

PASCHETTA, CAROLINA
La transición tecnol

2012

71197

71197

MFN:
Clasif:
T-759

71197



UNIVERSIDAD NACIONAL DE RIO CUARTO

Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales

**La transición tecnológica en humanos modernos y su
impacto en la morfología craneofacial: una evaluación
de la plasticidad en respuesta al estrés masticatorio**

Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas

Lic. Carolina A. Paschetta

Director: Dr. Rolando González-José

Co-director: Dr. Héctor H. Varela

Jurado:

Dra. Julieta Gómez Otero

Dr. Ismael E. di Tada

Dr. S. Iván Pérez

Junio 2012

A mi familia, quienes a pesar de la
distancia están tan cerca

Agradecimientos

Escribir los agradecimientos ha sido más difícil de lo que pensaba. Son tantas las personas que de alguna manera colaboraron para que pudiera finalizar esta tesis que espero no olvidarme de ninguna:

A las instituciones que financiaron económicamente e hicieron posible la realización de esta tesis, el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, mediante las Becas Doctorales Tipo I y II, y la Wenner Gren Foundation for Anthropological Research (USA, proyecto "Dietary shifts during modern human evolution and their effect on craniofacial size and shape" GR 8223). También a las instituciones que me albergaron, el Centro Nacional Patagónico y la Universidad Nacional de Río Cuarto.

A Rolando González-José, mi director, o mi orientador como él prefiere ser llamado... y vaya que sí lo es! Gracias Rolo por compartir todos tus conocimientos científicos, por acompañarme a descifrar aquellos que se veían oscuros, por poner a mi alcance los recursos del grupo, por la confianza, pero sobre todo gracias por tu sencillez y calidad humana, que en definitiva estoy segura de que eso es lo más importante!

A Hugo Varela, mi codirector. Aunque nuestro contacto no fue tan frecuente debido a la distancia, siempre estuvo al pie del cañón cuando lo necesité. Gracias por mostrarme el camino de la antropología biológica hace unos cuantos años atrás y seguir acompañándome. Gracias por tus comentarios atinados y por atajarme los caminos administrativos!

A Julieta Gómez-Otero, Ismael di Tada e Iván Pérez, mi Comisión Asesora y Jurado de Tesis, por el constante seguimiento que hicieron durante el desarrollo de este trabajo y sus oportunos comentarios.

A mis compañeros de trabajo: Sol, Mari, Luli, Ariadna y Mirsha quiero agradecerles el aguante en lo académico, pero fundamentalmente en lo personal. Cada uno de ustedes y desde su lugar me acompañaron e hicieron que este transitar se hiciera súper ameno mate de por medio. Gracias!!!!

La toma de datos ha sido un parte muy importante de esta tesis, la misma me ha llevado por diferentes museos e instituciones, y por lo tanto quiero agradecer a las personas que me recibieron, se pusieron a mi disposición y me brindaron su ayuda desinteresadamente: Mariano Del Papa, Andrés Di Bastiano y Héctor Pucciarelli en el Museo de la Plata; Claudia Aranda y Karina Zuccala en el Museo Etnográfico de

Buenos Aires, Miriam Ayala, Adolfo Gil y Gustavo Neme en el Museo Municipal de Historia Natural de San Rafael; Albertina Ortega Palma y Carlos Karam en la Escuela Nacional de Antropología e Historia de México; Arturo Talavera y Liliana González en el Museo Nacional de Antropología e Historia de México; Gabriela Sánchez-Mejorada y Jorge Gómez-Valdés en la Universidad Autónoma de México; Nancy O'Malley y George Crothers en el William S. Webb Museum of Anthropology de Lexington.

A mi familia va uno de los agradecimientos más importantes. A mi mamá le agradezco por alentarme constantemente y tener siempre la palabra más dulce y la caricia más cálida. A mi hermana por darme coraje, ponerse feliz por cada uno de mis logros y hacerme sentir tan querida. A mi papá por el acercamiento de estos últimos años. A la viejita más linda de este planeta, la Zula, por el amor de abuela y porque bufandas mediante se aseguró de que su Carito no pasara frío.

A mis amigos de Madryn: Xime, Lau, Ana, Moni, Mari, Ana, Nadia, Vir y La Prima Paula por el enorme aguante, por hacerme sentir en casa y por dejarme forma parte de sus vidas. Y a los amigos de otras latitudes: Fer, Clau, Vero, Ana, Marito, Turco, Brandolito, Juliet, Alanis, Vero, Eve y Vero, por el aguante desde la distancia, porque mediante chat, mail o mensaje me enseñarme que el cariño no conoce de distancias.

Por los inciertos caminos de la vida, a Horacio.

Resumen

La forma y el tamaño craneofacial derivan de múltiples procesos del desarrollo que se ven afectados por estímulos genéticos, epigenéticos, las interacciones genes-ambiente, la herencia no genética (cultura), entre otros. Entre los numerosos cambios culturales, aquellos relacionados a los ítems alimenticios y a las diferentes técnicas de procesamiento de los alimentos han sido responsables, por lo menos en parte, de los cambios morfológicos craneofaciales observados en grupos de humanos modernos. El cambio de una dieta poco procesada y por lo tanto dura, hacia una dieta más procesada y por consiguiente más blanda, supondría una disminución en las cargas masticatorias que conlleva a la disminución de las fuerzas de mordida y cambios en el aparato músculo-esquelético; y como consecuencia la disminución de las tensiones que sufre el cráneo durante la mecánica masticatoria. En este trabajo se analizaron tres grupos humanos que habitaron una misma región geográfica, y para los cuales se tiene evidencia de que ocurrieron importantes cambios en su modo de subsistencia, sin que ello haya sido acompañado por grandes fluctuaciones genéticas causadas por migraciones, extinciones, cuellos de botella, etc. Dos de estas transiciones (Cuyo y Valle del Río Ohio) representan cambios de un estilo de vida cazador-recolector a uno agricultor, mientras que la tercera (Valle Central de México) está formada por un grupo agricultor que posteriormente cambió a un estilo de vida colonial, y finalmente al desarrollo de una dieta moderna. Además, se incluyeron en el análisis tres grupos que representan una única estrategia económica: Chubut y Delta del Río Paraná (cazadores-recolectores) y Doncellas (agricultores). El estudio se llevó a cabo utilizando diferentes técnicas de morfometría geométrica. En cada uno de los 459 cráneos se digitalizaron 90 *landmarks* y *semi-landmarks* en tres dimensiones. Para el análisis, el cráneo fue dividido en diferentes regiones de interés biomecánico siguiendo una jerarquía de tres niveles: CRANEO ENTERO (Neurocráneo [bóveda y basicráneo], Facial [facial inferior y facial superior], Masticatorio [alveolar, temporal y articulación temporo-mandibular]). Se realizaron diferentes análisis estadísticos para poner a prueba diferencias en el tamaño, la forma, la relación entre la integración morfológica y la variabilidad y la fuerza de mordida. Todos los análisis se realizaron a dos niveles, por un lado se estudiaron las diferencias entre las transiciones, y por el otro se analizaron las diferencias dentro de las transiciones, entre las economías. Todos los análisis se calcularon para cada una de las regiones del cráneo. Los resultados indican que existen más diferencias de tamaño y forma entre las distintas transiciones, que entre las dietas dentro de cada transición, lo que deja en evidencia el fuerte efecto poblacional que existe entre los grupos. Dentro de las transiciones y entre estrategias, los cambios de tamaño y forma no ocurren con la misma intensidad en todas las regiones del cráneo, sino que las estructuras íntimamente vinculadas con la mecánica masticatoria son las que se encuentran más afectadas por el fenómeno evaluado. Los mayores cambios se concentran en las áreas de inserción de los músculos temporal (región lateral del cráneo) y masetero (el arco cigomático) y también en la región facial inferior. El patrón de integración morfológica y variabilidad cambia en las regiones craneales, pero se mantiene a través de las transiciones. La parte inferior de la cara y el borde alveolar manifiestan los mayores grados de integración morfológica y variabilidad, mientras que la parte alta de la cara, la articulación temporo-mandibular y el basicráneo se encuentran altamente integrados, pero presentan baja variabilidad. Además, se pudo verificar que los grupos que consumieron dietas más duras muestran evidencia de haber desarrollado una mayor fuerza de mordida que los grupos que consumieron dietas más blandas. Resumiendo, los resultados muestran mayor cantidad de cambios (de tamaño, forma y covariación) puntuales, localizados en estructuras que sufren alto estrés masticatorio. Ello, junto a la evaluación de un parámetro biomecánico (fuerza de mordida), indica que varios rasgos responden de manera integrada para lograr una mayor eficiencia masticatoria.

Abstract

The skull's shape and size derives from multiple development processes affected by genetics, epigenetics, gene-environment interactions, and not genetic inheritance (culture). Among the cultural changes, those related to diet composition and food processing techniques are good candidates to have been responsible for some of the craniofacial morphological changes observed in modern humans groups. It has been hypothesized that the shift from a low-processed and hard diet to a more processed, soft diet, has decreased the masticatory loads experienced by the skull during chewing, leading to lower bite forces and changes in the muscular-skeletal apparatus and consequently the reduction of tension experienced by the skull during mastication mechanics. Three transitional human populations were analyzed in order to evaluate this general hypothesis. Samples came from groups that inhabited the same geographical region and for which the evidence shows that major changes occurred in their subsistence mode, rather than large fluctuations caused by microevolutionary agents like migration, extinction, bottlenecks, etc. Two of these transitions, Cuyo and Ohio River Valley, represent changes in lifestyle from hunter-gatherer to farmer lifestyles, whereas the third, belonging to the Central Valley of Mexico, is formed by a basal farmer group evolving towards a colonial lifestyle, and ending up on a modern lifestyle (and diet). In addition, the analysis included three single economic-strategy groups: Chubut and Delta del Rio Paraná (hunter-gatherers) and Doncellas (farmers). The study was carried out using geometric morphometric techniques. Ninety 3D landmarks and semi-landmarks were digitized on 459 skulls. The landmark coordinates were divided into several different regions of biomechanical interest, following a three-level hierarchy approach : WHOLE SKULL (including the Neurocranium [further including the vault and basicranium], the Face [including the lower face and upper facial], and the Masticatory [further subdivided into alveolar, temporal and temporo mandibular joint]). Multivariate statistical analyzes were performed to test for differences in size, shape, and morphological integration and variability levels in the different hierarchies. Alternatively, bite forces were computed on the different groups. To separate the effects of population intrinsic differences from differences due to diet change, all the analyses were performed at two levels, between transitions and within transitions between economies. Results indicate that, as expected, there are more differences in size and shape between transitions than within transitions between economies. This result evidences the importance of controlling for population effects when dealing with analyses of transitional groups. However, size and shape changes do not occur in the same intensity across all skull regions. Instead, these structures closely linked to masticatory mechanics are the most affected in statistical terms. The greatest changes are focused on the temporal (muscular attachment site at the lateral walls of the vault), the masseter attachment region (the zygomatic arch), and in the lower facial region. The morphological integration and variability pattern significantly varies at the different skull regions, but is maintained across the transitions. The alveolar border and the lower face are the regions manifesting greater value of morphological integration and variability, while the upper face, the temporo-mandibular joint and the basicranium are highly integrated and poorly variable. In addition, the hard-food groups show greater bite forces than the softer diet's groups. In summary, the results show localized changes, mainly involving shape and covariance structure in high stressed structures. These results, along with the biomechanic analysis, indicate that the response to variable masticatory loadings should be seen as a very integrated reaction involving specific structures of the skull.

Índice de contenidos

i Agradecimientos
 iii Resumen
 iv Abstract
 v Índice de contenidos
 viii Índice de tablas
 ix Índice de figuras
 x Lista de abreviaturas

PARTE I: INTRODUCCION

CAPITULO 1

1.1 Entre armas, utensilios y herramientas: la evolución del género Homo..... 1

CAPITULO 2

1.2 Evolución biológica y cultural. Una estrecha relación de interdependencia..... 10

CAPITULO 3

1.3 El fenotipo craneofacial, su desarrollo, y su relación con la función masticatoria..... 16

Efectos de la dureza de la dieta en el tamaño y la forma, la integración morfológica, y la biomecánica del cráneo..... 19

CAPITULO 4

1.4 El órgano masticador: anatomía y función..... 25

La articulación temporo-mandibular..... 30

PARTE II: OBJETIVOS E HIPOTESIS

CAPITULO 5

2.1 Objetivo general..... 33

2.2 Objetivos particulares..... 33

Objetivos particulares metodológicos: Cómo abordar el estudio de los cambios culturales y su efecto sobre el fenotipo..... 34

Objetivos particulares analíticos: Hacia una estimación del efecto del cambio de la dieta sobre el cráneo..... 34

2.3 Planteo de hipótesis..... 35

Hipótesis nula..... 35

Hipótesis alternativa..... 35

PARTE III: MATERIALES Y MÉTODOS

CAPITULO 6

3.1 Toma de datos..... 37

Landmarks y semi-landmarks utilizados..... 39

División del cráneo en regiones..... 47

3.2 Detalles de las muestras..... 54

Transiciones económicas..... 55

Cuyo..... 55

Valle Central de México..... 57

<i>Valle del Río Ohio</i>	59
<i>Colecciones de una sola estrategia económica o no transicionales</i>	61
<i>Chubut</i>	61
<i>Delta del Río Paraná</i>	62
<i>Doncellas</i>	63
<i>Relación entre transiciones tecnológicas y dureza de los ítems dietarios</i>	64
CAPITULO 7	
3.3 Morfometría geométrica.....	66
3.4 Análisis preliminares al tratamiento estadístico de los datos.....	68
<i>Análisis Generalizado de Procrustes</i>	68
<i>Búsqueda, identificación y eliminación de valores extremos</i>	68
<i>Corrección del efecto alométrico</i>	69
<i>Corrección del efecto del sexo</i>	70
3.5 Análisis estadístico.....	71
<i>Análisis de componentes principales</i>	71
<i>Análisis de la varianza de dos vías y Análisis de la varianza multivariado</i>	72
<i>Análisis de la varianza de diseño anidado ó jerárquico</i>	73
<i>Análisis discriminante canónico</i>	74
<i>Regresión entre la varianza escalada de los autovalores (SVE) y traza de la matriz de varianza/covarianza (TVC)</i>	74
<i>Fuerza de mordida</i>	76
PARTE IV: RESULTADOS	
CAPITULO 8	
4.1 Generalidades acerca de los resultados.....	78
4.2 Evaluación de cambios en el tamaño y forma	81
<i>Cambios en el tamaño</i>	81
<i>Cambios en la forma</i>	91
CAPITULO 9	
4.3 Cambios en los patrones de integración morfológica.....	107
CAPITULO 10	
4.4 Cambios en parámetros biomecánicos (fuerza de mordida unilateral y bilateral).....	114
<i>Prueba t de Student y ANOVA de una vía</i>	114
PARTE V: DISCUSION, CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS	
CAPITULO 11	
5.1 Cómo abordar el estudio de los cambios culturales y su efecto sobre el fenotipo.....	120
CAPITULO 12	
5.2 Hacia una estimación del efecto del cambio de la dieta sobre el cráneo: consideraciones generales previas.....	123

CAPITULO 13

5.3 Hacia una estimación del efecto del cambio de la dieta sobre el cráneo: tamaño y forma.....	126
---	-----

CAPITULO 14

5.4 Hacia una estimación del efecto del cambio de la dieta sobre el cráneo: integración morfológica.....	134
--	-----

CAPITULO 15

5.5 Hacia una estimación del efecto del cambio de la dieta sobre el cráneo: parámetros biomecánicos.....	139
--	-----

CAPITULO 16

5.6 Comentarios finales generales.....	141
--	-----

CAPITULO 17

5.7 Conclusiones.....	143
5.8 Perspectivas futuras e implicancias biomédicas.....	145
Bibliografía.....	146

Indice de tablas

- Tabla 1. Características de los modos tecnológicos según Clark (1968).
- Tabla 2. Listado de los museos/instituciones visitadas y detalles de las muestras transicionales estudiadas.
- Tabla 3. Listado de los museos visitados y detalles de las poblaciones aisladas (no transicionales) estudiadas.
- Tabla 4. Lista de *landmarks* y *semi-landmarks*.
- Tabla 5. Detalle de la configuración de *landmarks* y *semi-landmarks* que forman parte de cada una de las regiones del cráneo.
- Tabla 6. Datos cuali-cuantitativos de la subsistencia económica para cada población.
- Tabla 7. Tabla resumen donde se consignan el número de *landmark* y/o *semilandmark* que componen cada región craneal.
- Tabla 8. ANOVA de dos vías para el tamaño.
- Tabla 9. ANOVA de una vía para el tamaño.
- Tabla 10. ANOVA anidado o jerárquico para el tamaño.
- Tabla 11. MANOVA calculado sobre los CPs (variables de forma).
- Tabla 12. ANOVA anidado o jerárquico para las variables de forma.
- Tabla 13. Análisis discriminante canónico.

Índice de figuras

- Figura 1. Elementos tipo de cada uno de los modos tecnológicos de Clark.
- Figura 2. Patrón de evolución y rango cronológico para cada taxón homínido.
- Figura 3. Esquema del Modelo de Palimpsesto.
- Figura 4. Área de inserción del músculo temporal.
- Figura 5. Músculo masetero visto en su cara externa.
- Figura 6. Posición de los músculos pterigoides interno y externo en vista interna.
- Figura 7. Detalles de la articulación temporo-mandibular.
- Figura 8. Articulación temporo-mandibular, ejemplo de palanca de tercer grado.
- Figura 9. Detalle de la digitalización de los *semi-landmarks* proyectados.
- Figura 10. Gradiente de tensiones en una cara primate.
- Figura 11. *Landmarks* y *semi-landmarks* digitalizados para cada configuración o región del cráneo.
- Figura 12. Ubicación de las colecciones estudiadas.
- Figura 13. Localidades pertenecientes a la transición de Cuyo.
- Figura 14. Gráfico de cajas para el *centroid size*, para cada una de las economías y regiones del cráneo.
- Figura 15. Gráfico de cajas para el *centroid size*, para cada una de las transiciones y regiones del cráneo.
- Figura 16. Gráfico de líneas para el porcentaje correcto de clasificación para la diferenciación Cuyo, México y Ohio. Resultados de cráneo entero y las regiones de segundo orden.
- Figura 17. Gráfico de líneas para el porcentaje correcto de clasificación para la diferenciación Cuyo, México y Ohio. Para el cráneo entero y las regiones de tercer orden.
- Figura 18. Gráfico de líneas para el porcentaje correcto de clasificación dentro de cada transición para el cráneo entero y las subregiones de segundo orden.
- Figura 19. Gráfico de líneas para el porcentaje correcto de clasificación dentro de cada transición para el cráneo entero y las subregiones de tercer orden.
- Figura 20. Análisis discriminante canónico del cráneo entero.
- Figura 21. Análisis discriminante canónico de la región masticatoria.
- Figura 22. Análisis discriminante canónico de la región temporal.
- Figura 23. Regresión entre SVE y TVC entre transiciones.
- Figura 24. Regresión entre SVE y TVC para las economías dentro de Cuyo.
- Figura 25. Regresión entre SVE y TVC para las economías dentro de México.
- Figura 26. Regresión entre SVE y TVC para las economías dentro de Ohio.
- Figura 27. Gráfico de línea de los promedios de TVC de las diferentes economías dentro de cada transición para las distintas regiones del cráneo.
- Figura 28. Gráfico de línea de la diferencia del promedio de TVC de las dietas blandas menos las dietas duras para las distintas regiones del cráneo.
- Figura 29. Gráfico de cajas para la fuerza de mordida a nivel del segundo molar y de los incisivos centrales para los individuos femeninos y masculinos.
- Figura 30. Gráficos de caja para los grupos de dieta dura y dieta blanda para los individuos femeninos.
- Figura 31. Gráficos de caja para los grupos de dieta dura y dieta blanda para los individuos masculinos.
- Figura 32. Gráficos de caja para cada población según su tipo de dieta (DD y DB), para individuos femeninos.
- Figura 33. Gráficos de caja para cada población según su tipo de dieta (DD y DB), para individuos masculinos.
- Figure 34. Diferentes tipos de variación en el espacio fenotípico.

Lista de abreviaturas

A: Agricultores
ACP: Análisis de Componentes Principales
ACT: Actuales
ADC: Análisis Discriminante Canónico
AGP: Análisis Generalizado de Procrustes
ANOVA: Análisis de la Varianza
AP: Antes del presente
ATM: Articulación temporo-mandibular
chu: Chubut
COL: Coloniales
CPs: Componentes principales
CR: Cazadores-recolectores
cs: Centroid size
cuy: Cuyo
CV: Eje canónico
DB: Dieta blanda
dC: Después de Cristo
DD: Dieta dura
del: Delta del Río Paraná
don: Doncellas
FM: Fuerza de mordida
I: Incisivos
MA: Millones de años
MANOVA: Análisis de la Varianza Multivariado
mex: México
MG: Morfometría geométrica
M2: Segundo molar
 η^2 : Eta cuadrado
SVE: Varianza Escalada de los Autovalores
TVC : Traza de la Matriz de varianza/covarianza

PARTE I

INTRODUCCION

CAPITULO 1

1.1 Entre armas, utensilios y herramientas: la evolución del género *Homo*

Los genes están involucrados en la producción de todos los rasgos fenotípicos, pero la manera en que los genes determinan las propiedades de un organismo no puede ser completa y únicamente explicada por la información contenida en ellos. La relación genes-fenotipo no es sencilla ni unidireccional, lo que significa que el fenotipo no es el resultado de la expresión de los genes actuando de manera aislada (Sholtis y Weiss, 2005). En este sentido, durante la última década y media la Biología Evolutiva ha abandonado paulatinamente el paradigma de "un gen-una función" y se ha internalizado el concepto de "mapa genotipo-fenotipo", más ligado a los paisajes epigenéticos de Waddington (Waddington, 1957) que a las tablas de contingencia mendelianas. Este tipo de relación más compleja deja en evidencia que la expresión fenotípica es la consecuencia de factores genéticos y ambientales actuando conjuntamente (Falconer y Mackay, 1996; Lynch y Walsh, 1998; Hallgrímson et al., 2005). Un gran desafío para las ciencias biológicas en general, pero particularmente para la biología evolutiva, es comprender cómo operan estos mecanismos y cuáles son sus interacciones.

Así, una importante fuente de variación fenotípica está constituida por la herencia no genética (lenguaje, dieta, comportamientos aprendidos, etc.) (Sholtis y Weiss, 2005). En las poblaciones humanas modernas, la mayoría de estos factores de herencia podrían enmarcarse dentro del concepto de "cultura", la que puede ser definida como: "la información adquirida como así también conocimientos, creencias y valores, que son heredados a través del aprendizaje social y expresados en comportamientos y artefactos" (Boyd y Richerson, 1985). Algunos paleoantropólogos consideran que los miembros del género *Homo* son lo únicos capaces de fabricar herramientas y por lo tanto de poseer cultura (Oakley, 1956). Sin embargo, otros autores consideran que debido a la diversidad de comportamientos y herramientas entre diferentes grupos de chimpancés, a éstos se los podría considerar como animales culturales (McGrew, 1992; Van Schaik et al., 1999). En este mismo sentido, para Laland y Galef (2009) la cultura no es una característica propia de los primates, sino que sostienen que existe la posibilidad de que otros grupos de animales (como peces, aves y cetáceos) desarrollen diferentes tradiciones para la explotación y búsqueda de alimentos, el uso de herramientas y diferentes tipos de vocalizaciones. Sin entrar en la discusión sobre cuáles son los límites mínimos para que un grupo

pueda ser considerado como poseedor de cultura, es evidente que en el género *Homo* es donde esta alcanzó un mayor grado de desarrollo y complejidad.

Los estilos de vida de las poblaciones humanas extintas pueden ser inferidos a partir del análisis de diferentes tipos de evidencias, que según el origen que tengan pueden enmarcarse dentro del campo de la antropología, arqueología, ecología, etc. Las reconstrucciones que se logran a partir del trabajo interdisciplinario ayudan a comprender cómo vivieron las poblaciones del pasado, cómo era el ambiente físico en el cual se encontraban y de qué estrategias se valían para hacer frente a las demandas ambientales. En este contexto los aportes brindados por la arqueología son de gran importancia. Esta disciplina acerca información sobre los productos manufacturados, sus posibles usos, el origen de sus materias primas, la importancia de los simbolismos, etc. Entre los elementos manufacturados por los homínidos, la evidencia indica que la piedra fue una de las primeras fuentes de materia prima. Los primeros registros de tecnología lítica datan de unos 2.5 MA, la misma antigüedad que se ha determinado para la evolución de género *Homo* (de Heinzelin et al., 1999; Semaw, 2000; Prat et al., 2005), aunque no se descarta completamente que los representantes del género *Australopithecus* también hubieran elaborado instrumentos similares (Leakey, 1961; Asfaw et al., 1999). La producción de cualquier tipo de elemento (herramientas, armas, utensilios, vestimenta, etc.) implica una inversión de tiempo y energía por parte de los individuos que la realizaran, y en este punto puede preguntarse ¿Por qué comienza a hacerse "rentable" esta inversión? Para que este fenómeno ocurra se deben dar por lo menos dos condiciones. Por un lado debe existir una base de conocimiento mínimo (desarrollo cognitivo) para copiar, mantener una tradición, y eventualmente innovar en la producción. Y por otro lado, debe existir una necesidad impuesta por el ambiente que los individuos intentan subsanar con la fabricación de manufacturas. Si la capacidad cognitiva es intrínseca a la especie, podría pensarse que la fabricación de elementos es una consecuencia filogenética y no adaptativa. Si por el contrario se piensa que responde a cubrir una necesidad ambiental, se podría pensar a la cultura como una estrategia adaptativa al medio ambiente (Foley y Lahr, 2003). Esta segunda aproximación, de que los elementos fabricados reflejan una función adaptativa y no la historia evolutiva de las poblaciones, es la propuesta que sostienen algunos arqueólogos (Binford, 1973; Schick y Toth, 1993). Para Foley y Lahr (2003), la variabilidad de las herramientas líticas refleja más el ambiente físico y la manera en que responden las poblaciones a las demandas según la disponibilidad de materiales que encuentran, más que aspectos sociales y culturales de las poblaciones.

Desde la primera aparición de tecnología lítica en el Valle del Rift, datada en unos 2.5 MA (de Heinzelin et al., 1999; Semaw, 2000; Prat et al., 2005), hasta la dispersión de *Homo sapiens* por la totalidad del globo, se reconocen diferentes complejos culturales que están caracterizados por la asociación de elementos tipo. Dos grupos tecnológicos caracterizan la arqueología del Paleolítico inferior, los Complejos *Oldowan* y *Acheulean*. El complejo *Oldowan* es el más antiguo y se caracteriza por estar compuesto por astillas afiladas, trozos de piedra y piedras martillo (Leakey, 1971). La fabricación de estas herramientas está relacionada con el consumo de carne (Stanford, 1996; Schick y Toth, 1993), que queda en evidencia por las marcas de corte en los huesos de los animales que consumían (Bunn, 1981; Blumenschine y Selvaggio, 1988; de Heinzelin et al., 1999). Esta sencilla tecnología fue lo suficientemente útil como para permitir el acceso a otras fuentes de materia prima (madera, médula ósea, etc.) que contribuyeron a satisfacer las altas demandas metabólicas que surgieron como consecuencia del desarrollo de un cerebro de gran tamaño (Isaac, 1986; Aiello y Wheeler, 1995; Ambrose, 2001). La especie *Homo habilis* es considerada como la primera en fabricar herramientas. Las evidencias arqueológicas apoyan esta afirmación ya que los registros de las primeras herramientas de piedra coinciden con los primeros registros para el género *Homo*. Las características biológicas de la especie (tamaño cerebral, anatomía de su mano y el pequeño tamaño de sus dientes en relación al tamaño corporal) también apuntan a que habría sido capaz de fabricar los elementos que se le asignan. El segundo grupo tecnológico se denomina *Acheulean* (1.5 y 0.3 MA) y su elaboración está asignada a las especies *Homo erectus* y *Homo heidelbergensis*. Esta tecnología se caracteriza por estar compuesta por elementos cortantes bidimensionales de gran longitud (10-17 cm). Probablemente el uso de estos elementos habría sido manual, sin embargo no se descarta la posibilidad de que pudieran haberse utilizado como proyectiles (e.g. lanzas) (O'Brien, 1981). La simetría bilateral de los elementos está fuertemente relacionada con un buen concepto de forma y proporción. Ambas características suponen un alto grado de desarrollo de las capacidades conceptuales y cognitivas de sus fabricantes (Gowlett, 1984; Wynn, 1991). Otra característica de este período es el manejo y uso del fuego (Brain, 1983). Para algunos autores (Stahl, 1984; Clark y Harris, 1985) el uso del fuego podría ser visto como una característica adaptativa debido a la marcada superioridad nutricional de la calidad de los alimentos cocidos.

Los complejos culturales *Mousterian* y *Levallois*, relacionados con la aparición de las especies *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens* (Klein, 1999; McBrearty y Brooks, 2000) son propios del Paleolítico medio. Este período se caracteriza por una

rápida evolución tecnológica y cultural que comenzó hace unos 300 mil años, y puede ser considerado como el momento en el que surgen las verdaderas tradiciones y áreas culturales (Clark, 1992). Las grandes y largas herramientas de la industria *Acheulean* son suplantadas por herramientas de menor tamaño, como puntas de lanzas, cuchillos y raspadores (Ambrose, 2001). En general, las herramientas se caracterizan por estar compuestas de múltiples materiales: un mango o eje de madera, un elemento lítico cortante y algún material de fijación (Oswalt, 1976). Las tecnologías más sofisticadas aparecen hace unos 50 mil años en África y en la región de Levante (Ambrose, 1998; Bar-Yosef y Kuhn, 1999).

Durante el Paleolítico medio surgen numerosas innovaciones. Por ejemplo, comienzan a implementarse diferentes técnicas de pulidos y perforaciones sobre los materiales líticos, la incorporación de otras materias primas (marfil, astas, bivalvos), la diversificación de las formas de los proyectiles (e.g. arpones, punzones, etc.), el desarrollo de adornos corporales, y de otros elementos como agujas y botones, etc. Además, el uso de fibras para la fabricación de redes, bolsas, cuerdas, vestimentas, etc., también está muy bien documentado para este período (Soffer et al., 2000). Entre otras innovaciones, en los últimos 50 mil años aparece el arte, las ornamentaciones, los simbolismos, los rituales de enterramiento, la sofisticación arquitectónica, la domesticación de plantas y animales, la explotación de recursos y las estrategias de alianzas sociales (Ambrose, 1998; McBrearty y Brooks, 2000). Las consecuencias más importantes de estas innovaciones se evidencian en el incremento de la densidad poblacional, la expansión hacia altas latitudes y su ocupación efectiva, y la dispersión dentro de Eurasia, la intensificación de la predación sobre presas pequeñas y, para algunos autores, la extinción de la megafauna del Pleistoceno (Harpending et al., 1993; Lahr y Foley, 1994; Klein, 1999; Miller et al., 1999; Stiner et al., 1999; Ambrose, 2001).

La tecnología lítica es la primera de la que se tiene registro y la que se ha usado durante el mayor período. Su forma y modo de fabricación ha cambiado desde los primeros registros hace unos 2.5 MA. La gran diversidad de elementos ha llevado a Clark (1968) a agruparlos en cinco modos tecnológicos, basando la definición de los mismos en la relación de los núcleos de roca y las escamas obtenidas a partir de ellos: el Modo 1 se caracteriza por la producción de hachas de mano, el Modo 2 está compuesto por la producción de elementos bifaciales, el Modo 3 es característico porque sus elementos están fabricados sobre núcleos de roca previamente trabajada, el Modo 4 se caracteriza por la producción de elementos laminares, y el Modo 5 está compuesto por la producción de microlitos (Foley y Lahr, 2003). En la Tabla 1 se

sintetiza más información sobre estos modos (Clark, 1968, 1977; Ambrose, 2001; Foley y Larh, 2003). En la Figura 1 se ejemplifican los elementos tipo de cada uno de los modos (Foley y Lahr, 2003).

Tabla 1. Características de los modos tecnológicos según Clark (1968).

Modo	Productos	Especie productora	Distribución y primeras dataciones para cada Modo
1	Hachas de mano, núcleos radiales, núcleos poliédricos, lascas retocadas.	<i>Homo habilis</i> (probablemente también algunos australopitecinos), <i>Homo ergaster</i> (<i>Homo erectus</i>)	Este de África, 2.5 MA Eurasia y sudeste de Asia, 1.8 MA Europa, 0.8 MA
2	Hachas de mano y cuchillos, ambos bifaciales	<i>Homo ergaster</i> (<i>Homo erectus</i>), <i>Homo heidelbergensis</i>	Este de África, 1.6 MA Europa, 0.5 MA
3	Escamas de foma y tamaño predeterminado, puntas de proyectil	<i>Homo heidelbergensis</i> , <i>Homo neanthertalensis</i> , <i>Homo sapiens</i>	África, Europa, 300 – 40 mil años
4	Elementos laminares similares a hojas	<i>Homo sapiens</i>	Europa, 50 mil años
5	Microlitos (escamas pequeñas) insertas en mangos de madera o hueso	<i>Homo sapiens</i>	África, 30 mil años Europa y Asia, 10 mil años Australia, 5 mil años

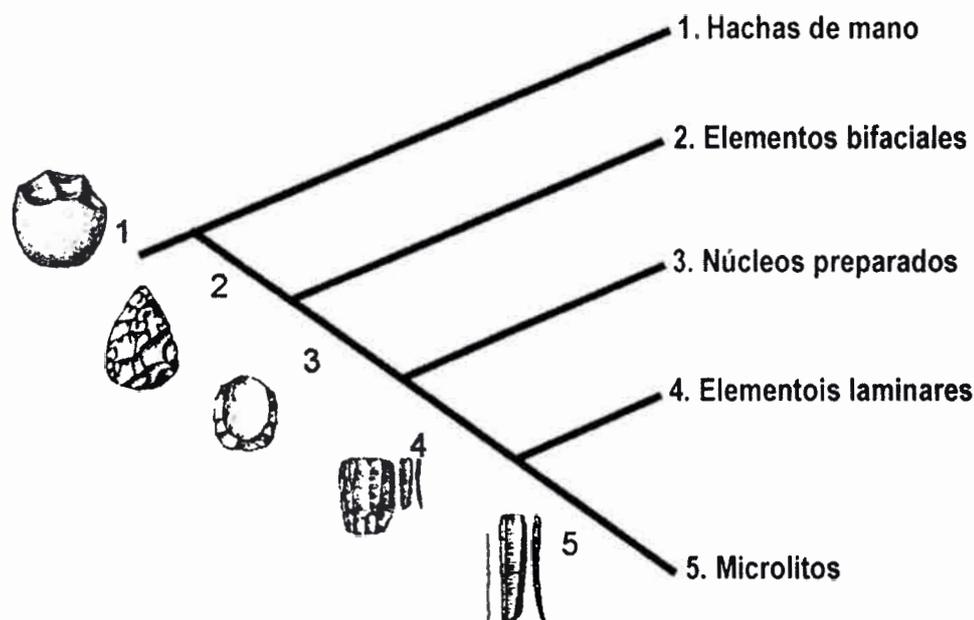


Figura 1. Elementos tipo de cada uno de los modos tecnológicos de Clark. Tomado de Foley y Lahr (2003).

Podría resultar tentador tratar de establecer una relación directa entre cada modo tecnológico y la primera aparición de las diferentes especies del género *Homo*, sin embargo esta relación está lejos de ser sencilla. La aparición de la tecnología lítica (Modo 1) coincide con la aparición del género *Homo* (*H. habilis*). Sin embargo, la primera aparición de *Homo ergaster* no coincide con ningún cambio tecnológico: la primera evidencia de esta especie data de unos 2.3 MA y el Modo 2 aparece aproximadamente 1 MA después. Para *Homo heidelbergensis* ocurre algo similar, las primeras evidencias de este homínido datan de unos 600 mil años y no están asociadas a ningún cambio tecnológico. Diferente es el caso para *Homo helmei* (una población de *H. heidelbergensis*), ya que la primera evidencia de esta especie coincide con los primeros registros para el Modo 3. La aparición de *Homo sapiens* y *Homo neanderthalensis* habría ocurrido en el contexto del Modo 3, mientras que los modos 4 y 5 ocurrieron decenas de miles de años después de la evolución de estas especies (Foley y Lahr, 2003).

Por lo tanto, no existe evidencia consistente de que a los cambios tecnológicos siempre precedan cambios anatómicos, o viceversa. Lo que sí es evidente es que los elementos manufacturados en los diferentes modos incrementan su complejidad hacia un mayor control de los elementos, un uso más eficaz de las materias primas y de los productos terminados. La relación entre los elementos puede ser considerada bajo el paradigma de una relación filogenética, ya que los cambios se dan unos sobre otros y van incorporando características de sus elementos antecesores. Esta es, esencialmente, una visión evolucionista (Foley y Lahr, 2003).

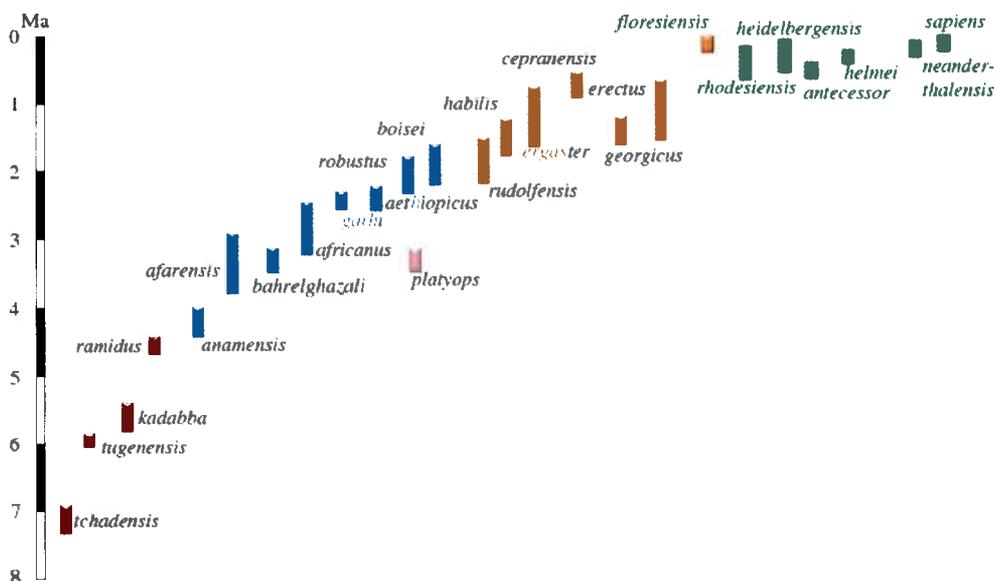


Figura 2. Patrón de evolución y rango cronológico para cada taxón homínido. Barras rojas: homínidos, barras azules: australopitecinos, barras naranja: *Homo* de cerebros pequeños, barras verdes: *Homo* de cerebros grandes. Tomado de Foley y Gamble (2009).

Desde la aparición de los primeros homínidos hace aproximadamente 7.5 MA (Figura 2) hasta la evolución de nuestra especie (100-200 mil años) ocurrieron grandes y numerosos cambios morfológicos y de comportamiento que direccionaron la evolución de los humanos. Foley y Gamble (2009) ponen de manifiesto que existen cinco transiciones clave para la evolución de nuestra especie. La primera está relacionada con la adopción de la locomoción bípeda y la expansión demográfica. Este cambio habría ocurrido hace unos 4-4.5 MA y habría coincidido con la aparición y radiación de los primeros australopitecinos (Leakey et al., 1998). La segunda transición hace referencia al uso de herramientas y el consumo de carne. Ésta data de unos 2 MA y está en concordancia con la aparición del género *Homo* (de Heinzelin et al., 1999; Semaw, 2000, Prat et al., 2005). La tercera transición, hace aproximadamente unos 1-0.8 MA, está relacionada con el uso del fuego, la conformación de grupos familiares y su consecuente cambio en las actividades cotidianas. Este momento coincide con la dispersión de *Homo erectus* hacia el continente asiático, donde ocupa latitudes más altas y ambientes más fríos. En esta transición se enmarca el Modo 2 de Clark, que está caracterizado por la forma bifacial de sus elementos (Wynn, 1988). La cuarta transición radica en el aumento de la

capacidad cerebral y el desarrollo de nuevas tecnologías. Hace unos 300 mil años se abandona el uso de las hachas de mano y comienzan a laborarse elementos líticos preparados a partir de una base premoldeada (Modo 3). Finalmente, la última transición ocurrió hace unos 200 mil años y está relacionada con la intensificación del uso de recursos ecológicos. Hay indicios de cambios hacia dietas de alto contenido energético, que involucran el consumo de recursos acuáticos y animales de menor tamaño. Para ello fue necesario el desarrollo de tecnologías especializadas (Modos 4 y 5) y de unidades de domesticación y producción. Dentro de esta transición ocurrieron tres hechos importantes: aparecen las características anatómicas y genéticas modernas (Stringer y Andrews 2005; Noonan et al. 2006), *H. sapiens* se dispersa a nivel global por el 75% del planeta y se incrementan los tamaños poblacionales (Lowe et al., 2008).

Muchos de los cambios en el comportamiento humano se deben a la incorporación de elementos exógenos como herramientas, vestimenta, uso del fuego, etc. (Foley y Gamble, 2009). Estos elementos culturales también pueden ser vistos desde el paradigma de la evolución. La evolución cultural involucra la idea de que la información frecuentemente cambia de acuerdo a procesos similares por los cuales cambian las especies, esto es, a partir de la retención selectiva de las variantes culturales que resultan favorables (Mesoudi et al., 2004). En este contexto puede hacerse una analogía entre la evolución biológica y cultural en el contexto de la teoría evolutiva de Darwin. La teoría de la evolución de Darwin explica el ajuste entre los organismos y su ambiente. Ciertas prácticas culturales, como la vestimenta o el desarrollo de la agricultura, generalmente muestran funciones de adecuación a ciertas condiciones ambientales y por lo tanto, muchas de las diferencias culturales entre las poblaciones actúan como adaptaciones a las diferentes condiciones (Smith y Winterhalder, 1992). Otra correspondencia que existe entre la evolución cultural y la biológica es la ocurrencia de "imperfecciones". La evolución cultural no siempre lleva a una adaptación perfecta y muchas veces no promueve el aumento en la aptitud de los seres humanos que la practican (Cavalli-Sforza y Feldman, 1981) (un claro ejemplo es el consumo de tabaco, fenómeno cultural que se expande y no mejora la aptitud de aquellos que lo adoptan).

Es evidente que la evolución de nuestro género no ha sido regida solamente por fenómenos naturales, sino que también han operado diferentes reglas impuestas por la cultura. Mediante el desarrollo de diversos tipos de elementos (herramientas, armas, vestimentas, etc.) y cambios en el comportamiento (domesticación de plantas y animales, cambio en la conformación de los grupos sociales, etc.) nuestra especie ha

logrado cierta independencia del ambiente que la rodea. Este hecho ha permitido una dispersión a nivel mundial y la exploración de regiones que hubieran resultado inhabitables valiéndose solamente de adaptaciones biológicas. El ambiente físico y el cultural no deben ser vistos como mutuamente excluyentes ya que ambos componen el medio en el cual las especies homínidas se desarrollan y diversifican. Ambos están presentes durante toda la evolución de nuestro género. Sin embargo, la preponderancia relativa que han tenido ha cambiado con el transcurrir de los miles de años. Es evidente que las primeras especies de nuestro género (*H. habilis*, *H. ergaster*) estuvieron fuertemente influenciadas por las condiciones del medio físico ya que su desarrollo cultural era incipiente. No obstante, las especies más recientes (*H. neanderthalensis*, *H. sapiens*) han podido superar la mayoría de las adversidades del medio físico gracias al desarrollo de un bagaje cultural que les permitió adecuarse y sobrevivir, incluso en los rincones más hostiles del planeta. Podría pensarse entonces que la adopción de ciertas prácticas culturales actúa como fuerza adaptativa al ambiente aumentando la aptitud de los individuos. Sin embargo, no hay que perder de vista que el ambiente cultural se encuentra subordinado por el ambiente físico y que en determinados contextos, las fuerzas de la naturaleza son superiores a cualquier tipo de desarrollo humano.

CAPITULO 2

1.2 Evolución biológica y cultural. Una estrecha relación de interdependencia

La cultura ha tenido y sigue teniendo un rol muy importante en la evolución humana. En cierto sentido ha direccionado los tramos más recientes de la evolución biológica de nuestra especie (Durham, 1991; Richerson y Boyd, 2005; Laland, 2008; Laland et al., 2010; Richerson et al., 2010). También es importante destacar que en el transcurso de los últimos miles de años, la cultura adquirió cada vez más importancia, al punto que no podríamos prescindir de ella ya que es parte inherente de nuestra esencia. Sin embargo, es evidente que la cultura no es la única responsable de la evolución de nuestra especie. El verdadero potencial para que ocurran cambios morfológicos, fisiológicos, etc. y perduren de generación en generación está en la información que portan los genes y en el mapa que forman, junto a los procesos del desarrollo para dar lugar al fenotipo adulto (mapa genotipo-fenotipo). Estos dos elementos (mapa genotipo-fenotipo y cultura) que tienen un origen tan diferente, se cruzan e interactúan entre sí dentro de un mismo individuo. Para Richerson y colaboradores (2010) la interacción entre genes y cultura puede analogarse a una relación simbiótica, ya que ambos sistemas ocupan el mismo cuerpo físico. La cultura puede ser vista como un sistema de flexibilidad fenotípica que evoluciona como respuesta a las variaciones ambientales mediante el desarrollo de diferentes estrategias que permiten al organismo "evitar" la selección natural. Estas estrategias o adaptaciones culturales aparecen más rápidamente que las que puede producir su contraparte biológica (Richerson et al., 2010). Por otro lado, la cultura también crea novedades ambientales que generan nuevas presiones naturales o sociales sobre los genes (Richerson y Boyd, 2005). Esta interacción queda en evidencia en varios estudios que demuestran que ciertas prácticas culturales logran modificar las condiciones ambientales, provocando cambios en las frecuencias de los alelos (Durham, 1991; Holden y Mace, 1997; Sabeti et al., 2006, 2007; Voight et al., 2006; Wang et al., 2006; Nielsen et al., 2007; Tang et al., 2007; Williamson et al., 2007). La aparición de nuevos valores y patrones de cambio alélico diferentes a los esperados serían indicio de la co-evolución entre genes y cultura (Feldman y Cavalli-Sforza, 1989; Ehrlich, 2000; Richerson y Boyd, 2005; Feldman y Laland, 2006; Laland, 2008; Laland et al., 2010).

Otra manera de entender la relación genes-cultura es mediante el concepto de construcción de nicho, el cual fue desarrollado por Odling-Smee y colaboradores

(2003). La idea de este concepto es que los organismos no sólo se adaptan a su medio ambiente, sino que en ese proceso producen modificaciones ambientales que muchas veces perduran aún cuando los organismos que las produjeron desaparecen. En este sentido los individuos actúan como co-directores en su propia evolución y de la de otras especies (Stone y Lurquin, 2007). El efecto de la construcción de nicho no tiene que ver solo con las modificaciones del ambiente en si mismas sino también con otros procesos, como por ejemplo, los movimientos demográficos (como migraciones y dispersiones) y la selección de hábitats (Laland et al., 2010). Es interesante destacar que el efecto que tiene la construcción de nicho en la evolución de una especie se hace evidente aún en la ausencia de cultura (Laland et al., 1996; Laland et al., 1999; Odling-Smee et al., 2003; Boni y Feldman, 2005; Silver y Di Paolo, 2006; Kylafis y Loreau, 2008; Lehmann, 2008). En nuestra especie el efecto de la construcción de nicho es extremadamente importante debido a que muchas veces la cultura modifica dramáticamente al ambiente (Stone y Lurquin, 2007). Tres tipos de consecuencias aparecen luego de las extremas modificaciones ambientales: la fijación de alelos deletéreos (Laland et al., 1996; Laland et al., 1999), la persistencia de los individuos en condiciones ambientales inhóspitas (Kylafis y Loreau, 2008), y la permanencia de una población, aún cuando esta sea costosa, debido a los beneficios que podría traer a sus descendientes (Lehmann, 2008).

Es muy probable que la construcción de nicho haya co-direccionado la evolución humana sobre todo en los últimos 50 mil años. Desde ese momento hasta ahora ocurrieron grandes e importantes cambios en las poblaciones humanas: los humanos se dispersaron desde África hacia el resto de los continentes, experimentaron sucesivas glaciaciones, domesticaron cientos de especies de plantas y animales, aumentaron significativamente las densidades poblacionales, comenzaron a explotar la agricultura, y experimentaron la proximidad con diferentes patógenos animales (Boyd y Silk, 2003; Stringer y Andrews, 2005; Smith, 2007). Cada uno de estos eventos representan las mayores transformaciones en las presiones de selección humana, y todos (excepto los cambios climáticos globales) han sido auto impuestas por las sociedades humanas (Laland et al., 2010).

La evolución biológica de nuestra especie y la evolución cultural interactúan, y esta interacción es tan fuerte que ciertas prácticas culturales impactan en la evolución biológica humana. Este fenómeno ocurre debido a que cambian las presiones de selección como consecuencia de la existencia de un nuevo ambiente de origen cultural. Existen varios ejemplos en donde se ponen de manifiesto cambios en las

frecuencias de los genes promovidos por la adopción de diferentes prácticas culturales.

Uno de los mejor investigados es la co-evolución del hábito del consumo diario de leche y la tolerancia a la lactosa. La digestión del azúcar lactosa se logra mediante la acción de la enzima lactasa. La presencia de esta enzima comienza a disminuir hacia el final de la niñez, volviendo a los individuos adultos intolerantes a la lactosa. Dado que el estilo de vida cazador recolector (o al menos no agricultor) es anterior al agricultor, es evidente que este cambio metabólico representa el estadio ancestral. Sin embargo, en algunas poblaciones humanas la actividad de la enzima continúa durante toda la vida de los individuos. Curiosamente, la tolerancia a la lactosa varía entre un 0 a 100% dependiendo de la población considerada. Por ejemplo entre los daneses y checos los niveles de tolerancia varían entre el 98-100%, en los tuareg (África) es de 85%, y en el sur de Asia los valores son menores al 3% (Stone y Lurquin, 2007; Laland et al., 2010). Estas diferencias se deben a que el consumo diario de leche actúa como fuerza selectiva. En general, aquellas poblaciones que adoptaron este hábito muestran valores altos de resistencia. Debido a la inactividad de la enzima lactasa, los adultos son intolerantes a la lactosa; sin embargo, una mutación genética vuelve tolerantes a los individuos que la poseen. Algunos autores (Stone y Lurquin, 2007; Laland et al., 2010) proponen que en un ambiente donde el consumo de leche es diario, los individuos que presentan la mutación serán ventajosos (al tener acceso a nuevas y potentes fuentes de energía) sobre aquellos que no la presentan. De todos modos, para aceptar que actuó la selección natural es necesario contar con la evidencia que demuestre en un mismo ambiente que los individuos que presentan el genotipo tolerante dejan mayor descendencia, es decir que tienen una mayor aptitud, en relación con los genotipos que no son tolerantes. Resulta interesante destacar que los alelos tolerantes a la lactosa están ausentes en el ADN antiguo de individuos del Neolítico temprano (Burger et al., 2007), lo que sugiere que el alelo estaba ausente o en muy baja frecuencia hasta hace unos 7 u 8 mil años, momento que coincide con comienzo de la cría de animales domésticos (Laland et al., 2010).

Otro ejemplo bien estudiado es el de la incidencia de la malaria. En ambientes mediterráneos, las poblaciones neolíticas del oeste de África desarrollaron la práctica consistente en remover partes del bosque (mediante la técnica de quema y roza) para sus prácticas agrícolas. La eliminación de los árboles da lugar a la formación de cuerpos de agua que se vuelven un ambiente propicio para el desarrollo del mosquito vector de la malaria. Este fenómeno intensificó la selección natural del alelo HbS de la hemoglobina, seleccionado a favor ya que confiere protección contra la malaria, mas

allá de que en heterocigosis provoque anemia falciforme. Otras poblaciones cercanas, cuyas prácticas agrícolas son diferentes muestran menor frecuencia del alelo HbS. Este hecho respalda la visión de que un tipo particular de práctica cultural (la agricultura de quema y roza) puede producir cambios en la frecuencias alélicas (Livingstone, 1958; Durham, 1991; Laland et al., 2010). En líneas generales, la transición hacia nuevas fuentes de alimentos y la colonización de nuevos hábitats han sido las mayores fuentes de selección de los genes humanos (Richards et al., 2003; Voight et al., 2006). Varios genes relacionados al metabolismo de los carbohidratos, lípidos y fosfatos muestran señales de selección reciente. Uno de los ejemplos mejor conocidos es el aumento en el número de copias del gen de la enzima amilasa (AMY1), que está positivamente relacionado con el consumo de hidratos de carbono en algunas poblaciones (Perry et al., 2007) pues confiere una mayor capacidad de predigestión de almidones a través del contacto de los alimentos con la saliva durante la formación del bolo alimenticio.

