



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



FACTORES EVOLUTIVOS Y ECOLÓGICOS
EN LA DIVERSIFICACIÓN FENOTÍPICA
DENTAL DE POBLACIONES HUMANAS
MODERNAS A TRAVÉS DE TÉCNICAS DE
MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA

Stephanie Torrijo Boix

Tesis

Doctorales

www.eltallerdigital.com

UNIVERSIDAD de ALICANTE



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Factores evolutivos y ecológicos en la
diversificación fenotípica dental de
poblaciones humanas modernas a través de
técnicas de Morfometría Geométrica

STÉPHANIE TORRIJO BOIX

STÉPHANIE TORRIJO BOIX



Tesis
Doctoral

Tesis Doctoral
Alicante, Diciembre 2015



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

DEPARTAMENTO DE BIOTECNOLOGÍA

FACULTAD DE CIENCIAS

FACTORES EVOLUTIVOS Y ECOLÓGICOS EN LA
DIVERSIFICACIÓN FENOTÍPICA DENTAL DE
POBLACIONES HUMANAS MODERNAS A TRAVÉS DE
TÉCNICAS DE MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA

STÉPHANIE TORRIJO BOIX

Tesis presentada para aspirar al grado de
DOCTORA POR LA UNIVERSIDAD DE ALICANTE

PROGRAMA DE DOCTORADO EN
BIOTECNOLOGÍA Y BIOMEDICINA

Dirigida por:

ALEJANDRO ROMERO RAMETA

Diciembre, 2015

Factores evolutivos y ecológicos en la diversificación
fenotípica dental de poblaciones humanas modernas a
través de técnicas de Morfometría Geométrica

Tesis presentada por

Stéphanie Torrijo Boix

Para aspirar al grado de

DOCTORA POR LA UNIVERSIDAD DE ALICANTE

PROGRAMA DE DOCTORADO EN
BIOTECNOLOGÍA Y BIOMEDICINA

Dirigida por

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Alejandro Romero Rameta

Departamento de Biotecnología
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant *A mis padres*
Universidad de Alicante

Agradecimientos

Este proyecto empezó en agosto de 2009, sonaba en mis auriculares “contexto” de Nueva Vulcano. Nos dirigíamos hacia *Pamukkale* y mientras observaba el paisaje a través de la ventana del bus, me preguntaba, que quería hacer en los próximos años. Trabajando en la Universidad y rodeada siempre de gente investigadora es difícil no tener en mente la idea de volver a estudiar. Sin embargo, tal vez la falta de *feeling* con las materias que se me planteaban o simplemente el hecho de que no fuera el momento oportuno hacían que tardara poco en perder el interés.

Mi caso puede considerarse un poco atípico, una bióloga en tierra de químicos, que ellos tratan siempre de recordarme en tono jocosos cada vez que coincidimos en el café. Y aunque al final le voy cogiendo el gusto a eso de la cromatografía, una no puede negar sus orígenes. Muchos son los doctorandos del Dpto. de Química Analítica que he conocido y siempre he sido consciente del esfuerzo que requiere hacer una tesis, pero también he vivido de cerca la satisfacción que proporciona el hecho de trabajar en cosas que te apasionan.

Fue estando allí, en Turquía, cuando decidí que había llegado el momento de intentarlo.

Al regreso de las vacaciones, quedé con Alex una mañana, le planteé mi interés, y me dijo: - si empiezas con esto te acabarás enganchando-, y así fue, el estudio de la evolución se convirtió en la droga que me ha mantenido viva en estos últimos años. Gracias Alex, por ofrecerme la gran colección de dientes que tienes en el despacho e involucrarme contigo en este periplo dental.

Gracias a *Transmitting Science*, especialmente a Sole, sin vuestros cursos este trabajo no habría sido posible.

Gracias a Alejandro PR, por ofrecerme tu amistad, tu casa durante los cursos en Sabadell y por involucrarme en la experiencia de la excavación de Lanzarote.

Gracias al Dpto. de Biotecnología, especialmente a Pascu, por amenizar con buena música los meses y meses de montaje de la colección y del fotografiado de la muestra y a M^a José por darme ánimos cada vez que nos hemos encontrado fugazmente por los pasillos.

Gracias a Secun, por ser un Sol, y ayudarme en todo lo posible siempre con una gran sonrisa.

Debo un agradecimiento muy especial a Ángela, por acompañarme a París a la obtención de moldes, fue una gran semana en todos los sentidos!!!

Gracias Bea, por tu apoyo en estos últimos meses, a pesar de la distancia, espero que sigamos compartiendo dudas morfológicas durante mucho tiempo.

Gracias al Departamento de Química Analítica, a muchos profesores, a todos los becarios (especialmente a Carlos, JP, Silvia, Ángela y Águeda), a “las poliméricas” en conjunto y en especial a Sole y a Salva por ser mis mentores en la vida científica, gracias por vuestro apoyo y paciencia.

Gracias Lola, por hacer del café de la mañana el mejor momento del día.

Gracias Willy, por meterme caña en aquella conversación telefónica en las navidades pasadas, ha pasado un año, y parece que ya hemos llegado al objetivo.

Gracias Marina, que a pesar de la distancia siempre estás al otro lado de la pantalla dándome ánimos, sigo echando de menos nuestro café en Ciencias.

Gracias a mis amigos del *MarinaPlof*, por seguir creciendo juntos, que sería de mí sin nuestros debates políticos, evolutivos, musicales, por las largas charlas sobre la persecución del amor, sobre el teletransporte, las máquinas del tiempo, por las paellas de domingo, por los festivales de verano, por compartir conmigo momentos de máxima felicidad. Y gracias especialmente a ti Serrano, por los paseos, las conversaciones, la buena música y las cervezas en tu terraza durante los meses de verano. No estamos solos, y me lo demostráis siempre.

