



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

DOCTORADO EN ANTROPOLOGÍA
FACULTAD DE FILOSOFÍA Y LETRAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES ANTROPOLÓGICAS

ALGUNOS PROCESOS RELACIONADOS A LA EVOLUCIÓN
DEL CRÁNEO HUMANO

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE
DOCTOR EN ANTROPOLOGÍA

PRESENTA
JORGE ALFREDO GÓMEZ VALDÉS

TUTOR PRINCIPAL: DR. CARLOS SERRANO SÁNCHEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES ANTROPOLÓGICAS
CO-TUTOR: DR. ROLANDO GONZÁLEZ JOSÉ
POSGRADO EN ANTROPOLOGÍA
ASESORA: DRA. ABIGAL MEZA PEÑALOZA
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES ANTROPOLÓGICAS
ASESORA: DRA. GABRIELA SÁNCHEZ MEJORADA MILLAN
FACULTAD DE MEDICINA

CIUDAD DE MÉXICO, D.F.

MARZO 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Esta tesis está dedicada al Mtro. Arturo Romano Pacheco.

En el tiempo cuando laboré como asistente de investigador en el Instituto Nacional de Antropología e Historia, un día el Mtro. Romano me dio instrucciones de colaborarle para trasladarlo a su laboratorio del ex-Convento de San Jerónimo en el Centro Histórico de la Ciudad de México. Durante el camino, me fue contando como en el año de 1979 realizaron las excavaciones de las sepulturas de cientos de mojas en busca los restos de una de las mujeres más notables de México: Sor Juana Inés de la Cruz.

Al llegar al laboratorio, que se estableció en aquellas fechas y que perdura hasta la actualidad en lo que hoy día es la Universidad del Claustro de Sor Juana, el Mtro. Romano tomo asiento en su escritorio donde por debajo de un vidrio hay un dibujo del ataúd presuntamente atribuido a la religiosa. Abrió los cajones que guardaba bajo llave y sacó diversas cajas de cartón, cuándo destapó las solapas de una de ellas y metió las manos, pensé que por fin tendría los restos de Sor Juana frente a mí, pero para mi sorpresa sacó un compás de corredera y un compás de ramas curvas.

Ahí él me explicó que el instrumental osteométrico se termina convirtiendo en extensión de uno mismo. De esta manera me dijo: antes de medir, hay que calentarse las manos frotándolas, luego tomas el compás por las olivas y recorres las ramas con las yemas de los dedos hasta que tengan la misma temperatura que tus manos. En caso que el compás de corredera tenga un ligero tope, igualmente, frota la escala métrica con los dedos hasta que la corredera deslice sin complicaciones. Así me lo demostró. Posteriormente me enseñó con un cráneo la correcta manera de realizar las mediciones.

Luego de las instrucciones, me dijo: *“hace muchos años estos compases me los regaló el profesor Javier Romero y ahora yo te los quiero regalar a ti”*. Al final cerró todos los cajones, puso llave a su escritorio y salimos del Claustro...

AGRADECIMIENTOS

A Mili por ser mi motivo de vida y causante de mis más grandes felicidades. Mireya Montiel con quien comparto la historia. Todos juntos somos la Familia Calavera. Todos juntos nos hacemos uno. Vagabundos y temerarios... así andamos por la vida. Así los tres bien juntitos. Siempre llenos de amor.

A Angelina Valdés por haberme enseñado a vivir libre y amorosamente.

Mis hermanos Carlos y Luis Alberto, así como a Jennifer y mis queridos sobrinos Valentina y Facundo les agradezco por su cariño y aliento.

Mirsha Quinto y Victor Acuña cuasi-hermanos. Un especial agradecimiento a Tábita Hünemeier por compartir su fantástica manera de mirar al mundo. Camaradas de la Sociedad Materialista Darwinista.

A la gente del Laboratorio de Antropología Física de la Facultad de Medicina de la Universidad Nacional Autónoma de México y en especial a Antinea Menéndez y Lizbeth García Barzola cada quien en su escritorio cada quien escribiendo su tesis... cada loco con su tema. Así mismo al A.F. Guillermo Torres y la Dra. Gabriela Sánchez-Mejorada por hacer de ese laboratorio un lugar de ciencia y discusión.

A mis queridos amigos y colegas del Laboratorio de Genética de la ENAH: Victor Acuña, Rodrigo Barquera, Gastón Macín, Mónica Ballesteros y Paola Everardo, quienes han sido parte fundamental de esta investigación. Compañeros de viaje.

En la Escuela Nacional de Antropología e Historia, las Dra. Patricia Hernández y Dra. Lourdes Márquez han apoyado esta investigación permitiendo, sin condiciones, el acceso a las series esqueléticas de la época novohispana de México. En ese lugar guardan un tesoro.

En la Universidad Autónoma de Yucatán la Dra. Vera Tiesler y el Dr. Andrea Cucina apoyaron el acceso a la serie esquelética de Xoclán, aunque al final no he logrado integrar los datos, ellos siempre han estado apoyando mi investigación y facilitando el avance de las investigaciones antropológicas en general. Gente admirable y a quienes guardo mucho respeto y cariño (incluido al pequeño Fabio). De igual manera, ha sido una gran experiencia conocer tanta gente enfocada al desarrollo de las ciencias antropológicas en el Taller de Bioarqueología de la UADY entre los cuales agradezco su compañerismo a Julio Chi Keb y Shintaro Suzuki.

En el Instituto de Investigaciones Antropológicas de la UNAM siempre he encontrado apoyo y compañerismo, en especial agradezco a la Dra. Abigail Meza por su aliento desde tiempo atrás.

A mis amigos Gerardo Valenzuela e Ilan Leboreiro quienes a lo largo de muchos años nos hemos encontrado y re-encontrado siempre para darnos una mano.

Además de los mencionados, agradezco su colaboración a diversos académicos que han formado parte de esta investigación: Dr. Francisco Salzano y Dra. María Catira Bortolini de la Universidad de Río Grande del Sur en Brasil, Dr. Hector Pucciarelli de la División de Antropología del Museo de La Plata, Argentina, Dra. Carolina Paschetta, Dra. Soledad de Azevedo, Dra. Marina F. González del Centro Nacional Patagónico CONICET, Argentina, Mireia Esparza de la Sección d'Antropologia, Departament de Biologia Animal, Universitat de Barcelona, Barcelona, España. Dr. Andrés Ruiz Linares del Department of Genetics, Evolution and Environment, University College London, London, United Kingdom y Samuel Canizales-Quinteros del Instituto Nacional de Medicina Genómica, México.

Mucha gente que desde la distancia nos recordamos y queremos: Antonio González Martín y Amaya Gorostiza.

Al Dr. Rolando González-José y la Dra. Neus Martínez Abadías, a quienes por igual debo mi sincera admiración y gratitud por su generosidad para con el conocimiento y por su alto sentido humanista. Nada en esta tesis sería posible sin su apoyo.

Agradezco de manera muy especial al Dr. Carlos Serrano Sánchez; quien ha sido mi tutor en los estudios de maestría y doctorado. Cualquiera deberíamos sentirnos orgullosos de poder ser sus estudiantes. Él tiene un programa en la mente con lo mejor de dos mundos: una historia acompañada de los grandes antropólogos de México, Latinoamérica y del mundo y una actualidad crítica y siempre vigente. Todo lo sabe, en todos los lugares ha estado y a todos los autores conoce. En estos años jamás le escuche decir: esto o aquello era mejor en mis tiempos.

A nuestra máxima casa de estudios la Universidad Nacional Autónoma de México por estar al servicio del país y de la humanidad, formar profesionistas útiles a la sociedad, organizar y realizar investigaciones y extender con la mayor amplitud posible, los beneficios de la cultura.

Aunque no es posible incluir a todas las personas a quienes debería, agradezco a mis alumnos y profesores, de quienes aprendo por igual. Así como a los otros amigos: los que tiene las ideas de distinto tamaño y el cráneo de distinto color.

Ciudad Universitaria, 2015.

ÍNDICE

PRESENTACIÓN	8
INTRODUCCIÓN: VARIABILIDAD BIOLÓGICA HUMANA	16
CONCEPTUALIZACIÓN DE LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA HUMANA	16
EL ABORDAJE BIOCULTURAL EN ANTROPOLOGÍA	29
PANORAMA SOBRE LA EVOLUCIÓN DEL CRÁNEO HUMANO	39
UN MODO INTEGRATIVO DE EVOLUCIÓN DE CARACTERES	57
MEDIDAS E IDEAS	63
INTRODUCCIÓN	63
SOBRE LAS MEDIDAS	65
CONVENCIONES ANTROPOMÉTRICAS	67
DESARROLLO DE LA ANTROPOLOGÍA FÍSICA EN MÉXICO	68
<i>Periodo preformativo o de antecedentes</i>	69
<i>Periodo formativo</i>	71
<i>Periodo moderno o de consolidación</i>	73
<i>Periodo contemporáneo o de diversificación</i>	74
LAS MEDICIONES DEL CRÁNEO EN MÉXICO	75

LAS PERSPECTIVAS DE ESTUDIO DEL CRÁNEO EN MÉXICO	79
CONSIDERACIONES FINALES	83
CORRELACIONES ESPURIAS DE LA MORFOLOGÍA DE LA CARA CON LA	
CONDUCTA HUMANA	88
INTRODUCCIÓN	88
MATERIALES Y MÉTODOS	92
<i>Composición de la muestra</i>	92
<i>Evaluación del dimorfismo fWHR a nivel mundial y la población</i>	95
<i>Evaluación del dimorfismo sexual del índice fWHR en los grupos con</i>	
<i>diferentes niveles de violencia interpersonal</i>	95
<i>Cálculo del fitness en la muestra de Hallstat</i>	97
RESULTADOS	97
DISCUSIÓN	101
<i>Implicaciones evolutivas y sociales de la evaluación del fWHR</i>	105
POLIMORFISMOS DEL GEN RECEPTOR 1 DEL FACTOR DE CRECIMIENTO DE	
LOS FIBROBLASTOS (<i>FGFR1</i>) Y VARIACIÓN CRÁNEO-FACIAL	108
INTRODUCCIÓN	108
MATERIALES Y MÉTODOS	111
<i>Poblaciones de estudio</i>	111
<i>Pruebas de laboratorio</i>	112
<i>Mediciones cráneo-faciales</i>	112

<i>Análisis de datos</i>	114
RESULTADOS	115
DISCUSIÓN	125
CAMBIOS CRÁNEOFACIALES POSTERIOR AL MESTIZAJE EN MÉXICO	127
INTRODUCCIÓN	127
<i>12 mil años de evolución craneofacial en el Valle de México</i>	129
MATERIALES Y METODOLOGÍA	133
RESULTADOS	138
DISCUSIÓN	149
EPÍLOGO	151
REFERENCIAS	155
APÉNDICE	175

ALGUNOS PROCESOS RELACIONADOS A LA EVOLUCIÓN DEL CRÁNEO HUMANO

Jorge Alfredo Gómez-Valdés

PRESENTACIÓN

El cráneo humano adulto está conformado aproximadamente por veintidós huesos inmóviles (excepto la articulación témporo-mandibular y los huesos del oído). El cráneo, morfológicamente se encuentra estructurado en una región neurocraneal y otra viscerocraneal (Testut *et al.*, 1988).

El neurocráneo, brinda protección al encéfalo y otros órganos; en su desarrollo, los huesos del neurocráneo tienen diferentes orígenes. Su base, se desarrolla a partir de osificación cartilaginosa o endocondral, es decir, los huesos durante la etapa embrionaria se encuentran constituidos por cartílago hialino que sirven como molde para la posterior deposición (desde el interior hasta el exterior) de tejido óseo. A su vez, la bóveda craneal, principalmente se desarrolla a partir de precursores de osificación intramembranosa, es decir, a partir de tejido conectivo; aunque huesos como el temporal, el occipital y

esfenoides se desarrollan de manera mixta comprendiendo ambos tipos de osificación (Enlow, 1998).

Por su parte, la mayoría de los huesos que componen al viscerocráneo se desarrollan por migración y locación celular en el mesénquima (tejido conjuntivo) de los arcos faríngeos o viscerales correspondientes (Enlow, 1998).

Al parecer, el diseño arquitectónico del cráneo humano tiene una base genética que restringe evolutivamente a su forma. Es decir, una proporción considerable de la morfología craneal se encuentra limitada por mecanismos de integración que permiten mantener su función y limita posibles respuestas a presiones adaptativas (González-José, 2003; Martínez-Abadías, 2007; Quinto, 2010; Lieberman 2011a; Ferrera, 2011; Paschetta, 2012; de Azevedo, 2013; Martínez-Abadías, *et al.*, 2013).

Las estructuras que componen al cráneo, topográficamente puede ser descritas como: cara anterior (frontal, orbitaria, maxilar, nasal y mandibular), cara superior (arcos superciliares del hueso frontal, arcos cigomáticos, parietales y región bregmática del occipital), cara posterior (huesos parietales y occipital y porción mastoidea de los huesos temporales), cara lateral (frontal, parietal, esfenoides, temporal, nasal, lagrimal, maxilar, etmoides, rama y cuerpo mandibular, meato auditivo, arco cigomático y proceso mastoides) y cara interior (frontal, etmoides, esfenoides temporal y occipital) y exterior (paladar duro, arcada maxilar y diversos forámenes) de la base (Testut *et al.*, 1988).

A la antropología física o biológica, le ha resultado de especial interés el estudio del cráneo humano debido a la posibilidad de conocer su configuración en términos biológicos (tanto genéticos como del desarrollo), la manera en que el ambiente (natural) puede modificar su forma y, también, la respuesta y restricción que morfológica-funcionalmente presenta el

cráneo frente al efecto del remodelamiento (ambiente cultural) de su forma normal. Adicionalmente, a los antropólogos físicos o biológicos (aunque no de manera exclusiva) les ha resultado de interés conocer aspectos no biológicos (simbólicos) relacionados a las prácticas del modelado cefálico, así como también, han centrado su interés en las patologías craneales (particularmente de poblaciones pretéritas).

Mucho le ha costado a la antropología biológica (en general) abandonar la tradicional postura biotipológica y optar por un marco procesual no-reduccionista en el estudio del cráneo humano. No obstante, la adopción de la morfometría geométrica, las nuevas tecnologías de genotificación y fenotipificación masiva, así como un marco teórico desarrollado a partir de la filogenia y de la biología del desarrollo, han permitido crear un marco de referencia evolucionista; que le ha permitido a la antropología biológica, andar en dirección contraria a las posturas clasificatorias tradicionales del estudio del cráneo. Es decir, actualmente se ha desarrollado un campo donde se ha abandonado el estudio de la clasificación de las formas cefálicas, para abordar los mecanismos biológicos relacionados a la variación biológica del cráneo (cabeza en general).

De esta manera, lo ocurrido mientras realicé los estudios de doctorado pueden ejemplificar la forma como la antropología ha cambiado desde la perspectiva descriptiva y clasificatoria clásica hacia una actividad disciplinaria donde el principal interés son los procesos del cambio morfológico y su explicación en términos antropológicos. Me explico: inicialmente el proyecto de doctorado que presenté buscaba “describir las características físicas craneales de una serie perteneciente a la población mexicana contemporánea” (ejemplos de trabajos de caracterización física a partir del cráneo pueden consultarse en Bautista y Pijoan 1998 y Bautista y Ortega, 2005). No obstante, durante mis estudios de doctorado he logrado

vivir la experiencia formativa que permite que la investigación sufra cambios. Aunque se han conservado gran parte de las premisas básicas que le han dado sustento a la investigación, de la mano de mis tutores de investigación, el proyecto fue cambiando hacia la formulación de problemáticas conceptualmente nutridas de la biología evolutiva. De esta manera, fueron posibles de problematizar “algunos procesos relacionados a la evolución del cráneo humano”, como por ejemplo: indagar el efecto de la selección sexual en la morfología craneofacial, la relación que guardan algunos polimorfismos genéticos con la integración morfológica del cráneo y el efecto que tiene el mestizaje en la variación de la forma del cráneo.

Para darle sustento a la presente investigación, adicionalmente, fue indispensable realizar un balance del estado del arte de las investigaciones craneológicas en México. Lo cual, ha permitido contextualizar la investigación; planteando así que gracias a las facilidades (propias de la época actual) de intercambio de conocimiento más allá del entorno académico inmediato, la antropología física mexicana (y particularmente en el tema de la craneología) ha recibido una serie de influencias que han permitido dejar de lado la tradición craneométrica clasificatoria. Donde medir cráneos y conocer sus características físicas principales, se ha convertido en un aspecto secundario de las investigaciones, para ser relevado por la comprensión de los mecanismos que se relacionan al cambio biológico.

Así mismo, durante el proceso de la presente investigación se he logrado conceptualizar que el estudio del cráneo de la población mexicana contemporánea representa un objetivo de alto interés; debido a que las poblaciones de América Latina, con su historia de mestizaje entre tres poblaciones principales continentales (africanos, europeos y nativos americanos), ofrecen una oportunidad única para hacer frente a una serie de preguntas

acerca de la evolución humana desde una perspectiva biológica. Esto es a lo que las ciencias antropológicas suelen llamarle un experimento natural, de esta manera, tomando en cuenta que las poblaciones nativas de América, antes del desbordamiento hispánico estuvieron en aislamiento durante al menos 15 mil años, que gran parte de la variación biológica que se puede observar al interior de los indígenas de América es producto de procesos micro-evolutivos ocurridos *in situ* y que a partir de procesos históricos de fusión y fisión poblacional los grupos nativos presentan particulares patrones de estructuración genética, el estudio de cualquier aspecto biológico de las poblaciones nativas o de las pretéritas que habitaron el continente en la época prehispánica, *per se* resultan de alto interés antropológico. Aunado a ello, luego del desbordamiento hispánico lo ocurrido a nivel biológico (sin que por ello los aspectos culturales no lo sean) resulta de alto interés en las poblaciones mestizas de América. Muy probablemente la humanidad jamás volverá a experimentar un proceso como el que le ha dado origen a las poblaciones latinoamericanas. Es decir, difícilmente se repetirá un proceso en el cual algunos humanos se encuentren en aislamiento durante por lo menos 15 mil años y luego de ello se vuelvan a entrecruzar. Lo equivalente, sería que un grupo reducido de humanos, derivados de una población particular, migraran a un sitio remoto e inhabitado por humanos, por ejemplo algún planeta extraterrestre, y luego de miles de años entraran en contacto con quienes permanecieran en la tierra y todos estuvieran en disponibilidad para reproducirse.

Estudiar a las poblaciones latinoamericanas ha sido para mí un hecho afortunadamente casual. Como también lo ha sido contar con el sustento de los investigadores que de alguna u otra manera han tenido que ver con este estudio. De los cuales los doctores Carlos Serrano (México), Rolando González-José (Argentina), Neus Martínez Abadías (España) y

Tábita Hünemeier (Brasil) han sido pieza fundamental. Además de Francisco Salzano (Brasil), María Cátira Bortolini (Brasil), Samuel Canizales (México) y Andrés Ruiz Linares (Reino Unido) quienes han puesto la infraestructura (técnica e ideológica) de sus laboratorios a disposición de mi investigación. Además Victor Acuña Alonso y Mirsha Quinto Sánchez han sido los principales cómplices de esta investigación.

De esta manera, a través de una serie de tres ensayos que reúnen ciertas hipótesis sobre algunos procesos relacionados a la evolución del cráneo humano, en esta tesis se busca dar un aporte para comprender los mecanismos que producen variabilidad biológica así como la manera en que ésta es regulada.

Inicialmente se ofrece un apartado de *Introducción* con el propósito de conceptualizar la diversidad biológica humana. Un esfuerzo de este tipo, puede ser relevante de frente a la permanencia de posturas raciologistas en la antropología contemporánea.

En el segundo apartado: *Medidas e ideas. La craneología y su contexto teórico en México* se presentan los resultados de una investigación donde se plantea el estado del arte del estudio del cráneo en México. A partir de hacer el balance del desarrollo disciplinario de la antropología física en México a partir del siglo XIX, se aprecia el desarrollo transversal del estudio métrico continuo (craneometría clásica) y discontinuo (rasgos no-métricos o epigenéticos) del cráneo. En este apartado, se discute la manera como se ha venido incorporando un marco teórico evolucionista en los estudios de poblaciones donde el cráneo es el principal objeto de estudio.

Recientemente, una serie de trabajos han retomado hipótesis donde se asegura que algunas conductas pueden predecirse a partir de ciertas características faciales. A diferencia de las posturas frenológicas del siglo XIX, los autores contemporáneos han recurrido a una serie

de explicaciones apoyadas en la teoría de la selección sexual. De esta manera, han asumido que ciertos individuos masculinos se han reproducido con mayor éxito por poseer ciertos atributos faciales. En el tercer apartado o capítulo, *Correlaciones espurias de la morfología de la cara con la conducta humana*, se han diseñado diferentes pruebas basadas en la genética de caracteres cuantitativos y de poblaciones, con el propósito de proveer información que, estadística y teóricamente, refutan las explicaciones de la neo-frenología. De esta manera se ha demostrado, que el índice facial es un carácter con bajos niveles de dimorfismo sexual en todas las poblaciones humanas (antiguas y modernas), además los patrones de variación (F_{st}) entre sexos no parecen mostrar huellas de selección y en poblaciones étnicamente caracterizadas no parece haber relación entre el aumento del índice facial en los grupos con mayores índices de belicosidad. Además, en este apartado se ha estudiado una serie craneal correspondiente a reos del denominado Palacio Negro de Lecumberri y tampoco se ha podido observar que exista relación con las agravantes del delito cometido. Por último, basados en la colección de cráneos procedente de Hallstat, Austria, de la cual se conoce el *pedigree* o genealogía de los cráneos, se ha podido demostrar que los individuos con mayor índice facial no tienen mayor eficacia evolutiva (*fitness*).

Posteriormente, en un cuarto apartado, *Polimorfismos del gen receptor 1 del factor de crecimiento de los fibroblastos (FGFR1) y variación cráneo-facial*, con base a un estudio de asociación génica previamente reportado en la literatura replanteamos la posibilidad de que este gen no se encuentre afectando a la morfología craneal de una manera directa, de causa efecto, sino regulando la integración morfológica. En este trabajo se han estudiado grupos humanos indígenas de México y Brasil, así como mestizos de México.

Por último, en el quinto apartado: *Cambios cráneo-faciales posterior al mestizaje en México* a partir de lo obtenido en trabajos previos, en este apartado hemos ampliado las colecciones de la época posthispánica para re-analizar la manera en que el cráneo humano responde a ciertas predicciones de la genética clásica, asumiendo que el mestizaje tiene el efecto de homogeneizar la composición genética de las poblaciones.

Con la intención de hacer un balance general que permita, por un lado, establecer un hilo conductor entre los apartados de la tesis que conllevan en diseño experimental, y por otro, hacer un balance sobre los aportes de la investigación (en lo general); se presenta un *Epílogo* en el cual se trata de sintetizar los argumentos fundamentales.

Introducción: Variabilidad biológica humana

CONCEPTUALIZACIÓN DE LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA HUMANA

Para explicar el cambio evolutivo, en la teoría de la evolución por selección natural, se introduce el concepto de población como unidad, lo cual conlleva la dimensión hipervariable de los individuos que integran la biosfera. A partir de ello, es posible entender que la principal consecuencia de la evolución biológica ha sido la diversificación de la vida en numerosas especies. No obstante, fue hasta el desarrollo de la teoría sintética de la evolución, que reconcilia la genética clásica con la visión darwinista de la selección natural, cuando la diversidad intrapoblacional comenzó a tomar consistencia (Agustí, 1994).

La síntesis de la teoría evolutiva conduce a discutir algunos de los postulados básicos respecto a los mecanismos que producen variabilidad. Es decir, la manera en que opera la selección natural, el peso específico de cada uno de los mecanismos que producen variabilidad biológica, las diferencias entre grados de evolución y la manera en que se produce el cambio biológico. Uno de los principales debates desarrollados a partir de la

síntesis de la teoría darwinista tiene que ver con el nivel en el que opera la selección natural: genes, individuos, poblaciones o especies.

Para comprender esto, es preciso conocer los mecanismos de la herencia, sin embargo, de manera muy concreta, basta entender que en los organismos con reproducción sexual, la herencia depende del emparejamiento homólogo de bases en los ácidos nucleicos, lo cual es un mecanismo de herencia limitada, que proporciona un estado adecuado para la evolución continuada (Maynard y Szathmary, 2001). Además, resulta relevante tener en cuenta que la herencia de estructuras moleculares emparejadas por homologías, como en el caso del sistema genético del DNA, está basada en módulos. Si cualquiera de ellos cambia y el resto permanece inalterado las moléculas descendientes cambian solo en aquel módulo.

El material genético tiene una ambivalencia natural, es un código de información que se copia o traduce y al mismo tiempo es una estructura que se replica; especifica los tipos de proteínas que una célula produce determinando estructuras de la materia viva. El gen es un paquete de información, la secuencia de pares de bases en una molécula de DNA especifica el gen, pero la molécula de DNA es el medio, no el mensaje (Williams, 2000).

La importancia de marcar la distinción entre los dominios de la información y lo que codifica, radica en que, al hablar de niveles de selección, el individuo representa la suma del código que determina un genotipo particular, el operador de la selección natural en ambos dominios es diferencial, pues los dominios de ambos niveles no se corresponde con exactitud, aunque, la información es codificada de manera física, “la selección puede operar sobre genes alternativos dentro de una población, y también sobre acervos genéticos alternativos en una biota, ambos factores evolutivos pueden producir efectos considerables a la evolución” (Williams, 2000:41).

En el dominio material, a nivel fenotípico, la selección actúa básicamente sobre individuos alternativos o sobre poblaciones, y es básicamente a favor de la adaptación, además, que se relaciona con los componentes ecológicos, siendo ésta la base para la selección entre acervos genéticos.

Además, hay que tener en cuenta que la selección natural actúa de manera simultánea en una jerarquía de niveles; los genes son un nivel y los organismo otros. También existen niveles superiores, como las poblaciones y las especies, en los que la selección es muy efectiva (Gould, 2000).

Es importante tener en cuenta que la selección natural, a grosso modo, es responsable del incremento o decremento de nuevas variantes y es muy probable que esto ocurra de manera diferencial entre distintos dominios. En resumen, es importante considerar que la selección natural puede operar con total éxito en razón de la fuente inagotable de variación que la suministra y el alto grado de individualidad de los sistemas vivientes (Mayr, 1978).

Tabla 1. Modalidades de la selección natural

ESTABILIZADORA

Opera cuando una población está expuesta en un ambiente fundamentalmente constante.

DIRECCIONAL

Se produce por un cambio continuo de una población en una dirección dada.

DESORGANIZADA

Resultante de la exposición de distintos sectores de una misma población a presiones selectivas divergentes.

(Stebbins, 1977)

La similitud entre especies vivas y extintas puede considerarse la evidencia más contundente para la explicación de la evolución. Sin embargo, esto mismo representa un problema, dada la imperfección del registro fósil. La evidencia negativa que constituye la ausencia de

formas intermedias en las formaciones geológicas se vuelve en evidencia positiva contra la evolución.

La teoría de la evolución por selección natural proporcionó la clave para explicar no solo el cambio gradual, sino también, el proceso contrario, las extinciones. Es decir, no solamente, cómo los individuos más eficaces desplazan a aquellos peor adaptados para sobrevivir y dejar descendencia bajo condiciones determinadas, sino también su silogismo, dado que una de las consecuencias directas de la competencia entre los individuos de diferentes especies y mediante la cual son sustituidas es la extinción; un tipo de *turnover*, por el cual un tanto por ciento de las especies de un ecosistema son periódicamente remplazados por otras (Agustí, 1994).

No obstante, cuando se tienen en cuenta las restricciones genéticas y embriológicas a que están sujetos los organismos, hasta qué punto el cambio evolutivo es gradual, partiendo de la consideración del organismo como una figura que se opone a la fuerza de la selección natural. Entendiendo que la variabilidad de las poblaciones es aleatoria y con formas ilimitadas. Por decirlo de alguna manera, la selección es la que determina el cambio; la fuerza ilimitada que conduce la probabilidad de que se expresen nuevas variantes, y aunque unas vías son más probables, algunas otras son puramente improbables, siendo éstas restricciones estructurales o exaptaciones que no dependen como tal de la selección natural. De esta manera podemos entender que no todos los cambios ocurridos en los organismos son referentes de una adaptación al ambiente (Gould, 2000). No importa lo efectivo que pueda ser un cambio adaptativo puntual, si se extrapola ese o cualquier otro proceso a millones de años vista, no parece que la vida esté bajo control adaptativo. El éxito, a largo

plazo de los clados está en función de la tasa de especiación, que tiene muy poco que ver con las morfologías que genera la selección natural (Gould, 2000).

De esta manera se entiende que los organismos no son la representación aditiva de los genes, dado que muestran una diversidad de características emergentes, no determinadas genéticamente, sino resultantes de la interacción con el ambiente y del desarrollo.

De esta manera, podríamos pensar que el cambio adaptativo asociado a la selección natural parece producirse principalmente en conjunción con la especiación propiamente dicha (Eldredge, 2000). Mientras que la selección se produce por los caracteres inherentes a las especies como tales, y no por los caracteres de cada individuo. De esta manera se entiende que la microevolución designa la aparición de incesantes variaciones a pequeña escala, sin embargo, al recoger el árbol genealógico de las especies, tal parece se manifiestan variaciones mayores correspondientes a cambios pronunciados de la macroevolución (Eldredge, 2000).

Sin prestar demasiada atención al ritmo de la evolución, sino a su curso, es posible apreciar que la anagénesis (evolución progresiva) y la cladogénesis (bifurcación) están relacionadas causalmente, de esta manera se entiende que existe cierta aceleración del cambio morfológico cuando en una especie hay una divergencia y posteriormente se mantienen en *estasis* hasta divergir nuevamente, sin embargo, la vía más probable en tales condiciones es la extinción.

Aunque cuestiones más generalizadas, como las transiciones evolutivas principales, la organización del estado vivo y el dinamismo de los sistemas biológicos pueden ser difíciles de explicar a partir de mecanismos de selección-adaptación, las variaciones a pequeña escala pueden ser explicadas por mecanismos más o menos concretos. Las variaciones

evolutivas a nivel superior, no son debidas a acumulación de cambios adaptativos a pequeña escala (mutaciones aleatorias), sino a múltiples fenómenos evolutivos, es decir, si se asume que la acumulación de suficientes diferencias genéticas produce algo cualitativamente diferente, se está cayendo en una posición un tanto reduccionista, por ejemplo al relacionar la forma morfológica y los genes, dado que los genes pueden alterar la forma, también son la causa de la misma, pero esto no explica cómo surge la forma (Goodwin, 2000).

En general podríamos entender que, en las dos dimensiones del proceso de evolución (evolución filética o anagénesis y especiación o cladogénesis) las especies más numerosas evolucionan lentamente y los cambios evolutivos más rápidos se dan en poblaciones pequeñas y aisladas periféricamente (poblaciones fundadoras) debido a que existe mayor probabilidad de interacciones epistáticas y se requiere mayor cantidad de tiempo para que nuevos genes sean fijados (Mayr, 2000).

En general, existen distintos tipos de mutaciones verdaderas, en genes, cromosomas y otras partículas, y tienen la cualidad de ser permanentes en el genotipo, es decir que son irreversibles. En su nivel más básico, las mutaciones responden a modificaciones espontáneas y azarosas. La mayoría de estos cambios, no son favorables, es decir, son deletéreos y no imprimen ninguna tendencia determinada a la evolución. Estas mutaciones operan sobre la base de una secuencia de DNA, y pueden tener lugar tanto a nivel molecular, como cromosómico, sin embargo, solo afectan la estructura de éste, a diferencia de otras, que pueden producir variaciones en el número de cromosomas, duplicando o fusionando estas estructuras.

Las mutaciones que se ven representadas en genes que son codificables, generalmente producen aberraciones inviábiles a la vida o la reproducción, por ende, son una fuente nula de variabilidad a niveles superiores, sin embargo, otras que operan básicamente sobre genes reguladores, no afectan la estructura de los organismos; éstas tienen mayor probabilidad de formar parte de una innovación al genotipo de una especie.

Cuando las mutaciones ocurren en segmentos de un gen, aumentan el número de alelos disponibles, de tal manera que la variabilidad a este nivel se ve ampliada, pero no por sí misma, sino por los efectos de acumulaciones ínfimas. Al modificarse la estructura, se modifica la función o propiedades. Sin embargo, algunas mutaciones producen efectos muy pronunciados en el fenotipo, mientras que los efectos de otras son apenas perceptibles. Así mismo el valor adaptativo de las mutaciones puntuales en gran medida depende de las condiciones del ambiente, no se puede entender que una sola mutación mejore el ajuste total del organismo a su medio, o que produzcan mejoramientos generalizados, sino más bien ocurren de manera gradual, mediante acumulación y combinaciones y están sujetas a la selección.

De esta manera es que las mutaciones se consideran la única fuente de variabilidad nueva en las especies. Sin embargo, para que esto se vea representado a nivel evolutivo, o mejor dicho, para que constituya una fuerza mayor de variabilidad, deben ocurrir múltiples fenómenos que son extra a la genética de las poblaciones, dependiendo de la recombinación; que en los casos de especies con reproducción cruzada depende básicamente del sexo y de factores como la dispersión de una especie, lo cual hace que la probabilidad de entrecruzamientos aumente o disminuya.

Las tasas de mutación son generalmente bajas, de ahí que algunos autores consideren que ésta representa realmente una fuente inmediata de variabilidad en que se basa el cambio evolutivo, pues a pesar de su carácter aleatorio y su constante heredabilidad, la presión selectiva a la que están sujetas, mantienen tasas moderadas de mutación.

Siempre que las poblaciones sean panmíticas, haya intercambio génico, exista recombinación al azar de genes entre todos los individuos y se dé un número suficiente de generaciones en la vida de una especie, las mutaciones favorables se propagan en una población, siendo significativas en el cambio evolutivo (Stebbins, 1977).

Sin embargo, actualmente se sabe que las mutaciones no producen nuevas especies y la mayoría de las mutaciones que afectan al organismo son desfavorables a la adaptación, de ahí que existan otros mecanismos que producen variabilidad, como la deriva génica (Dobzhansky, 1955).

Otro mecanismo que permite que la variabilidad potencial se mantenga constante es la selección dependiente de la frecuencia. Que radica en que ciertos genes, cuando su frecuencia es menor aportan una ventaja adaptativa a condiciones particulares. Además de ello, los efectos del azar en los entrecruzamientos, son una de las variables que constituyen uno de los factores que influyen en la expresión de la variabilidad génica. Aunque en ciertas condiciones mantener el estado de heterocigosis puede dar una ventaja adaptativa, de ahí que su distribución sea diferencial. La variabilidad hereditaria, reflejada en la presencia de múltiples alelos en una población, constituye un prerrequisito para el cambio evolutivo. La frecuencia de alelos en una población puede incrementar a expensas de otro; como consecuencia de la selección natural (Ayala, 1978).

Cuanto mayor sea la variabilidad genética de una población mayor será su tasa de evolución. La importancia de cuantificar la variabilidad, radica en que ésta representa la plasticidad evolutiva, la condición de heterocigosis resulta contraproducente en la medida que cierta información (recesiva) se encuentra velada. La razón que explica esto, es que en estado heterocigótico solo se expresan los alelos dominantes, sin embargo, la información permanece y en condiciones propicias pueden expresarse (Ayala, 1978).

Lo importante de mencionar esto es que así podemos entender que tales ventajas se expresan mediante una ecuación de la ley del equilibrio génico de Hardy-Weimberg, que expresa la carga balanceada de la variabilidad génica en una población, que es consecuencia de la retención de dos distintos grupos de alelos en estado compensado (Stebbins, 1977). La mezcla de alelos y su distribución aleatoria, por sí mismas, no provocan cambio en la frecuencia de expresión de los alelos, ni potencializa el cambio evolutivo, pues, en ausencia de selección las frecuencias de éstos se mantienen constantes entre generaciones. En cuanto sea más frecuente la condición de heterocigosis en poblaciones con reproducción cruzada, será mayor la probabilidad de nuevas combinaciones de alelos (Ayala, 1978).

Un supuesto en la genética de poblaciones, es el aislamiento por distancia. Que supone que cuanto mayor sea la distancia geográfica mayor será la distancia genética entre poblaciones. De manera más detallada, podemos entender que, dada la variabilidad de los ambientes y los nichos que ocupan las especies, grupos que se encuentran emparentados pueden divergir dadas las dimensiones del espacio. Un factor estrechamente relacionado a este tópico, son las variaciones que han ocurrido en la biosfera, y que le han permitido a ciertos sujetos de una población homogénea y con suficiente reserva génica adaptarse a ambientes nuevos y

cambiantes. Sin duda, este fenómeno de radiación adaptativa, está muy ejemplificado en la historia natural. Además de ello, estos grupos llamados especies politípicas o razas, pueden tomar contacto antes de que el aislamiento se halla desarrollado por completo, permitiendo así la reproducción, siendo esta una causa de variabilidad llamada hibridación.

En el caso de los humanos, este tema es de especial pulcro, dado que intraespecíficamente, no existen subpoblaciones o poblaciones politípicas reales desde el momento de la paleo-historia. Sin embargo, la distribución geográfica principalmente en los continentes ha jugado un papel importante en la distribución de la variabilidad genética. De tal manera ha sido posible identificar grupos naturales con semejanzas y diferencias evidentemente correlacionadas con la geografía, pero que mantienen biológicamente un *continuum* ininterrumpido y las diferencias son más cualitativas que cuantitativas. Es decir que por término medio, las variaciones son apenas perceptibles entre los grupos poblacionales continentales de nuestra especie. Si se considera a la población como el organismo, se debe entender que está constituida por individuos únicos y los valores medios son abstracciones, solo tienen realidad las variaciones individuales (Mayr, 1978), es así que la población constituye el acervo génico, representativo de un continuo de variabilidad. *En las poblaciones una gran variedad de factores genéticos discontinuos, pueden manifestarse en una variación continua del organismo, siempre que haya suficiente número de los mismos y que las discontinuidades sean entre ellos lo bastante pequeñas* (Mayr, 1978). Nuestra especie es polimórfica, en el sentido estricto de que un rasgo presenta múltiples variantes, sin embargo, las agrupaciones naturales humanas no representan sub-grupos con variantes exclusivas.

Sin embargo, este tema es de interés, dado que en las especies y a niveles superiores, la dicotomía geografía-adaptación es un tópico fundamental, dado que, cuando dos poblaciones llegan a divergir al grado de impedir el intercambio génico comienzan a radiar y al mismo tiempo a competir, pero a su vez hay una línea potencial de variabilidad nueva, susceptible de selección.

Por su importancia en la promoción de la evolución divergente y porque la diversidad biológica de una región no podría haber evolucionado sin ella, la capacidad de dos poblaciones para coexistir en una misma área (simpatría) sin perder su identidad por hibridación e intercambio génico es considerada como un atributo de primera magnitud en el reconocimiento de dos especies como distintas (Stebbins, 1977).

En ocasiones las poblaciones pueden quedar aisladas, especialmente reproductivamente aisladas, sea en cualquier condición, ya se mencionó que las dos principales causas que conllevan a que dos subespecies pierdan la posibilidad de intercambio génico mediante la reproducción cruzada, son o la distancia geográfica o el tiempo, pero justamente en éste fenómeno, ocurre algo de suma importancia: la deriva de los genes. El aislamiento se mantiene mediante barreras biológicas, generalmente de dos tipos: precigótico, que impiden el apareamiento de miembros de distintas especies que evitan la hibridación y el postcigótico, que reduce la variabilidad o la fertilidad de la descendencia híbrida. Los mecanismos de aislamiento precigótico se agrupan en: ecológico, temporal, etológico, mecánico y gamético. Los mecanismos que producen aislamiento postcigótico se agrupan en: inviabilidad de los híbridos, esterilidad de los híbridos y degradación de los híbridos (Ayala, 1978). Sin embargo, éstos conceptos aplican en mecanismos de especiación, la cual

solo constituye un paso en la diversificación de los seres vivos, sin que la variación por sí misma conlleve evolución.

El cambio morfológico y el aislamiento reproductivo se desarrollan independientemente, por ello se entiende que las condiciones conductuales a adaptaciones morfológicas y las que promueve la especiación no suceden de manera paralela (Ayala, 1978).

Los cambios aleatorios en las frecuencias génicas debidos al tamaño reducido del número de genes que se transmiten entre generaciones (deriva génica), produce polimorfismos y fijaciones; muchas de las cuales están correlacionadas con la geografía.

Con frecuencia existen condiciones en que las poblaciones se ven aisladas y disminuidas en sus exponentes, en estas condiciones la probabilidad de expresión de las variantes génicas se ven afectadas. En general se entiende que, para que la deriva cause evidencias significativas en la expresión de la variabilidad, ésta se ve antecedida de una disminución del *pool* génico de una población, es decir, que pase por un cuello de botella, en ocasiones, también, estas poblaciones fundan nuevos nichos, dependiendo de sus características de dispersión y su potencial adaptativo, llevando consigo nuevas variantes a nuevos nichos.

La deriva génica puede definirse como la fluctuación al azar de la frecuencia de los genes de una generación a otra (Cavalli-Sforza, 1999). Esta situación puede ser modelada bajo un supuesto básico que incluye básicamente dos especies de datos: el número de individuos por población y los intercambios migratorios entre ellas. De esta manera, la migración puede ser entendida como un factor a favor de la diversidad, dado que muchas de las especies suelen tener radiaciones dinámicas.

Para el caso de las poblaciones humanas, es poco común que dos poblaciones estén realmente aisladas, entendiendo que este aislamiento impida el intercambio génico, por lo

cual generalmente la migración ocurre entre poblaciones vecinas, por tal motivo las poblaciones más cercanas genéticamente son las poblaciones más cercanas geográficamente. En tales circunstancias, la migración entre grupos limita el aislamiento y disminuye la incidencia de la deriva (Cavalli-Sforza, 1999).

Sin embargo, la migración tiene distintas pautas, una como el caso antes mencionado; donde la dinámica migratoria involucra a dos poblaciones y otra cuando solamente un grupo de una población cambia a una residencia alejada, a remesa de pocos individuos. Este tipo de migración conduce a un aumento en la diferenciación, a la expresión de agrupaciones naturales divergentes a su población ancestral (Cavalli-Sforza, 1999).

Al decir que los *Homo sapiens* somos una especie altamente polimórfica, conlleva la afirmación que gran parte de nuestra diversidad biológica se encuentra al interior de las poblaciones y no entre los diversos grupos humanos (Lewontin, 1972). En primera instancia, esto debería permitirnos entender los patrones de biodiversidad humana y rechazar las falsas clasificaciones que de ella se han llevado a cabo; dividiendo los grupos humanos en razas. Además de ello, la conceptualización de la diversidad biológica humana es relevante en un sentido antropológico debido a que todo parece indicar, que este patrón de diversidad biológica en nuestra especie se remonta a los orígenes mismos de la humanidad hace por lo menos 160 mil años.

El término "raza" ha generado mucha discusión cuando se trata de los humanos, no habiendo acuerdo entre los que afirman que las "razas" son (en sentido natural) entidades biológicas reales y los que sostienen que son un constructo social (Keita *et al.*, 2004).

El tiempo de coalescencia, calculado a partir de diversos polimorfismos genéticos, sugiere que la diferenciación de los humanos modernos comenzó en poblaciones africanas de las

cuales sus rasgos morfológicos son desconocidos, por ello, desde una perspectiva evolutiva no se puede asumir que los rasgos utilizados (como la forma del neurocraneo, rasgos faciales, pigmentación de la piel y ojos, entre otros) para definir grupos o razas (como caucasoide, mongoloide o negroide) emergieron simultáneamente con esta divergencia (Keita *et al.*, 2004).

Individuos que han sido agrupados en alguna de las "razas" o grupos humanos que han sido morfológicamente definidos, geográficamente no se caracterizan por distintos linajes genéticos privados o que se encuentren restringidos a poblaciones específicas (Keita *et al.*, 2004).

Un modelo adecuado de la evolución reciente de la humanidad no sólo es importante para comprender nuestra propia historia, sino es necesario para desentramar los efectos de los diferentes mecanismos evolutivos en la diversidad existente al interior de la especie (Fagundes *et al.*, 2007).

EL ABORDAJE BIOCULTURAL EN ANTROPOLOGÍA

La antropología estudia la diversidad humana; en términos de la interacción que ocurre entre la biología y la cultura en la adaptación evolutiva. Una característica importante de la antropología es su interés en la variación. En un sentido general, la variación se refiere a las diferencias entre los individuos o poblaciones. Por ello, el antropólogo se interesa por las diferencias y similitudes entre los grupos humanos, empleando un enfoque comparativo, y busca generalizar sobre aquellos aspectos que son similares en todas las poblaciones y aquellos que son exclusivos de ambientes y culturas específicas (Relethford, 2002).

