos culturales de mayor desempeño reproductivo. Este ejemplo sirve para ilustrar un proceso multinivel en el cual la selección entre niveles es conflictiva. En términos de Durham (1992) la relación entre la variación retenida por selección en el nivel de las unidades culturales y la selección actuando en el nivel de los organismos es de "oposición". La ventaja de una explicación en dos niveles es que posibilita distinguir a la transmisión cultural de los mecanismos que la interfieren, exponiendo más claramente las causas últimas del proceso evolutivo y la relación entre niveles. El apartado siguiente revisa estas relaciones centrándose en la variación de los artefactos.

#### VARIACIÓN NEUTRA Y VARIACIÓN FUNCIONAL EN UNA ESTRUCTURA MULTINIVEL

La figura 1 es una representación gráfica del status esperado de la variación expresándose en diferentes entornos evolutivos de distinto nivel, donde  $E(a)$  es el entorno selectivo de nivel de los artefactos y  $E(o)$  el de nivel de los organismos. Comencemos examinando a la variación neutra, lo que se ha denominado estilo (Dunnell 1978).

Variación	$E(a)$	$E(o)$
<i>a</i>	--	--
<i>b</i>	=====	--
<i>c</i>	--	=====
<i>d</i>	=====	=====

Figura 1: Variación arqueológica (*a, b, c, d*) y su intercepción con entornos selectivos de distinto nivel.  $E(a)$  es el nivel del artefacto,  $E(o)$  es el nivel del individuo.

Como muestra la figura 1 la neutralidad abarca variación arqueológica que no está correlacionada con ninguna fuerza selectiva de ningún nivel. Este es el caso de la variación comprendida por  $a$  que no intercepta ni a  $E(a)$  ni a  $E(o)$ . Debido a esto la variación neutra no tiene valor selectivo detectable. El comportamiento temporal de esta variación resulta de la deriva y de otros procesos azarosos. Los entornos evolutivos neutrales están gobernados por eventos probabilísticos en distintos niveles focales. Por ejemplo, en el nivel de los organismos la estocasticidad demográfica, la migración y el efecto fundador pueden fijar variación neutral en una población. En el nivel de los artefactos pueden esperarse procesos similares como resultado de los azares de la transmisión cultural, el error de muestreo y la recombinación que tiene lugar en un pool cultural (Muscio 2004, 2009).

La variación funcional en el nivel del artefacto ocurre cuando la variación está correlacionada con alguna dimensión del entorno que solo afecta a la replicación diferencial de los artefactos. En la figura 1 este es el caso de la variación de  $b$ , que sólo intercepta  $E(a)$ . Los artefactos y las tecnologías, por sus diseños, tienen performance para cumplir alguna tarea (Schiffer y Skibo 1997). En consecuencia, los entornos selectivos de nivel focal del artefacto resultan de fuerzas que actúan sobre la base de las propiedades de los artefactos que los hacen más o menos atractivos a usuarios potenciales para desempeñarse en ciertas tareas (Neff 2001). Dado que el uso y la replicación de artefactos tiene costos asociados, en términos de tiempo, energía y conocimientos, cada una de estas dimensiones impactará sobre las probabilidades diferenciales de la variantes alternativas para ser transmitidas y replicadas, produciendo selección darwiniana de nivel poblacional. Las fuerzas selectivas en este nivel surgen de los efectos en el nivel poblacional de la toma de decisión y de lo que se ha denominado transmisión sesgada (Boyd y Richerson 1985) que no son otra cosa que mecanismos de replicación selectiva. Como en otras formas de selección el patrón empírico ideal de este proceso es una distribución en forma de  $S$  de la representación de la variación en el tiempo -una distribución de frecuencia lenta-acelerada y lenta- con una tasa cuantitativamente menor a la esperada de la selección operando en los organismos (ver Bettinger 2008).

Cuando la variación de los artefactos está correlacionada con propiedades del entorno que afectan a la reproducción diferencial de los organismos, la variación es funcional en el nivel del organismo por su contribución al éxito reproductivo diferencial de estos – el caso de  $c$  y su intercepción con  $E(o)$ . El patrón empírico de este proceso debe ser una tasa de cambio evolutivo lenta en las frecuencias de la variación cultural bajo selección, controlada por la tasa



reproductiva y el tiempo de vida de los organismos, en escalas de tiempo de resolución arqueológica (ver Laland y Brown 2006). Nótese que en este caso la transmisión cultural no interfiere en la replicación diferencial de la variación cultural. El único proceso que sesga a la variación es la reproducción diferencial de sus portadores. Esto es lo que explica que las tasas de cambio sean más lentas.