Gracias a mis amigas de *Quisiera ser un pez*, a todas por ser especiales, por escucharme, aconsejarme y hacerme llorar cuando toca como nadie más sabe hacer, y especialmente a ti Rosa, ya sabes por qué.

Gracias Alicia, por ser mi heroína y estar siempre ahí.

Muchas personas han compartido conmigo los momentos complicados durante este tiempo, pero nadie como mis padres, ¡gracias!, por aguantar mis malos humos, por darme aliento, por dejarme en herencia coraje y constancia, por dárme todo.

Gracias a mi cada vez más pequeña familia, especialmente, a mi prima, siempre preguntándome -¿pero cuando acabas la dichosa tesis?-. Si Vanessa sí, parece que ya acaba.

Gracias a todas aquellas personas que durante estos años han compartido ratitos conmigo y me han escuchado hablar de mi trabajo y me han dado ánimos. Gracias Miriam, por seguir llamándome para los planes del sábado noche, aunque siempre te diga que no puedo apuntarme. Gracias a todos mis amigos de Biología, por seguir siendo los mismos con los que compartía mis tardes más ingenuas en la Facultad de Ciencias, y en especial a Fran, qué agradable volver a estudiar juntos en la Biblioteca de San José las navidades pasadas, parecía que no había pasado el tiempo. Sabes que a pesar de todo, de las decepciones, de la cruda realidad, de los sueños que no pudieron ser, si volviésemos atrás y pudiéramos elegir otra vez, escogeríamos de nuevo Biología.

Quisiéramos agradecer el apoyo de diferentes conservadores y técnicos que nos han permitido el trabajo en los depósitos y colecciones para la obtención de moldes dentarios. Agradecemos a los Drs. Alain Froment y Philippe Mennecier y en especial a Aurélie Fort del Laboratoire d'Anthropologie Biologique, Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN)/Musée de l'Homme (Paris) las posibilidades de trabajo y obtención de moldes en los fondos de las colecciones P. Broca y T. Hamy. Gracias al Dr. Ramírez-Rozzi (UPR 2147, CRNS) la aportación de muestra *in vivo* de cazadores-recolectores Baka y agricultores Mvae y Yassa de Camerún, así como a cada uno de los participantes que de forma desinteresada han contribuido a explorar la diversidad dentaria en África. Otras muestras depositadas en el Museo de Historia Natural de La Plata (Argentina) fueron obtenidas por el Dr. Ramírez-Rozzi gracias a la colaboración de la Dra. Sardi (División Antropología, Museo de La Plata), las provenientes del Leverhulme Centre for Human Evolutionary Studies (Universidad de Cambridge) gracias al acceso a las colecciones por la Dra. Mirazón-Lahr y las procedentes del Museo di Antropologia "Giuseppe Sergi" della Sapienza-Università di Roma, cedidas para su estudio por el Dr. Alejandro Pérez-Pérez (Unitat d'Antropologia, Universitat de Barcelona, UB) y obtenidas gracias al trabajo en sus fondos posibilitado por el Dr. Manzi. Agradecemos a la Dra. Sánchez-Mazas y a G. Pérreard del Département d'Anthropologie et d'Écologie de la Université de Genève las facilidades de acceso y estudio de sus fondos. En el Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (IRScNB) en Bruselas, agradecemos el acceso y colaboración durante el trabajo en las colecciones a Rosine Orban, Patrick Semal y Caroline Polet. Las muestras del American Museum of Natural History (AMNH) de Nueva York fueron obtenidas gracias al permiso del Dr. Ian Tattersall, queremos agradecer la asistencia de Gisselle Garcia-Pack durante el trabajo en los fondos. El Dr. Jordi Galbany, la Dra. Beatriz Gamarra y el Dr. Alejandro Pérez-Pérez participaron en la obtención de moldes en el IRScNB y AMNH. Gracias a las Dras. Myriam Tarragó y Claudia M. Aranda, responsable de depósito del Área de Antropología Biológica del "Museo Etnográfico Juan B. Ambrosetti" de la Ciudad de Buenos Aires, el acceso a sus fondos que permitieron implementar el registro de Fueguinos y Patagones. Por último, queremos agradecer al Dr. Fermín Viejo de la Facultad de Medicina de la Universidad Complutense de Madrid el acceso a la Colección Olóriz, así como a Laura Medialdea, su colaboración en la documentación del material analizado.

Las muestras que conforman el presente trabajo se encuentran depositadas en las colecciones de réplicas dentarias del Departamento de Biotecnología (Universidad de Alicante, UA) y de la Unitat d'Antropologia del Departament de Biologia Animal (Universitat de Barcelona, UB) y han sido obtenidas gracias a una financiación propia o derivada de los proyectos de convocatoria pública del Ministerio de Economía y Competitividad (MINECO) CGL2011-22999 - *Medición de la tasa de cambio morfológico en relación con el cambio climático: modelos evolutivos en primates e implicaciones filogenéticas*; CGL2010-15340 - *Adaptación y ambiente: modelos anatómicos y ecológicos de la dentición y el esqueleto en primates cercopitecoideos, hominoideos y poblaciones humanas cazadoras-recolectoras* y de CGL2007-60802/BTE - *Modelos evolutivos de periodicidad temporal en Homínidos: las fluctuaciones climáticas y ecológicas y la fragmentación de hábitat como mecanismos de especiación y diversificación*, así como del proyecto 2009SGR884 del Grup d'estudi de l'evolució dels Homínids i altres Primats dentro del Programa PIGC - Projectes de recerca per potenciar els grups de recerca consolidats de la Agència de Gestió d'Ajuts Universitaris i de Recerca (AGAUR) de la Generalitat de Catalunya, actuando como IP el Dr. Alejandro Pérez-Pérez (UB) y como investigador el Dr. Alejandro Romero (UA); BEST/2009/258 - *Obtención de moldes dentarios en grupos cazadores-recolectores modernos*, Conselleria d'educació, Direcció general de política científica de la Generalitat Valenciana (IP: Dr. Alejandro Romero, UA); Wenner-Gren Foundation (#7819) - *Dental Growth in Baka Pygmies*, National Geographic Society (#8863-10) y proyecto GrowinAP (ANR-11-BSV7-0011) - *Diversité de la croissance humaine. La croissance chez les Pygmées africains*, ANR Blanc Program - L'Agence nationale de la recherche (Francia) como IP el Dr. Fernando V. Ramírez-Rozzi (UPR 2147 "Dynamique de l'Évolution Humaine", CRNS).