Entre las diferentes innovaciones que se dieron a lo largo de la evolución humana, el origen de la domesticación animal y vegetal es quizás uno de los cambios más importantes, y que mayor cantidad de efectos provocó sobre las poblaciones. Una de las consecuencias de este nuevo estilo de vida (la agricultura) está relacionada con la alta incidencia de enfermedades infecciosas, que no se conocían para los grupos cazadores-recolectores (Diamond, 1997). Estas enfermedades están asociadas a ciertas condiciones de vida características de los grupos agricultores. Existen varios factores que determinaron la proliferación de estas enfermedades: al adoptar una vida más sedentaria los humanos comenzaron a estar en contacto permanente con sus propios desechos. Además, el acopio de alimentos se convirtió en el hábitat ideal para el desarrollo de grandes comunidades de roedores, que muchas veces son portadores de potenciales patógenos para los humanos. Finalmente, la domesticación de animales puso a los humanos en íntimo contacto con diferentes especies portadoras de enfermedades, como por ejemplo, la tuberculosis, el sarampión, la gripe, la viruela, etc., que encontraron en nuestra especie a un buen hospedador. Posteriormente estas enfermedades evolucionaron dentro de las poblaciones humanas (Diamond, 1997, 2002).

La coevolución entre los aspectos biológicos y culturales ha cambiado en función de las presiones selectivas, que a lo largo del tiempo evolutivo de nuestra especie, evidentemente se modificaron. Las presiones selectivas presentes durante el Holoceno temprano y medio aumentaron la frecuencia de ciertas variantes genéticas (Hawks et al., 2007). Hace unos 11500 años el clima mundial comenzó a estabilizarse



luego del último período glacial. Posteriormente muchas poblaciones adoptaron la agricultura como modo de subsistencia (Stiner et al., 2000). Esta novedad, que hizo disponible una dieta rica en hidratos de carbonos, produjo un desafío alimenticio, y la exposición a nuevas presiones selectivas (Cohen y Armelagos, 1984). Por otro lado, se produjo un importante aumento poblacional y la cercanía a nuevas enfermedades epidémicas (Diamond, 1997). Estas nuevas estructuras poblacionales con una alta densidad dieron lugar a nuevas formas de organización política y división laboral (Stark, 1997). Evidentemente, las presiones selectivas que rigieron durante el Holoceno temprano y medio son muy diferentes a las actuales. En los últimos cientos de años, el cambio cultural ha sido muy grande, y algunas presiones selectivas parecen haberse relajado, por ejemplo, aquellas relacionadas a enfermedades infecciosas o de deficiencia nutricional. Por su parte el efecto contrario ocurre con otro tipo de presiones, como las relacionadas con el consumo excesivo de ciertos tipos de alimentos (grasas e hidratos de carbono), o falta de actividad física (Richerson et al., 2010).

El rol de la cultura en la adaptación a la variabilidad espacial y temporal, es un punto importante en la teoría de la coevolución biología-cultura (Richerson y Boyd, 2000; Wakano et al., 2004). Los modelos de co-evolución sugieren que la capacidad cognitiva para soportar el costo de mantener un sistema de transmisión y evolución cultural se ve favorecido por la gran amplitud (durante milenios) de variaciones ambientales. Un claro ejemplo son las fluctuaciones climáticas ocurridas durante los últimos ciclos glaciales. Los autores sostienen que, en ausencia de grandes variaciones ambientales, los genes y la flexibilidad fenotípica hubieran sido suficientes para permitirle a las poblaciones adaptarse a las variaciones sin tener necesidad de contar con un rápido y eficiente pero costoso sistema cultural (Wakano et al., 2004). Los datos paleoclimáticos son consistentes con la hipótesis de que la evolución de la cultura humana ha sido una respuesta al incremento de la variación ambiental a lo largo del tiempo (Richerson et al., 2010).

Resulta evidente que los organismos cuentan con diferentes estrategias para tener éxito en los distintos ambientes. La plasticidad fenotípica es una de ellas, la misma es la habilidad de los organismos, con un determinado genotipo, a cambiar su fenotipo en respuesta a los cambios ambientales (Pigliucci, 2001). Esta habilidad es a menudo expresada como una norma de reacción, asignando un rango de fenotipos a una serie de ambientes (Schlichting y Pigliucci, 1998). Tradicionalmente, la noción de plasticidad fenotípica esta restringida a los procesos del desarrollo, los cambios fisiológicos y comportamentales (Dewitt y Scheiner, 2004). La adopción de una

definición más amplia permite ver cómo los esquemas de aprendizaje de los individuos les posibilitan adaptarse mejor a su medio ambiente. La realidad es que muchos individuos incorporan aprendizajes y mecanismos plásticos que les permiten adecuarse mejor al ambiente durante toda su vida (Pigliucci, 2001).

CAPITULO 3

1.3 El fenotipo craneofacial, su desarrollo, y su relación con la función masticatoria

Durante las últimas décadas, los biólogos en general y los bioantropólogos en particular, han comprendido que el conocimiento del crecimiento y el desarrollo de las estructuras craneofaciales es esencial para reconstruir las causas de la variación intra e intergrupala en aquellos grupos extintos para los cuales sólo se poseen restos esqueléticos (Lieberman, 1997). Estos estudios son de especial interés porque los intentos por reconstruir las relaciones filogenéticas, los procesos microevolutivos, o simplemente los estilos de vida (e.g. la dieta) de las poblaciones del pasado, suelen estar firmemente asentados en el estudio de la variación fenotípica craneofacial.

Los genes están involucrados en la producción y variabilidad de los rasgos fenotípicos. La relación genotipo-fenotipo no es directa, sino que existen numerosos eventos en los cuales se genera variación a lo largo del mapa genotipo-fenotipo, esto es, entre la información contenida en una secuencia de ADN y la expresión final del rasgo codificado por esa secuencia (Sholtis y Weiss, 2005). Por lo tanto, la variación fenotípica es el resultado de un grupo de fenómenos que actúan conjuntamente (Falconer y Mackay, 1996; Lynch y Walsh, 1998; Hallgrímsson et al., 2005). El fenotipo craneofacial no constituye una excepción al resto de los rasgos fenotípicos. La forma y el tamaño craneofacial no se encuentran determinados exclusivamente por genes, sino que derivan de múltiples procesos del desarrollo que se ven afectados por estímulos genéticos y epigenéticos (Enlow, 1990; Atchley y Hall, 1991; Wagner, 1996; Wagner y Altenberg, 1996; Hallgrímsson et al., 2002, 2004; Lieberman, 2002; Klingenberg et al., 2003).

Sholtis y Weiss (2005) proponen que para la conformación de los rasgos fenotípicos son determinantes el rol de los factores epigenéticos, ambientales, las interacciones genes-ambiente y los procesos que ocurren durante el desarrollo. De igual manera, también destacan la importancia que tiene la herencia no genética (e.g. el lenguaje, los comportamientos aprendidos, la dieta, etc.) en cuanto a la contribución de la variación resultante. Entre otros factores no genéticos, Hallgrímsson y Lieberman (2008) sostienen que para muchos organismos pueden reconocerse varios procesos del desarrollo particularmente importantes en la determinación de la variación fenotípica, y sugieren que la misma depende de variaciones a diferentes niveles dentro de los organismos. Estos autores representan este fenómeno a partir de una analogía

con un embudo. La gran boca del embudo representa la variación genética existente. A medida que descendemos por el embudo la variación se ve restringida por ciertas vías (*pathways*) genéticas, que a su vez proporcionan un número más limitado de procesos de desarrollo (e.g. canalización, integración morfológica, estabilidad del desarrollo, etc.). Estos procesos del desarrollo interactúan entre sí, dando origen a nuevas variantes fenotípicas. El resultado final indica que, más allá de la aparición de nuevas variantes, la cantidad de variación genética (en la boca del embudo) es mayor a la variación fenotípica resultante al final del embudo (Hallgrímsson y Lieberman, 2008).

Para explicar los patrones de covariación fenotípica, Hallgrímsson y Lieberman (2008) desarrollaron un modelo que sintetiza los efectos del desarrollo y los factores ambientales en la covariación de los rasgos. Este modelo (Modelo de Palimpsesto) propone que el patrón de covariación en el cráneo adulto puede ser visto como el resultado final de la suma de sucesivos efectos, cada uno de los cuales deja una señal de covariación distintiva del grupo de interacciones del proceso del desarrollo involucrado en cada fase del desarrollo (Hallgrímsson et al., 2007; Hallgrímsson y Lieberman 2008). De esta manera, el modelo propuesto suma todos los procesos del desarrollo responsables de la covariación (e.g. migración de las células de la cresta neural, condensación y diferenciación celular, interacción músculo-hueso, crecimiento somático, etc.) dentro de un marco que ayuda a predecir la respuesta de variación a cualquier nivel en la morfología final adulta. De esta manera, tal como en un palimpsesto literario se superponían uno sobre otro los trazos dejados por los escritos borrados previamente. Por otro lado, la acumulación de patrones de covariación que responden a los diferentes procesos de algún modo complejiza y oscurece el patrón observado en el adulto. La Figura 3 es una simplificación de los procesos que contribuyen a los diferentes grados de covariación entre las estructuras. La figura describe cómo se van sumando los efectos de los diferentes procesos que generan covariación, y cuáles son los momentos en el desarrollo que comienzan a causar sus efectos (Hallgrímsson y Lieberman, 2008).

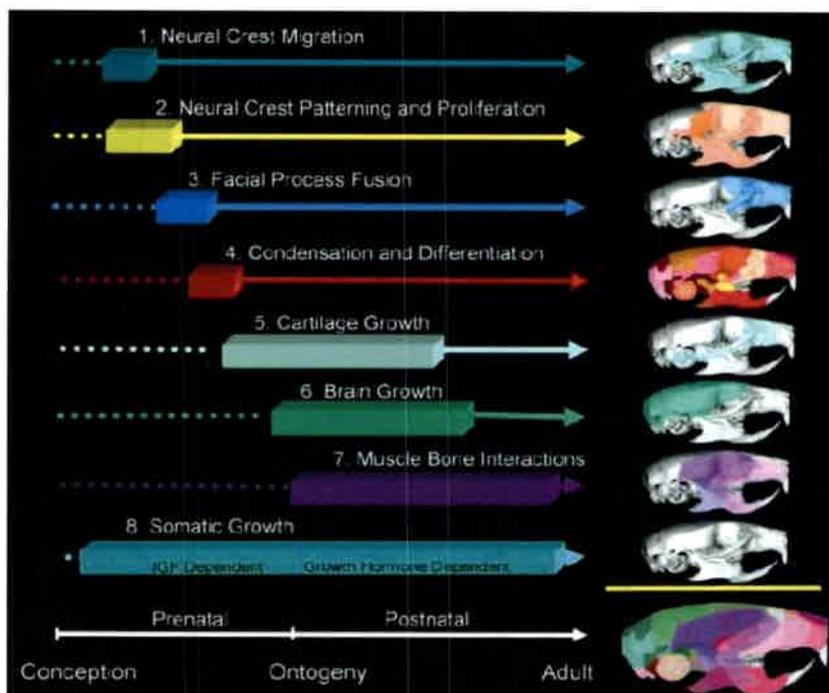


Figura 3. Esquema del Modelo de Palimpsesto, describiendo cómo los principales procesos de desarrollo generan patrones de covariación en el cráneo mamífero que se van solapando a lo largo del crecimiento del individuo. El patrón observado en el adulto es complejo y “oscurecido” por la acumulación de los diferentes patrones consolidados en los diferentes estadios. Tomado de Hallgrímsson y Lieberman (2008).

La Figura 3 deja en evidencia que muchos procesos acontecen desde etapas muy tempranas del desarrollo (período prenatal) mientras que otros comienzan a ocurrir en períodos postnatales. Sin embargo, el resultado final de la suma de todos ellos se observa en el individuo adulto. Es evidente, entonces, que el fenotipo es el resultado de múltiples factores de variación sumados a lo largo del desarrollo del individuo.

Entre estos procesos que se observan en la Figura 3, el número siete (7) (denominado *Muscle Bone Interactions*) es sobre el cual está puesto el mayor interés para el desarrollo de esta tesis. Entre estas interacciones músculo-hueso se encuentran las presiones mecánicas (por ejemplo, los efectos de la masticación, locomoción, etc.) que afectan procesos clave durante el crecimiento y desarrollo de los organismos (Lieberman, 2002), en especial en las fases tardías del desarrollo (e.g. interacción músculo-hueso). Por todo lo anterior, la evaluación de estos efectos mecánicos es esencial para el entendimiento de la variabilidad fenotípica. Las cargas masticatorias que sufre el cráneo como respuesta a variaciones en la rigidez y tamaño

de las partículas de la dieta son especialmente importantes, ya que han tenido un efecto directo en la evolución de la cara humana (Corruccini y Handler, 1980; Beecher y Corruccini, 1981; Corruccini y Beecher, 1982, 1984; Beecher et al., 1983; Corruccini et al., 1985; Ingervall y Bitsanis, 1987; Larsen, 1995, 1997; Ciochon et al., 1997; Corruccini, 1999; Lieberman et al., 2004; González-José et al., 2005; Lieberman, 2008; Paschetta et al., 2010).

Efectos de la dureza de la dieta en el tamaño y la forma, la integración morfológica, y la biomecánica del cráneo

Diferentes modelos de experimentación animal (Hohl, 1983; Brennan y Antonyshyn, 1996) han demostrado que existe una fuerte correlación entre la morfología craneofacial y la fuerza de contracción de los músculos masticatorios (Stedman et al., 2004). Entre los homínidos la inactivación del gen MYH16 (que impide la expresión de una variedad de miosina) hace aproximadamente 2.4 MA es la responsable de la reducción del tamaño de los músculos masticatorios (Stedman et al., 2004). El registro fósil de los primeros homínidos, restringido al Mioceno Tardío de África, da cuenta de una variedad de taxa caracterizados por poseer cerebros de tamaños pequeños (similares al de un chimpancé) y grandes aparatos masticatorios (Lockwood et al., 2000; Brunet et al., 2002). Algunas adaptaciones masticatorias robustas se observan durante el Plioceno en varias especies de los géneros *Australopithecus* y *Paranthropus* (Rak, 1983; Asfaw et al., 1999). Por el contrario, se observa una relativa gracilidad del aparato masticatorio en *Homo erectus/ergaster* desde hace unos 1.8-2 MA. En coincidencia con la pérdida de la fuerza masticatoria se observa el marcado incremento de la capacidad craneal (Tobias, 1991; Walker y Leakey, 1993) que caracteriza la evolución del género *Homo* durante el Pleistoceno. El momento de la inactivación por mutación del gen MYH16 plantea la posibilidad de que el decrecimiento del tamaño de los músculos masticatorios haya quitado restricciones evolutivas en cuanto a la encefalización (Stedman et al., 2004).

Las técnicas de procesamiento de alimentos (cocción, hervido, maceración, etc.) se han ido complejizando a través del paso del tiempo. La falta de procesamiento es una característica asociada a las dietas ancestrales, por lo tanto se espera que algunos grados de cambio craneofacial sean el resultado de la adquisición tecnológica de los últimos miles de años. En líneas generales estos cambios han posibilitado el consumo de alimentos más procesados y menos duros y/o rígidos. Los diferentes métodos de aplicación de calor sobre la carne y vegetales alteran las propiedades de

fractura de sus tejidos mediante la destrucción celular, el ablandamiento de la celulosa o la desnaturalización del colágeno. Estudios experimentales han demostrado que los vegetales cocidos son menos rígidos, y que esta característica es proporcional al tiempo de cocción. Con la carne sin embargo, el efecto es diferente: si bien la carne cocida es más rígida, ésta se vuelve más fácil de masticar porque el calor descompone el colágeno, proporcionándole al tejido líneas de fractura que lo hacen más fácil de masticar (Purslow, 1985; Lucas, 2004). Además de los físicos, la cocción produce otra serie de cambios sobre los alimentos: mejora la accesibilidad a los nutrientes debido a que pre-digiere proteínas y carbohidratos (Bishoni y Khetarpaul, 1994; Bhatti et al., 2000; Park y Russell, 2000), inactiva toxinas, destruye parásitos y microbios, y prolonga el periodo de almacenamiento (Lieberman, 2011).

Probablemente, nuestras poblaciones occidentales hayan logrado un extremo absoluto en materia de ablandamiento y procesamiento dietario. Nuestras dietas modernas incluyen ítems ultra calóricos y al mismo tiempo ultra blandos como la *mousse*, el helado, las gelatinas, las cremas, los postres y yogures semilíquidos, las espumas, los caldos, los purés, los macerados, las pastas condensadas y extractadas (e.g. extracto de tomate o de carne), las harinas ultra refinadas, etc. Si bien no existen estudios al respecto, del listado anterior es dable pensar que los ítems ultra blandos han ocupado el mayor porcentaje de la dieta regular de una sociedad humana urbana moderna.

Frecuentemente se asume que el continuo decrecimiento de las cargas mecánicas del esqueleto craneofacial es responsable de la reducción del tamaño de los músculos masticatorios y las estructuras relacionadas. Existe una estrecha relación entre el trabajo muscular y el crecimiento óseo. Las tensiones mecánicas impuestas por los músculos inducen al crecimiento del hueso, especialmente antes de la madurez del sistema óseo (Pearson y Lieberman, 2004), y debido a que masticar alimentos rígidos genera grandes tensiones en la parte inferior de la cara, una dieta menos procesada, y por lo tanto más rígida, debería promover un crecimiento craneofacial relativamente mayor en la mandíbula, la parte inferior de la maxila y otras regiones sometidas a mayores cargas masticatorias (Wood y Lieberman, 2001). En este contexto, los cambios tecnológicos relacionados con la transición de una estrategia cazadora-recolectora hacia una agricultora, o dicho en otras palabras, un incremento en el procesamiento de alimentos que posibilita la incorporación de ítems más blandos a la dieta, habría llevado a una reducción en la actividad masticatoria y como consecuencia a una tendencia hacia la gracilización del cráneo (Carlson, 1976; Carlson y Van Gerven, 1977; Brace et al., 1987, 1991; Hannam y Wood, 1989; van

Spronsen et al., 1991; Kiliaridis, 1995; Larsen, 1995, 1997; Lieberman et al., 2004; Sardi et al., 2006; Pinhasi et al., 2008).

El consumo de dietas altamente procesadas y extremadamente blandas puede provocar una notable reducción en el crecimiento craneofacial e inclusive ocasionar problemas de oclusión oral. Este hecho ha sido demostrado en estudios experimentales realizados con diferentes grupos de mamíferos (Corruccini y Beecher, 1982, 1984; Beecher et al., 1983; Corruccini, 1999).

En el campo de la bioantropología comparativa, se han observado cambios morfológicos puntualmente localizados en la transición tecnológica desde la caza-recolección hacia la agricultura. Por ejemplo, en las poblaciones prehistóricas del Valle del Río Ohio, la inserción superior del músculo temporal se encuentra desplazada antero-inferiormente entre los cazadores-recolectores, lo que sugiere una expansión del compartimento anterior del temporal, el cual es más activo en la producción de fuerzas de mordida en la dentición posterior (Paschetta et al., 2010). Los mismos autores encontraron, además, que las diferencias entre cazadores-recolectores y agricultores no pueden ser reducidas simplemente a una tendencia hacia la gracilización y menor tamaño del cráneo, ya que algunas regiones del cráneo de los cazadores-recolectores resultaron ser relativamente menores.

Por lo expuesto hasta aquí, es importante entender cómo el crecimiento facial se ve afectado por las cargas mecánicas provocadas por la masticación. Sin embargo, para la especie humana este proceso es un fenómeno sólo parcialmente entendido. En comparación con otros primates, los humanos presentan ciertas particularidades como por ejemplo, carencia de prognatismo, y una expansión y reorientación de la superficie de la cara sobre el plano coronal (Lieberman et al., 2004). Más allá de estas diferencias arquitectónicas, una amplia variedad de primates y otros mamíferos se han utilizado como modelos para hacer inferencias sobre cómo las tensiones mecánicas inducen el crecimiento óseo durante la masticación. Diversos trabajos experimentales demostraron que las tensiones generadas por las fuerzas masticatorias presentan un patrón. En primer lugar, la masticación genera un gradiente de tensiones en la cara, donde las mayores son experimentadas cerca del plano oclusal, moderadas en la región media, y las de valores más bajos en la parte superior del rostro (Hylander et al., 1991; Hylander y Johnson, 1992; Ross y Hylander, 1986; Ross, 2001; Lieberman et al., 2004). En segundo lugar, las regiones de origen e inserción muscular, como el arco cigomático o el proceso coronoides, experimentan tensiones de gran magnitud (Hylander et al., 1991; Hylander y Johnson, 1992; Lieberman et al., 2004). Finalmente, durante la masticación unilateral, el rostro retrognático se encuentra comúnmente

torsionado en el plano coronal e inclinado en el plano sagital (Ross y Hylander, 1996; Herring y Teng, 2000; Ravosa et al., 2000; Lieberman et al., 2004). Entre estos trabajos experimentales, el realizado por Lieberman y colaboradores (2004) reúne varias características que lo hacen particularmente interesante. En primer lugar, los autores trabajaron con una especie (*Procavia capensis*) altamente retrognática, con lo cual sus resultados podrían extrapolarse con mayor confianza a humanos. En segundo lugar, no sólo midieron la actividad muscular mediante la inserción de sensores electromiográficos en los músculos, sino que también evaluaron los cambios de tamaño y forma craneofacial. De esta manera, en los animales que se alimentaron con dieta cocida o más blanda se observó un menor crecimiento de la región inferior y posterior de la cara, justamente en donde las tensiones musculares son mayores.

Pocos estudios experimentales se han realizado en humanos, y solamente en uno de ellos se ha verificado el crecimiento facial como respuesta a las cargas mecánicas. Ingervall y Bitsanis (1987) realizaron un trabajo experimental en el cual examinaron el efecto de masticar una goma de mascar durante dos horas diarias por el período de un año, pudiendo comprobarse que los sujetos (niños de entre 7 y 12 años) sometidos al experimento desarrollaron mayores fuerzas masticatorias y un mayor tamaño de sus mandíbulas y arcos maxilares.

En la literatura es más común encontrar trabajos que midan la actividad muscular de los músculos masetero y temporal, mediante el uso de sensores adheridos en la piel. En estos trabajos se mide la actividad eléctrica de los músculos bajo condiciones de dieta rígida, por un lado, y de dieta blanda, por el otro. En general sus resultados coinciden en que existe un incremento significativo de la actividad muscular bajo condiciones de dieta rígida (Peyron et al., 2002; Foster et al., 2006).

Además de estos trabajos experimentales con animales y humanos, varios estudios craneofaciales han tenido lugar en poblaciones naturales que han experimentado cambios en sus estrategias económicas. Entre los resultados más relevantes del consumo de alimentos rígidos y/o no procesados se encuentran: un incremento en la robustez general (Larsen, 1995, 1997), o el tamaño (Sardi et al., 2006) del cráneo, un incremento facial relativo al tamaño total (Carlson y Van Gerven, 1977), un aumento en el área del músculo temporal (Carlson, 1976; Carlson y Van Gerven, 1977; González-José et al., 2005; Sardi et al., 2006); un incremento del tamaño de la articulación temporomandibular (Hinton y Carlson, 1979; Corruccini y Handler, 1980; Paschetta et al., 2010) y un mayor espesor de los huesos de la bóveda craneana (Hylander, 1986; Lieberman, 1996).

La mayoría de estos estudios se han enfocado en comparaciones entre cazadores-recolectores y agricultores. Este cambio en la estrategia económica no solo supone una disminución de la rigidez de los alimentos en si mismos, sino también la aparición de nuevas técnicas de procesamiento que disminuyen la rigidez de los mismos. Dicho en otras palabras, en la transición de cazadores-recolectores hacia agricultores no sólo se dieron cambios en los ítems alimenticios, sino también en la manera de prepararlos y consumirlos. Estos supuestos son en general corroborados, ya que los cazadores-recolectores suelen presentar cráneos más grandes y robustos (Brace et al., 1987, 1991; Larsen, 1995, 1997; Sardi et al., 2006). Larsen (1995) sugirió que la gracilización del cráneo es un cambio característico de las transiciones cazador-recolector a agricultor, la cual es acompañada, además, por un deterioro en la salud dental y un incremento en la tasa de nacimientos y el tamaño poblacional, a modo de otras variables biológicas correlacionadas con la transición.

De los trabajos referenciados arriba, aquellos que son de tipo experimental cuentan con la ventaja de que mantienen controladas las potenciales fuentes de variación ambiental y genética, que juegan un rol importante en las poblaciones naturales. Por el contrario, los análisis realizados sobre poblaciones naturales están sujetos al efecto de un número desconocido de estímulos ambientales que actúan simultáneamente y de manera integrada en el crecimiento y desarrollo craneal. Por ejemplo, entre los cazadores-recolectores la rigidez de la dieta es usualmente acompañada por altos niveles de abrasividad. Además, el uso parafuncional (uso del aparato masticatorio para fines no alimentarios como tratamiento de cueros y pieles, etc.) de los dientes es común en algunos grupos de cazadores-recolectores. Por lo tanto, clasificar a las dietas como “duras” versus “blandas” o “procesadas” versus “no procesadas” en las poblaciones humanas naturales es simplificar una compleja serie de estímulos influenciados por muchos parámetros, como la dureza, la rigidez, el tamaño de la partícula, así como otros factores como la edad del destete, la abrasividad en la dieta y las cargas para-masticatorias, entre otros.

Los antecedentes parecerían indicar que existen ciertas asociaciones entre el tamaño y/o la forma del cráneo y la actividad masticatoria. Sin embargo esta relación está lejos de ser sencilla, y numerosos efectos ambientales y poblacionales deben ser tenidos en cuenta como potenciales fuentes de variación craneofacial. Por otro lado, el énfasis ha estado depositado en detectar cambios en tamaño y forma del cráneo o de estructuras intra craneales, pero la verdadera ventaja mecánica reside en parámetros biomecánicos que, en principio, son independientes del tamaño y la forma, tales como la fuerza de mordida, los brazos de carga y palanca de los diferentes músculos

implicados, etc. Este refinamiento en la observación de las diferencias entre grupos sometidos a diferentes cargas masticatorias es necesario para comprender en su real dimensión el tipo y magnitud de cambio morfológico experimentado durante la transición tecnológica.

Finalmente, cabe preguntarse si el efecto de las alteraciones en la dureza de la dieta no se hace patente en los niveles de integración morfológica de las diversas regiones del cráneo.

La variación conjunta de dos ó más rasgos produce integración morfológica entre los mismos. Las interacciones entre las partes de un individuo que llevan a cabo la misma función producen integración a nivel funcional. Así por ejemplo, las fuerzas masticatorias aplicadas sobre amplias regiones del cráneo y la mandíbula pueden influir en el crecimiento de ambas estructuras. Estas interacciones se relacionan con la función biomecánica que cumplen las partes involucradas. Los estudios biomecánicos echan luz acerca de las interacciones en la modularidad funcional de las partes involucradas. La modularidad funcional está muy relacionada a la modularidad del desarrollo debido a que el desarrollo afecta a la función a través de la variación morfológica, que a su vez puede influir en el desarrollo a través de procesos como la remodelación ósea en respuesta a las cargas mecánicas. También existe una conexión entre la modularidad funcional y genética, a través de la selección natural en el rendimiento funcional, que moldea la variación genética dentro de las poblaciones. Por lo tanto, es posible comparar los patrones de integración morfológica y modularidad en los diferentes niveles (funcional, del desarrollo, genética), que pueden proporcionar información sobre los procesos evolutivos. Debido a que todos los efectos genéticos o ambientales sobre los rasgos morfométricos se expresan a través del sistema de desarrollo, el origen del desarrollo de la integración y la modularidad es de vital importancia para la evolución de la forma (Klingenberg, 2010).

CAPITULO 4

1.4 El órgano masticador: anatomía y función

La descripción anatómica subsiguiente se hizo siguiendo los libros Testut y Latarjet (1954) y Latarjet y Ruiz Liard (2007), los cuales son manuales de referencia en anatomía humana.

Los músculos masticadores (temporal, masetero, pterigoides interno y pterigoides externo) son los encargados de los movimientos mandibulares. Entre otras funciones altamente repetitivas y cotidianas (e.g. hablar, bostezar, respirar, etc.), la masticación es, quizás, la función mandibular que más fuerza muscular requiere.

El músculo temporal (Figura 4) ocupa la fosa temporal. Tiene forma de abanico, cuya base se halla dirigida hacia arriba y atrás, y cuyo vértice corresponde a la apófisis coronoides de la mandíbula. Este músculo se inserta por arriba, primero, en la línea temporal inferior; segundo, en toda la extensión de la fosa temporal situada por debajo de la línea temporal inferior; tercero, en la cara profunda de la aponeurosis que lo cubre; cuarto, en la parte media de la cara interna del arco cigomático y también, en la cara anterior del tendón de origen del músculo masetero. Desde estas diferentes superficies de inserción, los fascículos carnosos del músculo temporal se dirigen: los anteriores, verticalmente hacia abajo; los medios, oblicuamente hacia abajo y adelante, y los posteriores, horizontalmente hacia adelante. Todos estos fascículos terminan en un tendón de uno o dos centímetros de anchura, el cual se inserta en la apófisis coronoides de la mandíbula. Esta inserción se efectúa en el vértice, en los dos bordes, y en las dos caras de la apófisis, muy poco en la cara externa y más fuertemente en la cara interna.

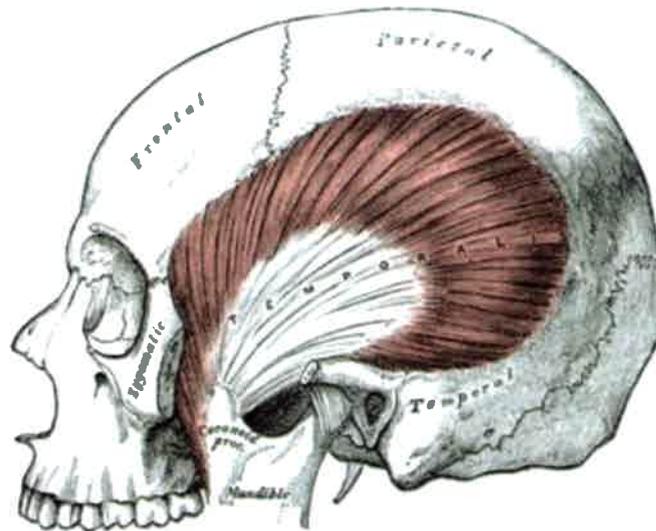


Figura 4. Área de inserción del músculo temporal. Tomado de Gray y Warren (1918).

La aponeurosis temporal es una lámina fibrosa muy resistente, brillante y nacarada, que tiene la misma forma general que el músculo que envuelve. Sin embargo, sus dimensiones verticales son menores, ya que en lugar de descender hasta la base de la apófisis coronoides, termina en el arco cigomático.

La función del músculo temporal es elevar la mandíbula. Los fascículos posteriores, de dirección horizontal, son los encargados de atraer el cóndilo hacia atrás y conducirlo hacia la cavidad glenoidea cuando ha sido llevado hacia adelante por la contracción de los dos pterigoideos externos. Usualmente, la manera de estimar la fuerza ejercida por el músculo temporal es medir su área de sección a su paso a través del arco cigomático, o dicho de otro modo, el área de la fosa temporal a la altura del arco cigomático (Kiltie, 1984; Thomanson, 1991; Christiansen y Adolfssen, 2005; Wroe et al., 2005; Christiansen y Wroe, 2007; Lieberman, 2011). A mayor área de sección, mayor será la fuerza ejercida por el temporal durante la contracción de la mandíbula.

El músculo masetero (Figura 5) es un músculo corto, grueso, de forma cuadrilátera, situado en la cara externa de la rama ascendente de la mandíbula. Este músculo está constituido por dos fascículos: el fascículo superficial o antero-externo, y el fascículo profundo o postero-interno. El fascículo superficial, el más importante de los dos, se inserta por arriba en el borde inferior del arco cigomático en sus dos tercios anteriores, esta inserción se hace por medio de una aponeurosis muy gruesa y resistente, que se extiende sobre la cara externa del músculo y se prolonga hasta su

parte media, donde termina en forma de lengüetas. Las fibras del fascículo se dirigen oblicuamente de arriba hacia abajo y de adelante hacia atrás, para terminar en el ángulo de la mandíbula, así como en la porción inferior de la cara externa de la rama ascendente. El fascículo profundo está situado por debajo del fascículo superficial, del que sobresale por detrás. Las fibras que lo constituyen se insertan en el borde inferior y en la cara interna del arco cigomático. Desde este punto se dirigen oblicuamente hacia abajo y adelante, y se ocultan por debajo de las fibras del fascículo superficial para finalmente insertarse en la cara externa de la rama mandibular, desde la zona de inserción del fascículo superficial, hasta la base de la apófisis coronoides. Los dos fascículos de masetero difieren, por su situación, por su dirección y por su importancia. Por arriba y atrás se encuentran perfectamente separados por un intersticio, más allá de este intersticio, los dos fascículos se fusionan de una manera más o menos completa para tomar en la mandíbula una inserción común.

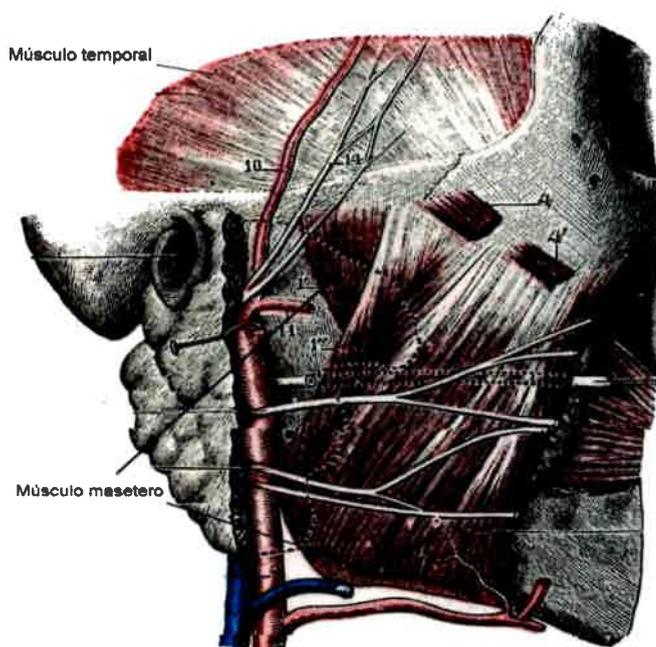


Figura 5. Músculo masetero visto en su cara externa. Tomado de Testut y Latarjet (1954).

La aponeurosis maseterina se inserta, por arriba, en la cara externa del arco cigomático; por debajo, en el borde inferior de la mandíbula y, por detrás, en el borde

parotídeo. Por adelante, circunda el borde anterior del masetero y después de cubrir una parte de su cara interna, termina parcialmente sobre el borde anterior de la apófisis coronoides y en el borde anterior y la cara externa de la rama mandibular.

La acción de este músculo es elevar la mandíbula, acción que ejerce junto con el temporal. De igual manera que para el músculo temporal, la fuerza de mordida puede ser estimada para el masetero mediante el cálculo del área transversal de la superficie inferior del arco cigomático, el cual constituye el sitio de inserción del mismo. Para este músculo también se espera que, a mayor área de sección calculada, mayor sea la fuerza de mordida ejercida durante la masticación.

El músculo pterigoideo interno (Figura 6) está situado por dentro de la rama mandibular. Es un músculo grueso de forma cuadrilátera que se extiende desde la apófisis del pterigoides hasta el ángulo mandibular. Este músculo se origina, por arriba, en toda la extensión de la fosa pterogoides; es decir en la cara interna del ala externa, en el mismo fondo de la fosa por debajo de la fosita escafoidea, y en la cara posterior de la apófisis piramidal del palatino. Algunos fascículos se insertan también en la cara externa de la tuberosidad maxilar. Desde la fosa pterogoidea, las fibras del pterigoideo interno se dirigen oblicuamente hacia abajo, atrás y afuera, hacia el ángulo mandibular inferior, y se insertan a la vez, en la parte interna de éste ángulo y en la cara interna de la rama ascendente, directamente o por lengüetas tendinosas. La zona de inserción inferior se extiende desde el borde inferior de la rama mandibular hasta el orificio superior del conducto dentario. La zona de inserción mandibular tiene la forma de un triángulo cuyo vértice corresponde al ángulo mandibular, la base al canal milohioideo y al orificio de entrada del conducto dental.

El pterigoideo interno es también un músculo elevador de la mandíbula. Por otra parte, a causa de su oblicuidad, permite a la mandíbula ligeros movimientos de lateralidad.

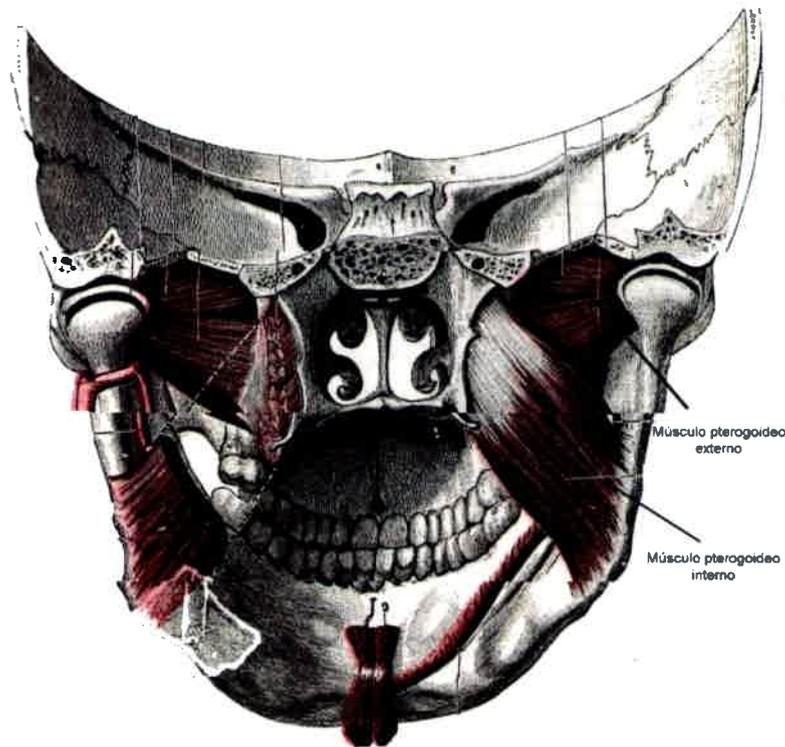


Figura 6. Posición de los músculos pterigoides interno y externo en vista interna. Tomado de Testut y Latarjet (1954).

El músculo pterigoideo externo (Figura 6) está situado por fuera del pterigoideo interno y se aloja en la fosa cigomática. Representa un ancho cono cuya base corresponde a la base del cráneo y cuyo vértice ocupa la parte interna de la articulación temporo-mandibular. Este músculo tiene dos fascículos de origen en la base del cráneo: un fascículo superior o esfenoidal y otro inferior o pterigoideo. El fascículo superior se inserta en la porción del ala mayor del esfenoides, que forma la bóveda de la fosa cigomática. Asimismo, se inserta por fuera en la cresta temporal del esfenoides y en el tubérculo esfenoidal. El fascículo inferior se inserta en la cara externa de la apófisis pterigoidea y, en la parte más inferior, la porción externa de la apófisis piramidal del palatino este fascículo se inserta por fibras carnosas y cortas lengüetas tendinosas.

Desde su superficie de inserción craneal, los dos fascículos del pterigoideo externo se dirigen hacia la parte interna de la articulación temporo-mandibular; el fascículo superior sigue una dirección horizontal, mientras que el inferior sigue una dirección oblicua hacia arriba y afuera. Al llegar a la articulación, estos dos fascículos que estaban separados, se fusionan mas o menos en un músculo único para fijarse

primero en la parte interna del cuello del cóndilo, y luego en la parte correspondiente del menisco interarticular.

La contracción de este músculo tiene por efecto dirigir hacia adelante y adentro el cóndilo sobre el que se inserta. Si ambos músculos pterigoideos externos se contraen simultáneamente, los dos cóndilos se mueven a la par, se dirigen hacia delante, la mandíbula ejecuta un movimiento de progresión, y el arco dentario inferior se coloca por delante del arco dentario superior. Si se contrae el músculo de un solo lado, se mueve el cóndilo sobre el que se inserta, el otro cóndilo permanece inmóvil y la mandíbula ejecuta alrededor del cóndilo un movimiento de rotación que tiene por objeto dirigir la barbilla hacia el lado opuesto. Si se contraen alternativamente y siguiendo un ritmo regular, la barbilla se dirige alternativamente de derecha (cuando se contrae el músculo izquierdo) a izquierda (cuando se contrae el músculo derecho) y los molares inferiores rozan en todos los sentidos con los superiores; en esto consiste el movimiento de trituración. En resumen, la contracción simultánea de los pterigoideos externos determina el movimiento de proyección de la mandíbula, y la contracción aislada o alternativa los movimientos de lateralidad o trituración.

Para estudiar la compleja anatomía de la inserción de los músculos temporal, masetero y pterigoideos se ha puesto gran énfasis en la búsqueda y definición de *landmarks* que describen su anatomía.

La articulación temporo-mandibular

Es la única articulación móvil (diartrosis) del cráneo (Figura 7), la cual tiene por efecto realizar todos los movimientos de la masticación, y sufre considerables modificaciones según el modo de locomoción de la mandíbula y el régimen alimenticio.

De las dos superficies articulares de la articulación, la inferior pertenece a la mandíbula (superficie mandibular) y la superior al hueso temporal (superficie temporal). Los cóndilos mandibulares ocupan la porción póstero-superior de las ramas mandibulares. Los cóndilos están cubiertos por una delgada capa de partes blandas, que regulariza la superficie articular sin modificar su configuración general. Esta capa no osificada está compuesta por tejido fibroso. La cavidad glenoidea es una depresión profunda, de forma elipsoide, cuyo eje mayor lleva la misma dirección que el cóndilo mandibular. La cisura de Glasser divide a la cavidad en dos partes: la anterior, más pequeña, está labrada en la base de la concha y constituye la articulación propiamente dicha; la posterior está formada en gran parte por la pared anterior del conducto auditivo. Unidos entre sí, el cóndilo y la porción articular de la cavidad glenoidea

forman en su conjunto una superficie de forma cuadrilátera, convexa en su parte anterior y cóncava en su parte posterior. Entre ambas superficies articulares existe un menisco interarticular, que es un disco fibroso de forma elíptica.

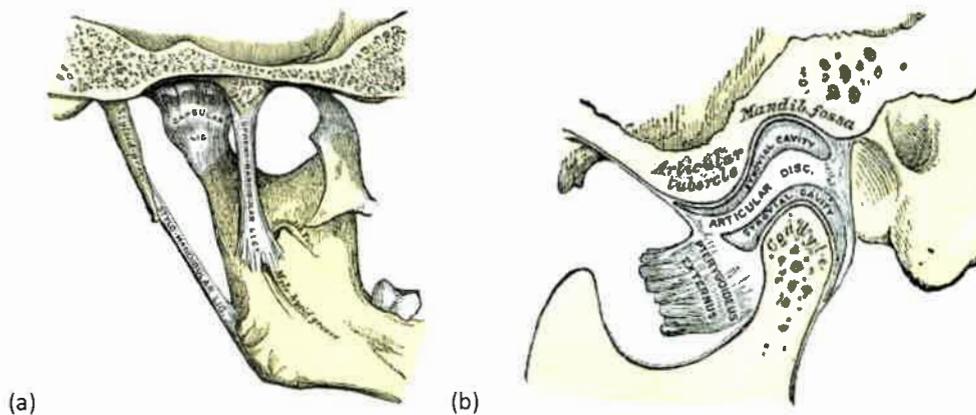


Figura 7. Detalles de la articulación temporo-mandibular, en vistas lateral interna (a) y lateral externa (b). Tomado de Gray y Warren (1918).

La cápsula articular es un revestimiento fibroso y laxo alrededor de toda la articulación, que es delgada en casi toda su extensión, sobre todo en la parte anterior, donde se insertan algunos fascículos de los pterigoideos externos. En zonas donde las fuerzas de tracción son mayores se engrosa para formar los ligamentos de refuerzo. En la parte posterior los haces fibrosos de la cápsula se añaden a unos haces elásticos que nacen cerca de la cisura de Glasser y se insertan en la parte posterior del menisco. Estos haces facilitan el desplazamiento del menisco, pero también limitan su recorrido y el del cóndilo en los movimientos de descenso. Se los conoce también como “frenos meniscales”.

Existe además una serie de ligamentos de refuerzo que tienen una función pasiva ya que sólo limitan los movimientos, y son intrínsecos a la cápsula (son engrosamientos de la misma). Estos cuatro ligamentos reciben su nombre de acuerdo con la posición que ocupan: ligamento lateral externo, ligamento lateral izquierdo, ligamento anterior y ligamento posterior. Además, los ligamentos eseno-mandibular, estilo-mandibular y pterigo-mandibular, aunque no forman parte de la articulación propiamente dicha, ayudan a limitar los movimientos extremos.

Otro componente de la articulación son los sinoviales. Estos son membranas de tejido conectivo laxo que tapizan la cápsula articular por su superficie interior. Es la parte más ricamente vascularizada y segrega el líquido sinovial, que es un líquido viscoso que lubrica la articulación. Las membranas sinoviales son dos, la superior y la inferior.

Así como con otras articulaciones móviles del cuerpo humano, la articulación temporo-mandibular ha sido clasificada dentro de los tipos de palanca. La articulación ejerce una palanca de tercer grado, puesto que la resistencia a vencer es el peso de la mandíbula con sus anexos blandos y los alimentos depositados en la cavidad oral. La palanca de tercer grado (Figura 8) es aquella en la cual, el punto a vencer o resistencia (R), está en un extremo (alimento); la zona de apoyo (A) se localiza en el extremo opuesto (interacción cóndilo mandibular y cavidad glenoidea) y la fuerza, que ejecuta el músculo o grupo muscular (F) se aplica en el lugar intermedio entre la resistencia y el apoyo (músculos masetero y temporal).

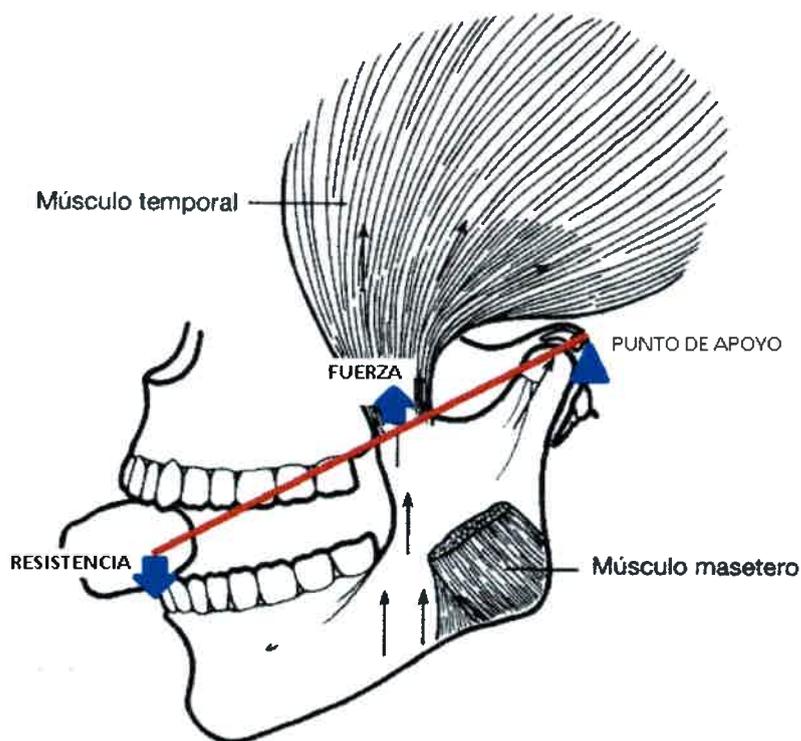


Figura 8. Articulación temporo-mandibular, ejemplo de palanca de tercer grado

PARTE II

OBJETIVOS E HIPOTESIS

CAPITULO 5

Lo expuesto anteriormente deja en evidencia que las presiones mecánicas ejercidas durante la masticación son importantes en la determinación de la forma y el tamaño craneofacial, y debido a que la magnitud de las mismas es diferente en las distintas regiones del cráneo, no se espera que los cambios que provocan se den con igual magnitud y dirección en todo el cráneo, sino más bien, que sean más evidentes en las regiones que se encuentran más directamente relacionadas con la mecánica masticatoria.

Por lo tanto, teniendo en mente estos antecedentes, y a la espera de encontrar diferentes patrones de cambio morfológico en las distintas estructuras del cráneo, y considerando que para el caso de humanos modernos se carece de trabajos que hayan evaluado el impacto de la transición tecnológica sobre la mecánica masticatoria sobre una única población transicional, y que además hayan calculado la magnitud de la fuerza implicada en cada movimiento masticatorio (mordida), se plantea el siguiente objetivo general:

2.1 Objetivo general

Estimar diferencias en la morfología craneofacial en muestras correspondientes a grupos humanos con diferentes estrategias económicas y/o tecnológicas (cazadores-recolectores, agricultores, industrializados, etc.), tanto en la forma craneofacial global como en estructuras localizadas y funcionalmente relacionadas con la masticación.

2.2 Objetivos particulares

Los objetivos particulares están divididos en dos clases, objetivos particulares de corte metodológico, que al ser cumplidos permitirán un abordaje a objetivos de tipo analíticos directamente orientados a poner a prueba el objetivo general.

Los objetivos metodológicos no serán evaluados a través de análisis estadísticos, sino que responden a elecciones consideradas como estratégicas a la

hora de delinear las muestras a estudiar y la información morfológica a recabar en las mismas. En otras palabras, son objetivos a alcanzar *antes* de enfocarse en los objetivos que sí implican un análisis estadístico tendiente a la puesta a prueba de alguna predicción bioantropológica.

Objetivos particulares metodológicos: Cómo abordar el estudio de los cambios culturales y su efecto sobre el fenotipo.

1) Estudiar transiciones tecnológicas acontecidas en un continuo poblacional que cuenten con información arqueológica valiosa, prefiriendo este tipo de muestras por sobre aquellas que, aún cuando representen diferentes estilos de vida, no pertenezcan a la misma población en transición.

2) Poner énfasis en la búsqueda de estructuras tridimensionales con un criterio biomecánico, para encontrar relaciones más estrechas entre la morfología craneofacial y las características de la dieta. Estos nuevos *landmarks* permitirán la reconstrucción y análisis estadísticos de estructuras estrechamente vinculadas con la mecánica masticatoria (áreas de origen e inserción de los músculos temporal, masetero, y pterigoides, del componente palato-alveolar, de la articulación temporo-mandibular, etc.).

Objetivos particulares analíticos: Hacia una estimación del efecto del cambio de la dieta sobre el cráneo.

3) Evaluar las variaciones de tamaño y forma en diferentes niveles jerárquicos de agrupamiento (entre transiciones y entre estrategias económicas dentro de transiciones) en la forma global del cráneo, como así también en las diferentes regiones del mismo

Predicción del objetivo particular 3: Las regiones íntimamente vinculadas con la actividad masticatoria presentaran más diferencias en tamaño y forma entre grupos que difieren en estilo de vida que aquellas que no lo están.

4) Evaluar los patrones de varianza e integración morfológica en las diferentes regiones del cráneo, entre las distintas jerarquías de agrupamiento con el fin de detectar si el aumento de la varianza ocasionado por la aparición

de dietas blandas condiciona los niveles de integración en las distintas regiones del cráneo.

Predicción del objetivo particular 4: En un proceso donde la varianza aumenta por la aparición de dietas blandas, aquellas estructuras que se encuentran bajo estrés mecánico masticatorio presentaran altos valores de integración morfológica relativos a la varianza, a causa de la demanda funcional ejercida por las cargas masticatorias.

5) Estimar las fuerzas de mordida a nivel del segundo molar y de los incisivos centrales a partir del cálculo de las áreas transversales de los músculos temporal y masetero, y los correspondientes brazos de palanca y de carga, comparando los valores resultantes entre grupos de dieta blanda y dieta dura.

Predicción del objetivo particular 5: La fuerza de mordida de los grupos de dieta dura será mayor que la de los grupos de dieta blanda, tanto para la masticación bilateral (medida a nivel del segundo molar) como para la central (medida a nivel del incisivo central).

2.3 Planteo de hipótesis

Hipótesis nula

Los grupos humanos que han experimentado diferentes estrategias alimenticias y/o tecnológicas no presentarán diferencias significativas en las distintas estructuras del cráneo.

