

IDENTIFICANDO SEÑALES DE EVOLUCIÓN NO ESTOCÁSTICA EN LA MORFOLOGÍA CRANEOFACIAL DE POBLACIONES HUMANAS MODERNAS

Soledad de Azevedo^{1,2*}, Héctor M. Pucciarelli^{2,3}, José L. Lanata^{2,4} y Rolando González-José^{1,2*}

¹Unidad de Diversidad, Sistemática y Evolución. Centro Nacional Patagónico (CENPAT). Puerto Madryn. Argentina

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Buenos Aires. Argentina

³División Antropología. Museo de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina

⁴Instituto de Investigaciones en Diversidad Cultural y Procesos de Cambio (IIDyPCA). Universidad Nacional de Río Negro. San Carlos de Bariloche. Río Negro. Argentina

PALABRAS CLAVE genética cuantitativa; variación morfológica; método craneofuncional

RESUMEN Las poblaciones humanas varían significativamente en su morfología craneana. Aún se debate hasta dónde ésta variabilidad se ha acumulado a través de procesos neutrales (e.g. deriva genética) o bien por efecto de la selección natural. Entender los procesos evolutivos que dieron origen a esta variación es una de las metas de la biología humana en particular y de la biología evolutiva en general. Para analizar la relación entre los patrones de cambio y variación morfológica observados y los esperados bajo un escenario de evolución neutral, aplicamos un modelo genético

cuantitativo sobre una muestra muy amplia de poblaciones que abarcan el continente Americano, Asia y Oceanía. La morfología craneofacial se estudió a partir de medidas lineales correspondientes al método craneofuncional, en donde treinta variables métricas describen los distintos componentes funcionales observables en el cráneo. Los resultados indican que los procesos aleatorios, tales como la deriva genética, no son suficientes para explicar la variación morfológica del cráneo en las poblaciones humanas modernas. *Rev Arg Antrop Biol* 14(1):113-129, 2012.

KEY WORDS quantitative genetics; morphologic variation; functional cranial method

ABSTRACT Human populations vary significantly in cranial morphology. It is still a matter of debate whether this variability has been accumulated through neutral processes (e.g. genetic drift) or natural selection. Understanding the evolutionary processes that gave rise to this variation is one of the goals of modern human biology. To examine the relationship between the patterns of morphological change and the observed versus the expected variation under a neutral evolution scenario, we applied a quantitative

genetic model on a large sample of populations covering the Americas, Asia and Oceania. Craniofacial morphology was studied from linear measurements corresponding to the Functional Cranial method, where thirty metric variables describe the different functional components of the skull. Results indicated that random processes, such as drift alone, are not enough to explain the morphological variation of the modern human skull. *Rev Arg Antrop Biol* 14(1):113-129, 2012.

Durante los últimos 100.000 años, las poblaciones humanas modernas se han dispersado fuera de África (Lahr y Foley, 1994; Lahr, 1996; Stringer, 2002), adaptándose a ambientes muy diversos y ocupando incluso los lugares más fríos, secos y menos productivos. En el transcurso de este proceso de dispersión, diferentes poblaciones experimentaron la dinámica climática propia de las glaciaciones, algunas domesticaron plantas y animales, modificando drásticamente su dieta y estilos de vida y reestructurando a su vez su propio ambiente, a través de generar nuevos nichos ecológicos (Laland et al., 2010). Si bien el proceso de dispersión global de *Homo sapiens* estuvo asociado con diferentes cambios culturales (e.g. innovaciones tecnológicas, incorporación de nuevos alimentos y/o cambios en su procesamiento, así como en prácticas sociales, etc.), las

poblaciones humanas también sufrieron cambios fisiológicos y morfológicos como resultado de su exposición a un amplio rango de presiones, tanto ecológicas como culturales. Uno de estos cambios probablemente se manifieste en variaciones en la morfología craneana de algunas poblaciones en relación a un ancestro común. Esta es en realidad, una discusión de larga data en la biolo-

Financiamiento: Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2007 01585). Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (PIP 2008 112-200801-02850).

*Correspondencia a: Soledad de Azevedo o Rolando González-José. Centro Nacional Patagónico. Bvd. Brown 2915. U9120ACD Puerto Madryn. Argentina.
E-mail: deazevedo@cenpat.edu.ar, rolando@cenpat.edu.ar

Recibido 14 Febrero 2012; aceptado 14 Junio 2012

gía evolutiva de las poblaciones humanas y gira en torno a la importancia relativa de los procesos microevolutivos neutrales o aleatorios (como la deriva génica) versus fuerzas direccionales como la selección natural para explicar la variación fenotípica observada (von Cramon-Taubadel y Weaver, 2009). Dada la naturaleza integrada y modular del cráneo humano, esta discusión se extiende a identificar qué regiones del cráneo son más sensibles a cambios morfológicos debidos a factores no genéticos y por lo tanto, cuáles de ellas son las que pueden utilizarse como *proxy* para comprender la historia demográfica y poblacional de nuestra especie (Harvati y Weaver, 2006; Smith, 2009, 2011).

En los últimos años, se ha empleado en un creciente número de estudios, la teoría y los métodos derivados de la genética cuantitativa y poblacional, con objeto de avanzar sobre nuestra comprensión de la evolución y diversificación morfológica humana (e.g. Relethford, 1994, 2002, 2004, 2010; Ackermann y Cheverud, 2004; González-José et al., 2004; Roseman, 2004; Harvati y Weaver, 2006; Roseman y Weaver, 2007; Weaver et al., 2007; Betti et al., 2009, 2010; Martínez-Abadías et al., 2009, 2011; Smith, 2009, 2011; von Cramon-Taubadel, 2009a, b). A partir de estos estudios ha surgido un consenso que indica que las fuerzas evolutivas neutrales serían las principales responsables de moldear la diversidad en el cráneo humano. Sin embargo, hay evidencias de la influencia de la selección natural y la plasticidad fenotípica sobre la diversificación morfológica del cráneo humano (Beals et al., 1984; Roseman, 2004; Harvati y Weaver, 2006; Perez y Monteiro, 2009; Martínez-Abadías et al., 2011). En su expansión hasta latitudes extremas, algunas poblaciones experimentaron las consecuencias climáticas y ecológicas que se produjeron durante el período Último Máximo Glacial (UMG), lo cual habría inducido cambios en la anatomía craneofacial humana. En efecto, bajo un modelo de selección natural (SN) relacionado con la supervivencia en ambientes fríos, las características derivadas del cráneo de las poblaciones norasiáticas y periárticas (mongoles, siberianos, esquimales, aleutianos, etc.) suelen verse como un conjunto de adaptaciones tendientes a minimizar el intercambio calórico con el medio circundante, condición que resul-

taría ventajosa en un contexto de climas fríos (Coon, 1962; Howells, 1973; Roseman, 2004).

Si bien varios trabajos previos sugieren que gran parte de la morfología del cráneo es producto de evolución neutral (e.g. Relethford 2004, 2010; von Cramon-Taubadel y Weaver, 2009), las evidencias de señales de adaptación en ciertas regiones del cráneo de diversas poblaciones conducen a preguntar, si el efecto de la SN es lo suficientemente importante como para borrar la historia poblacional y/o a qué escala geográfica este efecto es detectable. Cuanto mayor sea la escala geográfica de un análisis, las poblaciones incluidas en el mismo cubrirán latitudes y climas más diversos, lo que puede hacer más visible el efecto producido por la SN y menos probable será que un análisis de datos cuantitativos provea información de la historia y la estructura poblacional.

La idea de que la SN puede distorsionar los patrones de estructura e historia poblacional a una escala global, ya ha sido explorada por diversos autores. Por ejemplo, Relethford (2004, 2010) y Roseman (2004) detectaron señales de SN pero concluyeron que éstas no son suficientes como para eclipsar los patrones subyacentes de las relaciones entre poblaciones. Esta conclusión es de gran importancia, dado que la morfología craneana es ampliamente usada para reconstruir relaciones evolutivas y reflejar la filogenia y la historia poblacional, especialmente cuando los datos cuantitativos constituyen la única información disponible.

Cabe destacar que por lo general, la acción de la SN no se pone a prueba explícitamente, sino que es meramente inferida a posteriori. Esto acontece aún cuando existen métodos diseñados para evaluar el impacto directo de procesos microevolutivos sobre la morfología, a través del rechazo de hipótesis nulas de evolución neutral basadas en la teoría evolutiva (e.g. Lande, 1980; Relethford y Blangero, 1990; Roseman y Weaver, 2007).