Índice

1. Introducción.....	1
1.1. La diversidad de las poblaciones humanas.....	3
1.1.1. Clasificando a la humanidad	3
1.1.2. Factores ambientales y procesos microevolutivos.....	6
1.1.3. La variabilidad genética entre poblaciones	9
1.2. El estudio de las formas biológicas.....	15
1.2.1. Forma y cambio biológico.....	15
1.2.2. Análisis del morfoespacio.....	17
1.2.3. Morfometría geométrica y la relación de las formas	18
1.3. El fenotipo craneodental humano	23
1.3.1. Estudios craneométricos	23
1.3.2. Estudios en Antropología dental.....	26
1.3.3. Control genético del desarrollo y de la morfogénesis dental.....	28
1.3.4. Herencia de los caracteres dentales.....	33
1.3.5. Tamaño y forma de los dientes	35
2. Hipótesis y objetivos.....	41
3. Materiales.....	45
3.1. Material de estudio	47
3.1.1. Obtención de réplicas dentarias	48
3.1.2. Descripción de la muestra analizada.....	49
3.2. Morfología de la dentición postcanina.....	57
3.2.1. Características de las coronas de los premolares superiores permanentes	57
3.2.2. Características de las coronas de los molares superiores.....	57
4. Métodos	61
4.1. La configuración de <i>landmarks</i>	63
4.2. Obtención de fotografías y registro de <i>landmarks</i>	66

4.3. Método de superposición de la configuración de <i>landmarks</i>	68
4.3.1. Superposición de Procrustes	69
4.3.2. El espacio de Kendall.....	70
4.3.3. La función de interpolación <i>Thin Plate Spline</i> (TPS).....	72
4.4. Modelo de <i>landmarks</i>	74
4.4.1. Modelo de <i>landmarks</i> para premolares y molares superiores.....	74
4.4.2. Modelo de <i>landmarks</i> para el estudio de módulos dentales.....	77
4.4.3. Modelo de <i>semilandmarks</i>	77
4.4.4. Comparación de modelos morfométricos	79
4.5. Herramientas estadísticas.....	81
4.5.1. Análisis de Componentes Principales.....	81
4.5.2. Análisis de Variables Canónicas y Análisis Discriminante	82
4.5.3. Covariaciones.....	83
Regresiones	83
Test de Mantel.....	84
Análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS)	85
4.5.4. Análisis Relethford-Blanguero.....	87
Índice de fijación F_{ST}	89
Distancia biológica.....	90
4.6. Variables ecológicas: geografía, clima y estrategias de subsistencia.....	91
4.6.1. Variables geográficas	92
4.6.2. Variables climáticas.....	93
4.6.3. Variables etnográficas: estrategias de subsistencia.....	93
4.6.4. Análisis de la relación entre factores ecológicos y morfometría del diente	99
4.7. Análisis de integración y modularidad.....	100
4.7.1. Hipótesis de modularidad de la dentición postcanina.....	100
4.7.2. Integración del trigón e hipocono en M^1 y M^2	102
4.7.3. Integración entre M^1 y M^2	103

4.8. Variables merísticas. Sistema ASUDAS.....	104
4.8.1. Tubérculo de Carabelli del primer molar superior (M ¹)	104
4.8.2. Hipocono del segundo molar superior (M ²).....	104
4.9. Cuantificación del error de medida.....	107
4.9.1. Error morfométrico por desgaste	107
4.9.2. Error de fotografiado.....	108
4.9.3. Error de digitalización.....	108
5. Resultados.....	111
5.1. Cuantificación del error morfométrico y análisis de configuraciones.....	113
5.1.1 Cuantificación del error morfométrico	113
Error morfométrico por desgaste	113
Error de fotografiado.....	113
Error de digitalización.....	114
5.1.2. Análisis de configuraciones.....	115
Modelo de <i>landmarks</i> y <i>semilandmarks</i>	115
Expresión del tubérculo de Carabelli y variación morfométrica del diente	119
5.2 Análisis morfométrico de la dentición superior postcanina de poblaciones humanas modernas.....	123
5.2.1. Primer molar superior M ¹	124
Análisis de Componentes Principales (PCA) para M ¹	124
Análisis de Variables Canónicas (CVA) para M ¹	131
Centroid Size (CS) y análisis del Componente Alométrico para M ¹	135
Correspondencia entre datos morfométricos y rasgos morfológicos. El caso del tubérculo de Carabelli.....	138
5.2.2. Segundo Molar Superior M ²	140
Análisis de Componentes Principales (PCA) para M ²	140
Centroid Size (CS) y análisis del Componente Alométrico Para M ²	150
Correspondencia entre datos morfométricos y rasgos morfológicos. El caso del Hipocono.....	153

