

Genética cuantitativa aplicada a la evolución craneofacial en Asia y América

DE AZEVEDO S¹, PASCHETTA C¹,
CASTILLO L², GONZÁLEZ M¹,
HERNÁNDEZ M³, MARTÍNEZ-ABADÍAS N³,
PUCCIARELLI HM^{4,5}, GONZÁLEZ-JOSÉ R¹

Rev. Esp. Antrop. Fís. (2010) **31**: 13-38

Aceptado: 22 junio 2010

- ¹ Centro Nacional Patagónico. C. Nac. Inv. C. y T. (CONICET). Puerto Madryn, Argentina.
- ² U. Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Bvd. Brown s/n, 9120, Puerto Madryn, Argentina.
- ³ Unitat d'Antropologia, Deprt. Biologia Animal, Universitat de Barcelona. Spain.
- ⁴ División Antropología del Museo de La Plata (FCNyM, UNLP), La Plata, Argentina.
- ⁵ Consejo Nacional Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Buenos Aires, Argentina.

Palabras clave: morfometría geométrica, noreste asiático, genética cuantitativa; poblamiento de América, adaptación al frío

El fenotipo craneofacial presente en las poblaciones humanas del noreste asiático es considerado como una especialización de la morfología craneofacial generalizada del Pleistoceno tardío, y aparece en el registro arqueológico por primera vez en el este Asiático a mediados del Holoceno. Una vez evolucionados en Asia, estos rasgos (e.g. marcado aplastamiento facial, bóvedas redondeadas y maxilares altos, narices angostas) comienzan a dispersarse hacia América y actualmente se observan con frecuencia variable en las poblaciones del Nuevo Mundo. El origen de dicho fenotipo generalmente se explica a través de una hipótesis adaptativa, sugiriendo adaptaciones al frío extremo del Noreste Asiático durante la última glaciación. Sin embargo, dicha hipótesis no se ha evaluado formalmente utilizando la teoría Genético-Cuantitativa, que permite medir la importancia de agentes evolutivos estocásticos y no-estocásticos en la partición de la varianza fenotípica. Aquí se utilizan estimadores de forma morfogeométricos sobre cráneos asiáticos y americanos y se aplica el modelo de Lande para detectar la acción de la Deriva Genética o la Selección Natural en el origen de la variación craneofacial.

© 2010 Sociedad Española de Antropología Física

Introducción

La salida de *Homo sapiens* desde África (Lahr, 1996; Stringer y McKie 1996; Klein 1999) con su expansión posterior hasta el este asiático y de ahí hacia América por el estrecho de Bering durante el Pleistoceno tardío está asociada a notables cambios en su morfología craneana. Como resultado final de este proceso de dispersión, 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; González-José et al. 2008). Esta alta diversificación se ha estudiado desde múltiples perspectivas. Por ejemplo, la denominación "Paleoamericano" (Neves y Pucciarelli 1991; Neves et al. 2003; Neves y Hubbe 2005) define a un conjunto de caracteres ancestrales en nuestra especie. Este patrón de rasgos no derivados, o generalizados (Lahr, 1996) se observa no sólo en los restos antiguos de América sino también en poblaciones modernas (González-José et al. 2003). Contrariamente, tanto en el este asiático como en América, y en sincronía con estas poblaciones generalizadas, evolucionan poblaciones portadoras de rasgos craneofaciales altamente especializados o derivados, clásicamente

camente definidos como “Mongoloides” (Howells, 1973; 1989; Lahr, 1996; Brown, 1999). El lugar y fecha de la primera entrada al continente, la rapidez y dirección de las dispersiones, así como la variedad de respuestas culturales a los cambios climáticos durante el Pleistoceno tardío son temas de continuo debate. Esta complejidad hace que el poblamiento inicial de América sea uno de los eventos más desafiantes en la reconstrucción de nuestra prehistoria. Algunos modelos de poblamiento americano basados en aspectos morfológicos de restos humanos ponen énfasis en las peculiaridades de los restos más antiguos o Paleoamericanos (Neves y Pucciarelli 1991; Neves et al. 2003; Neves y Hubbe 2005). Según este modelo, conocido como “Dos Componentes Biológicos”, el continente americano habría sido poblado sucesivamente por dos poblaciones diferentes, provenientes de dos oleadas migratorias separadas cronológicamente y con diferentes orígenes en Asia, entrando primero aquellos con una morfología generalizada (Paleoamericanos) quienes posteriormente fueron reemplazados por grupos de rasgos derivados. Así, la posterior expansión de los grupos norte asiáticos ya “adaptados” dentro del Nuevo Mundo explicaría la presencia de los rasgos derivados en poblaciones amerindias (Neves y Pucciarelli 1991; Powell y Neves 1999; Brace et al. 2001). Por otro lado, los análisis genéticos basados en ADNmt y cromosoma Y indican que la diversidad molecular de la mayoría de las poblaciones nativas americanas tienen un único origen en Asia y que poseen 5 haplogrupos distintos (A-D y X), los cuales se consideran linajes fundadores (Zegura et al 2004, Merriwether et al 1995, Bonato y Salzano 1997).

En la literatura sobre poblamiento americano, el modelo que emerge de los datos moleculares se conoce como “Oleada Migratoria Única” (o “Single Wave”) e implicaría que la diversidad encontrada en las poblaciones americanas, tanto genética como morfológica, se debería a una evolución in situ en el continente americano, lo cual es visto como una hipótesis que se contraponen a la mencionada anteriormente de “Dos Componentes Migratorios”. Otros autores, en un intento por unificar la información que deriva de los datos genéticos, morfológicos y arqueológicos, ponen énfasis en la aparición y dispersión de las poblaciones circum-árticas como un evento clave en la fase final del poblamiento. Así por ejemplo, González-José et al. (2008) presentan un modelo de poblamiento para el Nuevo Mundo que tiene en cuenta una población fundadora que ocupó Beringia durante la última glaciación, caracterizada por una alta diversidad craneofacial y linajes genéticos fundadores (ADNmt, cromosoma Y y algunos alelos autosómicos). Las poblaciones asiáticas generalizadas que se expandieron hasta Beringia cerca del último máximo glacial se habrían asentado allí durante cierto tiempo (~ 5.000 años), perdiendo ciertos linajes moleculares asiáticos y originando otros nuevos. Así, la población fundadora que ocupó Beringia estaría caracterizada por alta diversidad craneofacial y linajes de ADNmt, cromosoma-Y y alelos autosómicos fundadores (Santos et al., 1995; Santos et al., 1999; Tamm et al., 2007; Wang et al., 2007; Fagundes et al., 2008). Luego de la expansión de los pobladores de Beringia en América, un flujo génico circum-ártico más reciente, durante el Holoceno, pudo haber permitido la dispersión de caracteres derivados del noreste asiático y de algún linaje genético particular desde el este asiático hacia América, así como desde América hasta el este Asiático (González-José et al., 2008).

Tal vez la labor más compleja en el marco del debate acerca del poblamiento Americano, y la más ligada a los últimos avances en el campo de la genética cuantitativa, sea descifrar el tempo y modo de la aparición y dispersión de la variabilidad morfológica en el este asiático y el Nuevo Mundo. Dado que el continente americano fue poblado exclusivamente por grupos asiáticos, y en esto sí parece haber un consenso (si consideramos a los Paleoamericanos como “asiáticos pre-adaptados al frío”), entender la variabilidad morfológica inicial y su distribución cronológica y espacial en Asia es un paso clave para comprender los espectros de variación observados en el Nuevo Mundo. En relación a la historia poblacional de Asia oriental, una hipótesis asumida comúnmente es que la morfología moderna del este asiático (caras altas y anchas con marcado aplastamiento facial, bóvedas redondeadas y maxilares altos, órbitas también altas y narices angostas, pliegue epicántico, etc) habría evolucionado como resultado de un conjunto de adaptaciones al clima frío intenso predominante en el noreste Asiático durante el último máximo glacial (Howells,

1973; 1989; Lahr, 1996; Brown, 1999, Hanihara 1994, Roseman 2004). Luego, estas poblaciones adaptadas al frío se habrían dispersado por el este asiático (Coon 1962, Howells 1960, 1986, Beals 1972, Hanihara 1994). Las poblaciones con este patrón craneofacial han sido llamadas clásicamente en la literatura antropológica como “mongoloides” o “mongoloides típicos” (Lahr 1996). Sin embargo existe considerable variación para estos rasgos, de hecho ocupan un extremo del continuo de variación craneofacial observado en humanos anatómicamente modernos (González-José et al. 2008). Más allá de su amplia distribución geográfica en el este asiático existen el interrogante de cómo se originaron estos rasgos y cómo entraron y se dispersaron en el continente Americano. Actualmente la expresión de estos fenotipos derivados es variable en las poblaciones del Nuevo Mundo. Sin embargo su expresión máxima (todos los rasgos presentes en su máximo grado de expresión fenotípica) sólo se observa en los grupos esquimales y aleutianos que habitan las zonas cercanas al círculo polar Ártico. Por todas estas particularidades, el uso de categorías discretas como “Mongoloide”, “Paleoamericano”, etc., si bien ha promovido una discusión amplia sobre la alta diferenciación craneofacial en América, no es de utilidad en el planteo de modelos de poblamiento (una aplicación de este enfoque puede verse en González-José et al 2008) dado el reduccionismo que representa.

Los mecanismos involucrados en la diferenciación morfológica de las poblaciones humanas modernas, incluidas las asiáticas y americanas, constituyen un tema de debate permanente (e.g. Lahr, 1996; Powell y Neves, 1999; Ackermann y Cheverud, 2004a; Roseman y Weaver, 2004; Green 2007; Roseman y Weaver, 2007; Dillehay 2009; González-José et al., 2008; Gunz et al 2009). Este trabajo propone estudiar los patrones de variación y covariación morfológica del cráneo humano a través de la aplicación de la teoría genética cuantitativa (GC) y de las herramientas de la morfometría geométrica (MG). Es preciso destacar que, a pesar de que existe una apreciación general de que varios factores ambientales pueden haber influido en la evolución del cráneo humano, raramente las hipótesis adaptacionistas se ponen a prueba formalmente. De hecho, muchos estudios correlacionales presentan asociaciones significativas entre rasgos craneométricos y varios índices climáticos (e.g. Beals 1972; Guglielmino-Matessi et al. 1979; Carey y Steegmann Jr. 1981; Steegmann Jr. y Platner, 1968; Franciscus y Long, 1991; Churchill et al. 2004). Sin embargo, aunque este tipo de estudios son sugerentes porque detectan asociaciones entre gradientes ambientales y determinado fenotipo, o bien porque demuestran una mejor performance de determinado rasgo, no prueban la acción de la selección natural en su acepción estricta, tal cual se la entiende en el contexto de la genética de poblaciones y de la genética-cuantitativa (GC). La GC proporciona las herramientas indicadas para estudiar formalmente una hipótesis adaptacionista, evaluando la huella que habría dejado un agente evolutivo no aleatorio sobre los patrones de variación entre y dentro de poblaciones. Por su parte, la morfometría geométrica aporta grandes ventajas en relación a la morfometría tradicional, ya que permite preservar la naturaleza geométrica del organismo estudiado durante todo el análisis, y probablemente uno de sus mayores beneficios sea la directa visualización de la variación en la forma, la cual puede estudiarse independientemente del tamaño. El modelo genético cuantitativo que se aplica en este estudio parte de la ecuación multivariada de Lande (1979), que ha sido previamente usada en estudios evolutivos, con diferentes objetivos o aplicaciones. Sólo algunas de estas aplicaciones utilizan estos conceptos genético-cuantitativos sobre datos de tipo morfo-geométricos (e.g. Klingenberg y McIntyre 1998; Klingenberg y Leamy 2001; Klingenberg et al. 2001; Polly 2004; Perez y Monteiro 2009). La combinación de métodos de MG y de la genética cuantitativa multivariada constituye una aproximación robusta y potente para explorar los patrones evolutivos de fenotipos complejos, ya que la teoría genética se aplica sobre indicadores que respetan la naturaleza geométrica del concepto de forma.

El objetivo del presente trabajo es poner a prueba la hipótesis neutral de la evolución del cráneo humano, utilizando estimadores de forma morfo-geométricos y un modelo basado en la teoría genético-cuantitativa (Lande 1979, ver abajo). La combinación de estas herramientas permite identificar aquellos rasgos que podrían haber evolucionado por Deriva Genética (DG). Aplicado sobre

Tabla 1. Tamaño muestral y coordenadas geográficas de las poblaciones estudiadas.

Origen geográfico/Población	Museo Institución	Código	Sexo (F/M)	Total	Latitud	Longitud
Provincia de Buenos Aires, Argentina/Araucanos	MLP	ARA	26/16	42	36,75 °S	59,8 °O
Australia/Aborígenes	MDH	AUS	16/21	37	34,93 °S	138,5 °E
Península de Baja California Sur, México/Pericú	ENAH/BCS	BCA	12/12	24	24,17 °N	110,4 °O
Bolivia/Quechua, Aymara	MLP	BOL	6/12	18	16,52 °S	68,09 °O
EEUU/Californios	MDH	CAL	24/27	51	36,98 °N	122,01 °O
Calama, desierto de Atacama, Norte de Chile	MDH	CALA	11/12	23	23,43 °S	70,40 °O
Suroeste de Groenlandia/Esquimales	MDH	ESK	28/19	47	67,00 °N	50,80 °O
Venezuela/Mapure	MDH	MAP	17/21	38	10,07 °N	69,3 °O
Ecuador/indios de Paltacalo	MDH	PAL	28/32	60	4,00 °S	79,3 °O
Ancón, Perú	MDH	PER	15/14	29	12,00 °S	77,09 °O
Pampa Grande, Salta, Argentina	MLP	PG	16/9	25	24,85 °S	65,4 °O
Islas Azores/Portugueses	MDH	POR	22/9	31	38,70 °N	9,1 °O
Río Negro, Argentina/Patagones de Río Negro.	MLP	RN	9/9	18	40,85 °S	63 °O
Siberia, Rusia/Ourga, Tchouktchki, Buriatos	MDH	SIB	17/24	41	62,15 °N	117,65 °E
Saint Jean de Luz, Francia/Vascos	MDH	SJL	25/24	49	43,47 °N	3,8 °O
Chubut, Argentina/ Patagones de Chubut	MDH	TEH	12/16	28	43,20 °S	65,2 °O
Valle Central de México/Tlatelolco	ENAH	TLA	11/21	32	19,43 °N	99 °O
Wamba, Valladolid, España	UCM	WA	33/29	62	40,45 °N	3,5 °O
Zarautz, España/Vascos	MDH	ZAR	23/30	53	43,47 °N	3,8 °O
TOTAL			351/357	708		

MLP: Museo de la Plata (Universidad Nacional de la Plata, Facultad de Cs. Naturales y Museo), ENAH: Escuela Nacional de Antropología e Historia, México D.F. (Instituto Nacional de Antropología Biológica), MDH: Musée de l'Homme (Museum Nationale d'Histoire Naturelle), UCM: Depto. de Zoología y Antropología Física, Facultad de Cs. Biológicas (Universidad Complutense de Madrid), BCS: Museo Municipal de la Paz, Baja California Sur, México (Museo Nacional de Antropología e Historia).

poblaciones americanas y asiáticas, el modelo puede ayudar a resolver si los rasgos derivados, asociados principalmente a las poblaciones circum-árticas y del noreste asiático, tienen un origen adaptativo, según sugiere la hipótesis adaptacionista. Es importante destacar que a diferencia de otras investigaciones que infieren adaptaciones al clima de estructuras craneofaciales usando aproximaciones correlacionales, aquí se parte de la Teoría Neutral, intentando detectar desviaciones de la neutralidad en lugar de deducir eventos adaptativos a partir de correlaciones. Partir de un escenario simple, que solo incluya fuerzas evolutivas estocásticas (mutación, deriva génica), permite construir hipótesis simples y fácilmente evaluables acerca de los patrones de diversificación de las poblaciones. Primero debería demostrarse que sus predicciones son incorrectas antes que la alternativa (selección balanceadora) se considere seriamente.