Hipótesis alternativa

Los grupos humanos que han experimentado cambios en sus estrategias alimenticias y/o tecnológicas, presentarán diferencias craneofaciales principalmente en las regiones de contacto con los músculos masticatorios (e.g., fosa temporal), de origen e inserción muscular (e.g., arco cigomático, ángulo mandibular), o sitios de alta presión masticatoria como la articulación témporo-mandibular, la cresta alveolar y el

cuerpo mandibular, así como diferencias en parámetros biomecánicos básicos como la fuerza de mordida.

PARTE III

MATERIALES Y METODOS

CAPITULO 6

3.1 Toma de datos

Se estudiaron 459 cráneos pertenecientes a las colecciones de siete instituciones de Argentina, México y Estados Unidos. La muestra proviene de poblaciones pertenecientes a tres transiciones tecnológicas o económicas que muestran cambios en sus estilos de vida, y tres poblaciones de una sola estrategia económica, que representan una estrategia económica particular, cuyos estadios previo o posterior no están disponibles para su estudio. En las tablas 2 y 3 se presenta un resumen de las colecciones estudiadas.

Tabla 2. Listado de los museos/instituciones visitadas y detalles de las muestras transicionales estudiadas. WSW=William S. Webb Museum of Anthropology (Lexington, KY, USA), MLP=Museo de La Plata (La Plata), ME= Museo Etnográfico “Juan B. Ambrosetti” (Buenos Aires), MSR=Museo de Historia Natural de San Rafael (San Rafael), MNA=Museo Nacional de Antropología (México DF, México), UNAM=Universidad Nacional Autónoma de México (México DF, México), ENAH=Escuela Nacional de Antropología e Historia (México DF, México), F/M/T= Femeninos/Masculinos/Total.

Transición	Latitud	Longitud	Museo/ Institución	Colección	n (F/M/T)	Economía	Cronología	Subtotal
Cuyo	35°02'S	68°15'O	MLP, ME, MSF	Cazadores- recolectores	14/14/28	cazador-recolector	2040-1755 AP	40
				Agricultores	7/5/12	agricultor	500-800 AP	
Valle Central de México	19°19'N	99°39'O	MNA, ENAH, UNAM	Tlatelolco/San Gregorio Atlapulco	25/23/48	agricultor	1200-1521 dC	225
				San Andrés/ San José de los Naturales	71/63/134	colonial	Siglos XVII, XVIII y XIX	
				Actuales	14/29/43	actual	contemporánea	
Valle del Río Ohio	39°36'N	82°55'O	WSW	Indian Knoll Archaic	40/40/80	cazador-recolector	3200-2700 AP	92
				Late Prehistory	1/11/12	agricultor	1000-350 AP	
Total					172/185/357			357

Tabla 3. Listado de los museos visitados y detalles de las poblaciones aisladas (no transicionales) estudiadas. MLP=Museo de La Plata (La Plata), ME= Museo Etnográfico “Juan B. Ambrosetti” (Buenos Aires).

Población	Latitud	Longitud	Museo	n (F/M/T)	Economía	Cronología	Subtotal
Chubut	34°17'S	65°27'O	MLP	9/26/35	cazador-recolector	2400-270 AP	35
Delta del Río Paraná	33°58'S	58°50'O	MLP	07/10/17	cazador-recolector	700-800 AP	17
Doncellas	24°35'S	64°55'O	ME	20/30/50	agricultor	509-585 AP	50
Total							102

La muestra está constituida por individuos adultos de ambos sexos que no presentan deformación artificial intencional del cráneo o que se encuentran levemente deformados. Se consideraron individuos adultos a aquellos que tuvieran completamente cerrada la sutura esfeno-occipital y/o erupcionado el tercer molar. La determinación de sexo, edad y deformación artificial fue hecha siguiendo los rasgos diagnósticos del cráneo propuestos por Buikstra y Ubelaker (1994). Los individuos patológicos ó con signos de haber sufrido enfermedades, así como aquellos que no se encontraron en buen estado de conservación no fueron digitalizados.

En cada cráneo se digitalizaron 90 *landmarks* y *semi-landmarks* o puntos morfométricos. La digitalización fue hecha mediante el uso de un brazo digitalizador *Microscribe G2* (Immersion Corp). Dicho brazo obtiene los valores de las coordenadas *x*, *y*, *z* para cada una de las tres dimensiones de cada punto digitalizado. Por defecto, el digitalizador presenta el origen de las coordenadas (valor 0, 0, 0) en la base del aparato. Sin embargo el *software* asociado permite reconfigurar el origen de las coordenadas según lo requiera el usuario. Como parte de la estandarización de medición, se ha optado por colocar el origen de las coordenadas en el punto craneométrico denominado *nasion*, y colocando otros dos puntos en el plano sagital (hormion y bregma), con el fin de forzar la orientación de modo que el plano *z* coincida con el plano sagital del cráneo. En otras palabras, un punto sagital contará con valores teóricos iguales a 0 para el eje *z*, un punto en el lado derecho contará con valores positivos para *z*, y lo contrario ocurrirá para puntos en el lado izquierdo.

Landmarks y *semi-landmarks* utilizados

El estudio del tamaño y la forma a partir de técnicas morfogeométricas se basa en la interrelación de los puntos morfométricos o *landmarks*. Existen tres tipos de

landmarks: los llamados de tipo I, II y III por Bookstein (1991); tradicionales, confusos o "fuzzy" y construidos por Lele y Richtsmeier (2001); y anatómicos, matemáticos y *semi-landmarks* por Dryden y Mardia (1998).

Los *landmarks* de tipo I, tradicionales o anatómicos son puntos matemáticos cuya supuesta homología de un individuo a otro es respaldada por una sólida evidencia o significación biológica, como un patrón local de yuxtaposición de tejidos, la intersección de suturas craneanas o la inserción de una aleta.

Los *landmarks* de tipo II, fuzzy o matemáticos son puntos matemáticos cuya supuesta homología de un individuo a otro es respaldada únicamente por la geometría y no por evidencia anatómica. Lele y Richtsmeier (2001) llaman *fuzzy landmarks* a aquellos puntos que son definidos por una estructura biológica que está en una región determinada pero que ocupa un área que es mayor a dicho punto. La definición de estos *landmarks* usualmente incluye una posición de referencia (centroide o ápice) que se corresponde mejor con un lugar en el rasgo, y que lo representa como un punto; por ejemplo, un punto de máxima curvatura, la cúspide de un diente, un punto extremo, etc. Bookstein (1991), sin embargo, clasifica a estos últimos *landmarks* dentro del tipo III, llamándolos *extremal points*. Las definiciones de Lele y Richtsmeier (2001, "construidos") y Dryden y Mardia (1998, *semi-landmark*) son coincidentes y se refieren a puntos localizados en cualquier lugar a lo largo de un contorno o entre dos *landmarks* anatómicos o matemáticos. Generalmente existen superficies de interés en las que no se pueden localizar *landmarks* tradicionales. En estos casos, los *landmarks* pueden ser construidos. Por ejemplo, si se estudia una pelvis existen muchos rasgos que pueden servir como *landmarks* tradicionales, pero en las grandes superficies alares no será posible detectarlos. En consecuencia, se puede construir un *landmark* usando la ubicación de dos *landmarks* tradicionales y conectando estos puntos por una curva que se ajuste al contorno. Así, uno o varios puntos intermedios sobre dicha curva representan *landmarks* construidos o *semi-landmarks*. La definición de *landmark* de tipo III de Bookstein (1991) no es absolutamente coincidente con la anterior, aunque a fines prácticos se entienda del mismo modo a los *semi-landmarks* con los puntos de tipo III "Booksteinianos". Este autor denomina *landmarks* de tipo III a aquellos que poseen al menos una coordenada deficiente, por ejemplo, cada uno de los extremos de un diámetro mayor o el fondo de una concavidad.

Los *landmarks* utilizados corresponden, en general, a puntos craneométricos que han sido definidos y ampliamente usados en trabajos de morfometría clásica (Hrdlička, 1952; Martin, 1957; Montagu, 1960; Oliver 1969; Howells, 1973; Bass, 1987; Pucciarelli et al., 1990; White y Folkens, 1991; Buikstra y Ubelaker, 1994). Los mismos

están definidos por cruces de suturas, intersecciones entre suturas y estructuras, marcas musculares, etc.

En la literatura pueden encontrarse aproximadamente unos 70 puntos definidos alrededor de todo el cráneo. Sin embargo, la cobertura no es total y algunas regiones del cráneo carecen de los mismos, ya que no presentan las estructuras necesarias para definirlos.

Con el objetivo de lograr una buena aproximación de la forma del cráneo en general, y de las regiones estrechamente vinculadas a la mecánica masticatoria en particular, se definieron una serie de puntos craneométricos que fueron digitalizados como *landmarks* o *semi-landmarks* (Tabla 4). La mayoría de estos puntos se encuentran ubicados en las marcas que dejan las inserciones musculares, o sobre las diferentes estructuras masticatorias. Los puntos definidos originalmente en este trabajo doctoral se encuentran resaltados en negrita en la Tabla 4.

Las inserciones musculares, de tendones o de cartílagos dejan su marca en el periostio y la corteza ósea subyacente. Las mismas pueden ser reconocidas y eventualmente utilizadas para hacer reconstrucciones de los patrones de actividad de los individuos (Kennedy, 1989; Larsen, 1997; Capasso et al., 1999; Jurmain, 1999; Weiss, 2009; Weiss, 2010). La teoría de la remodelación ósea sugiere que cuando las inserciones musculares son sometidas a estrés mecánico, la presión sanguínea se incrementa y estimula la formación de células óseas, dando como resultado una hipertrofia y un aumento de tamaño de las marcas músculo-esqueléticas (e.g., Kennedy, 1989; Capasso et al., 1999; Weiss, 2010).

Estas marcas sirven para definir gran cantidad de puntos craneométricos, como es el caso de los músculos masetero y pterigoides. Sin embargo, una situación diferente ocurre con el músculo temporal. La marca que deja la inserción del mismo carece de puntos anatómicos internos sobre su extensión media en la pared de la bóveda craneana. Para poder subsanar este inconveniente y capturar la forma de toda la superficie curva ocupada por el músculo, se recurrió a la técnica aplicada por Maddux y Franciscus (2009). A tal fin, se proyectó una grilla mediante un proyector (vulgarmente conocido como "cañón de *Power Point*") que cubre el área del músculo temporal. Dicha grilla se construyó a partir de una tabla de 6 x 6 en un procesador de texto (*Microsoft Word*). Las celdas se bloquearon para mantener su proporcionalidad cuando una o ambas dimensiones (horizontal y vertical) son ajustadas al tamaño del área muscular. Los márgenes de la grilla están determinados por puntos anatómicos que forman parte de las marcas de inserción que deja sobre el hueso el músculo

temporal. Los cuatro puntos que delimitan el tamaño de la grilla reflejan de manera eficiente el tamaño de la inserción del músculo, ya que son puntos que marcan los límites del mismo. De esta manera, el margen superior está marcado por el *estefanion*, el inferior está situado en el *radicular anterior*, el margen posterior coincide con el *entomion*, y finalmente el anterior está delimitado por el *frontotemporal* (Figura 9 y Tabla 4 para la definición de los *landmarks*). Una vez ajustada la grilla a dichos límites, las intersecciones que forman las líneas horizontales y verticales son digitalizadas como *semi-landmarks* homólogos (Bookstein, 1991; Maddux y Franciscus, 2009). La utilidad de proyectar grillas sobre una superficie y digitalizar *semi-landmarks* en las intersecciones de las líneas fue demostrada en varias oportunidades por Niewoehner (2000; 2001; 2005; 2006) y por Maddux y Franciscus (2009). Algunos *semi-landmarks* caen fuera de los límites establecidos para el área muscular, por lo tanto estos puntos no fueron digitalizados y se redujo a 26 el número de *semi-landmarks* total por individuo, de los 36 que posibilita una grilla de 6 x 6.

Mediante la utilización de este procedimiento es posible establecer rápida y efectivamente la obtención de puntos homólogos tridimensionales en estructuras que carecen de los rasgos anatómicos que se necesitan para definirlos. Esta cobertura de *semi-landmarks* garantiza, en definitiva, que la curvatura correspondiente al músculo temporal, en su extensión entre su punto de inserción superior en la bóveda del cráneo y su paso a través de la fosa temporal, quede debidamente registrada por las coordenadas tridimensionales de *semi-landmarks* resultantes.

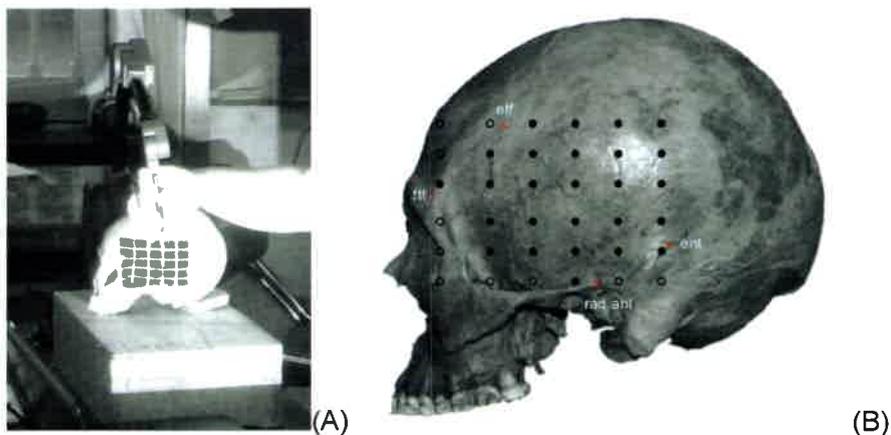


Figura 9. (A) Fotografía tomada mientras se digitalizan *semi-landmarks* utilizando la proyección de la grilla sobre el área lateral del cráneo. (B) *Semi-landmarks* resultantes de la digitalización por la proyección de la grilla. Los puntos rojos marcan los *landmarks* anatómicos que delimitan el tamaño de la retícula (*ft*= *frontotemporal*, *etf*= *estefanion*, *ent*= *entomion*, *rad ant*= *radicular anterior*). Los círculos llenos marcan las intersecciones de las líneas verticales y horizontales, digitalizados como *semi-*

landmarks. Los círculos vacíos son intersecciones que no fueron digitalizadas debido a que se ubican fuera del área muscular en la mayoría de los casos.

En total se digitalizaron 90 *landmarks* y *semi-landmarks* (Tabla 4, Figura 11) en el cráneo entero, de los cuales 64 son craneofaciales (configuración craneofacial) y 26 pertenecen al área del músculo temporal (configuración temporal). La digitalización de ambas configuraciones se hizo por separado. Para la digitalización de la primera configuración se colocó el cráneo en una posición látero-superior y se digitalizó sobre el lado izquierdo del mismo. Para la digitalización de la configuración temporal, el cráneo se colocó en posición lateral apoyado sobre la base. Para poder articular los dos subconjuntos de datos de *landmarks* y *semi-landmarks* se utilizó el programa DVLR.msi (Dorsal-Ventral-Left-Right fitting) desarrollado por David Reddy (<http://www.nycep.org/nmg/programs.html>). Este *software* permite fusionar dos conjuntos de datos diferentes digitalizados sobre el mismo individuo. Para realizar el ajuste entre ambos grupos de datos es necesario que se digitalicen en ambas orientaciones cuatro *landmarks* idénticos. Estos cuatro *landmarks* fueron aquellos que se utilizaron para definir los límites de la retícula proyectada (*estefanion*, *entomion*, *radicular anterior* y *frontotemporal*).

Tabla 4. Lista de *landmarks* y *semi-landmarks*. Definiciones tomadas de Buikstra y Ubelaker, (1994) y Schwartz (1995). Los puntos bilaterales fueron digitalizados sobre el lado izquierdo del cráneo. En negrita se encuentran resaltados los *landmarks* y *semi-landmarks* definidos *de novo* en este trabajo de tesis. Los *landmarks* sagitales se encuentran en cursiva.

Nro	Landmark	Definición
1	<i>Prostion</i>	<i>Punto más anterior en el proceso alveolar de la maxila.</i>
2	<i>Subespinal</i>	<i>Punto más posterior en la concavidad entre la espina nasal anterior y el prostion.</i>
3	<i>Espina nasal anterior</i>	<i>Punto más anterior sobre la espina nasal.</i>
4	Narial	Punto más inferior en la apertura nasal.
5	Alar	Punto más lateral en el margen de la apertura nasal
6	<i>Nasion</i>	<i>Punto de intersección entre los dos huesos nasales y el frontal.</i>

7	Maxilofrontal	Punto de intersección de la cresta lacrimal anterior de la maxila con la sutura frontomaxilar
8	Cigo-orbital	Punto de intersección entre la sutura maxilo-frontal y el margen orbital
9	Fronto-malar orbital	Punto de intersección de la sutura fronto-cigomática en el margen orbital interno
10	Orbital superior	Punto más superior en el margen orbital
11	Canal óptico	Margen medio-superior del foramen interesfenoidal
12	Fronto-malar- temporal	Punto donde la sutura fronto-cigomática cruza la línea temporal
13	Fronto-temporal	Punto donde la línea temporal alcanza su posición mas antero-medial sobre el frontal
14	Pterion	Es una región más que un punto, en la intersección del frontal, temporal, parietal y esfenoides, en el lado de la bóveda
15	Temporal superior	Línea temporal superior a nivel de la intersección coronal
16	Estefanion	Punto de intersección de la sutura coronal y la línea temporal
17	Eurion	Punto de mayor anchura del cerebro perpendicular al plano sagital. El punto es tomado en la eminencia parietal sobre el temporal
18	Asterion	Punto de intersección entre el lamboidal, parieto-mastoideo y occipito-mastoideo
19	Entomion	Punto de intersección entre el arco cigomático y la sutura témporo-parietal
20	Radicular	Punto sobre la arcada cigomática a nivel del porion
21	Radicular anterior	Punto sobre la arcada cigomática a nivel del porion anterior
22	Cigo-temporal superior	Punto superior sobre la sutura cigo-temporal
23	Yugal	Punto más profundo de la escotadura entre los procesos temporal y frontal del cigomático
24	Zygion	Punto externo más lateral en la superficie del arco cigomático
25	<i>Cigo-maxilar anterior</i>	Punto más anterior sobre la sutura cigo-maxilar
26	<i>Glabela</i>	<i>Punto más anterior sobre el hueso frontal, por arriba de la sutura frontonasal.</i>
27	<i>Metopion</i>	<i>Punto sobre el frontal, dónde la elevación sobre la línea recta entre nasion y bregma es mayor.</i>
28	<i>Bregma</i>	<i>Punto de intersección de las suturas coronal y sagital.</i>
29	<i>Vertex</i>	<i>Punto superior cuando el cráneo se encuentra en el plano de Frankfurt.</i>
30	<i>Lambda</i>	<i>Punto de intersección de las suturas sagital y lambdica.</i>

31	<i>Opistocráneo</i>	<i>Punto más posterior en línea recta de la glabella.</i>
32	<i>Opistion</i>	<i>Punto posterior en el margen del foramen Magnum.</i>
33	<i>Basion</i>	<i>Punto anterior en el margen del foramen magnum.</i>
34	<i>Hormion</i>	<i>Punto más posterior sobre el vómer.</i>
35	<i>Palato</i>	<i>Intersección del palatino y los huesos maxilares.</i>
36	<i>Prostion interno</i>	<i>Punto más interno en el proceso alveolar de la maxila.</i>
37	IAM1	Punto en la superficie externa del margen alveolar de la maxila entre C y P3
38	AM1	Punto en la superficie interna del margen alveolar de la maxila entre C y P3
39	IAM2	Punto en la superficie externa del margen alveolar de la maxila entre P4 y M1
40	AM2	Punto en la superficie interna del margen alveolar de la maxila entre P4 y M1
41	IAM3	Punto en la superficie externa del margen alveolar de la maxila entre M2 y M3
42	AM3	Punto en la superficie interna del margen alveolar de la maxila entre M2 y M3
43	Punto alveolar	Punto en la intersección de la arcada alveolar maxilar y la sutura pterigo-alveolar
44	Pterigoides súpero-posterior	Punto más súpero-posterior en la fosa del pterigoides
45	Pterigoides ínfero-anterior	Punto más ínfero-anterior en la fosa del pterigoides, a nivel del pterigoides súpero-posterior
46	Foramen oval	Punto más latero-superior en el margen del foramen oval
47	Petrus interno	Punto medio sobre el petrus interno
48	Foramen estilomastoideo	Foramen estilomastoideo
49	Mastoidal	Punto más inferior en el proceso mastoideo
50	Porion	Punto más superior en el margen del meato auditivo externo
51	Fosa glenoidea	Punto más posterior sobre el borde de la cavidad glenoidea
52	Fosa glenoidea lateral	Punto más lateral sobre el borde de la cavidad glenoidea
53	Fosa glenoidea media	Punto más medial sobre el borde de la cavidad glenoidea
54	Fosa glenoidea inferior	Punto más profundo en la cavidad glenoidea

55	Plano preglenoideo anterior	Punto más anterior en el plano preglenoideo
56	Fosa infratemporal posterior	Punto más posterior en la fosa infratemporal
57	Cigo-temporal lateral-inferior	Punto más lateral sobre la sutura cigo-temporal sobre el margen inferior del arco zigomático
58	Cigo-temporal medio-inferior	Punto más medial sobre la sutura cigo-temporal sobre el margen inferior del arco zigomático
59	Cigo-maxilar antero-inferior	Punto más anterior sobre la sutura cigo-maxilar sobre el margen inferior del arco zigomático
60	Cigo-maxilar postero-inferior	Punto más posterior sobre la sutura cigo-maxilar sobre el margen inferior del arco zigomático
61	Fosa infratemporal anterior	Punto más anterior en la fosa infratemporal
62	MW1	Punto más posterior en la cresta eseno-temporal en el ala mayor del hueso esfenoides
63	Zigion interno	Punto interno más lateral en la superficie interna del arco cigomático
64	PMp	Punto más anterior en la lámina del ala mayor del esfenoides
65	L1-1	Punto 1 sobre línea 1
66	L1-2	Punto 2 sobre línea 1
67	L1-3	Punto 3 sobre línea 1
68	L1-4	Punto 4 sobre línea 1
69	L2-1	Punto 1 sobre línea 2
70	L2-2	Punto 2 sobre línea 2
71	L2-3	Punto 3 sobre línea 2
72	L2-4	Punto 4 sobre línea 2
73	L2-5	Punto 5 sobre línea 2
74	L3-1	Punto 1 sobre línea 3
75	L3-2	Punto 2 sobre línea 3
76	L3-3	Punto 3 sobre línea 3
77	L3-4	Punto 4 sobre línea 3
78	L3-5	Punto 5 sobre línea 3

79	L3-6	Punto 6 sobre línea 3
80	L4-1	Punto 1 sobre línea 4
81	L4-2	Punto 2 sobre línea 4
82	L4-3	Punto 3 sobre línea 4
83	L4-4	Punto 4 sobre línea 4
84	L4-5	Punto 5 sobre línea 4
85	L5-1	Punto 1 sobre línea 5
86	L5-2	Punto 2 sobre línea 5
87	L5-3	Punto 3 sobre línea 5
88	L5-4	Punto 4 sobre línea 5
89	L5-5	Punto 5 sobre línea 5
90	L6-3	Punto 3 sobre línea 6

División del cráneo en regiones

Los *landmarks* y *semi-landmarks* fueron divididos en diferentes subconjuntos jerárquicamente anidados (“primer”, “segundo” y “tercer” orden) en regiones con diferentes comportamientos biomecánicos durante la masticación. Esta subdivisión permite una representación más exacta del patrón de integración morfológico del cráneo, que la clásica separación de estructuras de igual nivel jerárquico (Bastir y Rosas, 2005). Este esquema anidado es conveniente para la detección de cambios localizados particulares que pueden ser de utilidad para interpretar el comportamiento biomecánico del cráneo durante la masticación.

La lógica de dividir al cráneo en regiones que reflejen su demanda funcional está basada en un modelo biomecánico de diferencias de cargas que sufre el cráneo durante la masticación. Este modelo ha sido construido a partir de diversos estudios experimentales realizados con distintas especies de mamíferos, entre ellos, cerdos, diversas especies de primates no humanos e hiracoideos. En líneas generales el modelo propone que durante la masticación se genera un gradiente escalonado en la

magnitud de las tensiones que sufre el cráneo. Las tensiones son altas en el proceso alveolar, los sitios de inserción muscular y posiblemente el paladar (donde nunca han sido medidas *in vivo*). Las tensiones tienden a decrecer de manera proporcional según se alejan de la región oclusal. Por lo tanto, las tensiones son de magnitud media en la región facial media, y menores aún en la región facial superior. Las tensiones en la región de la bóveda craneana son bajas, presumiblemente porque el mayor estrés se expresa en la región facial antes de alcanzar el resto del cráneo (Behrents et al., 1978; Sugimura et al., 1984; Iwasaki, 1989; Hylander et al., 1991, 1992, Lieberman, 1996, 2011; Lieberman et al., 2004). Este patrón de tensiones puede observarse en la Figura 10.

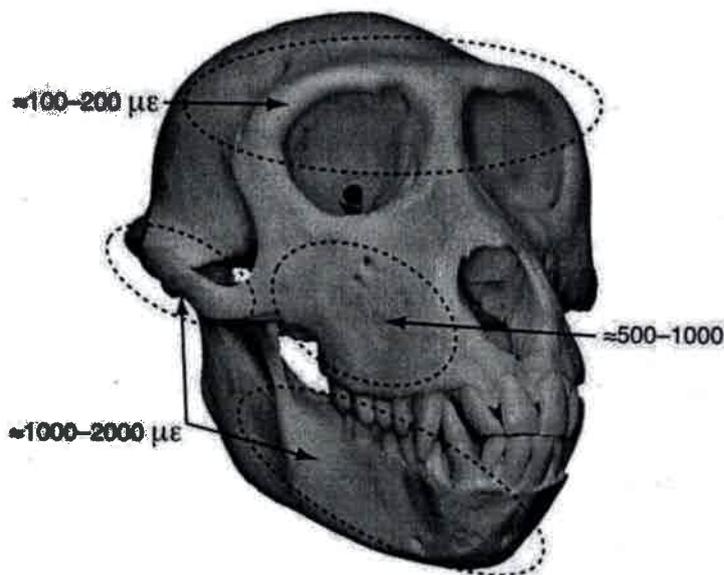


Figura 10. Gradiente de tensiones en una cara primate, basado en los casos de estudio mencionados en el texto. $\mu\epsilon$: unidad de microtensión. Tomado de Lieberman (2011)

Los *landmarks* y *semi-landmarks* fueron divididos en diferentes regiones siguiendo un criterio de jerarquía en función del modelo expuesto arriba. En el primer orden de jerarquía se encuentra el cráneo entero, que está conformado por la totalidad de los puntos digitalizados. Clásicamente el cráneo es dividido en dos estructuras de segundo orden, el neurocráneo y la región facial, y las demás regiones de orden menor se encuentran enmarcadas en alguna de ellas. El protocolo de *landmarks* y *semi-landmarks* digitalizados para este trabajo permite realizar una jerarquización

diferente. La particularidad de este trabajo, en cuanto a la proyección de la grilla sobre el espacio ocupado por el músculo temporal, radica en los *landmarks* y *semi-landmarks* que forman parte de la región masticatoria. Como puede observarse en la Tabla 5 y Figura 11 (A y B), los *semi-landmarks* que surgen de la grilla proyectada no pertenecen a la región facial, pero sí a la extensión del músculo temporal por encima de (envolviendo a) la bóveda del cráneo. Por lo tanto, en este caso, no se aplica la clásica división donde el masticatorio forma parte de la región facial. Es evidente que, en función de los objetivos planteados en este trabajo, es de mayor utilidad analítica abordar el masticatorio como un rasgo al mismo nivel que la región facial y el neurocráneo y no subordinado a ninguno de ellos. Por lo tanto, y debido a este énfasis puesto intencionalmente sobre la digitalización de estructuras masticatorias, no necesariamente asignables a la cara o al neurocráneo, es que se determinan tres regiones de segundo orden: facial, neurocráneo y masticatorio.

Siguiendo una división más clásica del cráneo, el neurocráneo se dividió en bóveda craneana y basicráneo, representando regiones de tercer orden. La región facial es dividida en facial superior y facial inferior (ambas de tercer orden). A su vez, el masticatorio es dividido en alveolar, temporal y articulación temporo-mandibular (tercer orden). Nótese que para una mejor delimitación de los potenciales efectos, los *landmarks* 12, 14, 22 al 24, 44 y 45 (Tabla 5) pertenecen a la configuración masticatoria pero no están incluidos en las de tercer orden (alveolar, temporal y articulación temporo-mandibular). De esta manera el arreglo de *landmarks* y *semi-landmarks* da como resultado la división del cráneo en once regiones: una de primer orden, tres de segundo orden y siete de tercer orden. Los *landmarks* y *semi-landmarks* que forman parte de cada una de ellas se detallan en la Tabla 5 y en las figuras 11 (A y B).

Debido a que las cargas masticatorias no son las mismas para todo el cráneo, se espera que el efecto de la masticación sea diferencial, y se haga más evidente en las regiones donde las tensiones masticatorias son más altas: la alveolar, la articulación temporo-mandibular, el masticatorio, el temporal y el facial inferior. Mientras que se espera lo contrario para el facial superior, la bóveda y la base.

Tabla 5. Detalle de la configuración de *landmarks* y *semi-landmarks* que forman parte de cada una de las regiones del cráneo. LMD: *landmark* o *semi-landmark*, ENT: entero, F: facial, FSUP: facial superior, FINF: facial inferior, NC: neurocráneo, BA: basicráneo, BOV: bóveda, MAST: masticatorio ALV: alveolar ATM: articulación temporo mandibular, TEMP: temporal.

Nro	LMD	ENT	F	FSUP	FINF	NC	BA	BOV	MAST	ALV	ATM	TEMP
1	pr	X	x		x				x	x		
2	ss	X	x		x							
3	ans	X	x		x							
4	nar	X	x		x							
5	al	X	x		x							
6	n	X	x	x								
7	mf	X	x	x								
8	zyo	X	x	x								
9	fmo	X	x	x								
10	os	X	x	x								
11	oc	X	x	x								
12	fmt	X				x		x	x			
13	ft	X				x		x	x			x
14	pt	X				x		x	x			
15	ts	X							x			x
16	ste	X							x			x
17	eu	X				x		x				
18	ast	X				x		x				
19	ent	X				x		x	x			x
20	rad	X				x		x	x			x
21	rad ant	X				x		x	x			x
22	szt	X							x			
23	ju	X							x			
24	zy	X							x			
25	zma	X	x		x							
26	g	X				x		x				
27	mt	X				x		x				
28	b	X				x		x				
29	ve	X				x		x				
30	l	X				x		x				
31	op	X				x		x				
32	o	X				x	x					
33	ba	X				x	x					
34	ho	X	x		x							
35	pal	X	x		x				x	x		
36	ipr	X	x		x				x	x		
37	iam1	X							x	x		
38	am1	X							x	x		
39	iam2	X	x		x				x	x		
40	am2	X	x		x				x	x		
41	iam3	X							x	x		
42	am3	X							x	x		
43	alp	X	x		x				x	x		
44	spp	X							x			
45	iap	X							x			
46	fov	X				x	x					
47	ipe	X				x	x					
48	sty	X				x	x					
49	ms	X				x	x					
50	po	X				x	x					
51	gle	X							x		x	
52	lgle	X							x		x	
53	mgle	X							x		x	
54	dgle	X							x		x	
55	aglep	X							x		x	
56	pif	X							x			x
57	lzt	X							x			x

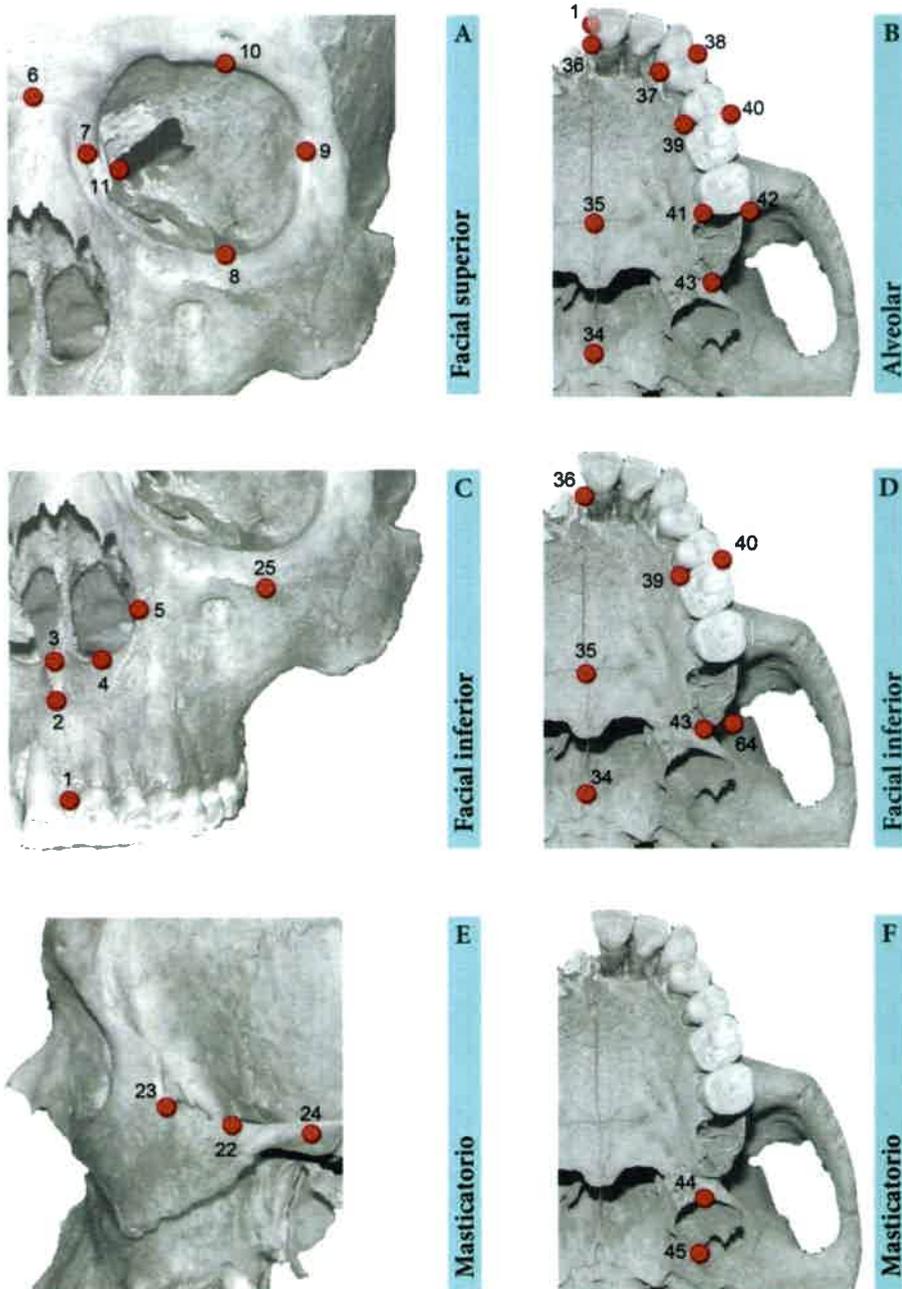
58	mzt	X							x			x
59	lzm	X							x			x
60	mzm	X							x			x
61	aif	X							x			x
62	mw1	X							x			x
63	izig	X							x			x
64	pmp	X	x			x						
65	lm1	X							x			x
66	lm2	X							x			x
67	lm3	X							x			x
68	lm4	X							x			x
69	lm5	X							x			x
70	lm6	X							x			x
71	lm7	X							x			x
72	lm8	X							x			x
73	lm9	X							x			x
74	lm10	X							x			x
75	lm11	X							x			x
76	lm12	X							x			x
77	lm13	X							x			x
78	lm14	X							x			x
79	lm15	X							x			x
80	lm16	X							x			x
81	lm17	X							x			x
82	lm18	X							x			x
83	lm19	X							x			x
84	lm20	X							x			x
85	lm21	X							x			x
86	lm22	X							x			x
87	lm23	X							x			x
88	lm24	X							x			x
89	lm25	X							x			x
90	lm26	X							x			x
TOTAL		90	19	6	13	21	7	14	62	10	5	40

La forma de los músculos temporal y masetero se encuentra bien capturada ya que existen numerosos *landmarks* y *semi-landmarks* sobre las marcas de inserción de los mismos. Por otro lado, el arco cigomático, zona de inserción del músculo masetero, está muy bien representado en toda su extensión. En la zona anterior por el *landmark* 61; el ancho del arco está representado por los puntos 57 y 59 en su parte lateral y 58 y 60 en su porción medial; y el punto posterior está marcado por el *landmark* 56 (Figura 11).

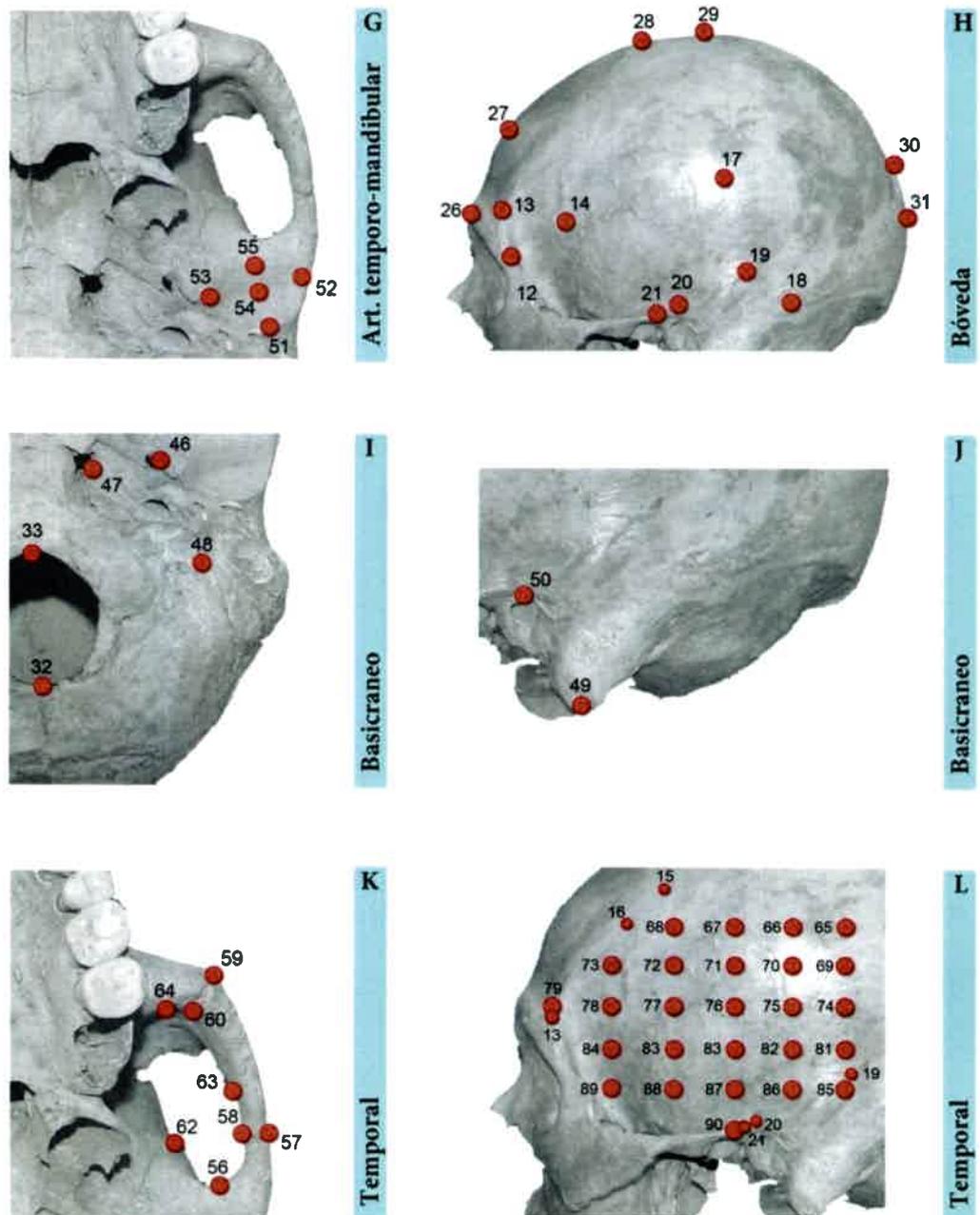
El área de inserción del musculo temporal se extiende sobre gran parte de la pared lateral del cráneo. La región anterior está marcada por el *landmark* 13, la región superior por el 15 y 16, y la región infero-posterior por los *landmaks* 19, 20 y 21 (Figura 11). El músculo temporal, en su recorrido hacia la mandíbula, atraviesa la fosa cigomática o temporal. La anchura de la fosa está marcada por el *landmark* 62 en su

parte medial y el 63 en su parte lateral (Figura 11). La mayor parte de la extensión de este músculo sobre la pared lateral del cráneo, se encuentra muy bien capturada por los 26 puntos de la grilla (*semi-landmarks* 65 al 90) (Figura 11).

La elección específica de estas configuraciones de *landmarks* y *semi-landmarks* satisface lo planteado en el Objetivo 2.



(A)



(B)

Figura 11. *Landmarks* y *semi-landmarks* digitalizados para cada configuración o región del cráneo. La definición de los mismos se presenta en la Tabla 4 y la configuración de la que forman parte en la Tabla 5. Se encuentran graficadas las configuraciones de tercer orden, las de segundo orden surgen de la suma de las de tercer orden y la configuración cráneo entero es la suma del total de *landmarks* y *semi-landmarks*. Los *landmarks* 22 al 24, 44 y 45 son los únicos que pertenecen sólo a una configuración de segundo orden (Masticatorio). A (A) Facial superior en vista frontal, A (B) Alveolar en vista basal, A (C y D) Facial inferior en vistas frontal y basal, A (E y F) Masticatorio en vistas lateral y basal, B (G) Articulación temporo-mandibular en vista basal, B (H) Bóveda en vista lateral, B (I y J) Basicráneo en vistas basal y lateral, B (K y L) Temporal en vistas basal y lateral

3.2 Detalles de las muestras

La muestra está compuesta por dos tipos de datos. Por un lado, series poblacionales que presentan evidencia de haber experimentado un cambio en su estilo de vida ligado a transiciones económicas (Valle del Río Ohio, Valle Central de México y Cuyo), y por el otro, series de una sola estrategia económica que representan un tipo particular de estilo de vida (Doncellas, agricultor; Chubut, cazador-recolector mixto terrestre-marino y Delta del Río Paraná, cazador-pescador-recolector fluvial (Figura 12).



Figura 12. Ubicación de las colecciones estudiadas. Transiciones en negrita, muestras no transicionales en itálica.

La presencia de material perteneciente a series transicionales en las colecciones de museos y/o instituciones no es común. Resulta difícil, en cierto grado, encontrar grupos humanos que hayan habitado una región y para los cuales se tenga evidencia (arqueológica, isotópica, arqueofaunística, etc.) de que ocurrieron cambios importantes en su modo de subsistencia y que paralelamente no hayan experimentado durante la transición grandes fluctuaciones genéticas causadas por migraciones, extinciones, cuellos de botella, etc. En general las colecciones de los museos (o instituciones) representan un tipo particular de estrategia económica sin grandes evidencias de cambios a lo largo del tiempo. En este trabajo de tesis se puso énfasis en la búsqueda de estas series, para este modo asumir (por lo menos en parte) que el efecto del cambio en el estilo de vida dentro de la transición es más importante que el efecto del cambio genético. En este sentido, las series de una sola estrategia económica serán utilizadas como grupos externos para realizar comparaciones generales.

Transiciones económicas

Cuyo

En la región de Cuyo existieron dos grupos con economías bien diferentes. Las poblaciones localizadas al sur del Río Diamante, cazadoras-recolectoras (CR_{cuy}), desarrollaron una economía cazadora-recolectora, mientras que los grupos situados al norte de dicho río, agricultores (A_{cuy}), desarrollaron una economía agricultora (Cabrera, 1929; Latcham, 1929; Canals Frau, 1937; 1953; Michieli, 1978; Prieto, 1989; Durán, 1994; Sardi et al., 2006). Los contrastes entre estos dos grupos se fundamentan en diferencias demográficas, tecnológicas, de organización social, movilidad y subsistencia (Johnson et al., 2009). Es importante destacar que el río Diamante marca el límite sur hasta donde se extendió la agricultura (Gil, 2003).

Los materiales pertenecientes a esta transición provienen de tres museos, Museo de La Plata, Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti" y el Museo de Historia Natural de San Rafael. La Figura 13 muestra la localización de los sitios de donde provienen los materiales. Las dataciones radiocarbónicas para el primer grupo dieron una antigüedad de 2040 a 1755 años AP (Novellino y Guichón, 1999). Se carece de dataciones radiocarbónicas para el grupo agricultor. Sin embargo la cronología fue inferida a través de indicadores arqueológicos como la cerámica y la presencia de sistemas de irrigación. Este grupo fue asignado al período agricultor tardío (500-800 AP) (Gambier, 1993).



Figura 13. Localidades pertenecientes a la transición de Cuyo. Sitios agrícolas al norte del Río Diamante: Angualasto, Huaco, Pachimoco, Calingasta, Uspallata, Las Heras, Villa Vieja y Las Toscas. Sitios cazadores-recolectores al sur del Río Diamante: Agua de Médano, La Matancilla, El Sosneado, Cerro Mesa, Chacay, Los Remedios, Cerro Mesón, Rincon del Atuel, 25 de Mayo, Cañada Seca, Jaime Prats, El Manzano y Agua del Zapallo.

Hacia el sur del Río Diamante, en el valle del río Atuel, se registraron cambios a partir del 2000 años AP. Los mismos han sido atribuidos al denominado proceso de intensificación en el uso de los recursos (Neme, 2002). Estos cambios implican una reducción de la movilidad de los grupos (mayor grado de sedentarismo), un mayor gasto energético en el procesamiento de los alimentos, la colonización de nuevos hábitats, el incremento en el intercambio de productos y un mayor énfasis en la recolección de vegetales. Si bien estas características han sido propuestas y discutidas para el valle del río Atuel, el autor considera que abarcó todo el sur de la provincia de Mendoza, manifestándose en un proceso de regionalización, incremento en la territorialidad y una creciente diferenciación social (Neme 2002; Novellino y Gil, 2006).

Los análisis de isótopos estables sobre huesos humanos (Gil, 2003; Novellino et al., 2004) indican una pequeña proporción de consumo de plantas cultivables hacia el sur de Río Diamante. Los esqueletos de los cazadores-recolectores muestran

marcadores biológicos de la dieta y salud similares a los observados en otros grupos de igual economía (Novellino et al., 1996; Novellino, 2002).

Al norte del Río Diamante, las primeras evidencias de agricultura están asociadas con la aparición de cerámica y el estilo de vida sedentario (Lagiglia, 2002). Para entender el patrón histórico en la región, algunas investigaciones previas han priorizado una explicación en la cual se asume el arribo de familias agricultoras sobre las poblaciones preexistentes de cazadores-recolectores. Gradualmente, los grupos locales habrían adoptado la agricultura y el pastoralismo como recursos complementarios a la caza, el forrajeo y la pesca (Castro y Tarragó, 1992; Gambier, 1993). El registro arqueológico sugiere que la incorporación de nuevos alimentos estuvo acompañada de diversos cambios tecnológicos asociados a la producción de los mismos, como por ejemplo, la construcción de grandes morteros de piedra con manos de molienda (Lagiglia, 1997). En cuanto a la cerámica asociada, ésta es diversa y podría haber sido utilizada para hervir maíz y otros vegetales (Lagiglia, 2002). El momento del inicio del uso del maíz en esta región es discutible (García, 1992; Bárcena, 2001; Lagiglia, 2001; Gil et al., 2006). Sin embargo, las técnicas radiocarbónicas indican una antigüedad de 2000 años AP (García 1992; Lagiglia 2001). El maíz (*Zea mays*) no fue el único cultivo que consumieron en la región, entre otros se destacan también, la papa (*Solanum sp.*), la mandioca (*Manihot sp.*), y diferentes especies de legumbres (*Phaseolus sp.*) (Lagiglia, 1980).

Los agricultores del norte muestran diferencias significativas con respecto a los cazadores-agricultores en cuanto a la frecuencia de caries (Novellino y Guichón, 1997–1998), la cual se ve incrementada debido al aumento en el consumo de hidratos de carbono en la dieta (Larsen, 1995). El grado de desgaste dental, indicativo de grandes fuerzas masticatorias y/o la presencia de partículas abrasivas en la dieta, es más evidente entre los cazadores-recolectores (Lagiglia, 2002)

Valle Central de México

Las colecciones que forman parte de esta transición se encuentran depositadas en tres instituciones mexicanas: el Museo Nacional de Antropología, la Escuela Nacional de Antropología e Historia y la Universidad Nacional Autónoma de México. Esta serie está constituida por una transición de agricultores (San Gregorio Atlapulco o Xoximilco y Tlatelolco) hacia un grupo colonial (San Andrés y San José de los Naturales) y finalmente hacia un grupo contemporáneo (actuales). El material que

forma parte de estas colecciones proviene de la zona donde actualmente se emplaza el Distrito Federal.

Los Xochimilcas pueden ser considerados como los primeros en arribar a la región lacustre del sur de la cuenca del Valle Central de México (Medrano Enriquez, 1999). Éstos desarrollaron un importante sistema de producción agrícola que permitió sostener alimentaria y económicamente a una gran población. El sistema que desarrollaron es conocido como *chinampas*, y consiste en la acumulación de lodo y sedimento del fondo de un manto acuático formando montículos alargados, sobre los cuales sembraban y cosechaban diferentes cultivos. La porosidad del suelo y la estrechez de las parcelas permitieron la infiltración natural del agua de los canales e hizo posible su uso continuo e intensivo. Este sistema agrícola, con un alto nivel de productividad, servía de sostén a los 150-200 mil habitantes de Tenochtitlán. La zona de chinampas ocupaba unos 120 km cuadrados en los que se incluían canales y lagunas (Ortega Muñoz, 1998). Entre los principales productos de las prácticas agrícolas se encontraron variedades de maíz, tomate, chile, calabazas, frijoles, flores de ornato, hierbas aromáticas, romerito y otras de los géneros *Amaranthus* y *Quenopodium* (Ortega Muñoz, 1998). La dieta de estos grupos se complementaba con la caza de mamíferos, aves y anfibios y la pesca (Medrano Enriquez, 1999). El otro grupo agricultor, Tlatelolco, desarrolló una economía muy similar a la que procuraron los Xochimilcas. Ambos grupos habitaron la misma región en el mismo momento histórico. Tlatelolco hoy forma parte del Distrito Federal de México, pero en épocas prehispánicas constituyó una ciudad cercana a la gran Tenochtitlán. Los Tlatelolcas lograron un desarrollo constante y llevaron a cabo diversas conquistas militares con el propósito de controlar las mejores rutas para el tránsito de mercancías. Su mercado fue el más importante hasta la llegada de los Españoles, y fue el lugar de intercambio de diversos productos tanto locales como foráneos (Castillo Chávez, 2008). Xochimilcas y Tlatelolcos pueden ser considerados como grupos eminentemente agricultores (A_{mex}).

El contacto con los españoles produjo una gran cantidad de cambios en los grupos indígenas, entre ellos, la introducción de nuevos alimentos. La dieta de los individuos pertenecientes a las colecciones de San Andrés y San José de los Naturales puede ser definida como colonial (COL_{mex}). Los pobladores de la colonia consumían una gran variedad de alimentos, ya que sumaron a los alimentos nativos, los introducidos por los españoles. Entre ellos se destacan gran variedad de animales (reses, cerdos, cabras, ovejas y gallinas), plantas (cebollas, ajos, lechugas, acelgas, coliflor, col, apio, espinaca) y semillas (trigo, cebada, centeno, arroz, avena, lentejas,

habas). Estos nuevos alimentos constantemente incorporados a las nuevas tierras invadieron los terrenos de cultivos pertenecientes a los indígenas y modificaron los sistemas de propiedad y producción entre las comunidades (Castillo Chávez, 2008). La introducción de árboles frutales provenientes de Asia o África tuvo buena aceptación. Los cítricos, café, plátanos, duraznos, perales y manzanos comenzaron a formar parte del paisaje. La leche y sus derivados (tanto de vaca como de cabra) tuvieron una lenta aceptación (Castillo Chávez, 2008).

El último período de esta transición está representado por la colección contemporánea denominada Actuales (ACT_{mex}). Esta colección está integrada por individuos fallecidos entre los años 1990 y la actualidad. Los cambios experimentados en el modo de alimentación han sido mayores en los últimos 50 años que en todos los siglos anteriores. Los avances socioeconómicos y los cambios técnicos ocurridos en todos los puntos de la cadena de producción de alimentos (agricultura, ganadería, producción, almacenamiento, venta, etc.), han difundido y puesto al alcance de la mayoría aparatos eléctricos, productos y modos de consumo impensables hace simplemente dos décadas (hornos microondas, alimentos precocinados, ultracongelados, etc.), tal como se detalló en la introducción.