El objeto de este trabajo es evaluar si la diversidad morfológica observada en el cráneo de poblaciones humanas modernas a escala global, puede ser explicada por la acción de procesos exclusivamente estocásticos (deriva génica) o si además, es posible considerar la intervención de fuerzas evolutivas direccionales en la conformación de los patrones de variación observados. Para

EVOLUCIÓN CRANEOFACIAL EN HUMANOS MODERNOS

evaluar los patrones de variación entre las poblaciones se utilizó un modelo genético cuantitativo destinado a analizar la relación entre los patrones de cambio y de variación morfológica, tanto los observados, como los esperados bajo un escenario de sólo evolución neutral, basado en el marco teórico y estadístico de la teoría evolutiva desarrollado por Lande (1979, 1980).

MATERIAL Y MÉTODOS

Muestra analizada

Se estudió un total de 1280 cráneos masculinos agrupados en 77 poblaciones humanas modernas (Tabla 1). Las series corresponden a poblaciones de un amplio rango geográfico y ecológico, abarcando desde los 78° de latitud Norte

TABLA 1. Procedencia y cantidad de muestras utilizadas

Código	N	Población	Grupo
ANA	14	Anamita	
AUS	15	Australiano	
BEN	14	Bengalí	
FIL	13	Filipinas	Sur de Asia
MAV	12	Maravas	
NEG	9	Negríto	
YUN	20	Yunnan	
AIN	22	Ainu	
HYO	20	Hyogo	
MOG	7	Mongol	Norte de Asia
OUR	11	Ourga	
TCH	11	Chukchis	
AAS	11	Asiaat	
ALE	33	Aleutiano	
ILL	16	Illutalik	Circum Árticos
INU	12	Inuit	
KON	12	Koniag	
THU	8	Thule	
CAB	15	Cabo Cañaveral	
CEN	10	Centerville	
CHI	10	Chihuahua	
COM	10	Comanche	
DUR	10	Durango	Norteamérica
HOR	9	Horr's Isl.	
LPA	17	La Patera	
PCO	14	Perico Isl.	
PEI	20	Pericu	
SAC	31	Sacramento	

TABLA 1. Continuación

Código	N	Población	Grupo
SAF	12	Safety Harbor	
SBA	16	Sta. Barbara	
SCR	21	Sta. Cruz Isl.	
SJC	12	S. Juan Capistrano	
SLO	11	S. Luis Ob. Bay	Norteamérica
SMI	13	S. Miguel Isl.	
TLA	10	Tlatelolco	
TLO	15	Tlatilco	
VEN	9	Ventura/S. Nicolas	
WIC	13	Wich-Caddo	
AGU	9	Aguazuque	
AMA	8	Amazonas	
ANC	26	Ancon	
ARA	17	Araucano	
ARW	29	Arawak	
BOL	17	Boliviano	
BOT	20	Botocudo	
CHA	16	Chanca	
Che	7	Chequa	
CON	12	Contumaza	
DEL	27	Deltaico	
ECU	16	Ecuador	
GJA	12	Guajajara	
GUA	14	Guajiro	
IIB	9	Ipi-Iboto	
KUE	16	Kuelap	
MAP	13	Maipure	
MAQ	10	Maqui-Maquis	
MAR	10	Marin	Sudamérica
MOT	20	Motilon	
MTA	20	Makat Tampu	
MUI	37	Muisca	
NAS	29	Nasca	
NCH	17	Norchile	
NES	43	Noreste	
NOE	13	Noroeste	
NTE	45	Nortehuelche	
PAL	12	Paltacalo	
PAU	11	Paucarcancha	
PGD	15	Las Pirguas	
RUM	8	Rumi-Lanchi	
SAM	42	Sambaqui	
SCH	17	Sudchile	
SEL	14	Selknam	
SOA	13	Soacha	
STE	64	Sudtehuelche	
TEQ	6	Tequendama	
VCA	15	Valle del Cauca	
YUK	13	Yukpa	
N total	1280		

hasta los 55° de latitud Sur, incluyendo mayormente al continente americano, así como también el asiático y a Oceanía.

La muestra abarca un rango de temperatura media anual que va desde los 28.5 a -16.1°C y de 38.4 a -34.2°C como extremos de temperatura. La mayoría de las series incluidas pertenecen al Holoceno Tardío, a excepción de Tequendama, Aguazuque y Chequa que corresponden al Holoceno Temprano.

La amplia distribución geográfica de esta muestra, permite realizar análisis a distintos niveles de agrupación, teniendo en cuenta criterios geográficos así como escenarios de dispersión humana. En cuanto a la expansión del *Homo sapiens* anatómicamente moderno, está bien establecido que tras su salida de África en tres diferentes momentos (ver Lahr y Foley, 1994), las otras dispersiones continentales se dieron hacia Australia desde el sudeste asiático, a través del estrecho Sunda (hace unos 60 mil años AP) y hacia América desde el noreste asiático a través de Beringia (entre 26 y 18 mil años AP) (Lahr, 1996). Todos los análisis del presente trabajo se realizaron siguiendo una jerarquización de la muestra total de acuerdo con este escenario, de modo que primero se dividió la muestra en poblaciones Americanas y Extra Americanas; luego, a las Americanas en Circum Árticos, Norteamericanos y Sudamericanos y a las Extra Americanas, en norte y sur de Asia. Este último grupo incluye poblaciones de Oceanía como los australianos. En la Tabla 1 se presentan las poblaciones asignadas a cada grupo. Nótese que dentro de los Circum Árticos se incluyó también a los Chukchis asiáticos por tratarse de una población circum-ártica. Se agregaron también agrupaciones intermedias tales como norte de Asia más Circum Árticos, Circum Árticos más Norteamericanos y Americanos sin Circum Árticos (Norteamérica más Sudamérica).

Evaluación del rol de la Deriva Génica (DG)

La teoría evolutiva predice que la cantidad de divergencia en las características morfológicas entre los grupos generada por la DG, debe ser proporcional a su grado de variación en la población ancestral (Lande, 1979), cuya mejor estimación es la matriz de varianzas/covarianzas genéticas aditivas o matriz **G** (Lande,

1979). Este resultado teórico se basa en ciertos supuestos (Lande, 1979, 1980; Turelli, 1988; Barton y Turelli, 1989), incluyendo los siguientes (Marroig y Cheverud, 2004): la ausencia de selección divergente, una ocurrencia constante de mutaciones pleiotrópicas aditivas que mantienen los fenotipos promedios y las varianzas y covarianzas genéticas aditivas, dando lugar a matrices **G** aproximadamente constantes o proporcionales y el hecho de que los cambios en el fenotipo promedio son causados por cambios genéticos, en lugar de respuestas fenotípicas a condiciones ambientales variables (Lande, 1979; Turelli et al., 1988).

De acuerdo con Lande (1979, 1980) la dispersión esperada de los fenotipos medios poblacionales, a través de la acción de la DG es función de la variación/covariación genética, del tamaño poblacional efectivo y del tiempo de divergencia entre las poblaciones:

$$\mathbf{B}_t = \mathbf{G} (t/N_e)$$

donde \mathbf{B}_t es la matriz de varianza/covarianza (V/CV) entre poblaciones en la generación t , **G** es la matriz de V/CV aditiva de la población ancestral a partir de la cual derivan las poblaciones actuales, mientras que N_e es el tamaño poblacional efectivo de la población ancestral. Dada la difícil obtención de la matriz **G** y el hecho de que existe evidencia de que las matrices de V/CV fenotípica y genética serían proporcionales, especialmente para rasgos morfológicos, en diversos organismos (Cheverud, 1988, 1996; Koots y Gibson, 1996; Marroig y Cheverud, 2001, 2004; Cheverud y Marroig, 2007), al sustituir **G** por su contraparte fenotípica **W** (within-population phenotypic variance/covariance matrix, en inglés) se obtiene:

$$\mathbf{B} \propto \mathbf{W} (t/N_e)$$

Dado que t y N_e son constantes para cualquier comparación particular, el patrón esperado de la variación fenotípica entre grupos debería ser proporcional a la variación fenotípica intragrupal ($\mathbf{B} \sim \mathbf{W}$), si las poblaciones se diversificaron sólo por acción de procesos evolutivos estocásticos. Cualquier desvío de dicha proporcionalidad puede interpretarse como huella dejada por el accionar de una fuerza evolutiva no estocástica como por ejemplo, la selección

natural (SN). Así, el objetivo es aplicar estos conceptos a la evolución craneofacial de poblaciones humanas, partiendo de la hipótesis nula de evolución neutral.