Materiales y Métodos

La Muestra

Se utilizó una muestra compuesta por imágenes digitales de 714 cráneos humanos modernos fotografiados en normas lateral, frontal y basal. Esta muestra abarca 22 grupos de Europa, Asia, América y Oceanía (Tabla 1) y pertenece a una base de datos que ya ha sido utilizada en publicaciones previas (González-José et al.2003; Martínez-Abadías, 2005; González-José et al., 2006, 2008). Todos los cráneos fueron fotografiados usando una cámara Sony Mavica MVC-CD350 (3.2 megapíxeles de definición), de acuerdo con las recomendaciones de Zelditch et al. (2004). Para tomar la foto en norma lateral, cada cráneo fue orientado en el plano de Frankfurt. La línea formada por los landmarks prion-inion, que define el plano sagital, se posicionó ortogonal al objetivo de la cámara. Para la norma frontal, el cráneo se posicionó en el plano de Frankfurt, con el plano coronal situado perpendicularmente al objetivo de la cámara. Para la norma basal, se colocó el cráneo con su superficie oclusal perpendicular al lente de la cámara. El efecto de borde se controló

Tabla 2. Landmarks utilizados y sus definiciones.

Estructura (Norma)	Landmark	Definición		
Alveolar (basal)	pr	<i>Prostion</i>	Punto sagital más anterior en la línea media del proceso alveolar del maxilar	
	ec	<i>Ectomolar</i>	Punto más lateral sobre el borde alveolar externo	
	pal	<i>Palato</i>	Intersección del maxilar y los huesos palatinos en el plano sagital	
	pri	<i>Prostion interno</i>	Punto sagital más posterior en la línea media del proceso alveolar del maxilar	
	eci	<i>Ectomolar interno</i>	Punto más lateral sobre el borde alveolar interno	
	al	<i>Alveolar</i>	Límite posterior del arco alveolar maxilar en la sutura pterigo-alveolar	
Base (basal)	ho	<i>Hormion</i>	Punto sagital más posterior en el vómer	
	ov	<i>Oval</i>	Punto más lateral sobre el margen del foramen oval	
	ra	<i>Radicular</i>	Borde posterior del arco cigomático, a la altura del porion	
	ms	<i>Mastoidal</i>	Punto más inferior en el proceso mastoideo	
	op	<i>Opistion</i>	Punto sagital sobre el margen posterior del foramen magnum	
	ba	<i>Basion</i>	Punto sagital sobre el margen anterior del foramen magnum	
Bóveda (lateral)	g	<i>Glabela</i>	Punto sagital más anterior sobre el hueso frontal cuando el cráneo está en el plano horizontal de Frankfurt	
	b	<i>Bregma</i>	Punto de intersección entre las suturas coronal y sagital	
	i	<i>Inion</i>	Punto infero-posterior de la bóveda...	
	po	<i>Porion</i>	Punto más superior sobre el margen del orificio auditivo externo	
Cara (lateral)	n	<i>Nasion</i>	Punto de intersección entre la sutura frontonasal y el plano sagital	
	fma	<i>Frontomalar anterior</i>	Punto donde la sutura frontocigomática interseca el borde de la órbita	
	op	<i>Orbitario posterior</i>	Punto más posterior en el borde de la órbita vista en norma lateral	
	oi	<i>Orbitario inferior</i>	Punto más inferior en el borde de la órbita	
	y	<i>Yugal</i>	Punto antero-inferior sobre el borde superior del arco cigomático entre los procesos temporal y frontal del cigomático	
	ci	<i>Cigomaxilar inferior</i>	Punto más inferior en el tubérculo cigomaxilar	
	ena	<i>Espina nasal anterior</i>	Punto más anterior sobre la espina nasal anterior	
	pr	<i>Prostion</i>	Punto (sagital) más anterior en la línea media del proceso alveolar del maxilar	
	Masticatorio (basal)	cmp	<i>Cigomaxilar posterior</i>	Punto sobre la sutura cigomáticomaxilar más anterior en el borde interno del arco cigomático
		z	<i>Zigion</i>	Punto más lateral en el borde externo del arco cigomático
zi		<i>Zigion interno</i>	Punto más lateral en el borde interno del arco cigomático	
pac		<i>PAC</i>	Punto más posterior en el borde interno del arco cigomático	
ho		<i>Hormion</i>	Punto sagital más posterior en el vómer	
pfg		<i>PFG</i>	Punto más posterior en el borde de la fosa glenoidea	
cma		<i>Cigomaxilar anterior</i>	Punto sobre la sutura cigomaxilar más anterior en el borde externo del arco cigomático	
Nasal (frontal)	n	<i>Nasion</i>	Punto de intersección entre la sutura frontonasal y el plano sagital	
	nm	<i>Nasomaxilar</i>	Intersección entre la sutura nasofrontal, maxilofrontal, y nasomaxilar	
	al	<i>Alare</i>	Punto más lateral en el margen de la apertura nasal	
	na	<i>Nariale</i>	Punto más inferior sobre el borde (externo) de la apertura piriforme o nasal	
	ena	<i>Espina nasal anterior</i>	Intersección entre el borde (externo) de la apertura piriforme y el plano sagital	

situando al cráneo en el centro del campo de visión para que la imagen de este no se extendiera dentro de la región de distorsión. Cada cráneo fue fotografiado junto a una escala de 5 cm y una etiqueta registrando el sexo asignado al individuo, su número de catálogo y población a la cual pertenece según el catálogo del museo.

A partir de las imágenes se capturaron coordenadas de landmarks en dos dimensiones. Se consideraron solamente los individuos adultos y no deformados de ambos sexos. La determinación de sexo y edad fue hecha siguiendo a Buikstra y Ubelaker (1994). Los landmarks seleccionados para

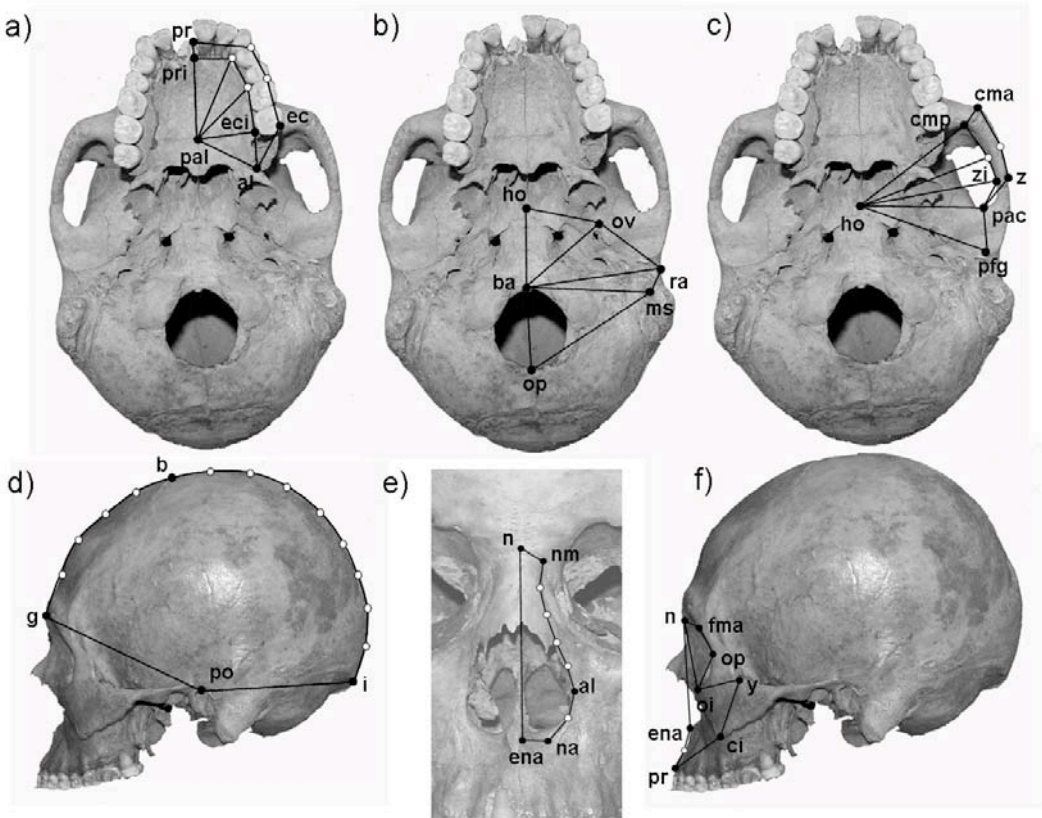


Figura 1. Configuraciones de landmarks estudiadas: a) Alveolar, b) Base, c) Masticatorio, d) Bóveda, e) Nasal y f) Cara Lateral. Los nombres para los landmarks tipo I (puntos negros) se encuentran detallados en la tabla 1. Los puntos blancos corresponden a los semilandmarks).

el análisis se encuentran descritos en la Tabla 2 y en la Figura 1. Se utilizaron tanto landmarks de tipo I (anatómicos) como semilandmarks (Dryden y Mardia 1998).

Modelo Genético Cuantitativo

La teoría evolutiva ofrece un fundamento para estudiar el cambio morfológico basándose en la comprensión de los patrones de variación/covariación y su cambio a nivel intra e intergrupar. Esto se debe a que las fuerzas evolutivas dependen de la variación intraespecífica, que actúa como el “combustible” de la diversificación poblacional (Ackermann y Cheverud, 2004a).

Lande (1979) propuso un marco teórico y estadístico para la generalización multivariada de la teoría de la selección basada en la genética cuantitativa (Arnold et al. 2001; McGuigan 2006). Lo que se aplica aquí es un simple modelo que, de ahora en adelante, se podría llamar test de deriva de Lande. El mismo ha sido aplicado previamente al estudio de la evolución morfológica en primates (Ackermann y Cheverud 2002; Marroig y Cheverud 2004) y homínidos (Ackermann y Cheverud 2004a; Weaver et al. 2007; Perez y Monteiro 2009). La esencia del modelo es que la acción de la deriva puede ser evaluada a través de una simple comparación entre el patrón de variación dentro y entre grupos, medidos a través de matrices de varianza/covarianza (Marroig y Cheverud 2004). Si una población se diversificó y evolucionó en n poblaciones por la acción de la deriva

genética (DG), se espera que, después de un número de generaciones dado, la media esperada de cierto carácter para todas las poblaciones derivadas sea igual que la media de la población ancestral. Si bien los promedios poblacionales de las poblaciones resultantes pueden diferir, el patrón de variación (matrices de V/CV) entre ellos para los rasgos estudiados, debería permanecer proporcional a la variación en la población ancestral que les dio origen. La variación entre poblaciones será también proporcional al número de generaciones e inversamente proporcional al tamaño efectivo poblacional (Arnold et al. 2001).

El test de deriva de Lande puede expresarse a través de la siguiente ecuación:

$$B_t = G(t / N_e)$$

donde B_t es la matriz de V/CV entre poblaciones (between-population variance/covariance matrix, en inglés) en la generación t , G es la matriz de V/CV genética aditiva de la población ancestral a partir de la cual derivan las poblaciones actuales, y N_e es el tamaño poblacional efectivo de la población ancestral. La matriz G suele ser muy difícil de obtener puesto que para calcularla se requieren individuos emparentados. Como excepción puede citarse el trabajo de Martínez-Abadías (Martínez-Abadías 2007; Martínez-Abadías et al. 2009) que calcula G en una población humana para la cual cuenta con una colección de cráneos y su respectiva información genealógica.

Más allá de la disponibilidad de G , existe evidencia de que las matrices de V/CV fenotípica y genética serían proporcionales, especialmente para rasgos morfológicos, en diversos organismos (Cheverud 1988; Cheverud 1996a; Koots y Gibson 1996; Marroig y Cheverud 2001; Marroig y Cheverud 2004; Roff 1995) lo que permite sustituir G por su contraparte fenotípica en estudios evolutivos (Cheverud y Marroig 2007). Además, al no contar con la población ancestral, su variación intragrupal debe estimarse a partir de las poblaciones actuales (derivadas de ella) calculando la matriz de V/CV fenotípica promediada y ponderada a lo largo de los grupos (W , pooled within-group variance/covariance matrix, en inglés). Al sustituir G por W se obtiene:

$$B_t \propto W(t / N_e)$$

dado que t y N_e son constantes, el patrón esperado de la variación fenotípica entre grupos debería ser proporcional a la variación fenotípica intra-grupal ($B \sim W$), si las poblaciones se diversificaron sólo por acción de procesos evolutivos estocásticos. En una escala logarítmica y luego de aplicar un Análisis de Componentes Principales (ACP) sobre W , la relación entre W y B puede expresarse como una ecuación de regresión simple:

$$\ln B_i = \ln(t / N_e) + \beta \ln(W_i)$$

donde B_i es la varianza entre poblaciones y W_i es la varianza dentro de poblaciones para el i -ésimo eigenvector extraído de W (ver abajo), t es el tiempo en generaciones y N_e el tamaño efectivo de la población (Ackermann y Cheverud, 2004a). Si la diferenciación ocurrió por deriva se espera una pendiente (β) de 1 para la regresión de la varianza entre grupos sobre la varianza dentro de grupos. Por otro lado, una pendiente de regresión mayor a 1 indica que uno o más de los primeros componentes principales (CP) es más variable en relación a los otros, mientras que pendientes menores a 1 indican que las poblaciones son más divergentes para los CP bajos.

Así, la hipótesis nula del modelo es que la evolución de la morfología del cráneo humano se debe puramente a la acción de la deriva genética (DG). La principal predicción de esta hipótesis es que la divergencia en los rasgos morfológicos entre grupos será proporcional al grado de variación interna de la población ancestral. El rechazo de la hipótesis nula indica un patrón no concordante con DG, dejando como alternativa otros procesos evolutivos no aleatorios, como la selección natural (SN). Si la SN estuvo involucrada en el proceso de diversificación poblacional, el modelo señala cuáles son los rasgos potencialmente seleccionados. El rechazo de la hipótesis nula es un indicador de que la SN ha tenido un rol en la evolución de los caracteres en cuestión o de que estos

caracteres no se ajustan al modelo genético-cuantitativo usado en el test estadístico (Roseman y Weaver 2007). Además es importante tener presente la naturaleza compleja e integrada del cráneo. Es decir, existen interacciones complejas entre los diferentes elementos craneofaciales (Bhat and Enlow, 1985; Lieberman et al., 2004; Bastir, 2008) lo que hace que la variabilidad de estos elementos no sea completamente independiente, de modo que la selección natural no necesariamente sea la causa de todos los aspectos morfológicos observados. La integración es ‘pervasiva’ en el cráneo humano (Lieberman et al. 2000a,b; Bookstein et al. 2003; González-José et al. 2004; Bastir et al. 2004; Bastir & Rosas, 2004, 2005, 2006) pudiendo impulsar o limitar la evolvabilidad de su morfología y determinar se respuesta evolutiva (McGuigan, 2006).