Además, la variación puede ser funcional en más de un nivel. Este caso está representado en la figura 1 por  $d$ , que intercepta simultáneamente a los dos entornos selectivos  $E(a)$  y  $E(o)$ . Brevemente, las variantes culturales fijadas por la selección actuando directamente en el nivel de los artefactos -que a su vez tienen efectos positivos sobre el éxito reproductivo de los portadores- constituyen adaptaciones evolucionadas por un proceso multinivel no conflictivo entre las unidades evolutivas en juego. Sumado al patrón de distribución temporal sigmoideo de esta variación se podría esperar un aumento en la demografía correlacionado con las mejoras en el éxito reproductivo de los organismos (ver Edwards y O'Connell 1995 y especialmente Borrero 1993). Los rasgos con mayor impacto en la eficacia biológica de los organismos son aquellos ligados con la consecución y el uso de los recursos económicos. Por esta razón, la variación tecnológica y conductual que afecta al nicho económico es la que debe documentar mayores efectos en la demografía, por ejemplo mediante tecnología que mejoran la relación costo beneficio del uso de recursos. Una situación de especial interés es cuando las innovaciones tecnológicas y de comportamiento abren un nuevo nicho a las adaptaciones humanas, como en el caso de la agricultura (Rindos 1984).

Por otra parte, y como vimos, podría ocurrir que la selección actuando en el nivel infraindividual fijara variación que es deletérea para los organismos. En estos casos la selección en el nivel de los organismos removería rápidamente a esta variación (Durham 1992).

## PROCESOS Y PATRONES. ECOLOGÍA EVOLUTIVA Y ARQUEOLOGÍA EVOLUTIVA

La ecología evolutiva ofrece una amplia gama de modelos para el estudio arqueológico de las adaptaciones humanas. En marcos temporales evolutivos estos modelos son útiles porque pueden predecir la manera en que los individuos, por ajustar adaptativamente sus comportamientos a su entorno local en escalas conductuales, se convierten además en agentes selectivos de variación (cultural o biológica), permaneciendo sujetos a la selección natural que opera en el largo plazo. Cuando el interés es evolucionista es necesario revisar los supuestos acerca de la flexibilidad fenotípica humana. La versión corriente, sostenida por la ecología

evolutiva humana (Smith 2000), afirma que como consecuencia de la selección natural pasada los organismos adquirieron plasticidad fenotípica suficiente para enfrentar adaptativamente los cambios en su entorno de supervivencia y reproducción. Esta es la versión más dura de la premisa de flexibilidad fenotípica, que implica que el fenotipo humano es tan plástico que adquirió inmunidad selectiva. Una versión más realista, sostiene que la plasticidad fenotípica es siempre limitada, porque el entorno en el cual los organismos han evolucionado puede cambiar en un grado tal que sobrepasa la capacidad del fenotipo para producir ajustes adaptativos. Se trata entonces de eliminar el componente "presentista" de los modelos de la ecología evolutiva humana que, si bien puede ser útil en los estudios de adaptaciones de escala ecológica o etnográfica, es un estorbo para el desarrollo de teoría enfocada al cambio evolutivo en escalas arqueológicas.

La dinámica predador presa ejemplifica esta cuestión. En un nivel poblacional un depredador -humano u otro animal- es un agente selectivo de sus presas. Los depredadores, obedeciendo a su diseño evolucionado por selección, pueden modificar la composición genética de sus presas, o por sobreexplotación pueden conducir a la población local de presas a la extinción (Nee *et al.* 1997). En este último caso los predadores irían directamente a la extinción o a la evolución de nuevos fenotipos predadores por selección natural. Importante, que los depredadores puedan extinguirse muestra los límites de su diseño confrontado a un nuevo entorno selectivo y en una escala de tiempo evolutiva (no conductual). La misma lógica ha de usarse cuando los humanos y otras especies culturales utilizan recursos y artefactos. Ellos devienen en agentes selectivos de estos últimos si interfieren en sus probabilidades de replicación diferencial.