De acuerdo con Ackermann y Cheverud (2002, 2004) y Marroig y Cheverud (2004), la relación entre **W** y **B** puede expresarse como una ecuación de regresión simple, luego de aplicar un Análisis de Componentes Principales (ACP) sobre **W** para simplificar los cálculos. La variación en la población ancestral (matriz **G**, ecuación 1) es estimada calculando la matriz observada de variancias/covarianzas fenotípicas promediadas y ponderadas en forma intragrupal (**W**). Esta matriz se somete a un ACP, con lo cual la variación interna (**W**) queda representada por los eigenvalores de **W**, mientras que la variación entre grupos (**B**) se obtiene calculando la varianza a lo largo de los escores poblacionales medios de los componentes principales. De este modo, lo que se compara es si la variación en los promedios poblacionales de los escores es proporcional a la variación dentro de poblaciones, dada por los eigenvalores. **B** y **W** quedan expresados, ya no como matrices, sino como vectores, lo que permite evaluar su proporcionalidad a través de un modelo de regresión simple. A una escala logarítmica:

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

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**, t es el tiempo en generaciones y N_e el tamaño efectivo de la población.

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) son más variables, en relación a los otros, que lo esperado por DG. Esto podría ocurrir debido a un proceso de selección natural diversificadora sobre las primeras dimensiones o selección natural estabilizadora en los CP más bajos. Por otro lado, si la pendiente es significativamente menor que 1, indicaría que las poblaciones son relativamente más variables a lo largo de las dimensiones más bajas. De nuevo, esto puede

ocurrir a través de una fuerte selección diversificadora en esas dimensiones bajas, de selección estabilizadora en las primeras dimensiones (Marroig y Cheverud, 2004). Así, si la pendiente de la recta es significativamente distinta de 1 (no consistente con DG) se procede a evaluar el comportamiento y la influencia de aquellos CP outliers que caen por fuera de los intervalos de confianza de la recta.

El tamaño y la forma del cráneo

La morfología craneofacial se estudió a partir de medidas lineales empleando el método craneofuncional (Pucciarelli et al., 2003, 2006, 2008). Treinta variables métricas describen los distintos componentes funcionales del cráneo (Tabla 2). Las medidas consisten en largo (L), ancho (A) y altura (H) de cada componente mayor del cráneo (neurocráneo, N y facial, F) y de cada componente menor del neurocráneo (anterior, NA; medio, NM; posterior, NP y ótico, OT) y de cada componente menor de la cara (óptico, O; respiratorio, R; masticatorio, M y alveolar, A). Así por ejemplo, el largo de la parte posterior del neurocráneo se denota con LNP, el ancho del componente alveolar con AA, etc. Todas las medidas fueron tomadas por uno de los autores (HMP) evitando así el error interobservador.

Al trabajar con medidas lineales, el primer componente principal representa generalmente al tamaño y al cambio en la forma relacionado con el cambio en tamaño. Para evaluar si el efecto del tamaño tiene importancia sobre la recta de regresión y por lo tanto sobre los resultados, todos los análisis se recalcularon después de la estandarización de las variables originales. Siguiendo a Darroch y Mosimann (1985) se dividió cada variable original por la media geométrica de todas las variables (considerando a la media geométrica como un estimador de tamaño).

RESULTADOS

En la Tabla 3 figuran los resultados para el enfoque regresional del modelo de Lande con los valores de la pendiente de regresión para la varianza entre poblaciones (**B**) en función de la varianza dentro (**W**) y el valor estadístico asociado a la hipótesis nula de DG ($\beta=1$).

Cuando se evalúan todas las poblaciones de la muestra (Tabla 3) el modelo es no consistente con DG y lo mismo ocurre para el continente Americano y para las poblaciones del norte de Asia. Este resultado se mantiene al utilizar las variables estandarizadas (Tabla 3). En la Figura 1 se muestran los gráficos de regresión entre el logaritmo natural de la varianza entre poblaciones

($\ln \mathbf{B}$) y el logaritmo natural de los eigenvalores de \mathbf{W} (o varianza dentro) para todos los niveles o agrupaciones de poblaciones estudiadas. En la Figura 2 se representa en un mapa la variación en el estimador del tamaño total del cráneo (la media geométrica calculada con todos los componentes funcionales), así como los valores promedios de tamaño para cada grupo y su desvío estándar. En

TABLA 2. Variables craneométricas utilizadas. Se detallan las variables con sus símbolos y el componente funcional al que pertenecen

Componente Funcional	Símbolo	Nombre	Descripción
Neurocráneo Mayor	LN	Longitud neurocraneana	Nasion - Opistocraneo
	AN	Ancho neurocraneano	Eurion - Eurion
	HN	Altura neurocraneana	Basion - Vertex
Facial Mayor	LF	Longitud facial	Prostion interno - Vomerobasilar
	AF	Ancho facial	Cigion - Cigion
	HF	Altura facial	Nasion - Prostion
Neurocráneo Menor	LNA	Longitud neurocraneana anterior	Glebale - Bregma
	ANA	Ancho neurocraneano anterior	Pterion - Pterion
	HNA	Altura neurocraneana anterior	Bregma - Vomerobasilar
	LNM	Longitud neurocraneana media	Bregma - Lambda
	ANM	Ancho neurocraneano media	Eurion - Eurion
	HNM	Altura neurocraneana media	Basion - Bregma
	LNP	Longitud neurocraneana posterior	Opistion - Opistocraneo
	ANP	Ancho neurocraneano posterior	Asterion - Asterion
	HNP	Altura neurocraneana posterior	Lambda - Opistion
	LOT	Longitud ótica	Borde timpánico inferior - punto medio del borde interno del hueso petroso
Facial Menor	AOT	Ancho ótico	Ancho auditivo externo
	HOT	Altura ótica	Altura auditiva externa
	LO	Longitud óptica	Dacrión - Foramen interesfenoidal
	AO	Ancho óptico	Dacrión - Ectoconquio
	HO	Altura óptica	Punto Supraorbitario medio - punto Infraorbitario medio
	LR	Longitud respiratoria	Subnasal - Espina nasal anterior
	AR	Ancho respiratorio	Ancho máximo apertura piriforme
	HR	Altura respiratoria	Nasion - Subnasal
	LM	Longitud masticatoria	Borde inferior sincondrosis cigomática - borde posterior cavidad glenoidea
	AM	Ancho masticatorio	Surco anterior cresta esfenotemporal - punto inferior sincondrosis cigotemporal
	HM	Altura masticatoria	Borde inferior sincondrosis cigotemporal - intersección línea temporal superior con sutura coronal
Facial Menor	LA	Longitud alveolar	Prostion externo - borde alveolar posterior
	AA	Ancho alveolar	Distancia entre los molares segundo y tercero de ambas hemiarcadas superiores
	HA	Altura alveolar	Profundidad palatina sagital entre segundo y tercer molar superior

EVOLUCIÓN CRANEOFACIAL EN HUMANOS MODERNOS

TABLA 3. Resultados para el enfoque regresional del test de Lande

Grupo (n)	Sin corrección alométrica						Con corrección alométrica (variables Mosimann)					
	b	Inf	Sup	DG?	P	R ²	b	Inf	Sup	DG?	p	R ²
Sur de Asia (7)	0.95	0.75	1.14	SI	0.571	0.78	0.85	0.65	1.06	SI	0.146	0.73
Norte de Asia (5)	0.73	0.55	0.92	No	0.006	0.69	0.71	0.5	0.91	No	0.007	0.63
Extra América (12)	1.06	0.91	1.22	SI	0.400	0.87	0.89	0.71	1.07	SI	0.224	0.79
Circum Árticos + Norte de Asia (11)	1.01	0.83	1.19	SI	0.891	0.82	0.95	0.75	1.15	SI	0.607	0.78
América (65)	1.16	1.05	1.27	No	0.005	0.94	1.18	1.06	1.3	No	0.004	0.94
Circum Árticos (7)	0.95	0.74	1.17	SI	0.640	0.75	0.89	0.65	1.14	SI	0.389	0.67
Norteamérica + Circum Árticos (27)	1.15	0.98	1.32	SI	0.085	0.87	1.18	1	1.35	No	0.045	0.87
Norteamérica (20)	1.17	1.01	1.34	No	0.041	0.88	1.21	1.01	1.42	No	0.043	0.84
Norteamérica + Sudamérica (59)	1.17	1.04	1.29	No	0.010	0.93	1.2	1.08	1.32	No	0.003	0.93
Sudamérica (39)	1.13	1.03	1.24	No	0.014	0.95	1.18	1.02	1.34	No	0.032	0.89
Todos (77)	1.17	1.08	1.26	No	0.001	0.96	1.2	1.1	1.29	No	0.000	0.96

n: cantidad de poblaciones incluidas en el grupo; b: pendiente de la recta de regresión entre el logaritmo natural de la varianza entre poblaciones y el logaritmo natural de la varianza dentro de poblaciones (LnB ~ LnW); Inf y Sup: intervalos de confianza del 95% para la pendiente b; DG?: indica si el resultado es consistente con Deriva Génica; p: valor p para la hipótesis nula de DG ($\beta=1$); R²: valor de r² ajustado para el modelo de regresión.

la Figura 3 se muestran los gráficos de regresión del modelo luego de estandarizar el tamaño. En resumen, no se observa una señal de evolución exclusivamente estocástica en América (incluyendo a las poblaciones circum-árticas) ni en el norte de Asia y el tamaño no está afectando de manera definitiva estos resultados. Es decir, si bien en general el tamaño, representado en el primer eje de variación o CP1, contribuye a que la recta de regresión sea mayor que 1 (excepto para Circum Árticos y norte de Asia y ligeramente para Extra América, Fig. 1), cuando se elimina este componente mediante la estandarización de los datos (variables Mosimann) se sigue rechazando la hipótesis nula para los grupos mencionados (Tabla 3).