En la historia reciente de nuestra especie los acelerados cambios culturales han afectado de manera importante nuestra evolución. Aunque continuamos evolucionando biológicamente, estos cambios son mucho más lentos que los cambios en la adaptación cultural de la humanidad. Durante los últimos 12 mil años, hemos pasado de ser cazadores y recolectores a ser agricultores, una parte creciente de la humanidad vive en o cerca de grandes centros urbanos, y la población mundial se ha disparado demográficamente hasta cerca de ocho mil millones de individuos (Relethford, 2002). Como resultado, podríamos decir que biológicamente somos como cazadores y recolectores, hasta cierto punto, pero vivimos en condiciones culturales a menudo muy diferentes de aquellas en las que nuestros ancestros evolucionaron. Vivimos en grupos más grandes, comemos alimentos diferentes, tenemos vidas mucho más prolongadas (morimos más viejos) y estructuramos nuestras sociedades de maneras muy distintas. La disparidad entre las tasas de cambio cultural y la evolución biológica ha afectado aspectos de la biología humana como: patrones de salud, crecimiento físico, nutrición, mortalidad y fecundidad, entre otros (Relethford, 2002).

Tomando en cuenta que en un ambiente en el cual los recursos son limitados, algunos organismos tienen mayor probabilidad de adaptarse que otros. De acuerdo a particulares características biológicas de los organismos los mejor adaptados heredan dichas características a la siguiente generación. Diversos hallazgos indican que el cambio cultural, al igual que la evolución genética, puede seguir patrones derivados (Rogers y Ehrlich, 2007).

Gran parte del genoma humano, no presenta huellas de eventos que demuestren la actuación de la selección en sentido negativo recientemente (Sabeti *et al.*, 2002), no obstante, transiciones culturales como la revolución agrícola, industrial, la transición

demográfica y la transición alimenticia son de especial relevancia debido a importantes afectaciones en la estructura de las poblaciones y por consiguiente en su constitución genética. De esta manera se han podido identificar pequeñas regiones genéticas donde se observan huellas de selección positiva en poblaciones humanas. Sabeti y sus colaboradores (2007) han reportado en una muestra de África (Yoruba Ibadan, Nigeria) pruebas de selección para dos genes (*LARGE* y *DMD*) con vínculos biológicos bien documentados que confieren protección contra el virus de la fiebre de Lassa. Así mismo, han podido observar la evolución en eventos repetidos de los genes *SLC24A5* y *SLC45A2*, ambos involucrados en la pigmentación de la piel en Europa; y *EDAR* y *EDA2R* relacionados con en el desarrollo de los folículos del pelo en grupos humanos de Asia.

Otros ejemplos de cómo la cultura ha moldeado el genoma humano pueden rastrearse en la historia de la humanidad. Como el caso de los individuos maduros de nuestra especie, los cuales en general no deberían poder consumir leche (mucho menos la leche del ganado bovino u ovino), no obstante, las tradiciones y prácticas culturales de los primeros grupos que domesticaron animales (aproximadamente 12 mil años atrás) permitió que estas sociedades pudieran elevar la frecuencia alélica de variantes génicas que permitieron la digestión de la lactosa y, por tanto, que estas azúcares permanezcan en el organismo el tiempo suficiente para su digestión sin ser detonada una reacción alérgica (Flatz y Rotthauwe, 1973; Aoki, 1986; Nei y Saitou, 1986).

En la actualidad, los biólogos teóricos utilizan modelos de genética de poblaciones para demostrar como los procesos culturales pueden haber tenido un efecto profundo y permanente en la evolución humana y, por su parte, los antropólogos desarrollan investigaciones para entender como las prácticas culturales inciden sobre los eventos de

selección (Laland, *et al.*, 2010). La evidencia de eventos de selección positiva sobre la variación del genoma humano ocurridos recientemente y como respuesta a la actividad humana (Sabeti, *et al.*, 2006; Sabeti *et al.*, 2007; Laland, 2010) ha permitido contar con evidencia sólida del modo dominante de la evolución humana.

En la actualidad se cuentan con un repertorio de genes que han sido identificados por haber sido sometidos a procesos acelerados de selección donde se infiere que diversos mecanismos culturales han jugado un papel relevante (Tabla 2). No obstante, trabajos clásicos, basados en una perspectiva antropológica, han permitido el desarrollo de un modelo que permite explicar la co-evolución genético-cultural en los humanos modernos. Uno de los mejores ejemplos documentados de ello, corresponde a la forma falciforme (forma de hoz) de la hemoglobina en los eritrocitos y que produce una malformación de sus fibras causando que dicha proteína tenga una apariencia de media luna dificultando el tránsito de dichas células por los vasos sanguíneos. Esta patología (drepanocitosis falcemia o anemia drepanocítica) cuya base genética radica en la sustitución de un aminoácido que altera funcionalmente la producción de oxígeno de los eritrocitos en los individuos homocigotos recesivos produce anemia de manera incompatible con la vida. En poblaciones donde la malaria o el paludismo son endémicas, ha quedado bien documentado que dicha enfermedad puede conferir una ventaja a los individuos que son heterocigotos para dicha mutación; dotándoles de protección contra los parásitos del género *Plasmodium* (Livingstone, 1958). Todo parece indicar que el cultivo del ñame contribuyó a la propagación de dicha enfermedad, ya que las poblaciones de agricultores Kwa de África occidental cortan los claros de los bosques para el cultivo de este. La eliminación de los árboles tuvo el efecto de un aumento involuntario de la cantidad de agua estancada cuando

llovía, lo que proporciona un mejor caldo de cultivo para los mosquitos portadores de la malaria. Esto intensificó la selección natural en la hemoglobina S (*HbS*). El hecho de que las poblaciones adyacentes cuyas prácticas agrícolas son diferentes no muestren el mismo aumento en la frecuencia de los alelos de la anemia falciforme, apoya la conclusión de que las prácticas culturales pueden impulsar la evolución genética (*Laland et al.*, 2010).

La exploración del genoma en busca de huellas de selección positiva en humanos, recientemente ha permitido establecer vínculos entre variantes genéticas y fenotipos. Desde un enfoque adaptativo, diversas regiones han sido observadas con huellas de selección. A pesar de que pocos fenotípicos han logrado observarse en asociación génica (*Bryk et al.*, 2008).

Una de las variantes no sinónimas-derivadas (rs3827760 T1540C) del gen del receptor-A de la ectodisplasia (*EDAR*, *Ectodysplasin-A receptor*) presenta una huella fuerte de haber sido sujeta a selección natural de manera positiva en las poblaciones del Este de Asia (*Bryk et al.*, 2008). En humanos las mutaciones disfuncionales en dicho gen se consideran responsables de la displasia ectodérmica hipohidrotica (disminución crónica de la sudoración) (*van der Hout et al.*, 2008; *Kimura et al.*, 2009; *Hunemeier et al.*, 2013).

Modelos animales han permitido encontrar que los genes de la familia *EDAR* regulan el desarrollo de algunos órganos, especialmente los de origen ectodérmico, como: cabello, glándulas, uñas, dientes y escamas. Además, en poblaciones de Asia han sido considerados como genes candidatos asociados al grosor del cabello (*Fujimoto et al.*, 2008) y de los dientes en forma de pala (*Kimura et al.*, 2009).

Kamberov y colaboradores (2013) han observado que el polimorfismo *EDAR*, es uno de los candidatos más fuertes de selección positiva reciente de todo el genoma humano. Al

realizar un modelado de *EDAR* en ratones han logrado caracterizar su fenotipo y elucidar su origen evolutivo en los seres humanos. Sugiriendo que el alelo surgió en el centro de China hace aproximadamente 30,000 años.

Tabla 2. Genes identificados que demuestran haber sido objeto de selección acelerada recientemente.

Genes	Función o fenotipo	Presión cultural inferida
<i>LCT, MAN2A1, SI, SLC27A4, PPAR, SLC25A20, NCOA1, LEPR, LEPR, ADAMTS19, ADAMTS20, APEH, PLA1, HDAC8, UBR1, USP26, SCP2, NKX2-2, AMY1, ADH, NPY1R, NPY5R</i>	Digestión de leche y productos lácteos; metabolismo carbohidratos, almidón, proteínas, lípidos y fosfatos; metabolismo del alcohol.	Ganadería y uso de la leche, preferencias alimenticias, consumo de alcohol y bebidas fermentadas.
<i>P450 citocromo (CYP3A5, CYP2E1, CYP1A2 and CYP2D6)</i>	Tolerancia a toxicidad de compuestos secundarios de plantas.	Domesticación de plantas.
<i>CD58, APOBEC3F, CD72, FCRL2, TSLP, RAG1, RAG2, CD226, IGF1, TJP1, VPS37C, CSF2, CCNT2, DEFB118, STAB1, SP1, ZAP70, BIRC6, CUGBP1, DLG3, HMGCR, STS, XRN2, ATRN, G6PD, TNFSF5, HbC, HbE, HbS, Duffy, α-globin</i>	Inmunidad, respuesta patógena; resistencia a la malaria y otras enfermedades epidémicas.	Dispersión humana, agricultura, ganadería, hacinamiento y subsecuente exposición a nuevos patógenos.
<i>LEPR, PON1, RAPTOR, MAPK14, CD36, DSCR1, FABP2, SOD1, CETP, EGFR, NPPA, EPHX2, MAPK1, UCP3, LPA, MMRN1</i>	Metabolismo energético, tolerancia a temperaturas frías o calientes, resistencia a choque térmico.	Dispersión o migración y subsecuente exposición a climas nuevos.
<i>SLC24A5, SLC25A2, EDAR, EDA2R, SLC24A4, KITLG, TYR, 6p25.3, OCA2, MC1R, MYO5A, DTNBP1, TYRP1, RAB27A, MATP, MC2R, ATRN, TRPM1, SILV, KRTAPs, DCT</i>	Fenotipos externos visibles (pigmentación de la piel, grosor del pelo, color de ojos y pelo, pecas.	Dispersión y adaptación local, selección sexual.
<i>CDK5RAP2, CENPJ, GABRA4, PSEN1, SYT1, SLC6A4, SNTG1, GRM3, GRM1, GLRA2, OR4C13, OR2B6, RAPS, ASPM, RNT1, SV2B, SKP1A, DAB1, APPBP2, APBA2, PCDH15, PHACTR1, ALG10, PREP, GPM6A, DGKI, ASPM, MCPH1, FOXP2</i>	Sistema nervioso central, función y desarrollo cerebral, habilidades lingüísticas y aprendizaje de vocabulario.	Cognición, inteligencia social, uso del lenguaje articulado, aprendizaje vocal.
<i>BMP3, BMPR2, BMP5, GDF5</i>	Desarrollo esquelético.	Dispersión y selección sexual.
<i>MYH16, ENAM</i>	Fibras musculares de la mandíbula y grosor del esmalte dental.	Cocción de los alimentos y dieta.

Modificada de Laland y colaboradores (2010).

Aunque *EDAR370A* se ha asociado con el aumento de grosor del pelo del cuero cabelludo y la morfología de los dientes en los seres humanos, su significado biológico directo y el potencial papel adaptativo siguen sin estar claros. Debido a la dificultad que conlleva interpretar que un fenotipo morfológico dental, como lo son las crestas mesial y distal en la superficie lingual de los dientes anteriores (dientes en forma de pala), pueda conferir alguna ventaja adaptativa a los sujetos que lo presentan. Otros rasgos biológicos afectados por la

mutación, incluyendo un aumento en la cantidad y tamaño de las glándulas mamarias y endocrinas, ha sido tomado en cuenta como el rasgo principal que pudo haber dominado la fijación de dicha mutación; y debido a que, todos estos órganos y tejidos tienen un mismo origen embrionario pudieran ser arrastrados en el proceso de selección en un contexto particular del Este de Asia hace aproximadamente treinta mil años (Kamberov *et al.*, 2013). Una posibilidad, es que la selección haya favorecido a individuos con una mayor densidad de glándulas endocrinas, tomando en cuenta que ello puede haber sido una adaptación clave que permite la evapotranspiración eficiente durante actividades vigorosas como las caminatas a larga distancia; propias de los grupos cazadores-recolectores (Kamberov, *et al.*, 2013).

Un ejemplo de la manera en que las prácticas culturales y la estructura social pueden influenciar sobre la evolución biológica de las poblaciones humanas, lo han presentado Hünemeier y colaboradores (2011); quienes al analizar el parentesco genético, datos geográficos, características climáticas y cualidades físicas de la cabeza (perímetro cefálico, altura facial, altura y anchura nasal, longitud glabella-opistocranio, anchura craneal, anchura bicigomática y diámetro bigonial) de más de 1200 sujetos de los grupos indígenas Xavante, Kayapó, Baniwa, Ticuna, Kaingang e Yanomama, de la Amazonia de Brasil, han podido confirmar que dichos fenotipos pueden evolucionar rápidamente como respuesta a procesos mediados por factores culturales como el sistema de parentesco, la residencia post-marital, niveles de endogamia, organización y composición doméstica y tipo de descendencia. El análisis mostró que el grupo Xavante se diferenció, independientemente a las adaptaciones climáticas y a la separación geográfica, de los demás grupos por poseer cabezas alargadas, caras altas y estrechas y narices más anchas. Lo cual ocurrió de forma rápida alrededor de

3.8 veces más acelerada que su pueblo hermano, los Kayapó, de los que se separaron hace aproximadamente 1500 años atrás (Hünemeier *et al.*, 2011) (Figura 1).

La variación tiene un papel no determinístico en el diseño adaptativo, es decir, no existe una relación directa entre la producción de variantes genéticas (mutaciones) y su efecto a largo plazo como parte integral de la selección natural. Por ello, podemos entender que las mutaciones, probabilísticamente, pueden ser tomadas en cuenta como una fuente de variación en sí.

Una red de genes llamada gen *FGFR* (Receptor del Factor de Crecimiento Fibroblástico) puede permitir ejemplificar el efecto que tiene la segregación de ciertas mutaciones en las poblaciones humanas.

El *FGF* (Factor de Crecimiento Fibroblástico) sintetiza y regula (diferenciación, migración, apoptosis y angiogénesis) el DNA en los procesos de división celular y en condiciones normales tiene un efecto en la proliferación de células precursoras, como los osteoblastos. Durante el desarrollo embrionario, los *FGF* también tienen diversas funciones en la regulación de la proliferación celular, la migración y la diferenciación (Orniz e Itoh, 2001).

Los fibroblastos son células mesenquimales y que pueden ser activadas por diferentes señales químicas que promueven la proliferación y la diferenciación celular para la formación de miofibras. La activación de fibroblastos, en algunos casos y por razones no conocidas, puede salir de control afectando a una variedad amplia de órganos y puede producir diferentes enfermedades (Kendall y Feghali-Bostwick, 2014).

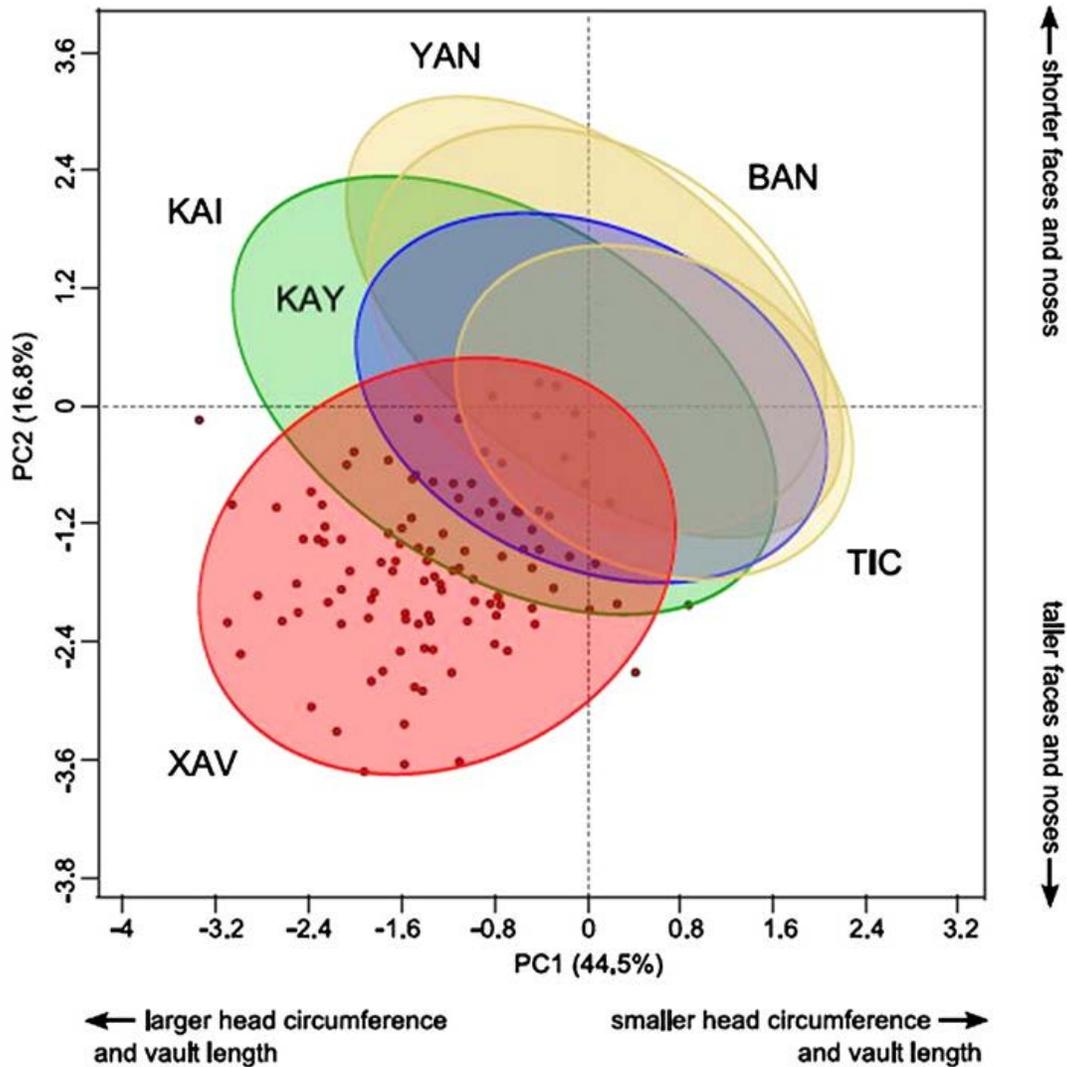


Figura 1. Primeros dos componentes principales (PC) que representa la variación de las medidas cefalométricas. Rojo, Xavánte; verde, Kaingang; azul, Kayapó; de color marrón claro, los grupos no jê, Yanomami, Ticuna y Baniwa. El grupo Xavánte es más diferenciado en cuanto a la características métricas y morfológicas de la cabeza. Debido a que la correlación entre matrices se realizó sobre la base de un número bajo de comparaciones, se obtuvo una correlación marginalmente aceptable ($p=0.069$), sin embargo, ni la matriz de distancias fenotípicas ni las distancias genéticas se correlacionaron con las matrices geográficas o climáticas, lo cual hace suponer que la naturaleza divergente de los Xavánte es independiente de la separación geográfica de las muestras y el clima en el que vivían. La teoría de la genética cuantitativa predice que la dirección de divergencia morfológica de grupos estrechamente relacionados se hará con preferencia hacia la (Línea de Menor Resistencia Evolutiva) *LLER* genética (el eigenvector de la matriz de varianza-covarianza genética) (Modificada de Hünemeier, *et al.*, 2011).

Una mutación específica en el gen *FGFR2* ha sido asociada como la causante de los síndromes Pfeiffer y Crouzon, a pesar del hecho de que estas dos enfermedades tienen diferentes fenotipos en ambos casos la presencia de craneosinostosis prematura es un elemento común. De igual manera, una tercera craneosinostosis, el síndrome Apert, se ha encontrado vinculada a una mutación en el gen *FGFR2* (Coutts y Gallagher, 1995). A partir de lo cual, se ha sugerido la importancia de los genes *FGF/FGFR* en el crecimiento craneofacial humano.

Se conoce que las mutaciones que involucran los genes del *FGFR*, y que causan síndromes como Apert o Crouzon, son de origen exclusivamente paterno y que existe cierta relación con el número de espermatozoides que presentan dichas mutaciones en hombres de edades avanzadas. Sin embargo, esta relación del aumento en la frecuencia de la mutación con la edad, no es suficiente para explicar la frecuencia de nacimientos de niños con síndrome Apert, debido a que ha podido verse que los padres jóvenes que tienen hijos con alguno de estos síndromes presentan mayor cantidad de espermatozoides con la mutación. Por lo tanto, se puede pensar que, además de la edad, otros mecanismos de selección y/o de control de calidad, incluyendo la reparación del DNA y la apoptosis, pueden contribuir con el incremento de la frecuencia con que se presentan las mutaciones (Glaser *et al.*, 2000; Glaser *et al.*, 2003).

Coussens y Van Dal (2005) han reportado que un porcentaje considerablemente alto (alrededor del 18%) de la variación fenotípica cráneo-facial normal humana (particularmente los fenotipos de cabeza alargada y angosta) puede ser considerada producto de la acción de una mutación del gen *FGFR1*.

Por su parte, Martínez-Abadías y colaboradores (2013) ha proporcionado información valiosa que demuestra que la señalización *FGF/FGFR* es parte de un conjunto multifacético de las interacciones entre los genes y las redes reguladoras que dirigen la comunicación entre las células en el desarrollo de la cabeza. La naturaleza de las señales pueden variar según el tipo de célula, la ubicación y el ritmo de desarrollo, de tal manera sugieren es relevante la comprensión de la complejidad de la señalización célula-célula y la arquitectura fenotípica; tanto en términos evolutivos como del desarrollo.

De esta manera, para lograr el entendimiento de los efectos complejos de las mutaciones específicas en la morfogénesis de la cabeza, es necesario comprender los patrones de señalización celular, de asociación génica y covariación que han sido establecidos durante cientos de millones de años de la evolución (Martínez-Abadías, *et al.*, 2013).

PANORAMA SOBRE LA EVOLUCIÓN DEL CRÁNEO HUMANO

La morfología del cráneo humano ha evolucionado a la par de diversas pautas estrechamente relacionadas entre sí, como: el bipedalismo, el grado y patrón del dimorfismo sexual, los ritmos del desarrollo y la función metabólica, por mencionar algunas (Lieberman, 2011a).

Los restos fósiles más antiguos de homínidos que presentan características morfológicas (en general) compartidas con el género *Homo* datan de aproximadamente 6 a 7 millones de años. Entre los cuales, se puede destacar *Sahelanthropus tchadensis* (Brunet *et al.*, 2002), la cual es una especie procedente del Centro de África que puede considerarse excepcional debido a que la gran mayoría de los homínidos que se conocen del Plioceno (entre 5.3 y 1.6 millones de años) y el Mioceno superior (entre 7.5 y 5.3 millones de años) proceden del Sur

o del Este de África (Brunet *et al.*, 2002). *Sahelanthropus* ha sido descrito mediante un cráneo casi completo y un fragmento de mandíbula; los cuales han evidenciado se trata de una especie que posee un mosaico único de caracteres primitivos, como son: tamaño pequeño del cerebro, un hueso basal-occipital triangular truncado y la porción petrosa del hueso temporal orientada en 60° hacia la cuerda bi-carótida. Además de un conjunto de rasgos derivados, que comprenden: caninos pequeños y espesor del esmalte intermedio; además de, diversas cualidades de la base del cráneo (como su longitud, una orientación horizontal y la posición anterior del agujero occipital) y de la cara (como el prognatismo sub-nasal marcadamente reducido, ausencia de diastema dental y un *torus* supra-orbital marcado) (Brunet *et al.*, 2002).

Los restos de un homínido temprano, que fueron encontrados en la Formación Lukeino, Tugen Hills en Kenia y que datan aproximadamente de 6 millones de años atrás, han sido atribuidos a la especie denominada *Orrorin tugenensis* (Senut *et al.*, 2001). A partir de la morfología de los fémures se consideró que dicha especie poseía facultades para la bipedestación, aunque no de manera obligada, debido a que de igual manera su húmero y falanges (de la extremidad superior) demuestran que poseía algunas adaptaciones arborícolas (Senut *et al.*, 2001). Aunque no se ha encontrado un cráneo de *Orrorin*, los fragmentos de dicho apéndice y que comprenden algunos dientes, demuestran que los incisivos centrales y caninos superiores eran grandes y robustos en comparación con el resto de los homínidos del género *Homo*. Así mismo, los molares son relativamente pequeños pero con esmalte grueso, lo cual demuestra características no compartidas con el género *Homo*. Otra característica importante de *Orrorin tugenensis* es la amplia

profundidad del cuerpo mandibular, que puede ser considerada una característica arcaica dentro de los homínidos (Senut *et al.*, 2001).

Por su parte, *Ardipithecus ramidus* que fue recuperado en el área del *Middle Awash* del Rift de Afar en el Noreste de Etiopía, y que se ha datado en aproximadamente en 6 a 4 millones de años de antigüedad, ha permitido conocer muchos aspectos de la evolución de los homínidos no-*Homo* debido a la gran cantidad de fósiles recuperados (restos de más de 110 especímenes) y la conservación extraordinaria (gran parte del cráneo y mandíbula, esqueleto postcraneal parcial que comprende manos, pies, extremidades y pelvis) del esqueleto holotipo (ARA-VP-6/500) (White *et al.*, 2009). Este homínido combina la facultad para trepar (tanto de manera arbórea rauda auxiliada mediante la cualidad palimgrada de los pies como el escalamiento fino o de precisión) con una forma de bipedismo terrestre más primitiva que la demostrada por *Australopithecus*.

Ardipithecus poseía clara reducción del tamaño de los caninos (con un grado de dimorfismo sexual moderado aunque mayor al que se observa en el tamaño corporal). Posee una capacidad craneal pequeña (de 300 a 350 cc) y una considerable proyección del tercio medio facial, pero el complejo maxilar y premaxilar es menos prognático que la de los simios africanos modernos (no necesariamente un rasgo derivado compartido con *Homo* en contraste de lo que ocurre con *Sahelanthropus*). El cráneo de *Ardipithecus* carece de surco post-toral y exhibe un posicionamiento hacia adelante de la base craneal posterior (White *et al.*, 2009; Suwa *et al.*, 2009).

La mayoría de los rasgos de la estructura craneofacial de *Ardipithecus* presentan mayor semejanza con las que se podrían observar en los simios africanos actuales y, también, en un ancestro común hipotético.

Muchas de las características morfológicas craneales de *Ar. ramidus* pueden ser consideradas novedosas (apomorfías), aunque en un estado intermedio relativo. Por ejemplo, la base del cráneo en los bonobos (*Pan paniscus*) y la estructura craneofacial de *Ardipithecus* se pueden considerar que se encuentran en un estado derivado intermedio mostrando una cara relativamente pequeña y reducción del tamaño dental (White *et al.*, 2009). De esta manera, la cara de altura baja y con ligero prognatismo de *Ar. ramidus* carece de la ampliación y la migración anterior de la zona cigomático-maxilar que puede ser apreciada en diversos grados en especies de *Australopithecus* (White *et al.*, 2009).

Sahelanthropus tchadensis, *Orrorin tugenensis* y *Ardipithecus ramidus*, que pueden ser considerados como el ancestro común más probable entre el linaje de los humanos y las especies de primates vivas mayormente emparentadas (*Pan paniscus*, *Pan troglodytes* y *Gorilla gorilla*), demuestran algunas características clave para comprender la presencia de rasgos derivadas de los homínidos, por ejemplo: probablemente eran bípedos, tenían caninos más pequeños (machos) y los dientes de la mandíbula eran un poco más grandes y con esmalte grueso. Sin embargo, estas especies se asemejan a los chimpancés en algunos aspectos de su anatomía, como la forma del neurocraneo. Todo ello, permite considerar que poseen características que los posicionan como intermediarios entre el ancestro común de los simios y los australopitécinos.

El género *Australopithecus*, que comprenden hasta nueve especies distintas, habitaron África durante prácticamente todo el Plioceno (entre 4 a 2 millones atrás). Debido a las diferencias en el tamaño corporal existentes al interior de todo el género *Australopithecus*, ha resultado difícil establecer homologías entre los especímenes que habitaron el Este de África con respecto a los que lo hicieron en el Centro; razón por la cual, ha llegado a

considerarse que las especies con mandíbulas fuertes y caras masivas (*Australopithecus robustus*) pueda tratarse de un género separado: *Paranthropus*.

A considerar su importancia, la principal característica que distingue a los australopitécinos es la adopción de la marcha bípeda y erguida como una constante. Es decir, se trata del único género no-*Homo*, de todo el linaje humano, que poseían el mismo tipo de marcha o locomoción que los humanos modernos.

Au. afarensis (3.7 a 3 millones de años) posee caracteres en estado plesiomórfico (*African apeline*) y correspondería al taxón que une a los australopitecos tempranos y los integrantes del género *Homo*. De todo el linaje australopiteco, se trata de la especie más antigua en la cual es posible analizar rasgos morfológicos craneales de manera exhaustiva. A partir de lo cual, se ha podido confirmar que poseían caracteres en estado de mosaico (caracteres ancestrales y derivados) como por ejemplo: el foramen magnum horizontal y los cóndilos occipitales situados anteriormente, al igual que en los humanos modernos. Y ciertas características simiescas como: cerebro pequeño, base craneal estrecha y falta de curvatura en la región occipital (Kimbel y Rak 2010).

La media del volumen craneal de *Au. afarensis* es de aproximadamente 450 centímetros cúbicos, lo cual es un poco más grande que la de *Pan troglodytes*. Además, el volumen craneal de *Au. afarensis* es proporcionalmente más parecido a su tamaño corporal; como lo que se observa en el género *Homo* (Kimbel y Rak 2010).

La persistencia de la sutura metópica, ubicada sagitalmente entre los dos hemisferios del hueso frontal y que fue observada en un individuo inmaduro de la especie *Australopithecus africanus* (niño de Taung), ha sugerido se trata de una adaptación craneal relacionada al dilema obstétrico; lo cual permite pensar, que el aumento del tamaño encefálico pueda

haber iniciado tempranamente en los australopitécinos (Falk *et al.*, 2012). Tomando en cuenta que en los humanos modernos la sutura metópica se cierra relativamente tarde (regularmente a partir del tercer mes de vida y en el 90% de los casos hasta después de la erupción del primer molar decidual), la elevada proporción de metopismo en sujetos adultos puede considerarse una estrategia evolutiva que se encuentra relacionada con la mayor facultad de remodelamiento del cráneo al momento del parto, considerando que esta condición no es frecuente en los grandes simios. Razón por la cual, la persistencia de la sutura metópica en los *Au. africanus* hace pensar que el aumento en el tamaño encefálico puede demostrar un efecto adaptativo en primates no-*Homo* (Falk *et al.*, 2012), no obstante, la falta de obliteración de la sutura metópica en adultos, por sí mismo no apoya la idea de que los homínidos tempranos demuestren un desarrollo del cerebro infantil en la región prefrontal similar al que se ha observado de los humanos modernos (Holloway *et al.*, 2014).

Los fósiles de *Australopithecus afarensis* de Hadar, Etiopía y Laetoli, Tanzania han proporcionado información importante acerca de la anatomía craneal de los homínidos, por ejemplo ha permitido contar con información valiosa sobre la región frontal. De esta manera se ha podido observar que algunos individuos (A.L. 44-2), presentan un *torus* supraorbital engrosado lateralmente de forma importante y la escama (*squama frontalis*) no tiene un surco supratotal (como en los chimpancés) ni un triángulo frontal como el que se encuentra en *Au. robustus* (Kimbel *et al.*, 1994).

El complejo de caracteres craneales en *Au. afarensis* comprende, el mayor número de simpliomorfías (rasgo ancestral compartido por dos o más taxones) homínidas que cualquier otra especie. Las cuales incluyen marcado prognatismo, relativo tanto al

neurocraneo como a al proceso cigomático del maxilar, marcada proyección sagital y convexidad transversal del premaxilar anterior al plano entre los caninos, *clivus* nasoalveolar inclinado horizontalmente, incisivos procumbentes, extensa componente intranasal del premaxilar con una reducción del piso de la cavidad nasal, márgenes de abertura nasal laterales afilados, fosa canina, crestas cigomático-alveolar curvadas, parte anterior del paladar plana, diastema, líneas temporales convergentes en la parte posterior y con cresta sagital baja, cresta nucal-temporal compuesta, muesca asteriónica, apófisis mastoides masiva descendida por debajo de la base del cráneo con puntas independientes de la cresta occipital-mastoidea, fosa mandibular superficial, placas timpánicas tubulares que se ubican completamente posterior a los procesos post-glenoideos y cresta petrosa timpánica ligera (White *et al.*, 1993; Kimbel *et al.*, 1994) (Figura 2).

Kimbel et al (1984) han descrito una serie de rasgos en el cráneo, la mandíbula y los dientes de *A. afarensis* que demuestran un patrón morfológico que fue interpretado como primitivo para la familia *Hominidae*. De esta manera fue posible apreciar que *Homo habilis* conserva algunas de estas características primitivas, de las cuales *A. africanus*, *A. robustus*, y *A. boisei* comparten en estado derivado, particularmente en el aparato masticatorio. De esta manera es posible entender que los *Homo* tempranos y algunas especies "robustas" de *Australopithecus* comparten un conjunto de características derivadas de la base del cráneo; relacionados con la ortogonalidad facial superior mientras que los *Au. afarensis* no lo demuestran (Kimbel *et al.*, 1984). De esta manera, es posible apreciar que la anatomía de la base del cráneo en los australopitecos representó un elemento clave del proceso adaptativo que es compartido con todo el género *Homo*.

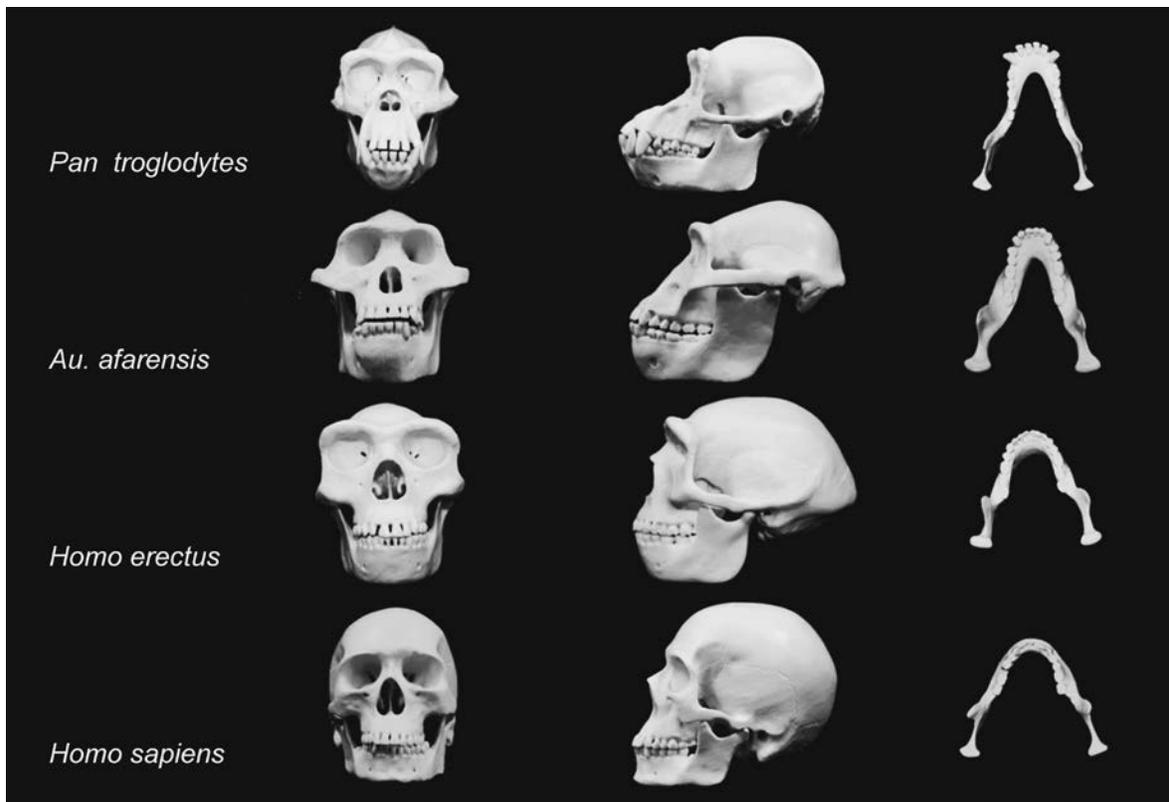


Figura 2. Comparación de la morfología craneal de *Australopithecus* con relación a diferentes homínidos. Un cráneo de chimpancé ha sido incluido con propósitos ilustrativos. En los *Australopithecus afarensis* es posible apreciar las siguientes características: borde (o torus) supraorbitario robusto, surco del torus supraorbitario, protuberancia occipital extrema, prognatismo subnasal moderado, huesos maxilares masivos, hueso frontal inclinado, arco mandibular interno en “V” y arcada dental parabólica sin diastema (imagen modificada de Carrier y Morgan 2014).

Aunque los rasgos que han permitido describir los principales cambios evolutivos del cráneo en los *Homínidos*, generalmente, han sido descritos como caracteres discontinuos e independientes (cladística), la morfología craneal comprende un *set* de estructuras altamente integradas en el desarrollo y por su función; por ello, la definición de módulos, como son: la base del cráneo, retracción facial, globularidad neurocraneal y aparato masticatorio, ha permitido comprender los mecanismos del cambio evolutivo en sentido estricto (González-José *et al.*, 2008). De esta manera, es posible apreciar que el proceso

(hominización) que separó a los australopitecos robustos (*Paranthropus*) de los gráciles y de los primeros *Homo*, hace unos dos y medio millones de años, habría dado lugar a una divergencia adaptativa que comprende el crecimiento del cráneo encefálico (González-José *et al.*, 2008).

El linaje directo que llevaría a la evolución de los humanos es un tópico con fuertes debates, sobre todo por la poca cantidad de información que se tiene de algunos especímenes tempranos. Unas siete especies pueden ser consideradas integrantes del género *Homo*: *Homo habilis*, *Homo rudolfensis*, *Homo ergaster*, *Homo erectus*, *Homo heidelbergensis*, *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens*.

Homo habilis cuyo primer ejemplar fue descubierto en Olduvai Gorge, Tanzania es una especie con problemas en cuanto a su clasificación taxonómica debido a una combinación de caracteres morfológicos craneales arcaicos y derivados. OH-7 es el espécimen holotipo de *habilis*, del cual fue posible distinguir: menor grado de dimorfismo sexual de los caninos, ausencia de megalodoncia de los dientes postcaninos y grandes incisivos. Además, la amplia capacidad craneal (entre 590 a 710 centímetros cúbicos) ha permitido formular que ésta es una de las especies de mayor tamaño relativo de cerebro con respecto a cualquier homínido de más de dos millones de años (Figura 3). Adicionalmente, el patrón de alometría (proporcionalidad entre tamaño encefálico y talla corporal) del *Homo habilis*, en comparación con cualquier otro primate no-humano, es considerablemente distintivo. Los cambios morfológicos en capacidad craneana en los *H. habilis*, se encuentran acompañados por un acortamiento y aumento de la anchura de la base del cráneo y el posicionamiento más anterior del foramen *magnum*. Así mismo, la región facial demuestra una proyección con menor convexidad y reorientación de las arcadas cigomales que

producen una menor proyección del tercio medio facial (Leakey *et al.*, 1964; Leakey *et al.*, 1971).

La descripción del *Homo* de Dakar procedente de Bouri, Middle Awash en Etiopía ha permitido establecer con claridad el grado de variación y conocer muchas de las características, en sentido amplio, de la primer especie del género *Homo* que migró fuera de África hace aproximadamente 1.8 millones de años: *Homo erectus* (Gilbert *et al.*, 2003).

H. erectus es una crono-especie que habitó el mismo periodo que otros homos y australopitecos, pero puede considerarse lo suficientemente diferenciada de sus contemporáneas debido a que se observan rasgos claramente modernos, además debido a la vastedad de sus áreas de distribución geográfica (África, Europa, Asia y Australia). Estos homínidos poseen complejos morfológicos y clinas genéticas que demuestran una amplia diversidad intraespecífica (Gilbert *et al.*, 2003). En este sentido, ha sido posible apreciar que las poblaciones africanas de *H. erectus* se encuentran con un grado de separación considerable respecto a las asiáticas, mientras que los procedentes de Indonesia y Dmanisi se ubican en un *cluster* intermedio (Baab, 2008). Estos grupos separados geográfica y temporalmente, demuestran aspectos craneales diferenciados, los grupos de Asia generalmente presentan mayor altura craneal, torus supraorbital relativamente más estrecho y mayor proyección posterior del neurocráneo. Mientras que un torus arqueado, expansión frontal, disminución en la longitud de la sutura parietomastoidea, mayor altura de la escama temporal, importante constricción postorbital, mayor proyección y posicionamiento posterior del proceso entoglenoideo y auricular; caracterizan a los ejemplares procedentes de África y las islas del Pacífico (Baab 2008).

Como parte de la tendencia a la encefalización, *Homo erectus* comprende la mayor inflexión en la distribución debido a un aumento de la capacidad craneana, la cual mide entre 900 a 1350 centímetros cúbicos. Adicionalmente, en esta especie es posible evaluar un aumento considerable del tamaño corporal. *Homo erectus* son extremadamente importantes para comprender la evolución del cráneo de las poblaciones humanas modernas. Es durante el periodo en que vivió *H. erectus* (Pleistoceno medio) donde se desarrolla la particular postura erguida de los humano modernos, las características craneales modernas comienzan a desarrollarse y se produce un aumento significativo en el tamaño del cerebro.

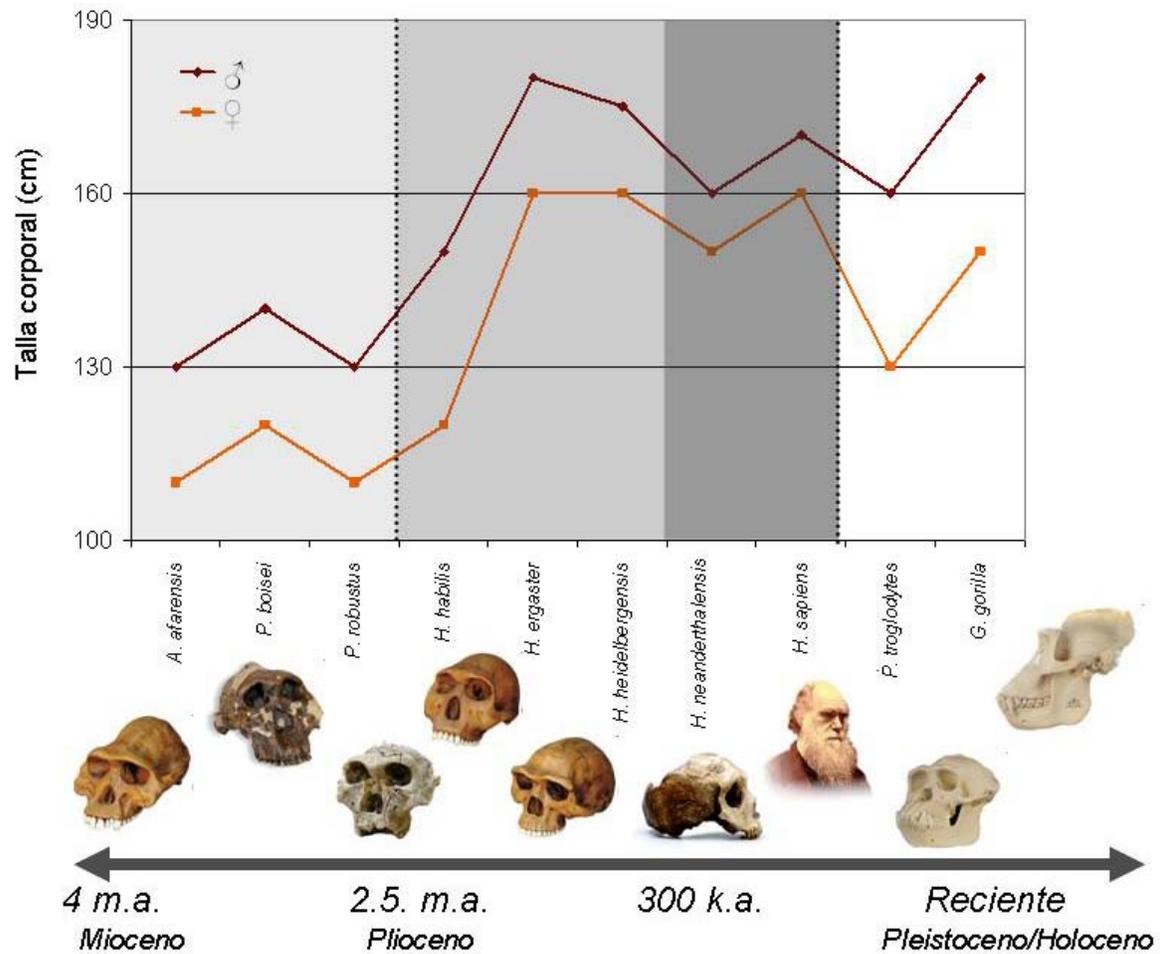


Figura 3. Disminución del dimorfismo sexual del tamaño corporal (absoluto) en el género *Homo*. Es posible apreciar que entre 2.5 y 1 millón de años, las especies pertenecientes al género *Homo* presentan una disminución importante de la diferenciación de la talla de machos en comparación con las hembras. Dicha disminución de la diferenciación entre sexos, es más evidente en las especies pertenecientes a la tribu *Hominini* y se nota claramente en los humanos anatómicamente modernos. El grado marcado de dimorfismo sexual en gorila y chimpancé, permite pensar que dicha característica se trata de un carácter innovado del género *Homo* cuyo estado ancestral (dimorfismo reducido) puede ser rastreado en algunos integrantes del género *Australopithecus*.