Los humanos, como agentes selectivos, expresando su naturaleza evolucionada por selección tienen el potencial para modificar la información cultural y genética de sus entornos, como el modelo de construcción de nicho predice (Odling-Smee *et al.* 2003). La herencia ecológica es un concepto importante en esta discusión, y hace referencia a los entornos selectivos que las nuevas generaciones heredan de sus ancestros, que lo han modificado en escalas de tiempo evolutivas (Odling-Smee *et al.* 2003). Las consecuencias de la herencia ecológica pueden ser estudiadas arqueológicamente (ver Riede 2008).

Como la evolución selectiva puede ser concebida como un proceso económico (Eldredge 1989), los modelos de optimización tienen un valor analítico profundo. Dado que la energía y los nutrientes son esenciales para la supervivencia de un organismo durante toda su ontogenia y para su reproducción, es necesario apelar a la selección natural para explicar el

registro arqueológico del consumo de alimentos (ver Gremillion 2002), incluyendo a los artefactos vinculados con su procuramiento, procesamiento y consumo (ver López 2009). El comportamiento predatorio es una área central para la aplicación de modelos adaptativos (Bettinger 1991). Pero como los seres humanos socialmente aprenden muchos de sus comportamientos de adaptación, incluyendo las estrategias de obtención de recursos, lo esperable es que la transmisión cultural, sobre todo la transmisión vertical, tome el control de estos comportamientos (Guglielmino *et al.* 1995). El modelo de dieta óptima predice que cualquier predador sesgará su dieta a los recursos con mayores tasas de retorno promedio. Por ejemplo, en un ambiente donde las presas de mayor tamaño y alto rendimiento son abundantes y accesibles, estas se preferirán siempre por sobre las de menor tamaño y bajo rendimiento, dado que así se consiguen las mayores tasas de retorno promedio. Este seguramente fue el caso de los camélidos americanos, como presas potenciales de poblaciones humanas. Asumiendo la acción de la transmisión cultural, el sesgo adaptativo de los individuos de preferir a las presas grandes conducirá a la retención selectiva y a la transmisión, en la escala de la población, de la *práctica de caza de animales grandes* - un rasgo cultural. En escalas más amplias a las conductuales la selección natural ascenderá al nivel de los individuos. Como la selección ocurrida en el nivel del comportamiento retiene variación que es adaptativa en el nivel focal de los individuos, un proceso selectivo multinivel, no conflictivo, retendrá a la práctica de caza de animales grandes en el largo plazo y llevará a la evolución selectiva de una *tradición económica*. Y esto podría explicar el proceso de intensificación del uso de los camélidos que tuvo lugar en las tierras altas del noroeste de Argentina desde el Holoceno Temprano (Yacobaccio 2001). Como una tradición económica implica un conjunto de comportamiento y artefactos que coevolucionan en el tiempo, la documentación de linajes de artefactos es una vía adecuada para discutir empíricamente estos procesos. Esto podría hacerse a partir del estudio de las genealogías culturales en los sistemas de procuración y procesamiento de recursos, por ejemplo en las puntas de proyectil. Esto daría lugar al estudio de patrones arbóreos (cladísticos) o ramificantes (reticulados) en las filogenias de los artefactos ligados con la estrategia económica, como Cardillo (2009) mostró para las puntas de proyectil holocénicas.

Este ejemplo ilustra la lógica que permite vincular un conjunto de modelos importantes del comportamiento de microescala, basados en la ecología evolutiva, con los patrones evolutivos de escalas arqueológicas. Por lo tanto, si vamos a aplicar estos modelos ecológicos seleccionistas, debemos ser conscientes de que ellos serán útiles no por asumir "fenotipos con diseños óptimos", que se expresan en el tiempo ecológico-etnográfico, para usarlos como dispositivos interpretativos de la evidencia arqueológica. En vez de esto debemos apelar a la

capacidad de estos modelos para predecir de una manera probabilística (*sensu* Dunnel 1999), el tipo de variación fenotípica que la selección natural va a retener en escalas de tiempo largo, arqueológicas, y en relación con variables ambientales específicas. El punto crítico a remarcar es que, debido a que estamos interesados en evolución, estos modelos nos permiten construir hipótesis sobre algunos patrones direccionales macroevolutivos producidos por procesos microevolutivos. En estos procesos de escala micro los humanos actuando como agentes de selección sobre diversas poblaciones de interactores (artefactos, conductas u otras especies con las que interactúan) de ninguna manera se libran de la selección natural en escalas más inclusivas. Y esto nos permite encausar el trabajo analítico al problema importante de distinguir entre procesos y patrones, tomando como base el registro arqueológico.