A partir de la observación de las Figuras 1 y 2 llaman la atención dos cosas. Por un lado, para las poblaciones circum-árticas y del norte de Asia, el CP1 (cuando el modelo es aplicado sobre las variables originales y por tanto resume en gran parte información de tamaño) presenta un comportamiento diferente al resto de los niveles. En todos estos casos (poblaciones Circum Árticas, poblaciones del norte de Asia

y todas estas poblaciones juntas), el CP1 no es aquel que presenta mayor variación entre poblaciones (LnB) como ocurre en el resto de los grupos (Fig. 1). Por otro lado, estas dos agrupaciones (Circum Árticos y norte de Asia) presentan los valores promedio más altos para tamaño (junto con Norteamericanos) y al mismo tiempo los menores desvíos estándares (aunque no es el caso de Norteamericanos) (Fig. 2). Cuando se juntan las poblaciones circum-árticas y del norte de Asia, el CP1 (mayormente relacionado con tamaño) se comporta como outlier negativo de la recta de regresión (Fig. 1), presentando poca variación entre poblaciones (LnB), aunque la pendiente de la recta no es significativamente distinta de uno. Si bien el valor de tamaño para norteamericanos es similar a los grupos de altas latitudes (Fig. 2), su desvío estándar es mayor y el CP1 no tiene el mismo comportamiento en la recta de regresión. Este comportamiento tampoco se observa para el resto de los niveles. Una de las posibles explicaciones de este resultado es que podría estar reflejando la conocida regla ecológica que establece que a mayor tamaño de una estructura, esta tendrá

menor relación superficie/volumen, lo que minimizaría la pérdida de calor.

Para establecer qué componentes funcionales del cráneo son los responsables del desvío en la proporcionalidad esperada se inspeccionan los residuos de la recta (ver e.g. Ackermann y Cheverud, 2002), es decir el comportamiento de los componentes principales y su efecto en la recta de regresión (outliers) para cada uno de los niveles estudiados.

Todos

La hipótesis nula de DG se rechaza en todos los casos, ya sea para la información de forma y tamaño como para las variables estandarizadas (Tabla 3). Las pendientes de las rectas son mayores que 1 y como puede verificarse en las Figuras 1 y 3, las primeras tres dimensiones caen por encima de las bandas de confianza de la recta de regresión, sugiriendo que la variación entre

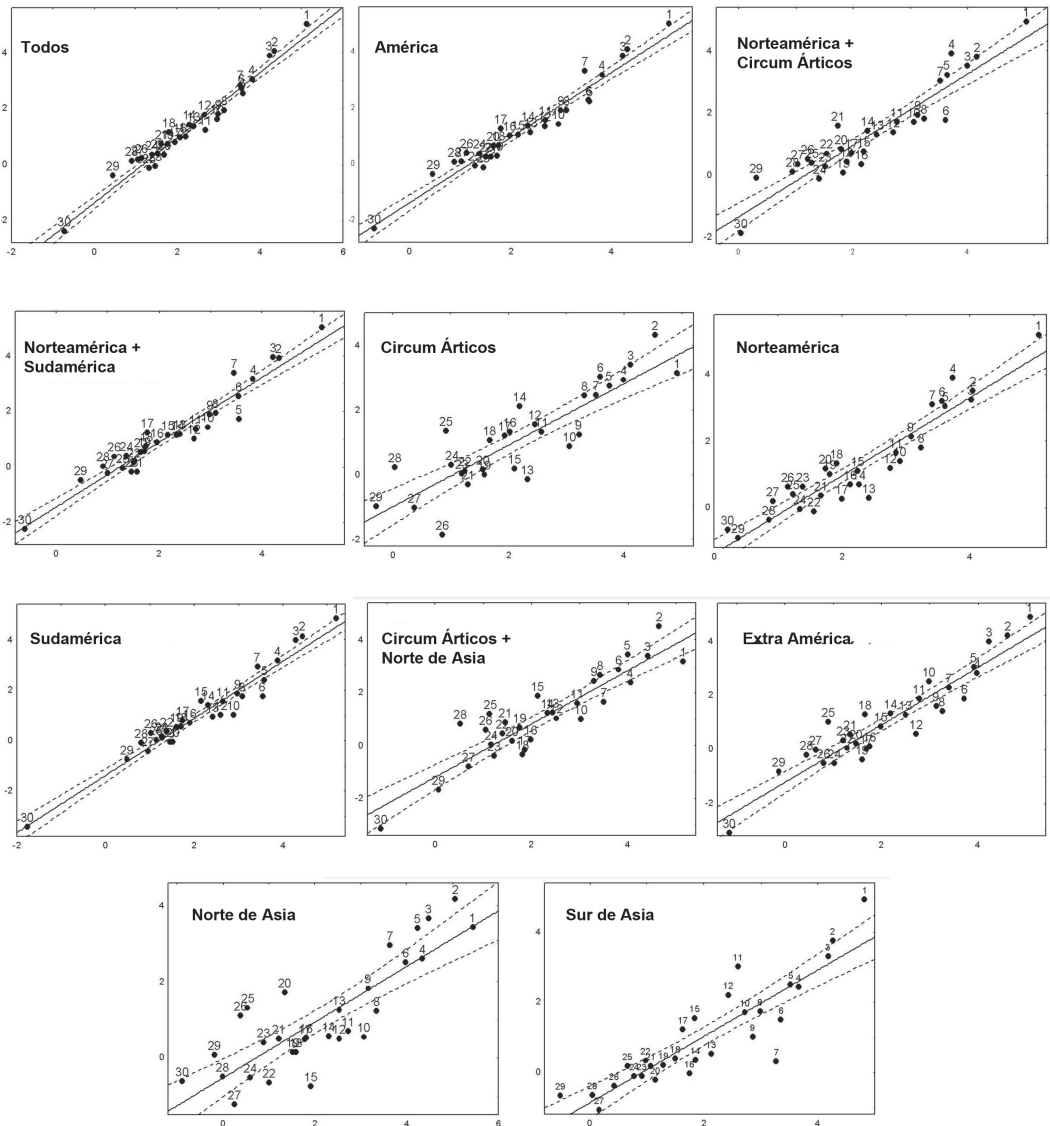


Fig. 1. Gráficos de regresión entre LnB (logaritmo natural de la variación entre poblaciones) y LnW (variable independiente representando la variación dentro, calculada como logaritmo natural de los eigenvalues de W) para los distintos niveles de análisis. Cada punto de la regresión representa a un componente principal. Los resultados se corresponden con la Tabla 3.