Valle del Río Ohio

Las colecciones provenientes del Valle del Río Ohio se encuentran depositadas en el "William S. Webb Museum of Anthropology" localizado en la ciudad de Lexington, estado de Kentucky, Estados Unidos. Las mismas pueden ser divididas en tres períodos de acuerdo a la estrategia económica que desarrollaron.

El primer período conocido como *Indian Knoll-Archaic* comenzó hace aproximadamente 10.000 años AP y culminó hace 3.000 años AP con la evolución hacia la agricultura (Winters, 1969; Jennings, 1974; Cassidy, 1984; Hill, 2003). Este período se caracteriza por la alta movilidad de sus pequeños grupos poblacionales y la carencia de cerámica. Clásicamente han sido catalogados como cazadores-recolectores (CR_{Ohio}) (Sciulli, 1998). Durante este período se produjo la transición de un estilo de vida nómada, característico de los cazadores-recolectores, a uno de semi-sedentarismo (Winters, 1969; Janzen, 1977; Muller, 1986; Hill, 2003). La economía de los grupos se basaba en la caza de animales como el venado, la colecta de bivalvos de agua dulce y el forrajeo de una amplia variedad de plantas incluyendo semillas, bayas, nueces y calabazas (Griffin, 1983). Además, practicaban algunos cultivos locales de semillas con alto contenido en aceite o almidón (Yarnell, 1993).

El segundo período, *Woodland*, que se extendió desde los 3.000 a 1.500 años AP (Griffin, 1983; Hill, 2003) se caracterizó por un incremento en la complejidad cultural y organización social (Brose, 1979; Muller, 1986; Clay, 1990; Hicks, 1992; Hill, 2003). La cerámica y la domesticación de cultivos como calabazas y semillas con alto contenido de almidón se intensificaron durante este momento (Griffin, 1983; Muller, 1986). Además, es evidente un gran consumo de nueces (Ford, 1979), ciervos y pequeños mamíferos (Parmalee, 1975), como también de tortugas, peces y bivalvos. Esta etapa se caracterizó por una economía horticultora mixta. Sin bien se ha documentado consumo de maíz, estos grupos no pueden ser considerados exclusivamente agricultores (Muller, 1986; Bush, 1994; Schmidt, 1998). Se estima que hacia el final del período *Woodland*, el maíz reemplazó a los cultivos nativos (Greenlee, 2001). Este período no se encuentra representado en la muestra debido a que los procesos tafonómicos han deteriorado gran parte del material perteneciente al mismo.

El último período, *Late Prehistory*, se extendió desde los 1.500 a 500 años AP (Griffin, 1978; Hill, 2003). Estos grupos se caracterizaron por un gran sedentarismo y ocuparon áreas densamente pobladas (Griffin, 1983; Muller, 1986; Hill, 2003). La fuente más importante de subsistencia fue el maíz (Cassidy, 1984; Larsen, 2002), y en concomitancia con la domesticación de este cultivo se dio una disminución en la frecuencia de cultivos nativos y plantas silvestres (Greenlee, 2001). A estos grupos se los puede considerar como agricultores de maíz (A_{Ohio}). La caza y recolección siguió aportando de manera significativa a la dieta, aunque el foco de sus actividades económicas estaba puesto en la agricultura (Sciulli, 1998). De manera complementaria consumían animales como ciervos, aves, peces, bivalvos y anfibios (Parmalee, 1975). La proliferación, diversificación e incremento en la complejidad de la cerámica, que había comenzado en el *Woodland*, adquirió gran importancia para el procesamiento de alimentos durante esta fase.

Un indicador indirecto del incremento en el procesamiento de alimentos es el desgaste dental. Trabajos previos realizados sobre estas poblaciones dan cuenta de una tendencia en la dieta, desde alimentos rígidos y abrasivos, hacia ítems más cariogénicos y blandos en la transición *Indian Knoll-Archaic-Woodland-Late Prehistory* (Smith, 1984; Sciulli, 1997; Schmidt, 1998, 2001; Schmidt y Greene, 1998). La principal característica de la dieta de *Indian Knoll-Archaic* viene dada por la abrasividad, ya que sus principales fuentes de alimentos, plantas silvestres, recursos ribereños y venados, probablemente estuvieran contaminados con arena, que causaría las estrías y el rápido desgaste observado en sus dientes. La dieta de

Woodland probablemente fuera más procesada, se observó que las estrías son menos comunes, aunque se incrementa el número de hoyos ("pits"). Si bien el procesamiento tiende a ablandar los alimentos, el cambio en el consumo de recursos (nueces y semillas) explicaría mejor la diferencia en el patrón del microdesgaste (Sciulli, 1997; Schmidt, 1998, 2001). Finalmente la dieta de *Late Prehistory* estuvo basada en el consumo de maíz (muy cariogénica), por lo tanto, ni estrías ni hoyos son comunes, pero sí se ve incrementada la frecuencia de caries (Schmidt, 1998; Schmidt y Greene, 1998).

La elección específica de estas muestras apunta al cumplimiento del Objetivo 1.

Colecciones de una sola estrategia económica o no transicionales

Chubut

Los restos provenientes de esta área fueron recuperados por Santiago Pozzi en 1893 en el valle del río Chubut, en las cercanías de Trelew, y por Cremonesi en el mismo área (Lehmann-Nitsche, 1910). Esta muestra se halla depositada en el Museo de La Plata, y de acuerdo a su fechado radiocarbónico puede ser asignada al Holoceno Tardío (entre ca. 900 y 1600 años ^{14}C AP) (Barrientos et al., 2009 en Béguelin, 2009).

Los análisis tecnológicos, arqueofaunísticos y de isótopos estables (C^{13} y N^{15}) indican que el área ha sido ocupada desde el Holoceno Medio por grupos de cazadores-recolectores relativamente móviles y de baja densidad poblacional. Estos grupos habrían incluido en su dieta animales terrestres y recursos marinos, principalmente guanacos y moluscos. Los peces, aves, y otros mamíferos terrestres y acuáticos sin bien parecen haber sido poco explotados, formaron parte de la dieta (Gómez Otero, 2007a). Las plantas constituyeron un recurso importante, esto queda en evidencia tanto por los análisis isotópicos como por los residuos sobre los restos de cerámica, ambos indican el consumo de plantas C_3 (Gómez Otero, 2007a).

Estudios específicos de isótopos estables (Gómez Otero, 2007b) indican que los grupos costeros consumían mayor cantidad de recursos marinos que los grupos terrestres, sin embargo, sus dietas no pueden ser consideradas como marinas exclusivamente, ya que fueron mixtas (recursos marinos y terrestres).

El contacto con los europeos introdujo numerosos cambios en el estilo de vida de los grupos cazadores-recolectores, uno de ellos está relacionado con el consumo

de alimentos. Los estudios isotópicos indican que hacia el Holoceno tardío final existió un aprovechamiento intensivo de los pinnípedos, mientras que un cambio hacia una dieta con mayor énfasis sobre el consumo de proteínas terrestres se dio en el período postcontacto, probablemente relacionados a la movilidad diferencial promovida por el uso intensivo del caballo (Gómez Otero, 2007b). Otra evidencia de cambio en la dieta se desprende del análisis de las piezas dentarias, después del 1000 AP decrecen las frecuencias de abscesos, desgaste dental y pérdida de piezas *ante mortem*, este hecho podría estar relacionado al incremento progresivo en el procesamiento de los alimentos, este cambio en el consumo de alimentos podría haber alcanzado su máxima expresión luego del contacto, cuando los grupos incorporaron carbohidratos procesados como harinas, bebidas alcohólicas y azúcar (Gómez Otero y Novellino, 2011).

Delta del Río Paraná

La muestra analizada procede de islas ubicadas en la región del Delta del Paraná entre las provincias de Entre Ríos y norte de Buenos Aires. Estos grupos pueden ser considerados como cazadores-recolectores muy ligados a los recursos acuáticos (CR_{del}). Los restos provienen de enterratorios denominados túmulos, que fueron excavados por Luis María Torres en 1905 y 1906. Los individuos analizados proceden del Túmulo I y Túmulo II (Delta Medio) y Túmulo I del brazo Gutiérrez (Delta Superior) (Lehmann-Nitsche, 1910; Torres, 1911). Los cráneos se encuentran depositados en el Museo de La Plata (Lehmann-Nitsche, 1910). De acuerdo a su contexto arqueológico y fechado radiocarbónico esta muestra puede ser asignada al final del Holoceno Tardío (700 a 800 ¹⁴C AP) (Bernal et al., 2010).

En los enterratorios se encontró abundante cantidad de material arqueológico, como trituradores, alisadores, percutores, hachas, espátulas, punzones, horquetas, puntas de flecha y de arpón, además de numerosos fragmentos de cerámica grabada, fogones y residuos de cocina (Torres, 1911). Entre los residuos animales y vegetales asociados a los enterratorios se han encontrado valvas de moluscos (*Unios sp.*, *Anodontas sp.*, *Diplodon sp.*), huesos de ciervo (*Blastocerus dichotomus*), de carpincho (*Hydrochoerus sp.*) y de coipo (*Myocastor coypus*), y también algunos molares y caninos de yaguareté (*Felis onca*). Además, aparecen en abundante cantidad huesos quemados y residuos de varias especies de peces (*Loricaria sp.*, *Anostomus sp.*, *Doras sp.*, *Myletes sp.*, etc). Es notoria la presencia de cocos partidos y quemados de la especie *Cocos australis mart.* (Torres, 1911).

Existen algunos indicios de la existencia de algún tipo de procesamiento de los alimentos. Por ejemplo, entre las cenizas de los fogones se encontraron masas pétreas, percutores y rodados que habrían servido para preparar harina de pescado. También, han aparecido una gran cantidad de huesos largos partidos longitudinalmente, que presuntamente habrían sido rotos para extraer y consumir la médula. Además, la presencia de valvas abiertas indicaría que habrían sido destinadas para la alimentación (Torres, 1911).

Para Bonomo y colaboradores (2010) estos grupos, cuyo material cultural se encuentra muy asociado a la explotación intensiva de recursos fluviales (peces, moluscos, mamíferos acuáticos) y vegetales (palmeras), y al desarrollo de una tecnología específica para su aprovechamiento (arpones, redes, rompe-cocos), habrían habitado sobre montículos inundables del río.

Doncellas

El material fue excavado por Casanova entre los años 1941 y 1943 en la localidad de Doncellas (A_{don}), también conocida con el nombre de Agua Caliente de Rachaite (provincia de Jujuy). Esta colección se encuentra depositada en el Museo Etnográfico "Juan B. Ambrosetti". Este sitio fue asignado al Período Tardío o de Desarrollos Regionales (Albeck, 2001). El fechado radiocarbónico de la muestra indica una antigüedad de 509-585 AP (com. pers. Cocilovo).

Existen en Doncellas (en el poblado y en zonas aledañas) diversas evidencias (arte rupestre, arquitectura, artefactos líticos) de que las poblaciones que habitaron la región practicaban una subsistencia productiva agrícola-pastoril (Alfaro de Lanzone, 1988). Por su parte, Albeck (2001) señala que el componente agrícola habría tenido gran importancia debido al desarrollo que la tecnología agrícola alcanzó. Ésta incluía la construcción de extensas andenerías en la parte media y baja de los faldeos serranos y amplios aterrizados en los fondos de valle. Además, de la construcción de complejas redes de riego y represas para el almacenamiento del agua (Albeck, 1993, 1997). El trabajo del suelo se llevaba a cabo mediante el empleo de palas y azadones líticos. Existe evidencia del uso de diferentes tecnologías vinculadas a la conservación de los alimentos, como por ejemplo, la utilización de hoyos subterráneos para la conservación de tubérculos, y vasijas, sacos o silos construidos con piedras para la conservación de granos (Albeck y Ruiz, 2003). Vigliani (1999) sostiene que el análisis del material cerámico asociado indica que puede haber sido apto para las actividades de almacenamiento y procesamiento de los productos agrícolas.

Entre la producción agrícola se destacan el consumo de vegetales microtérminos andinos, como por ejemplo, quínoa (*Chenopodium quinoa*), papa (*Solanum sp.*), ulluco (*Ullucus tuberosus*), porotos (*Phaseolus sp.*) y maíz (*Zea mays*).

Relación entre transiciones tecnológicas y dureza de los ítems dietarios

Las tres transiciones analizadas, así como los grupos no transicionales estudiados, reflejan niveles variables en la dureza de los ítems alimentarios, pero sobre todo en el modo de procesar los alimentos. Este procesamiento puede ser dividido en dos grandes categorías; procesos mecánicos (cortes, golpes, molienda, etc.) y de cocción (principalmente, la aplicación de calor) (Lieberman, 2011).

Los cambios causados por el procesamiento y la cocción tienen tres consecuencias biomecánicas para la masticación: primero, el alimento cocido es más fácil de fracturar y por lo tanto requiere menos fuerza en la mordida. Segundo, el alimento cocido requiere menos cantidad de ciclos de masticación por unidad de alimento. Y tercero, debido a que el rendimiento, en términos nutricionales, es mayor en el alimento cocido que en el alimento crudo, se necesita menos cantidad de alimento para cubrir los requerimientos nutricionales. Por todo ello, el procesamiento y cocción de los alimentos, redundan en menos ciclos masticatorios netos por cantidad de nutrientes ingeridos. En resumen, se espera que las muestras elegidas permitan vislumbrar los efectos del cambio en la dureza de la dieta, debido tanto a cambios en los ítems en sí como a la introducción de procesamientos cada vez más complejos, sobre el tamaño y la forma de las diferentes estructuras vinculadas o no a la mecánica masticatoria, así como sobre parámetros biomecánicos simples.

A continuación se presenta una tabla comparativa donde se resumen algunas características de las economías de los grupos estudiados, en una aproximación cuali-cuantitativa (Tabla 6).

Tabla 6. Datos cuali-cuantitativos de la subsistencia económica para cada población. Fuente, indica el origen de la subsistencia, Caza: caza, Recol: recolección, Agri: agricultura, Elab: elaboración industrial. 0: bajo, 1: medio, 2: alto; 3: muy alto.

Colección	Economía principal	Fuente					Grado procesamiento
		Caza	Recol	Pesca	Agri	Elab	
Puelches (CR _{cuy})	cazador-recolector	3	2	0	0	0	0
Huarpes (A _{cuy})	agricultor	1	1	0	3	0	1

Tlatelolco/San Gregorio Atlapulco (A _{mex})	agricultor	1	1	1	3	0	1
San Andrés/San José de los Naturales (COL _{mex})	colonial	1	1	1	3	0	2
Actuales (ACT _{mex})	actual	0	0	0	0	3	3
Indian Knoll Archaic (CR _{ohio})	cazador-recolector	3	2	1	0	0	0
Late Prehistoric (A _{ohio})	agricultor	1	1	1	3	0	1
Chubut (CR _{chu})	cazador-recolector	3	1	1	0	0	0
Delta del Río Paraná (CR _{del})	cazador-pescador	3	1	3	0	0	1
Doncellas (A _{don})	agricultor	1	1	0	3	0	1

CAPITULO 7

3.3 Morfometría geométrica

La Morfometría Geométrica, definida como la fusión entre la geometría y la biología, comprende el estudio de la forma en un espacio bi o tridimensional (Bookstein, 1982) permitiendo investigar en profundidad los cambios morfológicos. Esta técnica ha revolucionado el campo del estudio de estructuras morfológicas, a partir de un cambio rotundo en la aproximación al tamaño y la forma de dichas estructuras. En lugar de enfocarse en el análisis multivariante de un conjunto de medidas lineales entre puntos morfométricos, la morfometría geométrica propone estudiar los cambios en el tamaño y la forma a partir del desplazamiento en el plano (2 dimensiones) o en el espacio (3 dimensiones) de un conjunto de puntos morfométricos o *landmarks*. La relación espacial de los *landmarks* siempre se conserva a lo largo de todo el análisis, lo que permite "reconstruir" con tanta precisión como se desee la forma y el tamaño del espécimen estudiado. Desde fines de los años 1980 se han desarrollado un conjunto de métodos analíticos y gráficos, llamados en conjunto Morfometría Geométrica (MG), que permiten observar estos cambios espaciales desde una óptica estadística, un paso fundamental en el desarrollo de un método biológico.

La morfometría, por definición, comprende el estudio cuantitativo de la forma. En los estudios de MG, la forma de un objeto se descompone en tamaño y en forma propiamente dicha (en inglés, *form* es igual a *size* + *shape*, y forma es simplemente *shape*, no tenemos conceptos equivalentes en español). La forma se define como toda la información geométrica que permanece en el objeto de estudio una vez eliminados los efectos de traslación, rotación y escala (Bookstein 1991; Dryden y Mardia 1998). Para eliminar dichos efectos puede aplicarse un método de superposición de las configuraciones de *landmarks* denominado Análisis Generalizado de Procrustes (AGP), el cual está basado en un algoritmo de mínimos cuadrados (Rohlf y Slice, 1990). La superposición de Procrustes minimiza las diferencias entre configuraciones de *landmarks*. En el AGP (Rohlf y Slice, 1990) se centra cada configuración en el origen del sistema de coordenadas y luego se escala a una unidad de tamaño común. Este primer paso se logra restando las coordenadas del centroide a las correspondientes coordenadas (x, y, z) de cada *landmark* de la configuración. El centroide de una configuración es su centro de gravedad, cuyas coordenadas x, y, z se calculan promediando las coordenadas x, y, z de todos los *landmarks* de dicha configuración. Luego se traslada cada centroide al origen del sistema de coordenadas.

El segundo paso, el escalado, se obtiene dividiendo cada configuración de *landmarks* por su *centroid size*. Éste es una medida de la dispersión de los *landmarks* alrededor de su centroide y se calcula como la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado de todos los *landmarks* hasta el centroide de la configuración. Toda la información de tamaño queda así condensada en una única variable denominada *centroid size* (*cs*). Luego, una de las configuraciones se rota hasta alinearla con la otra (referencia) de modo de minimizar la suma de las distancias al cuadrado entre *landmarks* homólogos. Para un ajuste simultáneo de múltiples configuraciones, se realiza un proceso iterativo en el cual el ajuste de a pares entre cada configuración y una configuración de referencia es repetido en ciclos. La última referencia obtenida es aquella que minimiza las distancias promedio entre las formas y la referencia (una descripción detallada puede encontrarse en Rohlf y Slice (1990), Dryden y Mardia (1998) y Zelditch et al. (2004)).

Finalmente, luego del AGP toda la información de tamaño queda contenida en el *centroid size*, mientras que la información de forma queda contenida en las coordenadas ajustadas. El número de coordenadas ajustada disminuye luego del AGP debido a la pérdida de grados de libertad. Si se trabaja en un análisis de dos dimensiones, se perderán cuatro grados de libertad, mientras que en un análisis de tres dimensiones se perderán siete grados de libertad.

Una vez obtenidas, las variables de tamaño (*cs*) y forma (coordenadas ajustadas) pueden ser sometidas a diferentes análisis estadísticos uni o multivariantes.

3.4 Análisis preliminares al tratamiento estadístico de los datos

Se realizaron diferentes tratamientos a los datos antes de ejecutar los distintos análisis estadísticos.

Análisis Generalizado de Procrustes

El AGP (ver arriba) se realizó en el programa MorphoJ (Klingenberg, 2011) para todos los individuos en conjunto. A partir de este se obtiene el *centroid size* que contiene la información de tamaño y las coordenadas ajustadas que contienen información de forma. El AGP se realizó también por separado para cada una de las 11 configuraciones de *landmarks* y *semi-landmarks*.

Búsqueda, identificación y eliminación de valores extremos.

Como primera medida, antes de comenzar cualquier análisis estadístico de los datos, se inspeccionó la muestra con el fin de identificar y posteriormente eliminar aquellos individuos que presentaran valores extremos o un comportamiento *outlier*. Los individuos pueden tener un comportamiento extremo debido a la ocurrencia de errores durante el proceso de medición o pueden ser lo suficientemente diferentes a la media y por lo tanto comportarse como extremos. El programa *MorphoJ* (Klingenberg, 2011) tiene en su menú una opción que ayuda a detectar especímenes distantes de la media. Esta rutina denominada *Find outliers* está basada en un modelo que asume que los datos están distribuidos de manera normal multivariante. La rutina ofrece un listado en donde los individuos son ordenados de manera descendente según la distancia que presentan a la forma promedio. Dicho en otras palabras, el individuo más extremo de la muestra ocupará el primer lugar en la lista. Además, este módulo brinda un gráfico que muestra la curva de distribución esperada para una distribución teórica normal multivariante, superpuesta con la curva generada por los datos reales observados. Dependiendo de la relación entre la dimensionalidad de los datos y el número de especímenes, para graficar la curva pueden usarse las distancias de Procrustes o las distancias de Mahalanobis (D^2) (Klingenberg y Monteiro, 2005). Este gráfico permite visualizar la distribución de los datos y verificar qué tan bueno es el ajuste de los mismos a la curva ideal. Conforme se logra la identificación y posterior eliminación de los individuos extremos la curva observada tiende a ajustarse a la teórica esperada.

Paralelamente, fue utilizado un segundo método exploratorio para evaluar la presencia de individuos extremos en la muestra. El mismo consiste en realizar un gráfico de dispersión de los dos primeros componentes principales de un Análisis de Componentes Principales (calculados en el *software MorphoJ*) y buscar de manera visual qué individuos son los que se encuentran más separados de la media y que, virtualmente, caen fuera de la nube de puntos. En general estos individuos coinciden con ser los primeros que aparecen en la lista que ofrece el módulo *Find outliers* del *software MorphoJ*.

En este doble procedimiento de verificación cruzada se eliminaron 11 individuos que mostraban claramente errores en el proceso de digitalización.

Corrección del efecto alométrico

Si bien la MG permite estudiar separadamente la forma y el tamaño, esto no significa que tamaño y forma sean estadísticamente independientes o que no estén correlacionados (Zelditch et al., 2004). La variación morfológica que está asociada con, o es causada por la variación en tamaño se denomina alometría. Así, el estudio de la alometría examina la relación entre tamaño y forma o la covariación de las partes debida a la variación en tamaño. Existen trabajos previos (Lahr y Wright, 1996; Rosas y Bastir, 2002) sobre humanos modernos que revelan que existe una asociación significativa entre la robustez y el tamaño del cráneo en donde, cuanto mayor es el tamaño, mayor es el desarrollo de las superestructuras del cráneo (mayor robustez). Si consideramos que los rasgos típicos de robustez han sido clásicamente utilizados para discutir niveles de morfología generalizada (robusta) versus derivada (grácil), es deseable eliminar toda la variación de la forma debida a las diferencias de tamaño, y de esta manera asegurarse de que las diferencias observadas se deben pura y exclusivamente a diferencias de forma y no de tamaño.

Por consiguiente, para eliminar el efecto alométrico se realizó una regresión multivariante de las variables de forma (coordenadas ajustadas) en la única variable de tamaño (*cs*) (Loy et al., 1996; Monteiro, 1999). Si el resultado de la regresión es significativo, quiere decir que existe efecto alométrico y que por lo tanto parte de las variaciones de la forma se deben a las diferencias de tamaño. Para eliminar este efecto deben utilizarse los residuos de la regresión como nuevas variables de forma ya que se encuentran libres del efecto alométrico. Dicha regresión dio un resultado significativo ($p < 0.01$) y por lo tanto se utilizaron los residuos para realizar el resto de los análisis estadísticos.

Corrección del efecto del sexo

Una de las principales causas de variación entre las poblaciones biológicas es el dimorfismo sexual (Hanken y Hall, 1993; Plavcan, 1994; Wood y Lynch, 1996). En general los cambios de forma más importantes entre masculinos y femeninos se observan en la región nasal, en las inserciones musculares, en la maxila y en la mandíbula (Rosas y Bastir, 2002). Por lo tanto, para evitar el potencial efecto del dimorfismo sexual se realizó una regresión multivariante entre las variables de forma y una variable categórica del "sexo". Los residuos de esta regresión son variables de forma libres del efecto del dimorfismo sexual. Estos residuos son los utilizados para realizar los análisis posteriores.

Ambas regresiones, la realizada para eliminar el efecto alométrico y la ejecutada para eliminar el efecto del dimorfismo sexual, fueron calculadas en el *software MorphoJ*.

3.5 Análisis estadístico

Con el fin de evaluar las variaciones de tamaño y forma dentro y entre estrategias económicas en las diferentes regiones del cráneo, y verificar si las estructuras que sufren las mayores cargas masticatorias (alveolar, articulación temporo-mandibular, temporal y facial inferior) se encuentran más afectadas que aquellas donde las presiones son menores (cara superior, bóveda y basicráneo), se realizaron distintos análisis estadísticos uni y multivariados. Estos análisis ponen a prueba el objetivo 3.

Una vez realizado el AGP y corregidos los datos para el efecto alométrico y del dimorfismo sexual, se procedió con la siguiente serie de análisis.

Análisis de componentes principales

El análisis se realizó con el objetivo de lograr una reducción de la dimensionalidad de los datos para cada una de las configuraciones *de landmarks y semi-landmarks*.

El análisis de componentes principales (ACP) es una técnica estadística multivariada de reducción de datos, en el cual un número de variables relacionadas son transformadas a un conjunto de variables no correlacionadas (Jackson, 1991). Esta técnica permite examinar todos los datos en un espacio de menores dimensiones que el espacio original de las variables. El ACP construye ejes artificiales, denominados componentes principales (CPs), que permiten obtener gráficos de dispersión de las observaciones con propiedades óptimas para la interpretación de la variabilidad (Balzarini et al., 2008).

El ACP implica una consecuente ayuda en la interpretación de los datos. Los nuevos ejes o CPs son variables lineales independientes entre sí (ortogonales) que explican la variabilidad total existente en los datos originales. Toda la información sobre la variabilidad original queda contenida en los CPs de manera decreciente. Esto quiere decir que el primer componente acumula la mayor cantidad de variabilidad, el segundo menos cantidad que el primero, pero más que el tercero, y así hasta el último CP, el cual explica la menor cantidad de variación. Esta técnica permite trabajar con un número reducido de dimensiones conservando la mayor parte de la variabilidad. El número total de CPs es igual al número de variables originales (Balzarini et al., 2008). Sin embargo, cuando se trabaja con datos morfogeométricos existe una pérdida de la

dimensionalidad como consecuencia del AGP. En este caso se pierden siete grados de libertad debido a que se trabaja con datos en tres dimensiones (Zelditch et al. 2004).

Para obtener los componentes principales se calculan los autovalores y autovectores de la matriz de covarianzas o correlaciones (cuando las variables originales son medidas en escalas diferentes) de la muestra. En el presente trabajo, debido a que los desplazamientos de *landmarks* son medidos todos en la misma escala, se utilizó la matriz de covarianzas.

Análisis de la varianza de dos vías y Análisis de la varianza multivariado

Ambos análisis se realizaron con el objetivo de evaluar de manera independiente cada factor (transición y economía) y también la interacción entre los mismos, en cada una de las subregiones del cráneo. Para determinar si los efectos se evidencian de igual manera en cada una de ellas.

El Análisis de la varianza (ANOVA) es un procedimiento que descompone la variabilidad total en la muestra (suma de cuadrados total de las observaciones) en componentes (sumas de cuadrados) asociados a cada una de las fuentes de variación reconocidas (Searle, 1971, 1987; Nelder, 1994). Usualmente se realiza la aplicación de varios tratamientos a un conjunto de unidades experimentales para valorar y comparar las respuestas obtenidas bajo cada tratamiento. Los tratamientos pueden ser representados por los niveles de un factor (ANOVA de una vía) o por la combinación de los niveles de dos o más factores (ANOVA de dos vías) (Balzarini et al., 2008). El diseño experimental es una estrategia de combinación de la estructura de tratamientos (transiciones, economías) con la estructura de unidades experimentales (individuos), de manera tal que las alteraciones en las respuestas, al menos en algún subgrupo de unidades experimentales, puedan ser atribuidas solamente a la acción de los tratamientos excepto por variaciones aleatorias (Balzarini et al., 2008)

El Análisis de la varianza multivariado (MANOVA) se realiza cuando se estudian múltiples variables dependientes para cada nivel de uno o más factores de diseño. Este análisis permite realizar inferencias simultáneas sobre los efectos de los factores del modelo del análisis (Balzarini et al., 2008).

El ANOVA se aplicó para el estudio del tamaño, donde la variable dependiente es el *centroid size*. El MANOVA se calculó utilizando los CPs como variables de forma dependientes. Para reducir el número de CPs a utilizar en los diferentes análisis

estadísticos, se calculó el promedio de los autovalores y se utilizó el número de autovectores mayores a ese promedio (ver resultados). De esta manera se disminuyó sustancialmente el número de variables a utilizar para cada subconjunto de *landmarks* y *semi-landmarks*. De ahora en adelante cuando se haga mención a los CPs, será en referencia al número reducido de CPs.

Análisis de la varianza de diseño anidado ó jerárquico

El objetivo de realizar el ANOVA anidado fue evaluar, en cada región del cráneo, el comportamiento de los factores (transición y economía), cuando uno de ellos (transición) determina la estructura del otro (economía).

Las diferencias de tamaño y forma del cráneo, para todo el cráneo en general y para cada una de sus subregiones pueden ocurrir a diferentes niveles de agrupamiento. La varianza puede ser particionada utilizando la suma de cuadrados jerárquica (Howell, 2002), de manera tal que cada efecto se ajusta a todos los otros efectos que aparecen en un nivel de jerarquía superior. Esto se realiza tomando en cuenta la estructura anidada de los datos, que permite cuantificar las diferencias entre tratamientos y factores. Este tipo de diseño permite evaluar la variabilidad dentro de diferentes niveles de agrupamiento y determinar cuál es el porcentaje de la misma explicada por cada uno de ellos. En este caso se evaluará la variabilidad debida a las diferencias entre transiciones (tratamientos) y los efectos ocasionados por las diferentes economías dentro de las transiciones (factores).

El porcentaje de variabilidad de los tratamientos y factores puede calcularse de manera simple. En el caso del análisis de la variable de tamaño (*cs*), el cálculo del porcentaje de variabilidad explicada por cada nivel jerárquico se calculó a partir de los valores de la suma de cuadrados. En el caso del análisis multivariante de las variables de forma (CPs), la tabla de resultados ofrece un valor de Lambda de Wilks (λ). El mismo es una medida directa de la proporción de varianza que surge a partir de la combinación de las variables dependientes que no está explicada por las variables independientes (variables de agrupamiento). Para calcular la proporción de variabilidad explicada a partir del valor Lambda de Wilks, Yarenko y colaboradores (1982) definen a Eta cuadrado (η^2) como una medida de la magnitud del efecto del tratamiento. Keppel (1982), indica que éste índice, calculado como $1-\lambda$, ha sido propuesto como índice de la fuerza relativa para datos provenientes de experimentos. η^2 también fue calculado para los valores de Lambda de Wilks arrojados por el MANOVA.

El ANOVA anidado se realizó por separado de manera univariante para el cs y de forma multivariante para los CPs.

Análisis discriminante canónico

Esta técnica fue realizada para evaluar las diferencias de forma generales entre las transiciones y economías y tratar de determinar en qué estructuras (regiones del cráneo) se hacen más evidentes esas diferencias. Además, esta técnica aplicada a datos morfogeométricos (PCs) permite visualizar gráficamente los cambios de forma.

El análisis discriminante canónico (ADC) es una técnica de estadística multivariada muy útil para discriminar grupos en base a variables de agrupamiento definidas *a priori*, y poder representar las observaciones en un espacio donde las diferencias entre grupos sean máximas. Frecuentemente este análisis se utiliza con fines predictivos relacionados a la clasificación de nuevas observaciones en una de las agrupaciones existentes. Una nueva observación, la cual no fue utilizada para construcción de la regla de clasificación, se asignará al grupo al que tiene más probabilidad de pertenecer en base a sus características medidas (*Balzarini et al., 2008*).

De manera análoga al ACP, el ADC genera nuevas variables que son una combinación lineal de las variables originales, en la que la suma de cuadrados de las diferencias entre grupos, para dicha combinación, dentro de los grupos es máxima. Cuando hay dos grupos se genera una sola ecuación lineal discriminante (ó eje canónico). Si hay k grupos, habrá $k-1$ funciones discriminantes no correlacionadas. La primera aproximación al problema de discriminación lineal para $k=2$ grupos fue sugerida por Fisher (1936) quien abordó el problema desde una óptica univariada usando una combinación lineal de las características observadas (*Balzarini et al., 2008*).

Regresión entre la varianza escalada de los autovalores (SVE) y traza de la matriz de varianza/covarianza (TVC).

Para evaluar los patrones de varianza e integración morfológica en las diferentes regiones del cráneo y entre las distintas jerarquías de agrupamiento (transiciones y economías) (Objetivo 4), se realizó una regresión entre dos valores escalares de la forma que permiten estimar la magnitud de la integración de una estructura y la varianza total de dicha estructura.

La integración morfológica de una estructura puede ser medida a partir del valor de la varianza de los autovalores de la matriz de correlaciones. La premisa de este índice de integración es que los autovalores de una matriz de correlación describen la cantidad de varianza asociada con sus correspondientes autovectores. Cuando unos pocos autovalores están altamente correlacionados en comparación con el resto, el rasgo puede ser considerado como altamente integrado, debido a que la mayor cantidad de varianza está confinada a un pequeño subespacio de todo el espacio fenotípico multivariante (Wagner, 1990). Para datos morfogeométricos (como este caso) se usa la matriz de varianzas/covarianzas, y no la de correlaciones, ya que la misma preserva la métrica del ajuste por Procrustes. La escala común de la variación de la forma es eliminada cuando se utiliza la matriz de correlación (Klingenberg y McIntyre 1998, Willmore et al., 2006).

Plavlicev y colaboradores (2009) sugieren una manera alternativa para medir la integración morfológica. Los autores proponen que el desvío estándar relativo de los autovalores o la varianza escalada de los autovalores es una medida superadora a la anterior ya que es independiente del número de rasgos, y por lo tanto puede ser utilizada para comparar la integración morfológica a través de matrices de varianza-covarianza de diferentes tamaños.

La varianza escalada de los autovalores (SVE, por su sigla en inglés) puede aumentar o disminuir como resultado de mutaciones inducidas, las cuales están asociadas al incremento de la varianza de algunos aspectos del desarrollo de los individuos (Hallgrímsson et al., 2009). En este caso, la aparición de dietas más procesadas (dietas blandas) puede analogarse a las mutaciones intencionales, debido a que son nuevas fuentes de variación (en este caso, ambiental) que previamente no existían. Esta observación, donde las nuevas variantes resultan en un aumento de la varianza de los rasgos, lleva a preguntarse si existe una relación más general entre la variación fenotípica y la integración medida como la SVE. En general se observa que las mutaciones con un efecto significativo en el fenotipo a menudo incrementan la varianza además de producir un cambio en la media (Waddington 1942; Scharloo 1964, 1991). Sin embargo, no siempre el incremento en la varianza está acompañado por un incremento en la integración (Hallgrímsson et al., 2009). Una manera de verificar si la integración morfológica (medida como el incremento de la varianza escalada de los autovalores de la matriz de varianza/covarianza, SVE) es acompañada por un incremento en la varianza fenotípica (medida como la traza de la matriz de varianza/covarianza, TVC) es realizar una regresión entre ambos valores. Si

la estructura está fuertemente integrada y la varianza fenotípica es alta se espera que el valor de la regresión sea significativo y alto.

Fuerza de mordida

Para evaluar la fuerza de mordida entre los grupos de dieta dura y dieta blanda, como así también entre los individuos de ambos sexos (Objetivo 5), se estimaron sus valores a partir del tamaño del área transversal de los músculos temporal y masetero.

La fuerza de mordida puede ser medida directamente sobre los individuos *in vivo*, mediante el uso de sensores que miden la actividad eléctrica de los músculos, o puede ser inferida a partir de las secciones transversales de los principales músculos que producen el movimiento de cierre de la mandíbula: el temporal y el masetero (Kiltie, 1984; Thomason, 1991; Christiansen y Adolfssen, 2005; Wroe et al. 2005; Christiansen y Wroe, 2007). Thomason 1991, propone que la fuerza de mordida (FM) puede ser calculada como:

$$FM = (T * BPt + M * BPm) CM (M2 \text{ ó } I)$$

Donde T y M son el tamaño, representado por el cs de los músculos temporal (T) y masticatorio (M) y representan una estimación de la fuerza transversal realizada por cada uno de los dos músculos; BPt y BPm son los brazos de palanca de los músculos temporal y masetero, los cuales fueron calculados como la distancia desde el centro de la articulación temporo-mandibular al centroide del área muscular; y CM es la carga muscular, o brazo de carga, calculada para la masticación bilateral (a nivel del segundo molar, M2) ó la masticación unilateral incisiva (a nivel de los incisivos centrales, I), y está representada por la distancia desde el centro de la articulación temporo-mandibular al M2 ó al prostion (I), respectivamente.

Las áreas musculares transversales de cada músculo quedan delimitadas por los *landmarks* 22, 23, 56, 61, 62 y 63 para el músculo temporal y 24, 57, 58, 59, 60, 61 y 63 para el músculo masetero (Tabla 4 y Figura 11).

La FM fue calculada para los grupos transicionales y aquellos que representan una sola estrategia económica, para cada sexo por separado. Estadísticamente, las diferencias en las fuerzas de mordida entre los grupos fueron estimadas mediante un Test de Student y ANOVA de una vía.

Todas las pruebas estadísticas se realizaron utilizando dos programas. El ACP y el ADC se calcularon en el software *MorphoJ*. Este *software* permite calcular diversos análisis estadísticos sobre datos morfogeométricos. Los ANOVA, MANOVA, la regresión entre SVE y TVC y las pruebas t de Student se ejecutaron con el software *Statistica 7.0*.

PARTE IV
RESULTADOS

CAPITULO 8

4.1 Generalidades acerca de los resultados

Los diferentes análisis estadísticos uni y multivariados se realizaron siguiendo un esquema anidado, en el que se evaluaron las diferencias a nivel de las transiciones (entre Cuyo, México y Ohio) y dentro de cada una de ellas a nivel de las economías.

No existen limitantes metodológicas para realizar cualquiera de los análisis estadísticos a nivel inter transicional, y así comparar entre Cuyo, México y Ohio. Sin embargo, para poder calcular el ANOVA de dos vías y el MANOVA debió hacerse un arreglo particular de las muestras. Estas técnicas requieren que las categorías a comparar sean las mismas dentro de cada grupo. Así por ejemplo, deben existir cazadores-recolectores para cada una de las transiciones. Debido a que no existen las mismas categorías exactas de estilos de vida o economías en todas las transiciones, y dado que el objetivo general de este trabajo es evaluar los cambios morfológicos ante distintos niveles de carga masticatoria (independientemente de en qué contexto económico se manifieste esta carga), las economías fueron categorizadas de acuerdo a un criterio de dureza relativa (a las otras economías *dentro* de la propia transición/población) que se desprende del conocimiento sobre cada una de las colecciones estudiadas. De esta manera, los tipos de alimentación ss se clasificaron en "Dietas duras" (DD) y "Dietas Blandas" (DB):

Cuyo: cazadores-recolectores (CRcuy), como DD y agricultores (Acuy) como DB.

Valle Central de México: agricultores (Amex) y coloniales (COLmex) como DD y actuales (Amex) como DB.

Valle del Río Ohio: cazadores-recolectores (CROhio), como DD y agricultores (Aohio) como DB.

La categorización de economías en DD y DB fue utilizada para poder calcular el ANOVA de dos vías y el MANOVA, como así también para el cálculo de la fuerza de mordida. Para el resto de los análisis, ANOVA de una vía, ANOVA anidado o jerárquico, ADC y la regresión entre SVE y TVC se utilizaron las categorías originales (e.g. CRcuy, ACTmex, Aohio, etc.).

Se realizó un ADC con la muestra total, colecciones transicionales y no transicionales o aisladas, para evaluar los ejes en el morfo espacio de máxima

separación entre grupos y para visualizar gráficamente los cambios de forma a lo largo de las dos primeras raíces canónicas.

Los análisis de la forma y el tamaño se hicieron por separado. Para calcular las diferencias de tamaño se utilizó la única variable de tamaño que se obtiene luego del ajuste por Procrustes, el *centroid size*. En morfometría geométrica las variables de forma en general son muy numerosas (tres veces el número de *landmarks*, menos siete) y por lo tanto es necesario hacer una reducción del número de las mismas. La manera de hacerlo, sin perder demasiada información, es mediante un ACP. Existen diferentes criterios para determinar el número mínimo de CPs a utilizar. En este caso se calculó el promedio de los autovalores, y se utilizaron los autovectores mayores a ese promedio. En la tabla 7 se resumen el número de CPs que se utilizaron para la realización de los análisis de forma en las diferentes regiones del cráneo.

Tabla 7. Tabla resumen donde se consignan el número de *landmarks* y/o *semi-landmarks* que componen cada región craneal, el número de CPs calculados y el número de CPs utilizados para la realización de los análisis de forma.

Región craneal	Landmarks	CPs resultantes	CPs utilizados
Entero	90	263	43
Facial	19	50	14
Facial superior	6	11	5
Facial inferior	13	32	10
Neurocráneo	21	56	14
Bóveda	14	35	9
Basicráneo	7	14	4
Masticatorio	62	179	30
Alveolar	10	23	7
ATM	5	8	3
Temporal	40	113	17

Diferentes análisis estadísticos se calcularon para poner a prueba los tres objetivos analíticos. El primero (objetivo 3) pretende evaluar las variaciones de tamaño y forma entre las diferentes transiciones y economías, tanto en la forma global del cráneo, como así también en las diferentes regiones del mismo.

El segundo objetivo (objetivo 4) intenta evaluar los patrones de varianza e integración morfológica en las diferentes regiones del cráneo y entre las distintas jerarquías de agrupamiento (transiciones y economías) con el fin de detectar si el

aumento de la varianza ocasionado por la aparición de dietas blandas condiciona los niveles de integración morfológica en las distintas regiones del cráneo.

Finalmente, el objetivo 5 pretende estimar las fuerzas de mordida, a nivel del segundo molar y de los incisivos centrales, a partir del cálculo de las áreas transversales de los músculos temporal y masetero y de los brazos de palanca de cada músculo y de carga bilateral (M2) y unilateral (incisivos). La presentación de los resultados se hará en tres secciones. La primera vinculada a los resultados de la evaluación del objetivo 3, dividida en dos partes, la evaluación del tamaño por un lado, y de la forma por el otro. La segunda mostrará los resultados del objetivo 4, y la tercera expondrá los resultados del objetivo 5.

4.2 Evaluación de cambios en el tamaño y forma

Cambios en el tamaño

Se realizaron tres pruebas estadísticas para analizar el tamaño. El ANOVA de dos vías, el cual da cuenta de las diferencias entre las transiciones, entre las dietas y de la interacción entre ambos efectos. El ANOVA de una vía, que inspecciona las diferencias de tamaño entre las diferentes economías dentro de cada una de las transiciones. Y el ANOVA anidado, que inspecciona los cambios de tamaño teniendo en cuenta la estructura anidada de los datos, entre las transiciones y entre las dietas dentro de las transiciones.

El efecto de las diferentes transiciones, dietas y la interacción entre los mismos sobre el tamaño se evaluó mediante un ANOVA de dos vías (Tabla 8).

La diferencia de tamaño entre transiciones es evidente para la mayoría de las regiones del cráneo: solamente el temporal y el alveolar no muestran diferencias significativas. Esas diferencias de tamaño se ven claramente en la Figura 15. La evaluación de las diferencias para el efecto de la dieta (DD y DB) sólo fue significativa para las regiones facial inferior y el neurocráneo. En cuanto a los resultados de la evaluación de la interacción entre las transiciones y las dietas, todas las regiones, a excepción del temporal, son significativas. Es importante señalar que cuando la interacción es significativa invalida los resultados del ANOVA para cada factor.

La Tabla 8 además indica el porcentaje de variación explicado por cada efecto. Los mayores porcentajes, para cada una de las regiones del cráneo, los presenta siempre el Error. Es evidente que efectos que escapan al diseño de este trabajo, y que no fueron medidos, son los que están aportando mayor cantidad de variación. Entre los efectos evaluados, el origen poblacional o la transición es el que más variación explica, y dentro de ella se destacan la región facial (9.07), la ATM (9.07) y el neurocráneo (8.25). El efecto de la interacción se encuentra en segundo lugar en cuanto a la variabilidad explicada: las regiones facial (6.45), el facial inferior (4.83) y el alveolar (4.42) muestran los valores más altos. Por último, el efecto evaluado menos importante en cuanto a la contribución de la variación es la dieta, destacándose aquí el neurocráneo (1.50) y el facial inferior (1.43), que son justamente las dos regiones que muestran diferencias significativas entre los grupos. En líneas generales este análisis indica un fuerte efecto poblacional o de las transiciones, por sobre el efecto de la dieta. Por lo tanto, y dado que estos resultados evidencian diferencias de tamaño poblacionales de probable origen genético que enmascaran cualquier efecto de la

dureza dietaria sobre el tamaño dentro de las transiciones, es que se procedió al análisis de ANOVA de una vía realizado para cada transición, que se presenta a continuación.

Tabla 8. ANOVA de dos vías para el tamaño evaluado para cada región del cráneo, y para los efectos transición, dieta e interacción. En negrita se resaltan los valores significativos (** $p < 0.01$, * $p < 0.05$). SC: suma de cuadrados, GL: grados de libertad, CM: cuadrado medio.

Efecto	Región craneal	% explicado	SC	GL	CM	F
Transición	Entero	6.75	7598.32	2	3799.16	13.54**
	Facial	9.07	1191.99	2	596.00	19.24**
	Facial superior	4.01	78.30	2	39.15	7.65**
	Facial inferior	4.87	436.03	2	218.02	9.80**
	Neurocráneo	8.25	2720.09	2	1360.04	17.18**
	Bóveda	3.21	849.38	2	424.69	5.75**
	Basicáneo	5.01	258.99	2	129.50	9.67**
	Masticatorio	3.86	3677.48	2	1838.74	7.37**
	Alveolar	0.91	38.65	2	19.33	1.73
	ATM	9.07	201.06	2	100.53	18.43**
Temporal	1.70	948.45	2	474.22	3.11	
Dieta	Entero	0.35	399.39	1	399.39	1.42
	Facial	0.08	10.16	1	10.16	0.33
	Facial superior	0.07	1.40	1	1.40	0.27
	Facial inferior	1.43	128.47	1	128.47	5.78*
	Neurocráneo	1.50	495.52	1	495.52	6.26*
	Bóveda	0.94	268.14	1	268.14	3.63
	Basicáneo	0.03	1.51	1	1.51	0.11
	Masticatorio	0.00	2.57	1	2.57	0.01
	Alveolar	0.39	16.55	1	16.55	1.48
	ATM	0.03	0.76	1	0.76	0.14
Temporal	0.14	77.45	1	77.45	0.51	
Interacción	Entero	3.63	4079.90	2	2039.95	7.27**
	Facial	6.45	847.79	2	423.90	13.69**
	Facial superior	1.98	38.70	2	19.35	3.78*
	Facial inferior	4.83	432.40	2	216.20	9.72**
	Neurocráneo	4.30	1419.79	2	709.90	8.97**
	Bóveda	3.15	895.31	2	447.66	6.07**
	Basicáneo	2.23	115.34	2	57.67	4.30*
	Masticatorio	2.33	2214.81	2	1107.41	4.44*
	Alveolar	4.42	187.54	2	93.77	8.39**

	ATM	2.89	64.01	2	32.01	5.87**
	Temporal	0.59	322.83	2	161.42	1.06
Error	Entero	89.27	100437.21	358	280.55	
	Facial	84.40	11087.10	358	30.97	
	Facial superior	93.93	1832.72	358	5.12	
	Facial inferior	88.87	7960.23	358	22.24	
	Neurocráneo	85.94	28344.88	358	79.18	
	Bóveda	92.92	26421.74	358	73.80	
	Basicráneo	92.73	4796.39	358	13.40	
	Masticatorio	93.81	89266.95	358	249.35	
	Alveolar	94.28	4001.15	358	11.18	
	ATM	88.01	1951.97	358	5.45	
	Temporal	97.59	54604.20	358	152.53	

Los resultados del ANOVA de una vía (Tabla 9) indican que todas las regiones del cráneo presentan diferencias de tamaño para por lo menos una de las transiciones evaluadas. La única excepción la constituye el basicráneo, donde no existen diferencias significativas. El análisis a nivel de todo el cráneo (entero) muestra que solo difieren de tamaño las economías dentro de Ohio, resultado que se observa también en la Figura 14. Donde el grupo agricultor muestra un mayor tamaño con respecto al grupo cazador-recolector.

La región facial y sus subregiones son las que presentan mayor cantidad de diferencias significativas: los resultados dejan en evidencia que las economías de dieta dura dentro de Cuyo y México desarrollan mayores tamaños en el facial inferior. En efecto, el cambio más notorio a nivel del componente facial se da en el facial inferior de la muestra actual/urbana de México, que presenta una disminución drástica en este componente.

En el masticatorio y sus subregiones, los valores son significativos para México y Ohio, pero nunca para Cuyo. La Figura 14 muestra que las diferencias de tamaño no siguen una señal concreta, esto quiere decir, que no siempre los grupos de DD son los de mayor tamaño. Sin embargo, es notoria nuevamente la caída en valores de tamaño alveolar para el grupo urbano de México.

El neurocráneo y sus subregiones (bóveda y basicráneo), son las estructuras que menos cantidad de diferencias significativas muestran. De hecho, el basicráneo no presenta ningún valor significativo, mientras que el neurocráneo y la bóveda solo son

significativos para las economías dentro de Cuyo, donde el grupo de DD presenta un tamaño superior al grupo de DB.

En líneas generales, este análisis muestra un efecto difuso del tamaño, salvo para el grupo urbano de México (la dieta presumiblemente más blanda de todas las poblaciones estudiadas) que presenta tamaños mucho menores para la parte inferior del macizo facial y el componente alveolar.

Tabla 9. ANOVA de una vía para el tamaño, orientado a la evaluación de las diferentes dietas dentro de cada transición y calculado para cada una de las regiones del cráneo. En negrita se resaltan los valores significativos (** p< 0.01, *p<0.05). SC: suma de cuadrados, GL: grados de libertad, CM: cuadrados medios, ef: efecto, er: error.