5.3. Variabilidad fenotípica del diente entre poblaciones humanas modernas	155
5.3.1 Análisis de varianza entre regiones.....	155
5.3.2. Análisis de varianza entre poblaciones	157
5.4 Distancias fenotípicas entre poblaciones en relación a la geografía y factores ecológicos.....	160
5.4.1. Distancia fenotípica y dispersión geográfica.....	160
5.4.2. Variación morfométrica dentaria y factores ecológicos.....	164
Morfometría del diente y correlación climática.....	164
Morfometría del diente y estrategias de subsistencia.....	165
5.5. Estudios de integración y modularidad.....	174
5.5.1. Hipótesis de modularidad en la dentición superior postcanina.....	174
5.5.2. Integración entre M ¹ y M ²	175
5.5.3. Integración del trigón y talón en M ¹ y M ²	177
6. Discusión	183
6.1 Errores metodológicos y análisis de configuraciones en Morfometría Geométrica.....	185
Errores morfométricos en el análisis dental	185
Uso de <i>landmarks</i> y <i>semilandmarks</i> , poder discriminante e identificación de caracteres discretos	186
6.2. Modularidad dental.....	190
Modularidad de la dentición postcanina en poblaciones humanas modernas	190
Integración entre el trigón y el talón en M ¹ y en M ²	192
Patrones de variación y covariación. Integración entre M ¹ y M ²	194
6.3. Variabilidad morfométrica dental y procesos de selección	196
Distribución geográfica y variación fenotípica del diente.....	196
Diversidad de varianza morfométrica Afridonti y la expansión de complejos dentales euroasiáticos	196
El modelo de Proto-Sundadoncia y su divergencia fenotípica	201
El patrón Sinodonte y el poblamiento de las Américas	205

Varianza fenotípica y dispersión poblacional.....	208
Variabilidad y adaptación del tamaño relativo del diente.....	212
Frecuencia y distribución poblacional de variantes fenotípicas: el tubérculo de Carabelli y la ausencia de hipocono.....	214
Factores ecológicos y adaptativos en la diversidad morfométrica del diente	217
7. Conclusiones	223
8. Bibliografía	227



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

1. Introducción

«¿Descendemos de los monos?
Esperemos, querido mío, que no sea verdad pero, si lo es,
recemos para que no llegue a saberlo todo el mundo».

Comentario atribuido a la esposa del obispo de Worcester
después de que le explicaran la Teoría de la Evolución de Darwin.

1.1. La diversidad de las poblaciones humanas

¿Por qué existen tantas diferencias entre los diversos grupos de seres humanos en el mundo? Se trata esta de una pregunta que Charles Darwin (1809-1882) aborda de una manera sutil en su obra *El origen de las especies* (1859) y que afronta mediante una exposición sobre la evolución biológica de las especies, a partir de la documentación registrada en su periplo de cinco años por todo el mundo. Gran parte de la información obtenida se extiende en su diario *Journal and remarks* (1839) comúnmente conocido como, *Viaje de un naturalista a bordo del Beagle*, donde por ejemplo, define a los tahitianos como gente muy atractiva y a los habitantes de Tierra del Fuego como “[...] *atrofiados en su desarrollo, los rostros horribles embadurnados de pintura blanca, la piel mugrienta y grasosa, el cabello enmarañado, las voces discordantes y los gestos violentos*” (Darwin, 1839). Pese a que su clase victoriana influyera en su visión de la humanidad llena de prejuicios, Darwin los consideraba a todos ellos, miembros de su misma especie.

Pero, si todos los seres humanos somos miembros de la misma especie ¿cómo es posible explicar la abrumadora diversidad fenotípica y cultural de las poblaciones humanas en el mundo?, ¿cuál es el origen de nuestra especie y cómo han viajado nuestros ancestros a lugares tan distantes como Australia o Tierra del Fuego? Para dibujar las respuestas a estas y otras muchas preguntas hemos tenido que esperar desde entonces 150 años con el descubrimiento del ADN y el posterior y más reciente desarrollo de las técnicas de genética molecular (Wells, 2002). Si bien, la variabilidad fisiológica y anatómica de los grupos humanos ha ocupado y ocupa una línea de análisis antropológico que debemos explorar con detalle.

1.1.1. Clasificando a la humanidad

Los grandes antropomorfos, incluidos los humanos, parece que tenemos la capacidad para identificar quienes pertenecen a nuestro grupo y quiénes no, es decir, detectar la diferencia entre “nosotros” y “ellos” (Pusey et al., 1997). En nuestro caso, los marcadores que nos diferencian a “nosotros” respecto a “ellos” son por ejemplo, la vestimenta, el idioma y las tradiciones.

Plinio el viejo (23-79 d.C), naturalista romano del siglo primero de nuestra era, proporcionó una de las primeras clasificaciones de los humanos en diferentes subgrupos. Siguiendo la tradición Aristotélica, Plinio dividió la humanidad en gente civilizada (clásicos griegos y romanos), bárbaros (aquellos grupos tribales que estaban fuera de la esfera de influencia greco-romana) y los monstruos (desviaciones de la forma humana, incluyendo cíclopes, gigantes y enanos).