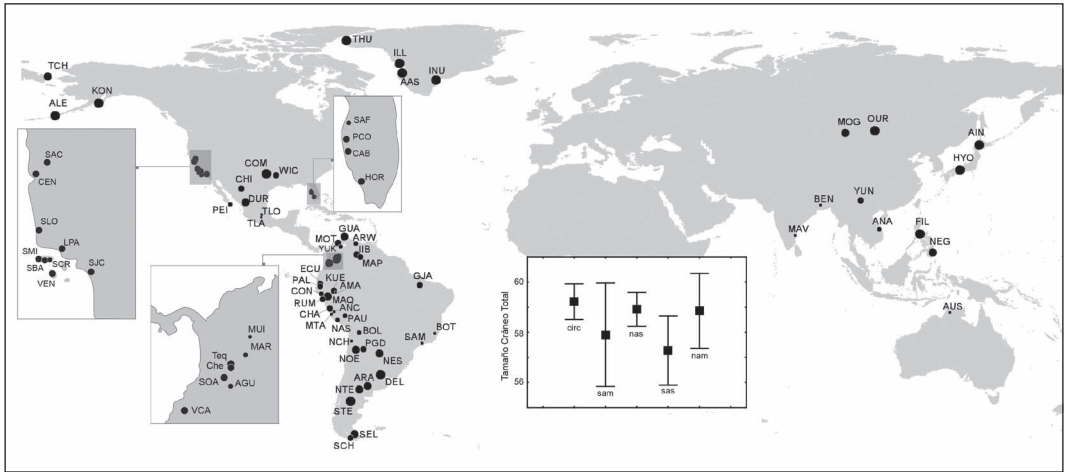


Fig. 2. En el mapa se representa la variación en el estimador del tamaño total del cráneo (la media geométrica calculada con todos los componentes funcionales). A mayor tamaño del punto, mayor tamaño del cráneo. Los códigos de las poblaciones se corresponden con los de la Tabla 1. El gráfico muestra los valores medios de tamaño para cada grupo (sam: Sudamérica; nam: Norteamérica; circ: Circum Árticos; nas: Norte de Asia; sas: Sur de Asia) y su desvío estándar.

poblaciones supera lo esperado bajo un escenario de evolución estocástica. La Figura 4 presenta la dispersión de los escores poblacionales para los tres primeros componentes principales, los que en conjunto explican aproximadamente el 43.5% de la variación total en la muestra. En estos gráficos se puede apreciar que en las poblaciones nativas americanas (y especialmente las sudamericanas) hay valores extremos de variación craneofacial, equivalentes a los rangos máximos de diferenciación que presenta nuestra especie a nivel global. Si bien es cierto que en esta muestra las series sudamericanas representan aproximadamente el 50% del total y el 80% está representado por series americanas, este alto grado de diversificación intraamericana ha sido previamente sugerido (González-José et al., 2001, 2008).

América y Sudamérica

Dado que la desviación de la proporcionalidad en la variación entre y dentro de las poblaciones se mantiene al corregir el efecto del tamaño, se describen sólo los resultados para el análisis con variables estandarizadas. En estos niveles se rechaza la hipótesis nula de DG. Las pendientes de las rectas son mayores que 1 (Tabla 3, Fig. 3), con las primeras dimensiones presentando mayor variación entre grupos que lo esperado bajo un modelo nulo. Las tres primeras dimensiones mantienen el mismo patrón en estos dos niveles

del análisis. Los CP 1, 2 y 3 se encuentran por encima y por fuera de los intervalos de confianza de la recta y en conjunto representan una varianza explicada de aproximadamente el 45% de la variación total (20, 15 y 10%, respectivamente). El CP1 y el CP3 están correlacionados con la media geométrica ($p < 0.001$) por lo que representan variación alométrica. Estas primeras dimensiones están mayormente asociadas a componentes del neurocráneo, excepto el CP1 que también se asocia a la altura masticatoria (HM) y el CP2 al ancho facial (AF).

El CP1 representa una dimensión en la que un neurocráneo largo anterior y posteriormente, está asociado a una cara angosta y neurocráneo angosto y bajo, así como a un componente masticatorio bajo. Esta forma está representada por los Pericúes de Baja California (USA), los Australianos y las poblaciones sudamericanas como Botocudos de Brasil, Selknam y Tehuelches de Patagonia austral, mientras que el otro extremo lo ocupan poblaciones sudamericanas como Soacha y Valle del Cauca (Colombia) y Rumi Lanchi (Perú). El CP1 está por encima de la banda de confianza en todos los niveles americanos. Uno de los mayores outliers en esta dimensión corresponde a la población de Pericúes (PEI). De hecho, si se recalcula quitando PEI (no se muestran los resultados) este CP ya no es un outlier para los niveles Nam y Nam-Circ y la hipótesis nula no se rechaza (ver abajo). Sin embargo, el

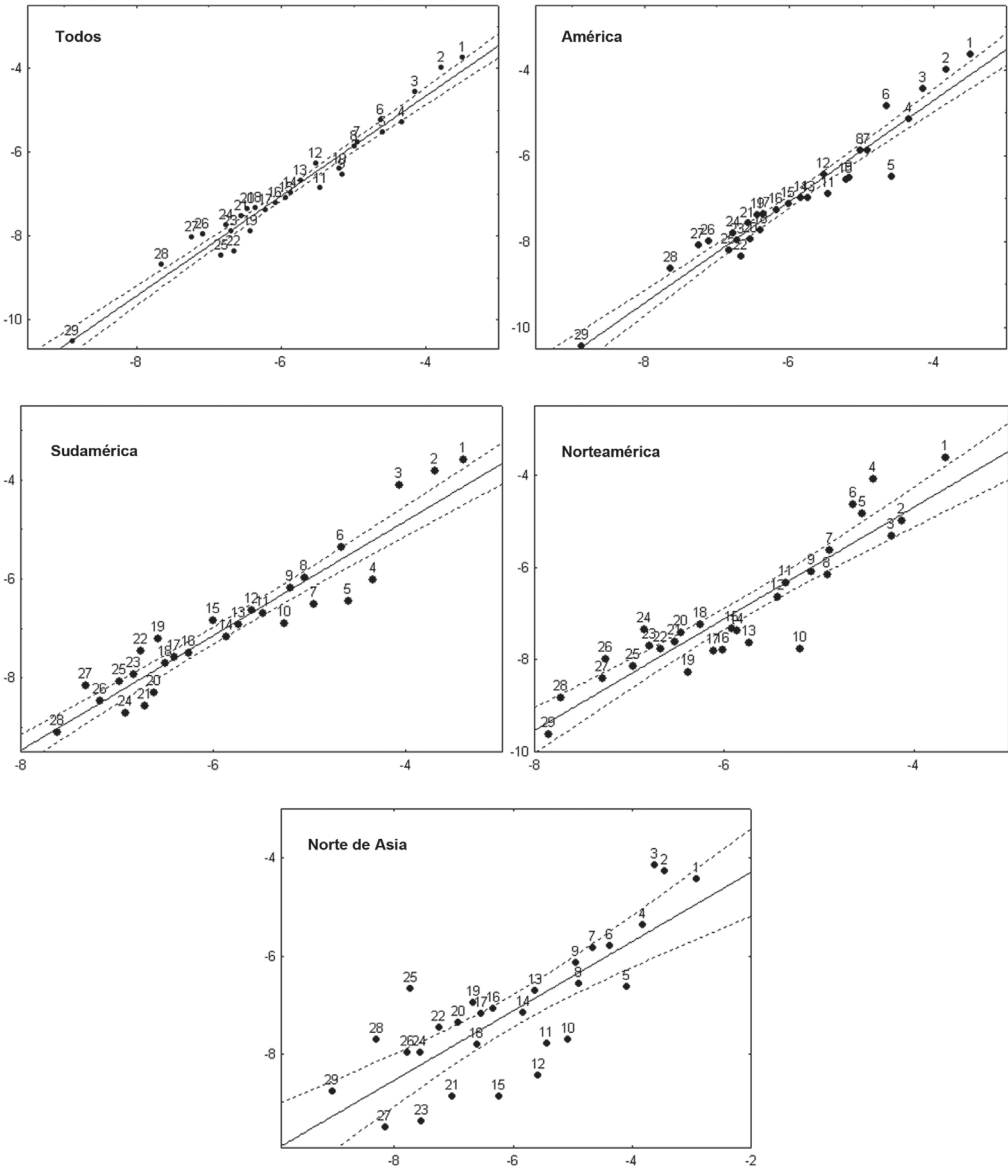


Fig. 3. Gráficos de regresión entre LnB (logaritmo natural de la variación entre poblaciones) y LnW (variable independiente representando la variación dentro, calculada como logaritmo natural de los eigenvalues de W) para los distintos niveles de análisis, luego de aplicar la corrección de Mosimann. Cada punto de la regresión representa a un componente principal. Los resultados se corresponden con la Tabla 3.

CP1 sigue siendo outlier en Todos, América y Sudamérica y esto se debe mayormente a la variación en Sudamérica para este CP.

El CP2 representa un neurocráneo alto y largo en su parte media, asociado con caras angostas y neurocráneos angostos y largos en su parte anterior, en los valores positivos. En este eje se separan por un lado, en los valores positivos, poblaciones americanas más antiguas, como

Chequa, Aguazuque y Tequendama, así como poblaciones esquimales que se encuentran cercanas a AUS y PEI, de poblaciones americanas más recientes en los valores negativos, como Arawak (ARW) y Guajajara (GJA), así como también Ipi-Iboto (IIB) y Maipure (MAP), Aleutianos (ALE) y Ourgas (OUR).