Regiones del cráneo

El cráneo de los mamíferos ha sido estudiado por décadas a través del análisis de componentes funcionales (e.g. Moss y Young 1960, Pucciarelli et al. 1990, 1999 y 2000, 2003) y a través del estudio de la modularidad y la integración morfológica (e.g. Bastir and Rosas, 2005; Bookstein et al., 2003; Enlow 1990; Lieberman et al., 2000a; Mitteroecker and Bookstein, 2008), el cual es un acercamiento integrador más reciente hacia el examen cuantitativo de subconjuntos independientes de rasgos altamente correlacionados, o módulos (Goswami, 2006). El concepto de integración se refiere a la asociación genética, epigenética o funcional entre elementos, y sus resultados generalmente se reconocen como patrones de covariación significativa y jerárquica entre componentes de un sistema (Lieberman et al. 2002). Klingenberg (2004) define un módulo como una unidad cuyas partes están fuertemente interconectadas, pero que es relativamente independiente de otras unidades dentro de un sistema más grande. A su vez, dentro de un módulo puede haber módulos más pequeños (módulos jerárquicos), o el mismo rasgo puede formar parte de distintos módulos; integración y modularidad son dos conceptos íntimamente ligados (Willmore et al. 2007, Bastir y Rosas 2005).

El cráneo humano está jerárquicamente organizado (Bastir and Rosas, 2005) en dos unidades o componentes mayores: el componente facial compuesto por los huesos que rodean las cápsulas nasal, oral y faríngea, y el componente neurocranial compuesto por la bóveda y el basicráneo que rodean al cerebro (Moss, 1968; Pucciarelli et al., 1990; Willmore et al. 2006). Estas dos unidades funcionales pueden ser divididas siguiendo diferentes criterios. En general hay tres grandes regiones que se diferencian por su origen embrionario, crecen durante diferentes fases ontogenéticas y su desarrollo es regulado por diferentes factores genéticos y epigenéticos. Estas regiones son el neurocráneo, basicráneo y esplanocráneo (Hallgrímsson et al. 2007; Lieberman et al. 2002; Sperber 2001).

Siguiendo a Ackermann y Cheverud 2004b, en este trabajo se estudiaron diferentes configuraciones de landmarks que representan las siguientes regiones: cara (esplanocráneo), bóveda (neurocráneo), nasal (esplanocráneo), alveolar (esplanocráneo), masticatorio (esplanocráneo) y base (basicráneo) (Figura 1). Estas regiones están interconectadas e integradas entre sí, pero pueden también tener cierto grado de independencia ya que se ven afectadas por el crecimiento de diferentes órganos y por la acción de distintos factores hormonales (Ackermann y Cheverud 2004b). Si bien al trabajar en dos dimensiones es difícil estudiar una configuración total del cráneo, se definió el módulo Lateral Total (TL) que incluye a todos los landmarks en norma lateral en una sola configuración, como aproximación global a la forma del cráneo.

Análisis morfogeométrico y estadístico

Se utilizaron herramientas de análisis morfogeométrico, las cuales además de ofrecer precisión y exactitud en las descripciones de la forma de los organismos, son ventajosas por su capacidad de extraer y comunicar información acerca de la localización espacial de la variación morfológica. Los landmarks y semilandmarks fueron digitalizados y procesados utilizando los programas TPSDig y TPSUtil (Rohlf 2004a, b). A continuación, se realizó un ajuste de Procrustes sobre las

configuraciones originales de cada región del cráneo separadamente utilizando el programa TpsRelW (Rohlf 2003). Este programa ofrece un algoritmo que permite ‘relajar’ los semilandmarks a lo largo de las tangentes al contorno para minimizar la energía de torcimiento (bending energy, en inglés) hasta encajar con una configuración de referencia (Bookstein 1997). Luego de la superposición de Procrustes, la información de forma es condensada en las coordenadas alineadas de los individuos y el tamaño es expresado por un escalar, el centroid size (cs). Se realizó una estandarización del sexo sobre los valores femeninos de las coordenadas alineadas de los individuos ($\text{valor ajustado mujer} = \text{valor mujer} + [\text{valor promedio hombre} - \text{valor promedio mujer}]$) siguiendo a Ackermann et al. (2006), para evitar el potencial efecto del dimorfismo sexual. Se calculó entonces la matriz W (matriz de V/CV fenotípica promediada y ponderada intragrupal) a partir de las coordenadas de landmarks ajustadas por Procrustes y corregidas por sexo. Para simplificar los siguientes cálculos, esta matriz se redujo a sus componentes principales (CP). Por definición, estos CP no están correlacionados entre ellos de modo que la matriz W es una matriz diagonal sin covarianzas entre los componentes. Los scores de las poblaciones para cada componente principal se calcularon multiplicando los promedios poblacionales de las variables originales por los coeficientes normalizados de cada CP (eigenvectores obtenidos a partir de la matriz W). Así, la varianza entre-poblaciones (matriz B) para cada componente principal se puede calcular entonces como la varianza a lo largo de los promedios poblacionales de los scores de los CP (Marroig y Cheverud 2004). En resumen, la matriz W es la matriz de V/CV intragrupal ponderada y expresa la variación interna de la población ancestral, y B es la varianza de los promedios poblacionales en el espacio de los CP que refleja el grado de diversificación de las poblaciones descendientes.

Los ACP se calcularon para todas las sub-configuraciones de landmarks o regiones estudiadas utilizando el programa MorphoJ (Klingenberg 2008). Por otro lado, se escribió un script para ejecutar en el programa R 2.5.0 (R-Development Core Team 2008), el cual permite calcular fácilmente el modelo de distintas maneras, por ejemplo, dividiendo la muestra en subgrupos de poblaciones. De esta manera es posible usar diferentes criterios de agrupación para las poblaciones estudiadas. Si la influencia de factores no aleatorios fue capaz de generar suficiente divergencia craneofacial en un corto período de tiempo, entonces la subdivisión de la muestra usando un criterio geográfico podría ayudar a detectar posibles señales de presiones selectivas. En este caso, lo que se intenta detectar es alguna señal de selección actuando sobre los rasgos que caracterizan a las poblaciones del noreste asiático y circum-árticas. Así, el criterio de subdivisión de la muestra se basó en la presencia o ausencia de esas poblaciones, por ejemplo “americanos + asiáticos”, “americanos” y “americanos - esquimales”.

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). El ajuste de Procrustes elimina el efecto de escala pero no la variación en la forma que está asociada o es causada por el tamaño. Existen trabajos previos (Lahr and Wright, 1996; Rosas and 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), consideramos que rehacer los cálculos luego de corregir por el efecto alométrico podría ser de gran interés. Para eliminar el efecto de las alometrías (aquella variación en la forma que está asociada o es causada por la variación en tamaño) se usaron las coordenadas de landmarks residuales luego de la regresión multivariada de las coordenadas de procrustes en el logaritmo natural del cs (variable independiente). Las regresiones se calcularon utilizando el programa MorphoJ (Klingenberg 2008).

Finalmente, se utilizó otro criterio para analizar los datos basado en la variación de la muestra. El análisis de componentes principales (ACP) ayuda en la interpretación de los datos resumiendo

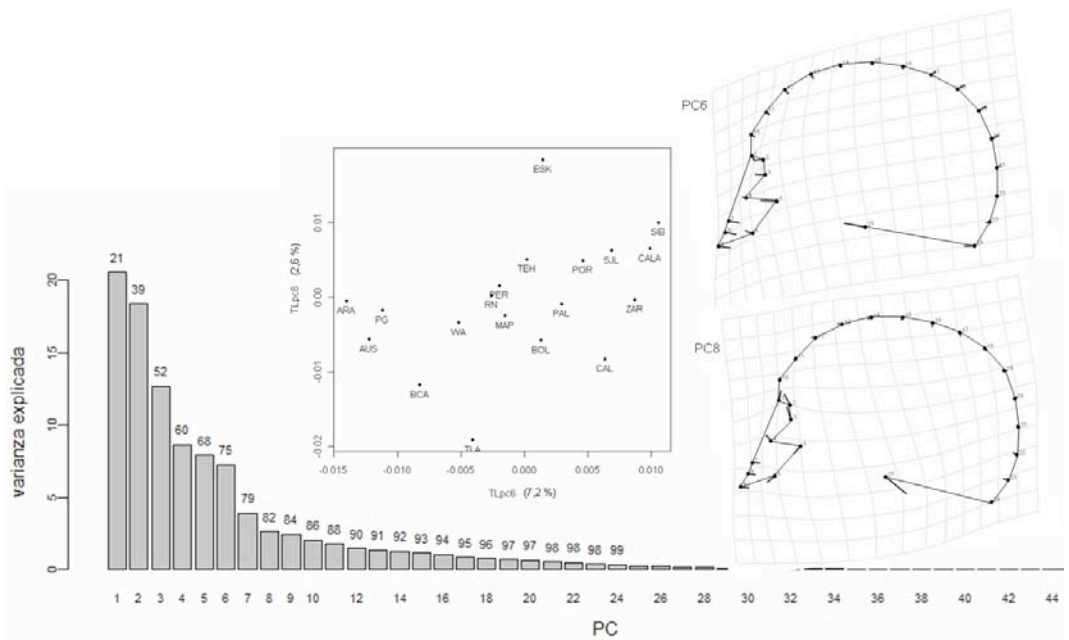


Figura 2. Grillas de deformación para los CP de la configuración Lateral Total (TL) que se comportan como outliers en el test de deriva de Lande (muestran el cambio en la forma como una deformación de una grilla rectangular, usando la función thin-plate spline). Los vectores muestran los cambios en la posición de los landmarks. Cada vector comienza en la forma promedio, y su largo y dirección muestran el cambio en la forma hacia los valores positivos del CP). Perfil de eigenvalores (el eje y ilustra el porcentaje de varianza explicada por cada CP mientras que sobre cada barra figura el porcentaje acumulado de varianza explicada). Gráfico de scores poblacionales (sobre los ejes del gráfico figura el porcentaje de varianza explicada por el CP correspondiente).

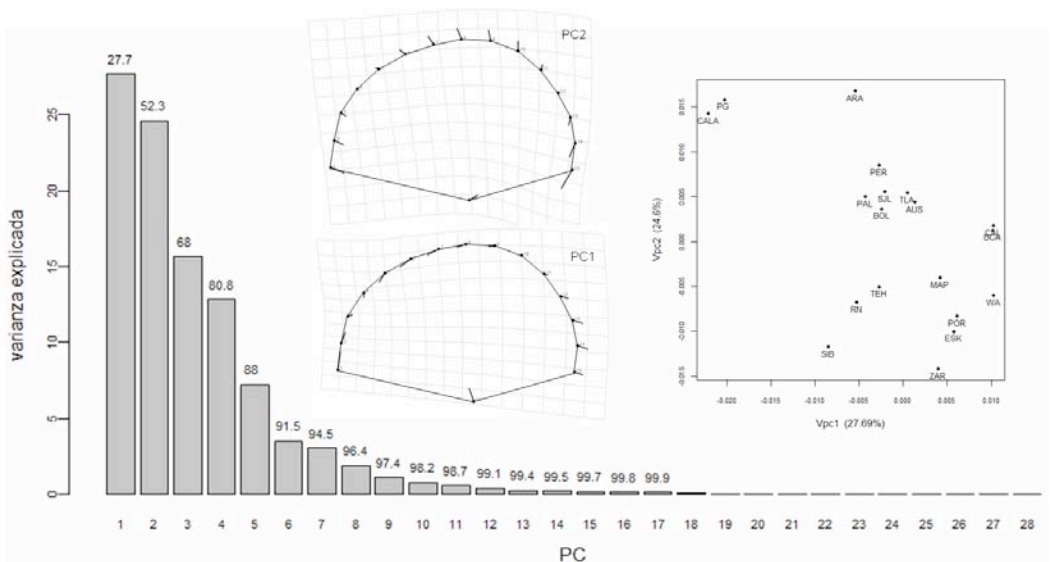


Figura 3. Grillas de deformación para los CP de la configuración Bóveda (V) que se comportan como outliers en el test de deriva de Lande (muestran el cambio en la forma como una deformación de una grilla rectangular, usando la función thin-plate spline). Los vectores muestran los cambios en la posición de los landmarks. Cada vector comienza en la forma promedio, y su largo y dirección muestran el cambio en la forma hacia los valores positivos del CP). Perfil de eigenvalores (el eje y ilustra el porcentaje de varianza explicada por cada CP mientras que sobre cada barra figura el porcentaje acumulado de varianza explicada). Gráfico de scores poblacionales (sobre los ejes del gráfico figura el porcentaje de varianza explicada por el CP correspondiente).