El cráneo humano posee una arquitectura morfológica compleja, producto de la unión de diversos huesos y su morfología adulta es el resultado de una larga trayectoria ontogenética

(Enlow, 1998). La cabeza es estructuralmente compleja debido a que comprende una amplia variedad de tejidos y órganos en un espacio restringido comparativamente pequeño. En un ser humano adulto, estas estructuras incluyen 22 huesos (que se derivan de cientos de centros de osificación), 32 dientes, un número amplio de músculos, el cerebro (que en sí mismo se encuentra compuesto de muchas unidades), los ojos, los bulbos olfatorios, los órganos del equilibrio, los órganos de audición, la faringe, diversas glándulas, así como nervios, venas, arterias y los senos que suministran el drenaje e inervan estas estructuras. Fisiológicamente, la cabeza participa en una amplia gama de funciones, incluyendo la percepción, la cognición, la memoria, la visión, el gusto, el olfato, el oído, el equilibrio, la masticación, la deglución, la vocalización, la respiración y la termorregulación (Lieberman 2011b).

El cráneo está compuesto, durante todo el desarrollo ontogenético, por un conjunto relativamente independiente de unidades organizadas de manera jerárquica, cuyo tamaño y forma se corresponden a la función de los tejidos y cavidades a los que sirven de soporte y protección (Pucciarelli, 2008). De esta manera, a cierto nivel, el cráneo comprende tres conjuntos o módulos anatómicos funcionales principales: la bóveda craneal, el cráneo-facial o viscerocráneo y la base craneal (González-José, 2003; Martínez-Abadías, 2007; Quinto, 2010; Lieberman 2011a; Ferrera, 2011; Paschetta, 2012; de Azevedo, 2013; Martínez-Abadías, *et al.*, 2013).

La particular característica de la cabeza del género *Homo*, al poseer un tamaño desproporcionado de la región neurocraneal (en relación al resto del cráneo y del cuerpo), a nivel evolutivo puede ser vista como un producto que ha acumulado muchas adaptaciones que pudieron ser la respuesta a diversos eventos selectivos. En los homínidos, durante los

últimos 2.5 millones de años, una trayectoria al aumento en el tamaño de la capacidad craneal ha sido evaluada como una tendencia evolutiva.

La participación de algunas estructuras, como la corteza prefrontal, en comportamientos como el lenguaje y la socialización auténtica apoyarían la idea de la evolución adaptativa del neurocráneo humano. No obstante, la velocidad de crecimiento diferencial (crecimiento alométrico) de las diversas partes del cuerpo, pudo haber jugado un papel importante en el tiempo y modo en que se producen los acontecimientos del desarrollo (heterocronía) (Martínez-Abadías *et al.*, 2013). Cambios significativos de los patrones alométricos del crecimiento del cráneo humano en relación a los de chimpancés pueden ser responsables de una parte importante de la variación de los cráneos adultos de estas dos especies (Lieberman, 2011a) (Figura 4).

De esta manera, los cambios evolutivos implicados en el proceso que llevó a la diferenciación craneal de los humanos anatómicamente modernos, aunque no en su magnitud, también puede considerarse como el producto de modificaciones graduales (selectivamente neutros) resultado de un número reducido de alteraciones en el desarrollo (Lieberman, 2011a; Martínez-Abadías *et al.*, 2013).

La globularidad de la bóveda craneal es al parecer independiente de los otros caracteres como la reducción de la proyección de la cara, un arco supraciliar más pequeño, una base craneal más flexionada, y una base craneal anterior más larga; y una fosa canina más pronunciada. Lo cual, puede reflejar no solo los cambios en la forma del cerebro, sino que también podría reflejar las interacciones entre el tamaño del cerebro con respecto a la anchura y longitud de la base del cráneo (Lieberman, 2011a).

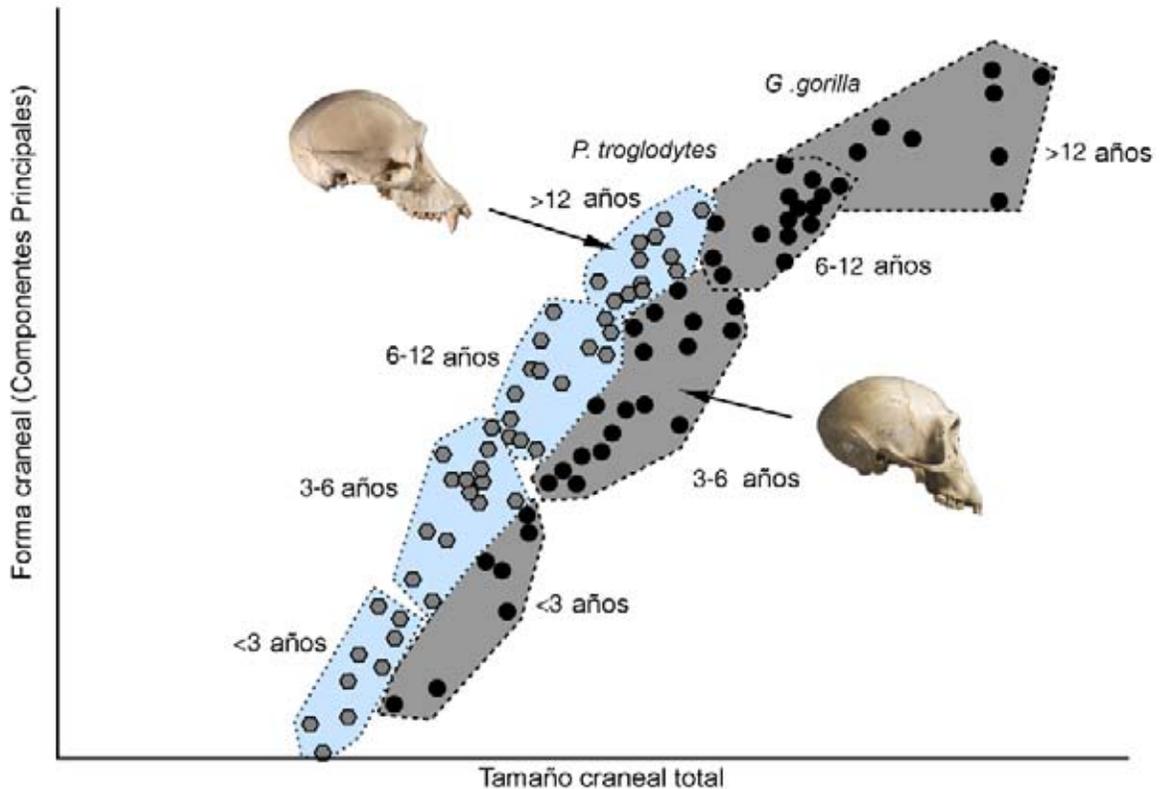


Figura 4. Análisis de morfometría geométrica de cráneos de chimpancé y gorila. Se representa la relación existente entre una medida de escalamiento de la forma craneal general con respecto al tamaño global del cráneo. La medida de la forma utilizada aquí (componente principal común) explica aproximadamente el 65 por ciento de la varianza total de la forma en la muestra, que incluye a los adultos, subadultos y juveniles de cada especie (agrupados por edades en las zonas sombreadas). La pendiente de la relación entre el tamaño y la forma en los gorilas, sin incluir los machos adultos, es casi la misma que en los chimpancés. Sin embargo, a partir de los 6 años (más o menos) y a mayor tamaño, los gorilas tienden a diferenciarse de la forma de los chimpancés, de ahí la semejanza general de forma entre un chimpancé macho adulto (izquierda) y un gorila macho juvenil (derecha) (Modificada de Lieberman, 2011a).

En particular, las principales autapomorfías craneofaciales que distinguen a los humanos anatómicamente modernos parecen reflejar dos grupos de cambios integrados: la globularidad neurocraneal y la retracción de la cara. La retracción facial, a su vez, puede ser vista en función de un aumento en la flexión y longitud de la base craneal anterior y una reducción de la porción facial superior. Comparaciones ontogenéticas de humanos

modernos, arcaicos y chimpancés sugieren que esta serie de modificaciones pueden deberse a cambios morfo-genéticos tempranos ocurridos incluso en etapa prenatal (Lieberman, *et al.*, 2004). Dicho de otra manera, el origen de la forma craneana humana no requirió muchas modificaciones independientes, sino que se produjo a través de algunos cambios ontogénicamente relacionados en el desarrollo craneofacial temprano. Obviamente, muchos genes están involucrados en el origen de la forma craneofacial humana, pero desde un punto de vista de la biología del desarrollo, estos genes son responsables de un número limitado de cambios autopomórficos (variantes derivadas) en los humanos modernos (Lieberman, *et al.*, 2004) (Figura 5).

Aunque las diferencias de la morfología del esqueleto post-craneal entre las diversas especies del género *Homo* son considerables (por ejemplo la proporción entre miembro superior e inferior, la morfología de los huesos de la pelvis o la estructura vertebral), la cabeza también muestra altos niveles de capacidad evolutiva en una escala de evolución menor. Por ejemplo, una gran proporción de las diferencias anatómicas entre las especies de homínidos (especie más estrechamente relacionada con un ser humano que a un chimpancé) están en estructuras ubicadas por encima del cuello.

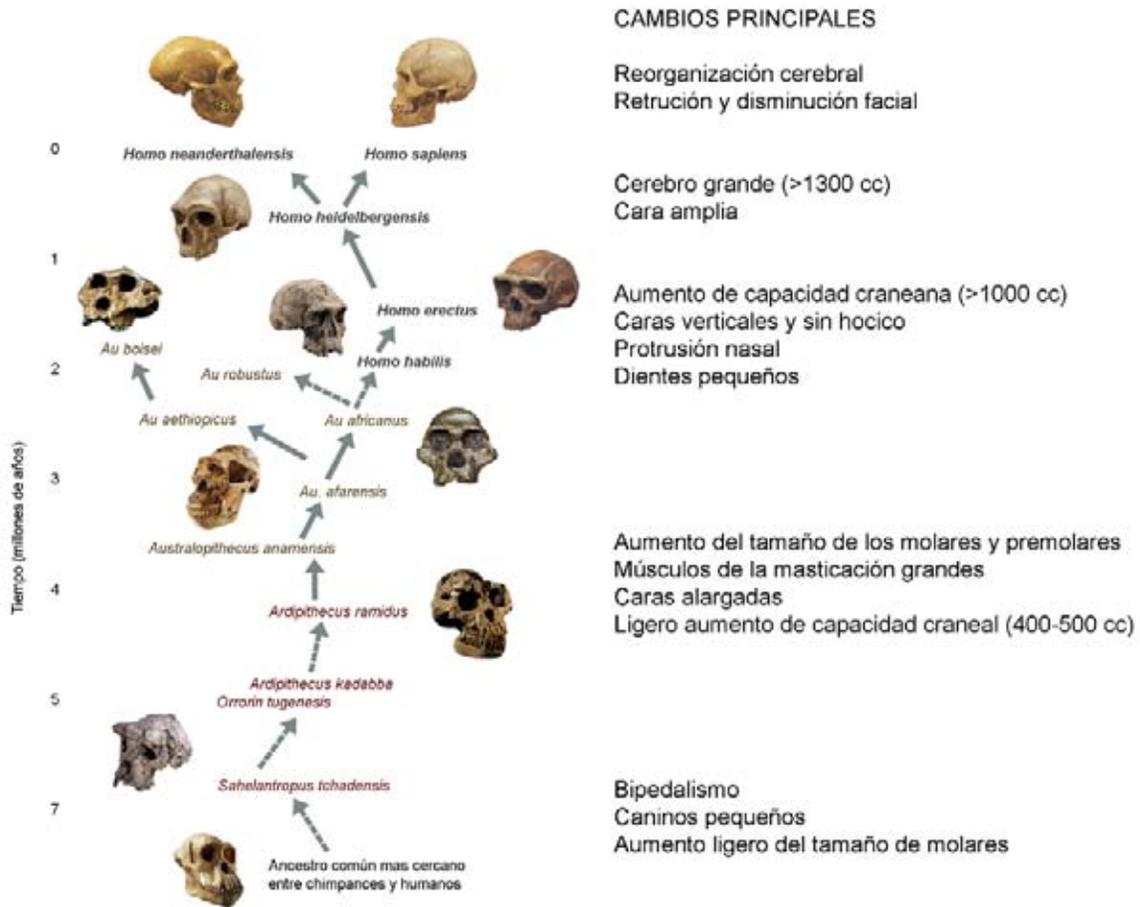


Figura 5. Principales cambios craneofaciales en evolución humana en el contexto de una filogenia *Hominini* hipotética (las líneas punteadas indican relaciones evolutivas no confirmadas). El cráneo humano es una estructura anatómica clave dado los cambios dramáticos propios del linaje humano. Cuando se compara con otros homínidos (no-humanos), la forma del cráneo es marcadamente distinta. Tal grado de diferenciación morfológica se ha producido en un período de tiempo relativamente corto; desde la divergencia del último ancestro común, lo cual sugiere que han actuado ciertos procesos selectivos fuertes sobre la morfología craneal. No obstante, otros procesos selectivamente neutrales (como por ejemplo la migración y la deriva génica) tienen un efecto sustancial sobre la variación del cráneo, sobre todo en términos evolutivos recientes (Modificada de Lieberman, 2011b).

Los niveles de integración en el cráneo son altos pero extremadamente variables dentro y entre especies. De ahí la importancia de considerar algunos de los cambios principales de la morfología cráneo-facial humana a lo largo de la evolución, particularmente las ocurridas alrededor de la divergencia entre los humanos y el linaje de los chimpancés (hace aproximadamente 6-8 millones de años). Uno de los cambios cráneo-faciales más importantes ocurridos en el género *Homo* comprende el aumento del tamaño del cerebro (acompañado de la reducción del tamaño de los dientes y del prognatismo facial). Los chimpancés poseen un volumen endocraneal de aproximadamente 400 centímetros cúbicos y los homínidos tempranos, como los australopitecos, poseen un volumen ligeramente mayor (400 a 580 cc), pero la mayor transformación ocurrió hace aproximadamente dos millones de años con el origen del género *Homo* cuando el volumen endocraneal inicia su incremento de manera sustancial en términos de su tamaño relativo. De esta manera, un punto de vista desde la perspectiva genética, el crecimiento del cráneo sugeriría que la encefalización en los humanos requirió pautas selectivas para las diversas estructuras óseas del cráneo para lograr el acomodo del aumento del tamaño del cerebro (Lieberman, 2011b). Lieberman (2011b) resumen una serie de mecanismos epigenéticos que debieron estar relacionados a la encefalización: el primero de este conjunto de mecanismos, relacionado con los efectos de la presión intracraneal que causan un crecimiento superior, lateral y posterior de la caja craneal generando tensión sobre la duramadre y que expresa factores de señalización como los del FGF2 que activan osteoblastos en las suturas o en sus precursores: las fontanelas. El segundo mecanismos de integración epigenética es la flexión de la base craneal. Una base craneal con mayor flexión, permite acomodar un cerebro más grande relativamente. Finalmente, el incremento del tamaño cerebral en los humanos,

debido a que la cara crece hacia abajo y de manera ventral, una base del cráneo y neurocráneo más anchos también conduce a un rostro más amplio, sobre todo en las partes superior alrededor de las órbitas, pero también en la porción media e inferior de la cara.

En términos funcionales, los mamíferos altamente encefalizados, como los homínidos mediante estos mecanismos epigenéticos, han sido capaces de adaptarse a poseer cerebros más grandes y obtener beneficios en términos de aptitud sin que por ello sean realizados cambios mecánicos sustanciales (Lieberman, 2011b).

UN MODO INTEGRATIVO DE EVOLUCIÓN DE CARACTERES

Un punto de vista integrativo de la evolución de características anatómicamente modernas del *Homo sapiens* considera que el conjunto de rasgos definitorios como cuerpos grandes y elongados, piernas alargadas, cerebro de tamaño desproporcionado, dimorfismo sexual reducido, mayores aptitudes carnívoras y ritmos del desarrollo únicos (por ejemplo, una ontogenia ampliada y mayor longevidad), así como la fabricación de herramientas y aumento en la socialización y cooperación, pudieron haber evolucionado separadamente a partir de diversas pautas adaptativas (Anton *et al.*, 2014).

Aunque pudo haber existido múltiples modos de bipedalismo entre los primeros homínidos (Haile-Selassie *et al.*, 2012), las facultades para una postura bípeda eficiente se presentan en especies no-*Homo* (más o menos hace 3.4 millones de años) en especies como *Ardipithecus* y *Australopithecus*, pero un análisis cuidadoso permite observar que todos los primeros *Homo* difieren de los australopitecos en poseer una complexión media y el cerebro de mayor tamaño (Antón *et al.*, 2014).

La evidencia que permite inferir un aumento de tamaño corporal y de la plasticidad en el desarrollo a partir de las pautas de variación en el tamaño corporal al interior de los taxones (como sería el caso del género *Homo*) también permite pensar que existe mayor flexibilidad adaptativa. Es decir, debido a que hay un aumento en el tamaño promedio del cuerpo desde *Australopithecus* en dirección hacia los *Homo* tempranos, así como también es posible apreciar un aumento en la variación intrataxon, sin duda, ello permite pensar que se trata del reflejo de la suficiencia nutricional resultante del uso de herramientas, la cooperación social y una dieta de mayor calidad (Antón *et al.*, 2014) y que a su vez, dichas condiciones permiten un mayor rango de flexibilidad de adaptación fenotípica en respuesta a circunstancias ambientales cambiantes. Ahora bien, debido a que el tamaño medio del cerebro también demuestra un incremento en tendencia hacia los *Homo* tempranos (*H. habilis* y *H. erectus*) es bien sabido que existe un mayor requerimiento de energía total y/o una reducción en la asignación de energía para otras funciones, como el sistema inmunológico, la locomoción bípeda eficiente, un crecimiento más lento y una reproducción retardada (Aiello y Dean, 1990). Debido a los prolongados períodos ontogenéticos necesarios para el crecimiento de las crías (con mayor masa corporal) los *Homínidos* con cerebros grandes (más de 700 cc de tamaño promedio) presentan restricciones en la reproducción, en cuanto a la posibilidad de mantener tasas de crecimiento demográfico lo suficientemente rápidas como para mantener cifras de población sin mayor cuidado cooperativo que proporcionaría recursos adicionales para la madre. Por lo tanto, el aumento en el cuerpo y en el tamaño promedio del cerebro de *Australopithecus* al *Homo* temprano es consistente con una mejoría del riesgo de mortalidad y aumento de la suficiencia nutricional (Antón *et al.*, 2014). El efecto de la

mediación cultural y la construcción de nichos debieron jugar un papel relevante en la evolución de adaptaciones biológicas (como poseer un cerebro tan grande) de los *Homo* tempranos.

La idea de un conjunto integrado de características en los primeros *Homo* ha sido pensado para comprender la adaptación de los *Homo sapiens*, entre lo cual puede incluirse características como la reducción de la cara y de los dientes, un aumento sustancial en el tamaño del cerebro, las proporciones del cuerpo que se caracterizan por una extremidad inferior alargada respecto de la superior, morfología funcional de la mano, la dependencia de la fabricación de herramientas y la cultura con capacidades incipientes de idiomas, la expansión de la dieta carnívora persistente y la caza sistemática, las caderas estrechas con restricciones para el nacimiento y un ritmo de crecimiento prolongado (altricial) (Anton *et al.*, 2014) (Figura 6).

Los patrones de variación craneofacial sugieren que su evolución estuvo sujeta a algunos de los procesos y restricciones de la evolución genética. Siendo posible evaluar en la morfología craneofacial caracteres selectivamente neutros, adaptaciones a escala media y rasgos altamente modificados por aclimataciones y restricciones en el desarrollo.

Particularmente en el estudio del cráneo humano, entender algunos eventos evolutivos involucrados en los procesos de especiación de la tribu *Hominini* resulta especialmente importante debido a que permite tener una idea de los estadios sobre los cuales ocurrieron la evolución de los rasgos distintivos de la cabeza humana (los cuales van en un rango amplio desde neurocráneo amplio, dientes anteriores pequeños y nariz protruida) (Lieberman, 2011a). Los primeros *homininos* probablemente difirieron de un ancestro común (*Last Common Ancestor*) por la reorientación de la cabeza dada por el

posicionamiento del cuello en un eje vertical y por la disminución del tamaño del aparato masticatorio en relación al aumento del área de oclusión y grosor del esmalte. No obstante, otros cambios como el aumento del tamaño del cerebro, cabezas mayormente balanceadas, dientes pequeños y caras frontales pudieron evolucionar más tardíamente. Al final, con el surgimiento de la especie *Homo sapiens*, pudieron ocurrir posteriormente otros rasgos como la globularidad neurocraneal, disminución en el tamaño facial y su retracción (Lieberman, 2011a).

La cabeza humana de acuerdo a las múltiples funciones que envuelve (como son su participación en la respiración, termorregulación, vocalización, locomoción, visión, masticación, deglución, olfato, audición y balance), así como también por la amplia y diversa cantidad de elementos que la componen (módulos) y el grado de interacción de los componentes (tanto funcionales como del desarrollo) permite el establecimiento de diferentes inferencias sobre su evolución, debido a que el funcionamiento de la cabeza no se debe a su complejidad, sino a la manera en que los diversos módulos se integran de manera compleja en forma especial (Lieberman, 2011a). Es decir, sabemos que las características fenotípicas de un organismo no puede ser explicada por la información contenida en los genes de manera direccionada, debido a que los fenotipos complejos deben ser entendidos como producto de factores genéticos y ambientales actuando conjuntamente. De esta manera el enfoque de genes candidatos, que se limita a un análisis de polimorfismos de un solo nucleótido (SNP) ha sido suplantado por el enfoque de los estudios de asociación de genoma completo (GWAS) (Marian, 2012).

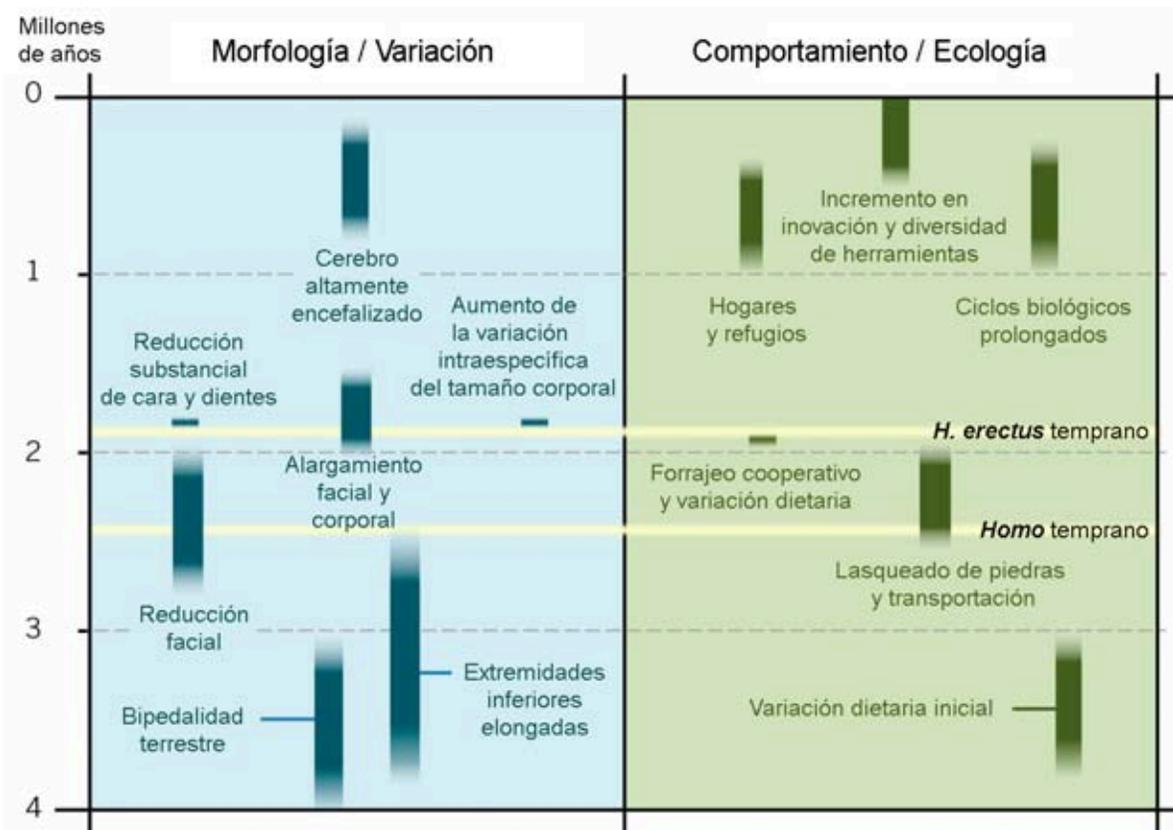


Figura 6. Línea del tiempo para un conjunto de características anatómicas, de comportamiento y ciclos de vida que se consideran asociados con el origen temprano del género *Homo* o con los *Homo erectus*, la evidencia fósil junto con los modelos interpretativos extraídos de la biología del desarrollo, la biología comparativa y la ecología del comportamiento permiten establecer perspectivas refinadas de la variación morfológica y el ritmo del cambio evolutivo en el clado *Homo* (modificada de Antón *et al.*, 2014).

Tomando en cuenta que en los fenotipos complejos es posible afirmar al menos algún grado de componente genético, aunque no puedan ser modelados sobre las proporciones mendelianas en las genealogías, estos fenotipos pueden tener un control génico subyacente relativamente simple. De ahí es posible entender que la integración morfológica, y particularmente la de la cabeza, ocurre a través de la acción de un gen actuando en estado de pleiotropía sobre diversos tejidos, o a través del desequilibrio de ligamiento, cuando diversos genes que se encuentran cercanos entre ellos en un mismo cromosoma son

responsables de cierta proporción de la variación fenotípica (Lieberman, 2011a). La integración morfológica, en sentido amplio, permite a la cabeza de un individuo crecer y tener una fisiología pero también tiene implicaciones para el cambio a nivel poblacional y por lo tanto en la evolución (Lieberman, 2011a). De esta manera, la integración morfológica puede ser entendida como una propiedad emergente de la interacción genotipo-fenotipo más la acción aleatoria ambiental y que se encuentra altamente restringida por fuerzas evolutivas que le dan estabilidad (particularmente en el desarrollo). Muy probablemente el plan corporal de integración modular de la cabeza humana se ha mantenido en estado selectivamente neutral en la historia evolutiva reciente.

Medidas e ideas. La craneología y su contexto teórico en México

INTRODUCCIÓN

El presente texto tiene la finalidad de presentar un análisis somero del desarrollo de craneología en México tratando de entretelar el contexto teórico relacionado a los avances de esta línea de estudio.

La pertinencia del trabajo radica en que el lector podrá encontrar que retomamos la crítica que se ha realizado de la perspectiva tipologista albergada en la craneología clásica y al mismo tiempo se opta por un enfoque dónde esta particular estructura morfológica es considerada como un carácter cuantitativo susceptible de ser analizado desde la perspectiva de la genética cuantitativa y de poblaciones.

Así, este apartado, está estructurado de tal manera que, inicialmente, se menciona brevemente el contexto en que la antropología incorporó la morfometría para consolidar un paradigma descriptivo y se hace mención de algunos de los más importantes precursores que dictaron las diversas técnicas para estudiar cuantitativamente el cráneo. Aquí se trata, sobre todo, el momento en que se generaron las diversas convenciones para estandarizar los

criterios de cuantificación. Argumentamos que esto ocurrió en un contexto donde la ciencia y el desarrollo industrial influenciaron para que las técnicas métricas, en cualquier ámbito, produjeran estándares para su aplicación en el marco internacional.

Posteriormente, hacemos un detallado balance sobre los avances de la antropología física en México; tratando la relación de la craneología antropológica con el desarrollo histórico de la disciplina.

En la bibliografía, se cuentan con trabajos previos donde se plantea, de igual manera que en este texto, realizar el balance de la craneología en México; además de tratar el tema de la historia de la antropología física mexicana. Este texto retoma los aportes dados por otros investigadores pero incorpora los avances actuales. En este contexto, de especial importancia es el apartado final, donde se plantean las consideraciones respecto a las perspectivas actuales del estudio del cráneo desde el punto de vista de la antropología física. Se menciona la manera en que afectó a la disciplina la implementación de una técnica de vanguardia, como lo es la morfometría geométrica y no solamente en cuanto a la posibilidad de realizar estudios con mayor precisión, sino que, en el texto discutimos que ello ha venido a transformar los objetivos de estudio de la craneología antropológica mexicana retomando el enfoque evolucionista inicial.

Como lo sostienen diversos autores, consideramos que la morfometría geométrica ha encontrado un campo fértil en los estudios de variabilidad biológica humana, antropología física, primatología y paleoantropología, debido a que esta es una potente herramienta para el estudio de las formas orgánicas; incorporando el análisis conjunto de la forma y el tamaño. La incorporación de la morfometría geométrica en antropología física se dio de manera inmediata; difundiéndose en unos cuantos años desde un pequeño grupo de

investigadores en Viena, Austria (*Viena workshop on geometric morphometrics*) liderados por Lesslie Marcus en 1999 hasta difundirse en diversos centros de investigación y laboratorios de todo el mundo.

Bookstein y sus colaboradores (2004) ofrecen una breve explicación para entender la fuerte relación de la morfometría geométrica con la antropología física, asegurando que una de las principales razones concierne a la historia intelectual de la disciplina. Mencionan que los antropólogos migramos desde las perspectivas raciológicas-tipologistas en busca de un contexto teóricamente conceptualizado. La antropología física comenzó a utilizar múltiples variables en los análisis de las estructuras del cuerpo; con la creencia que ello permitiría maximizar la cantidad de información captada a partir de las mediciones. Y sostienen que el éxito de la morfometría geométrica en la disciplina, entre otras cosas, se debe a que esta técnica, hace énfasis en caracteres cuantitativos de la forma logrando obtener mejores descriptores, así como las combinaciones óptimas de datos que eliminen información reiterativa (en términos matemáticos) y realizar ajustes propios (geométricos) para representar las estructuras de manera dinámica (Bookstein, *et al.*, 2004).

SOBRE LAS MEDIDAS

Las Medidas actuales constituyen tan sólo un denominador común para todas las cosas. La vigencia del sistema métrico apenas cuenta con una genealogía de siglo y medio. El desarrollo del sistema metrológico estuvo dictado, evidentemente, por condiciones históricas particulares. En situaciones diferentes, es socialmente necesaria la diversa graduación de las mediciones (Kula, 1980).

El pensamiento cuantitativo es una clase especializada de pensamiento abstracto. Es necesario contar las cosas cuando se es ignorante de su identidad individual, cuando el número es excesivo o cuando las cosas, por ser idénticas, carecen de identidad individual (Jiménez, 2006). La magnitud de la unidad de medida no tiene importancia, lo que sí la tiene es su inalterabilidad.

En las sociedades de cazadores recolectores y agricultores incipientes el prototipo de la cuantía es establecido a partir de asociar un elemento diverso con las estructuras anatómicas del cuerpo (sistema antropométrico-subjetivo). En los grupos dependientes del comercio y pre-industrializadas las mediciones se objetivizan a partir de la producción y actividad humana (sistema métrico-objetivo) ya en la época industrial las condiciones sociales requerían que las mediciones se volvieron universales, dejando su arraigo relativo cultural para convertirse en escala de todas las cosas (sistema métrico decimal).

Tras la primera “Conferencia General de Pesas y Medidas” celebrada en París en 1889 se adoptó el Sistema Métrico Decimal (SMD) para establecer diferentes escalas de medición. Ahí se formalizó que un prototipo de metal compuesto por la aleación de platino e iridio sería el patrón de referencia de la unidad básica de la masa; misma que debía ser cuantificada en kilogramos. De igual manera se definió que el metro, patrón de referencia de la unidad de longitud, equivaldría a la diezmillonésima parte del cuadrante del meridiano terrestre (actualmente la distancia recorrida por la luz en vacío durante $1/299.792.458$ segundo) y se estableció que la unidad de la capacidad sería el litro correspondiente al decímetro cúbico de agua pura bajo ciertas condiciones de humedad y temperatura.

Francia fue el país promotor de la elaboración del Sistema Métrico Decimal; a través de la Conferencia General de Pesas y Medidas se consolidó la Oficina Internacional de Pesas y

Medidas (*Bureau International des Poids et Mesures*) en Sèvres, París lugar donde hoy en día se resguardan los prototipos de referencia metrológicos.

Actualmente el Sistema Internacional de Unidades (SI) establece las unidades de medida en las que se basa el SMD. Las unidades básicas de medida establecidas por el SI son: metro, kilogramo, segundo, ampere, kelvin, mol y candela; mismas que definen propiedades como longitud, masa, tiempo, intensidad de corriente, cantidad de sustancia e intensidad luminosa respectivamente.

CONVENCIONES ANTROPOMÉTRICAS

La época del establecimiento de las diferentes convenciones para la medición de las cosas no fue ajena a la antropología.

Las raíces de la antropometría antropológica puede ser rastreada varios años atrás, pero su desarrollo lo podemos encontrar con Peter Camper y Johann Friedrich Blumenbach en Holanda, Francia y Alemania; y posteriormente Andres Retzius en Suecia, con Paul Broca y sus colaboradores cercanos como Topinard, Manouvrier, Bertillón en Francia, con Scmidth, Welcker, Ranke, Virchow y en Alemania, Flower y Davis en Inglaterra, Gruber y Anuctchin en Rusia, Kollamn y Rudolf Martin en Suiza y con Giuseppe Sergi en Italia (Hrdlicka, 1939).

Una primera propuesta para el desarrollo de un sistema de unificación de las medidas antropométricas fue realizada por Hermann von Ihering en las dos últimas décadas del siglo XIX. Kollman, Ranke y Virchow tomaron la propuesta de Inhering y la presentaron en 1882 en el 13° Congreso General de la Sociedad Antropológica Alemana (Hrdlicka, 1939); culminando con la celebración de la Convención de Frankfurt (*Frankfurther*

Verstandigung) en 1884 donde formalmente se adoptaron los criterios para unificar las mediciones lineales, angulares e índices de la anatomía de un cráneo humano (Lestrel, 1997).

En 1892 con la celebración del 12° Congreso Internacional de Antropología Prehistórica y Arqueología llevado a cabo en Moscú se nombraron dos comisiones con el propósito de revisar la unificación de los métodos antropométricos, no obstante, este interés no fue resuelto sino hasta 1906 en la reunión de antropólogos del XIII Congreso Internacional de Antropología Prehistórica y Arqueología realizado en Mónaco donde se propuso una larga lista de mediciones para consolidar la Convención Internacional para la Unificación de Medidas Craneométricas y Cefalométricas. El trabajo extensivo de revisión de las medidas de la cabeza corporal, se vio complementado seis años después, en 1912, con la Convención Internacional para la Unificación de las Medidas Antropométricas para Realizarse en Sujetos Vivos (Hrdlicka, 1939).

DESARROLLO DE LA ANTROPOLOGÍA FÍSICA EN MÉXICO

Diversos autores han realizado la documentación para detallar el desarrollo histórico de la antropología física en México (León, 1919; Comas, 1970; Sandoval, 1982; Villanueva, 1982; Serrano y Villanueva, 1988; López-Alonso, *et al.*, 1993; Villanueva, *et al.*, 1999; Vera, 2003; Lizárraga, 2003; Lizárraga, 2004).

En general, se han bosquejado cuatro periodos o etapas de desarrollo de la antropología física mexicana caracterizados por eventos críticos que han afectado la totalidad del ámbito de la disciplina (conjunto de teorías, métodos y técnicas).

Podemos identificar el primero de estos periodos surgido a partir del interés instaurado por parte de médicos, naturalistas e historiadores (generalmente extranjeros) para el estudio del hombre americano. El segundo periodo, que corresponde el momento en el cual se crea la sección de antropología física en el Museo Nacional y se genera el interés por formar un cuerpo académico que se encargara del estudio de los grupos indígenas del país. El tercer periodo en el que se da un fuerte auge por parte de diversos sectores sociales por hacer de la antropología un instrumento nacionalista; dándose así la profesionalización de la antropología en México. Y por último, el cuarto periodo, en el cual la antropología física sufre una diversificación y ampliación en cuanto a su campo de estudio, aspectos teóricos, aspectos técnicos, aplicación, relación con otras disciplinas, etcétera.

Periodo preformativo o de antecedentes

Villanueva y colaboradores (1999) llaman periodo preformativo a aquella etapa que demarca el surgimiento de la antropología física en México, es decir, el momento en que se realizan los primeros esfuerzos por estudiar al hombre bajo la influencia del cientificismo decimonónico del siglo XIX. “Este periodo -preformativo- se caracteriza por la notable influencia de la escuela francesa de antropología [...] que asume matices racistas” (Villanueva, *et al.*, 1999:99).

“La Comisión Científica de México creada en Francia en 1864 incluyó en su programa las investigaciones antropométricas y la relación de restos óseos humanos antiguos y modernos de los mexicanos” (León, 1919:230).

Por su parte López-Alonso y colaboradores (1993) llaman a esta misma etapa como de antecedentes la cual comprende los primeros estudios antropológicos realizados en México,

producto de la tendencia colonialista y expansionista de países europeos y de los Estados Unidos de América (López-Alonso, *et al.*, 1993).

En esta etapa podemos destacar antecedentes claramente visibles que influenciaron a la formación de la antropología física en México, entre los cuales, están en primer instancia la formación de entidades académicas agremiadas como la Sociedad de Antropología de París, el triunfo definitivo de la teoría biológica de la evolución propuesta por Darwin y el arraigo del positivismo en las ciencias naturales (López-Alonso, *et al.*, 1993). Se puede decir, que esta etapa de antecedentes de la antropología física mexicana está caracterizada por la influencia del enfoque raciológico propio del siglo XIX.

“La Comisión Científica Mexicana despertó gran interés por la osteología antropológica en muchos profesionistas del país: médicos, naturalistas y geólogos” (Romano, 1996:36). Para finales del siglo XIX se crea en nuestro país la Sección de Antropología Física del Museo Nacional (1887) y se instaura el Gabinete de Antropología Física Criminal en la Penitenciaría de Puebla (1891) (López-Alonso, *et al.*, 1993). Dicha Sección se creó por iniciativa del entonces director del Museo Nacional, Jesús Sánchez, quedando a cargo de la misma Francisco Martínez Calleja (Romano, 1996:37), sin embargo, no fue hasta 1895 que se dio un nuevo impulso a la Sección quedando como responsables Ricardo Cicero y Alfonso Herrera, quienes se dieron a la tarea de conseguir materiales antropológicos para exhibirlos durante la décima primera reunión del Congreso Internacional de Americanistas celebrado en la Ciudad de México.

Periodo formativo

Villanueva y colaboradores (1999) llaman periodo formativo, aquel que comprende el desarrollo de las actividades llevadas a cabo en el *Museo Nacional* y que corresponde con el nombramiento en 1900 de Nicolás León como ayudante naturalista del Departamento de Antropología Física de dicho museo (Villanueva, *et al.*, 1999). En esta época se puede destacar la estrecha relación científica que León estableció con Ales Hrdlicka (Villanueva, *et al.*, 1999:100), misma que se ve reflejada en la opinión que él tenía sobre dicho investigador:

“este sabio [Hrdlicka], con desinterés poco común, se prestó a perfeccionar y aumentar mis conocimientos en la antropometría y osteometría, dándome por algunas semanas lecciones y enseñanzas prácticas” (León, 1919:233).

Nicolás León siguiendo la tradición de su época y quizá influenciado por Hrdlicka y otros promotores del coleccionismo se dio a la tarea de conformar y acrecer series de restos óseos, momias, *tzanzas* (cabezas reducidas), cerebros y otras curiosidades. Pero León no formó dichas colecciones como un simple aficionado, sino con objetivos clasificatorios propios de un naturalista; sus cédulas de catalogación osteológica contenían: procedencia, etnia, inventario general, descripción morfoscópica y parámetros métricos del cráneo. El mismo diseño de la cédula, permite darnos cuenta de su intención por observar “signos especiales de las razas”, al mismo tiempo que demuestra su vocación por “ejecutar las mediciones con arreglo a las instrucciones clásicas de la escuela de Broca” (León, 1919:242).

“En esta época debe destacarse también la obra de Frederick Starr, quien a la vuelta del siglo XX realizó el primer estudio antropométrico extensivo en población indígena mexicana” (Villanueva, *et al.*, 1999:100).

Además se destaca la obra de Francisco Martínez Baca, sobre antropología criminal en la Penitenciaría de la Ciudad de México (Villanueva, *et al.*, 1999).

Estos dos personajes, Nicolás León y Francisco Martínez Baca representan los dos pilares y antecedentes para delimitar la instauración de la antropología física en México en la última década del siglo XIX y principios del siglo XX.

Posterior al fallecimiento de Nicolás León, en 1929, se inicia una nueva etapa en la antropología física mexicana [...] Daniel F. Rubín de la Borbolla reinicia las labores del Departamento de Antropología Física, el cual organiza con criterios más actualizados en cuanto a la investigación osteológica y aumentan las colecciones osteológicas (Romano, 1996:38).

Para el inicio del siglo XX, Manuel Gamio encabeza el periodo de institucionalización nacionalista que caracteriza gran parte de la antropología mexicana de la actualidad.

Con el proyecto interdisciplinario encabezado por Gamio en Teotihuacán, se puede considerar el surgimiento de la antropología y sus subdivisiones disciplinarias como ahora lo percibimos.

Para esta época datan los primeros restos óseos obtenidos mediante registro arqueológico sistemático, derivados del proyecto de Teotihuacán dirigido por Manuel Gamio.

Es posible detectar en este periodo una fuerte influencia de Franz Boas en México, dejando atrás la influencia de la escuela francesa y cambiando por la Escuela Internacional de Arqueología y Etnografía (López-Alonso, 1993).

“El pensamiento indigenista experimenta entonces una pujante proyección, colocando las bases de una nueva etapa en el desarrollo de la antropología en México y coadyuvando a su institucionalización en la cual la antropología física asumirá su identidad profesional definitiva” (bio-cultural) (Villanueva, *et al.*, 1999:101).

Periodo moderno o de consolidación

A partir de la tercera década del siglo XX y durante toda la etapa post-revolucionaria en México, los estudios de la población indígena del país se convirtieron en el principal interés por parte de los estudiosos de la diversidad humana.

Este periodo llamado moderno (Villanueva, *et al.*, 1999) o de consolidación (López-Alonso, *et al.*, 1993) se identifica por la profesionalización de la antropología mexicana que se logró mediante la creación del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH) y la Escuela Nacional de Antropología e Historia (Villanueva, *et al.*, 1999).

En la esfera académica la contribución de la antropología europea se hace presente con la incorporación a la antropología de dos notables investigadores inmigrantes de Italia y España Ada D'Aloja y Juan Comas respectivamente (Villanueva, *et al.*, 1999:101) los cuales participan en la formación de la primera generación de antropólogos físicos egresados de una escuela nacional (López-Alonso, *et al.*, 1993).

En esa etapa se retoma la influencia de la escuela europea de antropología, dando un fuerte impulso biotipologista (López-Alonso, *et al.*, 1993.), pero por otro lado Juan Comas durante su trayectoria académica genera una vasta obra en contra de las teorías reduccionistas raciológicas, abriendo el campo a discusiones biológicas evolutivas, incorporando conceptos teóricos vanguardistas para dar cuenta de la biodiversidad humana.

Posterior a la formación de las primeras generaciones de antropólogos surgen diversos proyectos impulsando líneas de investigación sobre crecimiento infantil, psicobiología, demografía, y se amplía notoriamente el trabajo en osteología. Para mediados del siglo XX Javier Romero funda el Laboratorio Psicobiológico del Heroico Colegio Militar donde se hacen perfiles somatométricos de los cadetes y del personal militar y en los años 60's Johana Faulhaber comienza con los estudios longitudinales del crecimiento en niños mexicanos (Villanueva, *et al.*, 1999).

Es importante notar que en esta etapa se consolida la división usada hasta la fecha para delimitar las líneas de investigación en poblaciones prehispánicas y contemporáneas, lo cual generó el enfoque llamado histórico-cultural (López-Alonso, *et al.*, 1993).

En este periodo, entre 1950 y 1955, se realizaron los primeros estudios de genética de la población mexicana llevados a cabo con participación de antropólogos físicos (López-Alonso, *et al.*, 1993).