Guajajara (GJA), Ipi-Iboto (IIB) y Maqui Maquis ocupan los mayores valores positivos

del CP3 (Fig. 4), presentando neurocráneos largos y bajos posteriormente. GJA e IIB además ocupan los mayores valores negativos del CP2 junto con ARW y OUR así como Guajiros (GUA) y Mongoles (MOG), presentando neurocráneo y cara anchos.

En resumen, cuando se analizan sólo poblaciones americanas, la hipótesis de DG es rechazada debido a que las primeras dimensiones de variación morfológica presentan valores de diversificación entre poblaciones mayores a lo esperado (Fig. 3). Estas primeras dimensiones representan variación principalmente en la altura y ancho del neurocráneo (CP1 y CP2) y en largo del neurocráneo (CP3). Los rasgos faciales que están asociados a estas dimensiones son principalmente la altura del aparato masticatorio (CP1) y el ancho facial (CP2). Las poblaciones que más se diferencian a lo largo de estos ejes son los Pericúes de Norteamérica, las poblaciones del Holoceno Tardío de Sudamérica, los cazadores-recolectores del sur y oeste de Sudamérica junto con los australianos y las agricultoras del este y norte de Sudamérica. En general, el patrón de variación representado en los tres primeros componentes (outliers de la recta de regresión) está mayormente influenciado por poblaciones de Sudamérica (Fig. 4), por ello los resultados se mantienen similares a lo largo de todos estos niveles. Sin embargo, en la Figura 3 se observa que el CP6 también es un outlier positivo de la recta en América y no en el nivel Sam y esto es porque su variación es mayor para poblaciones de Norteamérica.

Norteamericanos y Circum Árticos

En general los primeros ejes (CPs) son similares entre el nivel Norteamericanos más Circum Árticos y solo Norteamericanos (en la Figura 3 se presenta el gráfico de regresión para Norteamericanos), por lo que es posible que el rechazo de la hipótesis nula esté dado principalmente por la variación que aportan las poblaciones no circum-árticas. En la Figura 3 se observa que los CP1, 4, 5 y 6 (outliers) caen por encima de las bandas de confianza para la recta de regresión de Norteamericanos y representan el 17, 8, 7 y 6.4% de la variación total, respectivamente. A lo largo del primer CP se diferencian los Pericúes, que presentan neurocráneo total y medio angostos y bajos, junto con baja altura

masticatoria. Los ejes CP4 y CP6 están fuertemente asociados positivamente con la altura masticatoria y en ambas dimensiones TLA presenta valores extremos negativos. A lo largo del CP5, asociado negativamente con la altura del neurocráneo posterior y positivamente con la altura total del neurocráneo, se observa una variación que se asocia a una clina longitudinal, en donde las poblaciones de Florida (HOR, SAF, CAB) se encuentran en el extremo positivo y las poblaciones de California (SBA, VEN, SMI) se encuentran en el extremo negativo. Esta clina longitudinal ya fue detectada previamente por Pucciarelli et al. (2008). En resumen, la hipótesis de DG se rechaza para el continente Norteamericano, en donde las series de Pericúes y Tlatelolcos se separan del resto de las poblaciones, debido a sus valores extremos asociados a la altura del neurocráneo y del componente masticatorio. Además, se observa diferenciación este-oeste en el continente norteamericano que ha sido previamente asociada a modelos de poblamiento temprano de las Américas (Pucciarelli et al., 2008).

Norte de Asia y Circum Árticos

En general los niveles Circum Árticos, norte de Asia y norte de Asia más Circum Árticos siguen el mismo patrón, diferenciándose del resto en que sus pendientes son menores que 1 y no están gobernadas, como es común, por la influencia del primer CP (Fig. 1). Fuera de América y después de estandarizar el tamaño, el rechazo de la hipótesis nula de proporcionalidad se da en el norte de Asia. En el norte de Asia (Fig. 3), la recta tiene una pendiente significativamente menor que 1 y según el modelo, de haber un proceso de selección, este estaría actuando como fuerza diversificadora sobre los rasgos representados por las dimensiones más bajas (que llevarían la recta hacia arriba, disminuyendo su pendiente) y como fuerza estabilizadora sobre las primeras dimensiones. Los CP1, 2 y 3 explican el 24.4, 14.3 y 12.1% de la variación total, respectivamente. El CP1 está fuertemente asociado a la altura del neurocráneo medio, el CP2 representa principalmente la variación en el ancho del neurocráneo y el CP3 refleja a neurocráneos cortos y altos en su parte media y bajos en su parte posterior junto con masticatorios bajos. Según el modelo, sobre estos rasgos habría ac-

tuado una selección natural estabilizadora. Por otro lado, el CP25 (así como el CP28) son dimensiones bajas, pero aquí es importante hacer una aclaración. Normalmente en un análisis de componentes principales estas dimensiones no se tomarían en cuenta, pues explican poco de la variación existente (en este caso 0.2 y 0.11%, respectivamente). Sin duda, estos CPs no son importantes desde la óptica de la cantidad de variación explicada. No obstante, el objetivo del modelo empleado es observar el comportamiento de los CPs en términos de relación intragrupal versus intergrupal, más allá de la importancia de la variación que expliquen. En otras palabras, el efecto de los factores no aleatorios no tiene que enfocarse necesariamente en los aspectos mayores de la variación (e.g. una estructura de cambio sutil, confinada a los últimos CPs, puede haber sido sujeta a una fuerza de selección natural direccional fuerte, generando un carácter outlier detectado por el modelo). Volviendo a los resultados para el norte de Asia (Fig. 3), estas dimensiones bajas como el CP25, presentan mucha más variación entre poblaciones que lo esperado bajo evolución neutral y son puntos muy influyentes en la pendiente de la recta (provocan que ésta sea menor a 1 y se rechace la proporcionalidad). De acuerdo al modelo, sería una fuerza de selección natural diversificadora la que estaría actuando sobre estos rasgos. Como en la mayoría de los demás niveles, en general las primeras dimensiones representan mayormente variación en los componentes del neurocráneo y las dimensiones más bajas representan variación en los rasgos faciales. En este caso, el CP25 representa en un extremo de variación a los Chukchis (TCH), seguidos por los Ourgas (OUR), con narices angostas y órbitas anchas y altas. Cuando se agregan los Circum Árticos a este análisis, los Chukchis se agrupan con los esquimales (INU, AAS, THU e ILL) también en dimensiones bajas, cuya variación es mayor que la esperada (y hacen que la recta sea menor que la unidad). Estas poblaciones tienen valores bajos de (largo) longitud respiratoria, ancho facial, ancho respiratorio y altos para ancho orbital y longitud masticatoria.

En resumen, en el norte de Asia también se rechaza la hipótesis de DG. Sin embargo, a diferencia del resto de los niveles de agrupamiento estudiados, la pendiente de la regresión

es significativamente menor que 1. Las primeras dimensiones, que están mayormente asociadas al neurocráneo, influyen sobre la recta, aumentando el valor de la pendiente y acercándolo a 1 (proporcionalidad), mientras que las dimensiones bajas (como el CP25) asociadas a rasgos faciales, provocan que la recta se aleje de la proporcionalidad y se rechace la hipótesis de DG.

DISCUSIÓN

El presente estudio combina técnicas morfo-métricas con análisis derivados de los modelos de la genética cuantitativa para evaluar los procesos evolutivos responsables de la variación craneofacial a diferentes niveles espaciales en Asia y América. Todos los análisis fueron aplicados tanto a las variables craneométricas originales como a las variables estandarizadas para eliminar el efecto del tamaño siguiendo a Darroch-Mosimann (1985). En general y de acuerdo con lo propuesto por el modelo, los resultados indican que la diversificación en tamaño y forma del cráneo humano no podría explicarse exclusivamente por una evolución neutral dirigida sólo por agentes estocásticos como la DG. Si bien la variación en tamaño (el CP1 de los análisis sobre las variables originales) es causante, en parte, de la falta de proporcionalidad entre las varianzas entre y dentro de poblaciones, la diversificación en la forma y variación alométrica (análisis sobre las variables Mosimann), también apuntan a una evolución no estocástica.