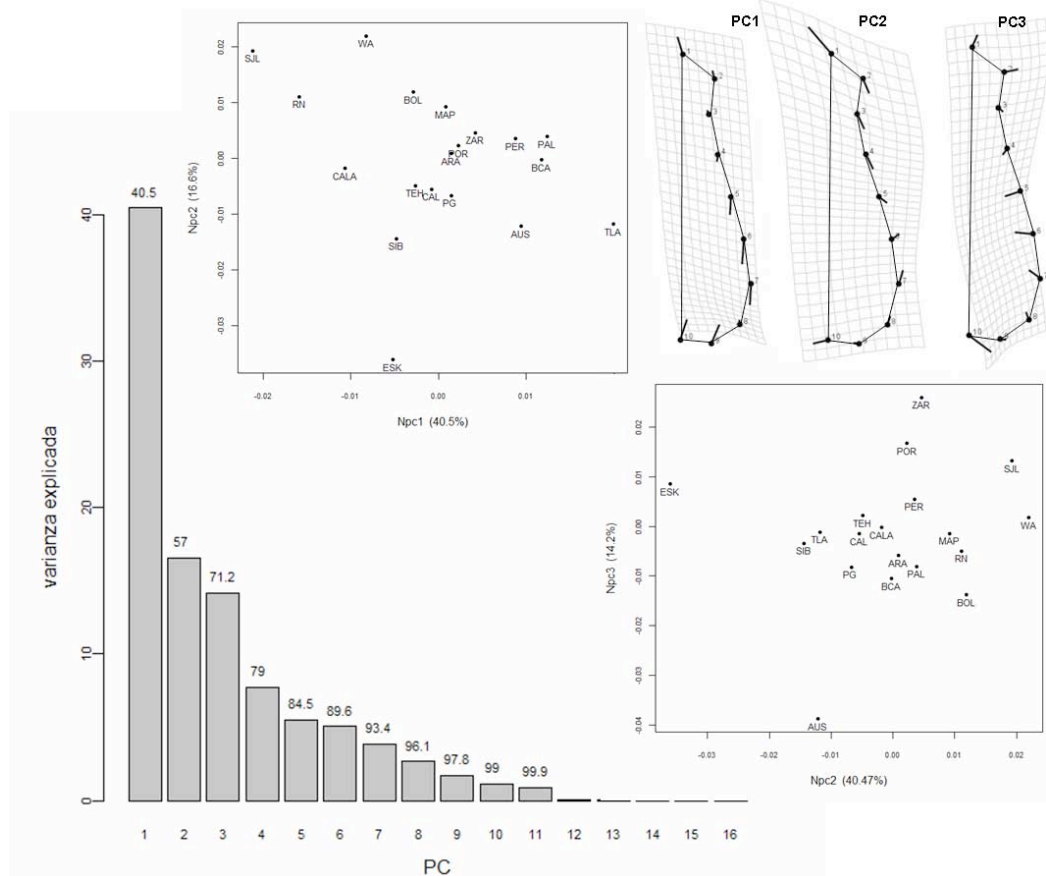


Figura 4. Grillas de deformación para los CP de la configuración Nasal (N) que se comportan como outliers en el test de deriva de Lande (muestran el cambio en la forma como una deformación de una grilla rectangular, usando la función thin-plate spline. Los vectores muestran los cambios en la posición de los landmarks. Cada vector comienza en la forma promedio, y su largo y dirección muestran el cambio en la forma hacia los valores positivos del CP). Perfil de eigenvalores (el eje y ilustra el porcentaje de varianza explicada por cada CP mientras que sobre cada barra figura el porcentaje acumulado de varianza explicada). Gráfico de scores poblacionales (sobre los ejes del gráfico figura el porcentaje de varianza explicada por el CP correspondiente).

los datos originales y proporcionando nuevas variables no correlacionadas entre sí (Manly 1986). Generalmente se selecciona un número de nuevas variables menor al total de variables originales. Se espera que dicha reducción de dimensionalidad no produzca una pérdida importante de información dado que la primera componente contiene más información (sobre variabilidad) que la segunda, ésta a su vez más que la tercera y así sucesivamente hasta no explicar más variabilidad. Así, además de aplicar el modelo sobre el 100% de la variación (utilizando todos los CP), se aplicó también eliminando los últimos componentes. Esto permite evaluar si el resultado del análisis (el rechazo o no de la hipótesis nula del modelo) se debe a la influencia de aquellos aspectos morfológicos asociados a los ejes de mayor variación de la muestra, o si, por el contrario, estos resultados se ven afectados por aspectos sutiles de la forma del cráneo (aquellos asociados a los ejes menores). Luego, en los casos en los que se rechazó la hipótesis neutral del modelo, se buscaron aquellos aspectos morfológicos responsables de la desviación (ver abajo). Para ilustrar los cambios de forma asociados a los ejes de variación (CPs) de interés se empleó la función thin-plate spline (Bookstein, 1991) utilizando el programa MorphoJ (Klingenberg 2008).

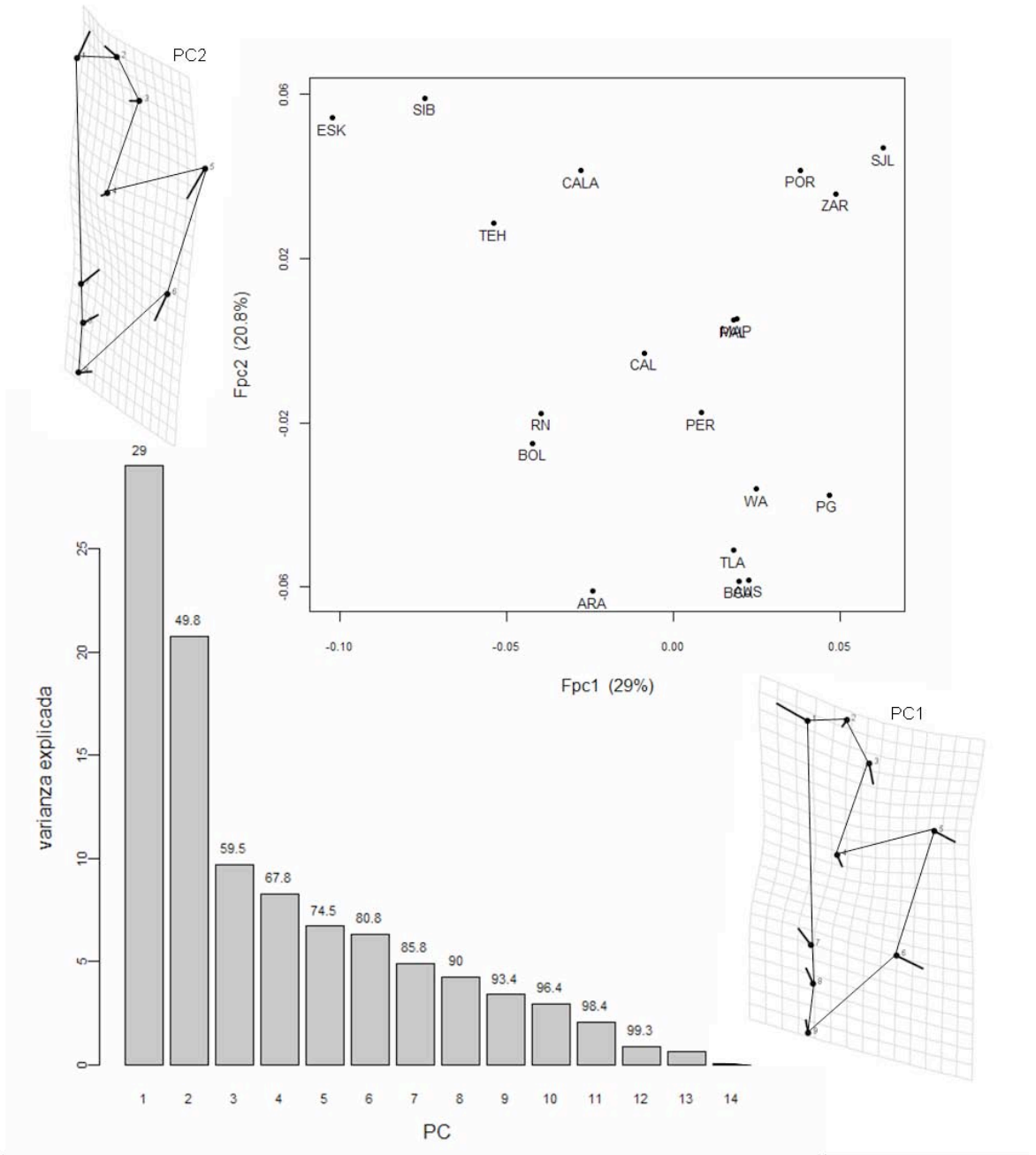


Figura 5. Grillas de deformación para los CP de la configuración Cara Lateral (F) que se comportan como outliers en el test de deriva de Lande (muestran el cambio en la forma como una deformación de una grilla rectangular, usando la función thin-plate spline. Los vectores muestran los cambios en la posición de los landmarks. Cada vector comienza en la forma promedio, y su largo y dirección muestran el cambio en la forma hacia los valores positivos del CP). Perfil de eigenvalores (el eje y ilustra el porcentaje de varianza explicada por cada CP mientras que sobre cada barra figura el porcentaje acumulado de varianza explicada). Gráfico de scores poblacionales (sobre los ejes del gráfico figura el porcentaje de varianza explicada por el CP correspondiente).

Resultados

La tabla 3 muestra los resultados para el test de deriva de Lande, los cuales en general sugieren que las estructuras estudiadas no habrían evolucionado pura y exclusivamente a través de deriva génica (DG), sino que algún aporte potencial de evolución por factores no estocásticos estaría interviniendo en la partición de la varianza intra-inter poblacional. Las regresiones alométricas resultaron todas significativas (Lateral Total: $p=0.0171$; Alveolar: $p<0.0001$; Base: $p<0.0001$; Bóveda: $p<0.0001$; Cara: $p<0.0001$; Masticatorio: $p<0.0001$; Nasal: $p<0.0001$). En cuanto a los resultados de los análisis que consideran la totalidad (100% variación) de los CP, las configuraciones Lateral Total, Alveolar, Nasal y Bóveda, presentan en todos los casos resultados no consistentes con DG (pendientes significativamente distintas de 1), ya sea con o sin corrección alométrica y para todos los subgrupos. Por el contrario, para el aparato Masticatorio todos los resultados son consistentes con DG, a excepción del caso en que se consideran todas las poblaciones, con y sin corrección alométrica, donde el resultado es indefinido (los valores p se encuentran muy cercanos al límite del criterio de decisión de la prueba estadística). La Cara y la Base del cráneo presentan resultados no tan consistentes. La alometría y las poblaciones del ártico parecen ser los responsables de la desviación de la proporcionalidad entre las varianzas dentro y entre poblaciones (es decir, no consistente con DG). Sin embargo los valores estadísticos no son tan contundentes como para concluir con fuerte respaldo estadístico.

Al tener en cuenta todas las poblaciones, el modelo señala ausencia de deriva (e.g. selección) para la Cara, y lo mismo ocurre al analizar sólo los americanos junto a siberianos del circum-Ártico. Cuando solo se consideran “americanos” y “americanos – esquimales”, el modelo es consistente con DG, de modo que las poblaciones de Siberia estarían operando en la desviación de la proporcionalidad B~W. Por otro lado, cuando se toman todas las poblaciones pero se aplica la corrección alométrica el resultado es consistente con DG, mientras que no lo es para “americanos + siberianos” (Tabla 3). Los resultados para la Base del cráneo muestran mayormente una señal no estocástica de evolución. Aparentemente siberianos y esquimales estarían afectando el resultado, pues cuando están presentes el modelo se hace no consistente con DG. Cuando se corrige la alometría todos los resultados son no consistentes con DG.

En definitiva, las estructuras que presentan una clara señal no estocástica de evolución según sus patrones de variación son Bóveda, Nasal, Alveolar y la configuración Lateral Total que incluye la cara y la bóveda del cráneo. La estructura Masticatoria es la que presenta el resultado más consistente con una evolución estocástica, mientras que la Cara y Base del cráneo arrojan resultados menos definidos, donde la conclusión respecto a estocasticidad se ve afectada por la alometría y la presencia en el análisis de las poblaciones del circum-ártico. Es de destacar que, cuando se eliminan los últimos CP de los análisis (Tabla 3) y se considera solo el 90-95% de la variación, los resultados cambian rotundamente. Se transforman, en general, de no consistentes a consistentes con DG, e excepción del componente Alveolar que en general se mantiene no consistente con DG.

Una vez evaluada la proporcionalidad de la variación entre y dentro de poblaciones a través del modelo, es posible estudiar qué aspectos morfológicos son responsables de la desviación de una pendiente de 1 mediante la inspección de los residuales de la regresión (Achermann y Cheverud 2002). Además las herramientas morfogeométricas permiten representar visualmente la variación en el aspecto morfológico sospechoso, de acuerdo al modelo de Lande, de haber evolucionado por selección. En las Figuras 2, 3, 4 y 5 se presentan las grillas de deformación acompañando a los gráficos de scores poblacionales para algunos de los CP que se comportan como outliers del modelo, es decir, aquellos que presentan mayor o menor variación entre poblaciones (B) que lo esperado según la variación dentro (W) bajo la hipótesis nula de DG, así como el perfil de eigenvalores. En los ejes de los gráficos de scores poblacionales de las Figuras 2, 3, 4 y 5, las regiones del cráneo estudiadas están en representadas por las siguientes etiquetas: TL para Lateral Total; V para Bóveda; N para Nasal y F para Cara; seguidas del número de CP. Por ejemplo, asociados al CP8 de la

Tabla 3. Resultados para el test de deriva de Lande para cada estructura estudiada y, dentro de cada estructura, para las muestras y submuestras.