Región craneal	Transición	SC ef	GL ef	CM ef	F	SC er	GL er	CM er
Entero	Cuyo	2679	1	2679	3.42	29758	38	783
	México	689	2	344	1.4	55290	227	244
	Ohio	1396	1	1396	8.49**	15140	92	165
Facial	Cuyo	208.0	1	208.0	2.69	2935.1	38	77.2
	México	326	2	163	5.93**	6233	227	27
	Ohio	436	1	436	20.91**	1919	92	21
Facial superior	Cuyo	8.4	1	8.4	1.50	212.4	38	5.6
	México	60.3	2	30.1	6.29**	1087.5	227	4.8
	Ohio	30.3	1	30.3	5.90*	473.1	92	5.1
Facial inferior	Cuyo	292.1	1	292.1	4.54*	2446.9	38	64.4
	México	287	2	144	7.82**	4169	227	18
	Ohio	105.4	1	105.4	7.21**	1344.0	92	14.6
Neurocráneo	Cuyo	1473	1	1473	5.98*	9365	38	246
	México	168	2	84	1.3	14448	227	64
	Ohio	156	1	156	3.22	4454	92	48
Bóveda	Cuyo	906	1	906	4.23*	8135	38	214
	México	274	2	137	2.3	13740	227	61
	Ohio	40	1	40	0.86	4277	92	46
Basicráneo	Cuyo	43.2	1	43.2	2.73	600.6	38	15.8
	México	45	2	23	1.94	2653	227	12
	Ohio	60.3	1	60.3	3.66	1516.4	92	16.5
Masticatorio	Cuyo	781	1	781	1,239	23951	38	630
	México	1792	2	896	4.10*	49727	227	219
	Ohio	1291	1	1291	8.50**	13975	92	152
Alveolar	Cuyo	23.4	1	23.4	0.959	925.3	38	24.4

Evaluación de cambios en el tamaño y la forma

Carolina Paschetta

ATM	México	245.3	2	122.6	11.61**	2397.1	227	10.6
	Ohio	52.6	1	52.6	7.26**	666.1	92	7.2
	Cuyo	17.94	1	17.94	2.88	237.05	38	6.24
Temporal	México	27.6	2	13.8	2.45	1278.7	227	5.6
	Ohio	33.5	1	33.5	7.19**	428.7	92	4.7
	Cuyo	75	1	75	0.209	13572	38	357
	México	1044	2	522	3.85*	30756	227	135
	Ohio	296	1	296	2.91	9372	92	102

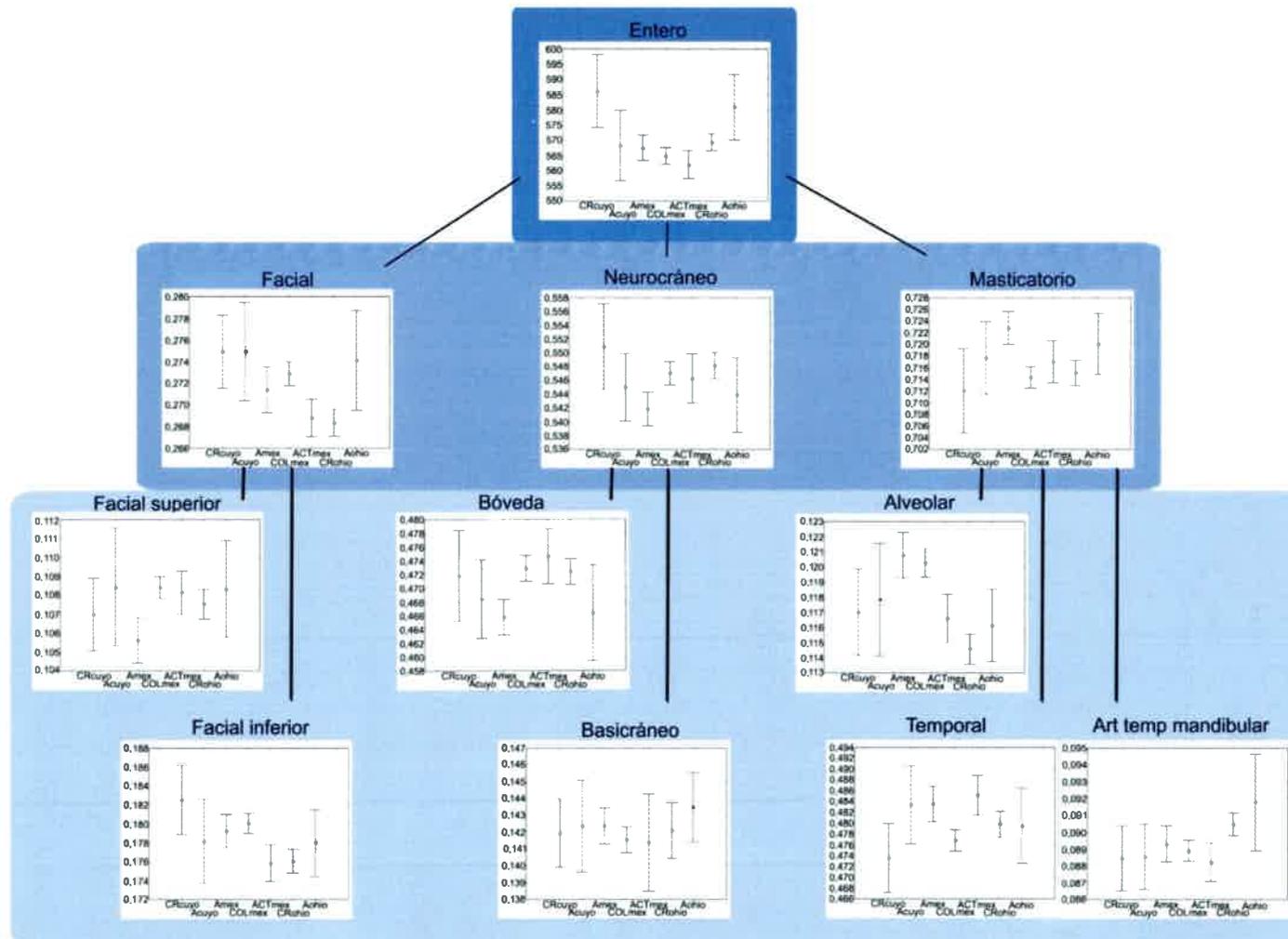


Figura 14. Gráfico de cajas para el *centroid size*, para cada una de las economías y regiones del cráneo. CR: cazadores-recolectores, A: agricultores, COL: coloniales, ACT: actuales, cuadrados: media, bigotes: desvío estándar.

El ANOVA anidado evalúa las diferencias de tamaño teniendo en cuenta la estructura anidada de la muestra, esto quiere decir que tiene en cuenta la partición de la varianza para la evaluación de las diferentes economías dentro de cada transición. Los resultados de la primera parte de la Tabla 10 (efecto transición) coinciden con los arrojados por el ANOVA de dos vías (Tabla 8), ya que ambos análisis son equivalentes. En cuanto a las diferencias de las dietas dentro de cada transición, la región temporal es la única que no muestra diferencias significativas, mientras que para el resto de las regiones del cráneo existen evidencias de diferencias entre las diferentes economías dentro de cada transición.

Entre los porcentajes de varianza explicada por cada efecto, las regiones neurocraneana (8.80), la ATM (8.04) y la facial (7.99) presentan los valores más altos dentro del efecto transicional (estos resultados coinciden con los anteriores, Tabla 8). Mientras que para el efecto de las economías anidadas dentro de cada transición, son el facial inferior (7.62), el facial (7.40) y el alveolar (7.38) las regiones que aportan más cantidad de variación. Al igual que en el ANOVA de dos vías el mayor aporte de variabilidad viene dado por el efecto del error. Otra aproximación a la interpretación de la Tabla 10 es observar qué porcentajes de variación explicada son mayores entre economías dentro de transiciones que entre transiciones. Los componentes cuya variación en tamaño son mayores entre economías que entre transiciones son el facial inferior (aumenta del 3.8 % al 7.62%), la bóveda (aumenta sólo ligeramente, del 4 al 4.28%), el masticatorio (aumenta del 2.9 al 4.10 %), el alveolar (se incrementa del 0.98 al 7.38) y el temporal (aumenta de un 1.45% a un 2.53%). Este resultado está acorde al modelo presentado en la Figura 10: el impacto de una transición a dieta blanda se evidencia más fuertemente en las estructuras más vinculadas a la mecánica masticatoria. Cabe destacar que, tal como se verifica en la figura 14, el salto brusco observado en el facial inferior y el alveolar viene dado por la caída en tamaño que presenta el grupo urbano.

Tabla 10. ANOVA anidado o jerárquico para el tamaño. La jerarquía de mayor nivel es la transición y en un segundo nivel el efecto de las economías dentro de las transiciones. En negrita se destacan los valores significativos (** $p < 0.01$, * $p < 0.05$). % explicado: porcentaje de la variación explicado, SC: suma de cuadrados, GL: grados de libertad, CM: cuadrado medio. Las regiones del cráneo que presentan mayor variación explicada entre economías (dentro transiciones) que entre transiciones se presentan en itálica en la parte media de la tabla (Dieta(transición)).

Efecto	Región craneal	% explicado	SC	GL	CM	F
Transición	Entero	6.17	6896.68	2	3448.34	12.29**
	Facial	7.99	1046.33	2	523.16	16.85**
	Facial superior	5.63	111.57	2	55.79	11.23**
	Facial inferior	3.80	341.94	2	170.97	7.67**
	Neurocráneo	8.80	2901.28	2	1450.64	18.32**
	Bóveda	4.00	1140.94	2	570.47	7.79**
	Basicráneo	4.26	218.83	2	109.42	8.19**
	Masticatorio	2.90	2731.87	2	1365.94	5.56**
	Alveolar	0.98	42.67	2	21.34	1.91
	ATM	8.04	176.86	2	88.43	16.24**
	Temporal	1.45	809.12	2	404.56	2.69
Dieta (Transición)	Entero	4.26	4764.63	4	1191.16	4.24**
	Facial	7.40	969.83	4	242.46	7.81**
	Facial superior	4.99	98.99	4	24.75	4.98**
	Facial inferior	7.62	684.59	4	171.15	7.68**
	Neurocráneo	5.45	1796.44	4	449.11	5.67**
	Bóveda	4.28	1220.11	4	305.03	4.16**
	Basicráneo	2.90	148.86	4	37.22	2.79*
	Masticatorio	4.10	3864.21	4	966.05	3.93**
	Alveolar	7.38	321.21	4	80.30	7.19**
	ATM	3.59	79.02	4	19.76	3.62*
	Temporal	2.53	1415.46	4	353.87	2.35
Error	Entero	89.57	100187.67	357	280.64	
	Facial	84.61	11086.55	357	31.05	
	Facial superior	89.38	1772.95	357	4.97	
	Facial inferior	88.58	7960.21	357	22.30	
	Neurocráneo	85.75	28266.12	357	79.18	
	Bóveda	91.72	26152.05	357	73.26	
	Basicráneo	92.84	4770.12	357	13.36	
	Masticatorio	93.00	87652.82	357	245.53	
	Alveolar	91.64	3988.57	357	11.17	
	ATM	88.37	1944.40	357	5.45	
	Temporal	96.02	53699.40	357	150.42	

En líneas generales, los análisis sobre el tamaño muestran tendencias similares. El efecto de la transición es muy importante y evidente en casi todas las regiones del cráneo, siendo la base del cráneo una región netamente conservada o

canalizada en gran parte de las comparaciones realizadas. Por otro lado, el efecto de la dieta se hace más evidente cuando se evalúa dentro de cada transición (efecto de la interacción en el ANOVA de dos vías y ANOVA anidado), que cuando se evalúa sin tener en cuenta la población (efecto de la dieta en el ANOVA de dos vías).

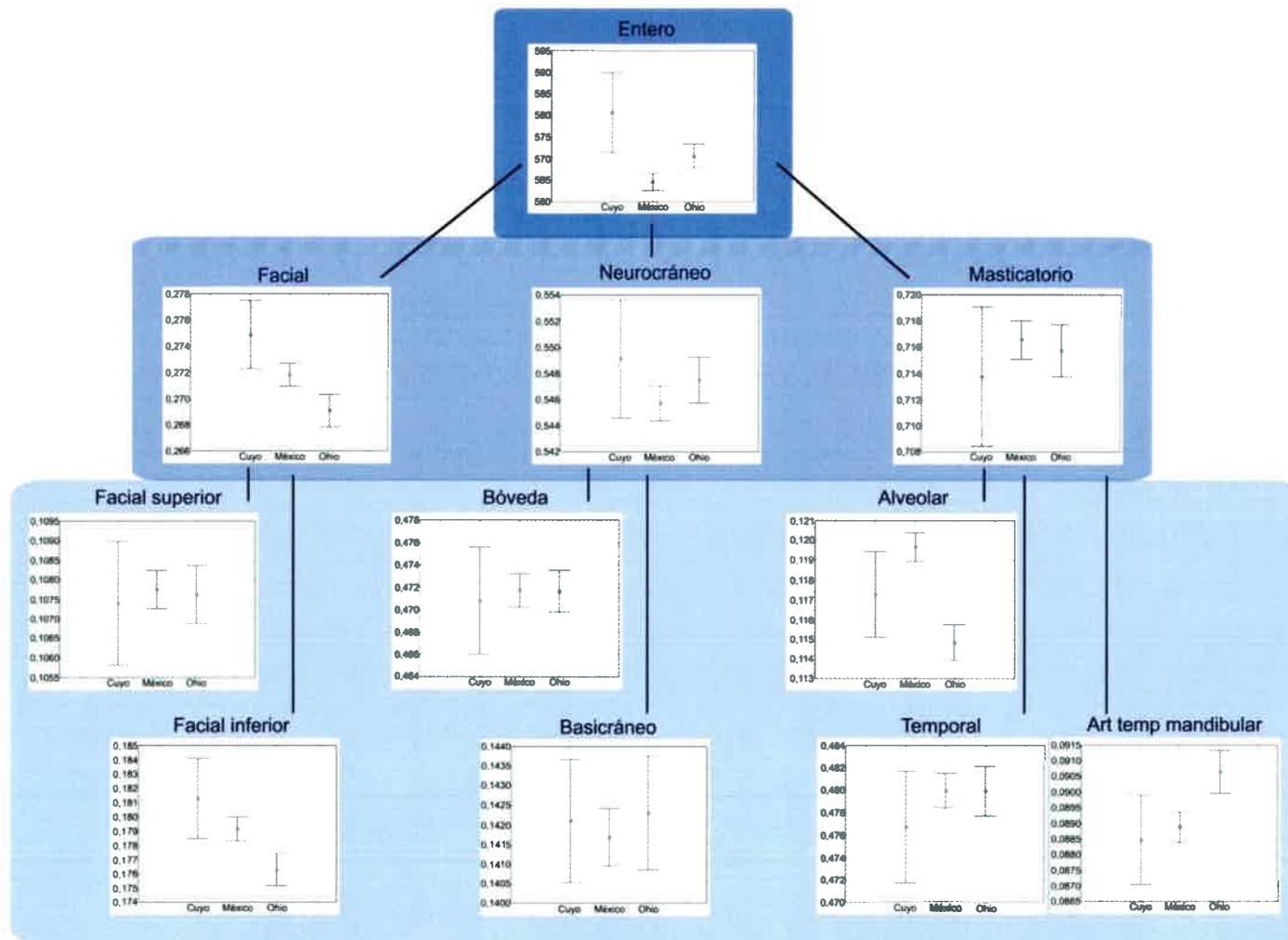


Figura 15. Gráfico de cajas para el *centroid size*, para cada una de las transiciones y regiones del cráneo. Cuadrados: media, bigotes: desvío estándar.

Cambios en la forma

Se evaluó el efecto de las diferentes transiciones, dietas e interacción entre ambos (MANOVA), el efecto ocasionado por las diferentes dietas dentro de cada transición (ANOVA anidado), y ambos efectos y diferencias generales de la forma a partir de un ADC, dentro y entre transiciones y para cada región del cráneo.

El resultado del MANOVA (Tabla 11) indica que, de manera similar a lo ocurrido con el tamaño, existen diferencias significativas para todas las regiones del cráneo cuando se evalúa el efecto de la transición. La evaluación de las diferencias entre DD y DB muestra que solo las regiones basicraneana, alveolar y ATM no se diferencian de manera significativa, lo que ratifica el carácter canalizado de la base del cráneo. En líneas generales, las interacciones entre transiciones y dietas son significativas, siendo las únicas regiones que no se diferencian el basicráneo y la ATM. El valor eta cuadrado (η^2) indica qué cantidad de la variación es explicada por el efecto evaluado. Para cada uno de los efectos analizados se verifica que el cráneo entero, el masticatorio y el temporal muestran los valores más altos de η^2 .

En líneas generales se puede decir que la forma presenta diferencias significativas entre las distintas transiciones y economías, como así también entre la interacción que surge de ambas. La ATM y la base son las regiones que menos cantidad de diferencias presentan entre los grupos. De los tres niveles de análisis, y al igual que lo observado con el tamaño, el efecto de la transición es el mayor, y a no ser que se computen estadísticos orientados a separar los efectos, enmascara lo que pueda acontecer entre estrategias dentro de la transición. Al igual que con el tamaño, entonces, el análisis anidado puede echar luz sobre el efecto de la dieta en la forma del cráneo.

El ANOVA anidado (Tabla 12) arroja resultados similares a los del MANOVA en lo que refiere al efecto de la transición, que es evidente en todas las regiones del cráneo. El efecto de las dietas dentro de cada transición también es significativo para la mayoría de las regiones del cráneo, constituyendo el basicráneo la única excepción. Al igual que en el MANOVA, el cráneo entero, la región masticatoria y el temporal son las que mayor cantidad de variabilidad aportan a cada uno de los efectos evaluados (η^2). De manera coincidente con los resultados para el tamaño, las diferencias de forma son más evidentes cuando se evalúa el efecto de las transiciones que el efecto de las dietas. Sin embargo, la cantidad de diferencias de forma son mayores que la cantidad de diferencias de tamaño. Al igual que con el tamaño, es de utilidad observar el cambio de comportamiento (en cuanto a varianza explicada expresada en el η^2) al

pasar de las comparaciones entre transiciones a las comparaciones entre dietas dentro de transiciones (valores en *itálica* en la Tabla 12). Allí se observa que los cambios de forma son mas abruptos entre dietas dentro de transiciones para cráneo entero (aunque la diferencia en η^2 es sutil, de 0.77 a 0.80), facial (0.35 a 0.39), neurocráneo (0.35 a 0.47), bóveda (0.28 a 0.39), masticatorio (0.61 a 0.65), alveolar (0.10 a 0.13) y temporal (0.44 a 0.59).

Tabla 11. MANOVA calculado sobre los CPs (variables de forma) para cada subregión del cráneo. En **negrita** se destacan los valores significativos (** $p < 0.01$, * $p < 0.05$). λ : Lambda de Wilks, η^2 : Eta cuadrado, GL: grados de libertad.

Efecto	Región craneal	η^2	Λ	GL efecto	GL error	F
Transición	Entero	0.76	0.24	86	630	7.74**
	Facial	0.33	0.67	28	688	5.50**
	Facial superior	0.19	0.81	10	706	7.99**
	Facial inferior	0.26	0.74	20	696	5.70**
	Neurocráneo	0.33	0.67	28	690	5.42**
	Bóveda	0.24	0.76	18	700	5.86**
	Basicráneo	0.07	0.93	8	708	3.31**
	Masticatorio	0.63	0.37	60	656	6.92**
	Alveolar	0.09	0.91	14	704	2.56**
	ATM	0.10	0.90	6	712	6.67**
Temporal	0.46	0.54	34	684	7.31**	
Dieta	Entero	0.31	0.69	43	315	3.27**
	Facial	0.15	0.85	14	344	4.26**
	Facial superior	0.08	0.92	5	353	6.41**
	Facial inferior	0.06	0.94	10	348	2.22*
	Neurocráneo	0.10	0.90	14	345	2.89**
	Bóveda	0.06	0.94	9	350	2.62**
	Basicráneo	0.01	0.99	4	354	0.60
	Masticatorio	0.18	0.82	30	328	2.42**
	Alveolar	0.04	0.96	7	352	1.87
	ATM	0.01	0.99	3	356	1.52
Temporal	0.13	0.87	17	342	3.11**	
Interacción	Entero	0.47	0.53	86	630	2.74**
	Facial	0.18	0.82	28	688	2.50**
	Facial superior	0.08	0.92	10	706	3.17**
	Facial inferior	0.13	0.87	20	696	2.60**

Neurocráneo	0.22	0.78	28	690	3.27**
Bóveda	0.17	0.83	18	700	3.89**
Basicráneo	0.03	0.97	8	708	1.18
Masticatorio	0.37	0.63	60	656	2.88**
Alveolar	0.08	0.92	14	704	2.07*
ATM	0.01	0.99	6	712	0.62
Temporal	0.35	0.65	34	684	4.82**

Tabla 12. ANOVA anidado o jerárquico para las variables de forma. El efecto de mayor jerarquía es la transición, y en un segundo nivel el efecto de las economías dentro de las transiciones. En negrita se destacan los valores significativos (** $p < 0.01$, * $p < 0.05$). λ : Lambda de Wilks, η^2 : Eta cuadrado, GL: grados de libertad. Las regiones del cráneo que presentan mayor variación explicada entre economías (dentro transiciones) que entre transiciones se presentan en itálica en la parte media de la tabla [Dieta(transición)].

Efecto	Región craneal	η^2	λ	GL efecto	GL error	F
Transición	Entero	0.77	0.23	86	626.00	7.89**
	Facial	0.35	0.65	28	688.00	5.93**
	Facial superior	0.22	0.78	10	706.00	9.24**
	Facial inferior	0.28	0.72	20	694.00	6.13**
	Neurocráneo	0.35	0.65	28	688.00	5.91**
	Bóveda	0.28	0.72	18	698.00	6.93**
	Basicráneo	0.07	0.93	8	706.00	3.48**
	Masticatorio	0.61	0.39	60	654.00	6.49**
	Alveolar	0.10	0.90	14	702.00	2.76**
	ATM	0.10	0.90	6	710.00	6.61**
Temporal	0.44	0.56	34	682.00	6.70**	
Dieta (Transición)	Entero	0.80	0.20	172	1250.94	3.59**
	Facial	0.39	0.61	56	1340.26	3.21**
	Facial superior	0.20	0.80	20	1171.72	3.98**
	Facial inferior	0.21	0.79	40	1317.64	2.11**
	Neurocráneo	0.47	0.53	56	1340.26	4.21**
	Bóveda	0.39	0.61	36	1309.60	5.20**
	Basicráneo	0.06	0.94	16	1079.07	1.27
	Masticatorio	0.65	0.35	120	1302.51	3.30**
	Alveolar	0.13	0.87	28	1266.97	1.73*
	ATM	0.07	0.93	12	939.53	2.18*
Temporal	0.59	0.41	68	1340.50	5.09**	

Los resultados del ADC se encuentran resumidos en la Tabla 13. Las distancias de *Mahalanobis* calculadas entre pares de grupos (pares de transiciones) son altamente significativas. Las únicas comparaciones de a pares que no muestran valores significativos son Cuyo versus México y Ohio para la región del basicráneo.

El ADC, entre sus resultados ofrece un valor de porcentaje correcto de clasificación. Este valor representa la probabilidad de reclasificar correctamente a los individuos, dentro de los grupos asignados *a priori*. El porcentaje correcto de clasificación para la evaluación de las transiciones, indica que el cráneo entero es el mejor clasificador, ya que arroja un 96 % de clasificaciones correctas. Las regiones de segundo orden, facial, neurocráneo y masticatorio muestran valores altos de porcentaje correcto de clasificación entre transiciones, mientras que las estructuras menores (de tercer orden) expresan los valores más bajos. Estos resultados dan cuenta de que las diferencias entre las transiciones son generales más que particulares, esto quiere decir que se encuentran distribuidas en todo el cráneo más que en estructuras específicas.

Entre los cazadores-recolectores y agricultores de Cuyo (Tabla 13), las únicas regiones que presentan valores de distancia de *Mahalanobis* significativos son las regiones facial, la facial superior y el temporal. Es interesante destacar que entre los porcentajes correctos de clasificación, los valores más altos se encuentran en el cráneo entero, el masticatorio y el temporal. Esto indica que éstas estructuras son las que mejor discriminan entre un cazador-recolector y un agricultor de Cuyo. Los valores más bajos (73 y 69 %) los presentan las estructuras probablemente más canalizadas: la bóveda y la base.

Entre los grupos de México, la única región que no es significativamente diferente para ningún par de grupos es la alveolar (Tabla 13). El facial superior e inferior y la ATM no difieren de manera significativa entre los grupos Actuales y Coloniales y entre Actuales y Agricultores. Por otro lado, la base del cráneo es solo significativamente distinta para la comparación Agricultores- Coloniales. De manera coincidente con los resultados obtenidos para Cuyo, las tres regiones que mayor porcentaje de clasificación correcta presentan son el cráneo entero (89 %), seguido por el masticatorio (78 %) y el temporal (76 %). En resumen, estas tres regiones son las que mejor ayudan a distinguir entre los grupos dentro de México.

Las regiones facial inferior, alveolar y ATM no son estadísticamente significativas entre los cazadores-recolectores y agricultores de Ohio (Tabla 13). El

cráneo entero (100 %), el masticatorio (98 %) y el neurocráneo (97 %) son las regiones que mejor discriminan entre los grupos.

Tabla 13. Análisis discriminante canónico donde se consignan los valores de Distancia de *Mahalanobis* y el porcentaje correcto de clasificación, para la comparación de a pares entre transiciones, y entre las economías dentro de cada transición. En negrita se destacan los valores significativos (** $p < 0.01$, * $p < 0.05$)

Transiciones	Distancia de <i>Mahalanobis</i>			Porcentaje correcto de clasificación			
	Cuyo-Méx	Cuyo-Ohio	Méx-Ohio	Cuyo	México	Ohio	Total
Entero	13.36**	17.95**	14.74**	95	97	96	96
Facial	3.18**	4.40**	3.02**	33	92	69	80
Facial superior	0.79**	3.42**	1.61**	5	88	49	69
Facial inferior	3.36**	2.79**	1.74**	35	94	39	73
Neurocráneo	4.51**	4.29**	1.91**	48	90	54	76
Bóveda	4.14**	3.96**	0.89**	55	88	24	68
Basicráneo	0.28	0.25	0.46**	0	97	5	63
Masticatorio	6.80**	8.36**	7.38**	53	95	3	87
Alveolar	0.90**	0.90**	0.86**	13	93	24	67
ATM	0.69**	1.07**	0.51**	8	94	15	64
Temporal	5.81**	3.91**	2.80**	38	92	60	77
Cuyo		CRcuy-Acuy		CRcuy	Acuy		Total
Entero		53.73		100	100		100
Facial		5.78*		93	75		88
Facial superior		2.31*		89	67		83
Facial inferior		3.03		93	83		90
Neurocráneo		3.21		86	75		83
Bóveda		2.14		89	33		73
Basicráneo		0.22		96	0		69
Masticatorio		28.38		100	100		100
Alveolar		2.13		89	67		83
ATM		0.45		93	17		70
Temporal		9.87*		100	83		95
México	Amex-COLmex	Amex-ACTmex	COLmex-ACTmex	Amex	COLmex	ACTmex	Total
Entero	7.10**	14.54**	6.58**	83	92	84	89
Facial	1.37**	2.75**	1.06**	29	88	28	64
Facial superior	0.75**	0.78**	0.18	19	96	0	62
Facial inferior	0.73**	1.14**	0.24	15	96	7	62
Neurocráneo	1.83**	5.17**	2.18**	46	85	44	69
Bóveda	1.66**	4.92**	1.52**	46	84	33	67
Basicráneo	0.29*	0.37	0.04	0	99	0	60
Masticatorio	4.29**	7.48**	3.98**	69	87	60	78
Alveolar	0.25	0.62	0.30	0	98	9	61
ATM	0.57**	0.44*	0.16	17	98	2	63
Temporal	3.66**	5.87**	2.95**	65	87	53	76
Ohio		CRohio-Aohio		CRohio	Aohio		Total
Entero		24.27**		100	100		100

Facial	3.01*	99	58	94
Facial superior	2.31**	98	25	88
Facial inferior	1.78	99	25	89
Neurocráneo	8.69**	100	75	97
Bóveda	4.36**	99	58	94
Basicráneo	1.11*	100	25	90
Masticatorio	9.20**	100	83	98
Alveolar	0.75	99	17	88
ATM	0.19	100	0	87
Temporal	8.76**	99	75	96

En líneas generales, se observa que las tres transiciones difieren entre sí: a nivel de todas las regiones del cráneo existen diferencias de forma. Dentro de las transiciones, las economías que más se diferencian son las de México, seguidas por las de Ohio y en último lugar Cuyo. En general todas las regiones del cráneo son buenas indicadores de asignación a los grupos determinados *a priori*. Sin embargo los valores más altos los presentan principalmente el cráneo entero, el masticatorio y el temporal. Los resultados del ADC están en consonancia con los resultados del ANOVA anidado y MANOVA, y evidencian que el cráneo entero, el masticatorio y el temporal son las regiones que mayor cantidad de diferencias muestran entre las transiciones y dentro de cada una de ellas.

Los porcentajes correctos de clasificación entre las transiciones se encuentran graficados en las Figuras 16 y 17. El cráneo entero y las tres regiones de segundo orden (Figura 16) muestran que siguen el mismo patrón para cada una de las transiciones. El cráneo entero es el que presenta los valores más altos de discriminación, mientras que en segundo lugar se ubica el masticatorio. La tercera estructura que mejor discrimina para México y Ohio es la región facial, mientras que para Cuyo es el neurocráneo. Los valores más altos se presentan para México, seguido por Ohio y Cuyo.

En la Figura 17 se encuentran graficados los porcentajes correctos de clasificación para el cráneo entero y las estructuras de tercer orden. México presenta valores elevados (entre 80-100%) para cualquiera de las estructuras evaluadas. En cambio, para Cuyo y Ohio, los valores son más bajos y se encuentran entre 0 y 60%. A excepción del cráneo entero, que presenta los valores más altos, y el temporal, que en general se encuentra ubicado entre los valores más altos, no existe un patrón claro que sigan las estructuras en cuanto a su grado de discriminación.

Cuando se comparan los porcentajes correctos de clasificación dentro de cada estrategia para el cráneo entero junto con las regiones de segundo orden (Figura 18), el patrón, en parte, cambia con respecto al que se observa en la Figura 16. Las coincidencias que se mantienen están relacionadas a que el cráneo entero y el masticatorio son las dos regiones que mayor valor de discriminación presentan. Luego, el comportamiento del facial y el neurocráneo se invierte, aquí el facial constituye el tercer valor para Cuyo, mientras que es el cuarto para México y Ohio.

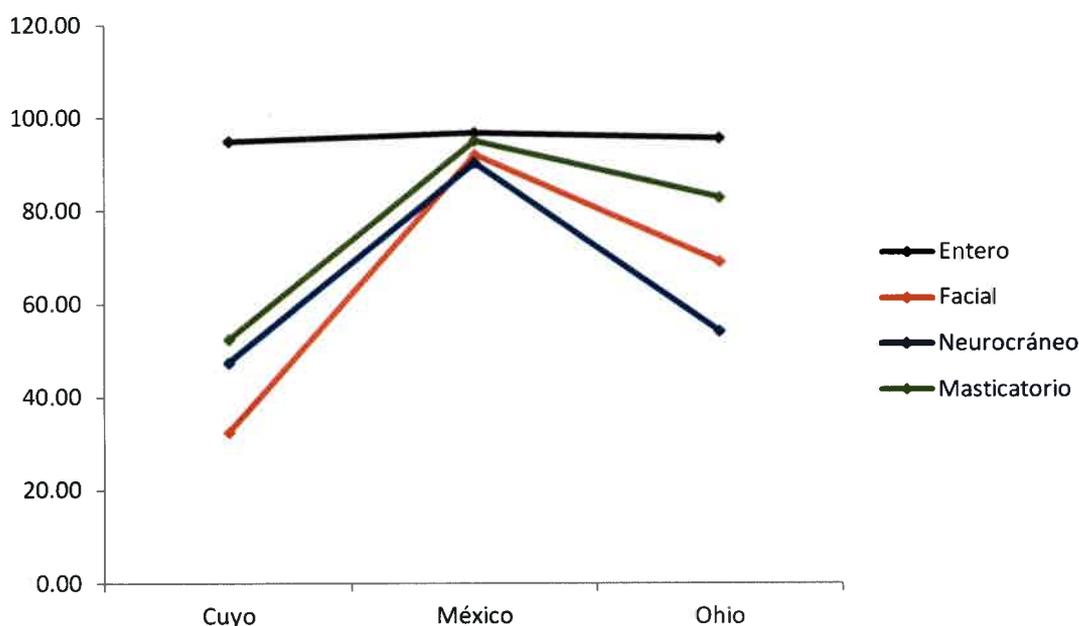


Figura 16. Gráfico de líneas para el porcentaje correcto de clasificación para la diferenciación Cuyo, México y Ohio. Resultados de cráneo entero y las regiones de segundo orden (facial, neurocráneo y masticatorio).

La Figura 19 muestra los porcentajes correctos de clasificación del cráneo entero y las estructuras de tercer orden calculadas dentro de cada transición. La generalidad que se observa, y la principal diferencia para con su equivalente entre transiciones (Figura 17) es que, además del cráneo entero, la forma del temporal es la región que mejor discrimina dentro de cada transición. Este efecto discriminador del componente temporal no tan era evidente en la comparación entre transiciones (Figura 17). Las restantes regiones de tercer orden presentan valores similares, excepto para

Cuyo donde el facial inferior, el facial superior y el alveolar muestran valores mayores que la ATM, la bóveda y el basicráneo.

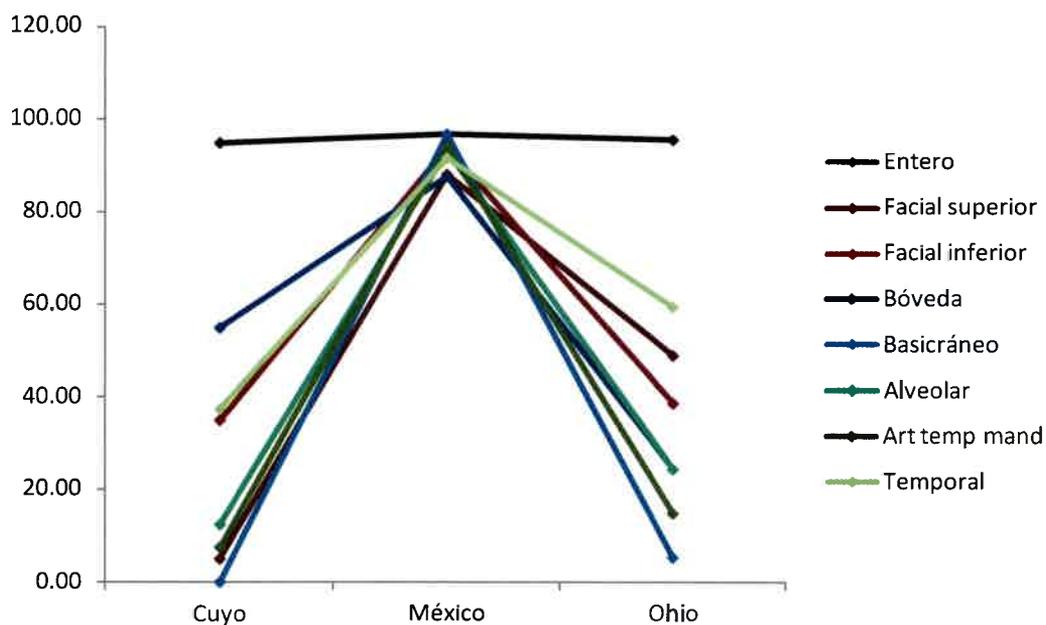


Figura 17. Gráfico de líneas para el porcentaje correcto de clasificación para la diferenciación Cuyo, México y Ohio. Para el cráneo entero y las regiones de tercer orden (facial superior, facial inferior, bóveda, basicráneo, alveolar, ATM y temporal).

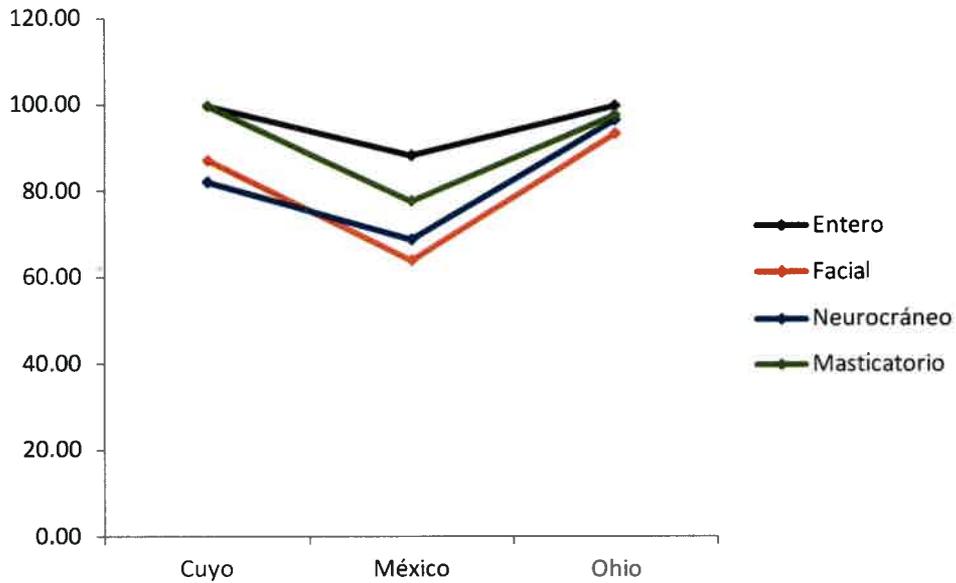


Figura 18. Gráfico de líneas para el porcentaje correcto de clasificación dentro de cada transición para el cráneo entero y las subregiones de segundo orden (facial, neurocráneo y masticatorio).

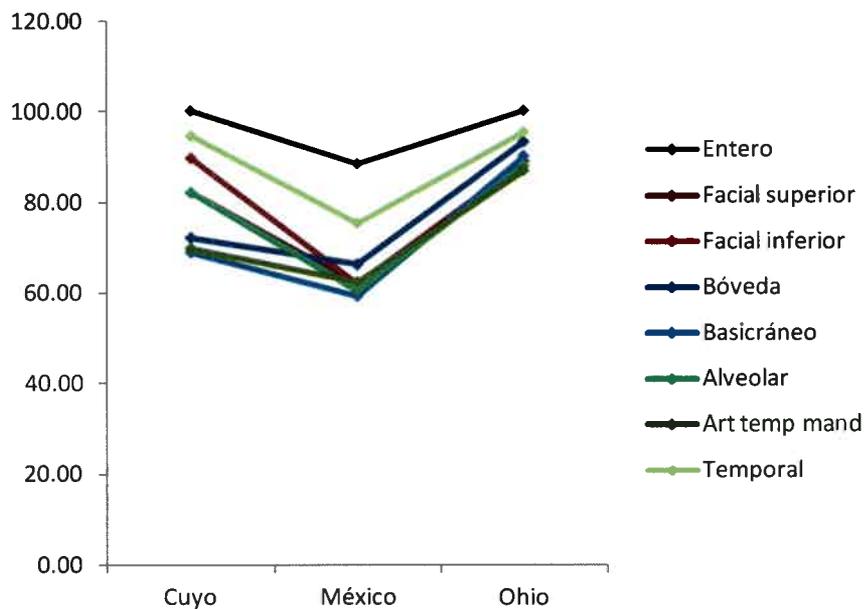


Figura 19. Gráfico de líneas para el porcentaje correcto de clasificación dentro de cada transición para el cráneo entero y las subregiones de tercer orden (facial superior, facial inferior, bóveda, basicráneo, alveolar, ATM y temporal).

Para explorar las variaciones de la forma se realizó un ADC donde se incluyeron, además de las series transicionales, las poblaciones aisladas (Chubut,

Doncellas y Delta del Río Paraná). El criterio de clasificación que se utilizó para realizar el análisis combina el origen de la población y la dureza de la dieta (DD, DB). El ADC se realizó en las diferentes regiones del cráneo, siguiendo siempre el mismo criterio de clasificación jerárquicamente anidado. Las regiones masticatoria, temporal y el cráneo entero presentan diferencias significativas en cuanto a sus distancias de *Mahalanobis* y los mayores valores de porcentaje correcto de clasificación. Por tal motivo, y por cuestiones de simplicidad, se construyeron los gráficos de dispersión de las dos primeras raíces canónicas, con sus correspondientes polígonos de deformación, para cada una de estas regiones del cráneo.

El ADC del cráneo entero muestra una buena separación geográfica de los grupos (Figuras 20, 21 y 22). El primer eje canónico (CV1) deja en evidencia una clara separación poblacional, hacia los valores positivos se ubican los dos grupos de origen mexicano, a valores intermedios los grupos de Ohio y a valores negativos los grupos sudamericanos (Figura 20).

El segundo eje canónico (CV2) indica una separación entre los grupos sudamericanos y mexicanos (hacia los valores positivos) y los grupos de Ohio (hacia los valores negativos) (Figura 20). Si se analizan las nubes de puntos de cada una de las tres transiciones, el CV2 además muestra una separación entre los grupos de DD y DB. Las diferencias de forma que se observan a lo largo del CV1 están relacionadas a cambios generales del cráneo. Los principales cambios se encuentran a nivel de las regiones frontal y occipital. Los individuos ubicados hacia los valores positivos del CV1 (México) presentan cráneos alargados antero-posteriormente, mientras que los grupos posicionados hacia los valores negativos del CV1 (grupos sudamericanos) presentan el frontal y el occipital más achatado antero-posteriormente. A lo largo de este eje canónico no se observan grandes cambios de forma en estructuras menores.

El segundo eje canónico (CV2), además de dejar en evidencia una separación geográfica, muestra un claro patrón dentro de los grupos sudamericanos y de Ohio, donde los individuos de DD muestran valores más bajos que los grupos de DB, siempre dentro de la nube de puntos de su correspondiente transición (población). A lo largo de este eje de variación se observan más cambios particulares que generales. Así por ejemplo, el CV2 positivo deja en evidencia que existen cambios en toda el área de inserción de músculo temporal. Los grupos de DB (valores más altos del CV2) presentan la región anterior de la inserción del músculo temporal orientada hacia atrás, mientras que la orientación de la inserción posterior, es hacia adelante. El polígono de



deformación en vista basal, muestra que existe una modificación de la región alveolar, que se angosta y se encuentra en una posición más medial en los grupos de DB. Con respecto a los valores negativos del CV2, los cambios de forma que se observan son contrarios a lo que ocurre con los valores positivos del mismo eje. La región anterior de la inserción del músculo temporal se encuentra orientada hacia adelante, mientras que la región posterior lo hace hacia atrás. El paladar es más ancho y en una posición más distal entre los individuos de DD.

El ADC sobre las regiones masticatoria y temporal muestra resultados similares. Así como ocurre con el cráneo entero, el CV1 indica una fuerte separación geográfica, mientras que el CV2 da cuenta de una separación de los grupos de DD y DB dentro de cada área geográfica (Figuras 21 y 22).

Para la región masticatoria (Figura 21) se observan varios cambios de forma entre los valores positivos y negativos del CV1. Los grupos sudamericanos (valores positivos) presentan la arcada alveolar y el paladar más angosto y cortos antero-posteriormente, mientras que lo contrario ocurre con los grupos mexicanos (valores negativos), donde ambas dimensiones (ancho y largo) son mayores. Otro cambio importante se encuentra en la ATM: los valores positivos del CV1 muestran que esta estructura se encuentra en una posición más basal que los valores negativos. El otro cambio de forma que se observa se encuentra en la región anterior de la inserción del músculo temporal. En los grupos sudamericanos ésta inserción se encuentra desplazada hacia la región posterior, mientras que en los grupos mexicanos se encuentra desplazada hacia la región anterior. La parte posterior de dicha inserción no presenta cambios de forma.

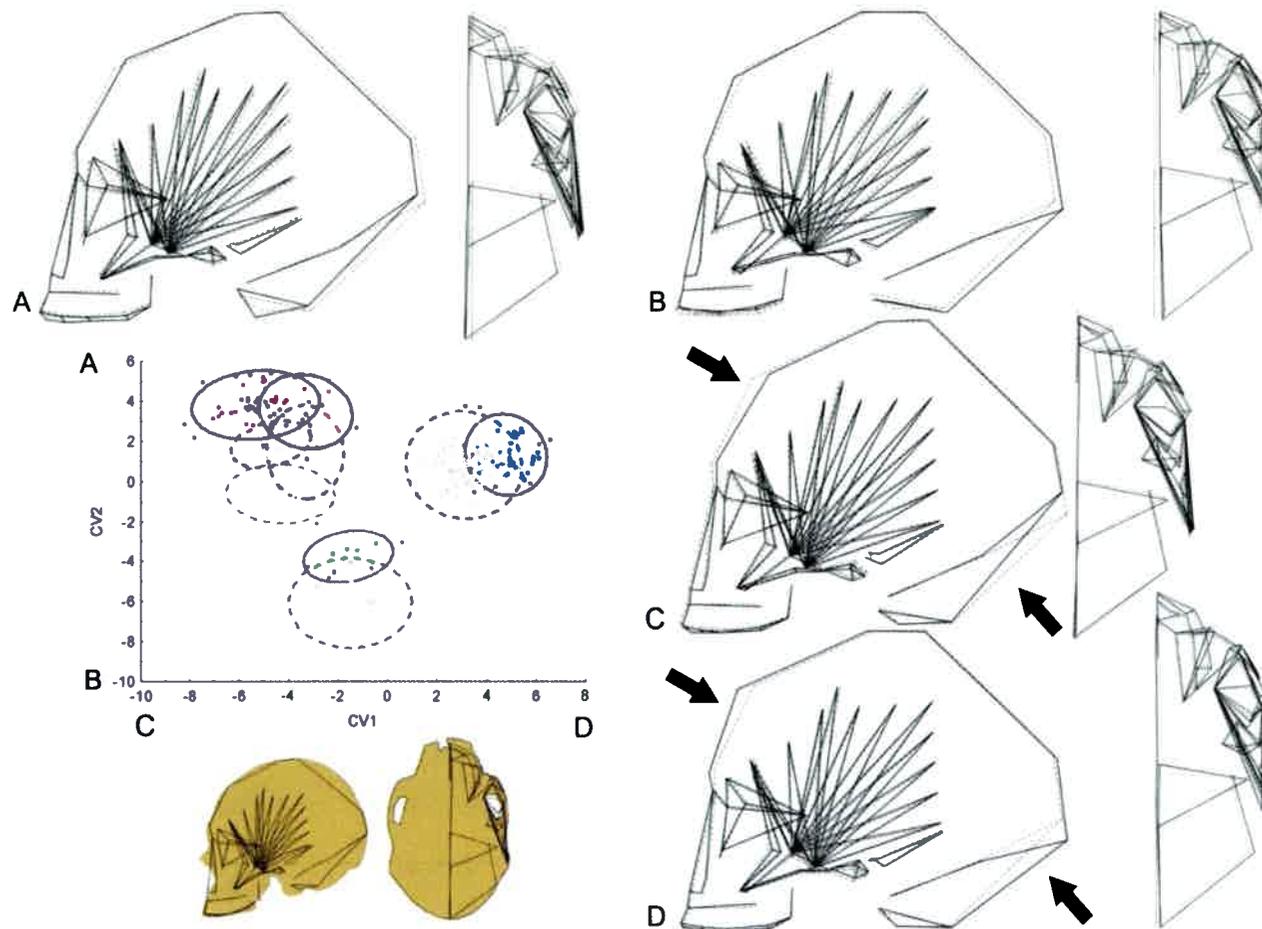


Figura 20. Análisis discriminante canónico del cráneo entero. Gráfico de dispersión de los dos primeros ejes canónicos (CV1 vs. CV2) y polígonos de deformación, en vista lateral izquierda y basal, de los valores extremos de cada CV. Las líneas punteadas representan la forma promedio, y las líneas continuas representan los valores extremos de cada CV. A) CV2 positivo, B) CV2 negativo, C) CV1 negativo, D) CV1 positivo. Cuadrados azules: DB México, cruces azules: DD México, cuadrados verdes: DB Ohio, cruces verdes: DD Ohio, cuadrados rojos: DB Cuyo, cruces rojas: DD Cuyo, cuadrados violetas, DB Doncellas, cruces celestes: DD Delta del Paraná, cruces rosas: DD Chubut.

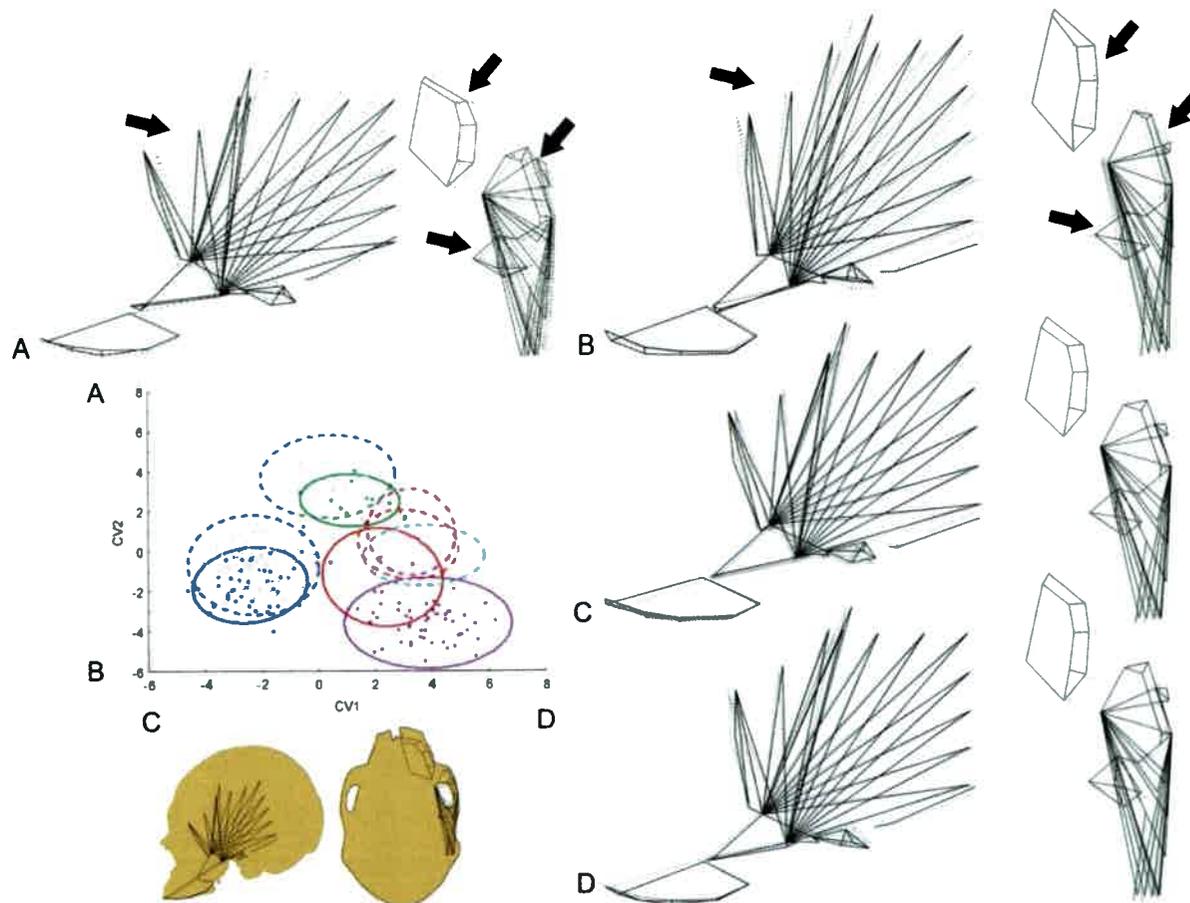


Figura 21. Análisis discriminante canónico de la región masticatoria. Gráfico de dispersión de los dos primeros ejes canónicos (CV1 vs. CV2) y polígonos de deformación, en vista lateral izquierda y basal, de los valores extremos de cada CV. Las líneas punteadas representan la forma promedio y las líneas continuas representan los valores extremos de cada CV. A) CV2 positivo, B) CV2 negativo, C) CV1 negativo, D) CV1 positivo. Cuadrados azules: DB México, cruces azules: DD México, cuadrados verdes: DB Ohio, cruces verdes: DD Ohio, cuadrados rojos: DB Cuyo, cruces rojas: DD Cuyo, cuadrados violetas, DB Doncellas, cruces celestes: DD Delta del Paraná, cruces rosas: DD Chubut.

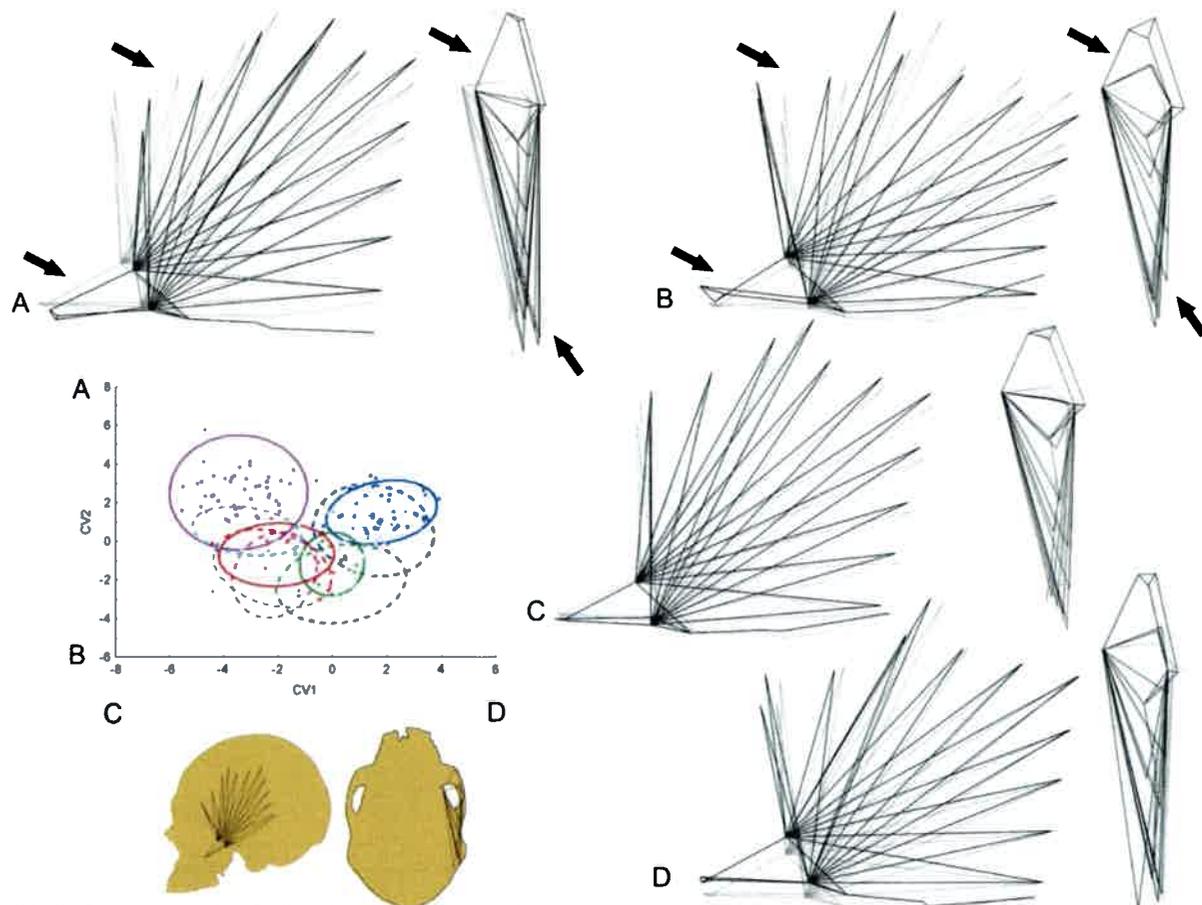


Figura 22. Análisis discriminante canónico de la región temporal. Gráfico de dispersión de los dos primeros ejes canónicos (CV1 vs. CV2) y polígonos de deformación, en vista lateral izquierda y basal, de los valores extremos de cada CV. Las líneas punteadas representan la forma promedio y las líneas continuas representan los valores extremos de cada CV. A) CV2 positivo, B) CV2 negativo, C) CV1 negativo, D) CV1 positivo. Cuadrados azules: DB México, cruces azules: DD México, cuadrados verdes: DB Ohio, cruces verdes: DD Ohio, cuadrados rojos: DB Cuyo, cruces rojas: DD Cuyo, cuadrados violetas: DB Doncellas, cruces celestes: DD Delta del Paraná, cruces rosas: DD Chubut.