#### LA EVOLUCIÓN DE LA CERÁMICA TEMPRANA EN LA PUNA ARGENTINA FUE UN PROCESO SELECTIVO

Los modelos de optimización son herramientas útiles para aplicar en el análisis de ingeniería inversa, generando hipótesis sobre la dimensión funcional de la variación de acuerdo a criterios óptimos dependientes del contexto selectivo. Por ejemplo, la puna de Argentina es un desierto de altura situado por encima de los 3.000 ms.n.m. La disponibilidad de recursos adecuados como combustible es escasa. Además, la hipoxia (la baja concentración de oxígeno atmosférico, debido a la altitud) aumenta las necesidades de combustible para la cocción de los alimentos. La investigación etnográfica y experimental, realizada entre agricultores y pastores de la puna, muestra que las tasas de retorno de los recursos comestibles están muy condicionadas por la disponibilidad de combustible para cocinarlos y por las tecnologías de cocción. Esto es muy marcado en el caso del maíz que puede variar en su rendimiento más del 100 por ciento de acuerdo a la tecnología de cocción utilizada (Muscio 2004).

Del mismo modo, los costos de producción de cerámica son en extremo sensibles a la disponibilidad de combustible (Camino 2006). A partir de este conocimiento sobre el entorno selectivo de la cerámica producida y utilizada en baja escala en la puna, se propuso que la selección natural fijaría, en un linaje de cerámica, cualquier rasgo con el potencial para disminuir los costos de cocción de los recursos y los costos de sustitución de piezas, incrementando así la tasa de retorno global de los recursos cocidos (Muscio 2004). Bajo esta hipótesis se estudiaron los conjuntos cerámicos tempranos de la región.

En la puna Argentina el primer registro de cerámica está fechado en torno a 3.000 BP, y en un contexto de economías de pastoreo y caza. Más tarde, alrededor de 2.500 BP, la cerámica aparece relacionada con la agricultura y el pastoralismo. Para tratar la dimensión genealógica de la hipótesis se utilizó el análisis cladístico y el método de seriación (O'Brien y Lyman 2001). El rol de la selección se evaluó a partir del comportamiento en el tiempo de un rasgo simple: la media del espesor de la pared, que las vasijas de cocción esta positivamente correlacionada con la conductividad térmica y con la resistencia al estrés térmico (O'Brien *et al.* 1994).