Periodo contemporáneo o de diversificación

El periodo llamado contemporáneo se caracteriza por la impugnación de la ideología del Estado en la práctica antropológica estimulado la discusión de las bases teóricas de la disciplina, fomentando así que las investigaciones sean menos descriptivas y más analíticas. También llamado periodo de diversificación, está delimitado por el movimiento estudiantil de 1968, mismo que estimuló la toma de conciencia y reconocimiento de la existencia de problemas de primera importancia en el quehacer antropológico (López-Alonso, *et al.*, 1993:122).

En este periodo comienza una fuerte tendencia a encontrar áreas de aplicación de los distintos saberes de la antropología física, haciendo más extensa la disciplina, en cuanto a los lugares y la cantidad de antropólogos físicos o biológicos que la practican. En este periodo se consolida la Dirección de Antropología Física del INAH como entidad nacional y se crea el Instituto de Investigaciones Antropológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, pudiendo así incursionar en nuevos campos de estudio que antes no habían sido explorados.

En esta etapa la antropología física se inclina hacia aspectos sociales, con una fuerte tendencia hacia la orientación materialista, lo cual se aprecia en “un buen número de trabajos de investigación por el uso de categorías marxistas, con el propósito de encontrar explicación a los problemas de diversificación fenotípica de la población, al tratar de integrar las manifestaciones de los fenómenos biológicos a las situaciones sociales vigentes” (López-Alonso, *et al.*, 1993:122).

De igual importancia, en esta etapa ocurre una apertura hacia el contexto internacional, volviendo la mirada hacia Estados Unidos de América y Europa, pero en esta ocasión, para que varios investigadores realicen cursos de grado y especialización fuera del país, rompiendo así con la tendencia de profesionalización local.

LAS MEDICIONES DEL CRÁNEO EN MÉXICO

La craneología es una de las técnicas más antiguas en el estudio de la antropología física.

En las Primeras Instrucciones para la Investigación Antropológica en México de 1862 el comité de la Sociedad de Antropología de París consideró algunas observaciones antropológicas de caracteres físicos morfoscópicos y métricos del cráneo.

El rigor con el que se redactaron las Instrucciones para las observaciones antropológicas, no le piden nada a un marco metodológico actual, lo cual queda denotado en la siguiente cita:

“Las instrucciones etnológicas no son suficientes; no basta con proporcionar a los viajeros las nociones que les son necesarias para distinguir, antes de describirlas, las razas de uno u otro país. Es preciso también darles los medios para recoger sus observaciones de acuerdo con las necesidades de la ciencia y para ello hay que proporcionarles los medios de estudio, los procedimientos de investigación seguros y fáciles, métodos generales y uniformes aplicables a todos los casos particulares. Esta es la finalidad de las Instrucciones generales que se nos ha encargado preparar [...]” (Broca, citado por Comas; 1962:14).

Cuándo Quatrefages dictó las Instrucciones para las observaciones de antropología física para la Comisión Científica Francesa en México (1864), dio un fuerte énfasis al análisis craneológico, menciona que: “La cabeza en particular ha de estudiarse con el mayor cuidado, examinando de modo independiente cara y cráneo, comparándose después uno con otro a fin de establecer su armonía o desarmonía; cada rasgo especial debe ser indicado, etcétera” (Comas, 1962:34).

Seguido a los intentos fallidos de las comisiones francesas, los estudios de Nicolás León a finales del siglo XIX y principios del siglo XX representan los mejores intentos por estudiar las características físicas craneales de los indígenas de México. León en sus catálogos de colecciones osteológicas realizó excelentes bases de datos métricos y de observaciones morfoscópicas, no obstante, se interesó en demasía por ejemplares patológicos; prestando poca atención a la variabilidad normal del cráneo.

El final del siglo XIX culminó sin grandes aportaciones de la craneometría, sin embargo, a mediados del siguiente siglo se dio un fuerte impulso por el estudio de la prehistoria de América; dando como resultado el descubrimiento de hallazgos como el del ejemplar

procedente de Tepexpan, a partir del cual, se realizaron trabajos descriptivos de la morfología craneal de la población más antigua de México (De Terra, *et al.*, 1949). Seguido a este trabajo, Romano (1953) analizó los restos óseos humanos subfósiles de Santa María Aztahuacán, Iztapalapa, D.F. y presentó una nota preliminar sobre el estudio de la morfología craneal de estos ejemplares, que corresponden a los primeros grupos humanos que poblaron la Cuenca de México.

A la mitad del siglo XX se produjeron varios trabajos que revolucionaron los estudios de craneometría en México. El trabajo de Romano (1956) presentado como tesis de maestría, sobre los restos óseos humanos de la cueva de La Candelaria es, sin duda, el trabajo más sobresaliente en esta década; cuya importancia radica, principalmente, en la perspectiva comparativa dada al estudio. En su trabajo, Romano analiza cincuenta y tres parámetros métricos (alturas, anchuras y curvas) de la región facial, base y neurocraneo, siguiendo los estándares marcados en el acuerdo de Mónaco de 1906 y otros descritos por autores como Martin, Hrdlicka y Weindenreich. Romano emplea el Coeficiente de Divergencia Tipológica (Coeficiente de Semejanza Racial) como estrategia analítica y compara la muestra de estudio con series del Noroeste de México, Baja California y Suramérica (Paltacalo, Ecuador, Lagoa Santa y Confins, Brasil). Tras su análisis, Romano advierte que las semejanzas observadas en estas poblaciones deben ser explicadas por constituir, todos estos grupos, una población natural que compartió una historia biológica común (Romano, 1956; Romano, 2005).

En 1955 Javier Romero, presentó un trabajo que fue el resultado de la clase que impartía en la Escuela Nacional de Antropología e Historia sobre métodos y técnicas de análisis en antropología física. Su trabajo titulado “Ensayo de geometría craneana”, es uno de los

primeros intentos de estandarización de la técnica craneométrica en México de acuerdo a la usanza del momento.

Durante las siguientes tres décadas, desde mediados de los años 60's y hasta entrados los años 80's, se produjo un amplio número de trabajos que emplean la craneometría como técnica de estudio. En estos trabajos, dominan los objetivos descriptivos a partir de medidas directas e índices, tratando poblaciones prehispánicas de los diferentes horizontes temporales y de diversas regiones mesoamericanas (López-Alonso, 1965; Medina, 1965; Lagunas, 1967; Comas, 1968; Romano, 1970; Wiercinski, 1971; Gill, 1971; Serrano, 1972; Comas y Serrano, 1973; Romano, 1974; Comas, et al., 1981; Salas, 1982; Serrano y Ramos, 1984; Garza, 1985; Bautista, 1986).

Posteriormente, en los años 90's se generaron inquietudes por realizar estudios de craneometría desde otras perspectivas, unos que tratan el análisis de morfología funcional (Fernández, 1991) y otros que tratan aspectos metodológicos (Garza y Del Olmo, 1990), así como aplicaciones interespecíficas (Vera y Guzmán, 1995).

En esta misma década se realiza el primer estudio de craneometría en México donde se aplican técnicas estadísticas multivariadas (Análisis de Componentes Principales) en poblaciones de la época prehispánica y colonial (Castrejón, 1996).

En los inicios del siglo XXI, Pucciarelli y colaboradores estudiaron muestras de la época precerámica de México. Ellos presentaron un análisis donde se aplican parámetros métricos tradicionales, índices volumétricos e índices morfo-funcionales, técnicas de análisis derivados de la estadística multivariada y conceptos de la genética de poblaciones; para así explicar la estructura y diversificación evolutiva de las poblaciones antiguas de México (Pucciarelli, et al., 2003; Pucciarelli, *et al.*, 2006).

Bautista y Pijoan (2003), también, analizaron los cráneos precerámicos de México, aplicaron pruebas de hipótesis para comparar diversos parámetros métricos e índices y los compararon con series craneales de época contemporánea.

Posteriormente, Monterroso (2005) estudió cráneos procedentes de la Cueva del Tecolote, Hidalgo. En su estudio, comparó los ejemplares de la Cueva con otros del contexto interno y externo mesoamericano utilizando los datos de las series de Howells. Monterroso aplicó Análisis Canónico Discriminante y de Componentes Principales.

En fechas recientes Terrazas y Benavente (2006) analizaron tres cráneos procedentes de cuevas de Quintana Roo realizando un exhaustivo análisis descriptivo y posteriormente Romano y sus colaboradores (2007) presentan el estudio de la composición de la varianza de poblaciones del Norte de México.

LAS PERSPECTIVAS DE ESTUDIO DEL CRÁNEO EN MÉXICO

En las diversas etapas de desarrollo de la antropología física mexicana las posturas teóricas han dependido considerablemente de factores externos, en gran medida por la influencia de antropólogos migrantes del extranjero. Así vemos que en sus más tempranos orígenes la antropología física mexicana estuvo influenciada por la Sociedad de Antropología de París, posteriormente (en el periodo formativo) la disciplina se vio altamente afectada por la escuela norteamericana, principalmente por la actuación de Ales Hrdlicka y Franz Boas y en el periodo de consolidación se da un fuerte aporte de inmigrantes desterrados de Europa y exiliados en México. En el periodo contemporáneo nuevamente la escuela norteamericana influenció a nuestra disciplina en México, generando así lo que se conoce como la nueva antropología física de enfoque bio-social o bio-cultural.

Particularmente, el derrotero seguido por la osteología (entiéndase los estudios de caracteres cuantitativos) no ha sufrido grandes variaciones en cuanto a sus aspectos metodológicos.

En la craneología antropológica los mayores aportes se dieron en los años cincuenta y sesenta del siglo XX; tras la aplicación de métodos estadísticos y un enfoque comparativo.

En esta etapa el mayor exponente de la craneología antropológica en México es Arturo Romano Pacheco, quien marca una nueva tendencia en cuanto a los estudios del cráneo basada en un enfoque comparativo y poblacional.

Es preciso decir que desde mediados del siglo XX la craneología en México era una herramienta cotidianamente utilizada por los antropólogos físicos, aunque no era común el abordaje matemático riguroso de la información obtenida y, en gran medida, a pesar de los avances dados en cuanto a la metodología se trata, la perspectiva teórica dada en los estudios conservaban gran parte de las ideas fundamentales de la raciología de épocas anteriores.

Por otro lado, el mismo hecho de que la craneología antropológica haya sistematizado sus técnicas tempranamente (desde el siglo XIX) favoreció que se dogmatizaran muchos de sus procedimientos, favoreciendo que se perdiera el porqué de la aplicación de dichas técnicas. De esta manera, se han generado profundas y arraigadas tradiciones de craneólogos en México cuya aportación radica en la descripción de datos obtenidos en un sinnúmero de series esqueléticas de diversa procedencia y temporalidad.

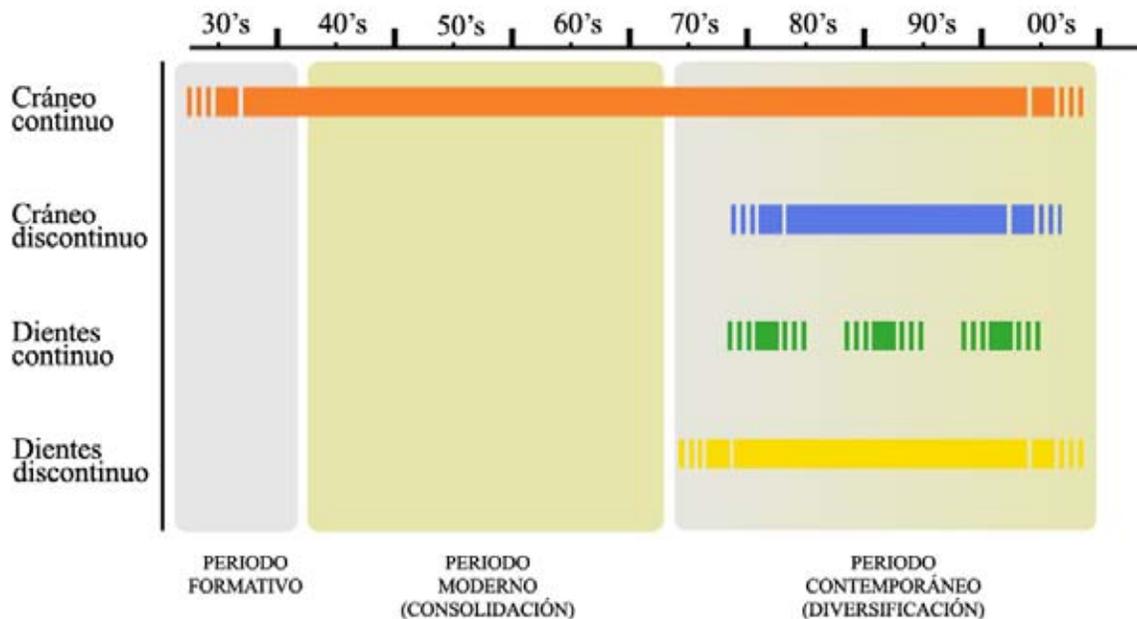


Figura 1. Esquema del estudio de craneometría, análisis de caracteres morfológicos craneales no-métricos, odontometría y variables morfológicas dentales no-métricas de acuerdo a los periodos de desarrollo de la antropología física mexicana.

Nótese el desarrollo temprano y continuidad seguida por la craneometría y el fuerte desarrollo de las otras técnicas a partir del periodo contemporáneo o de diversificación de la antropología (años sesentas y ochentas del siglo XX). A pesar del amplio desarrollo de la craneometría a lo largo de la historia de la antropología física la perspectiva tipologista es conservada hasta la actualidad. En otros ámbitos como la antropología dental, en cambio, perspectivas comparativas y no clasificatorias son tomadas en cuenta desde su implementación en la antropología física a mediados del siglo XX. En el esquema, continuo y discontinuo se refiere a la manera de medirse en unidades decimales o como observaciones dicotómicas. Tomado de Gómez-Valdés, 2009.

A pesar de los avances logrados en todo el campo epistemológico de la antropología física, como lo afirman Villanueva y sus colaboradores (1999) y López-Alonso y otros (1993), aún se conservan componentes de paradigmas anteriores (sobre todo del paradigma raciológico-tipologista), además que se han retenido elementos teóricos sin problematizar, siquiera, los fundamentos que le dan verdad. Este conservadurismo, en ocasiones suele

estar arraigado en los discursos antropológicos a pesar de las amplias declaratorias en contra del reduccionismo; siendo en realidad muy pocos los trabajos en México que cuentan con un marco conceptual teórico evolucionista.

Vemos que existe una especie de diálogo de sordos entre los principales estudiosos de la morfología humana, quedando limitados los trabajos: en un caso a las descripciones o la caracterización física de grupos humanos y en otro a los estudios de biodistancia, dejando de lado el objetivo general de estudio de la antropología física: la variabilidad biológica humana como proceso evolutivo. Esta situación, no sólo ha favorecido un vacío en el entendimiento de la historia biológica de los grupos humanos, sino que ha impedido que se aborden temas diferentes como: asimetría fluctuante, integración morfológica, alometría y heterocronía, modularidad, sistemática y filogenética, entre otros temas, que permitirían ampliar el campo de acción de la antropología física y retroalimentaría a la disciplina con un marco de conceptos para fortalecer nuestros discursos.

Ahora bien, en los últimos cinco años se ha dado una producción científica importante en cuanto al estudio del cráneo humano en México, implementado el enfoque de la morfometría geométrica como técnica que sintetiza el análisis de la forma y el tamaño de manera conjunta (González-José, *et al.*, 2003; Martínez-Abadías, *et al.*, 2006; González-José, *et al.*, 2006(a); González-José, *et al.*, 2006(b); Quinto-Sánchez, 2007; Hernández, *et al.*, 2007; Meza, 2008; Gómez-Valdés, 2009 y Quinto-Sánchez, 2010). Los avances logrados en antropología física en los últimos años, dado el enfoque de la morfometría geométrica, no radican en cuanto a emplear una técnica novedosa, sino a la transformación del conjunto de ideas relacionadas al estudio de las formas orgánicas y en particular al estudio del cráneo humano, en esta ocasión bajo el enfoque de la genética de poblaciones,

la genética de los caracteres cuantitativos y el estudio de la estructura e historia de las poblaciones. Es importante notar que esta nueva aproximación de estudio del cráneo ha sido promovida, nuevamente, por investigadores extranjeros pero en esta ocasión procedentes de Latinoamérica; como lo son Héctor Pucciarelli, de la Universidad Nacional de La Plata y Rolando González-José del Centro Nacional Patagónico en Argentina y Europeos como Neus Martínez-Abadías y Miquel Hernández de la Universidad de Barcelona; algunos de ellos quienes dictaron el primer curso de morfometría geométrica aplicada a la antropología física en México en el año de 2004 en las instalaciones de la Dirección de Antropología Física del INAH.

CONSIDERACIONES FINALES

La percepción de la diversidad biológica de las poblaciones humanas ha seguido diversos senderos en cuanto a la manera de analizarse e interpretarse; pasando desde el reduccionismo teórico hasta las perspectivas holísticas comparativas.

A las ciencias antropológicas le ha costado grandes esfuerzos aceptar la pertenencia de nuestra especie al mismo universo que el resto de los miembros del reino animal; hemos hecho grandes esfuerzos por distinguirnos de los demás animales gracias a nuestra particular característica cultural. Es por ello que las ciencias antropológicas adolecieron, durante muchos años, de interpretaciones biologicistas que permitieran interpretar nuestra propia diversidad.

La aceptación de la evolución como proceso es algo que, en las diferentes esferas sociales de las culturas de occidente se da por hecho, no obstante, como recurso explicativo en la antropología es poco empleado. Todos o casi todos los antropólogos, sabemos de nuestra

relación de ancestría con todo el género *Homo*, igualmente, todos consideramos que somos una especie con antecedentes remotos y todos aceptamos nuestra cercanía genética con otras especies del orden primate. Sin embargo, no todos recurren a explicaciones evolucionistas para la comprensión de la biodiversidad humana.

Es de esperarse que posterior a la teoría de Darwin a mediados del siglo XIX, las distintas disciplinas de la biología; particularmente la antropología, adoptaran los postulados de la teoría de evolución por selección natural, sin embargo, en la propia historia de la ciencia vemos que esto no ocurrió así, y no fue hasta entrado el siglo XX cuando ocurrió la síntesis que permitió comprender, no sólo el mecanismo regulatorio de la biodiversidad (selección natural), sino todos los mecanismos mayores de producción de biodiversidad (recombinación, deriva génica, mutación, etc.) y que, a su vez, se creó el marco metodológico para sistematizar la información de la diversidad (leyes de la herencia, genética de poblaciones, técnicas estadísticas, modelos evolutivos, etc.).

La aceptación del evolucionismo en términos darwinianos en la antropología fue un acontecimiento que implicó cambios importantes en los paradigmas del siglo XIX.

Actualmente, los abordajes metodológicos para el análisis de la biodiversidad humana pueden ser divididos en dos grandes grupos: los que estudian los fenotipos (forma, tamaño y estructura) y los que tratan los genotipos (sistemas sanguíneos, factores antigénicos y de inmunidad y el ADN), en cualquiera de los casos existe un marco de conceptos y elementos metodológicos de los cuales echar mano.

En general se atribuye distinta resolución analítica a los caracteres del fenotipo, dependiendo de la susceptibilidad que tienen a las presiones ejercidas por el ambiente y la

capacidad que tienen de representar la variabilidad genética de una población, es decir, la factibilidad de transformar un elemento morfológico en una unidad sensible de variación.

El modelo más sencillo para explicar la diversidad fenotípica humana contempla que la totalidad de ésta en una población, depende de la interacción de un componente genético más otro ambiental. Se entiende que el componente genético es derivado del pool génico total o genotipo y el ambiental de las presiones adaptativas ejercidas por el medio (Falconer y Makay, 2005). El parámetro específico para identificar el primer componente consiste en los niveles de heredabilidad de un carácter y el segundo depende de factores estocásticos.

Se ha visto que los marcadores biológicos (continuos y discontinuos) presentan altos niveles de covariación entre ellos, se mantiene el carácter polimórfico de nuestra especie al observar los niveles de variabilidad en conjuntos numerosos de marcadores y contrariamente, los niveles de variabilidad disminuyen drásticamente si se observan algunos caracteres independientemente (González-José, *et al.*, 2004b).

Cuando las poblaciones humanas son puestas a prueba en cuanto a la asociación entre la similitud de rasgos, tienden a mostrar patrones similares, dado que existe cierta estabilidad de los marcadores genéticos-poblacionales y este comportamiento es debido a presiones de selección interna, que está modulada por la necesidad de co-adaptación entre caracteres (González-José, *et al.* 2004b).

La relevancia de un enfoque conceptual derivado de la Teoría Genética Poblacional para abordar la variación biológica, reside en que la atención se centra en la varianza polimórfica, es decir, en la variación intrapoblacional, y no sobre la variación politípica, aquella existente interpoblacionalmente (González-José, 2006), debido a que la variación

morfológica dentro de grupos es mayor que la variación genética total y esto se mantiene de manera covariante entre rasgos.

Teniendo en consideración que todos los integrantes de nuestra especie compartimos una historia biológica común, -más o menos reciente- la exploración de la biodiversidad humana a partir de descriptores “tipo” u “holotipo”, como lo puede ser a partir de la clasificación de los índices craneales clásicos, carece de cualquier sentido biológico evolutivo; obscureciendo la variabilidad más que coadyuvar a su comprensión.

González-José (2006:133) menciona que: los métodos numéricos y estadísticos desarrollados en la última década dejan la puerta abierta a una aproximación al estudio del cráneo fundamentada sólidamente en la teoría genético-poblacional. La importancia de estos avances radica en que se trata de cambios conceptuales y no necesariamente tecnológicos.

“Así las mediciones y observaciones tradicionales que se pueden realizar sobre una muestra de cráneos son ahora utilizadas no como una mera búsqueda de tipos raciales definidos con fines clasificatorios, sino como una herramienta para estimar el parentesco entre las poblaciones y comparar niveles de variabilidad. Esto constituye un cambio de paradigma *per se*, y aun cuando el objeto de estudio es el mismo, lo que ha cambiado es la interpretación del investigador frente a él” (González-José, 2006:134).

Bajo el enfoque de la morfometría clásica los antropólogos estudiaban el cráneo desde perspectivas no genéticas, tradicionalmente los restos esqueléticos se concebían como una vía para conocer algunas características físicas de los distintos grupos humanos, sin embargo, actualmente esto es considerado únicamente como un paso previo al análisis evolutivo (Quinto-Sánchez, 2010).

El desarrollo de las técnicas de morfometría geométrica y su pronta incorporación en la antropología física ha venido a dotar a las ciencias biológicas (incluida la antropología física) de un nuevo bagaje para el desarrollo de investigaciones bajo la óptica evolucionista. Aquellos que todavía tenemos interés por el estudio de los caracteres cuantitativos del cráneo, podemos afirmar que en esta época están dadas las condiciones para retomar el camino del estudio del cambio evolutivo (macro, meso y micro) [...] desempolvemos aquel libro de El Origen y digamos feliz cumpleaños Charles Darwin.

Correlaciones espurias de la morfología de la cara con la conducta humana¹

INTRODUCCIÓN

La genética tiene un papel central en el comportamiento humano, tanto como en cualquier otro carácter complejo. Cuando una correlación, en términos estadísticos, se encuentra dada por la casualidad (no-causalidad) puede llamársele correlaciones espurias (Pearson, 1897).

La diferencia entre reduccionismo teórico y reduccionismo metodológico ha sido explicado en la biología a partir de la falta de causalidad en el efecto que tiene una variable sobre otra (Mayr, 2000). Este reduccionismo ha sido criticado desde la formulación misma de la estadística moderna con Karl Pearson y Ronald Fisher bajo la idea que la correlación no implica causalidad.

Desde que fue publicado el trabajo de Franz Joseph Gall (1835), ha habido un interés en la exploración de métodos destinados a predecir el comportamiento, moral, ético, o el estado

¹ Parte de este trabajo ha sido previamente publicado: Gómez-Valdés J, Hünemeier T, Quinto-Sánchez M, Paschetta C, de Azevedo S, et al. (2013) Lack of Support for the Association between Facial Shape and Aggression: A Reappraisal Based on a Worldwide Population Genetics Perspective. *PLoS ONE* 8(1): e52317.

emocional de una persona a partir de su apariencia física en general, y de su forma craneofacial en particular.

Dado que la forma de la cabeza es un elemento que permite tener una aproximación de la forma del cerebro, se desprende de esta perspectiva que la moral de un individuo se podría predecir por la forma de su cabeza. Bajo la perspectiva de Gall, las facultades morales e intelectuales de una persona eran innatas y determinadas por los órganos del cerebro (por ejemplo, el tamaño y la forma del cerebro). Este programa de investigación alcanzó su máximo esplendor durante el Siglo XIX bajo el sello de la frenología, y se revitalizó a principios del positivismo del Siglo XX como un intento de resolver casos criminológicos. El defensor más prominente de esta escuela fue Cesare Lombroso, quien argumentó que los delincuentes se distinguen de los no delincuentes por un conjunto de anomalías físicas, que recuerda a las etapas primitivas humanas ancestrales (Lombroso, 1876).

Tras el advenimiento del paradigma de la genética de poblaciones se proveyó un nuevo escenario para el análisis de los patrones evolutivos y del desarrollo de la variación craneofacial humana. Las ciencias antropológicas y del comportamiento han proporcionado suficiente información que permite entender que no hay ninguna conexión directa entre el comportamiento y la apariencia física.

A pesar de que probablemente los cambios en el comportamiento facilitaron el éxito evolutivo de los primeros *homininos*, el comportamiento es un fenotipo muy complejo y plástico que puede ser reconfigurado rápidamente a través de la educación y otras prácticas socio-culturales (Abbink, 1999; Travis, 2003; Peskin y Newell, 2004; Jablona y Lamb, 2005; Scout *et al.*, 2010). Además, se ha demostrado que las funciones neuronales y cerebrales son particularmente susceptibles a la plasticidad (Cicchetti y Curtis, 2006).

Recientemente, una serie de artículos científicos han pretendido demostrar que un rasgo facial en particular (la relación entre el ancho y lo alto de la cara) predice si un varón demuestra conductas poco éticas. A partir de estudios experimentales realizados en jugadores de hockey sobre hielo y en estudiantes universitarios, se aseveró que los varones con caras más anchas en relación a la altura eran percibidos por los demás como más anti-éticos y se demostró que tenían tendencia a hacer trampa en un juego de dados (Haselhuhn y Wong 2012). Pero, ¿cómo habría evolucionado entonces este comportamiento? Los autores especularon que la supuesta relación entre estos rasgos faciales y el comportamiento anti-ético podrían haber sido seleccionados en combinación con rasgos seleccionados sexualmente como la agresión y la dominancia. Así, si las mujeres habrían preferido a los hombres dominantes, lo que explicaría la correlación entre algunos rasgos faciales y el comportamiento anti-ético. En otras palabras, los autores sugieren que esta forma facial habría estado sometida a selección sexual.

De esta manera, diversos autores han desafiado la idea que la conducta puede ser vista como un rasgo complejo y altamente plástico (Thonhill y Gangestad, 1999; Weston *et al.*, 2004; Weston *et al.*, 2007; Carre y MacCormick, 2008; Carre *et al.*, 2009; Haselhuhn y Wong, 2012) y sugieren que algunos rasgos faciales simples pueden ser utilizados para predecir la conducta agresiva, poco-ética y otro tipo de comportamientos. En particular, uno de estos artículos (Haselhuhn y Wong, 2012) reporta de que los hombres con valores más altos de fWHR (índice facial; relación entre la anchura y altura facial) son más propensos a desarrollar un comportamiento poco-ético mediado por un sentido psicológico del poder. Según estos autores, los hombres con mayor índice facial se sienten más poderosos, que conduce directamente a comportamientos menos éticos, incluyendo la mentira y la trampa

(Haselhuhn y Wong, 2012). En estas investigaciones se sugieren que el dimorfismo y la selección sexual serían responsables de una correlación entre el fWHR y la agresión (Thonhill y Gangestad, 1999; Weston *et al.*, 2004; Weston *et al.*, 2007; Carre y MacCormick, 2008; Carre *et al.*, 2009). Como la agresión ha sido asociada positivamente con la elección de pareja (Haselhuhn y Wong, 2012) y el comportamiento poco ético, la selección sexual positiva para el índice fWHR deben ser considerados entonces como una señal fiable de la dominación masculina. Si esta preferencia por los varones con valores elevados de fWHR ocurrió en cualquier momento durante la evolución humana moderna, el resultado esperado es un alto grado de dimorfismo sexual para este carácter (fWHR) en todo el mundo y los hombres con valores altos pertenecientes a poblaciones con altos niveles de agresividad interpersonal deberían presentar mayores valores del índice facial. Otro resultado esperado es una correlación positiva entre el *fitness* masculino y fWHR, lo que indica que los hombres con mayor índice facial tienen mayor éxito reproductivo.

Incluso cuando trabajos presentan evidencia contradictoria sobre el supuesto carácter adaptativo de la variación del fWHR (Özener, 2011; Lefevre *et al.*, 2012; Deaner *et al.*, 2012; Kramer *et al.* 2012; Stirrat y Perrett, 2012; Stirrat *et al.*, 2012), sería necesario probar que esto es constante en las poblaciones de todo el mundo, poblaciones de diversas culturas, para de esta manera medir el dimorfismo sexual del fWHR en grupos que muestran diferentes niveles de violencia interpersonal, y, además, para evaluar las asociaciones entre los supuestos *fitness* masculino y el índice facial. Para este propósito, es especialmente útil dar un abordaje que incluya una perspectiva intercultural, sobre todo en sociedades tradicionales (Puts, 2010). Por lo tanto, los objetivos de este trabajo son poner a prueba el grado de dimorfismo del fWHR intrapoblacionalmente y entre poblaciones (a

nivel mundial), lo cual, permitirá evaluar en un rango amplio y basado en la genética cuantitativa y de poblaciones, la hipótesis nula de asociación entre los niveles de agresión y los valores del fWHR.

Además, este estudio permitirá verificar si los hombres con mayor fWHR presentan valores de *fitness* superiores. Para ello, la estrategia de muestreo tiene como objetivo maximizar la cobertura de poblaciones de diferentes culturas, estatus socio-económicos, grupos lingüísticos y procedentes de regiones geográficas distintas. De este modo, se incluyeron siete bases de datos que abarcan 4,960 individuos de 94 poblaciones de todo el mundo moderno.

En resumen, la estrategia de análisis de este trabajo fue diseñada exclusivamente para poner a prueba las expectativas teóricas derivadas de las explicaciones adaptativas previamente establecidas pero dejando de lado el enfoque específico-poblacional y desde un punto de vista intercultural. Es importante tener en cuenta que la selección tanto, intra como intersexual, fue propuesta para explicar de manera putativa la función adaptativa del índice fWHR, y por lo tanto, en cualquiera de los dos escenarios (selección intra e intersexual) se entiende que el dimorfismo masculino significativo ha sido producido efectivamente por la adaptación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Composición de la muestra

Para maximizar el número de poblaciones muestreadas y alcanzar grandes tamaños de muestra, en el análisis se han utilizado bases de datos previamente publicadas que comprenden diversos tipos de datos crudos como son: medidas craneofaciales lineales y

coordenadas de *landmarks* en 2D y 3D tomadas de cráneos áridos. Hemos tomado como requisito para considerar cada base de datos que fuera posible calcular el fWHR directamente o un buen estimador aproximado. Es importante tomar en cuenta, que aunque en algunos casos se ha utilizado un aproximado al índice facial, en todos los casos esto es antropométricamente más adecuado que los resultados que se logran a partir de fotografías no orientadas (Carre y McCormick, 2008; Carre *et al.*, 2009; Deanes *et al.*, 2012; Haselhuhn y Wong, 2012; Stirrat y Perrett, 2012), donde no es posible controlar el paralaje y se introducen errores de medición dependiendo de la postura de la cabeza (Kramer *et al.*, 2012; Lefevre *et al.*, 2012); como lo han hecho Haselhuhn y Wong (2012) donde no se ha tenido en cuenta controlar el eje vertical y horizontal de la posición de la cabeza con relación al eje de paralaje de la cámara.

Debido a las diferencias sutiles en la medición o definiciones de cada una de las bases de datos, éstas se analizaron por separado. Sin embargo, todas las bases de datos cuentan con medidas que permiten la definición general del índice fWHR (la relación de anchura bicigomática con la altura nasión-prostion). La composición de la muestra y los detalles específicos de cada base de datos se proporcionan en la Tabla 1, mientras que la información etnográfica se proporciona en la Tabla S1. Es importante tener en cuenta que se utilizan dos bases de datos (México y Hallstat) para fines específicos: la base de datos mexicana fue utilizado para probar las diferencias entre los grupos en diferentes niveles de violencia interpersonal, mientras la base de datos Hallstatt se utilizó para estimar la correlación entre los valores del índice fWHR y el *fitness* masculino.

Para cada base de datos, se calcularon una cantidad variable de índices según las fórmulas tradicionales (véase la Tabla 1). Estos índices representan los aspectos generales de la forma del cráneo, así como estructuras localizadas (nasal, orbital, alveolar, etc.).

Tabla 1. Bases de datos utilizadas en este estudio.

Base de datos	Tipo de datos	Número de poblaciones	Tamaño de muestra	Índices	Promedio de dimorfismo global (mín-dimorfismo máx) ¹	Promedio de dimorfismo WHR (p-valor) ²	Promedio de FST masculino (mín-máx) ³	Fst WHR masculino
Howells	Medidas craneales	26	2412 (1156/2256)	WHR, CI, CHLI, CBHI, CTI, GI, JFI, OI, NI, GP	1.048 (0.0872-2.265)	1.006 (0.076)	0.281 (0.0166-0.400)	0.166
Pucciarelli	Medidas craneales	23	440 (143/297)	WHR, CI, CHLI, TI, OI, NI, NVI, FVI, ANVI, MNVI, PNVI, OTVI, OVI, RVI, MVI, AVI, NFI, ANMI, MNMI, PNMI, TMI, OMI, RMI, MMI, AMI	1.038 (0.614-1.916)	1.016 (0.080)	0.173 (0.122-0.296)	0.126
2D	Coordenadas dos-dimensionales	19	580 (278/302)	WHR, CI, CHLI, CBHI, NI	1.016 (0.838-1.157)	1.020 (0.082)	0.199 (0.134-0.307)	0.134
3D	Coordenadas tres-dimensionales	13	782 (381/401)	WHR, CI, CHLI, CBHI, CTI, GI, NI, GP	1.002 (0.994-1.009)	1.004 (0.970)	0.223 (0.042-0.408)	0.078
Patagonia	Medidas craneales	8	260 (149/111)	WHR, CI, CHLI, CBHI, CTI, GI, JFI, OI, NI	1.021 (0.860-1.383)	1.002 (0.731)	0.057 (0.009-0.164)	0.014
Ciudad de México población general (Colección-UNAM) y penitenciaria	Medidas craneales	4	163 (0/163)	WHR			0.014 (0.000-0.074)	0.074
Hallstat	Coordenadas tres-dimensionales	1	296 (117/179)	WHR	1.001 (0.956-1.038)	1.038 (0.002)		

¹ Calculado entre todos los índices y todas las poblaciones.

² Calculado entre todas las poblaciones.

³ Calculado entre todos los índices.

Definición de índices: WHR: índice facial, anchura bicigomática/altura nasion próstion; CI: índice cefálico, anchura craneal máxima/longitud craneal máxima x 100; CHLI: índice de longitud-altura craneal, altura (de bregma a basion o porion)/longitud craneal máxima x 100; CBHI: índice de anchura-altura craneal, altura craneal máxima/anchura craneal máxima x 100; CTI: índice craneal transverso, anchura bicigomática/anchura craneal máxima x 100; GI: índice gnático, longitud basion-prostion/longitud basion-nasion x 100; JFI: índice jugofrontal, anchura frontal mínima/anchura bicigomática x 100; OI: índice orbitario, altura orbital máxima/anchura orbitaria máxima x 100; NI: índice nasal, anchura nasal máxima/altura nasal x 100; GP: proyección glabellar, longitud glabela-opistocranio/longitud nasion-opistocranio; NVI: índice volumétrico neurocraneal; FVI: índice volumétrico facial; NFI: índice neurofacial; ANVI: índice volumétrico anteroneural; MNVI: índice volumétrico medioneural; PNVI: índice volumétrico posteroneural; OTVI: índice volumétrico otico; OVI: índice volumétrico óptico; RVI: índice volumétrico respiratorio; MVI: índice volumétrico masticatorio; AVI: índice volumétrico alveolar; ANMI: índice morfométrico anteroneural; MNMI: índice morfométrico medioneural; PNMI: índice morfométrico posteroneural; OTMI: índice morfométrico óptico; OMI: índice morfométrico óptico; RMI: índice morfométrico respiratorio; MMI: índice morfométrico masticatorio; AMI: índice morfométrico alveolar.

Para ver el listado de la composición de las muestras de cada una de las poblaciones que integran las bases de datos ver Gómez-Valdés, *et al.* (2014).

Evaluación del dimorfismo sexual fWHR a nivel mundial y poblacional

Se calculó una estimación global del dimorfismo sexual como la relación entre los valores promedio del sexo masculino en relación al de las mujeres para cada índice. Los valores estadísticos de significancia del dimorfismo sexual para cada índice en cada base de datos se evaluaron mediante la prueba t-student para muestras independientes. De esta manera, la significancia del dimorfismo sexual se evaluó a nivel de población y dentro de cada base de datos. Para analizar la partición de la varianza poblacional entre los diferentes índices, se analizaron los valores F_{st} del sexo masculino y femenino de cada índice (Relethford et al., 1997). El índice de fijación F_{st} , es una medida de la proporción de la diversidad que puede ser atribuida a las diferencias existentes entre las poblaciones (Relethford et al., 1997).

Evaluación del dimorfismo sexual del índice fWHR en los grupos con diferentes niveles de violencia interpersonal

Como se mencionó, fueron establecidas particiones de la base de datos en subconjuntos basados en registros etnográficos de acuerdo a los niveles de violencia interpersonal (Pinker, 2011), con la intención de comparar en estos grupos el dimorfismo sexual de fWHR.

En primer lugar, se compararon las diferencias del dimorfismo sexual entre poblaciones, para lo cual fueron analizadas todas las poblaciones del mundo que se encuentran bien documentadas en cuanto a los niveles de violencia interpersonal o información etnográfica sobre la presencia de juegos o rituales de lucha (Murdoch, 1967).

Los etnógrafos y otros estudiosos, han estimado el nivel de violencia letal como un aspecto de la pauta general de agresión o conflicto intra e inter grupal en las sociedades humanas

modernas y antiguas. Los porcentajes de muertes en la guerra y las tasas de homicidio son los índices cuantitativos más frecuentemente utilizados con estos fines. En una reciente compilación, Pinker (2011) mostró que el porcentaje de muertes en casos de guerra de sociedades de cazadores-recolectores nómadas y recolectores-horticultores pre-estatales son de 12% y 22%, respectivamente, mientras que para las sociedades estatales los porcentajes son normalmente más bajos. En consecuencia, los diferentes sistemas de organización social presentan diferentes patrones de violencia en términos amplios. Por lo tanto, cuando fue posible, hemos clasificado las poblaciones dentro de cada base de datos como: cazadores-recolectores (HG), agricultores (F) y sociedad estatal (SS), con el fin de comprobar si el dimorfismo sexual del fWHR es mayor en los tipos de sociedad que muestran niveles más altos de violencia interpersonal. Dichas comparaciones se limitan a las bases de datos: Howells, Pucciarelli, 2D, 3D y bases de datos de México, mientras que el conjunto de datos patagónica no se incluyó en este análisis, ya que está representado exclusivamente por grupos de cazadores-recolectores nómadas.

Adicionalmente, con el fin de evaluar las diferencias entre grupos, con diferentes niveles de violencia interpersonal, se realizó un análisis basado en la base de datos de México. Con ello se probó directamente las diferencias en las puntuaciones del índice facial entre la Colección de cráneos de presos de la Penitenciaría de Lecumberri de la Ciudad de México condenados por delitos de nivel variable de agresión inter-personal (homicidio, robo y faltas menores) (Bautista y Pijoan, 1998) y una muestra comparativa de cráneos de personas no condenadas que pertenecen a la misma población urbana (Gómez-Valdés, 2012).

Cálculo del fitness en la muestra de Hallstatt

Por último, se realizó el análisis de regresión y correlación con los valores del fWHR y la medición del *fitness* reproductivo masculino, para lo cual se utilizó una muestra de la población austríaca de Hallstatt de la cual se conoce su *pedigree* o genealogía. Esta muestra de cráneos, ofrece una oportunidad única para calcular los parámetros genéticos cuantitativos de la forma del cráneo (Martínez-Abadías *et al.*, 2009; Martínez-Abadías *et al.*, 2012). Los cráneos de la colección de Hallstatt están individualmente identificados y a través de los registros parroquiales es posible reconstruir las relaciones genealógicas de parentesco biológico entre individuos; así como también es posible calcular las mediciones individuales de éxito reproductivo. Para la estimación de las medidas de *fitness*, se ha reconstruido las genealogías de la población de Hallstatt a partir de los registros de nacimientos, matrimonios y defunciones desde 1602 hasta el año de 1900. De esta manera se incluyeron un total de 18134 individuos. Sólo fueron tomados en cuenta los individuos con historias de vida completas, que se casaron por lo menos una vez y que sobrevivieron a la edad adulta y la reproducción (N = 2549). A partir de ello se calculó el *fitness*, como vida útil de éxito reproductivo (LRS, número de hijos producidos que alcanzaron los 15 años de edad). De esta manera 179 hombres presentaban datos del índice facial y, a su vez, información sobre su vida reproductiva.

RESULTADOS

Nuestros resultados sobre el dimorfismo sexual en el fWHR y otros índices a escala mundial se presentan en la Tabla 1 y Figura 1. Además, en la Figura S1 se muestra una comparación del dimorfismo sexual del fWHR específicamente para cada población a partir

de cada base de datos. Los resultados presentados en la a Figura 1 y Tabla 1 muestran claramente que el fWHR se encuentra entre los índices menos dimórficos en todas las bases de datos, y que las diferencias sexuales no son significativas a $p=0,05$, excepto para la muestra de Hallstat, que muestra dimorfismo de manera significativa. Además, sólo siete de las 89 comparaciones (7.86%) produjo valores del índice facial significativamente mayores en hombres que en mujeres (Figura S1).

Es importante tener en consideración que tras aplicar la corrección de Bonferroni todas las comparaciones se convirtieron en no significativas. Los valores bajos del índice de fijación *Fst* en términos globales obtenidos para el fWHR (0.014-0.166) en comparación con otros índices (Tabla 1) indican que el patrón de variación dentro y entre grupos es similar a los que podrían obtenerse en estimaciones basadas en DNA neutro, proteínas, enzimas y grupos sanguíneos (Relethford y Harpending, 1991), en lugar de lo que se espera de un marcador sometido a una fuerte selección sexual.

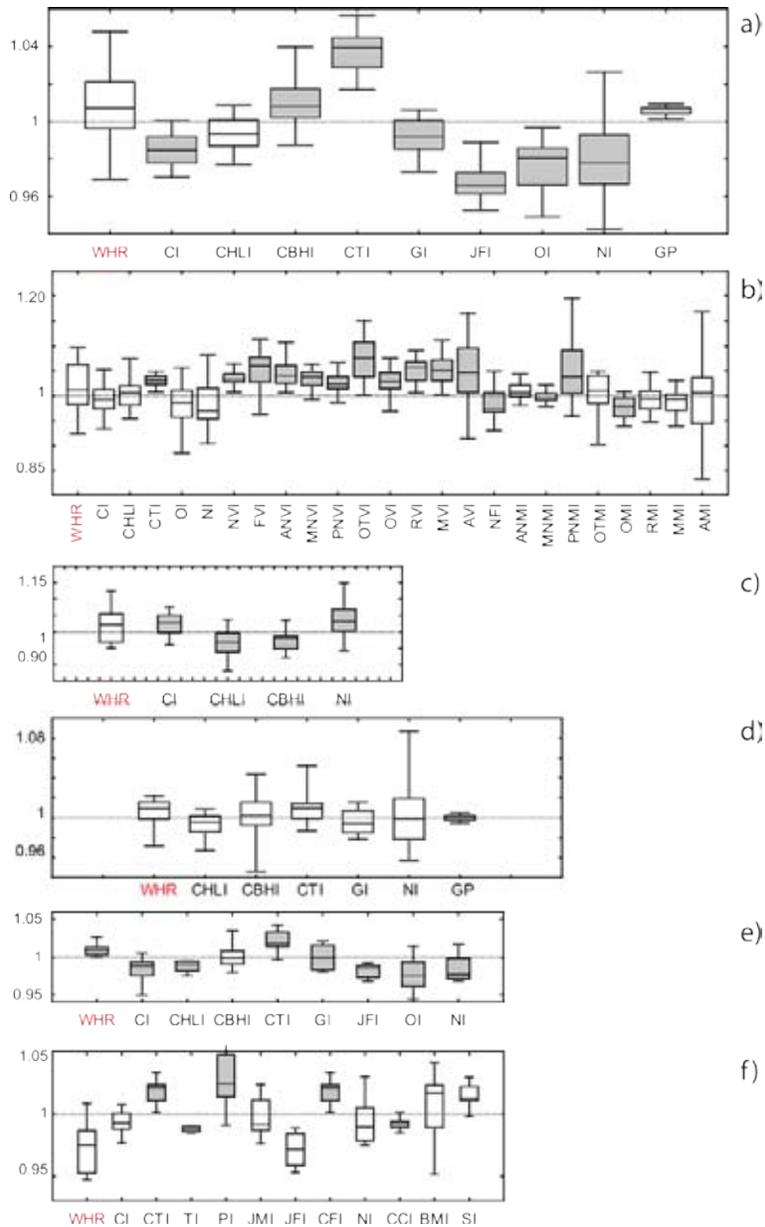


Figura 1. Dimorfismo sexual en los índices craneales incluido el fWHR. Gráfica de caja y bigotes del dimorfismo sexual a nivel mundial calculados a través de las diferentes bases de datos. Los índices que difirieron significativamente entre sexos (después de la prueba t-student para muestras independientes) se muestran en color gris sólido. A) base de datos Howells; b) base de datos de Pucciarelli, c) base de datos 2D morfometría geométrica, d) base de datos 3D morfometría geométrica, e) los grupos de la base de datos patagónica. El cuadrado dentro de las cajas representa la mediana y la caja se ajusta al rango intercuartílico los bigotes representan los valores mínimo-máximo. Modificada de: Gómez-Valdés *et al.* (2013).