El botánico suizo Karl Von Linnaé (1707-1778), más conocido como Linneo, publicó en 1735 su *Systema Naturae* asentando el concepto científico sobre las “razas humanas” para los siguientes 200 años. Linneo basó su clasificación en similitudes y disimilitudes en las variantes morfológicas humanas (fenotipos) para clasificar la humanidad en distintos grupos geográficos, dividiendo a los humanos en cuatro subespecies de *Homo sapiens*: *H. sapiens americanus* (nativos americanos), *H. sapiens europaeus* (europeos, incluyendo los turcos), *H. sapiens asiaticus* (asiáticos del este) y *H. sapiens afer* (africanos). Las descripciones taxonómicas de Linneo venían acompañadas de comentarios, en algunos casos despectivos, acerca del comportamiento y personalidad de las poblaciones. De este modo, *Homo sapiens europaeus* era “blanco, amable y gobernado por la razón”, *Homo sapiens asiaticus* era “pálido, arisco y gobernado por la opinión”; *Homo sapiens americanus* era “rojizo, decidido y guiado por la tradición” y *Homo sapiens afer* era “negro, astuto y raro” (Linneo, 1758). En esta misma línea, Johan Blumenbach (1752-1840) anatomista alemán del siglo XVIII publicó *De generis humani varietate nativa* (1795) y clasificó la humanidad en tres grandes razas, entre las que se incluían los caucásicos, mongoles y etíopes. Entre estas distinguió a su vez dos razas menores y que englobaban a los nativos americanos y a los malayos. Para Blumenbach, los caucásicos eran el ideal de una raza original, siendo los mongoles y los etíopes las razas más divergentes de la original. Por otro lado, las razas menores relacionarían a los caucásicos con los mongoles, en el caso de los nativos americanos, y a los caucásicos con los etíopes en el caso de los malayos. Blumenbach entendía las diferencias entre razas como movimientos de los caucásicos hacia áreas climáticas muy distintas del Cáucaso, además para Blumenbach, todas las razas tenían el mismo potencial para mejorar, ya que pensaba que las diferencias en inteligencia eran insignificantes y que las diferencias en comportamiento eran aprendidas y no innatas. Sin embargo, el punto de vista científico en el que Blumenbach entendía las diferentes razas humanas, tuvo un grave impacto en los futuros investigadores especializados en la clasificación fenotípica humana e incitó durante el siglo XIX, el desarrollo de estudios craneométricos destinados a demostrar la superioridad racial caucásica; estudios que se continuaron hasta el siglo XX culminando con la ideología nazi (Powell, 2005).

Uno de los primeros estudios en desafiar el determinismo racial europeo fue el proyecto llevado a cabo por Franz Boas (Boas, 1929), enfocado en averiguar en qué medida el medioambiente influía sobre el fenotipo craneofacial humano. Sin embargo, los esfuerzos de Boas fueron en vano y no fue hasta los años 50 cuando biólogos y genetistas rechazarían el concepto de raza como una correcta caracterización de la variabilidad humana. Hoy en día el concepto de raza se reconoce como un efecto sociocultural, dado que se encuentra más relacionado con el comportamiento y la cultura que con la biología (Kottak, 2004).

Los genetistas han encontrado que únicamente el 11% de la variación genética en toda la humanidad es debida a diferencias entre las poblaciones, mientras que el 89% restante se encuentra dentro de la propia población (Relethford & Harpending, 1995). Es decir, no existe un solo rasgo genético o característica fenotípica que diferencie una población de otra. Por ello, no podemos aceptar el concepto biológico de raza (Kottak, 2004; Jorde & Wooding, 2004). De hecho, los rasgos más característicos que definen la variación entre poblaciones, como son la forma craneofacial, los dientes, los ojos, el cabello o el color de la piel, no son únicos para una sola población o grupo humano y covarían fuertemente. Por ejemplo, algunas características como el color de la piel, muestran una variación clinal, es decir, cambian de una forma gradual a lo largo del mapa global sin seguir unos límites definidos (Livingstone & Dobzhansky, 1962). De este modo, el patrón clinal de la variación entre grupos humanos, conllevó a exponer que en efecto, no existe el concepto de raza sino de clinas, siendo diferentes procesos evolutivos responsables de los patrones de variabilidad fenotípica que podemos observar en nuestra especie. Así pues, es posible rechazar la noción esencialista de raza biológica como un fenómeno con algún grado de validez científica (Powell, 2005). Entender los procesos que crean este patrón de variabilidad es uno de los objetivos de la presente y futura investigación, más que la simple descripción esencialista de formas y tipos.

Bajo esta nueva concepción, la unidad taxonómica con operatividad son por tanto las poblaciones humanas, reemplazando el concepto de raza por el de población (Thieme, 1952). Para comparar grupos humanos a nivel global, la variación y la covariación son las pautas estadísticas que nos permiten identificar las afinidades entre poblaciones, permitiendo a su vez evaluar diferentes hipótesis acerca de su historia y de su adaptación, entendiendo los cambios evolutivos como un proceso dinámico de cambios de la frecuencia alélica intraespecífica (microevolución), llevando finalmente a la creación de nuevas especies (macroevolución) (Wright 1931; Huxley, 1942; Fisher, 1958).

En este contexto, los estudios llevados a cabo por John Relethford a partir de los años 80 del siglo pasado, emplearon los datos antropométricos bajo una estructura de análisis de genética cuantitativa (e.g. Relethford & Lees, 1982; Relethford & Blangero, 1990). Estos estudios sirvieron para ilustrar que cuando los análisis se realizan bajo estas condiciones explícitas, los datos antropométricos son útiles para realizar aproximaciones a datos genéticos, dado que permiten la estimación de la estructura y la historia de las poblaciones humanas, modelando posibles efectos en el pasado debidos a flujo genético y a efectos de varias fuerzas microevolutivas, como puedan ser la deriva genética y la selección natural (Cheverud, 1982; Lynch, 1990).

1.1.2. Factores ambientales y procesos microevolutivos

Cuando nuestro interés se centra en la reconstrucción de la historia de las poblaciones humanas, es fundamental poder separar en el atributo morfológico, la señal exclusivamente genética de aquella de origen ambiental.