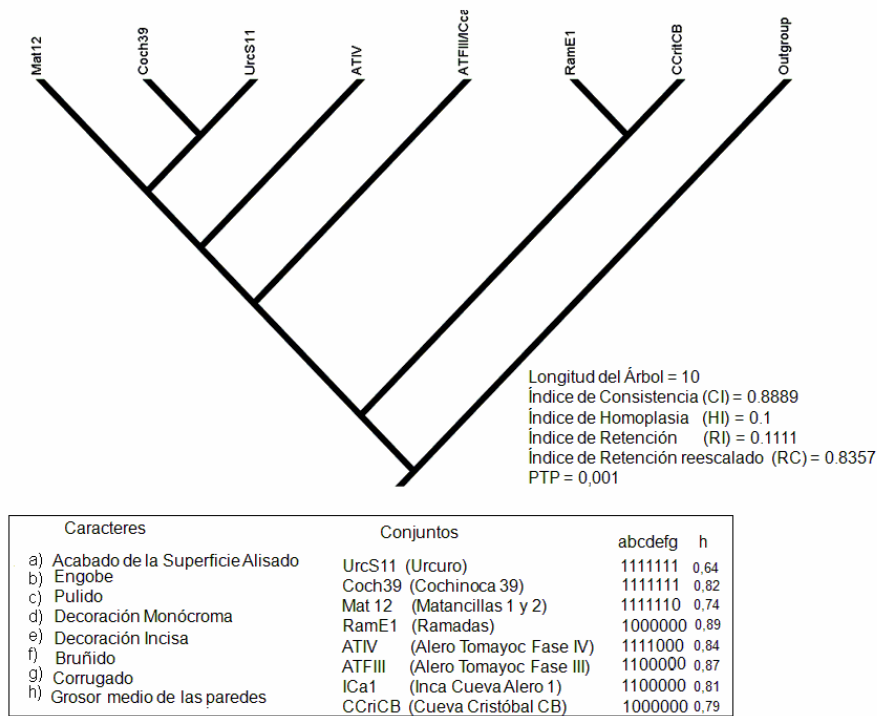


Figura 2: Cladograma de la cerámica temprana de la puna de Argentina. El recuadro informa los caracteres, los conjuntos analizados y la matriz de datos. Para una revisión extensiva de la bibliografía ver Muscio( 2004, 2009).

La Figura 2 muestra el cladograma enraizado de los primeros conjuntos de cerámica de la región. Sólo un cladograma se obtuvo por el método de búsqueda exhaustiva utilizando

PAUP 4.1 (Swofford 2002). La matriz inspeccionada fue de ocho caracteres binarios, incluyendo la media del espesor de la pared (ver detalles y bibliografía completa en Muscio 2004, 2009), y donde las unidades taxonómicas son los conjuntos. La señal filogenética obtenida es muy fuerte y significativa (RI = 0,8357, TL = 10, PTP=0,01), documentando un proceso de evolución ramificante con bajísima homoplasia (CI = 0,8889). Recordemos que la homoplasia es la cantidad de cambio evolutivo que no puede ser explicada en términos de una filogenia ramificada y que responde a la convergencia evolutiva, al paralelismo y a la transferencia horizontal de información (Muscio 2009). Entonces estos datos sugieren muy consistentemente que en la región de estudio la cerámica temprana evolucionó de manera darwiniana, es decir en un historia de descendencia con modificación, en donde los conjuntos provenientes de las distintas áreas están emparentados por la transmisión cultural. ¿Que rol tuvo la selección natural en esta historia evolutiva?

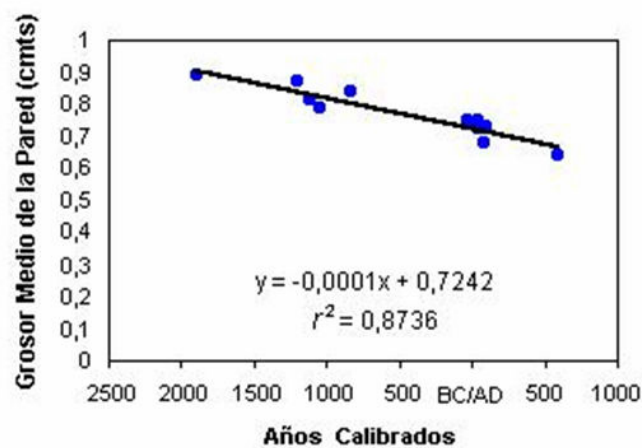


Figura 3: Patrón de declinación temporal del grosor medio de las paredes de la cerámica de los conjuntos tempranos de la puna argentina, exponiendo la acción de la selección direccional.

La Figura 3 muestra un patrón muy sólido de declinación a lo largo del tiempo del espesor de la pared medido en milímetros, con una rápida tasa de cambio de aprox.  $-0,001$  mm/año, lo que es coherente con un proceso de selección direccional optimizante. Esta tasa de cambio es un indicador del fuerte control selectivo que tuvo la toma de decisión y la transmisión sesgada sobre el espesor de la pared de las vasijas. Nótese que hasta aquí el interactivo bajo análisis es el artefacto. En un contexto de agregación espacial y de movilidad residencial reducida, asociado con la producción de alimentos, las vasijas de cocción de paredes

más delgadas aumentaron las tasas de retorno global de los recursos cocidos. Estas mejoras en los costos de procesamiento de los alimentos y en los costos de reemplazo de piezas, impactando en la estrategia económica global, aumentaron el éxito reproductivo de los individuos, de los usuarios de estas tecnologías evolucionadas por selección en el nivel del artefacto. Por lo tanto, una explicación completa del proceso evolutivo de esta cerámica temprana de la puna Argentina tiene la forma de un proceso selectivo no conflictivo que actuó en el nivel del artefacto y en el nivel de los individuos. Sobre esta base, y bajo un modelo de correlación entre éxito reproductivo y demografía, se puede predecir que estas mejoras económicas deberían asociarse con una demografía creciente de las poblaciones humanas en la escala regional. La dimensión demográfica de este proceso es tema de investigación futura.