Los resultados relativos a las comparaciones del grado de dimorfismo del fWHR en grupos con niveles variables de violencia interpersonal agresión documentados etnográficamente y la comparación del fWHR en individuos con diferentes niveles de violencia que fueron condenados en la Penitenciaría de Lecumberri con respecto a los no procesados de la misma población se presentan en la Figura 2a y b respectivamente. Los resultados indicaron que no hay tendencia de los cazadores-recolectores y/o agricultores incipientes para desarrollar una mayor dimorfismo del fWHR (Figura 2a). Esto sugiere que esta característica no fue seleccionada en los hombres de sociedades donde la conducta agresiva se puede visualizar con restricciones mínimas.

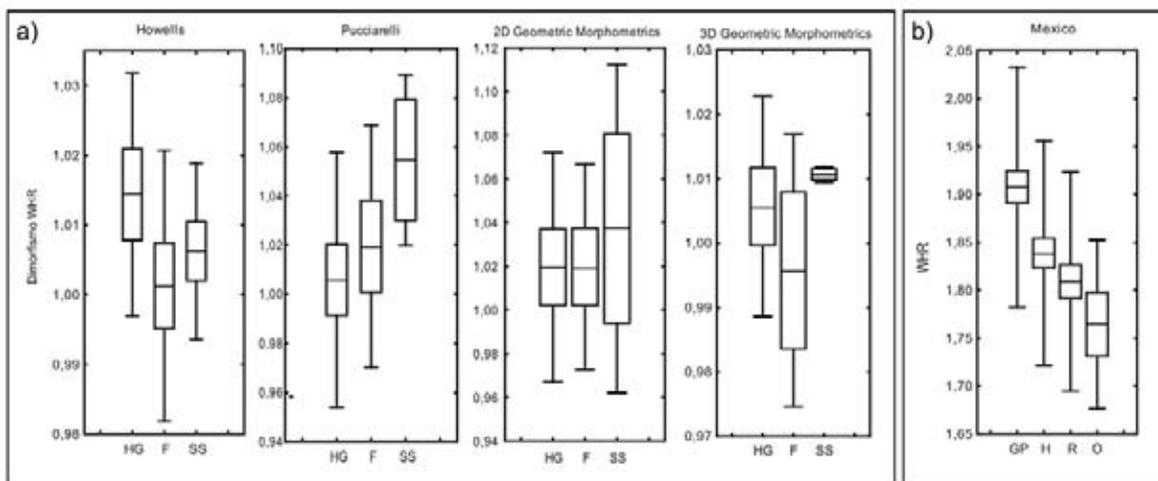


Figura 2. Dimorfismo sexual del fWHR a través de las categorías socio-culturales. Gráficas de cajas y bigotes de a) dimorfismo sexual del fWHR en muestras pertenecientes a tres categorías socio-culturales: HG: cazadores-recolectores; F: agricultores; SS: sociedades estatales. b) Los valores del fWHR de los hombres de la población general de México (GP), y los hombres procesados por homicidio (H), robo (R) y otras faltas menores (O). El cuadrado dentro de las cajas representa la mediana y la caja está ajustada al rango intercuartílico, los bigotes representan los valores mínimo y máximo. Modificada de: Gómez-Valdés *et al.* (2013).

Una comparación más directa realizada en la base de datos de México demostró que el fWHR no es significativamente mayor en los hombres de acuerdo a las decisiones de la fiscalía de delitos de nivel variable de agresión interpersonal en comparación con la población general (Figura 2b).

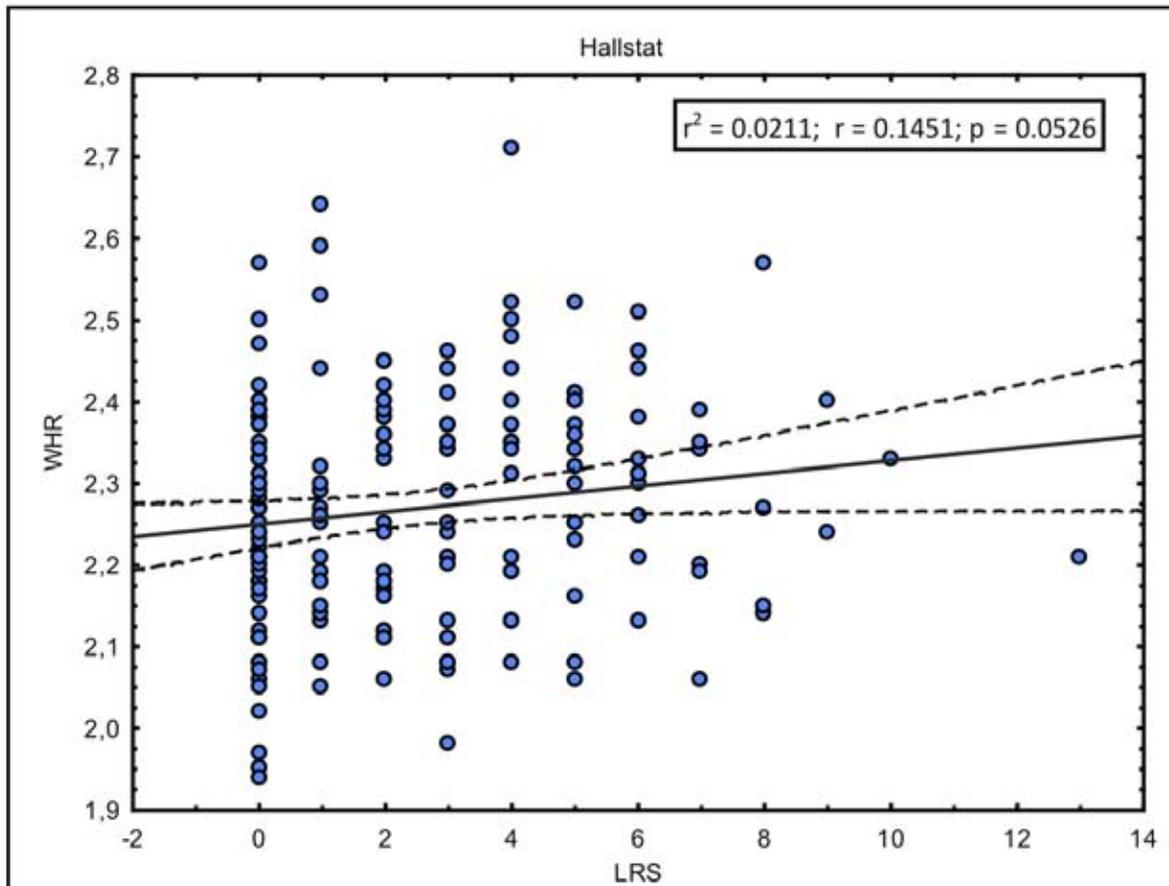


Figura 3. Regresión del WHR sobre el *fitness*, que se estima como la duración de tiempo de la vida reproductiva (LRS, el número de niños que crecen hasta la edad adulta). Modificada de: Gómez-Valdés *et al.* (2013).

Por último, la regresión del fWHR con relación al *fitness* estimada a partir de los datos de Hallstat como el éxito reproductivo a lo largo de la vida (LRS, número de hijos producidos

y criados hasta la edad adulta) (Andersson, 1994; Jones *et al.*, 2005) proporcionó una correlación no significativa entre el índice facial y el *fitness* masculino en esta población (Figura 2c). Además, es de considerar que la variación del fWHR explica sólo una porción baja de la del *fitness* ($R^2=0.0211\%$) (Figura 3).

DISCUSIÓN

Estudios previos que evalúan la relación entre el fWHR y la agresividad sugieren que en sí este índice no es responsable del comportamiento si este es tomado en cuenta como un fenotipo, pero podría encontrarse en una relación de co-variación con otros rasgos como el nivel de testosterona (Archer, 2006; Pound *et al.*, 2009). Independientemente de este aspecto, relevante pero a menudo pasado por alto, la opinión general es que los comportamientos que normalmente se asocian con la agresividad y sus derivaciones, como el comportamiento no-ético, son más prominentes en los hombres que en las mujeres. Las presiones de selección sexual para los rasgos que promueven el éxito en ciertos fenotipos en competencia, es particularmente importante en ambientes ancestrales, podrían haber beneficiado a un hombre como un aliado o en la elección de pareja y pueden explicar el predominio de la conducta agresiva en los hombres (Price *et al.*, 2011). Por lo tanto, los rasgos físicos de los hombres sólo podían predecir las acciones inmorales si también se asociaron con la selección sexual.

Sin embargo, un número amplio de estudios demuestran que el índice fWHR no es un rasgo dimórfico sexual (Özener, 2011; Kramer *et al.*, 2012; Lefevre *et al.*, 2012), y que el índice facial no está relacionada con la agresión (Özener, 2011; Deanes *et al.*, 2012). Este trabajo apoya a los anteriores mencionados en varios aspectos. En primer lugar, debido a que los

tamaños de muestras son más grandes que los estudios previos es posible garantizar una mayor potencia estadística, y por lo tanto, los resultados respecto al dimorfismo sexual pueden ser tomados en cuenta como más confiables. En segundo lugar, se ha adoptado una estrategia de muestreo en todo el mundo, centrándola en poblaciones geográfica y culturalmente delimitadas, y no en grandes agrupaciones continentales (por ejemplo, Europeo, Africano, etc.) En tercer lugar, tanto el alcance de este trabajo, así como los análisis realizados se basaron estrictamente en las expectativas de la genética de poblaciones con respecto a los caracteres cuantitativos sometidos a la selección sexual. En cuarto lugar, se ofrece un enfoque más amplio de la forma craneofacial mediante la inclusión de un mayor número de índices, cuyo comportamiento en términos de dimorfismo sexual potencialmente podría estimular futuros estudios. En quinto lugar, se han combinado muestras de diferentes culturas con una revisión cuidadosa de los registros etnográficos que contribuye a un modelo formal de la violencia interpersonal desarrollada por Pinker (2011), con el fin de probar la hipótesis nula de mayor dimorfismo sexual del fWHR en contextos más agresivos. Por último, se presenta una evaluación estadística de la asociación entre el *fitness* y el fWHR, que sirve como una evaluación directa y potente de la posible presión de selección sexual en el pasado.

Los resultados demostraron que el fWHR es un predictor poco potente de la conducta agresiva, o al menos, que la selección sexual ha sido lo suficientemente débil como para dejar una señal en los patrones de variación facial humana entre y dentro de los sexos y las poblaciones. Podrían probarse modelos más complejos de la selección sexual (Andersson, 1994; Jones *et al.*, 2005) para explorar si los patrones de variación del fWHR encajan en modelos donde los machos han sido favorecidos de manera positiva por la selección

mostrando así valores más altos del índice facial (fWHR o indirectamente un rasgo correlacionado con niveles más altos de testosterona), pero de este modo los resultados muestran que en el escenario más simple de la selección sexual, las predicciones de dimorfismo sexual significativo de fWHR (es decir, el dimorfismo sexual más pronunciado en las sociedades que presentan mayores niveles de violencia interpersonal, y un mayor *fitness* en los hombres con mayores valores de fWHR) no han sido corroborados por los análisis en ejemplos de poblaciones de todo el mundo.

A partir de los resultados obtenidos se pueden desprender discusiones adicionales relativas a las comparaciones del dimorfismo del fWHR en grupos etnográficamente documentados con niveles variables de violencia interpersonal y la comparación del fWHR en individuos procedentes de la penitenciaría de Lecumberrí que fueron catalogados de acuerdo al tipo de delito con los no procesados, y estos resultados también subrayan que el fWHR no se asoció significativamente con el comportamiento agresivo. A pesar de que se necesita precaución con clasificaciones generales de los tipos de sociedad y las estimaciones correspondientes de la violencia interpersonal, este tipo de información se puede utilizar para probar cómo el fWHR varía en poblaciones con influencia variable de factores socio-culturales de control y la prevención de las formas más extremas de la violencia (Bowels, 2009). Lo anterior, podría ser sostenido siempre que los hombres que muestran mayores puntuaciones de fWHR obtuvieran mejores valores de *fitness*, lo cual desencadenaría un proceso de selección sexual del índice facial y, esto conlleva a que el fWHR sea mayor en los grupos donde la violencia inter-personal no está amortiguada por las normas sociales. Sin embargo, con base a los resultados de este trabajo no es posible apoyar dicha opinión. Debido a que los análisis muestran que no existe una asociación estadísticamente

significativa entre el fWHR y el *fitness* masculino, aunque se observó dimorfismo sexual significativo en la población de Hallstat.

Implicaciones evolutivas y sociales de la evaluación del fWHR

Para comprender plenamente la variación inherente del fWHR en las poblaciones humanas, hay que recordar que este índice es un atributo del cráneo, el cual es una estructura compleja con un patrón penetrante de integración morfológica que restringe su evolución a lo largo de las líneas de menor resistencia evolutiva (Schluter, 1996). Por lo tanto, las hipótesis de adaptación con respecto a un rasgo específico, como un índice facial sencillo, no pueden ser probadas sin tener en cuenta la respuesta correlacionada de rasgos integrados genéticamente, epigenéticamente, funcionalmente y por el desarrollo. Una investigación de genética cuantitativa reciente (Martínez-Abadías *et al.*, 2012) demostró que la línea de menor resistencia evolutiva para la población de Hallstatt está conformada por una retracción de la cara inferior, una expansión de la bóveda craneal anterior, una rotación hacia adelante y hacia arriba del foramen magnum, así como una flexión alrededor de la parte anterior de la base del cráneo. Es probable que estas restricciones han operado en todo el mundo a nivel de especie, ya que los patrones de covariación son altamente conservados en humanos modernos (González-José *et al.*, 2001). Ninguna de las limitaciones detalladas anteriormente implica la relación entre la anchura y la altura facial, lo que sugiere que si fWHR fue efectivamente sometido a la selección sexual, la fuerza de la selección no era lo suficientemente fuerte como para funcionar con las direcciones de desviación de las líneas de menor resistencia evolutiva. En otras palabras, los patrones de covariación genética no predicen los cambios evolutivos sencillos que implican la variación del fWHR.

En resumen, se argumenta que los estudios a pequeña escala pueden sugerir que el fWHR es un rasgo formado por la selección sexual, no obstante, un enfoque de la genética poblacional de la variación del fWHR en las poblaciones humanas modernas a nivel intercultural en todo el mundo muestra claramente que este rasgo no presenta ningún tipo de huella esperada del funcionamiento de la selección sexual durante el curso de la evolución humana. Una posible explicación de estos resultados es que los repertorios conductuales son fenotipos altamente moldeables y que los entornos socio-culturales los afectan de manera notable (Abbink, 1999; Jablonka y Lamb, 2005). Más aún, este tipo de asociaciones casuales pueden darse debido a los pequeños tamaños de las muestras; lo cual representa un factor importante de confusión en este tipo de análisis.

Además, es posible sugerir que los análisis realizados en muestras específicas, muy localizadas y cuando se analiza la correlación entre atributos físicos y comportamientos específicos deben incorporar y controlar las medidas específicas del contexto socio-cultural con el fin de proporcionar un enfoque más realista de la complejidad de las manifestaciones conductuales. Por ejemplo, los análisis sobre distintas poblaciones (Özener, 2011; Deaner *et al.*, 2012; Kramer *et al.*, 2012; Lefevre *et al.*, 2012) contradicen gran parte de las expectativas de la hipótesis adaptativas esperadas en los trabajos de Thonhill y Gangestad (1999), Weston *et al.* (2004), Weston *et al.* (2007), Carre y MacCormick (2008), Carre *et al.* (2009) y Haselhun y Wong (2012); lo cual, demuestra que el fWHR no es sexualmente dimórfico y no está relacionado con el comportamiento agresivo (Özener, 2011). Por último, otra observación importante para los estudios del índice fWHR y el comportamiento agresivo es que todos estos parten de la suposición de que las clasificaciones del observador, de los sujetos que son propensos a la agresión, se basan en

caras neutrales, pero hay que tomar en cuenta que la exposición fotográfica es realizada apenas en unos pocos milisegundos. Sin embargo, se necesita información básica acerca de cómo las calificaciones del observador varían en condiciones más realistas, incluyendo la exposición a caras no neutrales.

Dado que la supuesta existencia de una relación significativa (estadísticamente demostrado y con base científica) entre los atributos faciales y rasgos de comportamiento (moral y ética) puede tener efectos sociales (por ejemplo, las decisiones de un juez, las políticas de admisión en un empleo, operaciones policiales, etc.), se sugiere que en los futuros análisis, encaminados a detectar las relaciones entre atributos faciales y comportamientos, se deben reforzar los controles interculturales, incluir muestras longitudinales y poseer un fondo sólido basado en la genética de poblaciones.

Polimorfismos del gen Receptor 1 del Factor de Crecimiento de los Fibroblastos (*FGFR1*) y variación craneofacial²

INTRODUCCIÓN

Uno de los objetivos más importantes de la genética es el entendimiento de cómo el genoma contribuye a para la configuración de determinados fenotipos de un organismo (Lee, et al., 2008). Los rasgos complejos, de los cuales su expresión depende de factores genéticos y no-genéticos (ambientales y del desarrollo), pueden ser explicados a nivel molecular a partir de la hipótesis del efecto de genes principales, según la cual la evolución morfológica es producida por la acción de un pequeño número de mutaciones de gran

² Parte de este trabajo ha sido previamente publicado: Gómez-Valdés, J.A., Hünemeier, T., Contini, V., Acuña-Alonzo, V., Macin, G., Ballesteros-Romero, M., Corral, P., Ruiz-Linares, A., Sánchez-Mejorada, G., Canizales-Quinteros, S., Martínez-Abadías, N., Salzano, F.M., González-José, R. and Bortolini, M.C. Fibroblast growth factor receptor 1 (*FGFR1*) variants and craniofacial variation in Amerindians and related populations. *American Journal of Human Biology*. 25:12–19 (2013).

AGRADECIMIENTOS: Se agradece a la gente de México que, tras el consentimiento informado verbal o por escrito, permite obtener las medidas craneofaciales y donaron saliva o sangre para esta investigación. Las muestras brasileñas fueron recolectadas gracias al apoyo logístico de la Fundación Nacional del Indio (FUNAI), Sandro L. Bonatto proporcionó las muestras de esquimales siberianos y J. Elion, R. Krishnamoorthy, M. A. Zago, y W. A. Silva las africanas. También se agradece a Vanessa Rodrigues Paixao-Cortes y Virginia Ramallo por su ayuda en la edición de tablas y figuras.

efecto en genes estructurales o regulatorios (Nei, 2007). Sin embargo, una considerable proporción de la variación morfológica normal puede ser atribuida a varios genes de menor efecto, así como otros factores no-genéticos (Lawson, *et al.*, 2006; Roseman *et al.*, 2010). Además de ello, puede ser tomado en cuenta que algunos genes pueden tener un efecto redundante de manera significativa, ya que las mutaciones en diferentes genes a menudo pueden conducir a fenotipos similares (Kim *et al.*, 1998).

Diversas investigaciones en modelos animales, así como también clínicas, evolutivas y de experimentación *in vitro*, han revelado el rol de los genes *FGF/FGFR* en el desarrollo de los vertebrados (Bobick, *et al.*, 2007; Eames and Schinder, 2008; Muenke, *et al.*, 1994; Rice *et al.*, 2003; Tapadia *et al.*, 2005; Wilkie, 1997). La importancia de los genes *FGF/FGFR* en el crecimiento craneofacial humano ha sido sugerido posterior a la identificación de mutaciones en genes del *FGFR* en pacientes que padecen algunos síndromes que involucran la craneosinostosis (Cooper, 1999; Martínez-Abadías *et al.*, 2011). Pero, sólo se cuenta con un antecedente del estudio de la influencia de las mutaciones de *FGFR* en la variación craneofacial normal humana.

Coussens y Van Dall (2005) secuenciaron por completo el gen *FGFR1* en individuos sanos de cuatro grupos humanos: afroamericanos, asiáticos, caucásicos y aborígenes australianos. A partir de 17 SNPs las autoras pudieron inferir nueve haplotipos comunes, tres de los cuales son los más comunes en todas las poblaciones. Coussens y Van Dall (2005) también identificaron, dos haplotipos tag-SNPs (rs4647905 y rs3213849) responsables del más del 85% de la diversidad de este gen en cada población y que el alelo rs4647905C está asociado con una disminución del índice cefálico (IC; razón porcentual de la anchura respecto a la longitud cefálica en el plano horizontal). Teniendo en cuenta que IC>81 son

normalmente asociados a cráneos braquicéfalos y $IC < 75.9$ con formas dolicocefalas (Coussens y Van Daal, 2005).

El principal objetivo de este trabajo es evaluar la contribución de los polimorfismos del gen *FGFR1* en la variación normal craneofacial. Primeramente se estudió la distribución de las frecuencias alélicas y haplotípicas del gen *FGFR1* en 136 individuos de origen indígena y mestizo, para detectar posible asociación entre las variantes del *FGFR1* y diversas mediciones e índices craneales. Adicionalmente, se han estudiado en otros 197 individuos procedentes de diferentes continentes como: África, Asia, Europa y América, con el propósito de expandir el conocimiento de la distribución genética de dichos polimorfismos.

Por diversas razones relacionadas a la historia evolutiva de cada población las frecuencias alélicas pueden variar dependiendo la población humana que se trate y por ende los niveles de desequilibrio de ligamiento (*LD*; una condición en la cual las frecuencias de los haplotipos en una población se desvían de los valores que tendrían si el alelo en cada locus se combinaron al azar). En términos generales, ha sido posible evaluar que las poblaciones africanas son las que presentan los niveles más bajos de *LD* mientras que los nativos americanos presentan altos valores de desequilibrio de ligamiento (Lonjou, *et al.*, 2003).

Las poblaciones latinoamericanas pueden presentar particulares patrones de *LD* debido a la composición genética que las caracteriza la poseer diferentes contribuciones genéticas de los grupos continentales ancestrales, como son: indígenas nativos de América, Europeos y Africanos (Salzano y Bortolini, 2002). Además, es importante destacar que una variante SNP podría estar asociada con un fenotipo no porque es biológicamente funcional, sino porque esta se encuentra casualmente en *LD* con el alelo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Poblaciones de estudio

Los datos craneofaciales y del *FGFR1* fueron obtenidos para 136 individuos de una población totonaca del municipio de Tepango de Rodríguez en la Sierra Norte de Puebla (n=83), así como también de individuos mestizos de la Ciudad de México (n=41) y de Tepango (n=12).

Para evaluar la distribución de los haplotipos del *FGFR1* en otras poblaciones humanas, se obtuvieron datos genéticos de 107 individuos pertenecientes a cinco poblaciones indígenas de América, como son: Kayapo, Kaingang, Xavante, Yanomama y Baniwa y que habitan la Amazonía brasileña. Además se han analizado 39 europeos (España), 26 africanos subsaharianos y 25 esquimales de Siberia.

Todos los voluntarios mexicanos, participaron en la investigación mediante la firma de un consentimiento informado aprobado por el Comité de Ética de la Facultad de Medicina de la Universidad Nacional Autónoma de México (Número de proyecto: 008-2010). Así mismo, las autoridades locales han proporcionado su apropiación para llevar a cabo nuestra investigación y mediante el apoyo de un traductor hemos explicado los intereses de nuestro proyecto a los voluntarios. Además, se ha contado con la aprobación ética de la Comisión Ética Nacional de Brasil (CONEP Resolución No. 123/98) para las muestras de Brasil y Siberia, así como también los comités de: (a) Hospital Robert Debré, París, Francia (muestras de África); y (b) Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia (muestras de Europa). Para los casos de voluntarios analfabetos, se obtuvieron los consentimientos informados individual y colectivamente por medios orales de acuerdo al Protocolo de Helsinki. Los comités de ética, han aprobado ambos tipos de consentimientos, oral y

escrito, así como el uso de estas muestras en investigaciones de genética poblacional y de corte evolutivo.

Pruebas de laboratorio

Fueron analizados dos SNPs (rs4647905G/C y rs3213849C/T) los cuales representan más del 85% de la variabilidad haplotípica del gen *FGFR1* y que fueron descritos por Coussens y Van Dall (2005), además se analizaron otros tres SNPs (rs2293971G/A, rs2304000G/C y rs930828A/G) que se encuentra ubicados en sitios polimórficos cercanos. Para ello, se utilizaron ensayos *TaqMan* (*Applied Biosystems*) que utilizan sondas diseñadas para hibridarse dentro de una región de *DNA* amplificada por un conjunto específico de *primers* lo cual es logrado gracias a la expresión génica en la *PCR* (reacción en cadena de la polimerasa) en tiempo real. Las fases de haplotipos, que indican la combinación de alelos de diferentes *loci* en el mismo cromosoma fue inferida con el programa *BEAGLE* 3.3.2 (Browning y Browning, 2007) y el análisis de desequilibrio de ligamiento (*LD*) fue realizado con el paquete *Haploview* 4.1 (Barret, *et al.*, 2005).

Mediciones cráneo-faciales

Utilizando los compás de corredera y de ramas curvas se obtuvieron nueve mediciones craneofaciales absolutas o lineales: longitud de la cabeza (GOL), anchura de la cabeza (XCB) altura de la cabeza (VTH) anchura frontal mínima (MFB) anchura bicigomática (ZYB) anchura bigoniaca (GOB), altura nasal (NLH) anchura nasal (NLB) y altura facial (NGH). Con el propósito de minimizar el error las mediciones antropométricas fueron adquiridas por un solo observador (JAGV). Basados en las mediciones directas, fueron

calculados diez índices craneofaciales. Estos diez índices representan aspectos generales de la forma de la cabeza, así como algunas estructuras específicas faciales y de la bóveda. El procedimiento antropométrico fue realizado siguiendo las recomendaciones de Comas (1983). Las medidas, índices morfométricos derivados y su clasificación se encuentran descritos en la Tabla 1.

Tabla 1. Medidas e índices utilizados en este estudio.

Código	Medida	Descripción
GOL	Longitud de la cabeza (g-op)	Longitud de glabella al opistocranio
XCB	Anchura de la cabeza (eu-eu)	Anchura entre eurion y eurion
VTH	Altura craneal (v-t)	Altura de vertex a tragion
MFB	Anchura frontal mínima (ft-ft)	Frontotemporal derecho e izquierdo
ZYB	Anchura bicigomática (zy-zy)	Anchura de zigion derecho a izquierdo
GOB	Anchura bigoniaca (go-go)	Anchura de gonion derecho a izquierdo
NLH	Longitud nasal (n-sn)	Longitud de nasion a subnasal
NLB	Anchura nasal (al-al)	Anchura de alar derecho a izquierdo
NGH	Altura facial (n-gn)	Longitud de nasion a gnation

Código	Índice	
CI	Índice Cefálico	a XCB / GOL * 100
TFI	Índice Transverso Frontoparietal	b MFB / XCB * 100
PI	Índice Propsópico	c NGH / ZYB * 100
JMI	Índice Jugomandibular	d GOB / ZYB * 100
JFI	Índice Jugofrontal	e MFB / ZYB * 100
CFI	Índice Transverso Cáfalofacial	ZYB / XCB * 100
NI	Índice Nasal	f NLB / NLH * 100
NFI	Índice Nasofacial	g NLH / NGH * 100

Clasificación	
a	Dolicocefalia (75.9 o menos), Mesocefalia (76 a 80.9), Braquicefalia (81 o mas)
b	Estenometiopia (68.9 o menos), Metriometopia (69 a 70.9), Eurimetopia (71 o mas)
c	Euriprosopia (83.9 o menos), Mesoprosopia (84 a 87.9), Leptoprosopia (88 o mas)
d	Estrecho (74.9 o menos), Medio (75 a 79.9), Ancho (80 o mas)
e	Estrecho (74.9 o menos), Medio (75 a 79.9), Ancho (80 o mas)
f	Leptorrino (69.9 o menos), Mesorrino (70 a 84.9), Platirrino (85 o mas)
g	Corto (37.9 o menos), Intermédio (38 a 45.9), Largo (46 o mas)

Para facilitar la consulta de las mediciones e índices se han conservado sus siglas en inglés. Para el caso de las mediciones directas se ha utilizado las siglas de Howells (1989), no obstante la técnica antropométrica utilizada ha sido la descrita por Comas (1983).

Análisis de datos

Es importante mencionar que, todas las medidas fueron estandarizadas con el propósito de remover los efectos de las diferencias entre sexos y tamaño, para lo cual, se ha seguido los procedimientos descritos respectivamente en Ackerman *et al.*, (2006) y Jungers, *et al.*, (1995).

En un primer paso, se realizó una estimación de las diferencias morfológicas entre los sujetos que pertenecen a los grupos totonaca y mestizos de Tepango y de la Ciudad de México, para lo cual, fue realizada una matriz basada en las distancias de Mahalanobis. Lo anterior, permitió verificar los criterios de agrupación de las muestras y de esta manera se pudo evaluar que las diferencias en la forma de la cabeza facilitan la agrupación de los individuos mestizos de Tepango y de la Ciudad de México.

Posteriormente, se realizó el Análisis de Componentes Principales (*PCA* por sus siglas en inglés) que permitió evaluar la variación cefalométrica entre individuos, poblaciones y genotipos. Este análisis, fue realizado toda vez que se habían removido los efectos del sexo (dimorfismo) y el tamaño (alometría). El análisis *PCA* permite la reducción de los datos métricos a un número menor de dimensiones y la correlación de cada variable original en las componentes principales sucesivas puede proporcionar pistas con respecto a las diferencias regionales entre los módulos craneales (facial y bóveda). Además, fueron empleadas las variables craneométricas estandarizadas para construir los índices cefalométricos y para realizar el análisis de asociación génica. De esta manera, la asociación entre SNPs comunes y fenotipos cráneo-faciales fue puesta a prueba utilizando un Modelo Lineal Generalizado (*GLM* por sus siglas en inglés), asumiendo un modelo de

efecto aditivo, para cada población por separado y, además, considerando a las poblaciones agrupadas. También se calculó el estadístico F , que determina la razón de verosimilitud de la varianza explicada por los residuales de la suma de los cuadrados. El análisis GLM fue realizado independientemente en el conjunto de las nueve medidas absolutas/lineales y en el de los diez índices cráneo-faciales. Por su parte, los valores del coeficiente de determinación R^2 fueron tomados en cuenta como la proporción de la variabilidad de los fenotipos craneofaciales que es debida a la variación de los SNPs. Por último, utilizando gráficas de barra y de regresión lineal, hemos representado la distribución de las medidas e índices para cada población y genotipo. Todos los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el paquete *SPSS* 17.0 (www.spss.com).

RESULTADOS

La Tabla 2 muestra los resultados de las frecuencias de los haplotipos en africanos, europeos e indígenas del Sur y Mesoamérica, así como las dos poblaciones mestizas de México. Fueron encontrados quince haplotipos y cuatro de estos (h1, h3, h4 y h6) exhiben una prevalencia, en general, entre el 3% y 55%, mientras que los once restantes muestran frecuencias $\leq 1.2\%$. El haplotipo más frecuente h1, se encontró presente en todas las muestras. Los suramericanos tienen un valor promedio de h1 (67%) y que es prácticamente idéntico al de los africanos y esquimales. Sin embargo, los totonacos muestran una frecuencia mucho menor (47%), similar a lo que ocurre con los mestizos de Tepango (46%) y de la Ciudad de México (34%); además de los europeos (54%). Los segundos y terceros haplotipos más frecuentes (h3 y h4) tampoco muestran diferencias interpoblacionales muy particulares, pero el h6 se encontró sólo en esquimales, amerindios y en mestizos de

Tepango. Los haplotipos h11, h12, h14 y h15 fueron observados exclusivamente en los totonacos y el h7 fue detectado sólo en dos de las tribus del Sur de América (Xavante y Baniwa).

Cuando fueron comparadas las poblaciones europeas, nativas americanas, esquimales, africanas y mestizas en cuanto a los patrones de LD, se detectaron los dos bloques que previamente habían reportado Coussens y Van Dall (2005) en europeos. De igual manera ocurrió esto en las poblaciones mestizas de México. Por otro lado, los grupos del sur de América, mostraron un solo bloque en desequilibrio de ligamiento, mientras que los africanos no muestran un patrón claro (Figura 1); lo cual es de esperar dada la particular y distintiva historia demográfica y evolutiva de esa población (Amorim, et al., 2011). Además, fue posible evaluar que cuando las poblaciones mexicanas son tomadas en cuenta por separado, se observan dos bloques en LD tanto en totonacos como en mestizos (Ciudad de México y Tepango), corroborando la idea de que rs4647905 y rs3213849 son dos haplotipos tag-SNPs (Coussens y Van Dall, 2005).

Las distancias de Mahalanobis calculadas a partir de toda la información de forma de la variación craneofacial evidenció una distancia significativamente diferente ($p < 0.05$) entre los mestizos, tanto de la Ciudad de México y Tepango, con respecto de los individuos totonacos, mientras que las distancias entre las dos poblaciones mestizas no son significativas. Por tal motivo, los subsecuentes análisis fueron realizados considerando dos conjuntos de poblaciones, mestizos (compuesto por Tepango y Ciudad de México) e indígenas (tononacos de Tepango).

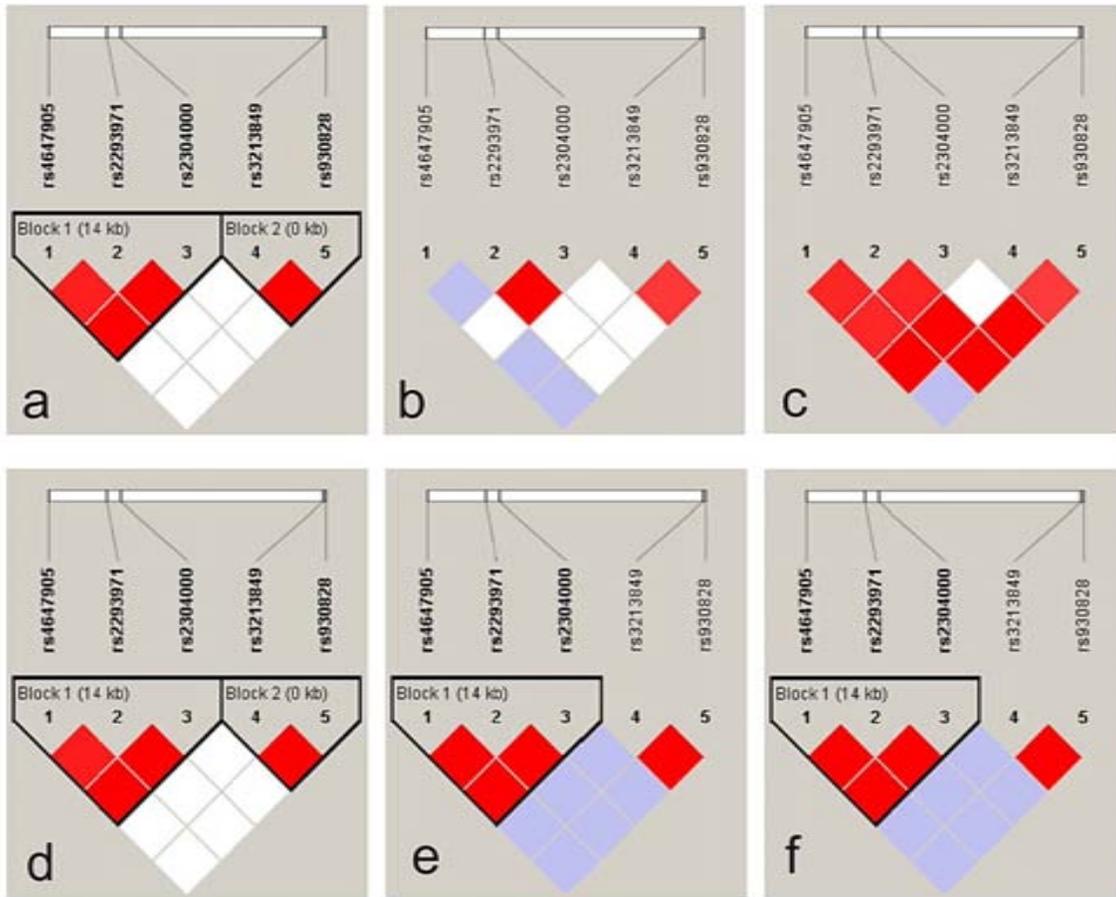


Figura 1. Patrón de disequilibrio de ligamiento (LD) entre poblaciones. a= europeos, b= africanos, c= nativos americanos, d= mestizos de México, e= mestizos de Tepango y f= totonacos.

La Figura 2 muestra las dos primeras componentes principales (PC), mismas que reunieron el ~59% de la variación total de las variables originales con el efecto del sexo y el tamaño removidos o estandarizados. Seis de las variables originales (anchura, longitud y altura de la cabeza, anchura bicigomática, altura facial y anchura nasal) se encuentran correlacionadas con las dos primeras PC. Sin embargo, no es visible un patrón claro entre estos caracteres y las poblaciones o genotipos testeados.

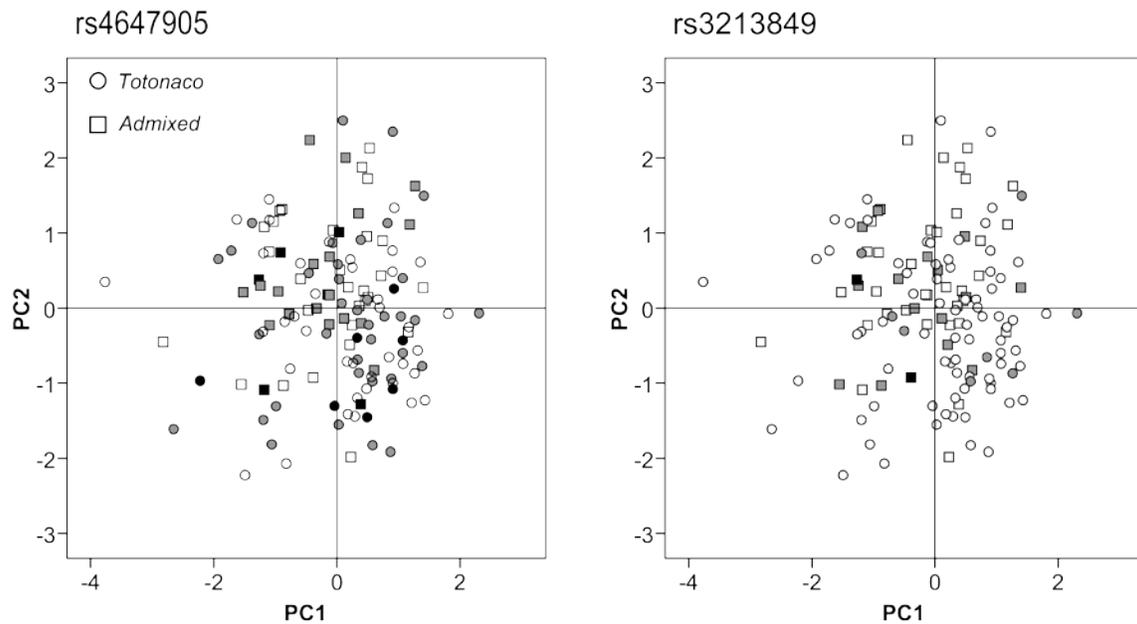


Figura 2. Primeras dos componentes principales que representan la variación acumulada de las variables cefalométricas originales toda vez que el efecto del sexo y el tamaño han sido removidos. Variabilidad acumulada PC1=46.75% y PC2=11.8%. PC1 explica principalmente la variación respectiva a la anchura, longitud y altura de la cabeza y la anchura bicigomática; mientras que la PC2 explica los cambios relacionados a la altura facial y de la nariz. Las poblaciones están identificadas por símbolos y los genotipos por colores: sin relleno corresponde a los homocigotos del alelo ancestral, heterocigotos están marcados en color gris y los símbolos color negro corresponden a los homocigotos del alelo derivado en el caso de los SNPs rs4647905 y rs3213849.

Tabla 2. Distribución de frecuencias haplotípicas entre poblaciones

ID	Haplotipo ¹	Frecuencia	Frecuencia por población (número de cromosomas)										
			Nativos americanos							Mestizo mexicano			
			Africano (52)	Eskimo (50)	Europeo (78)	Kayapo (44)	Xavante (38)	Baniwa (40)	Kaingang (48)	Yanomama (44)	Totonaco (166) ²	Tepango (24) ²	México (82) ²
h1	GCGCA	0.555556 (370)	0.673 (35)	0.660 (33)	0.538 (42)	0.659 (29)	0.816 (31)	0.675 (27)	0.646 (31)	0.568 (25)	0.470 (78)	0.458 (11)	0.341 (28)
h2	CCGCA	0.012012 (08)	0.077 (04)	0.040 (02)	0.026 (02)	0	0	0	0	0	0	0	0
h3	GCGTG	0.177177 (118)	0.173 (09)	0.180 (09)	0.154 (12)	0.023 (01)	0.105 (04)	0.200 (08)	0.083 (04)	0.182 (08)	0.181 (30)	0.042 (01)	0.390 (32)
h4	CGACA	0.171171 (114)	0.038 (02)	0.040 (02)	0.179 (14)	0.273 (12)	0	0.050 (02)	0.271 (13)	0.227 (10)	0.205 (34)	0.292 (07)	0.220 (18)
h5	GGGCA	0.003003 (02)	0.038 (02)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
h6	GCGTA	0.027027 (18)	0	0.040 (02)	0	0	0	0.050 (02)	0	0.0227 (01)	0.0542 (09)	0.167 (04)	0
h7	GCGCG	0.009009 (06)	0	0.040 (02)	0	0	0.079 (03)	0.025 (01)	0	0	0	0	0
h8	GGACA	0.012012 (08)	0	0	0.051 (04)	0.045 (02)	0	0	0	0	0.012 (02)	0	0
h9	CCGTG	0.006006 (04)	0	0	0.051 (04)	0	0	0	0	0	0	0	0
h10	CGGCA	0.006006 (04)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.049 (04)
h11	CGATA	0.010511 (07)	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0422 (07)	0	0
h12	CGATG	0.003003 (02)	0	0	0	0	0	0	0	0	0.012 (02)	0	0
h13	CGGTG	0.003003 (02)	0	0	0	0	0	0	0	0	0.006 (01)	0.042 (01)	0
h14	GCACA	0.001502 (01)	0	0	0	0	0	0	0	0	0.006 (01)	0	0
h15	CCACA	0.003003 (02)	0	0	0	0	0	0	0	0	0.012 (02)	0	0

¹ El orden de los loci: rs4647905 rs2304000 rs2293971 rs3213849 rs930828;

² Poblaciones con datos cefalométricos y datos de *FGFR1* disponibles.

No se encontró asociación entre el SNP rs4647905 y el índice cefálico (CI), en contraposición con los resultados reportados por Coussens y Van Dall (2005) (Tabla 3). Sin embargo, existe una tendencia en ambas poblaciones a mostrar una disminución en el índice cefálico en individuos homocigotos para el alelo C (Figura 3). La única asociación que fue encontrada considerando el SNP rs4647905 (así como los otros dos polimorfismos en LD rs2304000 y rs2293971) fue el índice cefálico vertical (VCI) en el grupo mestizo (Tabla 3). Por otra parte, los polimorfismos rs3213849 y rs930828 mostraron valores estadísticamente significativos que permiten asumir asociación génica con el índice cefálico transversal (TCI) en la población mestiza. La asociación antes descrita, entre el rs4647905 y el VCI, se mantiene cuando ambos grupos (mestizos y totonacos) son analizados conjuntamente, lo cual no se cumple en el caso de los otros dos polimorfismos y el TCI. Interesantemente, cuando las dos poblaciones fueron analizadas conjuntamente, fue posible observar asociación estadísticamente significativa entre el polimorfismo rs3213849 y el CI (valores bajos de CI en presencia del alelo T; Tabla 3; Figura 3). Es importante hacer notar, que no fue encontrada ninguna asociación en la población totonaca de Tepango.