La conversión de diferencias genéticas en diferencias fenotípicas es un problema central en Biología que ha sido explorado mediante la hipótesis “un gen, una enzima, una función” (Rutherford, 2000). Sin embargo, no es posible entender de forma aislada la función de los genes y las nuevas perspectivas moleculares explican cómo genes específicos son modulados en respuesta a otras variaciones genéticas y ambientales (Gibson & Wagner, 2000). Además, es importante señalar que la selección natural no actúa sobre el genotipo sino sobre el fenotipo (Lewontin, 1974) y parecen existir diversas formas mediante las cuales las variaciones genotípicas y ambientales son compensadas, de modo que aunque la variación genética selectivamente neutra esté muy extendida, la variación fenotípica es muy limitada (Gibson & Wagner, 2000).

La acción en que el factor ambiental actúa sobre el fenotipo puede dividirse en tres categorías: la adaptación, la plasticidad y la acomodación (Powell, 2005). La adaptación tiene como resultado final el cambio en las frecuencias alélicas de los genes implicados en el desarrollo y la regulación de un determinado atributo fenotípico, que fue sometido a la selección natural. Un ejemplo de este efecto puede hallarse en las llamadas reglas de Allen y Bergmann (Allen, 1877; Bergmann, 1848) que sostienen que aquellas poblaciones adaptadas a ambientes fríos, tienden a presentar extremidades más pequeñas y cortas que los grupos que habitan latitudes bajas, en respuesta a una menor disipación de temperatura. En el caso del color de la piel, la pigmentación en poblaciones humanas respondería a un mecanismo

adaptativo, destinado a disminuir el efecto nocivo de la radiación ultravioleta proveniente del sol. Estos cambios, serían beneficiosos para la población y en consecuencia, positivamente seleccionados y por tanto, expresados en el genoma a partir de la fijación de los genes que regulan el fenotipo en cuestión (Lalueza-Fox, 2003; Relethford, 2002).

No obstante, la plasticidad no presenta un efecto directo en el genoma y se refiere al fenómeno mediante el cual el fenotipo, responde a fuerzas ambientales durante el desarrollo y crecimiento del individuo. Un ejemplo sería la deformación artificial craneana ampliamente difundida en poblaciones amerindias (Sparks & Jantz, 2002).

Por último, la acomodación o aclimatación, no tiene grandes implicaciones en la biología del esqueleto, dado que suele concentrarse en cambios reversibles a nivel metabólico de determinados parámetros fisiológicos, como por ejemplo, la concentración de glóbulos rojos en sangre dependiendo de la altitud a la que se desplace el individuo para responder a las demandas de oxígeno (Monge & Monge, 1967).

En definitiva, el estudio morfológico de la mayor parte de los caracteres antropométricos se encontrará fuertemente influenciado por el ambiente, poniendo en duda su validez y peso explicativo de la variabilidad humana. Sin embargo, invalidar los estudios de variación morfológica debido a que carecen de etiología genética, sería caer en un reduccionismo y obviaríamos la fuente de variación fenotípica debida al genotipo (Falconer & Mackay, 1997).

Los biólogos evolucionistas han descrito que existen cuatro fuerzas principales en la evolución que actúan sobre las poblaciones (Hartl & Clark, 1997). La evolución puede definirse como un cambio en las frecuencias alélicas en una población a lo largo del tiempo. Estas fuerzas microevolutivas incluyen la mutación, la migración (o flujo genético), deriva genética (incluyendo el efecto fundador) y la selección natural o sexual. Si no existe evolución, las frecuencias en los genotipos vendrían determinadas por el equilibrio *Hardy-Weinberg* (Hardy, 1908). La mutación es la única vía en la que se crean nuevos alelos y junto con la migración, es la única forma en la que una población recibe nuevos alelos que incrementen la variabilidad genética. Por tanto, la probabilidad de fijación de una nueva mutación vendría dada por el tamaño efectivo de la población.

La migración, también conocida como flujo génico, actúa cuando los individuos de una población se mueven físicamente hacia otra, combinando sus alelos mediante reproducción (Cavalli-Sforza et al., 1994). Existen varios modelos para explicar la migración. El modelo básico es el modelo de isla (Wright, 1968), en el que la distancia espacial entre grupos no influye en la distancia genética. Por

otro lado, en el modelo aislamiento por distancia (Malecot, 1959), la distancia genética entre grupos queda determinada en función de la probabilidad de que los individuos de una población alcancen a la otra; la distancia genética será pequeña si el tamaño efectivo de la población es grande, impidiendo la deriva. Si las poblaciones están geográficamente a distancias reducidas se desarrolla el modelo de piedra angular, en el que los alelos “saltan” de una población a otra (Konigsberg, 1987).

La deriva genética corresponde a una pérdida de genes al azar en poblaciones con un tamaño efectivo pequeño. Tanto la fijación de mutaciones nuevas como la pérdida de alelos se encuentran afectadas por el tamaño de la población. Como la deriva genética conlleva una pérdida de alelos, se produce por tanto, una disminución de la variabilidad genética de la población. Probablemente la forma más conocida de deriva genética es el efecto fundador, es decir, la formación de una nueva población a partir de un número muy reducido de individuos que presentan alguna mutación (Cavalli-Sforza et al., 1994).

La selección es la otra fuerza microevolutiva que actúa sobre las poblaciones. Asumiendo que cada genotipo produce un fenotipo diferente, cada genotipo tiene asociado un *fitness*, esto es una capacidad relativa de supervivencia y transmisión diferente respecto a los demás.

En la selección direccional, si un genotipo homocigótico presenta un mayor *fitness* que el resto de genotipos de la población, los cambios serán producidos con mayor frecuencia en una dirección con respecto a otra. Aunque existe una variación estocástica que produce cambios a corto plazo, la tendencia de la población a largo plazo es alejarse del valor inicial. Este tipo de selección puede deberse a la existencia de un óptimo adaptativo que se mueve en una dirección determinada a una tasa constante (Lande & Shannon, 1996). En este caso, la media poblacional variará a lo largo de las generaciones a consecuencia de cambios consistentes en una misma dirección, pudiendo resultar en la pérdida de unos alelos y la fijación de otros.