Estructura	b	[inf; sup]	p	Consistente con DG?	DG? (~95%)
Lateral Total	1,210	[1,151 ; 1,270]	0,0000	No	Si
americanos + siberianos	1,195	[1,140 ; 1,250]	0,0000	No	Si
americanos	1,174	[1,116 ; 1,232]	0,0000	No	Si
americanos - esk	1,145	[1,077 ; 1,213]	0,0001	No	Si
<i>Lateral Total</i>	<i>1,209</i>	<i>[1,150 ; 1,268]</i>	<i>0,0000</i>	<i>No</i>	<i>Si</i>
<i>americanos + siberianos</i>	<i>1,196</i>	<i>[1,138 ; 1,253]</i>	<i>0,0000</i>	<i>No</i>	<i>Si</i>
<i>americanos</i>	<i>1,175</i>	<i>[1,117 ; 1,232]</i>	<i>0,0000</i>	<i>No</i>	<i>Si</i>
<i>americanos - esk</i>	<i>1,147</i>	<i>[1,080 ; 1,215]</i>	<i>0,0001</i>	<i>No</i>	<i>Si</i>
Alveolar	1,174	[1,100 ; 1,247]	0,0002	No	No
americanos + siberianos	1,131	[1,056 ; 1,206]	0,0023	No	No
americanos	1,136	[1,054 ; 1,219]	0,0033	No	No
americanos - esk	1,118	[1,045 ; 1,191]	0,0038	No	Si
<i>Alveolar</i>	<i>1,167</i>	<i>[1,092 ; 1,242]</i>	<i>0,0003</i>	<i>No</i>	<i>No</i>
<i>americanos + siberianos</i>	<i>1,128</i>	<i>[1,060 ; 1,197]</i>	<i>0,0013</i>	<i>No</i>	<i>No</i>
<i>americanos</i>	<i>1,128</i>	<i>[1,050 ; 1,206]</i>	<i>0,0035</i>	<i>No</i>	<i>No</i>
<i>americanos - esk</i>	<i>1,112</i>	<i>[1,043 ; 1,181]</i>	<i>0,0038</i>	<i>No</i>	<i>Si</i>
Base	1,561	[0,930 ; 2,192]	0,0725	Si ?	
americanos + siberianos	1,819	[1,167 ; 2,472]	0,0219	No	
americanos	1,839	[1,062 ; 2,615]	0,0384	No	
americanos - esk	1,661	[0,973 ; 2,349]	0,0570	Si ?	
<i>Base</i>	<i>1,627</i>	<i>[1,096 ; 2,158]</i>	<i>0,0278</i>	<i>No</i>	
<i>americanos + siberianos</i>	<i>1,929</i>	<i>[1,289 ; 2,569]</i>	<i>0,0120</i>	<i>No</i>	
<i>americanos</i>	<i>1,951</i>	<i>[1,353 ; 2,550]</i>	<i>0,0081</i>	<i>No</i>	
<i>americanos - esk</i>	<i>1,807</i>	<i>[1,376 ; 2,239]</i>	<i>0,0038</i>	<i>No</i>	
Bóveda	1,224	[1,161 ; 1,288]	0,0000	No	Si
americanos + siberianos	1,211	[1,146 ; 1,276]	0,0000	No	Si
americanos	1,204	[1,138 ; 1,270]	0,0000	No	Si
americanos - esk	1,191	[1,121 ; 1,261]	0,0000	No	Si
<i>Bóveda</i>	<i>1,218</i>	<i>[1,155 ; 1,282]</i>	<i>0,0000</i>	<i>No</i>	<i>Si</i>
<i>americanos + siberianos</i>	<i>1,207</i>	<i>[1,139 ; 1,275]</i>	<i>0,0000</i>	<i>No</i>	<i>Si</i>
<i>americanos</i>	<i>1,201</i>	<i>[1,133 ; 1,269]</i>	<i>0,0000</i>	<i>No</i>	<i>Si</i>
<i>americanos - esk</i>	<i>1,19</i>	<i>[1,117 ; 1,264]</i>	<i>0,0000</i>	<i>No</i>	<i>Si</i>
Cara	1,206	[1,012 ; 1,400]	0,0391	No	Si?
americanos + siberianos	1,232	[1,055 ; 1,410]	0,0146	No	No
americanos	1,181	[0,999 ; 1,363]	0,0507	Si ?	Si
americanos - esk	1,137	[0,935 ; 1,339]	0,1653	Si	Si
<i>Cara</i>	<i>1,184</i>	<i>[0,993 ; 1,374]</i>	<i>0,0572</i>	<i>Si ?</i>	<i>Si ?</i>
<i>americanos + siberianos</i>	<i>1,225</i>	<i>[1,046 ; 1,404]</i>	<i>0,0179</i>	<i>Si</i>	<i>Si</i>
<i>americanos</i>	<i>1,173</i>	<i>[0,991 ; 1,355]</i>	<i>0,0605</i>	<i>Si ?</i>	<i>Si</i>
<i>americanos - esk</i>	<i>1,131</i>	<i>[0,92 ; 1,342]</i>	<i>0,2010</i>	<i>Si</i>	<i>Si</i>
Masticatorio	1,176	[1,003 ; 1,349]	0,0465	No ?	Si
americanos + siberianos	1,191	[0,951 ; 1,432]	0,1089	Si	Si
americanos	1,183	[0,935 ; 1,432]	0,1341	Si	Si
americanos - esk	1,145	[0,922 ; 1,368]	0,1823	Si	Si
<i>Masticatorio</i>	<i>1,168</i>	<i>[0,988 ; 1,348]</i>	<i>0,0645</i>	<i>Si ?</i>	<i>Si</i>
<i>americanos + siberianos</i>	<i>1,183</i>	<i>[0,946 ; 1,421]</i>	<i>0,1195</i>	<i>Si</i>	<i>Si</i>
<i>americanos</i>	<i>1,175</i>	<i>[0,933 ; 1,417]</i>	<i>0,1410</i>	<i>Si</i>	<i>Si</i>
<i>americanos - esk</i>	<i>1,154</i>	<i>[0,929 ; 1,379]</i>	<i>0,1612</i>	<i>Si</i>	<i>Si</i>
Nasal	1,223	[1,126 ; 1,321]	0,0002	No	Si
americanos + siberianos	1,209	[1,123 ; 1,295]	0,0001	No	Si
americanos	1,187	[1,093 ; 1,280]	0,0008	No	Si
americanos - esk	1,139	[1,063 ; 1,216]	0,0016	No	Si
<i>Nasal</i>	<i>1,219</i>	<i>[1,113 ; 1,325]</i>	<i>0,0006</i>	<i>No</i>	<i>Si</i>
<i>americanos + siberianos</i>	<i>1,216</i>	<i>[1,129 ; 1,304]</i>	<i>0,0001</i>	<i>No</i>	<i>Si</i>
<i>americanos</i>	<i>1,195</i>	<i>[1,095 ; 1,295]</i>	<i>0,0009</i>	<i>No</i>	<i>Si</i>
<i>americanos - esk</i>	<i>1,148</i>	<i>[1,064 ; 1,232]</i>	<i>0,0020</i>	<i>No</i>	<i>Si</i>

Se muestran la pendiente de la regresión (b), el intervalo de confianza al 95% de b ([inf;sup]) y la significación (p). Los resultados de los datos con corrección alométrica se presentan en cursiva. En la última columna se presentan los resultados excluyendo los últimos CPs del análisis (~95% de la variación). Por simplicidad, para estos casos no se presentan los valores de b (pendiente) ni sus intervalos de confianza. La configuración de landmarks para la Base es muy pequeña, por lo que no se hizo el análisis extrayendo los CP menores.

configuración Lateral Total (TLcp8, Figura 2) y al CP2 de la Cara (Fcp2, Figura 5) se aprecia una variación en la proyección o aplastamiento facial, así como de la forma y posición relativa de la órbita y en la retracción y altura del arco cigomático. Esquimales y siberianos se ubican claramente en los extremos de los CP outliers del modelo para la Cara (Fcps, Figura 5), con caras aplastadas y largas, y orbitas altas. Estas poblaciones también se ubican en los valores extremos para Total Lateral (Figura 2), con aplastamiento facial y retracción anterior del cigomático. A lo largo del CP2 de la Bóveda (Figura 3) se observa una variación en la globularidad del cráneo. Esquimales y siberianos presentan valores negativos para este CP (Vcp2) que se corresponden con bóvedas más largas (antero-posterior) y bajas (superior-inferior). Los CP1, CP2 y CP3 de Nasal (Ncp1, Ncp2 y Ncp3, Figura 4) reflejan variación en el ancho del puente nasal y la altura y el ancho de la nariz.

Discusión

El test de deriva de Lande pone a prueba la hipótesis nula de evolución neutral por deriva genética. Por lo tanto, si no se encuentra proporcionalidad entre la variación inter-intra poblacional (pendiente de la regresión significativamente diferente de 1), se rechaza la hipótesis nula de DG, lo que permite sugerir una posible evolución morfológica debida a un proceso no estocástico, o adaptativo. En general los resultados presentados aquí indican que la evolución morfológica del cráneo humano no puede ser explicada solo a través de la DG y que la SN habría tenido un papel importante en algunas poblaciones y en algunas estructuras puntuales del cráneo humano.

Algunos estudios previos sugieren que la DG ha jugado un papel principal en la evolución craneofacial, más que la adaptación por SN (Ackermann y Cheverud 2004a; González-José et al. 2004; Roseman 2004; Roseman y Weaver 2004). Sin embargo los resultados presentados aquí no son necesariamente contradictorios con estos estudios, porque este trabajo se enfoca no sólo en la exploración de la morfología global del cráneo, sino también en estructuras más localizadas y en órdenes de magnitud de variación menores. Relethford (1994), González-José (2003) y González-José et al. (2004; 2005) ofrecen la explicación de que cuando el cráneo es abordado a partir de medidas que abarcan toda su estructura y “diluyen” la partición en regiones o componentes funcionales, la señal de evolución neutra se hace evidente porque las presiones selectivas son aleatorias de una región a otra, lo que resulta en una anulación mutua de éstas, confundiendo la señal de SN y evidenciando la señal estocástica. En efecto, los trabajos anteriores, que de alguna manera “disecionan” el cráneo en regiones funcionales (Hernández et al. 1997; Roseman y Weaver, 2004; González-José 2003; Harvati y Weaver 2006), son más claros a la hora de detectar potenciales efectos selectivos y asociaciones con el clima.

Configuraciones Lateral Total, Cara y Bóveda

En este trabajo, el modelo aplicado indica potenciales señales selectivas operando directamente sobre cada estructura. Además, la configuración Lateral Total, que puede entenderse como aproximación global al cráneo en dos dimensiones, también arroja una señal no estocástica. Aunque esto parece contradecir los trabajos citados anteriormente que encuentran mayor importancia de la DG como agente evolutivo cuando estudian el cráneo como un todo, se debe tener en cuenta la diferencia en la naturaleza de los datos y la metodología empleada, lo cual puede hacer que los trabajos no sean directamente comparables. Si bien aquí se intentó representar una aproximación global al cráneo a través de Lateral Total, esta configuración podría estar sesgada hacia la cara y/o bóveda, estructuras que han sido asociadas con adaptación y plasticidad fenotípica. Por otro lado, nuestros resultados en general coinciden con un trabajo reciente que utiliza la misma metodología (morfometría geométrica y genética cuantitativa) para estudiar la variación craneofacial en poblaciones sudamericanas (Perez y Monteiro 2009). Dichos autores estudian configuraciones de landmarks en dos dimensiones dividiendo el cráneo en regiones (cara frontal, base y bóveda) y concluyen, al igual que en el presente trabajo, que la evolución morfológica del cráneo humano no puede ser explicada solo a través de factores estocásticos.

Los resultados obtenidos para la cara muestran una señal de selección más clara cuando los siberianos están presentes en la muestra (Tabla 3). Esto coincide con el trabajo de Harvati y Weaver (2006), quienes sugieren que la forma facial parece retener una señal climática, más que genética, aunque este efecto climático estaría confinado a las poblaciones del ártico. Para el subgrupo “americanos” los resultados no son tan determinantes ya que los valores p se encuentran muy cercanos al valor crítico de la prueba estadística. Cuando se consideran “americanos – esquimales” el resultado es consistente con DG. Es decir, si bien en las poblaciones americanas no-esquimales existe variación en la morfología facial, la divergencia en las poblaciones americanas para este rasgo se debería a DG, según el modelo.

En cuanto a la bóveda, aparece una señal más clara de selección, lo que se corresponde a su vez con el hecho de que el neurocráneo a menudo es considerado muy plástico en su desarrollo y muy influenciado por el ambiente (Sperber 2001). De todas maneras no hay consenso con respecto a si las diferentes regiones del cráneo retienen de igual manera una señal filogenética (e.g., Harvati 2001; Olson 1981; Wood and Lieberman 2001, González-José et al. 2008). Es decir, ¿cuál es el impacto relativo de patrones neutrales y de procesos selectivos sobre la evolución de la morfología del cráneo humano? Algunos autores han sostenido que la bóveda del cráneo está influenciada por variables ambientales (e.g., Beals et al. 1983, Roseman 2004) y que no es la estructura más adecuada para reflejar relaciones genéticas en humanos (Smith 2009), pero otros defienden que el neurocráneo presenta un patrón neutral de evolución y puede usarse para inferir relaciones filogenéticas (Harvati y Weaver 2006, Gunz et al. 2009).

Una serie de trabajos en la literatura sugiere ciertas adaptaciones del cráneo humano, sobre todo al clima frío, a partir de estudios y correlaciones de variables morfológicas y ambientales (e.g. Wolpoff 1968; Steegmann 1970; Beals 1972; Carey y Steegmann 1981; Beals et al. 1983; Franciscus y Long 1991; Guglielmino-Matessi et al. 1979). Para estos autores, la morfología del cráneo podría ser vista como un conjunto de adaptaciones tendientes a una mayor retención de calor en climas fríos y a una mayor disipación de temperatura en ambientes tropicales. Así por ejemplo, la forma de la nariz ha sido asociada a factores climáticos debido a su relación funcional con la termorregulación (Carey y Steegmann 1981; Franciscus y Long 1991; Hernández et al. 1997; Churchill et al. 2004, González-José 2003). Otros autores han sostenido que el tamaño y la forma del neurocráneo se asocian a las variaciones climáticas (Beals 1972, Roseman 2004). Algunos investigadores consideraron el aplastamiento facial en poblaciones actuales del noreste asiático como resultado de una adaptación al frío y/o eficiencia biomecánica (Pope, 1991; Ishida, 1992; Hanihara, 2000). Estudios experimentales en ratas (Steegmann Jr. y Platner 1968) propusieron que el estrés asociado al frío produce alargamiento facial, angostamiento nasal y un aumento en la globularidad (redondez) neural. Muchos de estos enfoques pueden ser catalogados como “correlacionales”. Esto es, infieren el actuar de la selección a partir de la obtención de una correlación significativa entre alguna variable climática y algún rasgo morfológico. Sin embargo, esta clase de correlaciones puede ser obtenida independientemente de la existencia de un proceso selectivo (Roseman y Weaver 2007). Así por ejemplo, la dispersión poblacional a lo largo de un gradiente ambiental generaría el mismo patrón, sin necesidad de la existencia de un proceso selectivo: los grupos se dispersan a lo largo de un gradiente ambiental, al hacerlo se diferencian morfológicamente a través de fuerzas estocásticas, y el resultado es una correlación fenotipo-clima. Si bien en este trabajo no se estudiaron correlaciones de variables morfológicas con variables ambientales, sí se estudió la señal que un proceso evolutivo no estocástico, como la SN, habría dejado en los patrones de variación intra e inter poblacional. Los resultados expuestos aquí se corresponden con algunos de los trabajos previos que sugieren adaptaciones al clima en el cráneo humano, aunque se verifica que la potencial adaptación no habría abarcado con la misma intensidad a todas las regiones del cráneo.

Tanto en los análisis presentados aquí, como en los citados en el párrafo anterior, juegan un rol fundamental en los resultados la inclusión en los análisis de muestras provenientes de poblaciones

humanas que ocupan regiones circumpolares, tanto en su distribución Asiática (e.g. Siberia, Rusia/Ourga, Tchouktchki, Buriatos; Tabla 1) como Americana (e.g. Suroeste de Groenlandia/Esquimales; Tabla 1).

En ocasiones, y con el sentido de simplificar la discusión, se ha etiquetado a estas poblaciones circumpolares como “mongoloides”. Bajo esta denominación se agrupaban, aunque con una amplitud de criterios muy grande entre los diversos autores, a los cráneos con bóvedas redondeadas y cortas (antero-posteriormente). Nótese que esta morfología derivada ha sido asociada a una adaptación al clima frío. Los estudios de Beals et al. (1983) y Roseman (2004) por ejemplo, han sugerido una asociación entre braquicefalia y climas fríos, con cráneos anchos y redondeados adaptados para retener más eficientemente el calor (Coon, 1955, Beals 1972, Hernández et al. 1997). Sin embargo, en el presente estudio, aquellas poblaciones de climas extremadamente fríos, como los siberianos y esquimales, presentan bóvedas craneanas alargadas y bajas, lo cual se contradice con las bóvedas redondeadas “conservadoras de calor” descritas en la bibliografía (ver también Green 2007). Se han observado bóvedas alargadas y bajas en fósiles del este asiático (Weidenreich 1939; Brown 1999), por lo que esta morfología puede considerarse un rasgo ancestral, si consideramos que la dolicocefalia fue la condición común en cráneos Pleistocénicos (Hernández et al. 1997, Gunz et al. 2009) más allá de la variación climática. No obstante, el test de deriva de Lande señala la globularidad del cráneo como un rasgo que no habría evolucionado solamente por acción de agentes estocásticos, sino más bien aparece en los resultados como uno de los aspectos de la forma candidatos a haber evolucionado por SN. ¿Será esta una señal selectiva correspondiente a adaptaciones a otras variables ambientales diferentes del clima?