En otro sentido, cuando realizamos el análisis GLM utilizando las nueve mediciones cefalométricas lineales/absolutas, fue posible observar una asociación estadísticamente significativa entre la longitud de la cabeza y cuatro polimorfismos (rs4647905, rs2304000, rs3213849 y rs930828) de los cinco analizados en las poblaciones mestizas, así como también entre dos marcadores (rs3213849 y rs930828) con la altura de la cabeza en la misma población (Tabla 4). La asociación entre la longitud de la cabeza y los cuatro polimorfismos, mencionados anteriormente, es mantenida cuando los dos grupos (mestizos e indígenas totonacos) son evaluados conjuntamente. No obstante, en este nuevo análisis no

fue encontrada evidencia estadística que sugiera asociación génica en la población totonaca. Sin embargo, el coeficiente de determinación (R^2) indica una alta contribución de los SNP rs4647905 (15%) y rs3213849 (9%) en la variabilidad de la longitud de la cabeza en los mestizos.

Tabla 3. Asociación de polimorfismos del gen FGFR1 e índices cefálicos en poblaciones mexicanas.

		CI		TI		PI		JMI		JFI		CFI		NI		NFI		VCI		TCI	
		F	P-valor	F	P-valor	F	P-valor	F	P-valor	F	P-valor	F	P-valor	F	P-valor	F	P-valor	F	P-valor	F	P-valor
Mestizos	rs4647905	2.0515	0.1392	0.7630	0.4716	0.7880	0.4603	0.3378	0.7150	0.4949	0.6126	0.4639	0.6315	0.1039	0.9015	0.5662	0.5713	4.4239	0.0170	0.3153	0.7310
	rs2304000	2.1181	0.1309	0.7840	0.4621	1.3819	0.2605	0.3638	0.6969	0.5513	0.5797	0.6758	0.5133	0.1724	0.8422	0.5508	0.5799	4.6698	0.0138	0.3479	0.7079
	rs2293971	0.5356	0.5886	1.5855	0.2150	3.0638	0.0556	0.5574	0.5762	1.6827	0.1962	0.6734	0.5145	0.5175	0.5992	0.7799	0.4640	3.8910	0.0269	1.7462	0.1849
	rs3213849	3.1573	0.0511	0.0838	0.9197	0.5652	0.5718	0.2466	0.7824	0.5096	0.6038	0.2091	0.8120	0.0004	0.9996	0.6031	0.5511	0.3090	0.7356	6.7894	0.0025
	rs930828	3.1573	0.0511	0.0838	0.9197	0.5652	0.5718	0.2466	0.7824	0.5096	0.6038	0.2091	0.8120	0.0004	0.9996	0.6031	0.5511	0.3090	0.7356	6.7894	0.0025
Totonaco	rs4647905	0.2094	0.8115	0.9632	0.3860	0.9795	0.3800	0.1534	0.8581	0.3966	0.6739	0.4649	0.6299	1.1490	0.3221	0.6672	0.5160	0.6403	0.5298	0.6611	0.5191
	rs2304000	0.2094	0.8115	0.9632	0.3860	0.9795	0.3800	0.1534	0.8581	0.3966	0.6739	0.4649	0.6299	1.1490	0.3221	0.6672	0.5160	0.6403	0.5298	0.6611	0.5191
	rs2293971	0.2094	0.8115	0.9632	0.3860	0.9795	0.3800	0.1534	0.8581	0.3966	0.6739	0.4649	0.6299	1.1490	0.3221	0.6672	0.5160	0.6403	0.5298	0.6611	0.5191
	rs3213849	2.2266	0.1395	0.0008	0.9774	0.2103	0.6478	0.0327	0.8569	0.0004	0.9848	0.0042	0.9487	0.0034	0.9534	0.2981	0.5866	1.3131	0.2552	0.2395	0.6259
	rs930828	2.2266	0.1395	0.0008	0.9774	0.2103	0.6478	0.0327	0.8569	0.0004	0.9848	0.0042	0.9487	0.0034	0.9534	0.2981	0.5866	1.3131	0.2552	0.2395	0.6259
Combinado	rs4647905	1.9071	0.1525	0.4505	0.6383	0.9397	0.3933	0.3223	0.7251	0.2661	0.7668	0.1223	0.8850	0.2933	0.7463	0.9594	0.3857	4.2186	0.0167	1.1696	0.3136
	rs2304000	1.9166	0.1511	0.4111	0.6638	1.0730	0.3449	0.3539	0.7026	0.3144	0.7308	0.1088	0.8969	0.4539	0.6361	0.9883	0.3749	4.2142	0.0168	1.1394	0.3231
	rs2293971	0.7371	0.4804	0.6557	0.5208	2.3274	0.1015	0.4560	0.6348	0.5000	0.6077	0.0522	0.9492	0.7948	0.4538	1.0042	0.3691	3.3339	0.0387	1.7500	0.1778
	rs3213849	3.3282	0.0389	0.0695	0.9329	0.6700	0.5134	0.3357	0.7154	0.3493	0.7058	0.2556	0.7748	1.2505	0.2897	1.0391	0.3566	0.3844	0.6816	2.1933	0.1156
	rs930828	3.3282	0.0389	0.0695	0.9329	0.6700	0.5134	0.3357	0.7154	0.3493	0.7058	0.2556	0.7748	1.2505	0.2897	1.0391	0.3566	0.3844	0.6816	2.1933	0.1156

Los resultados del análisis del Modelo Lineal Generalizado (GLM) son presentados posteriormente a que las medidas cefálicas fueron estandarizadas para el sexo y el tamaño. Todos los valores significativos ($p < 0.05$) están marcados en *itálicas* y **negritas**. CI=índice cefálico, TI=índice transverso fronto parietal, PI=índice prosópico, JMI=índice jugomandibular, JFI=índice jugofrontal, CFI=índice transverso cefalofacial, NI=índice nasal, NFI=índice nasofacial, VCI=índice vertico cefálico y TCI=índice transverso cefálico.

Tabla 4. Asociación de polimorfismos del gen FGFR1 y mediciones cefálicas en poblaciones mexicanas.

		GOL		XCB		VTH		MFB		ZYB		GOB		NLH		NLB		NGH	
		F	P-valor	F	P-valor	F	P-valor	F	P-valor	F	P-valor	F	P-valor	F	P-valor	F	P-valor	F	P-valor
Mestizos	rs4647905	5.5114	0.0069	0.0166	0.9836	0.5215	0.5968	1.1624	0.3210	0.5971	0.5543	0.5606	0.5744	0.1971	0.8218	0.3606	0.6991	1.0408	0.3607
	rs2304000	5.7958	0.0054	0.0096	0.9904	0.5447	0.5834	1.1854	0.3141	0.9534	0.3923	0.8224	0.4452	0.4937	0.6133	0.3456	0.7095	1.3900	0.2585
	rs2293971	2.3518	0.1056	0.1537	0.8580	1.2911	0.2840	1.4626	0.2414	1.1895	0.3128	1.5633	0.2195	0.5588	0.5754	0.6051	0.5499	2.5822	0.0857
	rs3213849	3.4670	0.0389	1.0162	0.3693	3.6034	0.0345	0.1872	0.8299	3.0131	0.0581	1.4394	0.2467	0.3050	0.7385	0.2917	0.7483	0.4189	0.6601
	rs930828	3.4670	0.0389	1.0162	0.3693	3.6034	0.0345	0.1872	0.8299	3.0131	0.0581	1.4394	0.2467	0.3050	0.7385	0.2917	0.7483	0.4189	0.6601
Totonaco	rs4647905	0.6250	0.5378	0.1082	0.8976	0.3408	0.7123	1.0430	0.3572	0.1020	0.9032	0.0823	0.9211	0.3821	0.6836	0.7849	0.4596	1.8833	0.1588
	rs2304000	0.6250	0.5378	0.1082	0.8976	0.3408	0.7123	1.0430	0.3572	0.1020	0.9032	0.0823	0.9211	0.3821	0.6836	0.7849	0.4596	1.8833	0.1588
	rs2293971	0.6250	0.5378	0.1082	0.8976	0.3408	0.7123	1.0430	0.3572	0.1020	0.9032	0.0823	0.9211	0.3821	0.6836	0.7849	0.4596	1.8833	0.1588
	rs3213849	1.3616	0.2467	0.9027	0.3449	0.1025	0.7496	0.7700	0.3828	0.6313	0.4292	0.1865	0.6670	0.3294	0.5676	0.3734	0.5429	0.0021	0.9640
	rs930828	1.3616	0.2467	0.9027	0.3449	0.1025	0.7496	0.7700	0.3828	0.6313	0.4292	0.1865	0.6670	0.3294	0.5676	0.3734	0.5429	0.0021	0.9640
Combinado	rs4647905	5.1460	0.0070	0.0430	0.9579	0.9712	0.3813	0.4728	0.6243	0.0984	0.9063	0.4147	0.6614	0.1310	0.8773	0.2885	0.7498	2.3636	0.0980
	rs2304000	5.2154	0.0066	0.0487	0.9525	0.9253	0.3990	0.4173	0.6597	0.1372	0.8719	0.5808	0.5609	0.3028	0.7393	0.3260	0.7223	2.4687	0.0886
	rs2293971	2.7588	0.0670	0.1800	0.8355	1.1557	0.3180	0.4454	0.6415	0.1177	0.8891	0.9422	0.3924	0.4186	0.6589	0.5889	0.5564	3.6674	0.0282
	rs3213849	4.8418	0.0093	0.7739	0.4633	1.0124	0.3661	0.1689	0.8448	1.7375	0.1799	1.2567	0.2880	0.9505	0.3891	0.4807	0.6194	0.2088	0.8118
	rs930828	4.8418	0.0093	0.7739	0.4633	1.0124	0.3661	0.1689	0.8448	1.7375	0.1799	1.2567	0.2880	0.9505	0.3891	0.4807	0.6194	0.2088	0.8118

Los resultados del análisis del Modelo Lineal Generalizado (GLM) son presentados posteriormente a que las medidas cefálicas fueron estandarizadas para el sexo y el tamaño. Todos los valores significativos ($p < 0.05$) están marcados en itálicas y negritas. GOL=longitud de la cabeza (g-op), XCB=anchura de la cabeza (eu-eu), VTH=altura de la cabeza (v-t), MFB=anchura frontal mínima (ft-ft), ZYB=anchura bicigomática (zy-zy), GOB=anchura bigoniaca (go-go), NLH=altura nasal (n-sn), NLB=anchura nasal (al-al) y NGH=altura facial (n-gn).

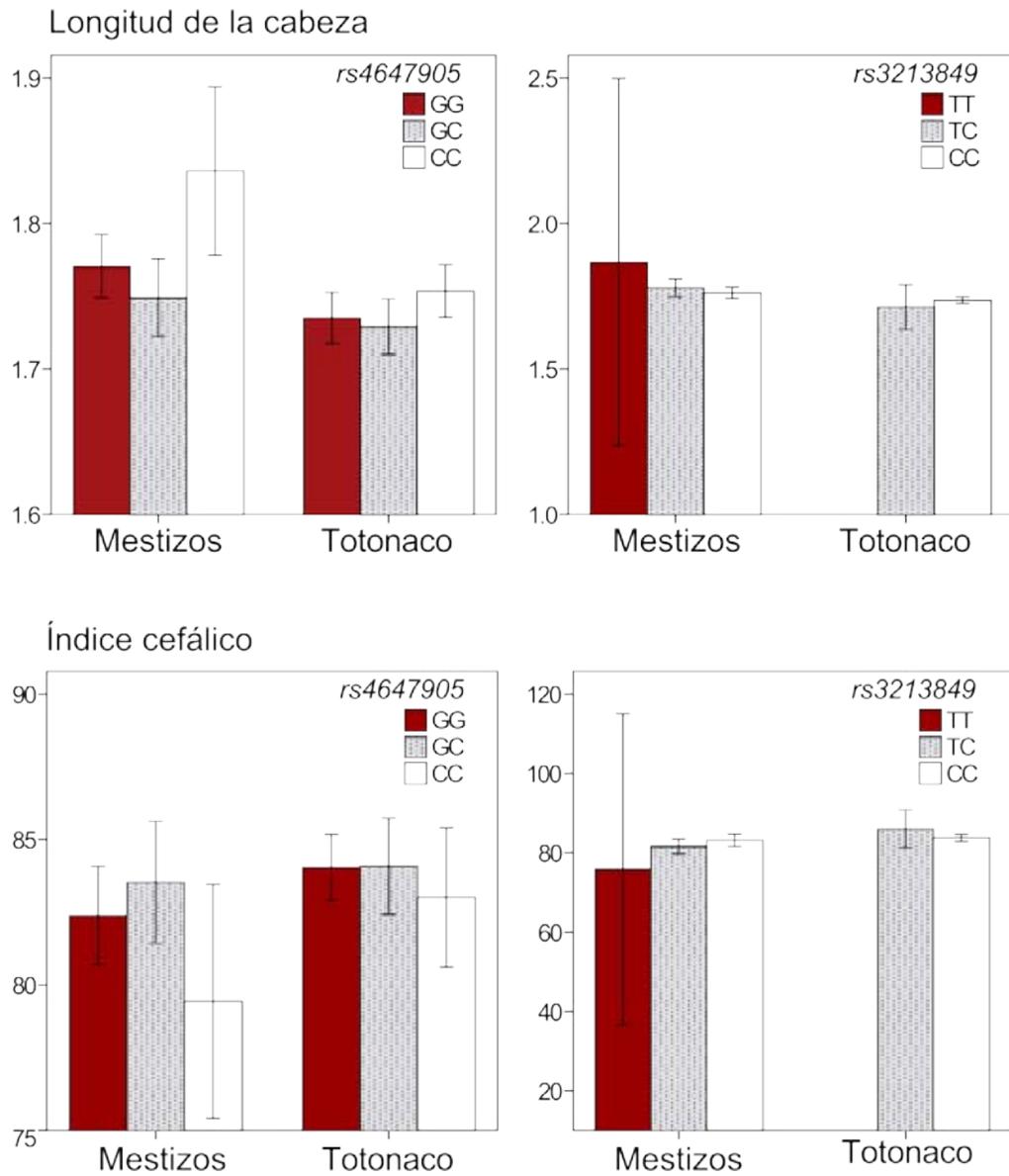


Figura 3. Gráfica de barras mostrando la relación entre la longitud de la cabeza y los genotipos de los SNPs rs4647905 y rs3213849. Los resultados se muestran para cada población.

DISCUSIÓN

Debido a que *FGF/FGFR* tienen un papel crucial en el desarrollo de las estructuras craneofaciales, es válido suponer que algunas variantes en estos genes pueden estar asociadas con la variación normal en las poblaciones humanas. Como antes ha sido mencionado, Coussens y Van Dall (2005) realizaron el primer estudio buscando asociación y reportaron que en individuos europeos y asiáticos el alelo rs4647905C se encuentra asociado con una disminución del índice cefálico. Aunque nuestros resultados no muestran asociación significativa entre el CI y el SNP rs4647905, nosotros hemos podido notar una reducción del índice cefálico en los individuos homocigotos que portan la mutación derivada de este marcador. Además de ello, parece que esta es una tendencia para los sujetos rs4647905CC a presentar una cabeza más angosta transversalmente y elongada en sentido antero-posterior (dolicocefalia). Este efecto, se ve particularmente en el grupo mestizo, mientras que en los totonacos es menos pronunciado. Estos resultados, son corroborados más aún en el análisis de asociación, el cual muestra que en el grupo mestizo la asociación entre rs4647905 y la longitud de la cabeza es altamente significativa ($p=0.007$). Lo cual sugiere, que el efecto de este SNP en la morfogénesis de la cabeza está relacionada principalmente con la longitud del neurocráneo ya que los individuos que portan el genotipo CC tienen una cabeza considerablemente mayor en su longitud antero-posterior (Figura 3). Además, nosotros hemos podido ver que el SNP rs3213849 también presenta un efecto en el índice cefálico. CI disminuye con la presencia del alelo rs3213849T, probablemente relacionado también a la influencia en la longitud absoluta de la cabeza (Figura 3). Con lo anterior es posible sugerir que esta combinación de alelos promueve un cierre prematuro de la sutura sagital del cráneo.

En conclusión, se ha podido observar que el polimorfismo común de *FGFR1* puede tener un papel importante en la variación normal de la cabeza humana, principalmente debido a su influencia en la longitud neurocraneal, lo que a su vez afectaría otras medidas cefalométricas lineales/absolutas (o cualidades morfológicas) debido a la naturaleza penetrante de la integración morfológica que caracteriza al cráneo humano (Martínez-Abadías, *et al.*, 2011). Nuestros datos, revelan que algunas variantes del *FGFR1*, especialmente la rs4647905, puede tener un efecto mayor o principal en la variación morfológica normal de la cabeza humana; corroborando la proposición de Nei (2007). Sin embargo, sólo realizando estudios funcionales podrá ser revelado si los SNPs estudiados aquí tienen un efecto causal o si están en patrones de *LD* desconocidos con verdaderas variantes causales. La importancia de considerar los parámetros de la población en los estudios de esta naturaleza es clara, debido a las diferencias encontradas entre los mestizos y las poblaciones indígenas, así como los estudiados por Coussens y Van Dall (2005). Aunque algunas de estas poblaciones presentan los mismos dos bloques de *LD* y otras similitudes considerando los SNPs del *FGFR1*, no podemos descartar que las variantes de otros genes asociados con el desarrollo craneofacial pueden afectar a nuestros resultados, sobre todo considerando las diferencias en la composición genética de las poblaciones.

Cambios cráneofaciales posterior al mestizaje en México

INTRODUCCIÓN

La importancia del estudio de la variabilidad craneal para la inferencia de la historia y estructura de poblaciones ha quedado demostrada en diversos trabajos (Relethford y Less, 1982; Relethford y Blangero 1990; Relethford y Harpending, 1994; González-José, 2006; Mielke, *et al.*, 2006; Relethford, 2007, por citar algunos).

En particular la variación fenotípica craneal humana ha sido ampliamente utilizada para llevar a cabo estudios de corte genético poblacional, además de mecanismos adaptativos y evolutivos en general (González-José *et al.*, 2004). De tal manera, se entiende que la morfología craneal puede ser tomada en cuenta como un buen estimador de la historia biológica de las poblaciones del pasado de las cuales no queda más que sus restos esqueléticos (Relethford, 2007).

González-José y colaboradores (2004) han demostrado que las poblaciones humanas modernas muestran un patrón común y estable de correlación y varianza/covarianza entre caracteres morfológicos craneales y sugieren que probablemente esto se deba al efecto de la integración morfológica. De esta manera sugieren que las diferencias morfológicas existentes entre poblaciones son altamente coincidentes con las genéticas, debido a una alta

configuración genética de la integración morfológica de las estructuras del cráneo. La integración morfológica craneal, estaría dada por el efecto pleiotrópico de genes esenciales o por la acción de múltiples polimorfismos en desequilibrio de ligamiento (González-José, *et al.*, 2004).

La posibilidad de explorar la manera en que el cráneo humano responde a ciertas predicciones de la genética clásica, ofrece una oportunidad para comprender mecanismos como la integración, morfogénesis y plasticidad de fenotipos complejos (Martínez-Abadías, *et al.*, 2005).

Basados en herramientas de la genética de caracteres cuantitativos es posible detectar ciertas desviaciones de la variabilidad esperada fenotípicamente, de la misma manera que ocurre con los genotipos (como en el caso del principio del equilibrio Hardy-Weinberg). Bajo esta perspectiva, Martínez-Abadías y colaboradores (2005) han propuesto que el contacto entre los colonos españoles y los nativos americanos, puede ser considerado un buen escenario para poner a prueba los efectos de un proceso micro-evolutivo en la evolución fenotípica de la morfología craneofacial humana. Agregando que, la teoría clásica de la genética cuantitativa predice que cualquiera que sea el modelo de la estructura poblacional, el flujo de genes tiene el efecto de homogeneizar la composición genética. Si el flujo de genes es el único factor de operación, a continuación, cualquiera de las dos poblaciones se convergen a las mismas frecuencias alélicas, por lo general, un promedio de las frecuencias génicas iniciales. El flujo génico tiene los mismos efectos en los rasgos cuantitativos como en los genes de un solo locus: la migración reduce las diferencias entre los grupos, pero aumenta las diferencias a su interior (Martínez-Abadías, *et al.*, 2005).

La historia posterior al mestizaje por la que atravesaron las poblaciones de México, han seguido diferentes caminos. Rubí-Castellanos, *et al.*, (2009), analizando polimorfismos

genéticos (*Short Tandem Repeats*) sugieren que gran parte de la estructura genética que puede ser observada en las poblaciones actuales puede ser explicada por un patrón de variación que refleja la densidad demográfica regional de los grupos que habitaron Mesoamérica en la época prehispánica. En este sentido Houges y colaboradores (2013) recientemente han probado que los patrones de diversidad craneofacial de las poblaciones contemporáneas de México, reflejan este mismo patrón de estructuración poblacional. Observando una clina en los aportes de ancestría mayormente europea al norte del país e indígena hacia el sur. En ambos trabajos (Rubí-Castellanos *et al.*, 2009; Houges *et al.*, 2013) se considera que la densidad demográfica en la época prehispánica juega un papel importante en la expresión de dichos patrones de variación de la estructura poblacional.

12 mil años de evolución craneofacial en el Valle de México

A pesar de que se cuenta con amplia información sobre los primeros pobladores del continente americano, y particularmente de los que habitaron en épocas tempranas el Valle de México; mucha de ésta tiene que ver con vestigios materiales y ha sido abordada desde el punto de vista de la arqueología o la prehistoria.

Lo anterior ha implicado que se sepa poco sobre el tiempo y modo de algunos procesos micro-evolutivos, como los patrones de dispersión humana (Reich, *et al.*, 2012). No obstante, a partir del modelo de las *dos componentes poblacionales* (TCS por sus siglas en inglés *Two Components Settlements*) (Neves *et al.*, 1999; Pucciarelli *et al.*, 2003; González-José *et al.*, 2003) se ha podido distinguir dos megapoblaciones continentales, que comprenden grupos derivados amerindios y paleoamericanos que se entiende son el resultado de dos eventos de migración independientes o, en otro sentido, derivados por evolución local (González-José, *et al.*, 2001).

Luego de que se postulara un origen alternativo para los primeros pobladores americanos diferente al seguido por los amerindios, se ha considerado que los paleoamericanos, en conjunto con algunas poblaciones de las Islas del Pacífico, podrían compartir un ancestro común en el sudeste asiático (Neves *et al.*, 1999; Pucciarelli *et al.*, 2003; González-José *et al.*, 2003).

A lo anterior se debe agregar que algunos grupos aislados retuvieron, hasta tiempos tardíos, una morfología ancestral relacionada con la megapoblación paleoamericana. Este evento, puede ser explicado por una convergencia adaptativa, como la respuesta morfológica a ciertos tipos de ambiente, no obstante, ha sido mejor explicado debido a que dichas semejanzas son debidas a una plesiomorfía (González-José *et al.*, 2003). De esta manera, se puede entender que cuando se observan los remanentes de la componente paleoamericana en grupos recientes, sobre todo en zonas geográficamente aisladas (como los Pericues de Baja California), el flujo génico restringido podría haber permitido la persistencia de rasgos ancestrales, tanto a nivel genético como fenotípico (González-José, *et al.*, 2003).

Respecto a las cualidades morfológicas propias de los grupos paleoamericanos, en términos generales, se puede decir que poseen cráneos relativamente de mayor tamaño, con un alargamiento del neurocráneo, abarcando una proyección de la región glabellar y una ligera disminución del prognatismo (González-José, *et al.*, 2003; Romano, *et al.*, 2007).

Al analizar los procesos microevolutivos e historia biológica de poblaciones antiguas mexicanas a través del cráneo, Quinto-Sánchez (2010) observó que las poblaciones de la época pre-cerámica presentan una disrupción en cuanto a la continuidad de la forma craneal generalizada con respecto a los grupos que les sucedieron, encontrando así, algunos patrones de agrupación fenotípica, el ancestral (paleoamericano), prehispánicos, colonial y, por último, modernos. Esto cobra relevancia debido a que las poblaciones prehispánicas del

Centro de México se encontrarían en un gradiente de variación con un amplio traslape entre grupos, aunque, al analizar la varianza fenotípica se menciona que los grupos más tempranos (menores a 7 mil años) muestran patrones compatibles con un modelo de elevada intensidad en el flujo génico y con una alta variabilidad intrapoblacional (Quinto-Sánchez, 2010). Con ello, se puede pensar que la intensidad de las dinámicas poblacionales ocurridas tempranamente en la época prehispánica pudo haber tenido un efecto que minimizó las diferencias entre poblaciones.

González-José y colaboradores (2007) evaluaron los cambios en el fenotipo craneofacial de los grupos que habitaron el Valle de México en la transición del Clásico-Posclásico. Lo cual estaría en concordancia con la idea que los reajustes de las poblaciones mesoamericanas al final del Clásico (200 al 900 d.C.), fue acompañado de importantes transformaciones que afectaron a la biología de los grupos humanos. De esta manera fue evaluada una disrupción en los fenotipos craneofaciales, debido no tanto a las migraciones de pobladores pertenecientes al grupo lingüístico Uto-Azteca que se relacionan a las poblaciones del postclásico tardío, sino a un aumento en la diversidad intra-poblacional. Indicando relativamente poco flujo genético entre los grupos del Clásico y Posclásico, así como un modesto contacto interregional entre el Norte y el Centro de México para las épocas más tardías. Todos estos resultados apuntan que la transición morfológica pudo iniciarse después de la caída de los centros hegemónicos del Valle de México a través del flujo génico con el exterior y con la entrada de grupos foráneos (Hernández, *et al.*, 2007). Dichos cambios morfológicos craneales, comprenden una mayor amplitud palatina, mayor altura orbitaria y menor prognatismo facial (González-José, *et al.*, 2007), además de poseer mayor altura neurocraneal y menor longitud craneofacial (Hernández, *et al.*, 2007).

La colonización española del Valle Central de México representa un escenario ideal para el estudio de cambios morfológicos promovidos por el flujo génico.

Respecto a los cambios morfológicos craneofaciales ocurridos posterior al mestizaje, dado el desbordamiento de españoles y posterior conquista de América, Martínez-Abadías, *et al.*, (2005) mencionan que en su forma más simple, se puede considerar una predicción de que un grupo mestizo presentará valores fenotípicos que se encuentran intermedio a los grupos parentales. Al analizar los cambios en la forma craneal entre dos grupos ancestrales, españoles y mexicas, y dos diacrónicos mestizos, correspondientes a los períodos coloniales temprano y tardío. Sus resultados muestran que, en términos generales, los cambios observados se ajustan a las expectativas teóricas de la genética cuantitativa. Sin embargo, cuando se tienen en cuenta las estructuras craneales de manera regionalizada, principalmente la facial, se detectan desviaciones del patrón esperado.

Los datos craneométricos reflejan patrones genéticos de variación que permiten estimar que la variación entre poblaciones comprende una cantidad baja de la diversidad biológica total. De esta manera, se entiende que el papel limitado de la selección natural en la variación morfológica craneal, permite que el cráneo sea utilizado para estudiar la estructura genética poblacional, permitiendo tomar en cuenta la variación craneal como una extensión de la investigación genética (Hughes, *et al.*, 2013).

De este modo, también la morfología craneal ha sido utilizada para el estudio de la estructura genética de la población mexicana contemporánea, pudiendo observar tendencias semejantes a las que pueden ser obtenidas con marcadores moleculares (autosómicos y del cromosoma-Y) (Rubí-Castellanos, *et al.*, 2009) donde la proporción de ancestría amerindia incrementa de norte a sur.

Bajo este enfoque, se ha logrado evaluar que la densidad demográfica de los grupos prehispánicos de México influyó diferencialmente en las distintas regiones geográficas del país, lo cual sugiere que la variación craneométrica regional se encuentra bajo diferentes pautas de estructuración poblacional (Hughes, *et al.*, 2013).

MATERIALES Y METODOLOGÍA

En el presente trabajo se han analizado diversas series esqueléticas de grupos humanos del Valle de México, incluyendo ejemplos de la época pre-cerámica (entre 12mil y 4mil años B.P.), Preclásico medio (1500 a.C. a 400 d.C.), Clásico (200 d.C. a 900 d.C.) y Postclásico (900 d.C. a 1500 d.C.). Con la intención de contar con una secuencia cronológica, tanto de la época prehispánica como Colonial, se ha incluido una colección que corresponde al momento del contacto (mediados del Siglo XVI) (San Gregorio Atlapulco) y, también, se han analizado cráneos de series esqueléticas correspondientes a sujetos que habitaron la cuenca de México durante los siglos XVII a la actualidad. Además se ha incluido una serie de cráneos pertenecientes a la Colección-UNAM, de sujetos pertenecientes a la población contemporánea. Por último, cráneos procedentes de diversas regiones de España, han sido tomados en cuenta como grupo ancestral (o parental) de referencia, la Colección Wamba que abarca individuos de diversas regiones de España y de los siglos XVI al XVII y la Colección del Museo de Antropología de Madrid de la época contemporánea. La muestra total incluye n=711 cráneos adultos completos de ambos sexos (Tabla 1). Es importante hacer mención que un criterio de inclusión para los cráneos de la época prehispánica de México comprendió la ausencia o presencia realmente moderada de modelado cefálico.

Tabla 1. Composición de la muestra para cada periodo y sexo.

	Población	Sitio	Periodo	Cronología	Sexo		n	Referencia
					Fem	Mas		
Prehispánico	Paleoamericanos	Cuenca de México	Precerámico	12,000 A.P.	3	9	12	Este trabajo
	Tlatilco	Tlatilco	Preclásico	1300 a.C. - 100 a.C.	5	4	9	Martínez-Abadías, 2006
	Teotihuacana	Teotihuacán	Clásico	200 a.C. - 600 d.C.	9	5	14	Quinto-Sánchez, 2010
	Toltecas	Tula	Epiclásico	600 d.C. - 1150 d.C.	1	7	8	Martínez-Abadías, 2006
	Mexica	Tlatelolco	Posclásico	1200 d.C. - 1521 d.C.	17	21	38	Martínez-Abadías, 2006
	Tepaneca	Azcapotzalco	Posclásico	1200 d.C. - 1521 d.C.	9	5	14	Martínez-Abadías, 2006
	Nahuatl	San Gregorio Atlapulco	Posclásico tardío	1200 d.C. - 1521 d.C.	9	9	18	Este trabajo
Posthispánico	Mestizo-Indígena	San José de los Naturales	Colonial	Siglos XVII - XVIII	78	125	203	Este trabajo
	Mestizo	Hospital de San Juan de Dios	Colonial	Siglos XVII - XVIII	9	22	31	Este trabajo
	Mestizo	La Soledad	Colonial	Siglos XVII - XVIII	19	21	40	Este trabajo
	Mestizo	Panteón de Santa Paula	México Independiente	Siglo XIX	7	6	13	Este trabajo
	Mestizo	San Andrés, Totoltepec	México Independiente	Siglo XIX	27	45	72	Este trabajo
	Mestizo	Cuenca de México (UNAM)	Contemporáneo	Siglo XX - XXI	25	49	74	Este trabajo
Parental	WAM		Colonial	Siglos XVI-XVII	34	68	102	Quinto-Sánchez, 2010
	MAM		Contemporáneo	Siglo XX - XXI	21	42	63	Quinto-Sánchez, 2010
TOTAL					273	438	711	

WAM=Colección Wamba y MAM=Colección Museo de Antropología de Madrid, España.

La morfometría geométrica se define como el conjunto de métodos para la adquisición, el procesamiento y el análisis de las variables de forma que conservan toda la información geométrica de las estructuras morfológicas. Con base a lo anterior, se desprende el principal beneficio para el uso de métodos morfométrico geométricos y que consiste en que los resultados de los análisis se pueden mapear en el espacio físico para lograr visualizaciones atractivas e informativas que con frecuencia no son posibles con los métodos morfométricos clásicos (Slice, 2005).

En la presente investigación desde un enfoque morfométrico geométrico del cráneo, se utilizó un listado de *landmarks* modificando la propuesta de González-José y González-Martín (2004) y Martínez-Abadías (2006 y 2007). Dichos *landmarks*, son homólogos a los puntos craneométricos tradicionales, de esta manera, fueron considerados un total de 82 *landmarks* que abarcan a los principales componentes del cráneo (región facial, neurocráneo y base).

Los datos de coordenadas tres-dimensionales de *landmarks* fueron adquiridos mediante un digitalizador MicroScribe G2X (Immersion Corporation Inc. ©) estableciendo como origen de coordenadas el nasion (n). La dirección de la coordenada horizontal “x” se fijó en el hormion (ho), la dirección del eje vertical “y” se estableció en el punto bregma (b) y la dirección de las coordenadas “z” fue asignada dejando la posición que ajusta por omisión el programa MicroScribe Utility Software©. Así, cada referente anatómico queda unívocamente determinado por las distancias del *landmark* a cada uno de los ejes.

De tal manera, en el semiplano de dos dimensiones los puntos del eje del hormion tienen ordenada igual a 0 (ho,0) y los puntos del eje del basion abscisa igual a 0 (0,b), siendo este un referente del eje medio o sagital del cráneo, así los *landmarks* pueden tomar valores

positivos o negativos en x e y dependiendo de su posición; sólo los puntos más anteriores a nasion como la glabella y el metopion pueden tomar valores positivos en las x , mientras que los puntos respectivos a la región facial y que se encuentran inferiores a nasion y anteriores a hormion siempre tomarán valores positivos en x y negativos en y , mientras que los del neurocraneo que se encuentre entre bregma y hormion sus valores en x e y siempre serán positivos. Además, todos los *landmarks* que se encuentren fuera del plano sagital del cráneo y que corresponden al eje z cartesiano tomarán valor negativo hacia el lado derecho y positivo hacia el izquierdo.

Mediante las coordenadas cartesianas de cada cráneo fue obtenida la matriz de *landmarks*. De esta manera, la forma craneal de cada ejemplar es definida como una proyección de cada uno de los puntos en un pseudoplano. Este espacio de configuración es inaccesible para su análisis por no poseer cualidades euclidianas; pero, al realizar una transformación de la matriz de *landmarks* centrando al origen todos los casos (escalamiento y rotación) y se calcula una configuración de referencia y se adiciona el cuadrado de la diferencia de cada *landmark* a la media de los casos a través de la distancia de *Procrustes* (rotación) se obtiene una nueva matriz (*weight matrix*) con las variables estimadoras de tamaño (*centroid size*) y variables estimadoras de forma (*partial warps scores*); los datos de la *weight matrix* pueden ser proyectados a un plano tangente en un espacio euclidiano y los datos resultantes pueden ser sometidos a los análisis estadísticos convencionales (Bookstein, 1991; Dryden y Mardia, 1998; Rohlf, 1999). A éste procedimiento se le conoce como Análisis Generalizado de Procrustes (GPA por sus siglas en inglés).

El estimador de tamaño *centroid size* es igual a la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado desde un conjunto de *landmarks* al centroide. Los *partial warps* son valores con los que cada individuo contribuyen a la variación de la forma; luego de la rotación,

traslación, escalamiento y proyección de la matriz de *landmarks* (Bookstein, 1991; Dryden y Mardia, 1998).

Los datos resultantes en la matriz de configuración o *weight matrix* son las nuevas variables estimadoras de forma a través de las cuales podemos realizar análisis estadísticos siempre y cuando sean métodos invariantes a los efectos de tamaño (dado que no se emplea el *centroid size*).

En el presente trabajo, a partir de los datos obtenidos en el GPA se llevó a cabo el Análisis de Componentes Principales (PCA por sus siglas en inglés). El PCA fue utilizado como una técnica exploratoria multivariante que permite reducir la dimensionalidad de los datos y observar agrupaciones naturales. Adicionalmente se han obtenidos las parrillas de deformación (*thin-plate splines* o TPS por sus siglas en inglés) que permiten representar el cambio en la forma a lo largo de las Componentes Principales (PC). Para nuestro trabajo, con el propósito de disminuir cualquier fuente de error sistemático de medida y particularmente, disminuir el efecto del modelado cefálico, presente exclusivamente en las muestras de época prehispánica de México, ha sido utilizada la matriz de correlaciones para el PCA.

Finalmente, con la intención de contar con elementos que permitan realizar inferencias sobre las diferencias entre grupos, se llevó a cabo el Análisis de Variables Canónicas (CVA por sus siglas en inglés) (análisis discriminante). El CVA semejante a lo que ocurre con el PCA, puede ser utilizado para reducir la dimensionalidad de los datos (variables independientes) con el propósito de encontrar una serie de vectores que son combinación lineal de las variables originales y que resumen la máxima diferencia entre los grupos. El CVA al emplear la matriz de distancias de Mahalanobis como un estimador insesgado que depende de la varianza y covarianza de los grupos, permite contar con un criterio para la

significancia de las diferencias entre grupos sin supuestos a partir de las funciones de probabilidad. Por lo anterior el CVA, al igual de lo que ocurre en el PCA, puede ser considerado un modelo libre de hipótesis.

Dos bases de datos con diferente número de *landmarks* han sido utilizadas: para el PCA, con la intención de reflejar y describir la trayectoria del cambio craneofacial ocurrida posterior al mestizaje en México se ha utilizado una proyección dos-dimensional de los datos de once puntos sagitales del cráneo (prosthion, nasion, glabella, bregma, lambda, opistocranio, inion, opisthion, basion, hormion y espina-nasal posterior). Mientras que para el CVA se incluyeron 39 *landmarks* que representan la morfología craneal generalizada.

A partir de ello, se obtuvo la gráfica de dispersión de las dos primeras variables canónicas (CV), adicionalmente a partir de la matriz de distancias de Mahalanobis un árbol de relaciones fenéticas ha sido elaborado mediante el algoritmo UPGMA (*Unweighted Pair Group Method using Arithmetic Mean*) y, además, con las probabilidades de pertenecer al grupo posterior al análisis discriminante se ha elaborado una gráfica que permite inferir la estructuración poblacional a partir de los cambios de la matriz genética del cráneo.

Todos los análisis estadísticos han sido realizados utilizando los paquetes informáticos PAST 1.97[©] (Hamer, *et al.*, 2001) (www.nhm.uio.no/norges/past/) y STATISTICA 8.0[©] (www.statsoft.com).

RESULTADOS

El Análisis de Componentes Principales (PCA) a partir de los datos morfométricos-geométricos craneales derivados del Análisis Generalizado de Procrustes (GPA) en cráneos prehispánicos, coloniales y recientes de México y España ha permitido contar con una primera aproximación hacia las principales agrupaciones naturales existentes entre

poblaciones y realizar el análisis de las trayectorias del cambio morfológico del cráneo posterior al mestizaje.

En la Figura 1 es posible observar la dispersión de cada cráneo con relación a las tres primeras componentes principales. Aunque en su conjunto, éstas explican un porcentaje bajo de la variabilidad original (50.6%), en general en gráfico del PCA es posible apreciar un grado elevado de traslape entre poblaciones cronológica y geográficamente separadas. Esto puede ser entendido producto de cambios generalizados del cráneo que se reflejan como un promedio ponderado con igual carga de varianza (autovalores) en las componentes. De esta manera, podemos ver que los grupos se solapan de manera importante por el efecto de la primera componente principal (PC1). Aunque en las componentes PC2 y PC3 existe una mayor separación de los grupos, esto está dado principalmente por el efecto de las poblaciones ancestrales indígena prehispánicas y europea (Wamba).

En la Figura 2 se ilustran las gradillas de deformación (TPS) asociadas con cada componente principal de la forma craneal sagital. De esta manera es posible evaluar que la primera componente principal (PC1) refleja cambios de la morfología craneofacial de manera generalizada, observándose hacia los valores negativos una mayor proyección glabellar, menor protrusión facial, aumento de la altura neurocraneal y flexionamiento de la base con abultamiento de la región basal occipital (xifobasia), mientras que hacia los valores positivos de la PC1 ocurre lo contrario, es decir, el tercio superior craneofacial demuestra un aplanamiento al mismo tiempo que el tercio medio se protruye, además se aprecia una disminución de la altura craneal y del abultamiento de la base.

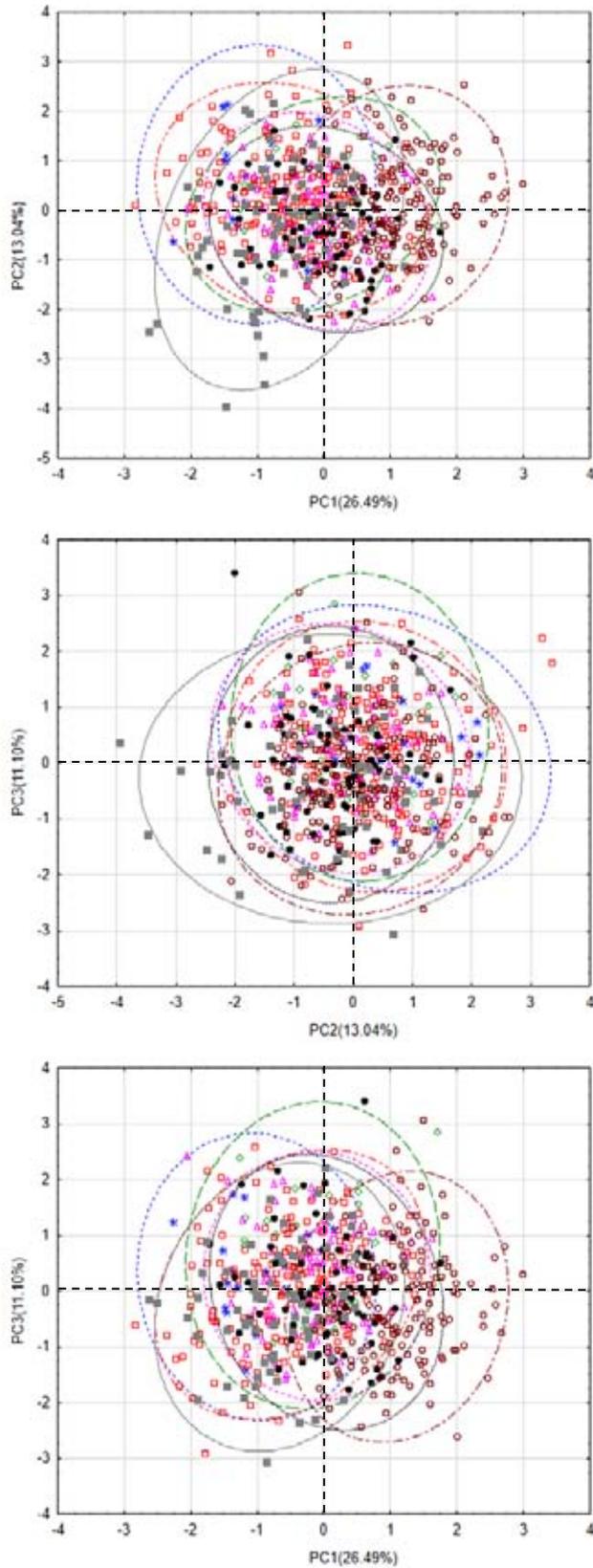


Figura 1. Diagrama de dispersión de las tres primeras componentes principales (PC) que reúnen en conjunto el 50.6% de la varianza total de la morfología craneal generalizada a partir del Análisis Generalizado de Procrustes. Contacto = cruz azul; Colonial temprano = cuadrado rojo sin relleno; Colonial medio = rombo verde sin relleno; Colonial tardío = triángulo rosa son relleno; Reciente = punto negro; Grupo ancestral americano = cuadro gris relleno; Grupo ancestral europeo = círculo marrón sin relleno.

Adicionalmente, el gráfico de temperaturas, permite apreciar un cambio asociado a la primera componente y que corresponde al alargamiento, en un sentido (hacia los valores negativos de la PC1) o acortamiento en otro, (valores positivos) de la región occipital. En conjunto, podemos entender lo anterior, como un cambio asociado a la primera componente principal (PC1) que explica la variación en cuanto la longitud neurocraneal, siendo los ejemplos que se ubican hacia los valores negativos evidentemente más largos en relación a los valores positivos de la PC1. Así mismo, el análisis de morfometría geométrica ha permitido evaluar que este cambio se debe no sólo a un efecto de aumento de tamaño encefálico en sentido anteroposterior, sino a un cambio morfológico que se relaciona tanto a la proyección de la región glabellar como a una mayor globularidad del occipucio. Por otro lado, también se puede apreciar cambios faciales que se encuentran relacionados a los neurocraneales, antes mencionados, siendo la región facial más baja y retruida en la medida que aumenta la longitud neural (Figura 2).