## CONCLUSIÓN

La teoría evolutiva, basada en el principio de Darwin de selección natural, produjo la unificación y el éxito de las ciencias biológicas. La "síntesis moderna" dio lugar a la proliferación de una diversidad de disciplinas que dan cuenta de los variados fenómenos evolutivos del mundo natural. Y en este marco fue clave el reconocimiento de que los patrones macroevolutivos son generalmente el resultado de mecanismos microevolutivos (Foley 1992), y que la selección darwiniana puede operar sobre diversas entidades evolutivas o "individuos darwinianos" (Gould 2002).

La búsqueda de interpretaciones etnográficas del registro arqueológico ha sido una tentación persistente a lo largo de la historia de la disciplina. Como el registro arqueológico no es un fenómeno capaz de brindar información de procesos de escala etnográfica, las preguntas de esta índole llevan inevitablemente a callejones sin salida. Y este es el principal error del uso de los modelos de la ecología evolutiva como dispositivos interpretativos del registro arqueológico. El valor de los modelos de la ecología evolutiva para su aplicación en arqueología reside en su potencial para generar expectativas acerca de los entornos selectivos que genera la toma de decisión operando sobre variación cultural.

La arqueología evolutiva y la ecología evolutiva son totalmente compatibles cuando se advierte que la selección de variación cultural por mecanismos de toma de decisión y replicación sesgada es una variedad de la selección natural. Y esta variedad de selección es la

consecuencia del cambio en el nivel de los interactores en juego: del pasaje de la selección actuando sobre los organismos a su acción sobre artefactos y conductas.

En resumen, los vínculos entre los procesos microevolutivos y los patrones macroevolutivos documentados por los arqueólogos resultan de reconocer que la variación cultural, frecuentemente, evoluciona en entornos que incluyen a humanos y otros animales culturales como agentes que generan presiones selectivas definidas, y que estos agentes no son inmunes a la acción de la selección. En consecuencia el estudio de la evolución cultural es otra ramificación de un árbol lógico más fecundo y general que, arraigado en la biología evolutiva, no necesita de los artificios de teorías antropológicas diseñadas para el "caso especial de la cultura".

*Agradecimientos:* Agradezco profundamente a Ramiro Barbarena y a Karen Borrazzo por invitarme a realizar esta contribución, y a Marcelo Cardillo por sus comentarios. Este trabajo fue financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de la República Argentina (Conicet).

## BIBLIOGRAFÍA

- Barton, C. M. 2008 *General Fitness*, Transmission, and Human Behavioral Systems. En O'Brien, M.J. (ed.). *Cultural Transmission and Archaeology Issues and Case Studies*, 112-119, Society For American Archaeology.
- Bettinger, R.L. 1991 *Hunter-gatherers: Archaeological and Evolutionary Theory*. Plenum Press. New York
2008. *Cultural Transmission and Archaeology*. En O'Brien, M.J. (ed.). *Cultural Transmission and Archaeology Issues and Case Studies*, 1-9, Society For American Archaeology.
- Blackmore, S. 1999. *The Meme Machine*. Oxford University Press.
- Borrero, L. 1993. Artefactos y Evolución. *Palimpsesto* (3:15-32). Buenos Aires.
- Boyd, R. y P. J. Richerson, 1985. *Culture and the Evolutionary Process*. Chicago: University of Chicago Press.
- Buss, Leo W. 1988. *The Evolution of Individuality*. Princeton University Press
- Camino, U. 2006. *La Cerámica del Período Agro-Alfarero Temprano de la Quebrada de Matancillas (puna de la Provincia de Salta)*. Tesis de Licenciatura en Antropología. FFyl, Universidad de Buenos Aires. Ms.