La selección estabilizadora ocurre cuando el genotipo heterocigoto presenta el mayor *fitness*, asegurando que todos los genotipos se producirán en la próxima generación, es decir, la selección empuja a los caracteres a su estado inicial si se alejan demasiado de él. El estado inicial es el óptimo y la magnitud en la cual los caracteres pueden alejarse de ese óptimo dependerá de la fuerza de selección.

En la selección aleatoria, la intensidad y la dirección de la selección cambian en cada generación. En este caso, puede que la selección exprese un camino aleatorio sujeto a movimientos brownianos, ya que la dirección y magnitud de cambio en cada generación es independiente de las anteriores (Polly, 2004).

La dificultad en derivar la varianza genética de la varianza fenotípica estriba en que la mayoría de los parámetros han de ser estimados o asumidos como cero. Por ejemplo, la heredabilidad debe ser conocida o estimada y la variabilidad ambiental, debe por su parte encontrarse controlada o eliminarse, y en este sentido, pueden emplearse las distancias fenotípicas como estimadores de las relaciones entre poblaciones, dado que la variación fenotípica es en parte, un reflejo de la variación genética entre grupos. Dado que está demostrado que existe una correlación positiva y significativa entre rasgos fenotípicos dentales y la variación genética (Cheverud, 1988), los dientes, tanto por su particular desarrollo como por estar fuertemente sujetos a un control genético (Sperber, 2004), se encuentran en menor medida sujetos a factores medioambientales en su plasticidad que otras estructuras como el cráneo. Los dientes además, dado que su desarrollo morfogenético se lleva a cabo en un periodo de tiempo menor, adquieren su morfología definitiva antes de su erupción (Workman et al., 2002). Por estos y otros factores, los dientes pueden considerarse como un objeto de estudio de gran utilidad, permitiendo reconstruir tanto procesos microevolutivos, como la historia de las poblaciones humanas (Powell, 1995; Scott & Turner, 1997).

1.1.3. La variabilidad genética entre poblaciones

Nuestro ADN transporta un documento histórico que se remonta al origen de la vida, pasando por nuestros ancestros amebianos hasta llegar a nuestros días. Somos el resultado final de más de mil millones de años de ajustes evolutivos y gracias al ADN, podemos descifrar el viaje que hemos hecho como especie. El estudio de la diversidad humana se limitó hasta el siglo XX a variaciones fisiológicas y anatómicas. Por ello, la antropología física fue materia de incontables estudios, pero la creciente cantidad de datos sobre las variaciones en nuestros caracteres morfológicos no se correspondían de una forma simple con leyes de la herencia.

Lo que la antropología física necesitaba, era un conjunto de rasgos variados, polimórficos, que tuvieran un modelo sencillo de herencia. Estos llegaron cuando Karl Landsteiner en 1901 observó que al mezclar sangre de dos personas no emparentadas, a veces se formaban coágulos grandes y otras veces no. Se comprobó que esta reacción de coagulación era transmisible por herencia y constituyó la primera demostración de diversidad bioquímica entre los seres humanos vivos. Con base a los estudios de Landsteiner, en décadas posteriores la obra *The distribution of the human blood groups* (Mourant, 1954), supuso el primer resumen integral de la diversidad bioquímica humana y el comienzo de la genética

de poblaciones. Posteriormente, Lewontin (1972) intentó responder a la pregunta de si había alguna indicación en los datos genéticos de Mourant respecto a una subdivisión distintiva entre las razas humanas. Para ello, Lewontin estudió la distribución geográfica de los datos, realizando una subdivisión geográfica que intentara definir las razas de los seres humanos en caucásicos (Eurasia occidental), africanos negros (África subsahariana), mongoloides (Asia oriental), aborígenes del sur de Asia (sur de la India), amerindios (Américas) y aborígenes australianos y de Oceanía. El sorprendente resultado que obtuvo fue que la mayoría de las diferencias genéticas en los seres humanos se encuentran dentro de las poblaciones, aproximadamente 85% del total. Este resultado ha sido confirmado por muchos estudios posteriores en las últimas tres décadas (Nei & Roychoudhury, 1974; Barbujani et al., 1997).

Con el tiempo, la acumulación de datos genéticos y sus análisis nos han permitido reconstruir el origen de las poblaciones humanas y su dispersión. En 1964, Luca Cavalli-Sforza y Anthony Edwards en uno de los primeros estudios de la clasificación humana, aplicaron dos principios. El primero fue que todos los polimorfismos genéticos se comportaban de acuerdo a la Teoría neutralista de la evolución molecular, es decir, todos eran neutros y por tanto, la diferencia en las frecuencias se debía a la desviación genética (Kimura, 1983). El segundo supuesto se centró en que la relación correcta entre las poblaciones, debe considerar el principio de parsimonia de Ockham, en base a la aplicación de métodos que infieran la historia evolutiva de tal manera que se reduzca al mínimo la complejidad. Con estas ideas fundamentales, generaron el primer árbol genealógico de las poblaciones humanas, permitiendo observar cómo las poblaciones están conectadas de modo que las que presentan frecuencias de genes más parecidas están más próximas entre sí. El resultado de este análisis fue que los africanos eran los grupos humanos más distante de las poblaciones examinadas y que las poblaciones europeas y asiáticas se encontraban muy próximas unas de otras. No obstante, este tipo de estudios dejaban respuestas sin resolver como la de dónde se habían originados los seres humanos. Por su parte, Zuckerkandl y Pauling (1965) habían observado como las secuencias de los aminoácidos en la hemoglobina podían servir como relojes moleculares, documentando el tiempo transcurrido desde la existencia de un ancestro común. Sin embargo, las proteínas no eran la máxima fuente de variación genética sino que ésta se encuentra en el ADN, pero no fue hasta la década de los años 70 cuando se diseñaron los métodos necesarios para obtener sus secuencias (Maxam & Gilbert, 1977; Sanger et al., 1977).