Aunado a lo antes descrito, las PC2 y PC3 han resumido cambios craneales regionalizados relevantes. En el caso de la segunda componente (PC2), es posible apreciar una importante variación de la región iniaca, la cual comprende, hacia los valores positivos, un aumento de altura craneal posterior dada por el elongamiento del hueso occipital, que puede ser comprendido al observar mayor aplanamiento al mismo tiempo que cambia el valor de angulación del clivus occipital. Para el caso de la PC3, aunque el occipital presenta importantes cambios regionalizados, éstos demuestran un efecto de aumento de altura de la región lambdica hacia los valores positivos y una constricción hacia los negativos.

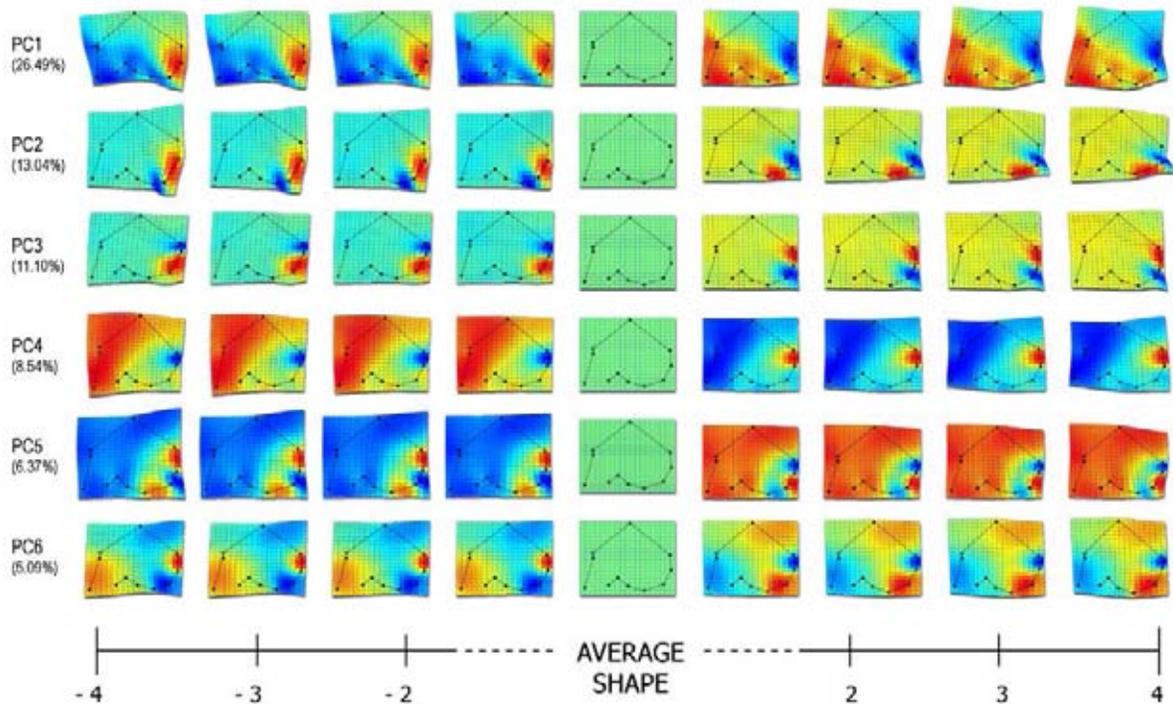


Figura 2. Morphing dos-dimensional a partir de las parrillas TPS del cambio morfológico craneal resumido en las seis primeras Componentes Principales (PC).

Dicho de otra manera, aunque las PC2 y PC3 comprenden la variación de la región occipital, es posible apreciar un cambio en la parte más baja de éste hueso (PC2) y otro cambio en la parte superior del mismo (PC3) y que al parecer son independientes entre ellos (Figura 2).

Al parecer, dichos cambios de la región posterior craneal han sido resumidos con autovalores que contribuyen en las componentes PC3 a PC5. Por otro lado, la varianza residual en la PC6 explica los cambios de la región basilar craneal (Figura 2).

A partir de lo descrito anteriormente, se puede considerar que la población ancestral indígena americana, que se representa con cráneos procedentes de Tlatilco (Preclásico), Teotihuacán (Clásico), Tlatelolco y Azcapotzalco (Postclásico), en el Análisis de Componentes Principales (PCA) se posicionan hacia los valores negativos de la PC1 y

cubriendo casi la totalidad del rango de la PC2. Aunque se superpone a todos los ejemplos de México, el traslape con la población ancestral Europea o peninsular es menor. De esta manera, podemos considerar que se caracterizan por ser cráneos con mayor longitud en sentido anteroposterior de la bóveda craneal, altura de la bóveda mayor y con región facial retruida y de mayor altura. Por su parte, la población ancestral peninsular (Española), representada en este trabajo mediante los cráneos de las colecciones Wamba (WAM) y del Museo Antropológico de Madrid (MAM) de la época Colonial (siglos XVI al XVII) y Contemporánea (siglos XX al XXI) respectivamente, en el PCA es el grupo más diferenciado (hacia los valores positivos de la PC1) caracterizado por menor longitud del cráneo en sentido anteroposterior, bóvedas más bajas (particularmente en la región posterior neurocraneal), caras más altas y protruidas y mayor expansión de la base craneal.

Es importante hacer notar que la población ancestral amerindia, en la PC2 presenta un rango de variación muy amplio que cubre casi la totalidad de las formas craneales relacionadas a dicha componente y que corresponde a la altura craneal posterior (occipital); mientras tanto, los cráneos de las series Wamba y del Museo Antropológico de Madrid se ubican, mayoritariamente, hacia los valores positivos de la PC2 y que corresponde a los cráneos con menor altura craneal posterior y mayor abultamiento de la base del hueso occipital (xifobasia) (Figura 1).

Por su parte, todas las series mexicanas de las épocas posteriores al desbordamiento hispánico, las cuales comprenden San Gregorio Atlapulco correspondiente al momento del contacto (Siglo XVI), del periodo Novohispano San José de los Naturales (Siglos XVII al XVIII) y San Juan de Dios (Siglos XVII al XVIII) y, por último, San Andrés y Santa Paula del periodo Independentista (Siglos XIX), se observan formando una agrupación natural entre ellas.

Aunque el análisis PCA, con fines ilustrativos ha sido presentado con la información de la forma sagital del cráneo, un análisis detallado implementando los datos tres-dimensionales presenta una dispersión semejante (Datos no mostrados).

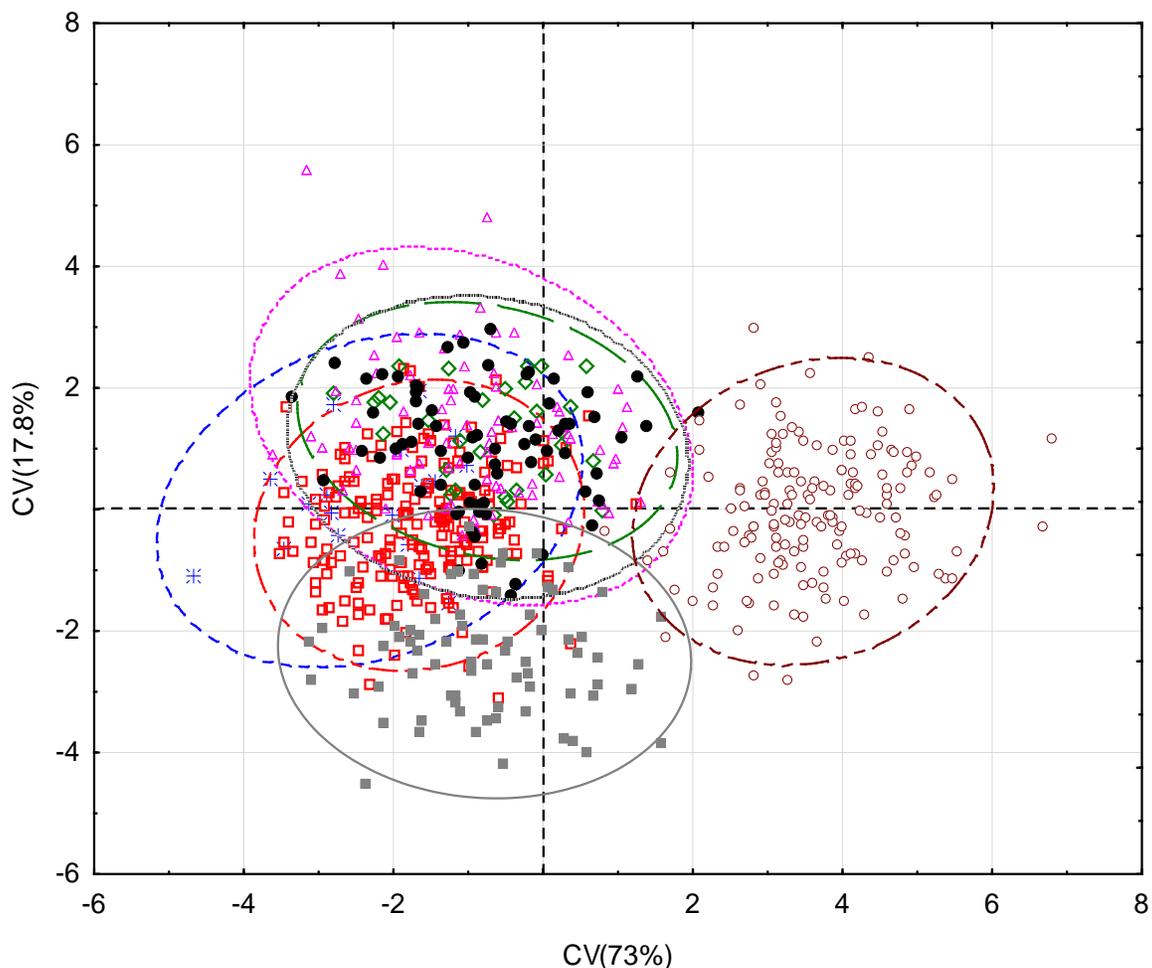


Figura 3. Diagrama de dispersión a partir de las dos primeras variables canónicas (CV) obtenidas a partir de la morfología craneofacial de poblaciones mestizas del Valle de México y poblaciones ancestrales prehispánicas de México y Coloniales y Recientes de España. Contacto = cruz azul; Colonial temprano = cuadrado rojo sin relleno; Colonial medio = rombo verde sin relleno; Colonial tardío = triángulo rosa con relleno; Reciente = punto negro; Grupo ancestral americano = cuadro gris relleno; Grupo ancestral europeo = círculo marrón sin relleno.

El análisis discriminante de variables canónicas (CVA) es una transformación de las variables de forma obtenidas mediante el análisis Generalizado de Procrustes de la morfometría geométrica, a través del cual fue posible evaluar gráficamente la máxima separación entre los grupos. Para este análisis, se utilizó un protocolo de 39 *landmarks* de las regiones neurocraneal, facial y basilar del cráneo. Luego del ajuste del GPA se realizó el análisis de componentes principales (PCA) con el propósito de contar con un número de variables en el CVA que no superen al número de casos. De esta manera fueron utilizadas las primeras dieciséis componentes principales (PC) que reúnen el 68.1% de la varianza total dada por las variables originales. Las distancias fenotípicas representadas en el gráfico de dispersión de las dos primeras CV (Figura 3), permite inferir las relaciones genéticas entre los diferentes grupos indígenas (prehispánicos), mestizos posthispánicos de México (contacto, colonia y de la época contemporánea) y Peninsulares (coloniales y recientes). Hay un grupo conformado por la serie de San Andrés y Santa Paula, San Juan de Dios y los cráneos recientes de la Colección-UNAM que muestra una diferenciación respecto a las otras series craneales como San Gregorio Atlapulco y San José de los Naturales. A su vez, los cráneos de la población prehispánica tienen una distancia de orden medio con respecto al resto de los grupos mexicanos. Mientras tanto, la población ancestral europea, representada por las series Wamba y MAM, se distribuyen con una distancia considerable de los grupos mexicanos (prehispánico, posthispánico y moderno) (Figura 3).

Las distancias de Mahalanobis han sido representadas en el árbol UPGMA luego de realizar 10,000 permutaciones (Figura 4). Estos resultados son consistentes con lo obtenido en el CVA, pudiendo observar un grupo conformado por las series de posthispánicas más tempranas como son San Gregorio Atlapulco (Contacto) y San José de los Naturales (principalmente del siglo XVII y XVIII). A su vez, se puede apreciar que San Andrés y

Santa Paula forman un conglomerado junto con San Juan de Dios y a su vez, éstas se encuentran en un nodo agrupadas con la serie mexicana de la época contemporánea (Colección-UNAM).

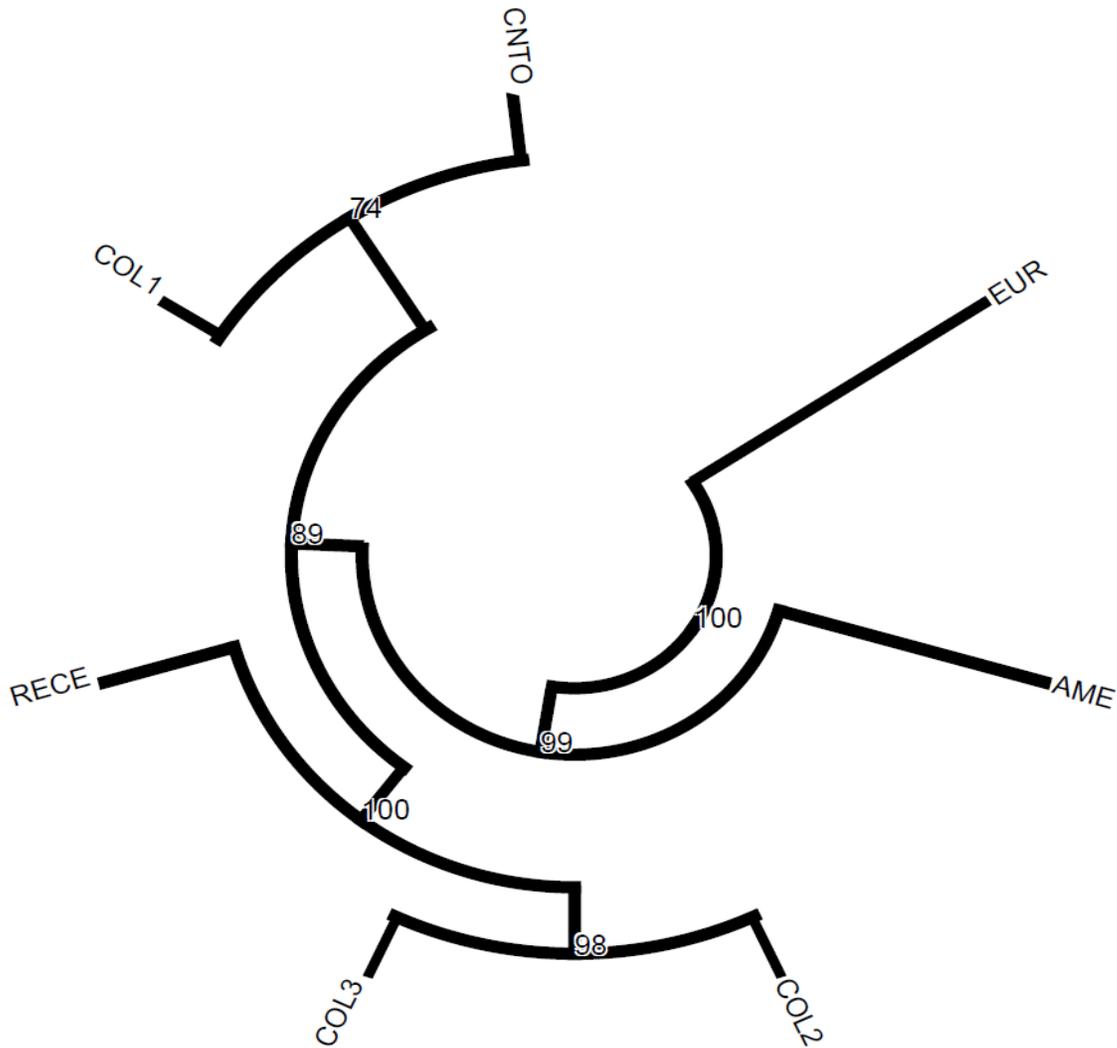


Figura 4. Árbol UPGMA circular no enraizado producido a partir de la matriz de distancias de Mahalanobis entre poblaciones cinco poblaciones mestizas y dos ancestrales. 10,000 permutaciones por *bootstrapping*. CNTO=San Gregorio Atlapulco, Siglo XVI; COL1=San José de los Naturales, Siglos XVII-XVIII; COL2=San Juan de Dios, Siglo XVIII; COL3=San Andrés y Santa Paula, Siglo XIX; RECE=Colección-UNAM, contemporáneo. La población ancestral europea se encuentra representada por grupos peninsulares de España de los siglos XIX y XX. Mientras que la población ancestral amerindia corresponde a grupos de los periodos preclásico, clásico y postclásico del Valle de México; como son Tlatilco, Teotihuacan, Azapotzalco y Tlatelolco.

Por otro lado, es posible apreciar que las poblaciones ancestrales, tanto la mexicana de época prehispánica como la española de Europa (colonial y contemporánea) constituyen ramas sin anidar con el resto de las poblaciones (poblaciones *outlier*) (Figura 4).

Es relevante mencionar que se obtuvieron valores de probabilidad por encima del 89% en todos los nodos del árbol, excepto en el caso de las series de San Gregorio y San José de los Naturales (74%) que refleja una relación entre poblaciones con probabilidad baja (Figura 4). No obstante es importante tener en cuenta que los árboles proporcionan un modelo simplificado de la historia genética sin que por ello se entienda, necesariamente, haya existido flujo de genes entre las poblaciones (Figura 4).

En lo que respecta al análisis de estructuras poblacionales, en este trabajo, partiendo de la configuración genética del cráneo se considera posible inferir que las distancias fenotípicas craneales y genéticas poblacionales se encuentran altamente correlacionadas, de esta manera la inferencia de la estructura e historia genética poblacional es factible a partir de la morfología craneal generalizada. De este modo, la probabilidad estimada de ancestría en cada cráneo a partir de las probabilidades de pertenecer al grupo posteriores al análisis discriminante, pueden permitir conocer el grado de estructuración existente al interior de las poblaciones. Como se muestra en la Figura 5, el componente amerindio (de la época prehispánica) es mayor tanto en las poblaciones del momento del contacto (San Gregorio Atlapulco) como en las más tempranas de la época novohispana (San José de los Naturales), no obstante, este componente se pierde hacia los grupos cronológicamente más tardíos. Es decir, en las poblaciones posteriores al Siglo XVIII el componente morfológico craneal amerindio tiene menor contribución en la estructura de las poblaciones, observándose una distribución particular tanto en San Juan de Dios como en San Andrés y

Santa Paula. De esta manera, la distribución aleatorizada de las probabilidades de pertenencia al grupo en estas dos últimas poblaciones, permite pensar que existe un alto grado de variabilidad biológica al interior de los grupos. Resulta de interés, que la población mexicana contemporánea presenta alta contribución de los grupos coloniales tardíos, aunque es un grupo bastante homogéneo en la distribución de sus probabilidades (Figura 5).

En todos los grupos americanos la contribución europea, inferida a partir de la probabilidad de pertenecer al grupo posterior al análisis discriminante del cráneo, puede considerarse mínima; aunque ésta aumenta en los grupos coloniales tardíos (Siglos XVIII al XX).

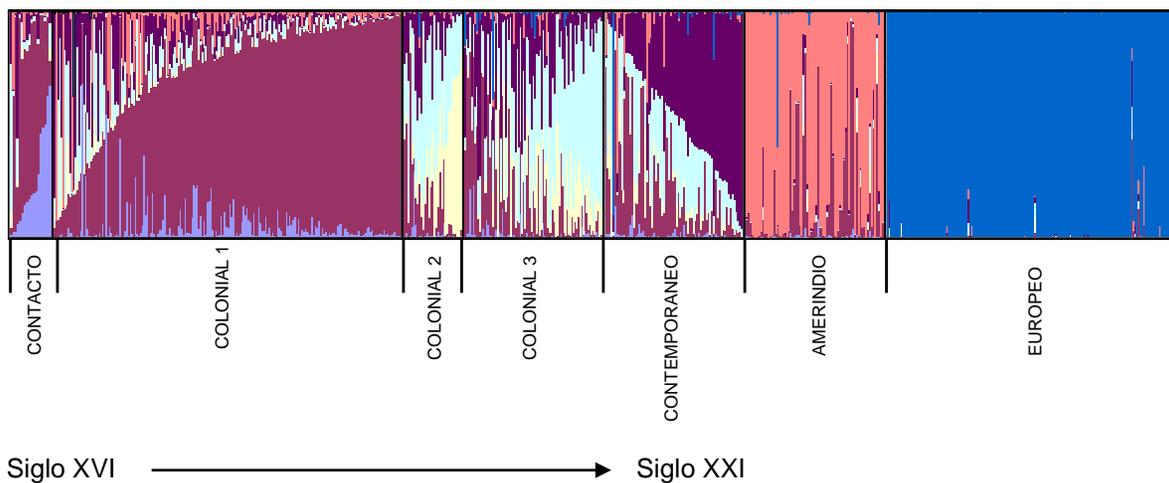


Figura 5. Estructura de poblaciones inferida a partir de la morfología craneofacial de poblaciones post-hispánicas desde el siglo XVI y hasta la época contemporánea en el Valle de México. Las barras representan las probabilidades acumulativas individuales de pertenencia al grupo posterior al análisis discriminante. La gráfica muestra evidencia de menor semejanza entre las poblaciones con respecto al distanciamiento temporal. No es posible confirmar continuidad entre las poblaciones prehispánicas y las contemporáneas. Un bajo componente ancestral europeo puede ser apreciado en todas las poblaciones novohispanas y recientes de México.

DISCUSIÓN

En nuestro trabajo, el patrón de estructuras poblacionales observado para el Valle de México, contrasta con lo previamente descrito por Rubí-Castellanos *et al* (2009) y que Hughes *et al* (2013) observaron regionalmente en México; estudiando la morfología craneal. Bajo estos postulados previamente descritos se ha supuesto que la densidad demográfica de los grupos prehispánicos de México influyó diferencialmente en las distintas poblaciones contemporáneas que habitan las diferentes regiones geográficas del país, lo cual sugiere que la variación craneométrica regional se encuentra bajo diferentes pautas de estructuración poblacional.

Nosotros hemos observado, en el Valle de México, un traslape moderado entre las poblaciones prehispánicas con relación a la de San Gregorio Atlapulco y que corresponde al momento del contacto entre españoles e indígenas (Siglo XVI).

No obstante, en las dos centurias posteriores, eventos poblacionales importantes ocurrieron en el Valle de México. En primera instancia, se debe tomar en cuenta la recuperación del número efectivo de la población indígena, que comienza en el siglo XVII y para el siglo XVIII correspondía a la población más numerosa (Cook y Borah, 1978). Esto conllevó grandes migraciones, desde todo el país, siendo la Ciudad de México el centro hegemónico rector (Aguirre, 1982).

Además hay que tomar en cuenta que en los inicios del Siglo XIX una guerra que llevara a la Nueva España a su independencia, tuvo un impacto importante a nivel poblacional (Morales 1978; Morales 1994). Por ejemplo, a partir de éste periodo se dejó de lado el sistema social y político de división basado en Castas. Además, en un lapso de tiempo

relativamente corto otra guerrilla (Revolución de 1910) causó la muerte entre el 8% y el 10% de la población local. La instauración de los gobiernos postrevolucionarios, trajo consigo políticas públicas que permitirían nuevos repartos de la tierra y reacomodos demográficos importantes. Sustituyendo grandes regiones agrícolas, con centros urbanos semi-industrializados. Fomentando, la migración de personas desde núcleos rurales hacia congregaciones con mayor densidad demográfica (Gutman *et al.*, 2000; Mendoza y Tapia, 2010).

Por último y no menos importante, según Márquez-Morfín (2012) la desigualdad ante la muerte en epidemias contacto-infecciosas diezmó a razón del estatus socioeconómico a los grupos de la Ciudad de México. Debido a la traza urbanística de la Ciudad, las epidemias del Colera y el Tifo en el Siglo XIX afectaron mayoritariamente a los grupos indígenas que habitaban las zonas marginales de la Ciudad.

Aunque recientemente, Ruiz-Linares y colaboradores (2014) han reportado una alta correlación entre la ancestría y la morfología cráneo-facial en diferentes poblaciones de Latinoamérica, al mismo tiempo, que se ha demostrado una correspondencia entre la estructura poblacional y la densidad demográfica de los grupos indígenas con respecto a su contribución en los mestizos, es importante hacer notar que en el Centro de México diversos eventos históricos podrían estar relacionados con la pérdida de contribución de ancestría indígena de manera local. Con esta investigación, hemos aportado datos que permiten detallar, el efecto de diversos eventos históricos ocurridos durante los últimos cinco siglos de historia en la Ciudad de México en los patrones de estructuración genética poblacional recientes.

EPÍLOGO

Los métodos numéricos y estadísticos desarrollados en la última década dejan la puerta abierta a una aproximación al material óseo fundamentada sólidamente en la teoría genético-poblacional. Así, las mediciones y observaciones tradicionales son ahora utilizadas como una herramienta para estimar el parentesco entre las poblaciones y comparar niveles de variabilidad (González-José, 2006).

En la presente investigación se han contrastado una serie de hipótesis que permite entender algunos procesos relacionados a la evolución del cráneo humano. Sobre la base de una discusión teórica constituida en la genética de poblaciones, así como de los postulados de la regulación génica del fenotipo a partir del genotipo.

En esta investigación se ha contrastado la hipótesis que el rostro humano demuestra presiones de selección sexual, de tal manera que, en algunos individuos del sexo masculino presenten ciertas características morfológicas (caras anchas en relación a su altura), debido a que en el transcurso evolutivo, los individuos con caras más anchas se reprodujeron con mayor éxito (Haselhuhn y Wong 2012).

En esta investigación se ha demostrado que el índice facial no presenta bajo dimorfismo sexual (no difiere entre hombres y mujeres) y los varones con mayores valores para ese

rasgo no dejan más descendencia. Por otro lado, se encontró que los hombres con caras anchas en relación a la altura tampoco tienden a presentar comportamientos más agresivos. Aunque ha sido obtenido un valor marginal de significancia estadística respecto a la asociación que puede observarse entre el índice facial y el éxito reproductivo en el sexo masculino ($p=0.0526$), es posible rechazar la hipótesis nula (en términos estadísticos) debido a que una proporción baja (5%) de la relación entre el índice facial y el *fitness* se debe a factores no azarosos. Además, el índice de correspondencia $R^2=0.0211$ permite darnos cuenta que una proporción baja (del 0.02%) de la varianza de del *fitness* puede ser explicado por la variabilidad de la morfología facial.

Con todo lo anterior, es posible afirmar que no existe evidencia científica que demuestre que un rasgo facial como la cara ancha en relación a la altura, ha sido moldeado por la selección sexual, es decir, que demuestre que los individuos masculinos con caras más anchas en el pasado hayan sido más agresivos y por lo tanto se hayan reproducido con mayor éxito.

Hasta donde es de nuestro conocimiento, no hay antecedentes de estudio donde se haya evaluado estadísticamente la asociación entre el *fitness* y el índice facial (fWHR), que es una de las evidencias más directas de la selección intra e intersexual.

En un siguiente apartado, con base a una investigación donde se presentan las bases para entender la relación que tienen ciertos polimorfismos del gen FGFR1 en la morfología normal de la cabeza (Coussens y van Dall 2005), en la presente investigación hemos proporcionado información novedosa sobre el efecto que el gen FGFR1 tiene en la integración morfológica de la cabeza humana. Adicionalmente, una investigación recientemente publicada aporta información que ha permitido darle mayor sustento a los resultados.

De esta manera Hünemeier y colaboradores (2014) mediante el análisis de morfometría geométrica tres-dimensional han probado el papel que tiene la mutación rs4647905:G>C del gen FGFR1 en el patrón y el nivel de integración de la cabeza. En el trabajo se han obtenido resultados que muestran que los individuos portadores del alelo derivado del rs4647905:G>C presentan mayores niveles de integración morfológica de la cabeza, especialmente en las estructuras faciales y en el espacio de la forma que se elimina explícitamente la parte modular de la covariación (Hunemeier *et al.*, 2014) (Figura 1).

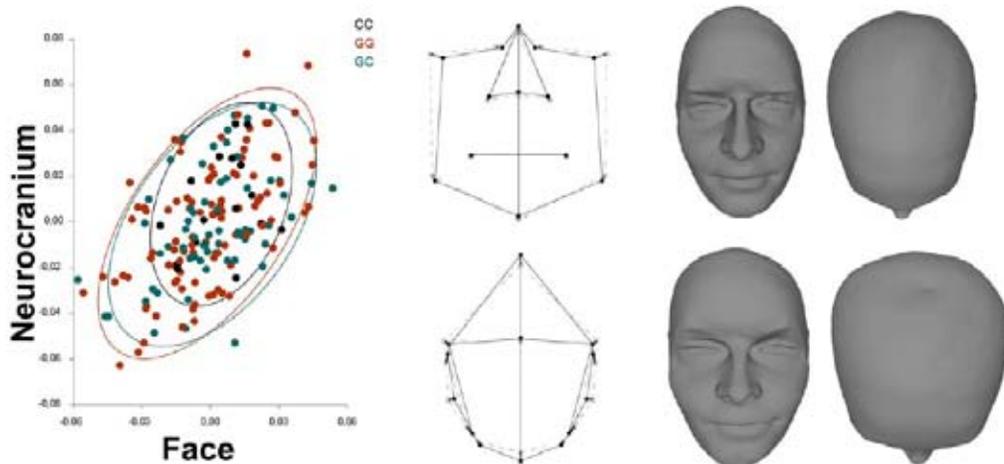


Figura 1. Diagramas de dispersión de la regresión de mínimos cuadrados (PLS) de las matrices de variación de la forma de la cara y del neurocráneo. Cada genotipo CC, GC y GG se identifican con elipses al 90% de confianza. Los polígonos representan los cambios del módulo facial (parte superior) y del neurocráneo (parte inferior) y que se encuentran asociados a los desplazamientos a través de las PLS. Adicionalmente se ilustran los Morphs superficiales que representan los cambios en la forma de la cabeza (en vista frontal y superior) relacionadas a los cambios que ocurren al modelar linealmente la covarianza entre los módulos craneales (Hunemeier *et al.*, 2014).

Para culminar, en esta investigación se ha re-evaluado el efecto que tuvo el mestizaje en México, posterior al desbordamiento hispánico, en la morfología craneofacial. Además de verificar que el mestizaje tuvo un efecto homogenizador de la varianza que existe entre poblaciones (Martínez-Abadías *et al.*, 2005), hemos podido corroborar que existen otros

cambios que no pueden ser explicados exclusivamente por un modelo de flujo genético. Particularmente, en este trabajo se ha propuesto que a partir del Siglo XIX ocurrieron importantes cambios craneofaciales en las poblaciones que habitaron el Centro de México.

REFERENCIAS

1. Abbink JG (1999) Violence, ritual and reproduction: culture and context in surma dueling. *Ethnology* 30: 227–242.
2. Ackermann RR, Rogers J, Cheverud JM. (2006). Identifying the morphological signatures of hybridization in primate and human evolution. *Journal of Human Evolution* 51:632-45.
3. Ackermann, R. R. (2002). Patterns of covariation in the hominoid craniofacial skeleton: implications for paleoantropological models, *Journal of Human Evolution*, vol. 43, no. 2, pp. 167–187.
4. Ackermann, R. R. (2005) Ontogenetic integration of the hominoid face, *Journal of Human Evolution*, vol. 48, no. 2, pp. 175–197.
5. Acuña-Alonzo V, Flores-Dorantes T, Kruit J, Villarreal-Molina T, Arellano-Campos O, Hünemeier T, Moreno-Estrada A, Ortiz-López M, Villamel-Ramirez H, León-Mimila P, Villalobos-Comparan M, Jacobo-Albavera L, Ramírez-Jimenez S, Sikora M, Zhang L-H, Pape TD, Granados-Silvestre MA, Montufar-Robles I, Tito AM, Zurita C, Bustos-Arriaga J, Cedillo-Barrón L, Gomez-Trejo C, Barquera-Lozano R, Vieira-Filho JPB, Granados J, Romero-Hidalgo S, Huertas-Vázquez A, González-Martin A, Gorostiza A, Bonatto SL, Rodríguez-Cruz M, Wang L, Tusié-Luna T, Aguilar-Salinas C, Lisker R, Moisés RS, Menjivar M, Salzano FM, Knowler WC, Bortolini MC, Hayden MR, Baier LJ, Canizales-Quinteros S. (2010). A functional ABCA1 gene variant is associated with low HDL-cholesterol levels and shows evidence of positive selection in Native Americans. *Hum Mol Genet* 19:2877-2885.
6. Aguirre Carlos. (1982). *La construcción de lo urbano: ciudad y campo en la Nueva España*, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Volumen 1:30-40.
7. Agustí Jordi. (1994). *La evolución y sus metáforas. Una perspectiva paleobiológica*. Metatemas 33, Tusquets, Barcelona.
8. Aiello and C. Dean. (1990) *An introduction to human evolutionary anatomy*. New York: Academic Press.
9. Amorim CEG, Wang S, Marrero AR, Salzano FM, Ruiz-Linares A, Bortolini MC. (2011). X-chromosomal genetic diversity and linkage disequilibrium patterns in Amerindians and non-Amerindian populations. *Am J Hum Biol* 23:299-304.
10. Andersson M (1994) *Sexual selection*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

11. Antón, S. Potts, R. y Aiello L. (2014) Evolution of early *Homo*: An integrative biological perspective, *Science* 465(6292):1-13.
12. Aoki K (1986). A stochastic model of gene-culture coevolution suggested by the “culture historical hypothesis” for the evolution of adult lactose absorption in humans. *Proc Natl Acad Sci*, 83: 2929–2933.
13. Archer J (2006) Testosterone and human aggression: an evaluation of the challenge hypothesis. *Neurosci Biobehav Rev* 30: 319–345.
14. Ayala Francisco (1978) Mecanismos de la evolución, *Investigación y ciencia*, 26:18-33.
15. Baab Karen L. (2008). The taxonomic implications of cranial shape variation in *Homo erectus*, *J Hum Evol.* 54(6):827-47.
16. Barrett JC, Fry B, Maller J, Daly MJ. (2005). Haploview: analysis and visualization of LD and haplotype maps. *Bioinformatics* 21:263-265.
17. Bautista, Josefina. (1986). *Los antiguos pobladores de Coyoacán, D.F. Estudio osteológico cultural*. [Tesis]. Escuela Nacional de Antropología e Historia. México.
18. Bautista J, Pijoan CM (1998) *Craneometría de reos: colección procedente de la penitenciaría del Distrito Federal. Cd. de México*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
19. Bautista, J. y Pijoan, C. (2003). Estudio métrico comparativo entre cráneos mexicanos (precerámicos y de principios del siglo XX). *Antropología y Biodiversidad*. I: 50-58.
20. Bautista J. y Ortega A. (2005). *Catálogo de los cráneos aislados de la Colección Solórzano*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
21. Bobick B E, Thornhill T M, Kulyk W M. (2007). Fibroblast growth factors 2, 4, and 8 exert both negative and positive effects on limb, frontonasal, and mandibular chondrogenesis via MEK-ERK activation. *J Cell Physiol* 211: 233–243.
22. Bookstein F. L., P. Gunz, P. Mittercker, H. Prossinger, K. Schæfer, and H. Seidler, (2003). Cranial integration in *Homo*: singular warps analysis of the midsagittal plane in ontogeny and evolution, *Journal of Human Evolution*, vol. 44, no. 2, pp. 167–187.
23. Bookstein, F. (1991). *Morphometric tools for landmark data. Geometry and biology*. Cambridge University Press.
24. Bookstein, F., Slice, D., Gunz, P. y Mitteroecker, P. (2004). Anthropology takes control of morphometrics. *Collegium Antropologicum*, 28 Suppl. 2 (2004) 121–132.

25. Bowles S (2009). Did warfare among ancestral hunter-gatherers affect the evolution of human social behaviors? *Science* 324: 1293–1298.
26. Browning BL, Browning SR. (2007). Rapid and accurate haplotype phasing and missing-data inference for whole-genome association studies by use of localized haplotype clustering. *Am J Hum Genet* 5:1084-1097.
27. Brunet, M.; Guy, F.; Pilbeam, D.; Mackaye, H.T.; Likius, A.; Ahounta, D.; Beauvilain, A.; Blondel, C.; Bocherens, H.; Boisserie, J.-R.; De Bonis, L.; Coppens, Y.; Dejax, J.; Denys, C.; Dusinger, Ph.; Eisenmann, V.; Fanone, G.; Fronty, P.; Geraads, D.; Lehmann, T.; Lihoreau, F.; Louchart, A.; Mahamat, A.; Merceron, G.; Mouchelin, G.; Otero, O.; Peláez Campomanes, P.; Ponce de León, M.S.; Rage, J.-C.; Sapanet, M.; Schuster, M.; Sudre, J.; Tassy, P.; Valentin, X.; Vignaud, P.; Viriot, L.; Zazzo, A. y Zollikofer, C.P.E. (2002). A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418:145-151.
28. Bryk J, Hardouin E, Pugach I, Hughes D, Strotmann R, et al. (2008) Positive Selection in East Asians for an EDAR Allele that Enhances NF-kB Activation. *PLoS ONE* 3(5): e2209.
29. Carre JM, McCormick CM (2008). In your face: facial metrics predict behavioural aggression in the laboratory and in varsity and professional ice hockey players. *Proc R Soc B* 275: 2651–2656.
30. Carré JM, McCormick CM, Mondloch CJ (2009). Facial structure is a reliable cue of aggressive behaviour. *Psychol Sci* 20: 1194–1198
31. Carrier, D. R. and Morgan, M. H. (2014), Protective buttressing of the hominin face. *Biological Reviews* 90(1): 330-346.
32. Castrejón, José Luis. 1996 *Análisis de componentes principales y otras proyecciones lineales*. [Tesis], Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
33. Cavalli-Sforza Luca y Cavalli-Sforza Francesco. (1999). *¿Quiénes somos? Historia de la diversidad humana*. Critica, España.
34. Chouard T. (2010). Revenge of the hopeful monster. *Nature* 463: 864-867.
35. Cicchetti D, Curtis WJ (2006). The developing brain and neural plasticity: Implications for normality, psychopathology, and resilience. In: *Developmental psychopathology: Developmental neuroscience* (eds. D Cicchetti, DJ Cohen). pp. 1–64. Vol. 2, 2nd edn. Hoboken, New York: Wiley.

36. Comas, Juan. (1962). *Las primeras Instrucciones para la Investigación Antropológica en México*. Cuadernos del Instituto de Historia, Serie Antropológica, No.16. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
37. Comas, Juan. (1968) Los restos óseos mexicanos en el Museo del Hombre, Paris. *Anales de Antropología*. 5:57-74. UNAM. México.
38. Comas, Juan. (1970) History of physical anthropology in Middle America. *Handbook of Middle American Indians*, 9:3-21.
39. Comas, Juan (1983). *Manual de antropología física*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
40. Comas, J. y Serrano, C. (1973) Craneología Cora-Hichol, México. *Anales de Antropología*. 10:311-318.
41. Comas, J., Serrano, C. y Jaén, T. (1981) Craneología de Jalapasco, Puebla. *Anales de Antropología*. 13:229-249.
42. Cook Sherburne y Borah Woodrow. (1978). *Ensayos sobre historia de la población: México y el Caribe*. México, Siglo XXI Editores, 1978.
43. Cooper DN. (1999). *Human Gene Evolution*. Oxford: Bios Scientific Publishers.
44. Correal Urrego G (1990). *Aguazuque: evidencias de cazadores, recolectores y plantadores en la altiplanicie de la Cordillera Oriental*. Bogotá. FIAN-Banco de la República.
45. Coussens AK, van Daal A. (2005). Linkage disequilibrium analysis identifies a FGFR1 haplotype-tag SNP associated with normal variation in craniofacial shape. *Genomics* 85:563-573.
46. Coutts JC, and Gallagher JT. (1995). Receptors for fibroblast growth factors. *Immunol. Cell. Biol.* 73 (6): 584–589.
47. de Azevedo. Soledad. (2013) *El proceso de mongolización en Asia y América: genética cuantitativa y poblacional aplicada al poblamiento del Nuevo Mundo*. [Tesis] Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad de La Plata, Argentina.
48. de Azevedo S, Nocera A, Paschetta C, Castillo L, González M, et al. (2011) Evaluating microevolutionary models for the early settlement of the New World: the importance of recurrent gene flow with Asia. *Am J Phys Anthropol* 146: 539–552.
49. de Terra, H., Steward, T. y Romero, J. (1949). *Tepexpan man*. Viking Found Pub. Anthropology, Núm. 11. New York.

50. Deaner RO, Goetz SMM, Shattuck K, Schnotala T (2012) Body weight, not facial width-to-height ratio, predicts aggression in pro hockey players. *J Res Pers* 46 (2) 235–238.
51. Dobzhansky, Theodosius (1955). *Evolution, genetics, and man*. John Wiley and Sons, New York.
52. Dryden, I. y Mardia, K. (1998). *Statistical shape analysis*. John Willey and Sons.
53. Eames BF, Schneider RA. (2008). The genesis of cartilage size and shape during development and evolution. *Development* 135: 3947–3958.
54. Eldredge, Niles. (2000) Una guerra de palabras. En: Jhon Brockman (Editor), *La tercera Cultura: Más allá de la revolución científica*. Metatemas 43, Barcelona, pp.111-119.
55. Enlow Dondal. (1998). *Crecimiento facial*. McGraw Hill. México.
56. Fagundes NJ, Ray N, Beaumont M, Neuenschwander S, Salzano FM, Bonatto SL, Excoffier L. (2007). Statistical evaluation of alternative models of human evolution. *Proceedings of National Academy of Science*, 6;104(45):17614-9.
57. Falconer, D. y Mackay, C. (2001). *Introducción a la genética cuantitativa*. Editorial Acribia, España.
58. Falk D, Zollikofer CPE, Morimoto N, Ponce de León MS (2012). Metopic suture of Taung (*Australopithecus africanus*) and its implications for hominin brain evolution. *Proceedings of National Academy of Science*, 109(22):8467–8470.
59. Fernández M. G. (2001). *Análisis morfométrico de una colección de cráneos del Museo de Antropología de la escuela de Medicina Legal*. [Tesis]. Universidad Complutense de Madrid.
60. Fernández, José Luis. (1991). La investigación paleoantropológica en México. Algunas posibilidades a partir del análisis funcional del cráneo. *Revista Mexicana de Estudios Antropológicos*, XXXVII: 49-71.
61. Ferrera Ríos, Arodi. (2011). *Evaluación de la asimetría facial mediante morfometría geométrica. Análisis de la simetría facial en una muestra de población mexicana*. [Tesis] Escuela Nacional de Antropología e Historia, México.
62. Flatz G, Rotthauwe HW (1973). Lactose nutrition and natural selection. *Lancet* 2: 76–77.

63. Foley RA (1991). How useful is the culture concept in early hominid studies? In: *The origins of human behaviour* (Ed. RA Foley), pp. 25–38. London: Unwin Heinmann.
64. Fujimoto, A., R. Kimura, J. Ohashi, K. Omi, R. Yuliwulandari, L. Batubara, M. S. Mustofa, U. Samakkarn, W. Settheetham-Ishida, T. Ishida, Y. Morishita, T. Furusawa, M. Nakazawa, R. Ohtsuka y K. Tokunaga. (2008). A scan for genetic determinants of human hair morphology: *EDAR* is associated with Asian hair thickness. *Human Molecular Genetics*, 15(6):835-43.
65. Gall FJ (1835). *On the Functions of the Brain and of Each of Its Parts: with Observations on the Possibility of Determining the Instincts, Propensities and Talents, or the Moral and Intellectual Dispositions of Men and Animals, by the Configuration of the Brain and Head*. 6 vols. Boston: Marsh, Capen & Lyon.
66. Garza, Isabel y Del Olmo, José Luis. (1990). Valoración de las técnicas métrica y no métrica en estudios de afinidades biológicas en poblaciones del pasado. *Estudios de Antropología Biológica*, 5: 133-142.
67. Garza, Isabel. (1985). *Estudio craneométrico de una población del Distrito Federal (Tlatelolco)*. [Tesis]. Escuela Nacional de Antropología e Historia. México.
68. Gilbert WH1, White TD, Asfaw B. (2003). *Homo erectus*, *Homo ergaster*, *Homo cepranensis*, and the Daka cranium. *J Hum Evol.* 45(3):255-9.
69. Gill, George. (1971). *The Prehistoric inhabitants of northern coastal Nayarit: Skeletal analysis y description of burials*. [Tesis], Kansas, University of Kansas.
70. Glaser, R., Broman, K.W., Schulman, R., Eskenazi, B., Wyrobek, A. y Wang Jabs E. (2003). The Paternal-Age Effect in Apert Syndrome Is Due, in Part, to the Increased Frequency of Mutations in Sperm. *The American Journal of Human Genetics*, (73);4:939-947.
71. Glaser, R., Jiang, W., Boyadjiev, S., Tran, A., Zachary, A., Van Maldergem, L., Johnson, D., Walsh, S., Oldridge, M., Wall, S., Wilkie, A., y Wang Jabs, E. (2000). Paternal Origin of FGFR2 Mutations in Sporadic Cases of Crouzon Syndrome and Pfeiffer Syndrome. *Am J Hum Genet.* 66(3):768-77.
72. Gómez-Valdés J. (2012) Laboratorio de Antropología Física de la Facultad de Medicina. *Revista de la Facultad de Medicina*, 55(3):59-62.
73. Gómez-Valdés, Jorge. (2009). *Contrastación de caracteres cuantitativos esqueléticos en grupos prehispánicos de México*. [Tesis] Universidad Nacional Autónoma de México, México.