- Cardillo, Marcelo 2009. Temporal Trends in the Morphometric Variation of the Lithic projectile Points during the Middle Holocene of Southern Andes (Puna Region). En H.J. Muscio y G. López (eds.), *Theoretical and Methodological issues in Evolutionary Archaeology. Toward a Unified Darwinian Paradigm*, 13-20. BAR International Series 1915. Oxford.
- Cavalli-Sforza, L. L. y M.W. Feldman 1981. *Cultural Transmission and Evolution*. Princeton: Princeton University Press.
- Dennett, D.C. 1995. *Darwin's Dangerous Idea. Evolution and the Meanings of Life*. Penguin Books. London
- Dunnell, R. C. 1978. Style and function: A Fundamental Dichotomy, *American Antiquity* (43 :192 – 202).
1995. What is it that Actually Evolves? En P.A. Teltser (ed.) *Evolutionary Archaeology Methodological Issues*, 33-50. Tucson: University of Arizona Press.
2001. Foreword. En T. Hurt y G. Rakita,(eds.) *Style and Function: Conceptual Issues in Evolutionary Archaeology*, (xiiv-xxiv). Bergin and Garvey, Westport. Connecticut.
- Durham, W. 1992. *Coevolution: Genes, Culture and Human Diversity*. Stanford University Press, Stanford.
- Edwards, D.,y J.F. O'Connell, 1995. Broad Spectrum Diets in Arid Australia. *Antiquity* 69:265.
- Eldredge, N. 1989. *Macroevolutionary Dynamics: Species, Niches and Adaptive Peaks*. MacGraw-Hill, New York.
- Foley, R. 1992. Evolutionary Ecology of Fossil Hominids. En E.A. Smith E.A y B. Winterhalder (eds.). *Evolutionary Ecology and Human Behavior*, 131-164. Aldine de Gruyter, New York.
- Gould, S, J. 1994. Tempo and Mode in the Macroevolutionary Reconstruction of Darwinism, *Proceedings of The National Academic of Sciences of the Unites States of America* (91)6764-6771.

2002. *The Structure of Evolutionary Theory*. The Belknap Press of Harvard University Press.
- Gremillion, K.J. 2002. Foraging Theory and Hypothesis Testing in Archaeology: An Exploration of Methodological Problems and Solutions. *Journal of Anthropological Archaeology* (21)142–164.
2009. Two Faces of Darwin: On the Complementarity of Evolutionary Archaeology and Human Behavioral Ecology. En H.J. Muscio y G. López (eds.), *Theoretical and Methodological issues in Evolutionary Archaeology. Toward a Unified Darwinian Paradigm*, 39-47. BAR International Series 1915. Oxford.
- Guglielmino, C.R., Viganotti, B. Hewlett, y L.L. Cavalli-Sforza 1995. Cultural Variation in Africa: Role of Mechanisms of Transmission and Adaptation. *Proceedings of The National Academic of Sciences of the Unites States of America* (92)7585-7589.
- Hanski I., A., M.E. Gilpin.1997. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. Elsevier Science, Academic Press.
- Hull, D. 1980 Individuality and selection. *Annual Review of ecology and Systematics* (1:1-18)
- Merlo, L.M.F, J.W. Pepper, B.J. Reid, y C.C. Maley 2006. Cancer as an Evolutionary and Ecological Process. *Nature Reviews Cancer* (6) 924-935
- Laland, K.N., G.R. Brown 2006. Niche Construction, Human Behavior, and the Adaptive-Lag Hypothesis. *Evolutionary Anthropology*, (15)95-104.
- Leonard, R. D; G.T. Jones 1987. Elements of an Inclusive Evolutionary Model for Archaeology. *Journal of Anthropological Archaeology* (6) 199-219.
- Lewontin, R.C. 1970. The Units of Selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* (1)1-18.
- López, Gabriel 2009. The Study of the Archaeological record of Santa Rosa de los Pastos Grandes, Puna of Salta, Argentina, from an Inclusive Evolutionary Perspective. En H.J. Muscio y G. López (eds.), *Theoretical and Methodological*