Enlow and Hans (1996) consideraron dos formas extremas a lo largo de un espectro continuo, los cráneos dolicocefalos y braquicefalos, con sus formas faciales asociadas por integración. Sin embargo, esta hipótesis tradicional de integración no es sustentada por modelos de desarrollo de la biología craneofacial (Lieberman et al. 2000a, Bastir and Rosas 2004). Los trabajos de Martínez-Abadías 2007, et al 2009, concluyen que la clasificación tradicional de la morfología craneana en dolico- y braquicefalos no refleja la arquitectura genética del cráneo humano ni provee ninguna hipótesis de peso sobre integración morfológica o genética. Sin embargo, varios estudios bio-anropológicos aún utilizan esta terminología para describir la variación craneofacial humana.

El aplastamiento facial es un rasgo que generalmente distingue a las poblaciones del este asiático al compararlas con Australianos, Africanos y Melanesios (Howells 1989; Ishida 1992; Lahr 1996; Hanihara 2000). Existen estudios que sugieren que un marcado aplastamiento facial, particularmente de la región nasal, constituye una adaptación al clima frío y/o provee eficiencia biomecánica (Howells 1989; Pope 1991; Ishida, 1992; Ishida y Kondo 1998; Hanihara 2000). El aplastamiento facial que se observa tanto en el Fpc2 (Figura 5) como en los TLpc6 y TLpc8 (Figura 2), son señalados, según el modelo presentado aquí, como posibles rasgos adaptativos, lo cual apoya las hipótesis adaptacionistas. Por ejemplo Hanihara (1994) describe el clásico fenotipo “mongoloides” a partir de bóvedas craneanas redondeadas, esqueleto facial ancho y alto y marcado aplastamiento facial, que originalmente se desarrolló en el noreste asiático como respuesta al clima frío intenso del último máximo glacial. Brown (1992) afirma que cráneos y pómulos grandes, y órbitas altas son características de los grupos derivados del noreste Asiático. Sin embargo, si bien en la hipótesis clásica del origen de la morfología asiática derivada (“mongoloides”), la cara forma parte del conjunto de caracteres adaptados al frío, aquí no presenta una señal de selección tan clara de acuerdo al modelo de Lande.

Morfología Nasal

Según los resultados obtenidos aquí, otros rasgos como la morfología nasal serían mejores candidatos a haber sido seleccionados por adaptación al frío. La variación en la región nasal ha sido asociada al clima, considerándose las narices angostas como una adaptación al frío (Hernández et al. 1997; Yokley 2009). La mayoría de las investigaciones dirigidas a estudiar el significado

adaptativo de la morfología de la nariz humana, se han centrado en el estudio de la morfología nasal externa midiendo el índice nasal (ancho nasal/altura nasal), lo que ha llevado a la formulación de hipótesis adaptativas (Thomson y Buxton 1923; Davies 1932; Weiner 1954; Wolpoff 1968; Hiernaux y Froment 1976; Crognier 1981; González-José 2003). El índice nasal parece estar altamente correlacionado con la humedad absoluta (Weiner 1954) y en menor grado con la temperatura (Thomson y Buxton 1923; Davies 1932; Crognier 1981). Las narices altas y angostas (índice nasal bajo), se encuentran típicamente entre poblaciones de clima frío y/o seco mientras que narices cortas y más anchas son características de ambientes cálidos y/o húmedos. El significado adaptativo de la morfología de la nariz humana radica en la relación entre la morfología y la fisiología respiratoria. Una cavidad nasal alta y angosta, asociada a climas fríos y secos, sería más eficiente al calentar y humedecer el aire inspirado al proporcionar una mayor superficie de mucosa (Hernández et al. 1997).

Los resultados presentados aquí apoyan las hipótesis adaptacionistas sobre la evolución de la nariz humana, pues el modelo arroja una señal clara de evolución no estocástica para la configuración nasal. Un rasgo nasal potencialmente seleccionado según el modelo, es la altura y anchura de nariz, con europeos y esquimales en un extremo de la variación (nariz alta y angosta) y australianos en el otro (nariz más baja y ancha). Otro carácter outlier del modelo es la anchura del puente nasal, para el que los esquimales también ocupan los valores extremos (puentes angostos, Figura 4). Sin embargo el resultado es consistente (rechazo de Ho de DG) aún al excluir a esquimales, y también al excluir a siberianos y australianos (análisis “americanos - esquimales”) quienes también se encuentran ocupando valores extremos para la nariz. Es decir que es notorio que si bien muchas veces se menciona la morfología nasal como adaptación al clima frío intenso, aquí la “señal de selección” para la forma de la nariz se conserva aún al quitar las poblaciones que habitan climas de frío extremo. Otro resultado a tener en cuenta es que la señal selectiva estaría centrada en aspectos morfológicos no necesariamente cubiertos por los índices tradicionales obtenidos a partir de medidas simples. La compleja dinámica de fluidos que opera en el movimiento respiratorio del tracto respiratorio superior humano (Proetz 1953; Walker et al. 1961; Cole 1982) lleva a pensar que la supuesta ventaja adaptativa podría estar canalizada a partir de modificaciones complejas y localizadas, como las que se perciben en las variaciones en el puente nasal, y no necesariamente en las grandes dimensiones.

Base del Cráneo

La base del cráneo es una región clave que influye fuertemente sobre la forma total del cráneo, restringiendo las dimensiones de la cara y el neurocráneo (Martínez-Abadías 2007, Martínez-Abadías et al. 2009). Se cree que la base del cráneo está muy poco afectada por factores ambientales y que presenta cierta neutralidad evolutiva, lo que podría explicarse por las particularidades de su origen embrionario, su desarrollo y su posición arquitectural dentro del cráneo, factores que le confieren una función de centro integrador de todo el cráneo (Olson 1981; Word y Lieberman 2001; Lieberman et al. 2000a, b, 2002; Cardini y Elton 2008). Por ello no se esperaba encontrar señales de selección en la base del cráneo, sino más bien una señal neutra de evolución. Este resultado se verifica, aunque al quitar el efecto alométrico, el modelo arroja una señal selectiva para todos los subgrupos. Queda pendiente explorar, en consecuencia, si lo que habría sido seleccionado es el tamaño (y por arrastre su influencia en la forma de las estructuras) o la forma no-alométrica misma de la base.

Configuraciones Alveolar y Masticatorio

El componente alveolar y el masticatorio forman parte de la cara. La porción oral (alveolar) se compone de las regiones del cráneo que rodean la cavidad oral y que sirven de apoyo a los dientes, y se cree que es afectada por el estrés producido por la masticación (Cheverud 1995; Hallgrímsson et al 2004; Cardini y Elton 2008, Paschetta et al. 2010). De hecho en este trabajo, la región alveolar presenta fuertes señales de evolución no estocástica. Según la bibliografía, entre los muchos

factores medioambientales que pueden haber influido en la evolución de la cara humana altamente derivada, las cargas masticatorias en respuesta a la dureza, resistencia y el tamaño de las partículas de la dieta, se piensa que son particularmente importantes (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). Sin embargo, los resultados de este trabajo evidencian una señal neutral para la evolución del componente masticatorio, a pesar de que para estas estructuras se hubiera esperado una señal selectiva ya que están influenciadas fuertemente por la presencia y actividad de los músculos masticatorios (Ackermann y Cheverud 2004b). No obstante, como se mencionó anteriormente, cuando se tienen en cuenta en el análisis a todas las poblaciones, el resultado que arroja el modelo (valor p) es dudoso, no así para cuando se divide la muestra en subgrupos (resultado consistente con DG). El criterio de subdivisión de la muestra en grupos, sin embargo, se basó en incluir o no a las poblaciones extra-americanas, asiáticas y esquimales, debido a un interés particular en los rasgos que clásicamente han definido a las poblaciones del noreste asiático. Este criterio de subdivisión de la muestra responde a la exploración de estructuras más factibles de reaccionar a los factores climáticos: la configuración nasal, la cara y la bóveda del cráneo. En el caso del componente masticatorio tal vez deberían utilizarse otros subgrupos de muestras usando criterios como tipo de dieta y de economía (agricultor, cazador, etc.) para explorar si existe señal de selección.

Efecto de los cambios menores de forma en el Modelo de Lande

Uno de los resultados más notorios observados en la Tabla 3 son los cambios de sentido en el resultado del modelo cuando se descartan del análisis aquellos CP que explican cambios sutiles en la variación morfológica. Al usar solo el 90% (aprox.) de la variación total, el modelo tiende a señalar evolución por DG en la mayoría de los casos, mientras que al usar el 100% la señal preponderante es la selectiva (a excepción del módulo Alveolar). ¿Cómo puede explicarse este resultado? El análisis de componentes principales se utiliza generalmente para resumir los datos, al tiempo que a partir de las variables originales se obtienen nuevas variables (CP). Las primeras de estas nuevas variables o componentes principales explican el mayor porcentaje de variación en la muestra, mientras que las últimas tienden a representar cambios morfológicos sutiles (Manly 1986). En este análisis el modelo de Lande fue implementado en dos casos bien diferenciados: uno en que se aplicó el modelo sobre el 100% de la variación, y otro en que se aplicó el modelo eliminando los aspectos morfológicos más sutiles. En base a los resultados obtenidos, podría aventurarse que la SN estuviera actuando entonces sobre aspectos muy sutiles del cráneo, aquellos que no aparecen expresados en los primeros CP. Un ejemplo de este comportamiento se evidencia en los resultados correspondientes a la morfología nasal, donde los caracteres sospechosos de selección no son los grandes índices que clásicamente se usan para sintetizar la morfología nasal (altura, anchura, etc) sino variaciones en el puente de la nariz. Una explicación alternativa sería que, al utilizar menor cantidad de CP (n) disminuye la potencia de la prueba y aumenta el error tipo II (no rechazar la hipótesis nula cuando esta es falsa). Sin embargo, las implementaciones previas del modelo no hacen referencia a este tipo de anomalías en el modelo, sino que advierten sobre la utilización de tamaños muestrales bajos (Ackermann y Cheverud 2004a; Marroig y Cheverud 2004). Tal vez la explicación más parsimoniosa para estos cambios de sentido en el resultado del modelo cuando se tienen o no en cuenta todos los CPs (100 % de la variación explicada) esté relacionada con el error de medición. Es decir que la variación en los últimos eigenvectores no tendrían significado biológico y estarían reflejando el error de medición (otras fuentes de error incluyen la evolución de la matriz G o P y la existencia de plasticidad fenotípica entre poblaciones a menos que éstas sean medidas en el mismo ambiente [improbable para primates]). Esta puede ser entonces la razón por la que se rechaza la hipótesis nula de DG al incluir el 100% de la variación pero no cuando se usa el 95%, porque el último 5% es mayormente error. En este contexto es interesante notar la solidez

del resultado del modelo para la región Alveolar en general y para la Cara en el subgrupo ‘americanos+siberianos’ (Tabla 3).

Poblamiento de América

En varias oportunidades se ha tratado de explicar el origen y la diversidad morfológica en América en el marco del debate acerca de la dinámica de la ocupación humana del continente. Un vistazo sobre la literatura reciente acerca del poblamiento americano demuestra que, tal vez sea en este continente donde la evidencia craneofacial más ha contribuido al debate acerca de los escenarios de poblamiento. En los albores del debate, la escuela difusionista se basó en fenómenos puramente migratorios y en la dispersión de “tipos” morfológicos (e.g. Bórmida 1954, Imbelloni 1938). Ya dentro del paradigma genético poblacional, los análisis de morfología craneofacial en poblaciones antiguas y modernas de América llevó a Neves y Pucciarelli a postular un modelo de poblamiento en que dos grandes oleadas migratorias, una oleada inicial protagonizada por grupos de morfología generalizada y ancestral, los “Paleoamericanos”, superpuesta a otra ligeramente más reciente, y encabezada por grupos de morfología derivada o “Mongoloides” (Neves y Pucciarelli 1991; Neves et al. 2003; Neves y Hubbe 2005). En su versión más moderna, este modelo de dos componentes poblacionales admite el mestizaje entre ambas poblaciones, así como la supervivencia del stock paleoamericano hasta épocas recientes en algunas áreas de América (González-José et al. 2003). Más tarde comienza una visión que considera otras fuerzas evolutivas tales como la DG pero también procesos no estocásticos propuestos por Lahr (1995), Hernández et al (1997), Roseman (2004), Harvati y Weaver (2006), Pucciarelli et al. (2003) y González-José et al. (2008) entre otros. El poblamiento de un continente extenso, con variedad de ambientes, y que comenzó a poblarse al menos hace unos 16.5 mil años AP podría explicarse en realidad por una conjunción de factores evolutivos, migración, deriva genética y evolución por selección natural. Dos elementos importantes deben tenerse en cuenta. El cráneo humano es una estructura compleja, y entender su evolución implica entender su desarrollo y los patrones de integración morfológica entre rasgos (e.g. Cheverud 1996b; Roff 1996; Smith 1996). El tamaño y forma de las principales regiones del cráneo humano (cara, neurocráneo y basicráneo) poseen una cantidad sustancial de variación genética, lo que le confiere al cráneo una alta capacidad evolutiva (Martínez-Abadías et al. 2009), pero que a su vez está limitada por complejos patrones de co-variación entre las regiones, debidos a una fuerte integración genética que esta jerárquicamente estructurada (Martínez-Abadías et al. 2009). Al estudiar su morfología es útil partir de un único módulo, todo el cráneo, pero luego acercarse a los distintos niveles de integración. Es importante mencionar además que para aplicar el modelo genético cuantitativo utilizado en este trabajo se sustituye la matriz de varianza/covarianza fenotípica por la genética. Sin embargo estudios recientes sugieren que estas matrices son similares pero no idénticas o proporcionales. Las matrices de covariación genética muestran patrones morfológicos de integración más complejos que las matrices de covariación fenotípica (Martínez-Abadías 2007, Martínez-Abadías et al. 2009). Por otro lado, debe tenerse presente que la morfología craneofacial humana y la diversidad morfológica en América está representada por un continuo, en el cual es difícil establecer límites claros o variables o rasgos que “separen” o diferencien a las poblaciones, incluso a aquellas que viven en climas fríos versus climas cálidos. Sumado a ello, existen extremos de variación morfológica, como las caras aplastadas de los siberianos o esquimales, pero estos no son más que extremos de un continuo (González-José et al. 2008). Por eso, al hablar de “proceso de mongolización” y su influencia en el poblamiento y en la diversidad morfológica del continente americano, nos referimos a aquel extremo del continuo, cuyo origen evolutivo (¿adaptativo?) se intenta comprender para aportar información que ayude a entender el tempo y modo del poblamiento del Nuevo Mundo. Dentro de este continuo, las poblaciones del ártico ocupan uno de los extremos, con una morfología especializada. Los rasgos característicos de este extremo de variación, como aplastamiento facial y proyección del cigomático, aparecen por primera vez en Asia hace 7500 AAP (Brown 1999). Esto implica que la/las oleadas migratorias que entraron al continente americano por primera vez tendrían una morfología más generalizada. A su vez,

algunos de los rasgos especializados (extremos) forman parte de los aspectos morfológicos que el test de deriva de Lande señala como posibles rasgos sujetos a SN. En particular, las señales selectivas más fuertes en nuestra muestra se encuentran en las estructuras Nasal, Alveolar y Lateral Total, y en menor medida la Cara. Es probable entonces que aquellos rasgos “derivados” surjan en algún lugar del noreste asiático como adaptación al frío extremo, que otros rasgos evolucionen en sincronía gracias a la fuerte integración del cráneo humano (Martínez-Abadías et al. 2009) y que su presencia en el norte de Norteamérica (esquimales) se deba a un bajo pero constante flujo génico entre las poblaciones del ártico, documentado por evidencias arqueológicas, genéticas y lingüísticas. Por otro lado los resultados de este trabajo permiten sugerir una evolución in situ en el Nuevo Mundo, moldeada por agentes evolutivos no estocásticos.