74. González-José, Rolando (2003). *El poblamiento de la Patagonia. Análisis de la variación craneofacial en el contexto del poblamiento americano*. [Tesis]. Universitat de Barcelona. Departamento de Biología Animal. Barcelona, España.
75. González-José, Rolando. (2006). Aproximación a la historia y la estructura de las poblaciones a partir de la variabilidad en la morfología del cráneo. En: González-Martín, A. (Coordinador), *Historia Biológica del hombre en América*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México. pp. 131-166.
76. González-José, R, Dahinten S L, Luis M A, 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: 154–166.
77. 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.
78. 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.
79. González-José R, García-Moro C, Dahinten S, Hernández M (2002). Origin of Fuegian-Patagonians: an approach to population history and structure using R matrix and matrix permutation methods. *Am J Hum Biol* 14: 308-320.
80. González-José R, González-Martín A, Hernández M, Pucciarelli HM, Sardi M, et al. (2003) Craniometric evidence for Palaeoamerican survival in Baja California. *Nature* 425: 62–65.
81. 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. *American Journal of Physical Anthropology*, 123:69-77.
82. González-José, R. y González-Martín, A. (2004). *Protocolo para el proyecto: Buscando Aztlán, un estudio de las afinidades biológicas y el posible origen de los Mexicanos*. Universitat de Barcelona. (Inédito).
83. González-José, R., Escapa, I., Neves, W.A., Cuneo, R., Pucciarelli, H.M., (2008). Cladistic analysis of continuous modularized traits provides phylogenetic signals in *Homo* evolution. *Nature* 453, 775–779.
84. González-José, R., Martínez-Abadías, N., González-Martín, A., Bautista-Martínez, J., Gómez-Valdés, J., Quinto, M. & Hernández, M. (2007). Detection of a population replacement at the Classic-Postclassic transition in Mexico. *Proceedings of the Royal Society B* 274(1610), 681-8.

85. Goodwin, Brian (2000) La biología es una danza. En: Jhon Brockman (Editor), *La tercera Cultura: Más allá de la revolución científica*. Metatemas 43, Barcelona, pp.89-102.
86. Gould, Stepehn J. (2000) El cuadro dela vida. En: Jhon Brockman (Editor), *La tercera Cultura: Más allá de la revolución científica*. Metatemas 43, Barcelona, pp.47-68.
87. Gutmann M., McCaa R., Gutiérrez-Montes, R. y Gartton B. (2010). Los efectos demográficos de la revolución mexicana en Estados Unidos, *Historia Mexicana*, L(1):145-165.
88. Haile-Selassi, Y., Beverly Z. Saylor, Alan Deino, Naomi E. Levin, Mulugeta Alene & Bruce M. Latimer. (2012) A new hominin foot from Ethiopia shows multiple Pliocene bipedal adaptations, *Nature* 483:565-570.
89. Hammer, Ø., Harper, D.A.T., and P. D. Ryan. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1):9.
90. Haselhuhn MP, Wong EM (2012) Bad to the bone: facial structure predicts unethical behaviour. *Proc R Soc B* 279: 571–576.
91. Hernández, M., Martínez-Abadías, N., González-Martín, A., Bautista, J., Gómez-Valdés, J., Quinto-Sánchez, M., Esparza, M. y González-José, R. (2007). Contraste del mito Aztlán a partir de la morfometría geométrica (EDMA) de series craneales mexicanas. *Revista Española de Antropología Física*, 27:45-57.
92. Holloway R, Broadfield D.C. y Carlson K. (2014) New high-resolution computed tomography data of the Taung partial cranium and endocast and their bearing on metopism and hominin brain evolution. *Proceedings of National Academy of Science*, 111(36): 13022–13027.
93. Howells W W (1973). *Cranial Variation in Man. A Study by Multivariate Analysis of Patterns of Differences Among Recent Human Populations*. Papers of the Peabody Museum of Archeology and Ethnology. Cambridge, MA: Peabody Museum.
94. Howells WW (1989) *Skull shapes and the map. Craniometric analyses in the dispersion of modern Homo*. Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology. Cambridge, MA: Peabody Museum.
95. Hrdlicka, Ales. (1939). *Practical anthropometry*. The Wistard Institute of Anatomy and Biology.
96. Hünemeier T, Gómez-Valdés J, Ballesteros-Romero M, de Azevedo S, Martínez-Abadías N, Esparza M, Sjøvold T, Bonatto S, Salzano F, Bortolini M y González-

- José R. (2012). Cultural diversification promotes rapid phenotypic evolution in Xavante Indians. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(1): 73-77.
97. Hünemeier T, Amorim CEG, Azevedo S, Contini V, Rothhammer F, Dugoujon JM, Mazières S, Barrantes R, Villarreal-Molina MT, Paixao-Cortes VR, Salzano FM, Canizales-Quinteros S, Ruiz-Linares A and Bortolini MC. (2012b). Evolutionary responses to a constructed niche: ancient Mesoamericans as a model of gene-culture coevolution. *PLoS ONE* 7(6): e38862.
 98. Hünemeier T, Ruiz-Linares A, Silveira A, Salzano FM, Bortolini MC. (2010). Population data support the adaptive nature of HACNS1 human-chimpanzee differences in a limb expression domain. *Am J Phys Anthropol* 143:478-481.
 99. Hünemeier T, Salzano FM, Bortolini MC. (2009). TCOF1 T/Ser variant and brachycephaly in dogs. *Anim Genet* 40:357-358.
 100. Hünemeier Tábita, Gómez-Valdés Jorge, Everardo Paola, Ballesteros Monica, Macín Gaston, Sánchez Mejorada Gabriela, Canizales Samuel, Bortolini María Cátira, Acuña Victor. (2013). Frecuencias de un alelo del gen *EDAR* en totonacos de la Sierra Norte de Puebla y mestizos de la Ciudad de México, *Estudios de Antropología Biológica*, 16:453-464.
 101. Jablonka E, Lamb MJ (2005) *Evolution in Four Dimensions*. Cambridge: A Bradford Book/The MIT Press.
 102. Jiménez, Irene. (2006). Matemática indígena: cazadores recolectores. *Diario de Campo*, 82:74-79.
 103. Jones AG, Rosenqvist G, Berglund A, Avise JC (2005) The Measurement of Sexual Selection Using Bateman's Principles: An Experimental Test in the Sex-Role-Reversed Pipefish *Syngnathus typhle*. *Integr Comp Biol* 45: 874–884.
 104. Jungers WL, Falsetti AB, Wall CE. (1995). Shape, relative size, and size-adjustments in morphometrics. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 38: 137–161.
 105. Kamberov, Yana G., Wang Sijia, Tan Jingze, Gerbault Pascale, Wark Abigail, Longzhi Tan, Yang Yajun, Li Shilin, Tang Kun, Chen Hua, Powell Adam, Itan Yuval, Fuller Dorian, Lohmueller Jason, Mao Junhao, Schachar Asa, Paymer Madeline, Hostetter Elizabeth, Byrne Elizabeth, Burnett Melissa, McMahon Andrew P., Thomas Mark G., Lieberman Daniel E., Jin Li, Tabin Clifford J., Morgan Bruce A., Sabeti Pardis C. (2013). Modeling human evolution in mice: An adaptive variant of *EDAR* drives pleiotropic changes in mice and humans. *Cell* 14;152(4):691-702.
 106. Keita, S.O., Kittles. R.A., Royal, C.D., Bonney, G.E., Furbert-Harris, P. Dunston, G.M. Rotimi, C.N. (2004). Conceptualizing human variation. *Nature Genetics*, 36: S17-20.

107. Kendall Ryan T. y Feghali-Bostwick, Carol A. (2014). Fibroblasts in fibrosis: novel roles and mediators, *Front Pharmacol.* 5: 123.
108. Kim HJ, Rice DP, Kettunen PJ, Thesleff I. (1998). FGF-, BMP- and Shh-mediated signaling pathways in the regulation of cranial suture morphogenesis and calvarial bone development. *Development*, 125: 1241-1251.
109. Kimbel W.H., Johanson D. y Rak Y. (1994). The first skull and other new discoveries of *Australopithecus afarensis* at Hadar, Ethiopia. *Nature* 368(6470):449-451.
110. Kimbel W.H., Rak Y. (2010). The cranial base of *Australopithecus afarensis*: new insights from the female skull. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 27;365(1556):3365-76.
111. Kimbel, W.H., White, T.D. and Johanson, D.C. (1984). Cranial morphology of *Australopithecus afarensis*: A comparative study based on a composite reconstruction of the adult skull. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 64: 337–388.
112. Kimura, M. (1983). *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
113. Kimura, R., T. Yamaguchi, M. Takeda, O. Kondo, T. Toma, K. Haneji, T. Hanihara, H. Matsukusa, S. Kawamura, K. Maki, M. Osawa, H. Ishida y H. Oota. (2009). A Common Variation in EDAR Is a Genetic Determinant of Shovel-Shaped Incisors, *The American Journal of Human Genetics* 85:528-535.
114. Kramer RSS, Jones AL, Ward R (2012). A Lack of Sexual Dimorphism in Width-to-Height Ratio in White European Faces Using 2D Photographs, 3D Scans, and Anthropometry. *PLoS ONE* 7 (8) e42705.
115. Kula, Witold. (1980). *Las medidas y los hombres*. Siglo XXI, México.
116. Lagace R O, Swanson E C. Society-ANDAMANS.
http://lucy.ukc.ac.uk/EthnoAtlas/Hmar/Cult_dir/Culture.7826
117. Lagunas, Zaid. (1967). *Estudio métrico y morfológico de mandíbulas prehispanicas de México*. [Tesis]. Escuela Nacional de Antropología e Historia. México.
118. Laland, Kevin N., Odling-Smee, John and Myles, Sean. (2010). How culture shaped the human genome: bringing genetics and the human sciences together. *Nature Reviews Genetics* 11:137-148.
119. Lawson HA, Lesk AM, Miller W, Weiss KM. (2006). A comparative genomics approach to primate craniofacial evolution. *Am J Phys Anthropol* 129(Suppl. 42):119.
120. Leakey, L.S.B., P.V. Tobias, and J.R. Napier. (1964). A new species of genus *Homo* from Olduvai Gorge. *Nature*, 202:7-9.

121. Leakey, M.D., R.J. Clarke, and L.S.B. Leakey. (1971). New hominid skull from Bed I, Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature*, 232:308-312.
122. Lee I, Lehner B, Crombie C, Wong W, Fraser AG, Marcotte EM (2008) A single gene network accurately predicts phenotypic effects of gene perturbation in *Caenorhabditis elegans*. *Nat Genet* 2:181-188.
123. Lefevre CE, Lewis GJ, Bates TC, Dzhelyova M, Coetzee V, et al. (2012) No evidence for sexual dimorphism of facial width-to-height ratio in four large adult samples. *Evol Hum Behav*, 33(6): 623-627.
124. León, Nicolás. (1919). Historia de la antropología física en México. *American Journal of Physical Anthropology*, 3:229-264.
125. Lestrel, Pete. (1997). Morphometric of craneofacial form. En: Dixon, A., Hoyte, D. y Ronning, O. (Eds.), *Fundamentals of craniofacial growth*. CRC Press.
126. Levi B, Wan DC, Wong VW, Nelson E, Hyun J, Longaker MT. (2012). Cranial suture biology: from pathways to patient care. *J Craniofac Surg* 23:13-9.
127. Lewontin, Richard (1972). The apportionment of human diversity, *Evolutionary Biology*, 6:391-398
128. Lieberman D.E., Krovitz G.E., McBratney-Owen B. (2004). Testing hypotheses about tinkering in the fossil record: the case of the human skull. *J Exp Zool B Mol Dev Evol*. 15;302(3):284-301.
129. Lieberman, D. E., McBratney, B. M. and Krovitz, G. (2002). The evolution and development of cranial form in *Homo sapiens*, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(3): 1134–1139.
130. Lieberman, D.E. (2011a) *The Evolution of the Human Head*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
131. Lieberman, D.E. (2011b) Epigenetic integration, complexity, and the evolvability of the head: Re-thinking the functional matrix hypothesis. In *Epigenetics: Linking Genotype and Phenotype in Development and Evolution*. Eds, B. Hallgrímsson and B.K Hall, pp. 271-289. Berkeley: University of California Press.
132. Livingstone, F. B. (1958). Anthropological implications of sickle-cell distribution in West Africa. *American Anthropologist* 60, 533–562.
133. Lizarraga, Xabier. (2003). De la inquietud a la disciplina: la antropología física. En: Mansilla, J. y Lizarraga, X. (coordinadores) *Antropología física disciplina plural*. Colección de Divulgación. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes - Instituto Nacional de Antropología e Historia. México.

134. Lizarraga, Xavier. (2004). La antropología física: disciplina en expansión. En: Artis, Gloria (coordinadora). *La antropología en su lugar*. Colección Textos Básicos y Manuales. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
135. Lombroso C (1876) *L'Uomo Delinquente*. Milan: Hoepli.
136. Lonjou C, Zhang W, Collins A, Tapper WJ, Elahi E, Maniatis N, Morton NE. (2003). Linkage disequilibrium in human populations. *Proc Nat Acad Sci*, USA 100:6069-6074.
137. López-Alonso, S., Serrano, C. y Lagunas, Z. (1993). Bosquejo histórico de la antropología física en México. En: L. Arizpe y C. Serrano (coordinadores), *Balance de la antropología en América Latina y el Caribe*. IIA-CRIM, UNAM, México. 113-131.
138. López-Alonso, Sergio. (1965). Cinco cráneos procedentes de Tanquian, San Luis Potosí. *Anales del INAH*, XVII:181-194.
139. López-Bueis, I. (1998). *Indicadores de presión ambiental y dimorfismo sexual en los huesos largos de una población española (Wamba, Valladolid)*. [Tesis]. Universidad Complutense de Madrid.
140. Marian AJ. (2012). Molecular genetic studies of complex phenotypes. *Transl Res*, 159(2):64-79.
141. Martínez-Abadías, Neus. (2006). *Buscando Aztlan ¿Difusión cultural o reemplazo poblacional en el Valle Central de México?* [Tesis] Master en biología experimental, Universitat de Barcelona, Barcelona, España.
142. Martínez-Abadías, Neus. (2007). *Evolutionary patterns of the human skull. A quantitative genetic analysis of the human craniofacial phenotype*. [Tesis] Universitat de Barcelona. Barcelona, España.
143. Martínez-Abadías, N., González-José, R., González-Martín, A., Van der Molen, S., Talavera, A., Hernández, P. y Hernández, M. (2006). Phenotypic evolution of human craniofacial morphology after admixture: A geometric morphometric approach. *American Journal of Physical Anthropology*, 129:387-398.
144. Martínez-Abadías N, Esparza M, Sjøvold T, González-José R, Santos M, et al. (2009) Heritability of human cranial dimensions: comparing the evolvability of different cranial regions. *Journal of Anatomy* 214: 19–35.
145. Martínez-Abadías N, Heuzé Y, Wang Y, Jabs EW, Aldridge K, Richtsmeier JT. (2011). FGF/FGFR signaling coordinates skull development by modulating magnitude of morphological integration: evidence from Apert syndrome mouse models. *PLoS ONE*. 6(10):e26425.

146. Martínez-Abadías N, Esparza M, Sjøvold T, González-José R, Santos M, et al. (2012) Pervasive genetic integration directs the evolution of human skull shape. *Evolution* 66: 1010–1023.
147. Martínez-Abadías, N., Motch, S. M., Pankratz, T. L., Wang, Y., Aldridge, K., Jabs, E. W. and Richtsmeier, J. T. (2013), Tissue-specific responses to aberrant FGF signaling in complex head phenotypes. *Dev. Dyn.*, 242: 80–94.
148. Maynard Smith y Satzmary Eors. (2001). *Ocho hitos de la evolución*. Metatemas 67, Tusquets, Barcelona.
149. Mayr Ernst (1978) La evolución. *Investigación y Ciencia*, 26:139-149.
150. Mayr Ernst (2000) *Así es la biología*, Debate Pensamiento, México.
151. Medina, José A. (1965). *Estudio craneológico de un sitio del Preclásico, México*. [Tesis]. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
152. Mendoza Eulalia y Tapia Graciela. (2010). United Nations Population Fund. *Situación Demográfica de México 1910-2010*. 2010, pp:11-24.
153. Meza, Abigail. (2003). *Análisis de algunas variables anatómicas no métricas craneales y de Sinus frontalis en la población del barrio de Teotihuacán de La Ventilla 1992-1994*. [Tesis] Antropológicas. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
154. Monterroso, Pablo. (2005). *Los cráneos de la Cueva del Tecolote, análisis de un ritual*. [Tesis]. Escuela Nacional de Antropología e Historia. México.
155. Mooney MP, Siegel MI, Shith TD, Burrows AM. (2002). Evolutionary changes in the cranial vault and base: establishing the primate form. In: Mooney MP, Siegel MI editors. *Understanding craniofacial anomalies. The Ethiopathogenesis of Craniosynostoses and Facial Clefting*. New York:Wiley-Liss. pp. 275-294.
156. Morales, María Dolores. (1978). La expansión de la ciudad de México en el siglo XIX: el caso de los fraccionamientos. En Moreno Toscano, A. Ciudad de México. *Ensayo de construcción de una historia*. México: Secretaría de Educación Pública/Instituto Nacional de Antropología e Historia, 1978.
157. Morales, María Dolores. (1994). Cambios en la traza de la estructura vial de la ciudad de México, 1770-1855. En: Hernández, R. (Ed). *La ciudad de México en la primera mitad del siglo XIX*. México: Instituto de Investigaciones Dr. José María Luis Mora, 1994.

158. Morriss-Kay GM, Wilkie AO. (2005). Growth of the normal skull vault and its alteration in craniosynostosis: insights from human genetics and experimental studies. *J Anat* 207: 637–653.
159. Muenke M, Schell U, Hehr A, Robin NH, Losken HW, Schinzel A, Pulleyn LJ, Rutland P, Reardon W, Malcolm S, Winter RM. (1994) A common mutation in the fibroblast growth factor receptor 1 gene in Pfeiffer syndrome. *Nat Genet* 8, 269 - 274.
160. Murdoch GP (1967) *Ethnographic atlas: a summary*. Pittsburgh: The University of Pittsburgh Press.
161. Nei M. (2007). The new mutation theory of phenotypic evolution. *Proc Nat Acad Sci*, 104:12235-12242.
162. Nei M, Saitou N (1986) Genetic relationship of human populations and ethnic differences in reaction to drugs and food. *Prog Clin Biol Res* 214: 21–37.
163. Opperman, LA. (2000). Cranial sutures as intramembranous bone growth sites. *Dev Dyn* 219:472–485.
164. Ornitz D. M., Itoh N. (2001). Fibroblast growth factors. *Genome Biol.* 2:3005 10.1186/gb-2001-2-3-reviews3005.
165. Özener B (2011) Facial width-to-height ratio in a Turkish population is not sexually dimorphic and is unrelated to aggressive behavior. *Evol Hum Behav* 3: 169–173.
166. Paixão-Cortes VR, Braga T, Salzano FM, Mundstock K, Mundstock CA, Bortolini MC. 2011. PAX 9 and MSX1 transcription factor genes in non-syndromic dental agenesis. *Arch Oral Biol* 56:337-344.
167. Paschetta Carolina. (2012). *La transición tecnológica en humanos modernos y su impacto en la morfología craneofacial: una evaluación de la plasticidad en respuesta al estrés masticatorio*. [Tesis] Universidad Nacional de Río Cuarto. Argentina.
168. Paschetta C, de Azevedo S, Castillo L, Martínez-Abadías N, Hernández M, et al. (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.
169. Pereira TV, Salzano FM, Mostowska A, Trzeciak VH, Ruiz-Linares A, Chies JAB, Saavedra C, Nagamachi C, Hurtado AM, Hill K, Castro-de-Guerra D, Silva-Junior WA, Bortolini MC. (2006). Natural selection and molecular evolution in primate PAX 9 gene, a major determinant of tooth development. *Proc Nat Aca Sci*, 103:5676-5681.
170. Peskin M, Newell FN (2004). Familiarity breeds attraction: effects of exposure on the attractiveness of typical and distinctive faces. *Perception* 33: 147–157.

171. Pinker S (2011). *The better angels of our nature: why violence has declined*. London: Penguin Books.
172. Pound N, Penton-Voak IS, SurrIDGE AK (2009). Testosterone responses to competition in men are related to facial masculinity. *Proc R Soc Lond B* 276: 153–159.
173. Price ME, Dunn J, Hopkins S, Kang J (2011). Anthropometric correlates of human anger. *Evol Hum Behav* 33: 174–181.
174. Pucciarelli, Hector. (2008). *Evolución y diversificación biológica humana desde la perspectiva craneofuncional*, UNAM, México
175. Pucciarelli HM, Sardi ML, Jimenez López CL, Sanchez CS (2003) Early peopling and evolutionary diversification in America. *Quat Int* 109: 123–132.
176. Pucciarelli, H., Sardi, M. y Jiménez, J. (2003). Poblamiento temprano de América y diversificación evolutiva". *Estudios de Antropología Biológica*, 11: 661-678.
177. Pucciarelli, H., Sardi, M., Serrano, C. y Ramírez-Rozzi, F. (2006). La diversidad pleistoceno-holocénica del valle de México, ¿Puede ser explicada por evolución selectiva? En: Jiménez-López, J., González, S., Pompa, J. y Ortiz, F. (coordinadores), *El hombre temprano en América y sus implicaciones en el poblamiento de la cuenca de México*, Colección Científica, No.500, INAH, México, pp.175-183.
178. Pucciarelli E, Neves W A, González-José R, Sardi M L, Ramirez-Rozzi F, et al. (2006). East–West cranial differentiation in pre-Columbian human populations of South America. *HOMO*. 57: 133–150.
179. Pucciarelli HM, González-José R, Neves WA, Sardi ML, Rozzi FR (2008) East-West cranial differentiation in pre-Columbian populations from Central and North America. *J Hum Evol* 54: 296–308.
180. Puts DA (2010). Beauty and the beast: mechanisms of sexual selection in humans. *Evol Hum Behav* 31: 157–175.
181. Quinto-Sánchez, Mirsha. (2007). *Morfometría geométrica craneofacial: inferencias en la historia biológica de los pobladores de Teotihuacan*. [Tesis], Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
182. Quinto-Sánchez, Mirsha. (2010). *Morfometría geométrica craneofacial de México. Procesos microevolutivos y contextos históricos*. [Tesis] Maestría en Antropología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
183. Relethford, Jhon. (2002). *The Human Species. An Introduction to Biological Anthropology*. McGraw-Hill.

184. Relethford JH, Harpending HC (1994). Craniometric variation, genetic theory, and modern human origins. *Am J Phys Anthropol* 95: 249–270.
185. Relethford JH, Crawford MH, Blangero J (1997). Genetic drift and gene flow in post-famine Ireland. *Hum Biol* 69: 443–465.
186. Rice DP, Rice R., Thesleff, I. (2003). Fgfr mRNA isoforms in craniofacial bone development. *Bone*, 33:14-27.
187. Rogers D. y Ehrlich P. (2007). Natural selection and cultural rates of change, *Proceedings of National Academy of Sciences*, 105(9):3416-3420.
188. Rogers R (1995) *Destiny's landfall: a history of Guam*. Honolulu: University of Hawaii Press.
189. Romano, Arturo. (1953). Nota preliminar sobre los restos humanos subfósiles de Santa María Aztahuacan, D.F. *Anales del INAH*, VII: 65-74.
190. Romano, Arturo. (1956). *Los restos óseos humanos de la cueva de La Candelaria, Coahuila. Craneología*. [Tesis], Escuela Nacional de Antropología e Historia, SEP-INAH, México.
191. Romano, Arturo. (1970). Pre-ceramic human remains, *Handbook of Middle American Indians*, 9:22-23, The University of Texas Press, Austin, Texas.
192. Romano, Arturo. (1974). Restos óseos pre-cerámicos de México. En: Javier Romero (Coordinador), *Antropología física época prehispánica. México: Panorama histórico y cultural* 3:197-227, Secretaría de Educación Pública, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
193. Romano, Arturo. (1996). La craneología antropológica en México. En: López-Alonso, S., Serrano, C., y Márquez, L. (editores), *La antropología física en México: estudios sobre la población antigua y contemporánea*. Instituto de Investigaciones Antropológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México. pp. 34-54.
194. Romano, A. (2005). *Los restos óseos humanos de la Cueva de La Candelaria, Coahuila: Craneología*. Vol. 477. Colección científica. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Mexico D. F.
195. Romano, A., Bautista, J. y Gómez-Valdés, J. (2007). Análisis de la variabilidad intragrupal de algunas poblaciones del norte de México. *Estudios de Antropología Biológica*. 13:97-115.
196. Rosales-López, A. & Fujita, H. (2000). *La Antigua California Prehispánica: la vida costera en El Conchalito*. INAH México.

197. Roseman CC, Willmore KE, Rogers J, Hildebolt C, Sadler BE, Richtsmeier JT, Cheverud JM. (2010). Genetic and environmental contributions to variation in baboon cranial morphology. *Amer J Phys Anthropol*, 143:1-12.
198. Rothhammer F, Silva C (1989) People of Andean South America. *Am J Phys Anthropol*. 78: 403-420.
199. Ruiz-Linares A, Adhikari K, Acuña-Alonzo V, Quinto-Sanchez M, Jaramillo C, Arias W, Fuentes M, Pizarro M, Everardo P, de Avila F, Gómez-Valdés J, León-Mimila P, Hunemeier T, Ramallo V, Silva de Cerqueira CC, Burley MW, Konca E, de Oliveira MZ, Veronez MR, Rubio-Codina M, Attanasio O, Gibbon S, Ray N, Gallo C, Poletti G, Rosique J, Schuler-Faccini L, Salzano FM, Bortolini MC, Canizales-Quinteros S, Rothhammer F, Bedoya G, Balding D, Gonzalez-José R. (2014). Admixture in Latin America: Geographic Structure, Phenotypic Diversity and Self-Perception of Ancestry Based on 7,342 Individuals. *PLoS Genetics*. 10(9): e1004572.
200. Sabeti, P. C. Reich DE, Higgins JM, Levine HZ, Richter DJ, Schaffner SF, Gabriel SB, Platko JV, Patterson NJ, McDonald GJ, Ackerman HC, Campbell SJ, Altshuler D, Cooper R, Kwiatkowski D, Ward R, Lander ES. (2002). Detecting recent positive selection in the human genome from haplotype structure. *Nature* 419, 832–837.
201. Sabeti, P. C. Schaffner SF, Fry B, Lohmueller J, Varilly P, Shamovsky O, Palma A, Mikkelsen TS, Altshuler D, Lander ES. (2006). Positive natural selection in the human lineage. *Science* 312, 1614–1620.
202. Sabeti, P., P. Varilly, B. Fry, J. Lohmueller, E. Hostetter, C. Cotsapas, X. Xie, E. H. Byrne, S. A. McCarroll, R. Gaudet, S. F. Schaffner, E. S. Lander and The International HapMap Consortium. (2007). Genome-wide detection and characterization of positive selection in human populations, *Nature*, 449:913-919.
203. Salas, Ma. Elena. (1982). *La población de México-Tenochtitlan. Estudio de osteología antropológica*. Colección Científica 126. INAH. México.
204. Salzano FM, Bortolini MC. (2002). *Evolution and Genetics of Latin American Populations*. Cambridge:Cambridge University Press 512p.
205. Sandoval, Alfonso. (1982). Hacia una historia genealógica de la antropología física. *Estudios de Antropología Biológica*, 1: 25-49.
206. Schluter D (1996) Adaptive radiation along genetic lines of least resistance. *Evolution* 50: 1766–1774.
207. Schroeder KB, Schurr TG, Long JC, Rosenberg NA, Crawford MH, Tarskaia LA, Osipova LP, Zhadanov SI, Smith DG. (2007). A private allele ubiquitous in the Americas. *Biol Lett* 3:218–223.

208. Scott IML, Pound N, Stephen ID, Clark AP, Penton-Voak IS (2010) Does masculinity matter? The contribution of masculine face shape to male attractiveness in humans. *PLoS ONE* 5: e13585.
209. Senut, B., M. Pickford, D. Gommery, P. Mein, C. Cheboi, and Y. Coppens Y. (2001). First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris, série 2a* 332:137–44.
210. Serrano, Carlos. (1972). Una serie de cráneos procedentes de Campeche, México. *Anales de Antropología, IX*: 175-188.
211. Serrano, C. y Ramos, R. (1984). *Perfil bioantropológico de la población prehispánica de San Luis Potosí*. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
212. Serrano, C. y Villanueva. M. (1988). La antropología física. En: Carlos García Mora (coord.), *La Antropología en México, Panorama Histórico*. Colección Biblioteca del INAH, México. Instituto Nacional de Antropología e Historia.
213. Slice D. (2005). Modern Morphometrics. In: Dennis Slice (Ed.), *Modern Morphometrics in Physical Anthropology*, Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
214. Sperber GH. (2001). *Craniofacial Development*. London: BC Decker Inc.
215. Sperber GH. (2002). Craniofacial embryogenesis: normal developmental mechanisms. In: Mooney MP, Siegel MI, editors. *Understanding Craniofacial Anomalies. The Ethiopathogenesis of Craniosynostoses and Facial Clefting*. New York: Wiley-Liss; pp. 31–60.
216. Stebbins Ledyard (1977). *Procesos de la evolución orgánica*, Prentice Hall International, Cliffs, N.J.
217. Stirrat M, Perrett DI (2012). Face structure predicts cooperation: men with wider faces are more generous to their in-group when out-group competition is salient. *Psychological Science* 23: 718–722.
218. Stirrat M, Stulp G, Pollet TV (2012) Male facial width is associated with death by contact violence: Narrow-faced males are more likely to die from contact violence. *Evol Hum Behav* 33: 551–556.
219. Strait, D. S. (2001). Integration, phylogeny, and the hominid cranial base, *American Journal of Physical Anthropology*, 114(4):273–297.
220. Suwa, G., Asfaw B., Kono R.T., Kubo D., Lovejoy C.O. y White T. (2009). The *Ardipithecus ramidus* skull and its implications for hominid origins. *Science* 326(5949):68.

221. Szabo-Rogers HL, Smithers LE, Yakob W, Liu KJ. (2010). New direction in craniofacial morphogenesis. *Devel Biol* 341: 84-94.
222. Tapadia MD, Cordero DR, Helms J (2005). It's all in your head: new insights into craniofacial development and deformation. *J Anat* 207:461-77.
223. Testut, L., Latarjet, A. y Latarjet, M. (1988). *Tratado de Anatomía humana* (4 volúmenes), Salvat Editores S.A., Barcelona.
224. Terrazas, A. y Benavente, M. (2006). Estudio preliminar de tres cráneos tempranos, procedentes de cuevas sumergidas de la costa este de Quintana Roo. En: Jiménez-López-, J., Polaco, O., Martínez, G. y Hernández, R. (editores), *Segundo Simposio Internacional, El hombre temprano en América*, CONACULTA-INAH, México. pp.189-197.
225. The maravans of the Southern India. In *The Asiatic journal and monthly register for British, foreign India, China and Australia*. Vol XXII New series. London. 1837 Wm. H. and Allen and Co.
226. Thornhill R, Gangestad SW (1999). Facial attractiveness. *Trends Cogn Sci* 3: 452–460
227. Trancho, G.J., Jiménez, S. & Robledo B. (1992). *Non-metric traits in the human skull from Spanish population (Wamba, XV-XVII ad)* VIIth Congress European Anthropological Association.
228. Travis CB (2003) *Evolution, Gender and Rape*. Cambridge, MA: The MIT Press.
229. Van der Hout AH, Oudesluijs GG, Venema A, Verheij JB, Mol BG, Rump P, Brunner HG, Vos YJ, van Essen AJ. (2008). Mutation screening of the Ectodysplasin-A receptor gene EDAR in hypohidrotic ectodermal dysplasia. *European Journal of Human Genetics*, 16(6):673-9.
230. Vera, J. y Guzmán, C. (1990). Craneometría, paidmorfismo y evolución humana. *Estudios de Antropología Biológica*, 5: 201-218.
231. Vera, José Luis. (2003) ¿Qué significa ser humano según la antropología física? La ciencia a la búsqueda del centauro ontológico. En: Mansilla, J. y Lizarraga, X. (coordinadores) *Antropología física disciplina plural*. Colección de Divulgación. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes - Instituto Nacional de Antropología e Historia. México.
232. Villanueva. María. (1982). La antropología física de los antropólogos físicos en México. Inventario Bibliográfico. *Estudios de Antropología Biológica*, 1: 75-124.

233. Villanueva, M., Serrano, C. y Vera, J. (1999). *Cien años de antropología física en México. Inventario bibliográfico*. Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM, México.
234. West, B.A. (2009). *Encyclopedia of the Peoples of Asia and Oceania*. Infobase Publishing, New York.
235. Weston EM, Friday AE, Johnstone RA, Schrenk F (2004). Wide faces or large canines? The attractive versus the aggressive primate. *Proc R Soc B* 271: S416–S419.
236. Weston EM, Friday AE, Liò P (2007). Biometric evidence that sexual selection has shaped the hominin face. *PLoS ONE* 2: e710.
237. White T., Suwa G., Hart W.K., Walter R.C., WoldeGabriel G., de Heinzelin J., Clark D., Asfaw B. y Vrba E. (1993). New discoveries of *Australopithecus* at Maka in Ethiopia. *Nature*, 366(6452):261-265.
238. White T., Asfaw B., Beyene T., Haile-Selassie T., Lovejoy O.L., Suwa G., y WoldeGabriel G. (2009). *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science*, 326(5949):75-86.
239. Wiercinski, A. (1971). Afinidades raciales de algunas poblaciones antiguas de México. *Anales del INAH*, 2:123-143.
240. Wilkie O. (1997). Craniosynostosis: genes and mechanisms. *Hum Mol Genet* 6:1647-56.
241. Williams, George (2000). Un paquete de información. En: Jhon Brockman (Editor), *La tercera Cultura: Más allá de la revolución científica*. Metatemas 43, Barcelona, pp.35-68.
242. Wong EM, Ormiston ME, Haselhuhn MP (2011) A face only an investor could love: CEOs' facial structure predicts their firms' financial performance. *Psychol Sci* 22: 1478–1483.
243. Zelditch M, Swiderski D, Sheets D. and Fink W. (2004). *Geometric Morphometrics for Biologists*. Elsevier Academic Press, New York and London.

APÉNDICE

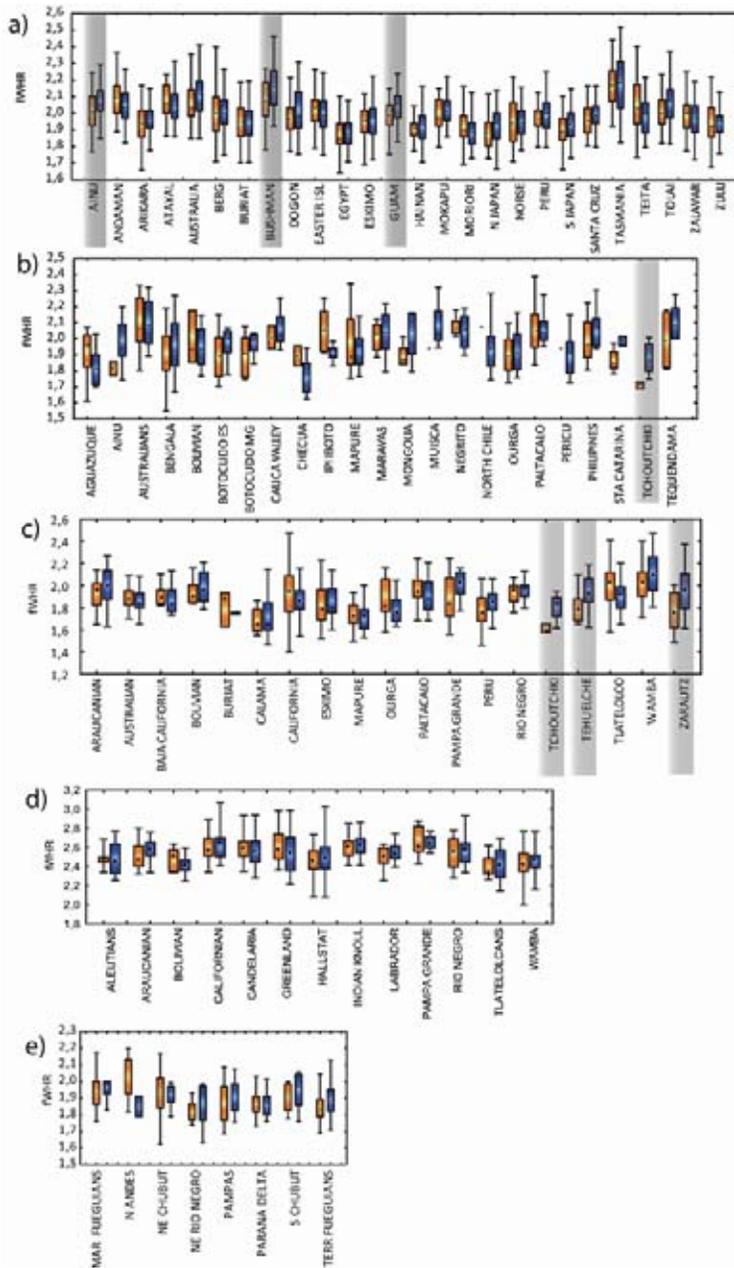


Figura S1. Gráfica de cajas y bigotes del índice fWHR que representa las diferencias intersexuales a través de las poblaciones de cada base de datos. a) base de datos Howells; b) base de datos de Pucciarelli, c) base de datos morfometría geométrica 2D, d) base de datos morfometría geométrica 3D, e) base de datos de los grupos de la Patagonia. Cuadrado: mediana; caja: rango intercuartílico al 25% -75%; bigote: valores mínimo-máximo. Naranja: mujeres, azul: varones. Las poblaciones que muestran un mayor índice fWHR en hombres de manera significativa (prueba *t*-student para muestras independientes) están marcadas con un recuadro gris.

Tabla S1. Detalles de la muestra para cada base de datos, incluyendo las clasificaciones socioculturales de Pinker.

Nombre de la muestra ^a	Sociedades pre-estatales		Sociedades estatales	País/región	Tamaño de muestra F/M/Total
	Simple Nomadas cazadores recolectores	Mayor complejidad Forageros- horticultores y/o pastores			
Howells database					
Ainu		X		North Japan	48/38/86
Andaman	X			Andaman Island	35/35/70
Arikara		X		North America	42/27/69
Atayal		X		Taiwan aboriginal	29/18/47
Australia ^b	X			Australia	52/49/101
Berg			X	Austria	56/53/109
Buriat		X		Russia	55/54/109
Bushman ^c	X			South Africa	41/49/90
Dogon			X	Mali	47/52/99
Easter Island		X		Easter Island	49/37/86
Egypt ^d			X	Egypt	58/53/111
Eskimo	X			Greenland	53/55/108
Guam		X		Guam Island/Micronesia	30/27/57
Hainan			X	China	45/38/83
Mokapu		X		Hawai	51/49/100
Moriori		X		Chatham Island	57/51/108
North Japan			X	North Japan	55/32/87
Norse			X	Norway	55/55/110
Peru			X	Peru	55/55/110
South Japan			X	Japan	50/41/91
Santa Cruz	X			Santa Cruz/California	51/51/102
Tasmania	X			Tasmania	45/42/87
Teita		X		Kenya-Uganda	33/50/83
Tolai	X			Melanesia	56/54/110
Zalavár			X	Hungary	53/45/98
Zulu		X		South Africa	55/46/101
Pucciareli Database					
Ainu		X		North Japan/Russia	2/22/24
Aguazuque	X			Colombia	12/9/21
Australian ^e	X			Australia	6/15/21
Bengali			X	India	12/14/26
Bolivian ^f		X		Bolivia	3/27/30
Botocudo ES	X			Brazil	8/10/18
Botocudo MG	X			Brazil	6/8/14
Cauca Valley		X		Colombia	2/15/17
Checua	X			Colombia	2/7/9
Ipi-Iboto	X			Venezuela	7/9/16
Maipure	X			Venezuela	12/13/25
Maravas		X		Southern India	5/12/17
Mongol		X		Mongolia	10/7/17
Muisca			X	Colombia	1/12/13
Negrito	X			Phillipines	9/9/18
North Chile		X		Chile	1/17/18
Ourga		X		Mongolia	8/11/19
Paltacalo	X			Ecuador	12/28/40
Pericu	X			Baja California/Mexico	1/20/21
Phillipines				Phillipines	11/13/24
Santa Catarina ^g	X			Brazil	6/2/8
Tchoutchki ^h	X			Russia	3/11/14
Tequendama	X			Colombia	4/6/10

Continuación Tabla S1. Detalles de la muestra para cada base de datos, incluyendo las clasificaciones socioculturales de Pinker.

Nombre de la muestra ^a	Sociedades pre-estatales		Sociedades estatales	País/región	Tamaño de muestra
	Simple Nomadas cazadores recolectores	Mayor complejidad Forageros- horticultores y/o pastores			
F/M/Total					
2D GM database					
Araucanian		X		Argentina	25/17/42
Australian ⁱ	X			Australia	16/16/32
Baja California	X			México	9/10/19
Bolivian ^j		X		Bolivia	6/12/18
Buriat		X		Russia	3/5/8
Calama		X		North Chile	11/12/23
California		X		USA	19/26/45
Eskimo	X			Greenland	28/19/47
Maipure	X			Venezuela	17/21/38
Ourga		X		Mongolia	8/8/16
Paltacalo	X			Ecuador	26/30/56
Pampa Grande		X		Argentina	15/14/29
Peru		X		Peru	16/9/25
Rio Negro ^k	X			Argentina	9/9/18
Tchoutchki ^l	X			Russia	3/11/14
Tehuelche	X			Patagonia/ Argentina	12/16/28
Tlatelolco			X	Mexico	11/20/31
Wamba			X	Spain	31/28/59
Zarautz			X	Spain	12/20/32
3D GM database					
Aleutians	X			Alaska	6/4/10
Araucanians		X		Argentina	23/16/39
Bolivians		X		Bolivia	5/12/17
California	X			USA	20/8/28
Candelaria / Paila	X			Mexico	45/63/108
Eskimo	X			Greenland	27/8/35
Hallstat			X	Austria	126/184/310
Indian Knoll	X			USA	34/30/64
Labrador	X			Canada	21/10/31
Pampa Grande		X		Argentina	14/9/23
Río Negro	X			Argentina	9/9/18
Tlatelolco			X	Mexico	15/20/35
Wamba			X	Spain	36/28/64
Patagonians database					
Marine Fuegiains	X			Argentina	29/19/48
N Patagonian Andes	X			Argentina	24/4/28
NE Chubut	X			Argentina	27/25/52
NE Rio Negro	X			Argentina	33/28/61
Pampas	X			Argentina	24/22/46
Parana Delta	X			Argentina	18/12/30
S Chubut	X			Argentina	11/23/34
Terrestrial Fuegiains	X			Argentina	22/31/53
Mexico City database					
Penitentiary (homicide)			X	Mexico City	0/58/58
Penitentiary (robbery)			X	Mexico City	0/42/42
Penitentiary (other)			X	Mexico City	0/7/7
General population			X	Mexico City	27/56/83
Hallstatt database					
Hallstatt			X	Austria	0/179/179

^a Se ha mantenido la nomenclatura originalmente usada por los autores.

^b Tribus Jarildekald y Warki-Korowalde.

^c San.

^d Dinastías 26 a la 30.

^e Grupo étnico indefinido.

^f Quechua y Aymara.

^g Sambaqui.

^h Chukchi.

ⁱ Grupo aborígen indefinido.

^j Quechua y Aymara.

^k Patagones.

^l Chukchi.

Debido a que los datos etnográficos e históricos de algunos de estos grupos son escasos y de difícil acceso, parte de la información usada para realizar las clasificaciones socioculturales fueron compiladas de las páginas o sitios electrónicos oficiales de cada grupo étnico.

F=Femenino, M=Masculino.