A lo largo del CV2 los cambios de forma más importantes se presentan sobre toda la inserción del musculo temporal. Es interesante notar que en este análisis, todos los grupos de DD tienden a emplazarse en los valores positivos dentro del morfoespacio ocupado por su correspondiente transición o región geográfica. En los grupos de DD (valores positivos), la región anterior de la inserción del musculo temporal se encuentra desplazada hacia adelante, mientras que en la región posterior se encuentra desplazada hacia atrás. Además presenta una inserción más baja en la bóveda del cráneo. La ATM presenta una posición más basal y medial, menos profunda que el promedio. La arcada alveolar y el paladar no presentan grandes cambios de forma, sino un desplazamiento hacia una posición más medial. Lo contrario ocurre con los grupos de DB (valores negativos), donde la región anterior de la inserción del temporal se encuentra desplazada hacia atrás, y la región posterior hacia adelante. Además, todo el músculo se encuentra insertado más extensamente (hacia arriba y adelante en la parte anterior, y hacia arriba y atrás en la parte posterior) en la bóveda del cráneo. La ATM se encuentra en una posición más superior, es más profunda, cuenta con una superficie preglenoidea más expandida anteriormente, y está más lateralizada. Por otro lado, la arcada alveolar, el paladar y especialmente la parte posterior de la inserción del músculo temporal también se encuentran en una posición más lateral. En otras palabras, los grupos de DD presentan un mayor "empaquetamiento" antero posterior del músculo temporal combinado con una mayor altura y una inserción posterior más lateralizada.

El CV1 de la región temporal, al igual que lo que ocurre con el cráneo entero y el masticatorio, deja en evidencia una separación geográfica (Figura 22), aunque con un patrón menos claro que en los dos casos anteriores. El CV2 hace una separación entre los grupos de DB (valores positivos) y los grupos de DD (valores negativos). Los grupos de DB se caracterizan porque la inserción de la parte anterior del musculo temporal se encuentra desplazada hacia atrás, mientras que la parte posterior se encuentra desplazada hacia adelante. La fosa temporal se muestra en posición más basal y lateral. El arco cigomático es más angosto. Entre los grupos de DD, la región anterior de la inserción del temporal se encuentra orientada hacia adelante, mientras que en la región posterior hacia atrás. Además, la fosa temporal y el arco cigomático son más anchos.

De manera coincidente en los tres ADC, el CV1 hace una discriminación entre regiones geográficas, mientras que el CV2 discrimina entre DD y DB dentro de cada región geográfica, lo que es más patente en las Figuras 21 y 22. Entre los cambios de forma más relevantes, es interesante destacar las variaciones a nivel de la inserción

del músculo temporal y su posición relativa para con el plano sagital y la arcada alveolar. La región anterior de la misma se encuentra desplazada hacia adelante y la posterior hacia atrás en los grupos de DD, mientras que lo contrario ocurre en los grupos de DB. Este patrón se observa a los largo de los tres ADC.

CAPITULO 9

4.3 Cambios en los patrones de integración morfológica

El grado de integración morfológica y su asociación intrínseca con la variabilidad total dentro de cada subregión del cráneo fue evaluada mediante una regresión entre dos valores escalares que las representan, el SVE (varianza escalada de los eigenvalores) y el TVC (traza de la matriz de varianza/covarianza). Este enfoque sigue los lineamientos planteados por Hallgrímsson et al. (2009). Estas regresiones se calcularon para las diferentes regiones del cráneo entre las transiciones de Cuyo, México y Ohio, y dentro de cada una de ellas.

La regresión entre SVE y TVC, cuando se evalúan las tres transiciones (Figura 23), es alta y significativa ($r: 0.6723$, $p:0.00002$). Claramente hay tres regiones del cráneo, la base, el facial superior y la ATM, para las cuales el grado de integración morfológica (SVE) es mayor que el esperado en función de su varianza (la SVE se encuentra significativamente por arriba de la recta de regresión). Las restantes regiones del cráneo se encuentran dentro de los límites de confianza de la recta de regresión o por debajo de ella. El cráneo entero y las regiones facial y temporal se ubican por debajo de los valores esperados, es decir que su grado de integración morfológica es menor en función de su varianza (TVC). Las regiones de la bóveda y el neurocráneo presentan valores dentro o fuera de los esperados, pero todos muy cercanos al límite de confianza.

Las regiones facial inferior y alveolar de Cuyo, son las que presentan los valores más altos para ambas variables, lo que indica que estas estructuras se encuentran fuertemente integradas y además presentan gran cantidad de varianza. La región alveolar de México y Ohio se encuentra dentro de los límites de confianza, mientras que el facial inferior en estas dos transiciones, se encuentra por debajo.

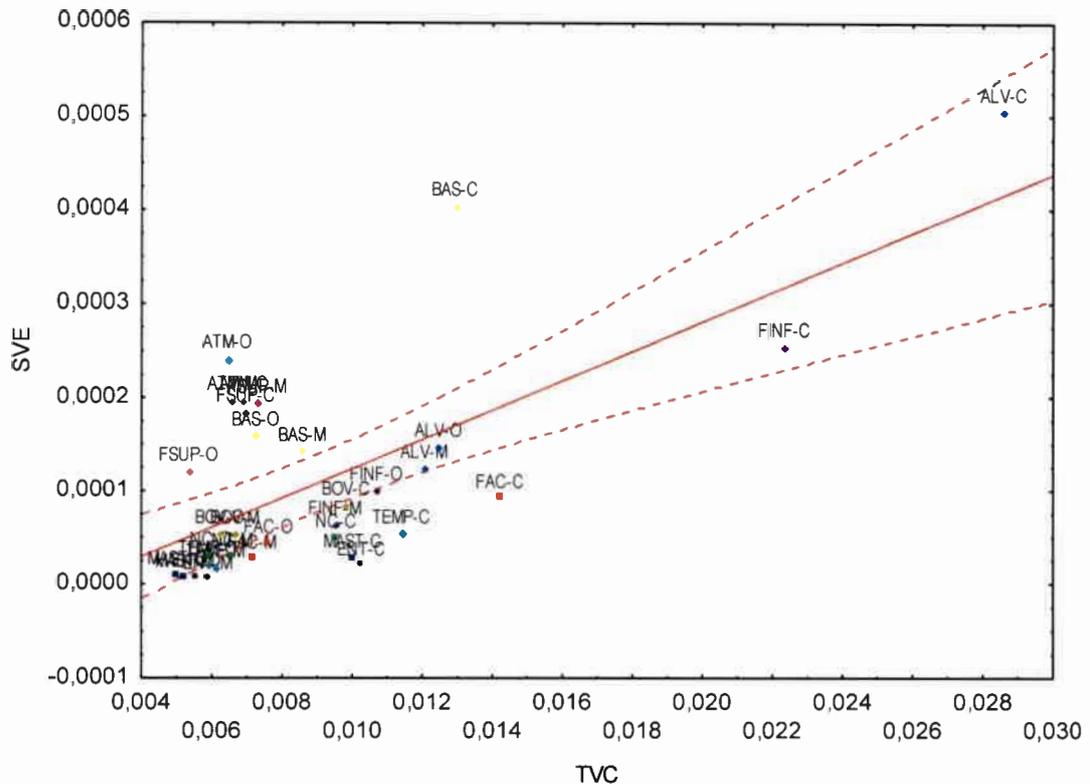


Figura 23. Regresión entre SVE y TVC entre transiciones (Cuyo, México y Ohio) para cada una de las regiones del cráneo. ENT: entero (círculo negro), FAC: facial (cuadrado rojo), FSUP: facial superior (rombo rosa), FINF: facial inferior (rombo violeta), NC: neurocráneo (cuadrado verde oscuro), BOV: bóveda (rombo verde claro), BAS: basicráneo (rombo amarillo), MAST: masticatorio (cuadrado azul oscuro), ALV: alveolar (rombo azul claro), ATM: articulación temporo-mandibular (rombo turquesa), TEMP: temporal (rombo celeste), C: Cuyo, M: México, O: Ohio.

La evaluación de los valores SVE y TVC para los grupos cazador-recolector y agricultor de Cuyo arrojó resultados similares a los observados en la Figura 23. Las regiones alveolar y facial inferior de los agricultores presentan los valores más altos de TVC y SVE (Figura 24). El basicráneo, el facial superior y la ATM se encuentran claramente por arriba de los valores esperados, indicando una fuerte canalización para estas regiones. Las regiones restantes muestran valores próximos entre sí, dentro o apenas por debajo de los límite de confianza. El patrón general que siguen las diferentes regiones del cráneo es muy similar al que siguen cuando se comparan todas las transiciones en conjunto (Figura 23). Para el caso de Cuyo el valor de la regresión también es alto y significativo ($r: 0.7942$, $p: 0.00001$) y de hecho es el valor más alto de todas las regresiones.

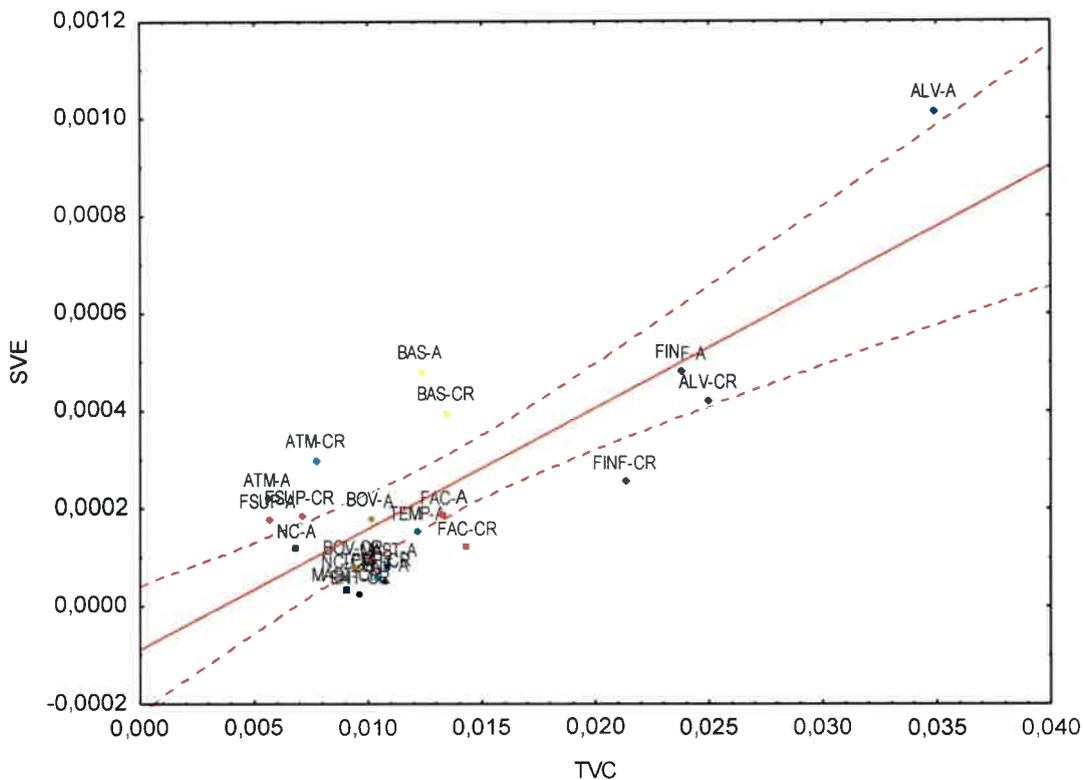


Figura 24. Regresión entre SVE y TVC para las economías dentro de Cuyo (cazadores-recolectores y agricultores) para cada una de las regiones del cráneo. ENT: entero (círculo negro), FAC: facial (cuadrado rojo), FSUP: facial superior (rombo rosa), FINF: facial inferior (rombo violeta), NC: neurocráneo (cuadrado verde oscuro), BOV: bóveda (rombo verde claro), BAS: basicráneo (rombo amarillo), MAST: masticatorio (cuadrado azul oscuro), ALV: alveolar (rombo azul claro), ATM: articulación temporo-mandibular (rombo turquesa), TEMP: temporal (rombo celeste), A: agricultores, CR: cazadores-recolectores.

Para México la regresión entre SVE y TVC sigue el mismo patrón que las anteriores (Figura 25). En esta transición el valor más alto para ambas variables, dentro de los valores esperados, es la región alveolar para el grupo Actuales. El alveolar de Coloniales y el facial inferior de Actuales se encuentran a valores intermedios, aunque levemente por debajo de los límites de confianza. El alveolar de Actuales y el facial inferior de Coloniales y Actuales se encuentran a bajos valores de SVE y TVC. En esta regresión el basicráneo, la ATM y el facial superior se encuentran por arriba de los valores esperados, al igual que en las regresiones anteriores (Figuras 23 y 24). En líneas generales esta regresión presenta el mismo patrón que las calculadas para todas las transiciones y para Cuyo. El valor de esta regresión es alto y significativo ($r: 0.6018, p:0.0002$).

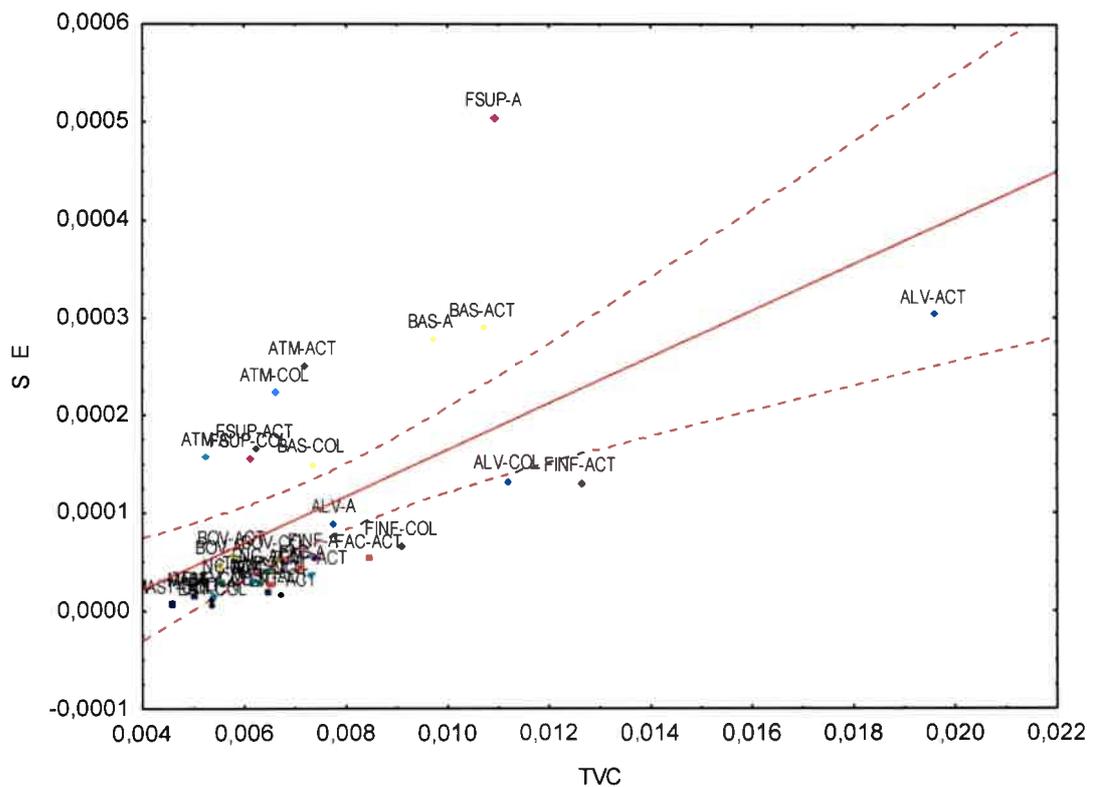


Figura 25. Regresión entre SVE y TVC para las economías dentro de México (agricultores, coloniales y actuales) para cada una de las regiones del cráneo. ENT: entero (círculo negro), FAC: facial (cuadrado rojo), FSUP: facial superior (rombo rosa), FINF: facial inferior (rombo violeta), NC: neurocráneo (cuadrado verde oscuro), BOV: bóveda (rombo verde claro), BAS: basicráneo (rombo amarillo), MAST: masticatorio (cuadrado azul oscuro), ALV: alveolar (rombo azul claro), ATM: articulación temporo-mandibular (rombo turquesa), TEMP: temporal (rombo celeste), A: agricultores, COL: coloniales, ACT: actuales.

Para el caso de Ohio el patrón de la regresión ($r: 0.6771$, $p: 0.0005$) es levemente diferente (Figura 26). El valor más alto para ambas variables lo presenta el facial inferior de los agricultores. A valores intermedios aparecen el alveolar, la bóveda, el facial y el neurocráneo de agricultores. Entre los valores más altos de TVC, pero por debajo de los límites de confianza se encuentran el alveolar y facial inferior de los cazadores-recolectores. En esta transición, el facial superior, la ATM y el basicráneo aparecen por arriba de los valores esperados, o dentro de ellos pero cercanos a los límites superiores. El resto de las regiones del cráneo se encuentran a bajos valores de SVE y TVC.

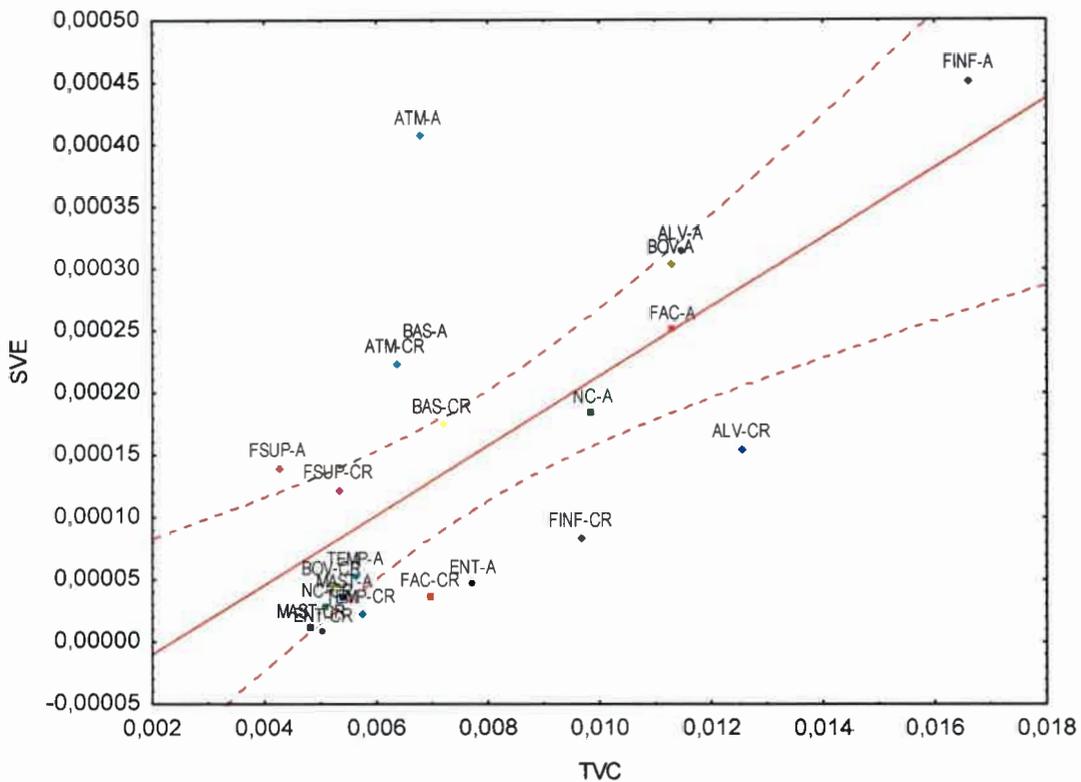


Figura 26. Regresión entre SVE y TVC para las economías dentro de Ohio (cazadores-recolectores y agricultores) para cada una de las regiones del cráneo. ENT: entero (círculo negro), FAC: facial (cuadrado rojo), FSUP: facial superior (rombo rosa), FINF: facial inferior (rombo violeta), NC: neurocráneo (cuadrado verde oscuro), BOV: bóveda (rombo verde claro), BAS: basicráneo (rombo amarillo), MAST: masticatorio (cuadrado azul oscuro), ALV: alveolar (rombo azul claro), ATM: articulación temporomandibular (rombo turquesa), TEMP: temporal (rombo celeste), A: agricultores, CR: cazadores-recolectores.

En líneas generales el patrón se conserva a lo largo de los cuatro análisis (Figuras 23 a 26). Las regiones facial superior, ATM y el basicráneo presentan valores de integración morfológica (SVE) mayores a los esperados para los valores de varianza (TVC), ya que se ubican por arriba del límite superior de confianza. Esto indica una alta canalización y conservación filogenética (a través de diferentes poblaciones) para estos componentes.

El alveolar y el facial inferior, en general, presentan altos valores para ambas variables, esto indica que estas regiones del cráneo se encuentran fuertemente integradas en sí mismas y además son altamente variables. El resto de las regiones presentan valores similares y bajos en ambas variables. Es destacable que en general, cuando se compara dentro de cada transición, aquella que representa a la dieta más procesada o blanda tiene mayor valor de TVC y SVE, que la misma estructura que

pertenece al grupo con la dieta más dura. Cuando se comparan las transiciones, Cuyo presenta los mayores valores.

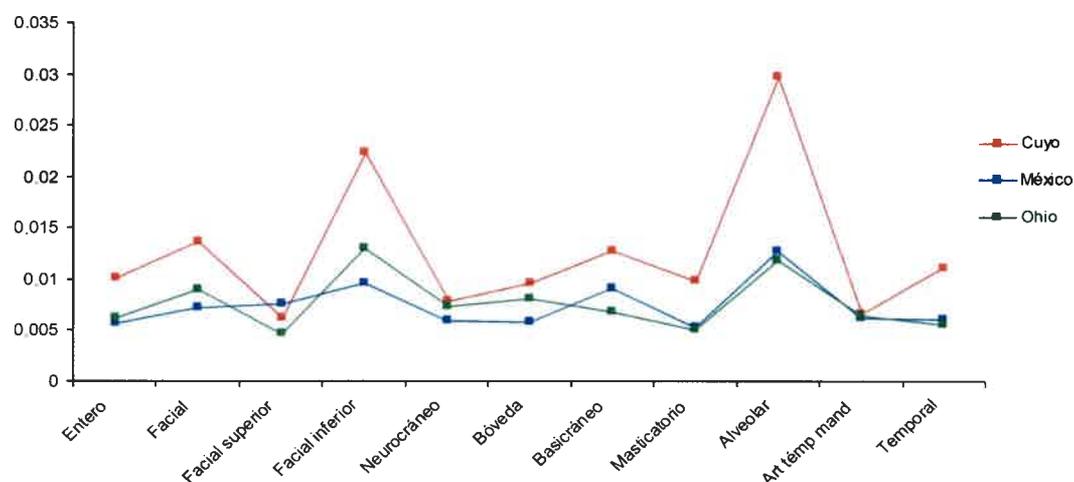


Figura 27. Gráfico de línea de los promedios de TVC de las diferentes economías dentro de cada transición para las distintas regiones del cráneo.

Se calcularon los promedios de TVC entre las diferentes economías dentro de cada una de las transiciones, para cada una de las regiones del cráneo. Como puede observarse en la Figura 27, los valores de Cuyo, en general, se encuentran por arriba de los valores para México y Ohio. La única excepción la constituye la región facial superior, donde el valor más alto lo presenta México. Esta tendencia de Cuyo de ubicarse por arriba de los valores de México y Ohio, se observa también en la Figura 23. La Figura 27 también deja en evidencia que la ATM, el neurocráneo y el facial superior, presentan valores muy cercanos entre sí en las tres transiciones. En las regiones facial inferior y alveolar, es donde Cuyo muestra las mayores diferencias con respecto a México y Ohio.

La Figura 28 muestra la diferencia entre los promedios de TVC de las DB y las DD para cada región del cráneo. El gráfico indica que sólo para la región facial superior, los grupos de DD tienen mayor valor de TVC, o dicho en otras palabras, mayor varianza. Para las demás regiones del cráneo, los valores de TVC de los grupos de DB son superiores. Las dos regiones que presentan las mayores diferencias son el alveolar y el facial inferior, este comportamiento queda en evidencia en las Figuras 23 a 26. Los valores más bajos los presentan el facial superior, el basicráneo y

la ATM, que son justamente aquellos que se encuentran siempre por sobre la recta de regresión.

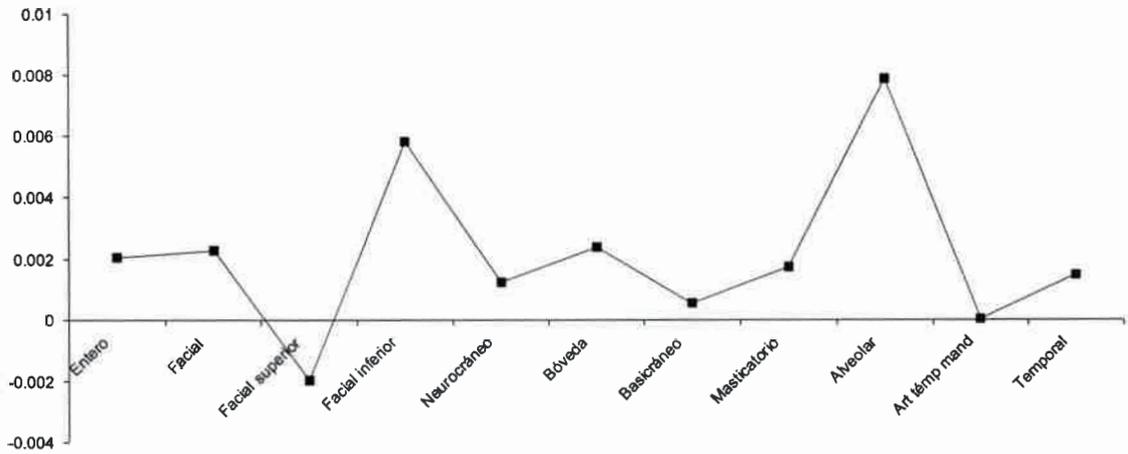


Figura 28. Gráfico de línea de la diferencia del promedio de TVC de las dietas blandas menos las dietas duras para las distintas regiones del cráneo. Los valores positivos indican que el promedio de TVC de los grupos con dieta blanda es mayor que el promedio del TVC de los grupos con dietas duras. Los valores negativos indican lo contrario.

CAPITULO 10

4.4 Cambios en parámetros biomecánicos (fuerza de mordida unilateral y bilateral).

Prueba t de Student y ANOVA de una vía

Las fuerzas de mordida (FM) a nivel del segundo molar (M2) y de los incisivos (I) fueron calculadas para los individuos de ambos sexos por separado. Las pruebas *t de Student* muestran diferencias significativas entre individuos masculinos y femeninos en la fuerza de mordida a nivel del M2 e I, presentando los masculinos mayores fuerzas de mordida. Estas diferencias quedan en evidencia en la Figura 29.

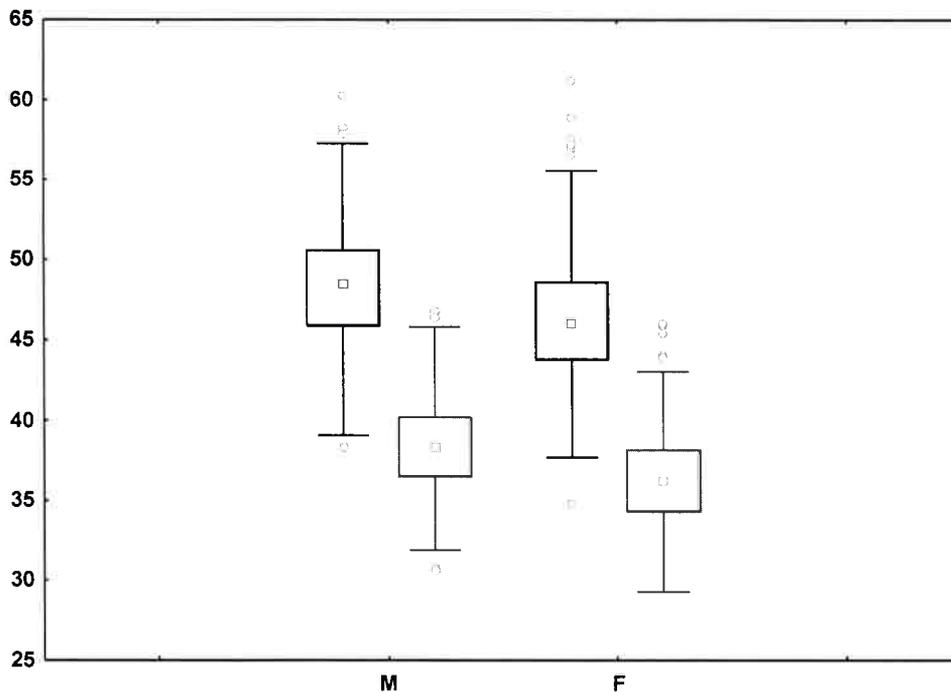


Figura 29. Gráfico de cajas para la fuerza de mordida a nivel del segundo molar (FM M2-negro) y de los incisivos centrales (FM I-gris) para los individuos femeninos (F) y masculinos (M). Círculos= valores *outliers*, cuadrados= media, caja= media \pm error estándar, bigotes= media \pm desvío estándar

Para verificar si existen diferencias en las FM entre los grupos de DD y DB se realizó una prueba *t de Student*. Para evaluar las diferencias entre las dietas dentro de cada transición se realizó un ANOVA de una vía. Debido al resultado presentado en la figura 29, ambos análisis fueron realizados de manera separada para cada sexo.

Las pruebas *t* realizada para evaluar las diferencias de la FM entre DD y DB, para individuos femeninos son significativas (FM M2 $t= 2.70$ $p= 0.008$, FM I $t=2.84$ $p= 0.005$). La Figura 30 muestra que la FM de los grupos de DD es mayor que la FM de los grupos de DB, tanto a nivel del M2 (FM M2) como del I (FM I).

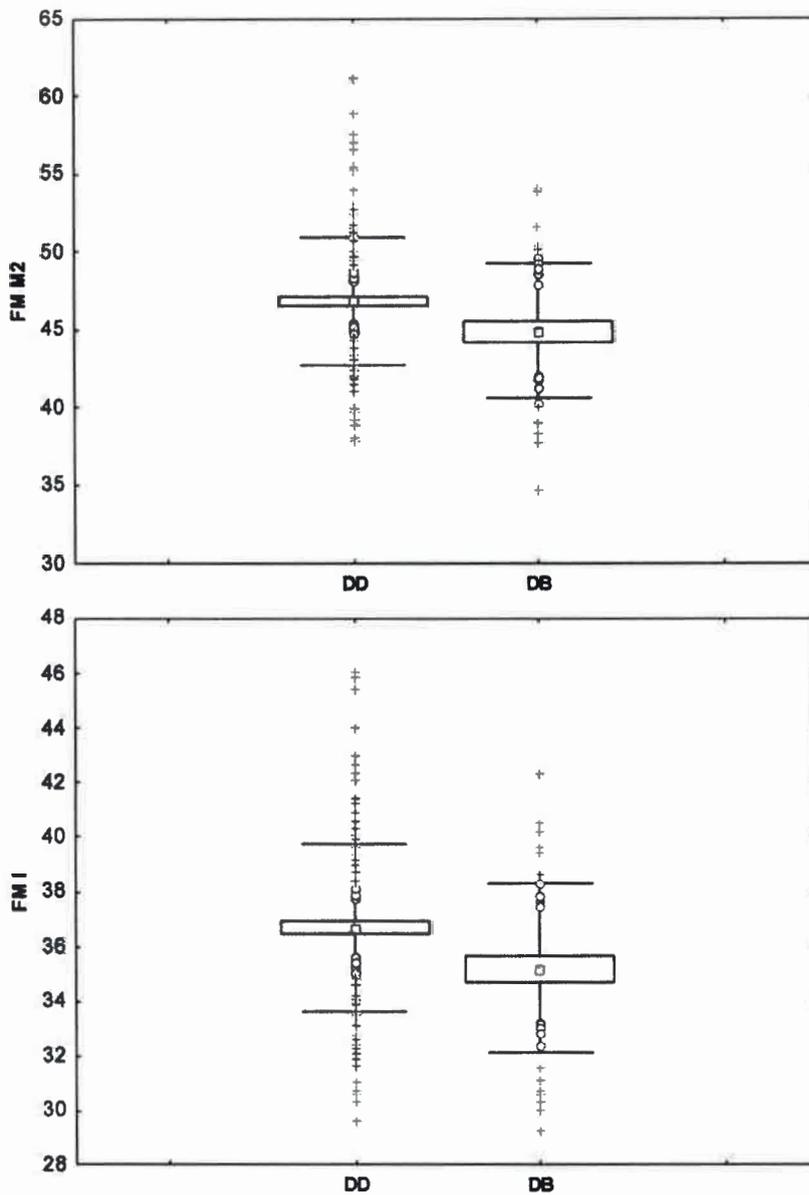


Figura 30. Gráficos de caja para los grupos de dieta dura (DD) y dieta blanda (DB) para los individuos femeninos. FM M2: fuerza de mordida a nivel del segundo molar, FM I: fuerza de mordida a nivel de los incisivos centrales, cruces: valores extremos, círculos: valores *outliers*, cuadrados: media, caja: media \pm error estándar, bigotes: media \pm desvío estándar.

Las pruebas *t* realizadas para los individuos masculinos muestran resultados coincidentes, las diferencias entre DD y DB son significativas (FM M2 $t=3.36$ $p=0.00$, FM I $t=3.66$ $p=0.00$). Los grupos de DD muestran valores más elevados que los grupos de DB (Figura 31).

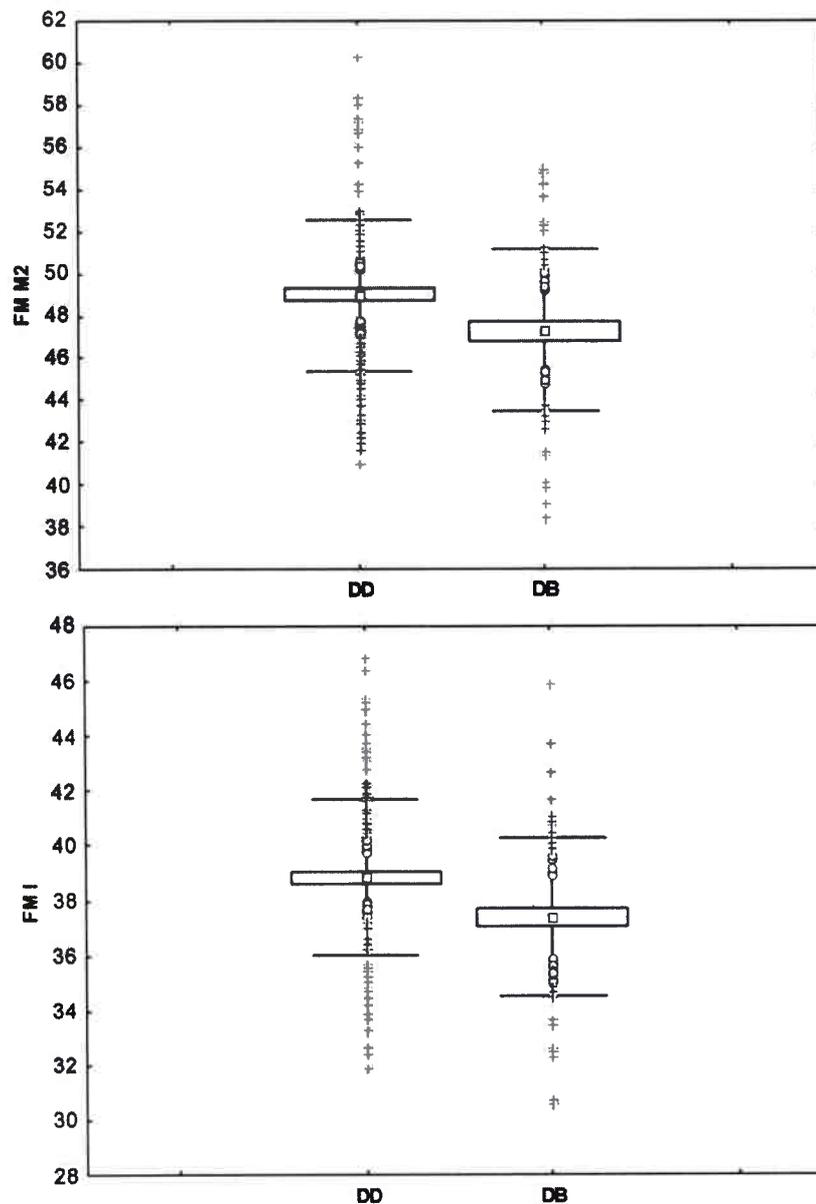


Figura 31. Gráficos de caja para los grupos de dieta dura (DD) y dieta blanda (DB) para los individuos masculinos. FM M2: fuerza de mordida a nivel del segundo molar, FM I: fuerza de mordida a nivel de los incisivos centrales, cruces: valores extremos, círculos: valores *outliers*, cuadrados: media, caja: media \pm error estándar, bigotes: media \pm desvío estándar.

Los resultados del ANOVA de una vía para los individuos femeninos indican que las diferencias son estadísticamente significativas (FM M2 $F= 4.78$ $p=0.00$, FM I $F=5.25$ $p=0.00$). Entre los individuos femeninos (Figura 32), la FM M2 y la FM I muestran el mismo comportamiento. El valor más alto lo presenta Chubut (DD), mientras que el más bajo lo presenta Doncellas (DB). El *test a posteriori* (Scheffe Test) para la FM M2 indica que los grupos que difieren significativamente son: Chubut (DD) de Cuyo (DB), de México (DD y DB) y de Ohio (DD); y por el otro lado, Doncellas (DB) de Cuyo (DD) y de Chubut (DD). Para la FM I el test indica que los grupos que difieren son: Chubut (DD) de Cuyo (DB), de México (DD y DB) y de Ohio (DD), y por el otro lado, Doncellas (DB) de Cuyo (DD), de Ohio (DD y DB) y de Chubut (DD). Dentro de cada transición, solamente en Cuyo, el comportamiento de las FM se corresponden a los esperado, donde el grupo de DD presenta valores más altos de FM que el grupo de DB. En México y Ohio ocurre lo contrario, el mayor valor de FM lo presentan los grupos de DB.

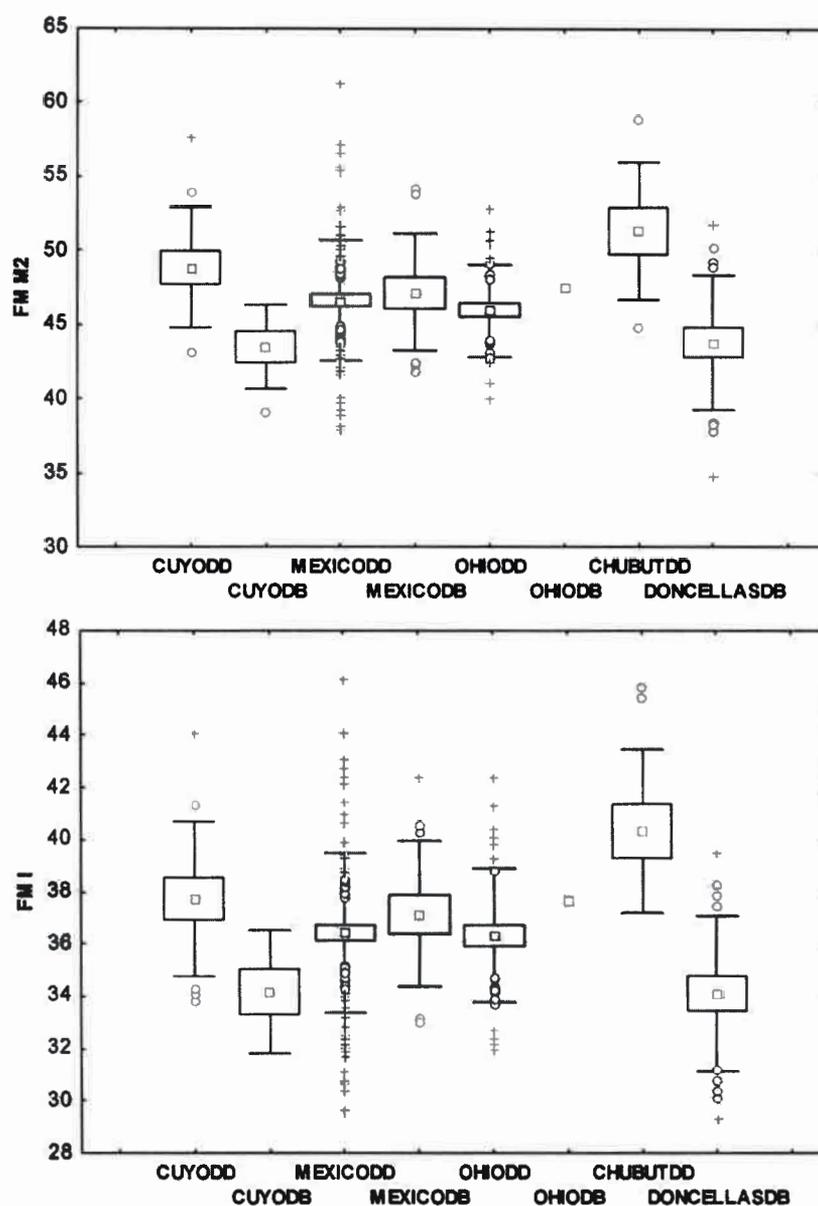


Figura 32. Gráficos de caja para cada población según su tipo de dieta (DD y DB), para individuos femeninos. FM M2: fuerza de mordida a nivel del segundo molar, FM I: fuerza de mordida a nivel de los incisivos centrales, cruces: valores extremos, círculos: valores *outliers*, cuadrados: media, caja: media \pm error estándar, bigotes: media \pm desvío estándar.

Para los individuos masculinos (Figura 33) ambas FM siguen el mismo patrón (FM M2 $F=6.802$ $p=0.00$, FM I $F=9.70$ $p=0.00$). De manera coincidente con los resultados obtenidos para los femeninos, los masculinos de Chubut (DD) muestran los valores más altos, mientras que Doncellas (DB) los más bajos. El *Scheffe Test* (*test a posteriori*) para la FM M2 indica que los grupos que difieren significativamente son: Chubut (DD) con ambos grupos de México (DD y DB) y con Ohio (DD), y por otro lado Doncellas (DB) con Chubut (DD). El mismo análisis pero para la FM I indica que los grupos que difieren son: Chubut (DD) de ambos grupos de México (DD y DB), y

Doncellas (DB) de Ohio (DD) y Chubut (DD). Los resultados dentro de Cuyo y México concuerdan con lo esperado, ya que sus grupos de DD tienen valores más altos que los grupos de DB. Sin embargo, esta tendencia se invierte en Ohio, donde la FM del grupo de DB es mayor.

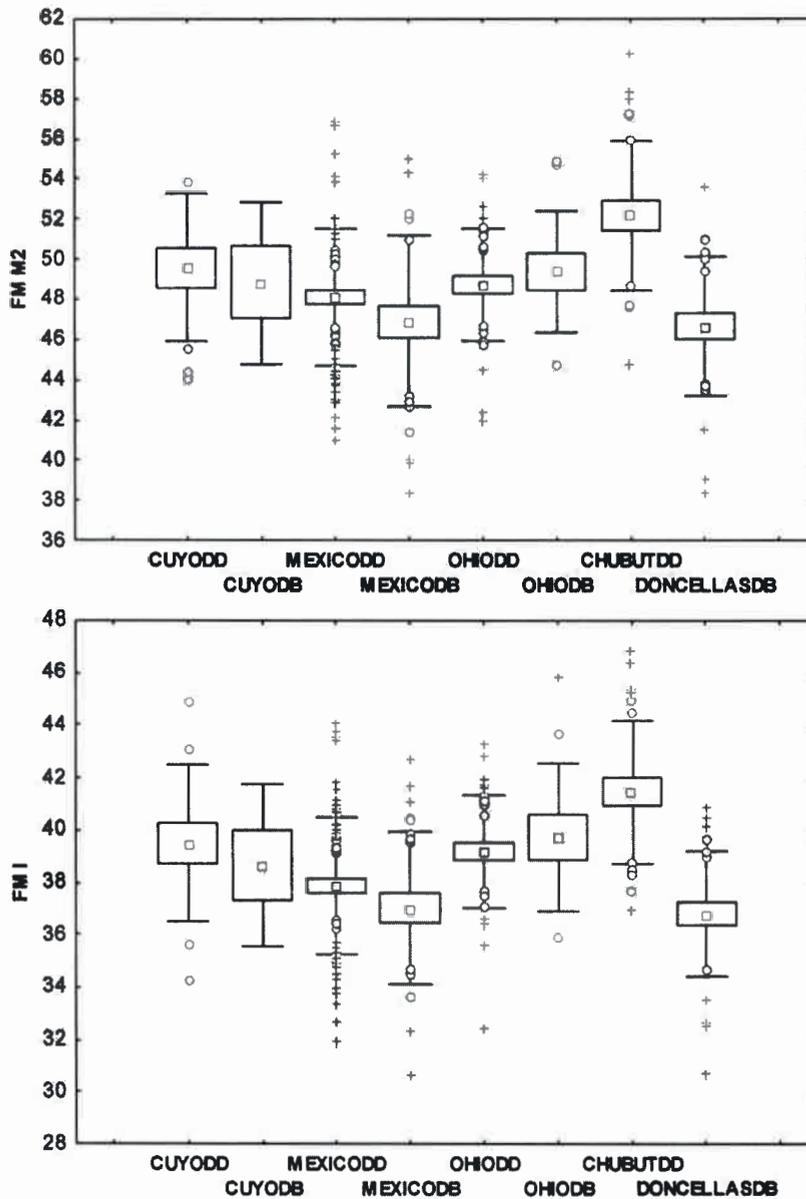


Figura 33. Gráficos de caja para cada población según su tipo de dieta (DD y DB), para individuos masculinos. FM M2: fuerza de mordida a nivel del segundo molar, FM I: fuerza de mordida a nivel de los incisivos centrales, cruces: valores extremos, círculos: valores *outliers*, cuadrados: media, caja: media \pm error estándar, bigotes: media \pm desvío estándar.

PARTE V
DISCUSION, CONCLUSIONES Y
PERSPECTIVAS FUTURAS

CAPITULO 11

5.1 Cómo abordar el estudio de los cambios culturales y su efecto sobre el fenotipo.

El estudio de la mecánica masticatoria y su influencia en la morfología craneofacial puede ser abordado desde dos perspectivas completamente diferentes. La mayoría de los trabajos que han utilizado poblaciones naturales que se han realizado para evaluar este fenómeno, están realizados sobre grupos humanos que contrastan en su modo de subsistencia y que, además, provienen de diferentes regiones geográficas (Corruccini y Handler, 1980; Larsen, 1995; González-José et al., 2005). Por lo tanto la existencia de diferencias morfológicas no pueden ser atribuidas exclusivamente al fenómeno estudiado, ya que muy probablemente una fracción desconocida de la variación observada se deba a diferencias en el acervo genético de las poblaciones analizadas, y a las particulares historias de vida de cada una de ellas. Probablemente el escenario ideal para este tipo de trabajos sea el experimental, donde se puede tener controlada genética y ambientalmente a la población, saber exactamente cuál es la dureza de la dieta a la cual está sometida, medir el trabajo muscular aplicando sensores en los músculos y luego medir el cambio morfológico de las estructuras, como es el caso del trabajo de Lieberman et al. (2004) entre otros. Sin embargo, este tipo de trabajos es imposible de poner en práctica con poblaciones humanas, y mucho menos con poblaciones humanas del pasado.

Una situación más cercana al ideal experimental para evaluar un efecto particular sobre la morfología de las poblaciones del pasado, es realizar este tipo de estudios con grupos que muestren un continuo poblacional, en donde pueda asumirse que los cambios genéticos entre los grupos están minimizados. En otras palabras, elegir series poblacionales que cuenten con evidencia de haber experimentado una transición económica a lo largo de su historia evolutiva sin que haya mediado un cambio genético (por deriva, migración, etc.) de alta magnitud. En este punto, este tipo de series pueden ser vistas como "experimentos naturales". En la literatura, sólo se han encontrado unos pocos trabajos de este tipo. Entre ellos se destacan los realizados por Carlson (1976), Carlson y Van Gerven (1977), Sardi et al. (2006) y Paschetta et al. (2010). Es por este motivo es que el primer objetivo metodológico de esta tesis está puesto en la búsqueda de este tipo de transiciones tecnológicas, las cuales son poco comunes.

Para este trabajo de tesis, tres transiciones económicas/tecnológicas fueron estudiadas. Una de ellas proviene del Valle del Río Ohio, un grupo para el que pueden

identificarse tres periodos. El primero de ellos se caracteriza por ser un grupo de cazadores/recolectores, el segundo es identificado como un grupo horticultor y finalmente el tercer y último periodo es caracterizado como un grupo agricultor. Por cuestiones tafonómicas, el material óseo del grupo horticultor se encuentra en muy mal estado de conservación y no fue posible relevarlo en la toma de datos, por lo que esta transición está constituida por dos grupos, un primer grupo de cazadores-recolectores y uno posterior de agricultores. Desde el punto de vista de aproximación al ideal, esta serie es valiosa pues presenta un estadio inicial que no deja lugar a dudas acerca de la falta de procesamiento tecnológico de su dieta, versus un grupo para el cual la subsistencia basada en el maíz y el consecuente avance en el procesamiento de la dieta está bien demostrado (Kellar, 1983; Smith, 1984; Sciulli, 1997, 1998).

La segunda transición estudiada proviene del Valle Central de México, constituida por un grupo agricultor extensivo, un segundo grupo denominado colonial, que adoptó alimentos provenientes de Europa, y finalmente por un grupo urbano moderno, formado por la población actual de la ciudad de México consumidora de alimentos altamente procesados. Considerando el ideal experimental, esta serie proporciona una fase inicial con una dieta ya procesada, un estadio intermedio de difícil caracterización en cuanto a su dieta, pero un ventajoso grupo final que exhibe todo el repertorio de procesamientos y variedad alimentaria que se observa en cualquier sociedad humana moderna actual. Esto es: en la población actual de México esta tesis encuentra un extremo en cuanto a procesamiento y concomitante falta de dureza de la dieta.

La tercera transición es la denominada Cuyo, la cual se caracteriza por estar formada por un grupo de cazadores/recolectores y un grupo agricultor. Esta transición es interesante pues aquí se presenta un cambio relativamente brusco en la economía de la población, probablemente debido a difusión cultural (Castro y Tarragó, 1992; Gambier, 1993).

Si bien lejos se está de tener controlados todos los parámetros de la población tal como podría desarrollarse en un modelo experimental, el uso de este tipo de transiciones de cierta manera permite suponer que los cambios genéticos entre los grupos se encuentran minimizados. Lo contrario que ocurriría si para comparar grupos contrastantes entre las dietas, se utilizaran grupos que además provinieran de diferentes regiones geográficas. Así pues, la obtención de muestras transicionales como las presentadas aquí cumple el primer objetivo metodológico planteado.