Conclusiones

Se estudiaron los patrones de variación morfológica dentro y entre poblaciones con el objeto de identificar el proceso involucrado en la diversificación morfológica de las poblaciones asiáticas y americanas. Los resultados presentados en este trabajo evidencian un accionar diferencial y complejo de DG y SN como agentes evolutivos. La huella dejada por cada uno de los mecanismos es variable dependiendo de la región del cráneo estudiada, lo que sugiere que el fenotipo craneofacial es producto de una historia microevolutiva compleja y no modulada por factores estocásticos o no estocásticos, sino por una combinación compleja de ambos. Según los resultados presentados, la señal de la acción de un agente evolutivo no estocástico (como la SN direccional) sobre la diversificación de la morfología del cráneo humano es clara en algunas estructuras puntuales del cráneo. Este trabajo señala además la posible señal selectiva sobre aspectos sutiles de la morfología del cráneo humano, una evolución no estocástica de aspectos morfológicos asociados a las poblaciones del ártico, así como una señal de selección in situ en el Nuevo Mundo. El modelo de Lande no es informativo acerca del mecanismo del proceso adaptativo. La pregunta aquí es: ¿cuál es el factor ambiental cuya fluctuación desencadenó la adaptación? Para complementar entonces la potencia del enfoque de Lande, y aplicarla a los procesos de dispersión humana relacionados con el poblamiento americano es necesario explorar estadísticamente la asociación de las variables morfológicas estudiadas con variables biológicas (genéticas), climáticas (temperatura, altitud, humedad, etc), ecológicas y culturales.

Agradecimientos

Los autores desean agradecer a los responsables (curadores y autoridades) de las colecciones albergadas en el Museo de La Plata (Universidad Nacional de la Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo), la Escuela Nacional de Antropología e Historia de México D.F. (Instituto Nacional de Antropología Biológica), el Museo Municipal de La Paz, Baja California Sur, México (Museo Nacional de Antropología e Historia), el Depto. de Zoología y Antropología Física, Facultad de Cs. Biológicas (Universidad Complutense de Madrid) y en el Musée de l'Homme (Museum Nationale d'Histoire Naturelle), por su colaboración y hospitalidad durante la adquisición de los datos. Los autores también agradecen a G. Marroig y R. Lande por sus comentarios y valiosas opiniones.

Bibliografía

- ACKERMANN RR Y CHEVERUD JM (2002) Discerning evolutionary processes in patterns of tamarin (genus *Saguinus*) craniofacial variation. *Am. J. Phys. Anthropol.* 117(3): 260-271.
- ACKERMANN RR Y CHEVERUD JM (2004a) Detecting genetic drift versus selection in human evolution. *Proc Natl Acad Sci US A* 101(52): 17946-17951.
- ACKERMANN RR Y CHEVERUD JM (2004b) Morphological integration in primate evolution. In: *Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes*. Eds. Pigliucci M y Preston K. Oxford University Press, Oxford.
- ACKERMANN RR, ROGERS J Y CHEVERUD JM (2006) Identifying the morphological signatures of hybridization in primate and human evolution. *J. Hum. Evol.* 51(6): 632-645.
- ARNOLD SJ, PFRANDER ME Y JONES AG (2001) The adaptive landscape as a conceptual bridge between micro- and macroevolution. *Genetica* 112: 9-32.

- BASTIR M Y ROSAS A (2004) Facial heights: evolutionary relevance of postnatal ontogeny for facial orientation and skull morphology in humans and chimpanzees. *J Hum Evol* 47, 359–381.
- BASTIR M, ROSAS A Y KUROI K (2004) Petrosal orientation and mandibular ramus breadth: evidence for an integrated petrosomandibular developmental unit. *Am J Phys Anthropol* 123, 340–350.
- BASTIR M Y ROSAS A (2005) Hierarchical nature of morphological integration and modularity in the human posterior face. *American Journal of Physical Anthropology* 128:26-34.
- BASTIR M Y ROSAS A (2006) Correlated variation between the lateral basicranium and the face: a geometric morphometric study in different human groups. *Arch Oral Biol* 51, 814–824.
- BASTIR M (2008) A systems-model for the morphological analysis of integration and modularity in human craniofacial evolution. *J Anthropol Sci* 86:37-58.
- BEALS KM (1972) Head form and climatic stress. *Am. J. Phys. Anthropol.* 37: 85-92.
- BEALS KL, SMITH CL Y DODD SM (1983) Climate and the evolution of brachycephalization. *Am. J. Phys. Anthropol.* 62:425–437
- BEECHER RM Y CORRUCINI RS (1981) Effects of dietary consistency on maxillary arch breadth in macaques. *J. Dent. Res.* 60(1): 68.
- BEECHER RM, CORRUCINI RS Y FREEMAN M (1983) Craniofacial correlates of dietary consistency in a nonhuman primate. *J. Craniofac. Genet. Dev. Biol.* 3(2): 193-202.
- BHAT M Y ENLOW DH (1985) Facial variations related to headform type. *The Angle Orthodontist* 55:269-280.
- BONATTO SL Y SALZANO FM. (1997). A single and early migration for the peopling of the Americas supported by mitochondrial DNA sequence data. *Proc Natl Acad Sci USA* 94:1866–1871.
- BOOKSTEIN FL (1991) Morphometric tools for landmark data. Cambridge: Cambridge University Press.
- BOOKSTEIN (1997) Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Med Image Anal*, 1:225-243.
- BOOKSTEIN FL, GUNZ P, MITTEROECKER P, PROSINGER H, SCHAEFER K, AND SEIDLER H (2003) Cranial integration in Homo: singular warps analysis of the midsagittal plane in ontogeny and evolution. *J Hum Evol* 44: 167-187.
- BÓRMIDA M (1954) Los antiguos Patagones. Estudio de craneología. *Runa* 6:5-96.
- BRACE CL, NELSON AR, SEGUCHI N, OE N, SERING L, QIFENG P, YONGYI L Y TUMEN D (2001) Old World sources of the first New World human inhabitants: a comparative craniofacial view. *Proc Natl Acad Sci* 98(10017-10022).
- BROWN P (1992) Recent human evolution in East Asia and Australasia. *Philosophical transactions of the Royal Society London, Series B.* 337: 235-242.
- BROWN P (1999) The first modern East Asians?: another look at Upper Cave 101, Liujiang and Minatogawa. In: *Interdisciplinary Perspectives on the Origins of the Japanese.*, Ed. Omoto K. International Research Center for Japanese Studies, Kyoto.
- BUKSTRA JE Y UBELAKER DH (1994) Standards for Data Collection From Human Skeletal Remains. Arkansas archeological survey research series NO.44, Fayetteville, Arkansas.
- CARDINI A Y ELTON S (2008) Does the skull carry a phylogenetic signal? Evolution and modularity in the guenons. *Biol. J Linn Soc* 93: 813-834.
- CAREY JW Y STEEGMANN AT JR. (1981) Human nasal protrusion, latitude, and climate. *Am J Phys Anthropol* 56(3): 313-319.
- CHEVERUD JM (1988) A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution* 42(5): 958-968.
- CHEVERUD JM (1995) Morphological integration in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) cranium. *Am. Nat.* 145: 63-89.
- CHEVERUD JM (1996a) Quantitative genetic analysis of cranial morphology in the cotton-top (*Saguinus oedipus*) and saddle-back (*S. fuscicollis*) tamarins. *J Evol Biol* 9: 5-42.
- CHEVERUD JM (1996b) Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *Am Zool* 36: 44-50.
- CHEVERUD JM Y MARROIG G (2007) Comparing covariance matrices: Random skewers method compared to the common principal components model. *Gen Mol Biol.* 30(2): 461-469.
- CHURCHILL SE, SHACKELFORD LL, GEORGI JN Y BLACK MT (2004) Morphological variation and airflow dynamics in the human nose. *Am J Hum Biol* 16(6): 625-638.
- CIOCHON RL, NISBETT RA Y CORRUCINI RS (1997) Dietary consistency and craniofacial development related to masticatory function in minipigs. *J Craniofac Genet Dev Biol* 17: 96-102.
- COLE P (1982) Modification of inspired air. En: *The nose: upper airway physiology and the atmospheric environment.* Eds. Proctor DF y Andersen I. Elsevier Biomedical Press. New York. p 351–375.
- COON CS (1955) Some problems of human variability and natural selection in climate and culture. *Am. Naturalist.* 89: 257-279.
- COON CS (1962) *The Origin of Races.* Ed. Knopf AA, New York.
- CORRUCINI RS Y HANDLER JS (1980) Temporomandibular joint size decrease in American Blacks: evidence from Barbados. *J. Dent. Res.* 59: 9-1528.
- CORRUCINI RS Y BEECHER RM (1982) Occlusal variation related to soft diet in a nonhuman primate. *Science* 218(4567): 74-76.
- CORRUCINI RS Y BEECHER RM (1984) Occlusofacial morphological integration lowered in baboons raised on soft diet. *J. Craniofac. Genet. Dev. Biol.* 4(2): 135-142.

- CORRUCCINI RS, HENDERSON AM Y KAUL SS (1985) Bite-force variation related to occlusal variation in rural and urban Punjabis (North India). *Arch. Oral Biol.* 30(1): 65-69.
- CORRUCCINI RS (1999) How Anthropology Informs the Orthodontic Diagnosis of Malocclusion's Causes. Eds. The Edwin Meller Press. Lewiston.
- CROGNIER E (1981) Climate and anthropometric variations in Europe and the Mediterranean area. *Ann Hum Biol* 8: 99-107.
- DAVIES A (1932) A re-survey of the morphology of the nose in relation to climate. *J. R. Anthropol. Inst.* 62: 337-359.
- DILLEHAY TD (2009) Probing deeper into first american studies. *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A.* 106(4): 971-978
- DRYDEN IL Y MARDIA KV (1998) Statistical Shape Analysis. Eds. John Wiley & Sons. Chichester.
- ENLOW DH (1990) Facial Growth. Philadelphia: W. B. Saunders Company.
- ENLOW D, HANS MG (1996) Essentials of Facial Growth. Philadelphia: Saunders Co.
- FAGUNDES NJR, KANITZ R, ECKERT R, VALLS ACS, BOGO MR, SALZANO FM, SMITH DG, SILVA-JR WA, ZAGO MA, RIBEIRO-DOS- SANTOS AK, SANTOS SEB, PETZL-ERLER ML, BONATTO SL. (2008). Mitochondrial population genomics supports a single pre- Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas. *Am J Hum Genet* 82:583-592.
- FRANCISCUS RG Y LONG JC (1991) Variation in human nasal height and breadth. *Am. J. Phys. Anthropol.* 85(4): 419-427.
- GONZÁLEZ-JOSÉ R, DAHINTEN SL, LUIS MA, HERNÁNDEZ M Y 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, GONZÁLEZ-MARTÍN A, HERNÁNDEZ M, PUCCIARELLI HM, SARDI M, ROSALES A Y VAN DER MOLEN S (2003) Craniometric evidence for Palaeoamerican survival in Baja California. *Nature* 425(6953): 62-65.
- GONZÁLEZ-JOSÉ R (2003) El Poblamiento De La Patagonia. Análisis De La Variación Craneofacial En El Contexto Del Poblamiento Americano. Universitat de Barcelona. Tesis Doctoral
- GONZÁLEZ-JOSÉ R, VAN DER MOLEN S, GONZÁLEZ-PÉREZ E Y HERNÁNDEZ M (2004) Patterns of phenotypic covariation and correlation in modern humans as viewed from morphological integration. *Am. J. Phys. Anthropol* 123(1): 69-77.
- GONZÁLEZ-JOSÉ R, RAMÍREZ-ROZZI F, SARDI M, MARTÍNEZ-ABADÍAS N, HERNÁNDEZ M Y PUCCIARELLI HM (2005) Functional-cranial approach to the influence of economic strategy on skull morphology. *Am J Phys Anthropol* 128: 757-771.
- GONZÁLEZ-JOSÉ R, MARTÍNEZ-ABADÍAS N, GONZÁLEZ-MARTÍN A, NEVES W, PUCCIARELLI HM Y HERNÁNDEZ M (2006). Análisis morfogeométrico de cuatro cráneos antiguos del valle de México: Peñón III, Metro Balderas, Chimalhuacán Y Cueva del Tecolote. *Cuicuilco* 13: 105-127
- GONZÁLEZ-JOSÉ R, BORTOLINI MC, SANTOS FR Y 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.
- GOSWAMI A. (2006). Cranial modularity shifts during mammalian evolution. *Am Nat* 168:270-280.
- GREEN H (2007) Cranial variation of contemporary East Asian in a global context. Department of Anatomy. School of Medical Science. University of New South Wales. Tesis Doctoral.
- GUGLIELMINO-MATESSI CR, GLUCKMAN P Y CAVALLI-SFORZA LL (1979) Climate and evolution of skull metrics in man. *Am J Phys Anthropol* 50: 549-564.
- GUNZ P, BOOKSTEIN FL, MITTEROECKER P, STADLMAYR A, SEIDLER H Y WEBER GW (2009) Early modern human diversity suggests subdivided population structure and a complex out-of-Africa scenario. *Proc Natl Acad Sci US A* 106(15): 6094-6098.
- HALLGRÍMSSON B, WILLMORE K, DORVAL C Y COOPER DM (2004) Craniofacial variability and modularity in macaques and mice. *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 302(3): 207-225.
- Hallgrímsson B, Lieberman DE, Liu W, Ford-Hutchinson AF y Jirik FR (2007) Epigenetic interactions and the structure of phenotypic variation in the cranium. *Evol. Dev* 9(1): 76-91.
- HANIHARA T (1994) Craniofacial continuity and discontinuity of Far Easterners in the Late Pleistocene and Holocene. *J Hum Evol* 27: 417-441
- HANIHARA T (2000) Frontal and facial flatness of major human populations. *Am J Phys Anthropol* 111: 105-134.
- HARVATI K (2001) The Neanderthal problem: 3-D geometric morphometric models of cranial shape variation within and among species. PhD dissertation. New York: City University of New York.
- HARVATI K Y WEAVER TD (2006) Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures. *Anat. Rec. A Discov. Mol Cell Evol Biol* 288(12): 1225-1233.
- HERNÁNDEZ M, LALUEZA C Y GARCÍA MORO C (1997) Fuegian cranial morphology: the adaptation to a cold, harsh environment. *Am J Phys Anthropol* 103: 103-117.
- HIERNAUX J Y FROMENTT A (1976) The correlations between anthropobiological and climatic variables in sub-Saharan Africa: Revised estimates. *Hum Biol* 48: 757-767.
- HOWELLS WW (1960) The distribution of Man. *Sci Am* 203: 112-117
- HOWELLS WW (1973) Cranial Variation in Man. Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethno-