En suma, se registra una señal de evolución direccional que pudo haber actuado sobre la diversificación del cráneo humano moderno, particularmente centrada en aspectos morfológicos relacionados con altura y ancho del neurocráneo y altura del componente masticatorio a una escala global (tal vez selección diversificadora?) y tamaño del cráneo total, ancho y alto del neurocráneo (tal vez selección estabilizadora?) y del componente nasal (tal vez selección diversificadora?) en el norte de Asia y circun-ártico. Es importante notar sin embargo, que el modelo aplicado no permite diferenciar entre tipos de procesos no aleatorios (e.g. migración, plasticidad fenotípica, selección natural) como mecanismos causales para explicar las diferencias morfológicas observadas. Los escenarios

de selección sugeridos aquí son solo hipótesis alternativas, que surgen a partir del rechazo de la hipótesis nula de evolución neutral o estocástica. En otras palabras, estos resultados no son prueba del accionar de la selección natural, sino que simplemente a partir del rechazo de la hipótesis nula de neutralidad sugieren más hipótesis alternativas a ser probadas o exploradas.

Dado el bajo número de grupos incluidos en algunas comparaciones, la disminución de la potencia estadística puede ser responsable de no rechazar la hipótesis nula de DG (cuando ésta en realidad es falsa). No obstante ello, se detectó evidencia de evolución no estocástica para niveles con muy pocas poblaciones (como por ejemplo Nas). Fuera de las Américas, ésta señal se manifiesta en las poblaciones del noreste asiático. En las Américas, el modelo de evolución neutral se rechaza tanto cuando se incluyen las poblaciones del ártico como cuando no, tanto en Norteamérica como en Sudamérica. Sin embargo, el resultado más significativo se dio al considerar la totalidad de las poblaciones, ya sea con o sin información de tamaño. Este nivel presentó los valores más bajos de p , así como los valores más altos de r^2 y los intervalos de confianza más angostos para la recta de regresión. De hecho si se usara un nivel de significancia de 0.001, se obtendría sólo un 0.1% de probabilidad de equivocarse al rechazar la hipótesis nula de DG para el nivel Todos. Es decir que, a una escala geográfica global, no puede aceptarse que la DG es la única fuerza evolutiva que dirigió la evolución del cráneo humano. Por el contrario, la diversidad en la morfología craneofacial a nivel intercontinental es mayor que la que se espera para un modelo nulo de evolución exclusivamente estocástica.

Uno de los primeros resultados que emergen de este análisis es la influencia del tamaño en la partición de las varianzas poblacionales. Las poblaciones circum-árticas y norasiáticas para las cuales el tamaño del cráneo es mayor, presentan también menor variación para este rasgo (ver resultados). A su vez este resultado se corresponde con el hecho de que para esas poblaciones (circum-árticas y norasiáticas) el CP1 obtenido al aplicar el modelo sobre las variables originales (y por lo tanto el eje que representa en gran parte información de tamaño) presenta valores bajos de diversificación entre poblaciones en relación al

resto de los niveles de análisis (en los que el CP1 generalmente se comporta como outlier positivo de la recta, más allá de que la hipótesis nula se rechace o no). Es llamativo que, si bien la hipótesis nula del modelo se rechaza solo en el caso del grupo norte de Asia, cuando se agregan las poblaciones del ártico el CP1 se comporta como outlier negativo (Fig. 3). Tal vez este resultado podría estar relacionado con la posibilidad de que haya actuado selección estabilizadora sobre esta dimensión, respondiendo a lo esperado dada una adaptación al clima a través de una reducción de la relación superficie-volumen. Estudios a escala mundial y regional han señalado la importancia de la temperatura, dada su asociación con la masa corporal, la relación superficie/volumen, la estatura y el tamaño del cráneo (Roberts, 1953; Beals et al., 1984; Katzmarzyk y Leonard, 1998; Bernal et al., 2006; Béguelin, 2009; Gustafsson y Lindenfors, 2009). Estos estudios han sugerido que los humanos modernos siguen la regla eco-gráfica de Bergmann (1847), la cual establece que los individuos de las poblaciones que habitan regiones más frías son más grandes, debido a los procesos de adaptación que dieron lugar a una relación área superficial/masa corporal que se minimiza en climas fríos para disminuir la pérdida de calor.

Si bien en este trabajo no se presentan evidencias directas de SN, una posible interpretación del rechazo de las hipótesis nulas de DG es que podrían estar en parte asociadas a las hipótesis de adaptación al clima frío, así como a cuestiones de economías y estilos de vida. Por ejemplo, a lo largo del CP1 del análisis que incluye a todas las poblaciones (Fig. 4), que está altamente asociado al componente masticatorio (altura) se separan poblaciones de diferente estilo de vida y economía, como cazadores recolectores (Selknam, Australianos, Botocudos), de agricultores andinos (Rumi Lanchi, Valle del Cauca), lo que puede estar relacionado con cambios anatómicos debidos a diferencias en la dieta. Si este desvío de la hipótesis de evolución neutral se debe a procesos de SN o plasticidad fenotípica, no puede ser establecido aquí y escapa a los objetivos del presente estudio. No obstante, el efecto del estrés masticatorio y cambios de dieta en poblaciones humanas ha sido documentado previamente (González-José et al., 2005; Sardi et al., 2006; Paschetta et al., 2010).

Recientemente Perez et al. (2011) estudiaron el rol de la dieta y la temperatura sobre la diversificación morfológica entre poblaciones de Sudamérica y concluyeron que el factor dieta tiene el mayor efecto sobre los patrones de variación de tamaño y forma alométrica. Además, después de comparar sus resultados con la expectativa neutral para rangos de divergencia (Lynch, 1990) plantean que sólo procesos aleatorios son insuficientes para explicar la diversificación morfológica en Sudamérica. En referencia a este último punto, el presente trabajo coincide con Perez et al. (2011) dado que los resultados expuestos aquí señalan que la deriva genética es insuficiente para explicar la diversificación morfológica en Sudamérica.

CONCLUSIONES

A través de la aplicación del modelo de Lande, se detectaron ejes de variación a lo largo de los cuales las poblaciones se diversificaron de tal forma que su diferenciación no puede explicarse solamente por evolución neutral (DG). Los resultados sugieren el accionar de fuerzas evolutivas no aleatorias. El modelo aplicado no permite diferenciar entre tipos de procesos no aleatorios (e.g. migración, plasticidad, selección natural) como mecanismos causales para explicar las diferencias morfológicas observadas. Sin embargo, una de las posibles interpretaciones de los resultados es que podrían estar relacionados con adaptaciones climáticas, así como cambios en el tipo de dieta. En definitiva, el rechazo de la hipótesis nula de evolución neutral, podría interpretarse como un indicador indirecto de que procesos direccionales como la selección natural habrían 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, Weaver et al., 2007).

En particular, el continente americano (especialmente Sudamérica) presenta altos niveles de diversificación craneofacial, equivalentes a los rangos máximos de diferenciación que presenta nuestra especie a nivel global. Dado que América fue el último espacio continental poblado por *Homo sapiens*, estos resultados resaltan la importancia de considerar modelos genético-cuantitativos formales que permitan discrimi-

nar con precisión los aspectos de la morfología craneofacial humana que han evolucionado a través de factores estocásticos y no estocásticos. En este sentido, también sería interesante y necesaria, la aplicación de análisis similares a diferentes regiones anatómicas del cráneo, los cuales escaparon al alcance del presente trabajo.

En definitiva, los resultados obtenidos aquí, ponen de manifiesto que tanto los procesos neutrales como los no neutrales son responsables de la diversificación morfológica del cráneo humano en todas las escalas geográficas estudiadas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a las autoridades de las siguientes instituciones: Museo de La Plata y Museo Etnográfico (Argentina), Musée de l'Homme (Francia), Museo Nacional de Antropología (México), Museo La Salle y Museo de Antropología e Historia del Estado de Aragua (Venezuela), Museu de Historia Natural, Universidad Federal de Minas Gerais (Brasil), American Museum of Natural History y National Museum of Natural History (USA) por permitir el acceso a las colecciones. Asimismo, agradecen a María Cristina Muñe y Mirsha Quinto-Sánchez por su valiosa colaboración en la edición del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Ackermann RR, Cheverud JM. 2002. Discerning evolutionary processes in patterns of tamarin (genus *Saguinus*) craniofacial variation. *Am J Phys Anthropol* 117:260-271.
- Ackermann RR, Cheverud JM. 2004. Detecting genetic drift versus selection in human evolution. *Proc Natl Acad Sci USA* 101:17946-17951.
- Barton NH, Turelli M. 1989. Evolutionary quantitative genetics: how little do we know? *Ann Rev Genet* 23:337-370.
- Beals KL, Smith CL, Dodd SM. 1984. Brain size, cranial morphology, climate, and time machines. *Curr Anthropol* 25:301-330.
- Béguelin M. 2009. Variación geográfica en la morfología del esqueleto postcranial de las poblaciones humanas de Pampa y Patagonia durante el Holoceno tardío: una aproximación morfométrica. Tesis Doctoral. La Plata, Argentina: Universidad Nacional de La Plata.
- Bergmann C. 1847. Über die verhältnisse der wärmeökonomie der thiere zu ihrer grösse. *Göttinger Studien* 1:595-708.
- Bernal V, Perez SI, González PN. 2006. Variation and causal factors of craniofacial robusticity in Patagonian hunter-gatherers from the late Holocene. *Am J Hum Biol* 18:748-765.