El segundo objetivo metodológico está vinculado a la búsqueda de estructuras tridimensionales que puedan dar información de interés biomecánico, más allá de la información de tamaño y forma que intrínsecamente proporcionan. En este sentido, se han definido *landmarks* y *semi-landmarks* tridimensionales en aquellas regiones del cráneo que se encuentran íntimamente relacionadas a la mecánica masticatoria, es decir en regiones particularmente importantes desde el punto de vista de la respuesta a las diferentes condiciones de la dieta. Los nuevos *landmarks* y *semi-landmarks* definidos, en general, están ubicados en regiones asociadas a las aéreas de inserción de los principales músculos masticatorios. Por ejemplo, los 26 *semi-landmarks* (65 al 90) proyectados sobre la región lateral del cráneo, donde se inserta el músculo temporal, o los vinculados al músculo pterigoides interno (44 y 45). Para capturar información acerca del área de inserción del músculo masetero se definieron puntos en la parte inferior de la arcada cigomática (65 al 61).

Estos nuevos puntos definidos garantizan una mayor cobertura y detalle de las estructuras involucradas en la mecánica masticatoria, y en este sentido este trabajo de tesis cuenta con información superadora con respecto a trabajos previos que no llegan a mostrar en detalle que es lo que ocurre con ciertas estructuras de interés, simplemente porque el foco no está puesto en las mismas. En resumen, una adecuada discusión previa acerca de dónde emplazar *landmarks* en función de la pregunta de estudio, ha permitido cumplir el segundo objetivo metodológico y contar con información específica sobre estructuras de interés biomecánico.

El desarrollo y cumplimiento de estos dos objetivos de tipo metodológico fue primordial para la realización de esta tesis. El esfuerzo puesto en el cumplimiento de los mismos determinó la calidad del dato tomado y dio la posibilidad de explorar diferentes aspectos de ciertas regiones del cráneo fuertemente sospechadas de estar afectadas por la mecánica masticatoria.

CAPITULO 12

5.2 Hacia una estimación del efecto del cambio de la dieta sobre el cráneo: consideraciones generales previas.

La toma de datos fue pensada para que los mismos pudieran ser estructurados de diferentes maneras y así poder evaluar, con la misma batería de análisis, los cambios ocurridos entre las diferentes transiciones, y también dentro de cada una de ellas. Para esto se realizaron análisis a nivel transicional, entre Ohio, México y Cuyo. En este nivel de análisis se esperan encontrar más cantidad de cambios generales, es decir a nivel del cráneo entero, que particulares, debido a que el efecto del distanciamiento geográfico es más fuerte que cualquier otro factor evaluado y por lo tanto el efecto de este último quedaría enmascarado dentro del primero. Cuando se hacen evaluaciones de este tipo quedan en evidencia las grandes diferencias genéticas que existen entre las poblaciones que distan geográficamente. Por otro lado, los mismos análisis se realizaron entre las economías dentro de cada transición. En este segundo enfoque, se espera que los resultados sean diferentes, debido a que las diferencias genéticas entre los grupos se suponen mínimas (por constituir un continuo poblacional) y debería verse maximizado cualquier efecto ambiental (dieta) evaluado. La clase de cambio que se espera ante una evaluación de este tipo es que las estructuras directamente afectadas por el efecto estudiado muestren más cantidad de cambio que aquellas que no están siendo afectadas.

Los diferentes análisis realizados permitieron evaluar los patrones de cambio de forma y tamaño, y verificar si éstos se mantienen a lo largo de las transiciones o si parecen ser exclusivos de cada una de ellas. En otras palabras, si los cambios dentro de las transiciones son particulares o si existe un patrón más general involucrado como resultado de la innovación hacia una dieta más blanda, independientemente de los ítems alimenticios que se consuman y de los procesos que se utilicen en la preparación de los mismos. El tamaño y la forma de una estructura son propiedades diferentes que en ausencia de efectos alométricos fuertes, se comportan independientemente una de otra. La mayoría de los trabajos que han evaluado el efecto de la masticación sobre la morfología craneofacial, se han hecho a partir de variables métricas clásicas del cráneo (Carlson, 1976; Carlson y Van Gerven, 1977; Hannam y Wood, 1989; Kiliaridis, 1995; entre otros) ó bien sobre variables craneofuncionales (González-José et al., 2005; Sardi et al., 2006). En ambos casos, el tamaño y la forma no pueden ser separados y por lo tanto resulta imposible evaluar a uno libre del efecto del otro. Este trabajo de tesis trata de salvar este problema

aplicando técnicas provenientes de la morfometría geométrica, las cuales permiten evaluar la forma y el tamaño por separado (Bookstein, 1982; Rohlf y Slice, 1990; Dryden y Mardia, 1998). En un trabajo previo, Paschetta y colaboradores (2010) demostraron que los grupos que consumen dietas más duras y/o rígidas no necesariamente tienen cráneos más grandes y/o robustos, tal como se asumía en la generalidad (Larsen, 1995, 1997; Sardi et al., 2006). Por el contrario, los autores encontraron que la mayoría de las estructuras eran de mayor tamaño en el grupo caracterizado con la dieta más blanda o procesada. En cuanto a la forma, los autores demostraron que las diferencias entre los grupos son sutiles y puntualmente localizadas, más que generalizadas, y que las mismas responden a las demandas biomecánicas que surgen de cada tipo de dieta.

Por lo tanto, ante una misma demanda funcional, por ejemplo una dieta más dura, existen diferentes "soluciones". Un aumento en el tamaño de una estructura ósea que alberga un músculo, reflejaría la existencia de un músculo más grande, pero un cambio en la forma y en las relaciones entre estructuras, podría generar una ventaja biomecánica aún mayor, sin que existiera la necesidad de un aumento del tamaño. Además, por ejemplo, podrían existir diferencias en las fibras musculares, que no alteren el tamaño del músculo pero si su capacidad de contracción y que en definitiva, que el músculo ejerza una mayor fuerza (Stedman et al., 2004). Por estos motivos, y porque su interpretación biomecánica es diferente, es necesario evaluar cada efecto (tamaño y forma) por separado.

La manera en que covarían dos o más rasgos dentro de una estructura es muy importante desde el punto de vista de la respuesta de esa estructura ante una determinada demanda funcional. Si dos rasgos se comportan de manera independiente, se asume que los mismos se encuentran poco integrados morfológicamente, mientras que si mantienen una respuesta común, se asume que el grado de IM entre ambos es alto. Una misma demanda funcional sobre diferentes estructuras ejerce presiones que determinan cierto grado de integración genética, es decir, que un mismo factor genético afecta los genes que codificaran estas estructuras. Esta integración genética da origen a factores del desarrollo que actúan sobre estas estructuras, y que por lo tanto generan integración durante el desarrollo del individuo. Si la demanda funcional se mantiene, la evolución de estas estructuras ocurrirá de manera integrada, pero si por el contrario, estas estructuras sometidas a una misma demanda funcional se comportaran de manera independiente una de la otra, probablemente un cambio morfológico en una de ellas no resultaría beneficioso para la otra, y de esta manera podría potencialmente perderse la función (Hallgrímsson et al.,

2009). Por lo anterior, el patrón de IM de las estructuras entre y dentro de las transiciones dará indicios acerca de los mecanismos que subyacen al mismo. En otras palabras, si éstos son propios de cada transición ó si se encuentran a lo largo de todas las transiciones y por lo tanto podría tratarse de procesos que ocurren a nivel genético o del desarrollo.

La fuerza de mordida es un parámetro biomecánico que brinda valiosa información acerca de la capacidad masticatoria de un organismo. La estimación de las fuerzas de mordida permite evaluar si, efectivamente, masticar alimentos más duros implica siempre aplicar mayor fuerza en la mordida, o si la misma es independiente de la dureza del alimento y por lo tanto dentro de cada una de las transiciones este parámetro se comporta de manera independiente. Dicho en otras palabras, si siempre el grupo que se alimenta de la dieta más dura o rígida, presenta el valor más alto de fuerza de mordida.

La evaluación de los cambios en el tamaño y la forma, además de la información sobre la variación en conjunto de los rasgos de las estructuras (IM) y el cálculo de un parámetro biomecánico (fuerza de mordida), evaluados dentro de un continuo poblacional (transiciones) brindará información valiosa proveniente de diferentes fuentes de variación que ayudarán a comprender con mayor profundidad los efectos del proceso masticatorio sobre la morfología craneofacial en su totalidad y en las estructuras anidadas contempladas en este trabajo.

CAPITULO 13

5.3 Hacia una estimación del efecto del cambio de la dieta sobre el cráneo: tamaño y forma.

Las evaluaciones del tamaño y la forma realizadas aquí indican, en líneas generales, que existen más cantidad de diferencias entre las transiciones, que entre las economías dentro de las transiciones. Estas diferencias poblacionales son la consecuencia del proceso de poblamiento que tuvo lugar en el continente americano. Como resultado final de este proceso de dispersión (norte-sur), se observa que en el seno de las poblaciones nativas americanas hay valores extremos de variación craneofacial, casi equivalentes a los rangos máximos de diferenciación que presenta nuestra especie a nivel global (González-José et al., 2001, 2008; Relethford, 2002). Las diferencias de tamaño (Tablas 8 y 10, Figura 15) se manifiestan en casi todas las regiones del cráneo, siendo excepciones las regiones temporal y alveolar. Sin embargo, para el análisis de la forma las diferencias aparecen en todas las regiones del cráneo (Tablas 11 y 12). Los resultados indican que los cambios son generales y que se observan en todo el cráneo.

Por el contrario, cuando los cambios son la consecuencia de un efecto ambiental particular, como en este caso el de la masticación, se espera que los mismos estén puntualmente localizados sobre las estructuras implicadas en el proceso evaluado. En este sentido Carlson (1976), Carlson y Van Gerven (1977), Ingervall y Bitsanis (1987), González-José et al. (2005), Sardi, et al. (2006) y Paschetta et al. (2010) encontraron que, al comparar grupos de humanos modernos con diferentes estrategias económicas, las estructuras masticatorias son aquellas que muestran mayor cantidad de diferencias relativas en cuanto a la evaluación de la forma que el resto de las estructuras craneales, reflejando así el potencial cambio plástico como respuesta a la dureza de la dieta.

La discusión de los efectos de las diferentes dietas dentro de las transiciones sobre tamaño y la forma se hará por separado, debido a que tamaño y forma se comportan de manera diferente. El efecto de las dietas duras y blandas (sin distinguir entre el origen geográfico de los individuos) sobre el tamaño (Tabla 8) se hace evidente a nivel de las regiones neurocraneana y facial inferior. Este efecto sobre la región facial inferior es esperable, debido a que como consecuencia de la evaluación de un efecto particular se esperan más cambios puntuales en las estructuras directamente involucradas en el efecto evaluado, que generales en todo el cráneo (Ingervall y Bitsanis, 1987; González-José et al., 2005; Sardi et al., 2006; Paschetta et

al., 2010). La región facial inferior es una de las regiones craneales que mayor carga soporta durante la masticación (Hylander et al., 1991; Hylander y Johnson, 1992; Ross y Hylander, 1996; Ross, 2001; Lieberman, 2011) y por lo tanto es de esperar que esta región presente diferencias de tamaño entre los individuos de dietas blandas y dietas duras, hecho que queda en evidencia en la Figura 14. En trabajos previos no se han reportado diferencias de tamaño a nivel del neurocráneo cuando se ha estudiado el efecto masticatorio. De hecho aunque las contracciones del músculo temporal sean fuertes, el efecto de la magnitud de las tensiones en la zona es pequeño (Behrents et al., 1978). Sin embargo, algún grado de cambio de tamaño podría esperarse debido a que algunos de los *landmarks* que forman parte de la región neurocraneana, están relacionados con la inserción del músculo temporal. Trabajos previos han demostrado que las zonas de inserción muscular que son sometidas a alto estrés mecánico estimulan la formación de células óseas (Kennedy, 1989; Capasso et al., 1999; Weiss, 2010). Por lo tanto, se espera un aumento óseo en aquellos grupos donde las presiones masticatorias fueron mayores como consecuencia del poco procesamiento de los alimentos (Lieberman et al., 2004). Además, algunos modelos de experimentación animal (Hohl, 1983; Brennan y Antonyshyn, 1996) han demostrado que existe una fuerte correlación entre la morfología craneofacial y la fuerza de contracción de los músculos masticatorios (Stedman et al., 2004).

Es interesante destacar lo que ocurre con el tamaño cuando el efecto de la transición y la dieta son evaluados en conjunto, ya sea cuando se observa el resultado de la interacción en el ANOVA de dos vías (Tabla 8), o el resultado del efecto de las economías dentro de cada transición en el ANOVA anidado (Tabla 10). La evaluación de ambos efectos deja en evidencia que la región temporal es la única que no se diferencia de manera significativa, mientras que si lo hacen el resto de las regiones del cráneo. Trabajos previos han demostrado que los grupos de dieta dura presentan un mayor tamaño y robustez que los grupos de dieta blanda no solo en el cráneo entero (Larsen, 1995, 1997; Sardi et al., 2006), sino también en la región facial (Carlson y Van Gerven, 1977), en el área del músculo temporal (Carlson, 1976; Carlson y Van Gerven, 1977; González-José et al., 2005; Sardi et al., 2006); y en la articulación temporo-mandibular (Hinton y Carlson, 1979; Corruccini y Handler, 1980; Paschetta et al., 2010), es decir, en aquellas regiones que están íntimamente vinculadas a la mecánica masticatoria, y por lo tanto sometidas a gran estrés masticatorio, ya sea por ser zonas de inserción muscular, de ejecución de la fuerza de mordida, o de articulación entre cráneo y mandíbula. Este patrón general en que ciertas estructuras craneales son de mayor tamaño en los grupos que presentan una dieta dura se

observa sólo en algunos de los resultados obtenidos. El cráneo entero, y las regiones facial y facial inferior (Figura 14) en general son de mayor tamaño en los grupos de dieta dura. La única excepción la constituye Ohio, ya que dicha transición presenta valores mayores en el grupo de dieta dura sólo para el neurocráneo y la bóveda (Figura 14). Paschetta y colaboradores (2010), en un trabajo realizado con las mismas muestras de Ohio, aunque con una configuración de *landmarks* menos precisa, han encontrado que la única estructura que presenta un mayor tamaño en el grupo de dieta dura es la articulación temporo-mandibular. En el resto de las estructuras craneales el grupo agricultor (dieta blanda) muestra mayor tamaño. Es evidente entonces que la generalidad no se cumple para esta transición; en otras palabras, el cambio de una dieta cazadora-recolectora hacia una agricultora no puede ser reducida simplemente a una tendencia hacia la gracilización o un menor tamaño del cráneo, al menos para las muestras estudiadas aquí. Por lo tanto, los resultados solo en parte concuerdan con la idea general de que en una transición de una dieta de características rígidas o duras hacia una dieta blanda ó más procesada, se ve acompañada por una disminución general de la robustez y el tamaño y de estructuras íntimamente vinculadas a la mecánica masticatoria (Carlson, 1976; Carlson y Van Gerven, 1977; Hinton y Carlson, 1979; Corruccini y Handler, 1980; Larsen, 1995, 1997; González-José et al., 2005; Sardi et al., 2006). Estos resultados indican que la disminución del tamaño no es una generalidad, sino que debe evaluarse para cada caso en particular y que en parte quizás dependa de diferencias en el acervo genético acontecidas a lo largo de la transición, la historia y estructura de la población, y de otros aspectos no tenidos en cuenta ni evaluados en la mayoría de estudios en que se comparan grupos de diferente estrategia, sin tener en cuenta si la transición se ha desarrollado sin que ocurran en concomitancia variaciones poblacionales importantes. Es importante tener en cuenta que no necesariamente el aumento o la disminución del tamaño de una estructura implica mayor o menor fuerza en la mordida, debido a que pueden existir otras “soluciones” alternativas que impliquen cambios en la forma, para hacer frente al mismo problema.

El efecto de cada tipo de dieta dentro de cada transición sobre el tamaño fue evaluado con un ANOVA de una vía (Tabla 9). Las regiones menos afectadas son el neurocráneo y sus subregiones (bóveda y basicráneo). Solamente Cuyo muestra valores significativamente diferentes (en el neurocráneo y la bóveda) entre las distintas dietas, y probablemente este resultado esté vinculado a la presencia de individuos con leve deformación intencional del cráneo dentro de esta transición. Esta práctica cultural tiene fuertes consecuencias en la forma que podría enmascarar el efecto que

quiere ser evaluado. Por este motivo, en la toma de datos sólo se consideraron individuos levemente deformados. Además, el efecto de la deformación es bien conocido. Así por ejemplo, se sabe que los individuos que presentan el cráneo deformado intencionalmente muestran un aumento compensatorio del crecimiento en los sectores que se encuentran libres del aparato deformatorio, debido a la compresión ocasionada por el mismo en otras áreas del cráneo (Cocilovo, 1973, 1975, 1978, 1981, 1994; Cocilovo et al., 1994; Mendonça et al., 1994; Varela y Cocilovo, 1996; Varela, 1997; Cocilovo y Costas-Junqueira, 2001). Asimismo, Sardi et al. (2006) en un trabajo realizado con las mismas muestras de Cuyo, demostró que el efecto de la deformación artificial sobre el cráneo no tiene influencias en la forma facial. El efecto de la deformación artificial sobre la base del cráneo se encuentra en discusión. Autores como Hilloowalla et al. (1998) y Lieberman et al. (2000a) sostiene que esta región no se encuentra afectada y que la misma influye directamente en el crecimiento facial. Mientras que Cocilovo y colaboradores (2010) han podido demostrar que ocurren cambios en la base del cráneo como consecuencia de la deformación artificial, en particular de la tabular erecta y oblicua.

Es probable que para el caso del neurocráneo y bóveda exista un efecto integrador de la dieta, que a través de integración morfológica con la inserción del temporal en la bóveda, genere algún cambio de forma asociado a la dieta, y la deformación artificial leve que presentaron algunos cráneos en la muestra. El ANOVA de una vía también muestra que las regiones facial y sus subregiones (facial inferior y superior) son las tres que mayor cantidad de diferencias significativas presentan. En especial el facial inferior que es la única que difiere dentro de las tres transiciones (Tabla 9, Figura 14). Estos resultados apoyan lo encontrado por otros autores, que pudieron demostrar que la zona inferior de la región facial es una de las que sufre las mayores cargas durante la masticación (Hylander et al., 1991; Hylander y Johnson, 1994; Ross y Hylander, 1996; Ross, 2001; Lieberman, 2011).

Es notable que para el masticatorio y sus subregiones, la transición de Cuyo nunca muestre diferencias significativas. Esto indicaría que el cambio dentro de esta región es el de menor magnitud (algo similar se observa también para la forma). Una de las explicaciones posibles podría estar relacionada a las observaciones que hacen Castro y Tarragó (1992) y Gambier (1993). Estos autores argumentan que en Cuyo los grupos locales de cazadores-recolectores habrían adoptado la agricultura y el pastoralismo como recursos complementarios a la caza, el forrajeo y la pesca, pero que nunca abandonaron estas prácticas completamente.

Los cambios en la forma siguen un patrón similar a los observados en el tamaño. Dicho en otras palabras, el efecto más evidente se presenta más entre las diferentes transiciones o poblaciones, que entre las economías dentro de las transiciones. Sin embargo, se observan mayor cantidad de diferencias de forma que de tamaño. Las diferencias entre las transiciones (Tablas 11 y 12) son significativas en todas las regiones del cráneo, pero son el cráneo entero, el masticatorio y el temporal las tres regiones que mayor cantidad de variabilidad aportan (valor η^2). Esto indicaría que estas tres regiones son las que más se diferencian entre las tres transiciones. Así como ocurre también con el tamaño, las diferencias entre las diferentes dietas (MANOVA, Tabla 11 y ANOVA anidado, Tabla 12) son menores. Al igual que como ocurre con el tamaño, existe un fuerte efecto poblacional que enmascara el efecto de las dietas dentro de cada transición y que de algún modo impone la realización de pruebas del tipo "anidado" dentro de las transiciones. Estas diferencias poblacionales también se ven respaldadas por los resultados del ADC: las distancias de *Mahalanobis* son altamente significativas, con excepción del basicráneo para las comparaciones Cuyo con México y Ohio. Esta región dejaría en evidencia un alto grado de conservación de la forma, la cual se discutirá más adelante. Las diferencias entre los grupos poblacionales se espera que ocurran a nivel de todo el cráneo y no en estructuras puntuales, en otras palabras, se esperan diferencias generales más que particulares. El ADC indica que la estructura que mayor porcentaje correcto de clasificación presenta entre los grupos, es decir, aquella con la que se cometería menor error al clasificar un individuo dentro de un grupo, es el cráneo entero. Dentro de las estructuras de segundo (Figura 16) y tercer (Figura 17) orden, el masticatorio y el temporal son las que muestran los porcentajes correctos de clasificación más alto. Estos resultados indicaría que la mecánica masticatoria tiene un fuerte efecto en la determinación de la forma de algunas estructuras craneofaciales (Carlson, 1976; Carlson y Van Gerven, 1977; González-José et al., 2005; Sardi et al., 2006; Paschetta et al., 2010), a tal punto que algunas estructuras masticatorias de segundo y tercer orden son las que mejor discriminan entre los grupos estudiados.

La evaluación de la forma dentro de cada transición indica que las regiones alveolar, basicraneana y la articulación temporo-mandibular muestran pocas diferencias (ADC, MANOVA, ANOVA anidado). Pero es sobre todo la base la estructura que menos diferencias presenta entre los grupos. En otras palabras, la base es una de las regiones craneanas que estaría más conservada. Investigaciones previas han demostrado que algunos aspectos del patrón de integración morfológica en el neuro y el basicráneo se mantienen aún cuando el cráneo infantil ha sido

sometido a elevados niveles de deformación artificial (Martínez-Abadías et al., 2009), a mutaciones inducidas en genes reguladores (Martínez-Abadías et al., 2011) o ante patologías relacionadas con el cierre temprano de suturas (Richtsmeier y DeLeon, 2009). Durante el desarrollo embriológico, la base es la primera región que se desarrolla, seguida por la bóveda craneana y finalmente la cara (Enlow, 1990; Sperber, 2001). El crecimiento de las estructuras del neurocráneo (tanto la base como la bóveda) está dirigido principalmente por el crecimiento del cerebro, el que ocurre temprano durante la ontogenia, durante los períodos prenatal y neonatal, mientras que la cara se desarrolla más tarde, una vez que el cerebro ha terminado su crecimiento (Sperber, 2001). Esta particularidad de la región basicraneana, de terminar temprano con su desarrollo y de estar moderada por el crecimiento del cerebro, determinaría que esta región sea más conservada y estable que otras regiones del cráneo.

Los resultados hallados en esta tesis indicarían que algunos de los cambios observados en la morfología craneofacial estarían asociados a las diferentes maneras en que el cráneo funciona durante el proceso masticatorio. El ADC permite explorar los cambios de forma asociados a los valores extremos de cada eje canónico. Para la exploración de la forma se agregaron al análisis tres grupos no transicionales: Chubut, Delta del Río Paraná y Doncellas, con el objetivo de verificar si el patrón observado en las transiciones se observa en otros grupos con estilos de vida diferentes. Debido a que el cráneo entero, y las regiones masticatoria y temporal, en general, presentan los valores más altos de porcentaje correcto de clasificación (dentro y entre transiciones), se decidió explorar los cambios de forma en estas regiones, ya que son las que más diferencias denotan entre los grupos. El gráfico de dispersión de los dos primeros ejes canónicos del cráneo entero (Figura 20) deja en evidencia que las mayores diferencias son poblacionales. El CV1 muestra una fuerte separación entre los grupos de Ohio, México y los grupos sudamericanos (Cuyo, Doncellas, Chubut y Delta). Los cambios de forma asociados a los valores extremos del CV1 constituyen cambios generales a nivel de la bóveda craneana, sobre todo en la región frontal y occipital. Los cambios morfológicos a nivel del CV2 son menos evidentes: el gráfico muestra una diferenciación de los grupos de dieta dura y dieta blanda dentro de cada grupo poblacional. Ambos tipos de dieta mantienen siempre la misma posición relativa dentro de cada transición, lo que indicaría que existe un patrón dentro de cada transición, más allá de que cada transición sea particular en cuanto a las características de la dieta, acervo genético e historia poblacional por la que haya transitado.

Los gráficos de dispersión de los dos primeros ejes canónicos de las regiones temporal y masticatoria muestran algún grado de estructuración poblacional a nivel de

CV1. Sin embargo, esta estructuración no es tan fuerte como en el cráneo entero. El CV2 deja en evidencia que se mantiene la posición relativa de los grupos de dieta dura y blanda dentro de cada grupo poblacional. La forma asociada a los valores extremos del CV2 muestra algunos cambios que ya han sido observados en trabajos previos, mientras que otros son exclusivos debido a la particularidad en la toma de datos, como una mejor captura morfológica de la extensión y emplazamiento del músculo temporal sobre la bóveda del cráneo (ver primera parte de la discusión). Los cambios de forma más importantes están relacionados con la anchura del arco cigomático: los grupos de dieta dura presentan arcos más anchos y largos que los grupos de dieta blanda (Figuras 21 y 22). La superficie inferior del arco cigomático es el área de inserción del músculo masetero, el cual es uno de los principales músculos que participan del cierre de la mandíbula (Testut y Latarjet, 1954; Latarjet y Ruiz Liard, 2007). Este tipo de cambio de la forma (mayor superficie de inserción muscular) se encuentra dentro de los cambios esperados, debido a que la actividad muscular promueve el crecimiento óseo (Kennedy, 1989; Capasso et al., 1999; Weiss, 2010), y se supone que los grupos que estuvieron sometidos a un estrés masticatorio mayor, como consecuencia de haber estado expuestos a una dieta más dura, habrían desarrollado una mayor actividad muscular. Otro cambio morfológico que se observa en las mismas figuras, y en el mismo sentido que el anterior, es el de la fosa temporal. La misma es más ancha en los grupos de dieta dura, lo que indirectamente indica que el tamaño del músculo temporal que atraviesa la fosa es mayor.

El paladar, la región alveolar, y la articulación temporo-mandibular, no muestran grandes cambios de forma, sino más bien cambios en la posición relativa de estas estructuras con respecto al cráneo entero (Figura 21). La articulación temporo-mandibular actúa como una palanca de tercer grado (Figura 8) en la cual, el punto a vencer o resistencia (R) se ubica en un extremo (alimento); la zona de apoyo (A) se localiza en el extremo opuesto (interacción cóndilo mandibular y cavidad glenoidea) y la fuerza o potencia (F), que ejecuta el músculo o grupo muscular se aplica en el lugar intermedio entre la resistencia y el apoyo (músculos masetero y temporal). Para que una palanca se encuentre en equilibrio debe existir una igualdad entre la multiplicación de la potencia (F) por el brazo de la potencia (distancia entre F y A) y la multiplicación de la resistencia (R) por el brazo de la resistencia (distancia entre R y A, ver más adelante). Cuando cualquiera de estos cuatro términos se modifica, el resto debe "reacomodarse" para restablecer el equilibrio. Los cambios en la posición relativa del paladar y la articulación temporo-mandibular ubican a estas estructuras en una posición más lateral en los grupos de dieta blanda. Este cambio morfológico aumenta

el brazo de la potencia, y por lo tanto para retornar al equilibrio, la potencia debe disminuir. Lo contrario ocurre con los grupos de dieta dura, donde la posición de la articulación temporo-mandibular es más medial, y por lo tanto la potencia debe aumentar. Es posible que estos cambios de posición estén relacionados con el ablandamiento de la dieta y la consecuente disminución de las fuerzas de mordida (Figuras 30 y 31) de los grupos de dieta blanda (ver más adelante). Resultados similares en cuanto a cambios morfológicos y en las fuerzas de mordida han obtenido Lieberman et al. (2004) en un trabajo experimental con hiracoideos.

El músculo temporal se inserta en la región lateral del cráneo. El mismo tiene forma de abanico cuya base se encuentra dirigida hacia arriba y atrás, y el vértice corresponde a la apófisis coronoides de la mandíbula (Testut y Latarjet, 1954; Latarjet y Ruiz Liard, 2007). Las Figuras 21 y 22 muestran que los grupos que tienen una alimentación blanda o procesada presentan la región anterior de la inserción del músculo temporal desplazada posteriormente, mientras que la región posterior de la misma inserción se encuentra desplazada hacia la región anterior, lo que produce una constricción antero-posterior del músculo temporal y por lo tanto una menor área del mismo. En los grupos de dieta dura el cambio morfológico ocurre en sentido contrario, la región anterior de la inserción muscular se encuentra desplazada hacia adelante y la posterior hacia atrás, aumentando el tamaño del área muscular. Estos cambios concuerdan con los planteados en trabajos previos, donde se propone que el consumo de alimentos rígidos o poco procesados promueve un aumento en el área del músculo temporal (Carlson, 1976; Carlson y Van Gerven, 1977; González-José et al., 2005; Sardi et al., 2006; Paschetta et al., 2010). Todos estos cambios morfológicos descritos (arco cigomático, fosa temporal, paladar, músculo temporal) responden a las demandas funcionales de los diferentes grupos bajo las diferentes condiciones de dieta.

Resumiendo, en cuanto al tamaño, los resultados evidencian que el tamaño no parece ajustarse a un modelo simple de mayor tamaño en grupos de dietas duras versus menor tamaño en grupos de dieta blanda. La forma sí parece ajustarse mejor al modelo experimental, ya que los análisis realizados detectan cambios de forma puntualmente localizados en las estructuras masticatorias: la inserción de los músculos temporal y masetero, fosa temporal y región facial inferior; junto a los cambios de posición relativa del paladar, el alveolar y la articulación temporo-mandibular, parecieran constituir una respuesta en conjunto a las demandas funcionales a las que se encuentra sometido el cráneo.

CAPITULO 14

5.4 Hacia una estimación del efecto del cambio de la dieta sobre el cráneo: integración morfológica.

La integración morfológica hace referencia a la covariación entre estructuras fenotípicas, que proveen información de base para inferir conexiones entre rasgos a lo largo del desarrollo o a causa de demandas funcionales compartidas (Olson y Miller, 1958; Cheverud, 1982, 1995, 1996; Lieberman, 2000b; Hallgrímsson, 2002; Klingenberg et al., 2004; Willmore et al., 2007; Klingenberg, 2008). Si bien la idea de "correlación de partes" y la "teoría de los análogos" fueron profusamente desarrollados y defendidos por Georges Cuvier y Geoffroy de Saint-Hilaire, y retomados por Darwin en el cuarto capítulo de "El origen de las Especies" (Darwin, 1859), el concepto fue claramente introducido por Olson y Miller (1958) quienes argumentaron que aquellos rasgos que comparten aspectos del desarrollo (e.g., precursores tisulares, cronología de desarrollo, proximidad topológica en el embrión, etc.) o demandas funcionales similares (e.g. masticación, visión, locomoción, etc.) evolucionarán como unidades integradas. La relación entre la integración morfológica y la variabilidad se basa en la relativa independencia que existe, *a priori*, entre estructuras. Una fuerte integración entre rasgos constriñe la variabilidad, porque un cambio en un rasgo fuertemente integrado raramente será ventajoso para otras estructuras o para el organismo todo. Por lo tanto, los cambios en partes individuales tenderán a ser seleccionados en contra (Wagner y Altenberg, 1996).

Desde el punto de vista metodológico, la integración morfológica puede ser medida como la varianza escalada de los eigenvalores (SVE) de un análisis de componente principales (Plavlicev et al., 2009) realizado sobre la estructura a la cual se le quiere cuantificar su grado de integración. Esta medida está basada en que cada eigenvalor es igual a la cantidad de variación distribuida a lo largo del eigenvector correspondiente (Pavlicev et al., 2009). Cuando sólo unos pocos eigenvalores son grandes en relación al resto, entonces la varianza de la totalidad de eigenvalores será más alta que si todos los eigenvalores explicaran montos similares de variación. En el caso de que la varianza sea grande, se considera que el rasgo analizado está fuertemente integrado, pues los *landmarks* y *semi-landmarks* que lo describen varían en un subespacio morfológico limitado dentro del espacio total multivariado teórico disponible (Wagner, 1990), esta idea queda bien ejemplificada en la Figura 34. Hallgrímsson y colaboradores (2009) sostienen que el aumento de la varianza no necesariamente implica un aumento en la integración morfológica. Tanto sus

resultados experimentales, como los obtenidos por Waddington (1942) y Scharloo (1964, 1991) han podido comprobar que los individuos que sufren mutaciones con un significativo efecto fenotípico, en general incrementan la varianza como consecuencia de un cambio en la media. Por este motivo, Hallgrímsson et al. (2009) plantean que es necesario utilizar una medida alternativa para medir la integración fenotípica, los autores proponen que, para verificar si la integración morfológica (medida como el incremento de la varianza escalada de los eigenvalores de la matriz de varianza/covarianza, SVE) es acompañada por un incremento en la varianza fenotípica (medida como la traza de la matriz de varianza/covarianza, TVC), debe calcularse una regresión entre ambos valores escalares. Si la estructura está fuertemente integrada y la varianza fenotípica es alta se espera que el valor de la regresión sea significativo y alto.

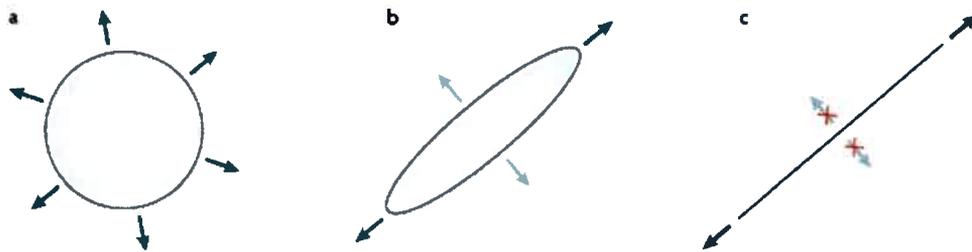


Figure 34. a) Ausencia de constricción. La variación es igualmente abundante en todas las direcciones del espacio fenotípico, por lo tanto la selección en cualquier dirección producirá una fuerte respuesta evolutiva (flechas). b) Constricción relativa. La variación se concentra principalmente en una dirección, pero existen algunas variaciones en otras direcciones, y por lo tanto se produce una respuesta evolutiva a la selección en todas las direcciones, aunque algunas producen más respuestas (flechas oscuras) que otras (flechas claras). c) Constricción absoluta. La variación está concentrada en una dimensión del espacio fenotípico, por lo tanto la evolución no puede proceder en otras direcciones (flechas tachadas) ya que carecen de variación. Modificado de Klingenberg (2010).

Hallgrímsson et al (2009) sostienen que el incremento de las mutaciones intencionales produce un aumento de la variabilidad debido a que aparecen ciertas variantes fenotípicas inexistentes antes de las mutaciones. En este caso las mutaciones podrían analogarse a la aparición de dietas más blandas o procesadas y las consecuentes variantes fenotípicas que surgen a partir de la incorporación de dietas más blandas. Este aumento en la variabilidad de los grupos de dietas más blandas queda en evidencia en la Figura 28, donde para todas las regiones del cráneo,

con excepción del facial superior, la variabilidad fenotípica (promedio de TVC) es siempre mayor en los grupos de dieta blanda. En otras palabras, podría decirse que la aparición de dietas más blandas y procesadas trajo como consecuencia variaciones no sólo en el tamaño y forma del cráneo, sino también en su patrón de integración.

Es destacable que las regresiones entre SVE y TVC, entre (Figura 23) y dentro (Figuras 24, 25 y 26) de las transiciones muestran el mismo patrón. Las regiones alveolar y el facial inferior (Figura 24, 25, 26 y 27) son las que en general indican valores más altos de SVE y TVC y generalmente se encuentran dentro de las bandas de confianza de las regresiones. En otras palabras, esto indica que ambas regiones son las que se encuentran más integradas en sí mismas y a su vez tienen mayor variabilidad fenotípica.

A lo largo de los diferentes análisis la región facial inferior ha mostrado claras señales de cambios de tamaño y forma, y como se verifica con estos resultados, un alto grado de variación fenotípica e integración morfológica. Ello respaldaría la idea propuesta por varios autores que indican que esta región se encuentra fuertemente afectada por las características de la dieta (Hylander et al., 1991; Hylander y Johnson, 1994; Ross y Hylander, 1996; Ross, 2001; Lieberman, 2011). La región alveolar también muestra señales de cambios en los patrones de integración morfológica, aunque menos evidentes que el facial inferior. El efecto del aumento de la variabilidad en los grupos de dieta blanda queda en evidencia en las regresiones dentro de cada transición (Figuras 24, 25 y 26), para una misma región facial el valor de TVC más alto lo presenta el grupo asociado a la dieta más blanda o procesada.

El facial superior, la articulación temporo-mandibular y el basicráneo son estructuras que muestran altos valores de integración morfológica (SVE), pero bajos de variabilidad (TVC), y en general se ubican por arriba de los límites de confianza de la regresión. Estas estructuras muestran un patrón diferente a las anteriores (facial inferior y alveolar), debido a que se encuentran altamente integradas en sí mismas, pero que intrínsecamente despliegan bajos valores de variabilidad. De acuerdo con Hallgrímsson et al (2009), estas estructuras se comportarían siguiendo un patrón en el que la alta variabilidad no es sinónimo de fuerte integración morfológica. Las demás regiones del cráneo (cráneo entero, neurocráneo, bóveda, facial, temporal y masticatorio) no dan cuenta de altos valores de integración morfológica ni variabilidad: las Figuras 24, 25 y 26 muestran que se encuentran a bajos valores de ambas variables, ya sea dentro o fuera (por debajo) de las bandas de confianza de la regresión. En otras palabras, estas estructuras no se encuentran ni fuertemente

integradas en sí mismas, ni manifiestan gran cantidad de variabilidad morfológica cuando se las compara con el resto de las regiones del cráneo.

La transición del Valle del Río Ohio presenta un patrón que en líneas generales se parece a lo que ocurre en las demás transiciones (México y Cuyo), pero que en detalle muestra algunas particularidades. La bóveda, el facial y el neurocráneo del grupo agricultor (dieta blanda) muestran altos valores para SVE y TVC, comparables con los de las regiones alveolar y facial inferior, mientras que para estas mismas tres regiones craneanas (bóveda, facial y neurocráneo), pero para el grupo cazador-recolector (dieta dura), los valores se encuentran por debajo. Nuevamente aparecen particularidades en Ohio, lo que lleva a inferir que algo dentro de esta transición hace que, en general, los resultados difieran de México y Cuyo. El desbalance numérico entre cazadores-recolectores y agricultores de Ohio, puede ser una de las explicaciones más plausibles.

Es interesante destacar que entre y dentro de las transiciones el patrón general de las regresiones es muy similar. Esto quiere decir que algunas estructuras se encuentran altamente integradas, más allá del ambiente al cual estén sometidas. Estos resultados indican un alto nivel de canalización genética en ciertas estructuras que no es perturbado por el ambiente (Waddington, 1942, 1957; Zakharaov, 1992). Si bien la canalización limita las expresiones fenotípicas, tiene una propiedad adicional importante: permite la acumulación, a través de las generaciones, de variación genética indetectable. Así, cuando un individuo es expuesto a una perturbación lo suficientemente brusca como para traspasar un umbral, su variación genética "encriptada" puede revelarse y ser sometida a los efectos de la selección (Waddington, 1957; Rutherford, 2000).

Hallgrímsson y Lieberman (2008) desarrollaron un modelo que sintetiza los efectos del desarrollo y los factores ambientales en la covariación de los rasgos. Este modelo (denominado Modelo de Palimpsesto) propone que el patrón de covariación en el cráneo adulto puede ser visto como el resultado final de la suma de sucesivos efectos, cada uno de los cuales deja una señal de covariación distintiva debido al grupo de interacciones del desarrollo involucradas (Hallgrímsson et al., 2007; Hallgrímsson y Lieberman, 2008). De modo que el modelo suma todos los procesos del desarrollo responsables de la covariación (e.g. migración de las células de la cresta neural, condensación y diferenciación celular, interacción músculo-hueso, crecimiento somático, etc.) dentro de un marco que ayuda a predecir la respuesta de variación a cualquier nivel en la morfología final adulta (Martínez-Abadías et al., 2009). Algunos procesos comienzan desde etapas muy tempranas del desarrollo (período

prenatal) mientras que otros ocurren en períodos postnatales. Sin embargo, el resultado final de la suma de todos ellos se observa en el individuo adulto.

Bajo el paradigma del Modelo de Palimpsesto, y teniendo en cuenta que una de las fases más tardías del desarrollo (la interacción músculo-hueso) es la que está siendo analizada en esta tesis, y que los resultados son consistentes en demostrar que el patrón de covariación se mantiene estable en las diferentes estructuras craneales y a los largo de distintos grupos poblacionales, puede inferirse que el rol que juegan las presiones mecánicas en un período tan avanzado del desarrollo, como es el postnatal, son igualmente determinantes como aquellas que ocurren desde etapas bien tempranas.

CAPITULO 15

5.5 Hacia una estimación del efecto del cambio de la dieta sobre el cráneo: parámetros biomecánicos.

La fuerza de mordida (FM), como parámetro biomecánico, se estimó por separado para individuos femeninos (Figura 30) y masculinos (Figura 31) a nivel del segundo molar y de los incisivos centrales. Ambos resultados indican que los grupos que se alimentaron de una dieta más dura desarrollan mayores fuerzas de mordida que los grupos que se alimentaron de dietas más blandas. Estos resultados coinciden con trabajos que han medido de manera directa las fuerzas de mordida a partir del uso de sensores adheridos en la piel, los cuales indican que la actividad eléctrica de los músculos bajo condiciones de dieta rígida o dura presentan un incremento significativo cuando se lo compara con condiciones de dieta blanda o más procesada, sobre los mismos individuos (Peyron et al., 2002; Foster et al., 2006).

Al igual que para el ADC, para el cálculo de la FM se agregaron al análisis tres grupos poblacionales que no evidencian haber sufrido ninguna transición económica: Chubut (cazadores-recolectores-dieta dura) y Doncellas (agricultores-dieta blanda), sino que representan un tipo particular de economía. El objetivo de agregar estos grupos es verificar de qué manera se comportan los mismos (con respecto a los demás grupos de dietas duras y dietas blandas) ante los cálculos de la FM. Tanto para masculinos como para femeninos, el grupo de Chubut es el que presenta mayor valor en la fuerza de mordida (Figuras 32 y 33) a nivel de los incisivos y del segundo molar. Este grupo humano estaba formado por individuos con un estilo de vida cazador-recolector que basaba su subsistencia principalmente en la caza del guanaco. Otras presas, como choique, mara, armadillos, etc. también formaron parte de la dieta, como así también la recolección de diferentes especies de vegetales (Gómez Otero, 2007a). La utilización de recursos marinos por parte de estos grupos fue frecuente entre aquellos que habitaron sitios costeros, aunque su consumo no fue tan sistemático como el del guanaco (Gómez Otero, 2007a). Por otro lado, y de manera coincidente también para masculinos y femeninos (Figuras 32 y 33), el grupo de Doncellas es el que presenta el valor de la menor fuerza de mordida. Este grupo practicó un estilo de vida agrícola-pastoril (Alfaro de Lanzzone, 1988), donde se supone que el componente agrícola habría tenido gran importancia debido al gran desarrollo que alcanzó la tecnología agrícola (Albeck, 2001), mientras que la componente pastoril habría estado más involucrada con el transporte de carga que con la subsistencia. Tal como se esperaba, los grupos extremos (tanto mayor como menor) para los valores de FM son

justamente grupos que han sido clasificados como dieta dura (Chubut) y dieta blanda (Doncellas) respectivamente. El resultado de los cálculos de la FM indica que los grupos que mantuvieron una dieta dura o rígida debieron ejercer mayor FM durante la masticación que los grupos que desarrollaron una dieta blanda.

Dentro de cada transición ocurren particularidades con respecto a la estimación de las FM. Cuyo es la única transición donde claramente el grupo de dieta dura muestra mayor valor en el cálculo de la FM, para ambos sexos y niveles calculados (incisivos centrales y segundo molar). El caso de México es diferente para cada sexo. Los masculinos muestran un patrón donde la FM mayor la presentan los individuos de dieta dura, mientras que un poco menos claro es para los femeninos, ya que la media y el desvío estándar son mayores para el grupo de dieta blanda, pero los valores extremos son mayores en el grupo de dieta dura. Ohio presenta un caso particular: se cuenta con un sólo individuo femenino que representa a la dieta blanda, por lo que esta comparación carece de sentido. Sin embargo, para los masculinos los valores más altos de FM los presenta el grupo de dieta blanda. Este resultado, aunque contrario a lo esperado, no es llamativo debido a que existe un gran desbalance numérico entre la cantidad de individuos de ambos grupos (dieta dura y dieta blanda de Ohio). En líneas generales los resultados concuerdan con las predicciones planteadas: los grupos que desarrollaron dietas más duras presentan mayores FM que los grupos que habrían accedido a dietas más blandas.

Puede concluirse que la magnitud de la FM que se ejerce durante la masticación estaría, al menos en las muestras estudiadas aquí, relacionada con la dureza del alimento que se consume. Este fenómeno se ve claramente en los resultados obtenidos, ya que una FM mayor caracteriza a los grupos que consumieron una dieta rígida, dura o poco procesada, en comparación con aquellos grupos que se alimentaron de una dieta más blanda o procesada.

CAPITULO 16

5.6 Comentarios finales generales.

Las técnicas de procesamiento de alimentos (cocción, hervido, maceración, etc.) han cambiado y se han complejizado a través de la evolución cultural de las distintas sociedades humanas. En general las dietas ancestrales se caracterizan por poseer un bajo grado de procesamiento del alimento, lo que determina que sean duras o rígidas, mientras que lo contrario ocurre con las dietas más modernas y de características más blandas. Por lo tanto, es posible pensar que algún grado de variación en el tamaño, forma, covariación y funcionamiento biomecánico del cráneo responda a las adquisiciones tecnológicas que la humanidad experimentó durante los últimos miles de años.

Varios autores han planteado que las cargas masticatorias que sufre el cráneo como respuesta a las variaciones en la rigidez y el tamaño de las partículas de la dieta son importantes, ya que han tenido un efecto directo en la evolución de la cara humana (Corruccini y Handler, 1980; Beecher y Corruccini, 1981; Corruccini y Beecher, 1982, 1984; Beecher et al., 1983; Corruccini et al., 1985; Ingervall y Bitsanis, 1987; Larsen, 1995, 1997; Ciochon et al., 1997; Corruccini, 1999; Lieberman et al., 2004; González-José et al., 2005; Lieberman, 2008; Paschetta et al., 2010). El efecto físico de la cocción sobre tejidos vegetales y animales apoya la idea anterior, ya que se ha demostrado que los vegetales cocidos son menos rígidos, mientras que, si bien ocurre el efecto contrario con el tejido animal, éste se vuelve más fácil de masticar porque el calor descompone el colágeno (Purslow, 1985; Lucas, 2004). La importancia del procesamiento del alimento en términos de dureza o rigidez queda planteado por Lieberman et al. (2004), quienes afirman que la magnitud y/o frecuencia de las tensiones masticatorias es hasta dos veces mayores en aquellos individuos que se alimentan con dietas crudas o poco procesadas. Los resultados de este trabajo de tesis, en líneas generales, son congruentes con las hipótesis planteadas, debido a que las estructuras directamente vinculadas con la mecánica masticatoria presentan los mayores cambios entre dietas de características duras y blandas.

Los resultados indican que las regiones lateral del cráneo (inserción del músculo temporal), el arco cigomático (inserción del músculo masetero) la fosa temporal (que es atravesada por músculo homónimo), y la región facial inferior son las zonas craneales que muestran un patrón de cambio morfológico que más responde a las demandas funcionales impuestas por la mecánica masticatoria. Estas estructuras evidencian un mayor desarrollo ó tamaño en los grupos que estuvieron sometidos a un

fuerte estrés masticatorio. Otras estructuras, como el paladar, el alveolar y la articulación temporo-mandibular no muestran grandes diferencias de forma, pero sí de posición relativa con respecto al resto del cráneo, estas nuevas situaciones responden a un aumento en la eficiencia masticatoria en términos biomecánicos.

Finalmente es necesario destacar que la relación de las sociedades humanas con sus alimentos y su procesamiento son fenómenos marcadamente culturales, y si bien es cierto que la cultura en cierto sentido ha direccionado los tramos más recientes de la evolución biológica de nuestra especie (Durham, 1991; Richerson y Boyd, 2005; Laland, 2008; Laland et al., 2010; Richerson et al., 2010), el verdadero potencial para que ocurran cambios morfológicos, fisiológicos, etc. y que perduren de generación en generación, está en la información que portan los genes y en el mapa que forman, junto a los procesos del desarrollo para dar lugar al fenotipo adulto (mapa genotipo-fenotipo). Así, si bien una importante fuente de variación fenotípica está constituida por la herencia no genética (lenguaje, dieta, comportamientos aprendidos, etc.) (Sholtis y Weiss, 2005), es importante comprender que los diferentes fenotipos asociados a las distintos tipos de dieta (dura vs. blanda) reflejan la expresión de factores genéticos y ambientales actuando conjuntamente (Falconer y Mackay, 1996; Lynch y Walsh, 1998; Hallgrímsson et al., 2005).

CAPITULO 17

5.7 Conclusiones

- Una cantidad importante de diferencias de tamaño y forma se manifestaron al nivel de comparaciones entre poblaciones, y el efecto de la dieta sólo pudo ser detectado implementando estadísticos desarrollados para el análisis de modelos “anidados”, en que el efecto del factor dieta es estudiado dentro de cada transición. Esto evidencia que, en futuros estudios destinados a evaluar efectos ambientales ocurriendo en paralelo en diferentes poblaciones, es menester controlar las diferencias entre poblaciones en el marco del análisis.
- En poblaciones que exhiben diferentes estrategias económicas, la dureza de la dieta cumple un rol fundamental en la determinación de algunos aspectos de la morfología craneofacial. Los cambios de tamaño y forma no ocurren por igual en todas las regiones del cráneo, sino con mayor intensidad en las estructuras íntimamente vinculadas a la mecánica masticatoria: la inserción de los músculos temporal y masetero presentan un alargamiento antero-posterior en los grupos de dieta dura, al igual que una mayor anchura del arco cigomático. Por otro lado, el paladar, el borde alveolar y la articulación temporo-mandibular no muestran grandes cambios de forma, sino de posición relativa con respecto al resto del cráneo, ya que se encuentran en una ubicación más medial en los grupos de dieta dura.
- Para una misma región craneana, el grupo representante de la dieta blanda siempre presenta valores más altos de variabilidad que el grupo representante de la dieta dura. Esto indica que aparecen nuevas variantes morfológicas relacionadas a la relajación de la demanda funcional impuesta por la masticación de ítems duros y no procesados. En otras palabras, la evolución hacia dietas blandas desenmascara parte de la variación fenotípica que estaba canalizada en la fase previa.
- El patrón de integración morfológica y variabilidad cambia en las diferentes regiones craneales. La parte baja de la cara y el borde alveolar son las regiones craneales que manifiestan mayor grado de integración morfológica y variabilidad mientras que la parte alta de la cara, la articulación temporo-mandibular y el basicráneo se encuentran altamente integrados y presentan baja variabilidad, lo que indica que presentan niveles de canalización mayores al resto de las regiones craneales, más allá de la dureza dietaria experimentada por las poblaciones bajo estudio.

- La fuerza que se ejerce durante la mordida no es independiente del alimento que se consume y/o su grado de procesamiento. Los grupos que experimentan dietas más duras aplican mayores fuerzas de mordida que aquellos que se alimentan de dietas más blandas o procesadas. Los parámetros biomecánicos simples reflejaron una separación entre grupos de dieta blanda y dura más clara que los simples cambios de tamaño y forma. Ello sugiere que en lugar de abordar futuras comparaciones en términos de “gracilización” versus “robustez”, deben tenerse en cuenta parámetros más refinados que, en definitiva, están diseñados para medir el efecto mecánico que se busca evaluar.

5.8 Perspectivas futuras e implicancias biomédicas

El ablandamiento de la dieta, como consecuencia de los múltiples procesos a los cuales es sometido el alimento, es un hecho progresivo que se manifiesta desde hace miles de años, que en nuestros días alcanza su máxima expresión y que se percibe que irá en aumento. Numerosos trabajos experimentales han demostrado que este fenómeno tiene implicancias directas en la morfología craneofacial, llegando a provocar, en casos extremos, cierto grado de deformación y/o maloclusión del aparato masticatorio. Esto indica que cierto grado de dureza en la dieta es saludable para que los mecanismos de desarrollo craneofacial, en especial el dental, se desenvuelvan con normalidad. Por lo tanto, poder explorar cuáles son los espacios fenotípicos que menor resistencia manifiestan hacia los cambios morfológicos, o dicho de otra manera, cuales son los aspectos de la forma que mayor potencialidad de cambio presentan, es una buena manera para tratar de predecir cuales serán las estructuras craneofaciales que potencialmente podrían encontrarse más afectadas por esta práctica progresiva.