- logy. Ed. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- HOWELLS WW (1986) Physical anthropology of the prehistory Japanese. En: Windows of the Japanese Past: studies in archaeology and prehistory. Eds. Pearson RJ, Barnes GL and Hutterer KL. pp: 85-99. Ann Arbor. Michigan
- HOWELLS WW (1989) Skull Shapes and the Map. Papers of the Peabody Museum. Ed. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- IMBELLONI J (1938) Tabla clasificatoria de los indios. Regiones biológicas y grupos raciales humanos de América. *Physis* 12:229-249.
- INGERVALL B Y BITSANIS E (1987) A pilot study of the effect of masticatory muscle training on facial growth in long-face children. *Eur J Orthod* 9(1): 15-23.
- ISHIDA H (1992) Flatness of facial skeletons in Siberian and other circum-Pacific populations. *Z Morphol Anthropol* 79(1): 53-67.
- ISHIDA H Y KONDO Y (1998) Human cranial variation based on different sets of measurement variables. *Anthropological Science* 106: 41-60.
- KLEIN RG (1999) *The Human Career*. Chicago University Press. Chicago
- KLINGENBERG CP Y MCINTYRE GS (1998) Geometric morphometrics of developmental instability: Analyzing patterns of fluctuating asymmetry with procrustes methods. *Evolution* 52(5): 1363-1375.
- KLINGENBERG CP Y LEAMY LJ (2001) Quantitative genetics of geometric shape in the mouse mandible. *Evolution Int. J. Org. Evolution* 55(11): 2342-2352.
- KLINGENBERG CP , LEAMY LJ , ROUTMAN EJ Y CHEVERUD JM (2001) Genetic architecture of mandible shape in mice: effects of quantitative trait loci analyzed by geometric morphometrics. *Genetics* 157(2): 785-802.
- KLINGENBERG CP (2004) Integration, modules and development: molecules to morphology to evolution. In: *Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes*. Eds Pigliucci M y Preston K. Oxford University Press. New York.
- KLINGENBERG CP (2008) *MorphoJ*. Faculty of Life Sciences, University of Manchester, UK. http://www.flywings.org.uk/MorphoJ_page.htm
- KOOTS KR Y GIBSON JP (1996) Realized sampling variances of estimates of genetic parameters. *Genetics* 143: 1409-1416.
- LAHR, M.M. (1995) Patterns of modern human diversification: implications for amerindian origins. *Yearb. Phys. Anthropol.* 38: 163-198.
- LAHR, M.M. (1996) *The Evolution of Modern Human Diversity: a Study of Cranial Variation*. Ed. Cambridge University Press. Cambridge.
- LAHR MM Y WRIGHT RVS. (1996). The question of robusticity and the relationship between cranial size and shape in *Homo Sapiens*. *J Hum Evol* 31:157-191.
- LANDE R (1979) Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. *Evolution* 33: 402-416.
- 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*. Ed. Cambridge University Press. Cambridge.
- LIEBERMAN DE, MOWBRA Y KM, PEARSON OM (2000)a. Basicranial influences on overall cranial shape. *J Hum Evol* 38: 291-315.
- LIEBERMAN DE, ROSS CR, RAVOSA M (2000)b. The primate cranial base: ontogeny, function and integration. *Ybk Phys Anthropol* 43: 117-169.
- LIEBERMAN DE, MCBRATNEY BM Y KROVITZ G (2002) The evolution and development of cranial form in *Homo sapiens*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99(3): 1134-1139.
- LIEBERMAN DE, KROVITZ GE, YATES FW, DEVLIN M Y ST CLAIRE M (2004) Effects of food processing on masticatory strain and craniofacial growth in a retrognathic face. *J. Hum. Evol.* 46(6): 655-677.
- LIEBERMAN DE (2008) *Speculations About the Selective Basis for Modern Human Craniofacial Form*. *Evolutionary Anthropology* 17: 55-68.
- MANLY BFJ (1986) *Multivariate Statistical Methods. A Primer*. Eds. Chapman and Hall, London.
- MARROIG G Y CHEVERUD JM (2001) A comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of New World monkeys. *Evolution* 55(12): 2576-2600.
- MARROIG G Y CHEVERUD JM (2004) Did natural selection or genetic drift produce the cranial diversification of neotropical monkeys? *Am Nat* 163(3): 417-428.
- MARTÍNEZ-ABADÍAS N (2005) *Evaluación morfogeométrica del mestizaje en el Valle central de México: evolución fenotípica de la morfología creaneofacial humana*. Departament de Biologia Animal. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona. Tesis de maestría
- MARTÍNEZ-ABADÍAS N (2007) *Evolutionary patterns of the human skull. A quantitative genetic analysis of craniofacial phenotypic variation*. Universitat de Barcelona. Tesis doctoral.
- MARTÍNEZ-ABADÍAS N, ESPARZA M, SJOVOLD T, GONZÁLEZ-JOSÉ R, SANTOS M Y HERNÁNDEZ M (2009) Heritability of human cranial dimensions: comparing the evolvability of different cranial regions. *J Anat* 214: 19-35.
- MCGUIGAN K (2006) Studying phenotypic evolution using multivariate quantitative genetics. *Mol. Ecol.* 15(4): 883-896.
- MERRIWETHER DA, ROTHHAMMER F, FERREL RE. (1995). Distribution of the four founding lineage haplotypes in native Americans suggests a single wave of migration for the New World. *Am J Phys Anthropol* 98:411-430.

- MITTEROECKER P, AND BOOKSTEIN F (2008) The evolutionary role of modularity and integration in the hominoid cranium. *Int J Org Evolution* 62: 943-58.
- MOSS ML Y YOUNG RW (1960) A functional approach to craniology. *Am J Phys Anthropol* 18, 281-292.
- NEVES WA Y PUCCIARELLI HM (1991) Morphological affinities of the first Americans: an exploratory analysis based on early South American human remains. *J. Hum. Evol* 21: 261-273.
- NEVES WA, PROUS A, GONZÁLEZ-JOSÉ R, KIPNIS R Y POWELL J (2003) Early Holocene human skeletal remains from Santana do Riacho, Brazil: implications for the settlement of the New World. *J. Hum. Evol.* 45(1): 19-42.
- NEVES WA Y HUBBE M (2005) Cranial morphology of early Americans from Lagoa Santa, Brazil: implications for the settlement of the New World. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A* 102(51): 18309-18314.
- OLSON TR (1981) Basicrania and evolution of the Pliocene hominids. En: *Aspects of human evolution*. Ed. Stringer CB. London: Taylor and Francis. p 99-128.
- 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
- PEREZ SI Y MONTEIRO LR (2009) Nonrandom factors in modern human morphological diversification: a study of craniofacial variation in southern South American populations. *Evolution.* 63 (4): 978-993
- POLLY PD (2004) On the simulation of the evolution of morphological shape under selection and drift. *Palaeontologia Electronica* 7:1-28.
- POPE GG (1991) Evolution of the zygomaticomaxillary region in the genus Homo and its relevance to the origin of modern humans. *J. Hum. Evol.* 21: 189-213.
- POWELL JF Y NEVES WA 1999 Craniofacial morphology of the first americans: pattern and process in the peopling of the New World. *Yearb Phys Anthropol* 42: 153-188.
- PROETZ AW (1953) *Applied physiology of the nose*. Annals Publishing Co. St. Louis.
- PUCCIARELLI HM, DRESSINO V Y 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.
- PUCCIARELLI HM, MUÑE MC, OYHENART EE, ORDEN AB, VILLANUEVA ME, RODRÍGUEZ RE Y PONS ER (2000) Growth of skeletal components in the young squirrel monkey (*Saimiri sciureus boliviensis*): a longitudinal experiment. *Am J Phys Anthropol* 112: 57-68.
- PUCCIARELLI HM, SARDI ML, LOPEZ JCJ Y SANCHEZ CS (2003) Early peopling and evolutionary diversification in America. *Quaternary Int* 109: 123-132.
- PUCCIARELLI HM, SARDI ML, LUIS MA, LUSTIG AL, PONCE PV, ZANINI MC Y NEVES WA (1999) Posición de los araucanos en un contexto asiático-europeo I: Metodología craneofuncional. *Rev Arg Antrop Biol* 2(1): 163-186.
- RELETHFORD JH (1994) Craniometric variation among modern human populations. *Am J Phys Anthropol* 95: 53-62.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- ROFF DA (1995) The estimation of genetic correlations from phenotypic correlations: a test of Cheverud's conjecture. *Heredity* 74: 481-490.
- ROFF DA (1996) The evolution of genetic correlations: an analysis of patterns. *Evolution* 50(4): 1392-1403.
- ROHLF FJ (2003) TPSRelw version 1.35. Department of ecology and evolution, State University. Stony Brook, New York.
- ROHLF FJ TPSDig. version 1.4. 2004a. Department of Ecology and Evolution, State University. Stony Brook, New York.
- ROHLF FJ TPSUtil. version 1.26. 2004b. Department of Ecology and Evolution, State University. Stony Brook, New York.
- ROSAS A Y BASTIR M. (2002). Thin-plate spline analysis of allometry and sexual dimorphism in the human craniofacial complex. *Am J Phys Anthropol* 117:236-245.
- ROSEMAN CC (2004) Detecting interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form by using matched molecular and morphometric data. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A* 101(35): 12824-12829.
- ROSEMAN CC Y WEAVER TD (2004) Multivariate apportionment of global human craniometric diversity. *Am J Phys Anthropol* 125(3): 257-263.
- ROSEMAN CC Y WEAVER TD (2007) Molecules versus morphology? Not for the human cranium. *Bioessays* 29(12): 1185-1188.
- SANTOS FR, HUTZ MH, COIMBRA CEA, SANTOS RV, SALZANO FM, PENA SDJ. (1995) Further evidence for the existence of major founder Y chromosome haplotype in Amerindians. *Braz J Genet* 18:669-672.
- SANTOS FR, PANDYA A, TYLER-SMITH C, PENA SD, SCHANFIELD M, LEONARD WR, OSIPOVA L, CRAWFORD MH, MITCHELL RJ. (1999) The central Siberian origin for native American Y chromosomes. *Am J Hum Genet* 64:619-628.
- SMITH HF (2009) Which cranial regions reflect molecular distances reliably in humans? Evidence from three-dimensional morphology. *Am J Hum Biol* 21(1): 36-47.
- SMITH KK (1996) Integration of structures during development in mammals. *Am.Zool.* 36: 70-79.
- SPERBER G (2001) *Craniofacial Development*. BC Decker Inc, London.

- STEEGMANN AT JR. Y PLANTNER WS (1968) Experimental cold modification of cranio-facial morphology. *Am. J. Phys. Anthropol.* 28(1): 17-30.
- STEEGMANN AT JR (1970) Cold adaptations and the human face. *Am. J. Phys. Anthropol.* 32: 243-250.
- SRINGER CB Y MCKIE R (1996). *African Exodus*. Londres: Jonathan Cape.
- TAMM E, KIVISILD T, REIDLA M, METSPALU M, SMITH DG, MULLIGAN CJ, BRAVI CM, RICKARDS O, MARTÍNEZ-LABARGA C, KHUSNUTDINOVA EK, FEDOROVA SA, GOLUBENKO MV, STEPANOV VA, GUBINA MA, ZHADANOV SI, OSSIPOVA LP, DAMBA L, VOEVODA MI, DIPIERRI JE, VILLEMS R, MALHI RS. (2007). Berinian standstill and spread of Native American founders. *PLoS ONE* 5:1-6 (e829).
- THOMSON A Y BUXTON LHD (1923) Man's nasal index in relation to certain climatic conditions. *J. R. Anthropol Inst.* 53: 92-122.
- WALKER JEC, WELLS RE, MERRILI EW (1961) Heat and water exchange in the respiratory tract. *Am J Med* 30: 259-267.
- WANG S, LEWIS CM, JAKABSSON M, RAMACHANDRAN S, RAY N, BEDOYA G, ROJAS W, PARRA MV, MOLINA JA, GALLO C, MAZZOTTI G, POLETTI G, HILL K, HURTADO AM, LABUDA D, KLITZ W, BARRANTES R, BORTOLINI MC, SALZANO FM, PETZL-ERLER ML, TSUNETO LT, LLOP E, ROTHHAMMER F, EXCOFFIER L, FELDMAN MW, ROSENBERG NA, RUIZ-LINARES A. (2007) Genetic variation and population structure in native Americans. *PLoS Genet* 3:e185.
- WEAVER TD, ROSEMAN CC Y STRINGER CB (2007) Were neandertal and modern human cranial differences produced by natural selection or genetic drift? *J Hum Evol* 53(2): 135-145.
- WEIDENREICH F (1939) On the earliest representatives of modern mankind recovered on the soil of East Asia. *Bulletin of the Natural History Society of Peking.* 13: 161-174.
- WEINER JS (1954) Nose shape and climate. *Am J Phys Anthropol* 12: 615-618.
- WILLMORE KE, LEAMY L, HALLGRIMSSON B. (2006) Effects of developmental and functional interactions on mouse cranial variability through late ontogeny. *Evol Dev* 8:550-567.
- WILLMORE K, YOUNG N Y RICHTSMEIER JT (2007) Phenotypic Variability: Its Components, Measurement and Underlying Developmental Processes. *Evol Biol* 34: 99-120.
- WOLPOFF MH (1968) Climatic influence on the skeletal nasal aperture. *Am J Phys Anthropol* 29: 405-424.
- WOOD B Y LIEBERMAN DE (2001) Craniodental variation in *Paranthropus boisei*: a developmental and functional perspective. *Am J Phys Anthropol* 116(1): 13-25.
- YOKLEY TR (2009) Ecogeographic Variation in Human Nasal Passages. *Am. J. Phys. Anthropol.* 138: 11-22
- ZEGURA SL, KARAFET TM, ZJIVOTOVSKY LA, HAMMER MF. (2004). High-resolution SNPs and microsatellite haplotypes point to a single, recent entry of Native American Y chromosomes into the Americas. *Mol Biol Evol* 21:164-175.
- ZELDITCH ML, SWIDERSKI DL, SHEETS HD Y FINK WL (2004) *Geometric Morphometric for Biologists*. Eds. Elsevier Academic Press, London.

Abstract

The derived Northeastern Asian craniofacial phenotype first arises during the middle Holocene as a derivation of the generalized pattern observable in the groups leading the Out-of-Africa dispersion. These traits appear in variable frequency in modern Asians and Native Americans. However they seem to be absent on the most ancient remains. Adaptive hypothesis were stated in order to explain the origin of such pattern (facial flatness, narrow noses, rounded vaults), arguing that it would be as a set of adaptations to the cold climate of northeast Asia during the last glaciation. However, this hypothesis has not been formally tested using specific Quantitative Genetics models aimed to measure the importance of stochastic versus non-stochastic agents on the apportionment of phenotypic variation. Here we use geometric-morphometric shape estimators on Asian and American skulls in order to apply the Lande's Model of detection of genetic drift versus selection as factors responsible for the observed craniofacial variation.

Key words: geometric morphometrics, Northeastern Asian, Quantitative Genetics, New World settlement, cold-climate adaptation

Quantitative Genetics applied to the craniofacial variation in Asia and America