- issues in Evolutionary Archaeology. Toward a Unified Darwinian Paradigm.* 49-55. BAR International Series 1915. Oxford.
- Lyman, R. L. y M.J. O'Brien 1998. The Goals of Evolutionary Archaeology: History and Explanation, *Current Anthropology*, (39) 615-652.
2001. On Misconceptions of Evolutionary Archaeology: Confusing Macroevolution and Microevolution, *Current Anthropology*, (42):408-409.
- Maxwell T. W 2001. *Directionality, function, and adaptation in the archaeological record.* En T. Hurt y G. Rakita,(eds.) *Style and Function: Conceptual Issues in Evolutionary Archaeology*, 41-50. Bergin and Garvey, Westport. Connecticut.
- Mesoudi, A., A. Whiten, K.N. Laland, 2006. Towards a Unified Science of Cultural Evolution. *Behavioral and Brain Sciences*. (29) 329-383.
- Muscio, H. J. 2002. Cultura Material y Evolución. En: G.A. Martínez, y J.L. Lanata (eds.) *Perspectivas Integradoras en Arqueología y Evolución: Teoría, Métodos y Casos de Aplicación*, 21-54.. INCUAPA, Olavarría.
2004. *Dinámica Poblacional y Evolución Durante el Período Agroalfarero Temprano en el Valle de San Antonio de los Cobres, Puna de Salta, Argentina.* Tesis Doctoral, FFyL, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
2009. A Synthetic Darwinian Paradigm in Evolutionary Archaeology is Possible and Convenient . En H.J. Muscio y G. López (eds.), *Theoretical and Methodological issues in Evolutionary Archaeology. Toward a Unified Darwinian Paradigm*, 73-82. BAR International Series 1915. Oxford.
- Nee, S., N.May, y M.P Hassel 1997. Two-Species Metapopulation Models. En I.A. Hanski y M.E, Gilpin(eds.) *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*, 123-148.. Elsevier Science, Academic Press.
- Neff, H. 2001. Differential Persistence of what? The Scale of Selection Issue in Evolutionary Archaeology. En T. Hurt y G. Rakita,(eds.) *Style and Function: Conceptual Issues in Evolutionary Archaeology*, 25-40. Bergin and Garvey, Westport. Connecticut.
- O'Brien, M. J. y R.L. Lyman, 2000. *Applying Evolutionary Achaeology.* New York: Kluwer Academic.

2002. Evolutionary Archeology: Current status and future prospects. *Evolutionary Anthropology*, (11) 26-36.
2003. *Cladistics and Archaeology*. Salt Lake City: University of Utah Press.
- O'Brien, M. J., T.D Holland y R.J Hoard, y G.L Fox 1994. Evolutionary Implications of Design and Performance Characteristics of Prehistoric Pottery. *Journal of Archaeological Method and Theory* (3):211-304.
- Odling-Smee F.J: Laland K-N; Feldman M.W. 2003. Niche Construction: The Neglected Process in Evolution. *Monographs in Population Biology* 37. Princeton: Princeton University Press
- Kosse, K. 1994 The Evolution of Large, Complex Groups: A Hypothesis. *Journal of Anthropological Archaeology* (13:35-50).
- Riede, F. 2008 Maglemosian memes: Technological Ontogeny, Craft Traditions, and the Evolution of Northern European Barbed Points. En O'Brien, M.J. (ed.). *Cultural Transmission and Archaeology Issues and Case Studies*, 178-189, Society for American Archaeology.
- Rindos, D. 1984. *The Origins of Agriculture: and Evolutionary Perspective*. New York: Academic Press.
1989. Darwinism and Its Role in the Explanation of Domestication. En D.R Harris y G. Hillman (eds.), *Foraging and Farming, The Evolution of Plant Domestication*, 26-54. Unwin Hyman, Londres.
- Shennan, S. J. 2003. *Genes, Memes and Human History*. London: Thames and Hudson.
- Schiffer, M.B., J.M. Skibo 1997. The Explanation of Artifact Variability. *American Antiquity* (62) 27-50.
- Smith, E. A. 2000. Three Styles in the Evolutionary Analysis of Human Behavior. En L. Cronk, N. Chagnon y W. Irons, (eds.) *Adaptation and Human Behavior An Anthropological Perspective*, 27-46. Aldine de Gruyter, New York.
- Swofford, D.L., 2002. PAUP \*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Other Methods). Sinauer Associates, Sunderland.

Yacobaccio, H. 2000. La Domesticación de Camélidos en el Noroeste Argentino. En (E. Berberían y A. Nielsen (eds.) Historia Prehispánica Argentina, Tomo 1, 7-40, Editorial Brujas, Córdoba.