Estudios como el llevado adelante aquí podrían contribuir a contextualizar y mejorar los tratamientos ortodónticos y corregir maloclusiones, partiendo de una concepción de respuesta biomecánica a la actividad masticatoria del paciente y en el marco teórico y conceptual de un proceso de cambio que está entre los más importantes que han experimentado las poblaciones humanas modernas durante las últimas fases de su fascinante evolución.



BIBLIOGRAFIA

- Aiello LC, Wheeler P. 1995.** The expensive tissue hypothesis: the brain and the digestive system in human and primate evolution. *Curr Anthropol* 36:199-221.
- Albeck ME. 1993.** Contribución al estudio de los sistemas agrícolas prehispánicos de Casabindo. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de La Plata. Argentina.
- Albeck ME. 1997.** Tecnología agrícola e hidráulica en Casabindo. *Hombre y Desierto*. Actas XII del Congreso de Arqueología Chilena.
- Albeck ME. 2001.** La Puna Argentina en los períodos medio y tardío. En: Berberian E, Nielsen A, editores. *Historia Argentina Prehispánica*. Córdoba: Brujas. pp 347-388.
- Albeck ME, Ruiz MS. 2003.** El tardío en la Puna de Jujuy: poblados, etnias y territorios. *Cuadernos FHyCS-UNJu* 20:199-221.
- Alfaro de Lanzone L. 1988.** Investigación en la Cuenca del Río Doncellas. Dpto. de Cochinoca, Provincia de Jujuy. Reconstrucción de una Cultura olvidada en la Puna Juneña, Jujuy: Gobierno de la Provincia de Jujuy.
- Ambrose SH. 1998.** Chronology of the Later Stone Age and food production in East Africa. *J Archaeol Sci* 25:377-392.
- Ambrose SH. 2001.** Paleolithic technology and human evolution. *Science* 291:1748-1753.
- Asfaw B, White T, Lovejoy O, Latimer B, Simpson S, Suwa G. 1999.** *Australopithecus garhi*: a new species of early hominid from Ethiopia. *Science* 284:629-635.
- Atchley WR, Hall BK. 1991.** A model for development and evolution of complex morphological structures. *Biol Rev Camb Philos Soc* 66:101-157.
- Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Casanoves F, Di Rienzo JA, Robledo CW. 2008.** Manual del Usuario. Córdoba: Brujas.
- Bar-Yosef O, Kuhn SL. 1999.** The big deal about blades: laminar technologies and human evolution. *Am Anthropol* 101:322-338.
- Bárcena R. 2001.** Prehistoria del Centro Oeste Argentino. En: Berberian E, Nielsen A, editores. *Historia Argentina Prehispánica*. Córdoba: Brujas. pp 561-634.
- Barrientos G, Béguelin M y Gordon F. 2009.** Demografía en el Norte de Patagonia durante el Holoceno tardío: Una discusión a partir del registro bioarqueológico regional. (ms).
- Bass WM. 1987.** Human osteology; a laboratory and field manual. Columbia: Missouri Archaeological Society.
- Bastir M, Rosas A. 2005.** Hierarchical nature of morphological integration and modularity in the human posterior face. *Am J Phys Anthropol* 128:26-34.

- Beecher RM, Corruccini RS. 1981.** Effects of dietary consistency on maxillary arch breadth in macaques. *J Dent Res* 60:68.
- Beecher RM, Corruccini RS, Freeman M. 1983.** Craniofacial correlates of dietary consistency in a nonhuman primate. *J Craniofac Genet Dev Biol* 3:193-202.
- Béguelin M. 2009.** Variación geográfica en la morfología del esqueleto postcraneal de las poblaciones humanas de Pampa y Patagonia durante el Holoceno Tardío: Una aproximación morfométrica. Tesis de doctorado. Universidad Nacional de La Plata. Argentina.
- Behrents RG, Carlson DS, Abdelnour T. 1978.** In vivo analysis of bone strain about the sagittal suture in *Macaca mulatta* during masticatory movements. *J Dent Res* 57:904-908.
- Bernal V, Perez SI, González PN, Sardi M, Pucciarelli H. 2010.** Spatial patterns and evolutionary processes in southern south America: A study of dental morphometric variation. *Am J Phys Anthropol* 142: 95-104.
- Bhatty N, AH Gilani, SA Nagra. 2000.** Nutritional value of mung bean (*Vigna radiata*) as affected by cooking and supplementation. *Archivos Latinoamericanos de Nutrición* 50: 374-79.
- Binford LR. 1973.** Interassemblage variability the Mousterian and the functional argument. En: Renfrew AC, editor. *The exploration of culture change*. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press. pp 227-254.
- Bishoni S, Khetarpaul N. 1994.** Protein digestibility of vegetables and field peas (*Pisum sativum*): Varietal differences and effect of domestic processing and cooking methods. *Plant food for human nutrition* 46:71-76.
- Blumenschine RJ, Selvaggio MM. 1988.** Percussion marks on bone surfaces as a new diagnostic of hominid behavior. *Nature* 333:763-765.
- Boni MF, Feldman MW. 2005.** Evolution of antibiotic resistance by human and bacterial niche construction. *Evolution* 59:477-491.
- Bonomo M, Politis G, Castro JC. 2010.** Primeros resultados de las investigaciones arqueológicas en el Delta Superior del Paraná y su contribución al atlas arqueológico de la provincia de Entre Ríos. *Folia Histórica del Nordeste* 18:33-58.
- Bookstein FL. 1982.** Foundation of morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:451-470.
- Bookstein FL. 1991.** *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Boyd R, Richerson PJ. 1985.** Culture and the evolutionary process. Chicago: University of Chicago Press.
- Boyd R, Silk J. 2003.** How humans evolved. New York: Norton & Co.
- Brace CL, Rosenberg K, Hunt KD. 1987.** Gradual change in human tooth size in the late Pleistocene and post-Pleistocene. *Evolution* 41:705-720.
- Brace CL, Smith SL, Hunt KD. 1991.** What big teeth you had grandma! Human tooth size, past and present. En: Kelley MA, Larsen CS, editores. *Advances in dental anthropology*. New York: Wiley-Liss. pp 33-57.
- Brain CK. 1983.** Burned bones are absent from artifact- and fossil-rich Members 1 and 2 (2.0 to 1.5 Ma) but are abundant in Member 3. En: Brian CK, editor. *Monograph No. 8, Transvaal Museum, Pretoria*. pp 229-242.
- Brennan M, Antonyshyn O. 1996.** The effects of temporalis muscle manipulation on skull growth: an experimental study. *Plast Reconstr Surg* 97:13-24.
- Brose DS. 1979.** Hopewell archaeology. Kent, Ohio: Kent State University Press.
- Brunet M, Guy F, Pilbeam D, Taisso Mackaye H, Likius A, Ahounta D, Beauvilain A, Blondel C, Bocherens H, Boisserie JR, De Bonis L, Coppens Y, Dejax J, Denys C, Durringer P, Eisenmann V, Fanone G, Fronty P, Geraads D, Lehmann T, Lihoreau F, Louchart A, Mahamat A, Merceron G, Mouchelin G, Otero O, Pelaez Campomanes P, Ponce De Leon M, Rage JC, Sapanet M, Schuster M, Sudre J, Tassy P, Valentin X, Vignaud P, Viriot L, Zazzo A, Zollikofer C. 2002.** A new hominid from the upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418:145-151.
- Buikstra JE, Ubelaker DH. 1994.** Standards for data collection from human skeletal remains. Fayetteville, Arkansas: Arkansas archeological survey research series No. 44.
- Bunn HT. 1981.** Archaeological evidence for meat-eating by Plio-Pleistocene hominids from Koobi Fora, Kenya. *Nature* 291:574-577.
- Burger J, Kirchner M, Bramanti B, Haak W, Thomas MG. 2007.** Absence of the lactase-persistence associated allele in early Neolithic Europeans. *Proc Natl Acad Sci USA* 104:3736-3741.
- Bush LL. 1994.** Botanical remains from the Morell- sheets site, 12 My 87. En: Redmond B, editor. *Current research in Indiana archaeology and prehistory*. Glenn A Black Laboratory Archaeology. Reporte N. 15.
- Cabrera P. 1929.** Los aborígenes del país de Cuyo. Córdoba: Universidad Nacional de Córdoba.

- Canals Frau S. 1937.** Etnología histórica de la provincia de Mendoza. *Rel Soc Argent Antropol* 1:91-106.
- Canals Frau S. 1953.** Poblaciones indígenas de la Argentina. Buenos Aires: Sudamericana.
- Capasso L, Kennedy KAR, Wilczak CA. 1999.** Atlas of occupational markers on human remains. *J. Paleopathol, Monographic Publication* 3. Teramo: Edigrafital S.P.A.
- Carlson DS. 1976.** Temporal variation in prehistoric Nubian crania. *Am J Phys Anthropol.* 45:467-484.
- Carlson DS, Van Gerven DP. 1977.** Masticatory function and post-Pleistocene evolution in Nubia. *Am J Phys Anthropol* 46:495-506.
- Cassidy CM. 1984.** Skeletal evidence for prehistoric subsistence adaptation in the central Ohio River Valley. En: Amelagos GJ, Cohen, MD, editores. *Paleopathology at the origins of agriculture.* Orlando: Academic Press. pp 307-345.
- Castillo Chávez O. 2008.** Dime que comes... Cultura y nutrición en la alimentación de indígenas y castas de la ciudad de México en los siglos XVII y XVIII. Tesis de doctorado. Escuela Nacional de Antropología e Historia. México.
- Castro VR, Tarragó MN. 1992.** Los inicios de la producción de alimentos en el cono sur de América. *Rev Arqueol Am* 6:91-124.
- Cavalli-Sforza LL, Feldman MW. 1981.** Cultural transmission and evolution. Princeton: Princeton University Press.
- Cheverud JM. 1982.** Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution* 36:499-516.
- Cheverud JM. 1995.** Morphological integration in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) cranium. *Am Nat* 145: 63-89.
- Cheverud JM. 1996.** Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *Am Zool* 36:44-50.
- Christiansen P, Adolfssen JS. 2005.** Bite forces, canine strengths and skull allometry in extant carnivores (Mammalia, Carnivora). *J of Zool* 266:1-19.
- Christiansen P, Wroe S. 2007.** Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in carnivores. *Ecology* 88:347-358.
- Ciochon RL, Nisbett RA, Corruccini RS. 1997.** Dietary consistency and craniofacial development related to masticatory function in minipigs. *J Craniofac Genet Dev Biol* 17:96-102.

- Clark JGD. 1968.** World prehistory: a new outline. Cambridge: Cambridge University Press.
- Clark JGD. 1977.** World prehistory in new perspective. Cambridge: Cambridge University Press.
- Clark JGD. 1992.** African and Asian perspectives on the origins of modern humans. *Philos Trans R Soc London B* 337:201-215.
- Clark JGD, Harris JWK. 1985.** Fire and its roles in early hominid lifeways. *Afr Arch Rev* 3:3-29.
- Clay RB. 1990.** Essential features of Adena ritual. Indiana University: Glenn A Black, Laboratory of Archaeology. Reporte N. 16.
- Cocilovo JA. 1973.** Dimorfismo sexual y deformación craneana artificial en Patagones de Chubut. *Actas II Simposio Internacional de Ciencias Morfológicas* pp 633-642.
- Cocilovo JA. 1975.** Estudio de dos factores que influyen en la morfología craneana en una colección patagónica: el sexo y la deformación artificial. *Rev Inst Antrop Univ Nac Tucumán* 3:197-212.
- Cocilovo JA. 1978.** Estudios de dos factores que influyen en la morfología craneana en una colección patagónica: El sexo y la deformación artificial. *Archivos de Anatomía y Anthropología* 3:113-141.
- Cocilovo JA. 1981.** Estudio sobre discriminación y clasificación de poblaciones prehispanicas del N.O. Argentino. *Publicación Ocasional N° 36.* Museo Nacional de Historia Natural, Santiago de Chile 36:3-60.
- Cocilovo JA. 1994.** Biología de la población prehistoric de Pisagua. Continuidad y cambio biocultural en el Norte de Chile. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de Córdoba.
- Cocilovo JA, Costa-Junqueira MA. 2001.** La deformación artificial en el Período Arcaico de Arica. *Latin Am Antiquity* 12:203-214.
- Cocilovo JA, Varela HH, O'Brien TG. 2010.** Effects of artificial deformation on cranial morphogenesis in the south central Andes. *Internat J Osteoarchae* 21(3)-300-312.
- Cocilovo JA, Zavattieri MV, Costa-Junqueira MA. 1994.** Biología del grupo prehistoric de Coyo Oriental (San Pedro de Atacama, Norte de Chile): I Dimorfismo sexual y variación etaria. *Estudios Atacameños* 11:121-134.
- Cohen MN, Armelagos GJ. 1984.** Paleopathology at the origins of agriculture. New York: Academic.

- Corruccini RS. 1999.** How anthropology informs the orthodontic diagnosis of malocclusion's causes. Lewiston: The Edwin Meller Press.
- Corruccini RS, Beecher RM. 1982.** Occlusal variation related to soft diet in a nonhuman primate. *Science* 218:74-76.
- Corruccini RS, Beecher RM. 1984.** Occlusofacial morphological integration lowered in baboons raised on soft diet. *J Craniofac Genet Dev Biol* 4:135-142.
- Corruccini RS, Handler JS. 1980.** Temporomandibular joint size decrease in American Blacks: evidence from Barbados. *J Dent Res* 59:9-1528.
- Corruccini RS, Henderson AM, Kaul SS. 1985.** Bite-force variation related to occlusal variation in rural and urban Punjabis (North India). *Arch Oral Biol* 30:65-69.
- de Heinzelin J, Desmond Clark J, White T, Hart W, Renne P, Wolde G, Beyene Y, Vrba E. 1999.** Environment and behavior of 2.5-million-year-old Bouri Hominids. *Science* 284:625-629.
- Dewitt TJ, Schneider SM. 2004.** Phenotypic variation from single genotypes. En: DeWitt TJ, Scheiner SM, editores. *Phenotypic plasticity: Functional and conceptual approaches*. New York:Oxford University Press. pp 1-9.
- Diamond J. 1997.** *Guns, germs, and steel: The fates of human societies*. New York: Norton.
- Diamond J. 2002.** Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* 418:700-707.
- Dryden IL, Mardia KV. 1998.** *Statistical shape analysis*. Chichester: John Wiley & Sons.
- Durán V. 1994.** Las poblaciones indígenas del sur mendocino durante los siglos XVI y XVII. *An Arqueol Etnol* 46/47:9-40.
- Durham WH. 1991.** *Co-evolution: genes, culture and human diversity*. Standford: Stanford University Press.
- Enlow D. 1990.** *Facial growth*. Philadelphia: Saunders.
- Ehrlich PR. 2000.** *Human natures: Genes, cultures, and the human prospect*. Washington: Island Press.
- Falconer DS, MacKay TFC. 1996.** *Introduction to quantitative genetics*. Harlow: Longman Group Essex.
- Feldman MW, Cavalli-Sforza LL. 1989.** On the theory of evolution under genetic and cultural transmission with application to the lactose absorption problem. En: Feldman MW, editor. *Mathematical evolutionary theory*. Princeton: Princeton University Press. pp 145-173.

- Feldman MW, Laland KN. 1996.** Gene-culture co-evolutionary theory. *Trends Ecol Evol* 11:453-457.
- Fisher RA. 1936.** The use of multiple measurements in taxonomic problems. *Annals of Eugenics* 8:376-386.
- Foley R, Gamble C. 2009.** The ecology of social transitions in human evolution. *Phil Trans R Soc B* 364:3267-3279.
- Foley R, Lahr MM. 2003.** On stony ground: lithic technology, human evolution, and the emergence of culture: *Evol Anthropol* 12:109-122.
- Ford RI. 1979.** Gathering and gardening: trends and consequences of the Hopewell subsistence strategies. En: Brose DS, Greber N, editores. *Hopewell archaeology*. Kent, Ohio: Kent State University Press. pp 234-238.
- Foster KD, Woda A, Peyron MA. 2006.** Effect of texture of plastic and elastic model foods on the parameters of mastication. *J Neurophysiol* 95:3469-3479.
- Gambier M. 1993.** Prehistoria de San Juan, Argentina. San Juan: Editorial Universidad Nacional de San Juan.
- García A. 1992.** Hacia un ordenamiento preliminar de las ocupaciones prehistóricas agrícolas precerámicas y agroalfareras en el NO de Mendoza. *Revista de Estudios Regionales* 10:7-34.
- Gil A. 2003.** Zea mays on South American periphery: Chronology and dietary importance. *Curr Anthropol* 44:295-300.
- Gil A, Tykot R, Neme G, Shelnut N. 2006.** Maize on the frontier. Isotopic and macrobotanical data from Central-Western Argentina. En: Staller R, Tykot R, Benz B, editores. *Histories of maize*. Academic Press. pp 199-214.
- Gómez Otero J. 2007a.** Dieta, uso del espacio y evolución en poblaciones cazadoras recolectoras de la costa centro-septentrional de Patagonia durante el Holoceno medio y tardío. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de Buenos Aires. Argentina
- Gómez Otero J. 2007b.** Isótopos estables, dieta y uso del espacio en la costa atlántica centro-septentrional y el valle inferior del río Chubut (Patagonia argentina). En: Morello F, Martinic M, Prieto A, Bahamondes G, editores. *Arqueología de Fuego-Patagonia. Levantando piedras, desenterrando huesos y develando arcanos*. Punta Arenas: Universidad de Magallanes: Punta Arenas. pp 151-161.
- Gómez Otero J, Novellino P. 2011.** Diet, nutritional status and oral health in hunter-gatherers from the central-northern coast of Patagonia and the Chubut river lower valley, Argentina. *Int. J. Osteoarchaeol.* 21:643-659.

- González-José R, Bortolini MC, Santos FR, Bonatto SL. 2008.** The peopling of America: Craniofacial shape variation on a continental scale and its interpretation from an interdisciplinary view. *Am J Hum Biol* 137:175-87.
- González-José R, Dahinten SL, Luis MA, Hernández M, Pucciarelli HM. 2001.** Craniometric variation and the peopling of the Americas: R matrix analysis and matrix permutation. *Am J Phys Anthropol* 114:71.
- González-José R, Ramirez-Rozzi F, Sardi M, Martínez-Abadías N, Hernández M, Pucciarelli HM. 2005.** Functional-cranial approach to the influence of economic strategy on skull morphology. *Am J Phys Anthropol* 128:757-771.
- Gowlett JAJ. 1984.** Mental abilities of early man: A look at some hard evidence. En: Foley RA, editor. *Hominid Evolution and Community Ecology*. London: Academic Press. pp 167-192.
- Gray H y Warren HL. 1918.** *Anatomy of the human body*. Filadelfia: Lea y Febiger.
- Greenlee DM. 2001.** Dietary variation and village settlement in the Ohio Valley. En: Terry LH, Carl PL, Sterling SL, editores. *Position questions for a scientific archaeology*. Oxford: Greenwood Publishing Group. pp 217-250.
- Griffin JB. 1978.** Prólogo. En: Smith BD, editor. *Mississippian Settlement Patterns*. New York: Academic Press. pp 15-22.
- Griffin JB. 1983.** The Midlands. En: Jennings JD, editor. *Ancient North Americans*. San Francisco: WH Freeman, pp. 243-301.
- Hallgrímsson B, Brown JJY, Hall BK. 2005.** The study of phenotypic variability: an emerging research agenda for understanding the developmental-genetic architecture underlying phenotypic variation. En: Hallgrímsson B, Hall BK, editores. *Variation: a central concept in biology*. San Diego: Elsevier Academic Press. pp 525-551.
- Hallgrímsson B, Jamniczky H, Young NM, Rolian C, Parsons TE, Boughner JC Ralph, Marcucio S. 2009.** Deciphering the Palimpsest: Studying the relationship between morphological integration and phenotypic covariation. *Evol Biol* 36:355-376.
- Hallgrímsson B, Lieberman DE. 2008.** Mouse models and the evolutionary developmental biology of the skull. *Integrative and Comparative Biology* 48:373-384.
- Hallgrímsson B, Lieberman DE, Young N M, Parsons T, Wat S. 2007.** Evolution of covariance in the mammalian skull. *Novartis Foundation Symposium* 284:164-185.

- Hallgrímsson B, Willmore K, Dorval C, Cooper DM. 2004.** Craniofacial variability and modularity in macaques and mice. *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 302:207-225.
- Hallgrímsson B, Willmore K, Hall BK. 2002.** Canalization, developmental stability, and morphological integration in primate limbs. *Am J Phys Anthropol Suppl* 35:131-158.
- Hanken J, Hall BK. 1993.** Mechanisms of skull diversity and evolution. En: Hanken J, Hall BK, editores. *The skull*. Chicago: University of Chicago Press. pp 1–36.
- Hannam AG, Wood WW. 1989.** Relationships between the size and spatial morphology of human masseter and medial pterygoid muscles, the craniofacial skeleton, and jaw biomechanics. *Am J Phys Anthropol* 80:429-445.
- Harpending HC, Sherry ST, Rogers RA, Stoneking M. 1993.** The genetics structure of ancient populations. *Curr Anthropol* 34:483-496.
- Hawks J, Wang ET, Cochran GM, Harpending HC, Woyzis RK. 2007.** Recent acceleration of human adaptive evolution. *Proc Natl Acad Sci USA* 104:20753-20758.
- Herring SW, Teng S. 2000.** Strain in the braincase and its sutures during function. *Am J Phys Anthropol* 112:575-593.
- Hicks R. 1992.** Native American cultures in Indiana. Muncie: Minnestrista cultural center and Ball State University.
- Hill MK. 2003.** Dental reduction and diet in the prehistoric Ohio River Valley. Tesis de Maestría. University of Indianapolis.
- Hilloowalla RA, Trent RB, Pifer RG. 1998.** Interrelationships of brain, cranial base and mandible. *Cranio* 16:267-274.
- Hinton RJ, Carlson DS. 1979.** Temporal changes in human temporomandibular joint size and shape. *Am J Phys Anthropol* 50:325-333.
- Hohl TH. 1983.** Masticatory muscle transposition in primates: effects on craniofacial growth. *J Maxillofac Surg* 11:149-156.
- Holden C, Mace R. 1997.** Phylogenetic analysis of the evolution of lactose digestion in adults. *Hum Bio* 69:605-628.
- Howell DC. 2002.** *Statistical methods for psychology*, Belmont: Duxbury Press.
- Howells WW. 1973.** Cranial variation in man. *Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology*, editor. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Hrdlička A. 1952.** Practical anthropometry. En: Stewart TD, editor. Philadelphia: The Wistar Institute of Anatomy and Biology.

- Hylander WL. 1986.** In vivo bone strain as an indicator of masticatory force in *Macaca fascicularis*. Arch Oral Biol 31:149-157.
- Hylander WL, Johnson KR. 1992.** Strain gradients in the craniofacial region of primates. En: Davidovitch Z, editor. The biological mechanisms of tooth movement and craniofacial adaptation. Columbus: Ohio State University College of Dentistry. pp 559-569.
- Hylander WL, Picq PG, Johnson KR. 1991.** Masticatory-stress hypotheses and the supraorbital region of primates. Am J Phys Anthropol 86:1-36.
- Ingervall B, Bitsanis E. 1987.** A pilot study of the effect of masticatory muscle training on facial growth in long-face children. Eur J Orthod 9:15-23.
- Isaac GL. 1986.** Foundation stones: early artifacts as indicators of activities and abilities. En: Bailey GN, Callow P, editores. Stone Age Prehistory. Cambridge: Cambridge University Press. pp 221-241.
- Iwasaki K. 1989.** Dynamic responses in adult and infant monkey craniums during occlusion and mastication. J Osaka Dent Univ 23:77-97.
- Jackson JE. 1991.** A user's guide to principal components. Toronto: John Wiley and Sons, INC.
- Janzen DE. 1977.** An examination of the Late Archaic development in the Falls of the Ohio River area. En: Cleland CE, editor. Research essay in honor of James Griffin. Anthropological paper of the University of Michigan Museum of Anthropology.
- Jennings JD. 1974.** Prehistory of North America. New York: McGraw-Hill.
- Johnson A, Gil A, Neme G, Freeman J. 2009.** Maíces e intensificación: Explorando el uso de marcos de referencia. En: López G, Cardillo M, editores. Arqueología y evolución. Teoría, metodología y casos de estudio. Buenos Aires: Colección Complejidad Humana. pp 23-44.
- Jurmain R. 1999.** Stories from the skeleton: Behavioral reconstruction in human osteology. Londres: Taylor and Francis Ltd.
- Kellar JH. 1983.** An introduction to the prehistory of Indiana. Indianapolis: Indiana Historical Society.
- Kennedy KAR. 1989.** Skeletal markers of occupational stress. En: Iscan MY, Kennedy KAR, editores. Reconstruction of life from the skeleton. New York: Alan R. Liss. pp 129-160.
- Keppel, G. 1982.** Design and analysis: A researcher's handbook. Englewood Cliffs: Prentice- Hall.

- Kiliaridis S. 1995.** Masticatory muscle influence on craniofacial growth. *Acta Odontol Scand* 53:196-202.
- Kiltie RA. 1984.** Size ratios among sympatric neotropical cats. *Oecologia* 61:411-416.
- Klein RG. 1999.** *The human career*. Chicago: University of Chicago Press.
- Klingenberg CP. 2008.** Morphological integration and developmental modularity. *Annu Rev Ecol Evol* 39:115-132.
- Klingenberg CP. 2010.** Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. *Nature* 11:623-635.
- Klingenberg CP. 2011.** MORPHOJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11:353-357.
- Klingenberg CP, Leamy LJ, Cheverud JM. 2004.** Integration and modularity of quantitative trait locus effects on geometric shape in the mouse mandible. *Genetics* 166(4):1909-1921.
- Klingenberg CP McIntyre GS. 1998.** Geometric morphometrics of developmental instability: Analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods. *Evolution* 52:1363-1375.
- Klingenberg CP, Mebus K, Auffray JC. 2003.** Developmental integration in a complex morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible? *Evol Dev* 5:522-531.
- Klingenberg CP, Monteiro LR. 2005.** Distances and directions in multidimensional shape spaces: Implications formorphometric applications. *Syst Biol* 54:678-688.
- Kylafis G, Loreau M. 2008.** Ecological and evolutionary consequences of niche construction for its agent. *Ecol Lett* 11:1072-1081.
- Lagiglia H. 1980.** El proceso de agriculturación del sur de Cuyo. *La cultura del Atuel II. Actas V del Congreso Nacional de Arqueología Argentina* 1: 231-252.
- Lagiglia H. 1997.** *Arqueología de cazadores-recolectores cordilleranos de altura*. San Rafael: Ediciones Ciencia y Arte.
- Lagiglia H. 2001.** Los orígenes de la agricultura en la Argentina. En: Berberian E, Nielsen A, editores. *Historia Argentina Prehispánica*. Córdoba: Brujas. pp 41-81.
- Lagiglia H. 2002.** Arqueología prehistórica del sur mendocino y sus relaciones con el centro oeste Argentino. En: Gil A, Neme G, editores. *Entre montañas y desiertos: arqueología del sur de Mendoza*. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Antropología. pp 46-64.
- Lahr MM, Foley. 1994.** Multiple dispersals and modern humans origins. *Evol Anthropol* 3:48-60.

- Lahr MM, Wright RVS. 1996.** The question of robusticity and the relationship between cranial size and shape in *Homo sapiens*. *J of Hum Evol* 31:157-191
- Laland KN. 2008.** Exploring gene-culture interactions: insights from handedness, sexual selection and niche-construction case studies. *Phil Trans R Soc Lond B* 363:3577-3589.
- Laland KN, Galef BGJr. 2009.** The question of animal culture. Harvard: Harvard University Press.
- Laland KN, Odling-Smee FJ, Feldman MW. 1996.** On the evolutionary consequences of niche construction. *J Evol Biol* 9:293-316.
- Laland KN, Odling-Smee FJ, Feldman MW. 1999.** Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology. *Proc Natl Acad Sci USA* 96:10242-10247.
- Laland KN, Odling-Smee J, Myles S. 2010.** How culture shaped the human genome: bringing genetics and the human sciences together. *Nature* 11:137-148.
- Larsen C. 1995.** Biological changes in human populations with agriculture. *Ann Rev Anthropol* 24:185-213.
- Larsen C. 1997.** Bioarchaeology: interpreting behavior from the human skeleton. Cambridge: Cambridge University Press.
- Larsen CS. 2002.** Plio-Pleistocene human evolution: bioarchaeology of the agricultural transition. En: Ungar PS, Teaford MF, editores. *Human diet: its origin and evolution*. Connecticut: Bergin and Garvey Press. pp 19-37.
- Latarjet M, Ruiz Liard Z. 2007.** Anatomía humana. Buenos Aires: Médica Panamericana.
- Latcham R. 1929.** Los Indios de la Cordillera y la Pampa en el siglo XVI. *Rev Chil Hist Geogr* 2:62-65.
- Leakey LSB. 1961.** New finds at Olduvai Gorge. *Nature* 189:649-650.
- Leakey MD. 1971.** Olduvai Gorge. Cambridge: Cambridge University Press.
- Leakey MG, Feibel CS, Mcdougall I, Ward C, Walker A. 1998.** New specimens and confirmation of an early ape for *Australopithecus anamensis*. *Nature* 393:62-66.
- Lehmann L. 2008.** The adaptive dynamics of niche constructing traits in spatially subdivided populations: evolving posthumous extended phenotypes. *Evolution* 62:549-566.
- Lehmann-Nitsche R. 1910.** Catálogo de la Sección Antropología del Museo de La Plata. Buenos Aires: Coni Hnos.
- Lele S, Richtsmeier JT. 2001.** An invariant approach to the statistical analysis of shape. Boca Raton: Chapman and Hall/CRC.

- Lieberman DE. 1996.** How and why humans grow thin skulls: Experimental evidence for systemic cortical robusticity. *Am J Phys Anthropol* 101:217-236.
- Lieberman DE. 1997.** Making behavioral and phylogenetic inferences from hominid fossils: Considering the developmental influence of mechanical forces. *Annu Rev Anthropol* 26:185-210.
- Lieberman DE. 2002.** Whither the evolution of human growth and development? *Evol Anthropol* 11:246-248.
- Lieberman DE. 2008.** Speculations about the selective basis for modern human craniofacial form. *Evolutionary Anthropology* 17:55-68.
- Lieberman DE. 2011.** You are how you eat: chewing and the head. The evolution of human head. Londres: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Lieberman DE, Krovitz GE, Yates FW, Devlin M, St Claire M. 2004.** Effects of food processing on masticatory strain and craniofacial growth in a retrognathic face. *J Hum Evol* 46:655-677.
- Lieberman DE, Pearson OM, Mowbray KM. 2000a.** Basicranial influence on overall cranial shape. *J Hum Evol* 38:291-315.
- Lieberman DE, Ross CF, Ravosa MJ. 2000b.** The primate cranial base: ontogeny, function, and integration. *Am J Phys Anthropol Suppl* 31:117-169.
- Livingstone FB. 1958.** Anthropological implications of sickle-cell distribution in West Africa. *Am Anthropol* 60:533-562.
- Lockwood CA, Kimbel WH, Johanson DC. 2000.** Temporal trends and metric variation in the mandibles and dentition of *Australopithecus afarensis*. *J Hum Evol* 39:23-55.
- Lowe JJ, Rasmussen SO, Björck S, Hoek WZ, Steffensen JP, Walker MJC, Yu ZC, the INTIMATE group. 2008.** Synchronisation of palaeoenvironmental events in the North Atlantic region during the Last Termination: a revised protocol recommended by the INTIMATE group. *Quaternary Science Reviews* 27:6-17.
- Loy A, Cataudella S, Corti M. 1996.** Shape changes during the growth of the sea bass *Dicentrarchus labrax* (Teleostea: Perciformes), in relation to different rearing conditions. En: Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor GJP, Slice DE, editores. *Advances in morphometrics*. New York: Plenum Press. pp 399-405.
- Lucas PW. 2004.** How teeth work. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lynch JM, Walsh B. 1998.** Genetics analysis of quantitative traits. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Maddux SD, Franciscus RG. 2009.** Allometric scaling of infraorbital surface topography in *Homo*. *J Hum Evol* 56:161-174.

- Martin R. 1957.** Lehrbuch der anthropologie in systematischer darstellung. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Martínez-Abadías N, Heuze Y, Wang Y, Jabs EW, Aldridge K, Richtsmeier JT. 2011.** FGF/FGFR signaling coordinates skull development by modulating magnitude of morphological integration: Evidence from apert syndrome mouse models. PLOS ONE 6(10) e26425.
- Martínez-Abadías N, Paschetta C, de Azevedo S, Esparza M, González-José R. 2009.** Developmental and genetic constraints on neurocranial globularity: Insights from analyses of deformed skulls and quantitative genetics. Evol Biol 36:37-56.
- McBrearty S, Brooks A. 2000.** The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior. J Hum Evol 39:453-563.
- McGrew WC. 1992.** Chimpanzee material culture. Cambridge: Cambridge University Press.
- Medrano Enriquez A. 1999.** La actividad ocupacional y la persona social en San Gregorio Atlapulco-Xochimilco. Época prehispánica (1350-1521 dC) Tesis de Maestría. Escuela Nacional de Antropología e Historia. México.
- Mendonça OJ, Valdano SG, Cocilovo JA. 1994.** Evaluación del dimorfismo sexual y de la deformación artificial en una muestra craneana del borde oriental de la Puna Jujeña. Antrop Biol 2:25-37.
- Mesoudi A, Whiten A, Laland K. 2004.** Perspective: Is human cultural evolution Darwinian? Evidence reviewed from the perspective from the origin species. Evolution 58:1-11.
- Michieli C. 1978.** Los Puelches. San Juan: Instituto de Investigaciones Arqueológicas y Museo.
- Miller GH, Magee JW, Johnson BJ, Fogel ML, Spooner NA, McCulloch MT, Ayleffe LK. 1999.** Pleistocene extinction of *Genyornis newtoni*: Human impact on australian megafauna. Science 283:205-208.
- Montagu MFA. 1960.** An introduction to physical anthropology. Springfield: Charles C. Thomas.
- Monteiro LR. 1999.** Multivariate regression models and geometric morphometrics: the search for causal factors in the analysis of shape. Syst Biol 48:192-199.
- Muller J. 1986.** Archaeology of the lower Ohio River Valley. New York: Academic Press.
- Nelder JA. 1994.** The statistics of linear models: Back to basics. Statistics and computing 4:243-256.

- Neme G. 2002.** Arqueología del alto valle del río Atuel, Provincia de Mendoza. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de La Plata. Argentina.
- Nielsen R, Hellmann I, Hubisz M, Bustamante C, Clark AG. 2007.** Recent and ongoing selection in the human genome. *Nature Rev Genet* 8:857-868.
- Niewoehner WA. 2000.** The functional anatomy of late Pleistocene and recent human carpometacarpal and metacarpophalangeal articulations. Tesis de doctorado. University of New Mexico. USA.
- Niewoehner WA. 2001.** Behavioral inferences from the Skhul/Qafzeh early modern human hand remains. *Proc Natl Acad Sci* 98:2979-2984.
- Niewoehner WA. 2005.** A geometric morphometric analysis of late Pleistocene human metacarpal 1 base shape. En: Slice DE, editor. *Modern morphometrics in physical anthropology*. Nueva York: Kluwer Academic/Plenum. pp 285-298.
- Niewoehner WA. 2006.** Neanderthal hands in their proper perspective. En: Harvati K, Harrison T, editores. *Neanderthals revisited: New approaches and perspectives*. Dordrecht: Springer. pp 157-190.
- Noonan JP, Crop G, Kudaravalli S, Smith D, Krause J, Alessi J, Chen F, Platt D, Pääbo S, Pritchard JK, Rubin EM. 2006.** Sequencing and analysis of neanderthal genomic DNA. *Science* 314:1113-1118.
- Novellino PS. 2002.** Bioarqueología en el sur de Mendoza. En: Gil A, Neme G, editores. *Entre Montañas y Desiertos: Arqueología del Sur de Mendoza*. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Antropología. pp 119-140.
- Novellino PS y Gil A. 2006.** Estrés nutricional, hipoplasia explotación de recursos en el centro sur de Mendoza (Argentina). *Intersecciones en Antropología* 8:17-29.
- Novellino PS, Gil A, Neme G, Durán V. 2004.** El consumo de maíz en el Holoceno tardío del oeste argentino: isótopos estables y caries. *Revista Española de Antropología Americana* 34:85-110.
- Novellino PS y Guichón R. 1997–1998.** Comparación de indicadores dieta y salud entre el sur de San Juan-Norte de Mendoza. *Relaciones* 22-23:125-138.
- Novellino PS y Guichón R. 1999.** Formas de subsistencias e isótopos estables en el sur de Mendoza. *Rev Argent Antropol Biol* 2:323-334.
- Novellino PS, Guichón R, Lagiglia H. 1996.** Indicadores biológicos en restos humanos del Sur de Mendoza: sitio Jaime Prats. *Rev Arqueol Prehist Instit Cie Antropol* 6:69-82.
- Oakley KP. 1956.** *Man the Tool-Maker*. London: British Museum.
- O'Brien E. M. 1981.** The projectile capabilities of an Acheulian handaxe from Olorgesailie. *Curr Anthropol* 22:76-9.

- Odling-Smee FJ, Laland NK, Feldman MW. 2003.** Niche construction: the neglected process in evolution. Princeton: Princeton University Press.
- Oliver G. 1969.** Practical anthropology. Springfield, Illinois: Charles C. Thomas.
- Olson EC, Miller RL. 1958.** Morphological integration: University of Chicago Press.
- Ortega Muñoz A. 1998.** La estimación de edad en restos óseos subadultos mesoamericanos. Colección osteológica de San Gregorio Atlapulco, Xochimilco. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Antropología e Historia. México.
- Oswalt WH. 1976.** An anthropological analysis of food-getting technology. New York: Wiley Interscience.
- Park ZY, Russell DH. 2000.** Thermal denaturation: A useful technique in peptide mass mapping. *Analysis chemistry* 72:2667-2670.
- Parmalee PW. 1975.** A general survey of the vertebrate fauna from Cahokia. *Perspectives in Cahokia Archaeology. Ill Arch Sur Bull* 10:137-155.
- Paschetta C, de Azevedo S, Castillo L, Martínez-Abadías N, Hernández M, Lieberman DE y González-José R. 2010.** The influence of masticatory loading on craniofacial morphology: A test case across technological transitions in the Ohio Valley. *Am J Phys Anthropol* 141:297-314.
- Pavlicev M, Cheverud JM, Wagner GP. 2009.** Measuring morphological integration using eigenvalue variance. *Evol Biol* 36:157-170.
- Pearson OM, Lieberman DE. 2004.** The aging of Wolff's "law": Ontogeny and responses to mechanical loading in cortical bone. *Am J Phys Anthropol Suppl* 39:63-99.
- Perry GH, Dominy NJ, Claw KG, Lee AS, Fiegler H, Redon R, Werner J, Villanea FA, Mountain JL, Misra R, Carter NP, Lee C, Stone AC. 2007.** Diet and the evolution of human amylase gene copy number variation. *Nature Genet* 39:1256-1260.
- Peyron MA, Lassaray C, Woda A. 2002.** Effects of increased hardness on jaw movement and muscle activity during chewing of visco-elastic model foods. *Exp Brain Res* 142:41-51.
- Pigliucci, M. 2001.** Phenotypic plasticity: Beyond nature and nurture. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Pinhasi R, Eshed V, Shaw P. 2008.** Evolutionary changes in the masticatory complex. Following the transition to farming in the Southern Levant. *Am J Phys Anthropol* 135:136-148.

- Plavcan JM. 1994.** Comparison of four simple methods for estimating sexual dimorphism in fossils. *Am J Phys Anthropol* 94:465-476.
- Prat S, Brugal JP, Tiercelin JJ, Barrat JA, Bohn M, Delagnes A, Harmand S, Kimeu K, Kibunjia M, Texier PJ, Roche H. 2005.** First occurrence of early *Homo* in the Nachukui formation (West Turkana, Kenya) at 2.3–2.4 Myr. *J Hum Evol* 49:230-240.
- Prieto M. 1898.** La frontera meridional durante los siglos XVI y XVII. *Xama* 2:117-132.
- Pucciarelli HM, Dressino V, Niveiro M. 1990.** Changes in skull components of the squirrel monkey evoked by growth and nutrition. An experimental study. *Am J Phys Anthropol* 81:535-543.
- Purslow PP. 1985.** The physical basis of meat texture. Observations on the fracture behaviour of cooked bovine *M. semitendinosus*. *Meat Science* 12:39-60.
- Rak Y. 1983.** The australopithecine face. New York: Academic.
- Ravosa MJ, Johnson KR, Hylander WL. 2000.** Strain in the galago facial skull. *J Morphol* 245:51-66.
- Relethford JH. 2002.** Apportionment of global human genetic diversity based on craniometrics and skin color. *Am J Phys Anthropol* 118:393–398.
- Richards MP, Schulting RJ, Hedges REM. 2003.** Archaeology: sharp shift in diet at onset of Neolithic. *Nature* 425:366.
- Richerson PJ, Boyd R. 2000.** Built for speed: Pleistocene climate variation and the origin of human culture. En: Tonneau F, Thompson N, editores. *Perspectives in Ethology: Evolution, culture, and behavior*. New York: Kluwer Academic/Plenum. pp 1-45.
- Richerson PJ, Boyd R. 2005.** Not by genes alone: How culture transformed human evolution. Chicago: University of Chicago Press.
- Richerson PJ, Boyd R, Henrich J. 2010.** Gene-culture coevolution in the age of genomics. *PNAS* 107:8985-8992.
- Richtsmeier JT, DeLeon VB. 2009.** Morphological integration of the skull in craniofacial anomalies. *Orthod Craniofac Res* 12:149-158.
- Rohlf FJ, Slice DE. 1990.** Extensions of Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool* 39:40-59.
- Rosas A, Bastir M. 2002.** Thin-Plate Spline analysis of allometry and sexual dimorphism in the human craniofacial complex. *Am J Phys Anthropol* 117:236-245.
- Ross CF. 2001.** In vivo function of the craniofacial haft: the interorbital "pillar". *Am J Phys Anthropol* 116:108-139.

- Ross CF, Hylander WL. 1996.** In vivo and in vitro bone strain in the owl monkey circumorbital region and the function of the postorbital septum. *Am J Phys Anthropol* 101:183-215.
- Rutherford SL. 2000.** From genotype to phenotype: buffering mechanisms and the storage of genetic information. *Bioessays* 22:1095-105.
- Sabeti PC, Schaffner SF, Fry B, Lohmueller J, Varilly P, Shamovsky O, Palma A, Mikkelsen TS, Altshuler D, Lander ES. 2006.** Positive natural selection in the human lineage. *Science* 312:1614-1620.
- Sabeti PC, Varilly P, Fry B, Lohmueller J, Hostetter E, Cotsapas C, Xie X, Byrne EH, McCarroll SA, Gaudet R, Schaffner SF, Lander ES, The International HapMap Consortium. 2007.** Genome-wide detection and characterization of positive selection in human populations. *Nature* 449:913-918.
- Sardi ML, Novellino PS, Pucciarelli HM. 2006.** Craniofacial morphology in the Argentine Center-West: consequences of the transition to food production. *Am J Phys Anthropol* 130:333-343.
- Scharloo W. 1964.** Mutant expression and canalization. *Nature* 203:1095-1096.
- Scharloo W. 1991.** Canalization: genetic and developmental aspects. *Annu Rev Ecol Syst* 22:65-93.
- Schick K, Toth N. 1993.** Making silent stones speak. New York: Simon and Schuster.
- Schlichting CD, Pigliucci M. 1998.** Phenotypic evolution: A reaction norm perspective. Sunderland: Sinauer Associates.
- Schmidt C. 1998.** Dietary reconstruction among prehistoric humans from Indiana: an analysis of dental macrowear, dental pathology, and dental microwear. Tesis de Doctorado. Purdue University.
- Schmidt C. 2001.** Dental microwear evidence for a dietary shift between two nonmaize-reliant prehistoric human populations from Indiana. *Am J Phys Anthropol* 114:139-145.
- Schmidt C, Greene TR. 1998.** Dental evidence for maize consumption during the Albee phase in Indiana. 43rd Annual Meeting of the Midwest Archaeology Conference, Muncie.
- Schwartz JH. 1995.** Skeleton keys. An introduction to human skeletal morphology, development and analysis. New York: Oxford University Press.
- Sciulli PW. 1997.** Dental evolution in prehistoric Native Americans of the Ohio Valley area. I. Wear and pathology. *Int J Osteoarch* 7:507-524.
- Sciulli PW. 1998.** Evolution of dentition in prehistoric Ohio valley Native Americans: II. Morphology of the deciduous dentition. *Am J Phys Anthropol* 106:189-205.

- Searle SR. 1971.** Linear models. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Searle SR. 1987.** Linear models for unbalanced data. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Semaw S. 2000.** The world's oldest stone artefacts from Gona, Ethiopia: Their implications for understanding stone technology and patterns of human evolution between 2.6-1.5 million years ago. *J Archaeol Sci* 27:1197-1214.
- Sholtis S, Weiss KM. 2005.** Genotypes, phenotypes and variation. En: Hallgrímsson B, Hall BK, editores. *Variation: a central concept in biology*. San Diego: Elsevier Academic Press. pp 499-524.
- Silver M, Di Paolo E. 2006.** Spatial effects favour the evolution of niche construction. *Theor Popul Biol* 20:387-400.
- Smith BH. 1984.** Patterns of molar wear in hunter-gatherers and agriculturalists. *Am J Phys Anthropol* 63:39-56.
- Smith BH. 2007.** Niche construction and the behavioral context of plant and animal domestication. *Evol Anthropol* 16:188-199.
- Smith EA, Winterhalder B. 1992.** Evolutionary ecology and human behavior. New York: Aldine de Gruyter.
- Soffer O, Adovasio JM, Illingworth JS, Amirkhanov HA, Praslov ND, Street M. 2000.** Palaeolithic perishables made permanent. *Antiquity* 74:812-821.
- Sperber G. 2001.** Craniofacial development. London: BC Decker Inc.
- Stahl AB. 1984.** Hominid dietary selection before fire. *Curr Anthropol* 25:151-168.
- Stanford C. 1996.** The hunting ecology of wild chimpanzees: implications for the evolutionary ecology of Pliocene hominids. *Am Anthropol* 98:96-113.
- Stark R. 1997.** The rise of christianity: How the obscure, marginal Jesus movement became the dominant religious force in the western world in a few centuries. San Francisco: HarperCollins.
- Stedman HH, Kozyak BW, Nelson A, Thesier DM, Su LT, Low DW, Bridges CR, Shrager JB, Minugh-Purvis N, Mitchell MA. 2004.** Myosin gene mutation correlates with anatomical changes in the human lineage. *Nature* 428:415-418.
- Stiner MC, Munro ND, Surovell TA. 2000.** The tortoise and the hare: Small-game use, the broad-spectrum revolution, and Paleolithic demography. *Curr Anthropol* 41:39-73
- Stiner MC, Munro ND, Surovell TA, Tchernov E, Bar-Yosef O. 1999.** Paleolithic population growth pulses evidenced by small animal exploitation. *Science* 283 190-194

- Stone L, Lurquin PF. 2007.** Genes, culture and human evolution. A synthesis. Oxford: Blackwell Publishing.
- Stringer C, Andrews P. 2005.** The complete world of human evolution. London: Thames & Hudson.
- Sugimura T, Inada J, Sawa S, Kakudo Y. 1984.** Dynamic responses of the skull caused by loss of occlusal force. *J Osaka Dental Univ* 18:29-42.
- Tang K, Thornton KR, Stoneking MA. 2007.** A new approach for using genome scans to detect recent positive selection in the human genome. *PLoS Biol* 5:e171.
- Testut L, Latarjet A. 1954.** Tratado de anatomía humana. Barcelona: Salvat Editores, S.A.
- Thomason JJ. 1991.** Cranial strength in relation to estimated biting forces in some mammals. *Can J Zool* 69:2326-2333.
- Tobias PV. 1991.** The skulls, endocasts, and teeth of *Homo habilis*. Cambridge: University Press.
- Torres LM. 1911.** Los primitivos habitantes del Delta del Paraná. Buenos Aires: Universidad Nacional de La Plata, Biblioteca Centenaria 4.
- Van Schaik CP, Deaner RO, Merrill MY. 1999.** The conditions for tool use in primates: implications for the evolution of material culture. *J Hum Evol* 36:719-741.
- van Spronsen PH, Weijs WA, Valk J, Prahj-Andersen B, van Ginkel FC. 1991.** Relationships between jaw muscle cross-sections and craniofacial morphology in normal adults, studied with magnetic resonance imaging. *Eur J Orthod* 13:351-361.
- Varela HH. 1997.** La población prehistórica de San Pedro de Atacama. Composición, estructura y relaciones biológicas. Tesis de doctorado. Universidad Nacional de Río Cuarto.
- Varela HH, Covilovo JA. 1996.** Los componentes de la variación intramuestral en la población prehistórica en San Pedro de Atacama, Chile. *Rev Arg Antrop Biol* 1:219-231.
- Vigliani S. 1999.** Cerámica y asentamiento: sistema de producción agrícola Belén-Inka. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Buenos Aires. Argentina.
- Voight BF, Kudravalli S, Wen X, Pritchard JK. 2006.** A map of recent positive selection in the human genome. *PLoS Biol* 4:e72 .
- Waddington CH. 1942.** The canalisation of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150:563.
- Waddington CH. 1957.** The strategy of the genes. Londres : George Allen and Unwin.

- Wagner GP. 1990.** A comparative study of morphological integration in *Apis mellifera* (Insecta, Hymenoptera). *Z Zool Syst Evol-Forsch* 28:48-61.
- Wagner GP. 1996.** Homologues, natural kinds and the evolution of modularity. *Am Zool* 36:36-43.
- Wagner GP y Altenberg L. 1996.** Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution* 50:967-976.
- Wakano JY, Aoki K, Feldman MW. 2004.** Evolution of social learning: A mathematical analysis. *Theor Popul Biol* 66:249-258.
- Walker A, Leakey R. 1993.** The Nariokotome *Homo erectus* skeleton. Cambridge, Massachusetts: Harvard Univ. Press.
- Wang ET, Kodama G, Baldi P, Moyzis RK. 2006.** Global landscape of recent inferred Darwinian selection for *Homo sapiens*. *Proc Natl Acad Sci USA* 103:135-140.
- Weiss E. 2009.** Bioarchaeological science: What we have learned from human skeletal remains. Hauppauge: Nova Science Publishers.
- Weiss E. 2010.** Cranial musculomarkers: A preliminary examination of size, sex, and age effects. *Homo* 61:48-58.
- White TD, Folkers PA. 1991.** Human osteology. San Diego, California: Academic Press.
- Williamson SH, Hubisz MJ, Clark AG, Payseur BA, Bustamante CD, Nielsen R. 2007.** Localizing recent adaptive evolution in the human genome. *PLoS Genet* 3:e90.
- Willmore K, Leamy L, Hallgrímsson BK. 2006.** Effects of developmental and functional interactions on mouse cranial variability through late ontogeny. *Evol Develop* 8(6):550-567.
- Willmore K, Young N, Richtsmeier JT. 2007.** Phenotypic variability: Its components, measurement and underlying developmental processes. *Evol Biol* 34:99-120.
- Winters HD. 1969.** The Riverton culture: A Second Millenium occupation in the central Wabash Valley. Illinois State Museum Reports of Investigations N. 13. Springfield.
- Wood B, Lieberman DE. 2001.** Craniodental variation in *Paranthropus boisei*: a developmental and functional perspective. *Am J Phys Anthropol* 116:13-25.
- Wood CG, Lynch JM. 1996.** Sexual dimorphism in the craniofacial skeleton of modern humans. En: Marcus LF, editor. *Advances in morphometrics*. New York: Plenum Press. pp 407-414.

- Wroe S, McHenry C, Thomason JJ. 2005.** Bite club: comparative bite force in big biting mammals and the prediction of predatory behaviour in fossil taxa. *Proc of the Royal Society of London Series B* 272:619-625.
- Wynn T. 1988.** Tools and the evolution of human intelligence. En: Byrne R, Whiten A, editores. *Machiavellian intelligence*. Oxford: Clarendon Press. pp. 271-284.
- Wynn T. 1991.** Tools, grammar and the archaeology of cognition. *Camb Archaeol J* 1:191-206.
- Yaremko R M, Harari H, Harrison RC, Lynn E. 1982.** Reference handbook of research and statistical methods in psychology: for students and professionals. New York, NY: Harper & Row.
- Yarnell RA. 1993.** The importance of natives crops during de Late Archaic and Woodland periods. En: Scarry M, editor. *Foraging and farming in the Eastern Woodland*. Gainesville: University Press of Florida. pp 13-26.
- Zakharov VM. 1992.** Population phenogenetics: analysis of developmental stability in natural populations. *Acta Zoologica Fennica* 191:7-30.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL. 2004.** Geometric morphometric for biologists. London: Elsevier Press.



UNRC
Biblioteca Central



71197

71197