- Betti L, Balloux F, Amos W, Hanihara T, Manica A. 2009. Distance from Africa, not climate, explains within-population phenotypic diversity in humans. *Proc R Soc B* 276:809-814.
- Betti L, Balloux F, Hanihara T, Manica A. 2010. The relative role of drift and selection in shaping the human skull. *Am J Phys Anthropol* 141:76-82.
- Cheverud JM. 1988. A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution* 42:958-968.
- Cheverud JM. 1996. Quantitative genetic analysis of cranial morphology in the cotton-top (*S. oedipus*) and saddleback (*S. fuscicollis*) tamarins. *J Evol Biol* 9:5-42.
- Cheverud JM, Marroig G. 2007. Comparing covariance matrices: Random skewers method compared to the common principal components model. *Gen Mol Biol* 30:461-469.
- Coon CS. 1962. *The origin of races*. New York: Knopf AA.
- Darroch JN, Mosimann JE. 1985. Canonical and principal components of shape. *Biometrika* 72:241-252.
- González-José R, Bortolini MC, Santos FR, Bonatto SL. 2008. The peopling of America: craniofacial shape variation on a continental scale and its interpretation from an interdisciplinary view. *Am J Phys Anthropol* 137:175-187.
- González-José R, Dahinten SL, Luis MA, Hernández M, Pucciarelli HM. 2001. Craniometric variation and the settlement of the Americas: testing hypotheses by means of R-matrix and matrix correlation analyses. *Am J Phys Anthropol* 116:154-165.
- González-José R, Ramírez-Rozzi F, Sardi M, Martínez-Abadías N, Hernández M, Pucciarelli HM. 2005. Functional-cranial approach to the influence of economic strategy on skull morphology. *Am J Phys Anthropol* 128:757-771.
- González-José R, Van Der Molen S, González-Pérez E, Hernández M. 2004. Patterns of phenotypic covariation and correlation in modern humans as viewed from morphological integration. *Am J Phys Anthropol* 123:69-77.
- Gustafsson A, Lindenfors P. 2009. Latitudinal patterns in human stature and sexual stature dimorphism. *Ann Hum Biol* 36:74-87.
- Harvati K, Weaver TD. 2006. Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures. *Anat Rec* 288A:1225-1233.
- Howells WW. 1973. *Cranial variation in man*. Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology. Cambridge, Massachusetts: Harvard University.
- Katzmarzyk PT, Leonard WR. 1998. Climatic influences on human body size and proportions: ecological adaptations and secular trends. *Am J Phys Anthropol* 106:483-503.
- Koots KR, Gibson JP. 1996. Realized sampling variances of estimates of genetic parameters. *Genetics* 143:1409-1416.
- Lahr MM. 1996. *The evolution of modern human diversity: a study of cranial variation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lahr M, Foley R. 1994. Multiple dispersals and modern human origins. *Evolutionary Anthropology* 3:48-60.
- Laland KN, Odling-Smee J, Myles S. 2010. How culture shaped the human genome: bringing genetics and the human sciences together. *Nature* 11:137-148.
- Lande R. 1979. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. *Evolution* 33:402-416.
- Lande R. 1980. Genetic variation and phenotypic evolution during allopatric speciation. *Am Nat* 116:463-479.
- Lynch M. 1990. The rate of morphological evolution in mammals from the standpoint of the neutral expectation. *Am Nat* 136:727-741.
- Marroig G, 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* 55:2576-2600.
- Marroig G, Cheverud JM. 2004. Did natural selection or genetic drift produce the cranial diversification of neotropical monkeys? *Am Nat* 163:417-428.
- Martínez-Abadías N, Esparza M, Sjøvold T, González-José R, Santos M, Hernández M. 2009. Heritability of human cranial dimensions: comparing the evolvability of different cranial regions. *J Anat* 214:19-35.
- Martínez-Abadías N, Esparza M, Sjøvold T, González-José R, Santos M, Hernández M, Klingenberg CP. 2011. Pervasive genetic integration directs the evolution of human skull shape. *Evolution* doi:10.1111/j.1558-5646.2011.01496.p 1-14.
- Paschetta C, de Azevedo S, Castillo L, Martínez-Abadías N, Hernández M, Lieberman DE, 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, Monteiro LR. 2009. Non-random factors in modern human morphological diversification: a study of craniofacial variation in southern South American populations. *Evolution* 63:978-993.
- Perez SI, Lema V, Diniz-Filho JAF, Bernal V, González PN, Gobbo F, Pucciarelli HM. 2011. The role of diet and temperature in shaping cranial diversification of South American human populations: an approach based on spatial regression and divergence rate tests. *J Biogeogr* 38:148-163.
- Pucciarelli HM, Neves WA, González-José R, Sardi ML, Ramírez Rozzi F, Struck A, Bonilla MY. 2006. East-West cranial differentiation in human pre-Columbian populations of South America. *Homo* 57:133-150.
- Pucciarelli HM, Neves WA, González-José R, Sardi ML, Ramírez Rozzi F. 2008. East-West cranial differentiation in pre-Columbian populations from North and Central America. *J Hum Evol* 54:296-308.
- Pucciarelli HM, Sardi ML, Jimenez López JC, Serrano C. 2003. Early peopling and evolutionary diversification in America. *Quart Int* 109-110C:123-132.
- Relethford JH. 1994. Craniometric variation among modern human populations. *Am J Phys Anthropol* 95:53-62.
- Relethford JH. 2002. Apportionment of global human genetic diversity based on craniometrics and skin color. *Am J Phys Anthropol* 118:393-398.
- Relethford JH. 2004. Global patterns of isolation by distance based on genetic and morphological data. *Hum Biol* 76:499-513.
- Relethford JH. 2010. Population-specific deviations of global human craniometric variation from a neutral model. *Am J Phys Anthropol* 142:105-111.
- Relethford JH, Blangero J. 1990. Detection of differential gene flow from patterns of quantitative variation. *Hum Biol* 62:5-25.
- Roberts DF. 1953. Body weight, race and climate. *Am J Phys Anthropol* 11:533-558.
- Roseman CC. 2004. Detection of interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form by using matched molecular and morphometric data. *Proc Natl Acad Sci USA* 101:12824-12829.
- Roseman CC, Weaver TD. 2007. Molecules versus morphology? Not for the human cranium. *Bioessays* 29:1185-1188.
- Sardi ML, Novellino PS, Pucciarelli HM. 2006. Craniofacial morphology in the Argentine Center-West: consequences of the transition to food production. *Am J Phys Anthropol* 130:333-343.
- Smith HF. 2009. Which cranial regions reflect molecular

EVOLUCIÓN CRANEOFACIAL EN HUMANOS MODERNOS

- distances reliably in humans? Evidence from three-dimensional morphology. *Am J Hum Biol* 21:36-47.
- Smith HF. 2011. The role of genetic drift in shaping modern human cranial evolution: a test using microevolutionary modeling. *Int J Evol Biol* 145262:1-11.
- Stringer C. 2002. Modern human origins: progress and prospects. *Philos Trans R Soc London B* 357:563-579.
- Turelli M. 1988. Phenotypic evolution, constant covariances and the maintenance of additive variance. *Evolution* 43:1342-1347.
- Turelli M, Gillespie JH, Lande R. 1988. Rate tests for selection on quantitative characters during macroevolution and microevolution. *Evolution* 42:1085-1089.
- von Cramon-Taubadel N. 2009a. Congruence of individual cranial bone morphology and neutral molecular affinity patterns in modern humans. *Am J Phys Anthropol* 140:205-215.
- von Cramon-Taubadel N. 2009b. Revisiting the homoiology hypothesis: the impact of phenotypic plasticity on the reconstruction of human population history from craniometric data. *J Hum Evol* 57:179-190.
- von Cramon-Taubadel N, Weaver TD. 2009. Insights from a quantitative genetic approach to human morphological evolution. *Evol Anthropol* 18:237-240.
- Weaver TD, Roseman CC, Stringer CB. 2007. Were neandertal and modern human cranial differences produced by natural selection or genetic drift? *J Hum Evol* 53:135-145.