Uno de los problemas que se encontraron los biólogos moleculares en el estudio de polimorfismos en la secuencia de ADN fue su carácter doble de

información. Por ello, a partir de los años 80, el análisis del ADN mitocondrial (ADNmt), del que únicamente hay una copia, empezó a considerarse en los estudios de genética poblacional y desde entonces, gran parte de la genética de poblaciones proviene de genes que se hallan en la mitocondria.

Las células eucariotas, incluyendo las de los humanos, contienen pequeños orgánulos llamados mitocondrias que son responsables de los procesos de obtención de la energía básica para las células. La mitocondria contiene pequeñas cantidades de ADNmt (cerca del 0,05% del ADN del cromosoma). En los humanos y otros primates, el ADNmt codifica para 13 proteínas empleadas en la mitocondria, para algunos ARN implicados en la estructura de los ribosomas y para diferentes tipos de ARN de transferencia. Existen regiones control en el ADNmt (Tamura & Nei, 1993) que las hacen especialmente útiles para reconstruir la historia evolutiva reciente de las poblaciones humanas, aunque derivado de estudios posteriores, los análisis se realizan con la secuenciación completa del genoma mitocondrial (Ingman et al., 2000).

El ADNmt sólo se hereda por vía materna (Giles et al., 1980) y cuando se produce una mutación en el ADNmt de una mujer en concreto, todos sus descendientes son portadores de esa mutación. La existencia de esa mutación tiene dos consecuencias muy importantes. Por un lado, permite reconstruir un árbol genealógico de las mitocondrias basado en similitudes derivadas y por otro, permite estimar el tiempo que ha pasado desde que ocurrió la mutación (Vigilant et al., 1991; Ward et al., 1991; Maddison et al., 1992). En este contexto, los resultados en el análisis del ADNmt han ido mostrando que la mayor divergencia entre las secuencias de ADNmt se encontraba en realidad entre los africanos, lo que significaba que habían estado divergiendo más tiempo. En otras palabras, los africanos son el grupo más antiguo del planeta, lo que significa que nuestra especie se originó en África. Este análisis completo de ADNmt también indica que el ancestro común más reciente de los individuos secuenciados vivió entre hace 220.000 y 120.000 años, mientras que el antecesor común de los no-africanos de esta muestra vivió hace entre 79.000 y 25.000 años (Stoneking & Cann, 1989).

Por otro lado, los genes del cromosoma Y únicamente se heredan por vía paterna y de igual modo que los genes mitocondriales nos ofrecen información acerca de la historia demográfica de las mujeres, los del cromosoma Y nos ofrecen la de los hombres (Underhill et al., 2000). Como los genes de la mitocondria y los del cromosoma Y no están unidos, es muy poco probable que la selección pueda haber afectado a ambos de la misma manera. El único obstáculo es que las tasas de mutación del cromosoma Y son menores que las de las tasas de ADNmt y supone que los datos derivados del cromosoma Y expresan una menor resolución que los

datos mitocondriales. No obstante, al igual que en el mapa mitocondrial, la rama más profunda tiene lugar en África. Si bien, para este marcador, la edad del ancestro común más reciente se encuentra entre 140.000 y 40.000 años y la edad del ancestro común más reciente de todos los individuos no-africanos se sitúa entre 89.000 y 35.000 años. Por tanto, las fechas son un poco más recientes que las obtenidas a través del ADNmt, probablemente porque el número de hombres que deja descendencia, es generalmente menor que el número de mujeres que tiene descendientes, tal y como sucede en la mayoría de las poblaciones de mamíferos (Wells, 2002).

En base a los polimorfismos por cambio en un solo nucleótido o SNP, la genética molecular ha conseguido además clasificar a la población humana en diferentes haplogrupos (partiendo del ADNmt o del cromosoma Y).

En este contexto, mediante el análisis de polimorfismos de restricción enzimática (RFLPs) es posible encontrar estos SNPs y de este modo, los haplogrupos se definirán en función de la presencia o ausencia de dianas de corte por enzimas de restricción debidas a los polimorfismos por cambio de un único nucleótido (Herrnstadt et al., 2002). Según si se utilizan más o menos enzimas para hacer el estudio, se obtendrán análisis de restricción de alta o baja resolución, respectivamente. De este modo, si suponemos que las mutaciones ocurren a un ritmo regular, y una vez que han sucedido permanecen, las más generales son por tanto, las que ocurrieron primero. En el caso del cromosoma Y, el marcador M168 se encuentra presente en todas las poblaciones no-africanas, siendo el marcador que une a todas las poblaciones fuera de África (Underhill et al., 2000). De igual modo, en el ADNmt el marcador L3 también es común en la población no-africana (Salas et al., 2002). Además, estos marcadores que definen nuestros linajes genéticos pueden ayudarnos para datar el momento de las divergencias poblacionales, y cuantas más mutaciones acumule una población, más antigua será. Por ejemplo, supongamos que se han acumulado 4 cambios durante 10 generaciones, si cada generación se encuentra separada por 25 años (edad promedio de los padres cuando tiene hijos), esto nos da un tiempo de 1000 años desde que se han estado acumulando cambios y por tanto, la persona que acumuló el primer cambio, vivió hace aproximadamente 1000 años (Wells, 2002).

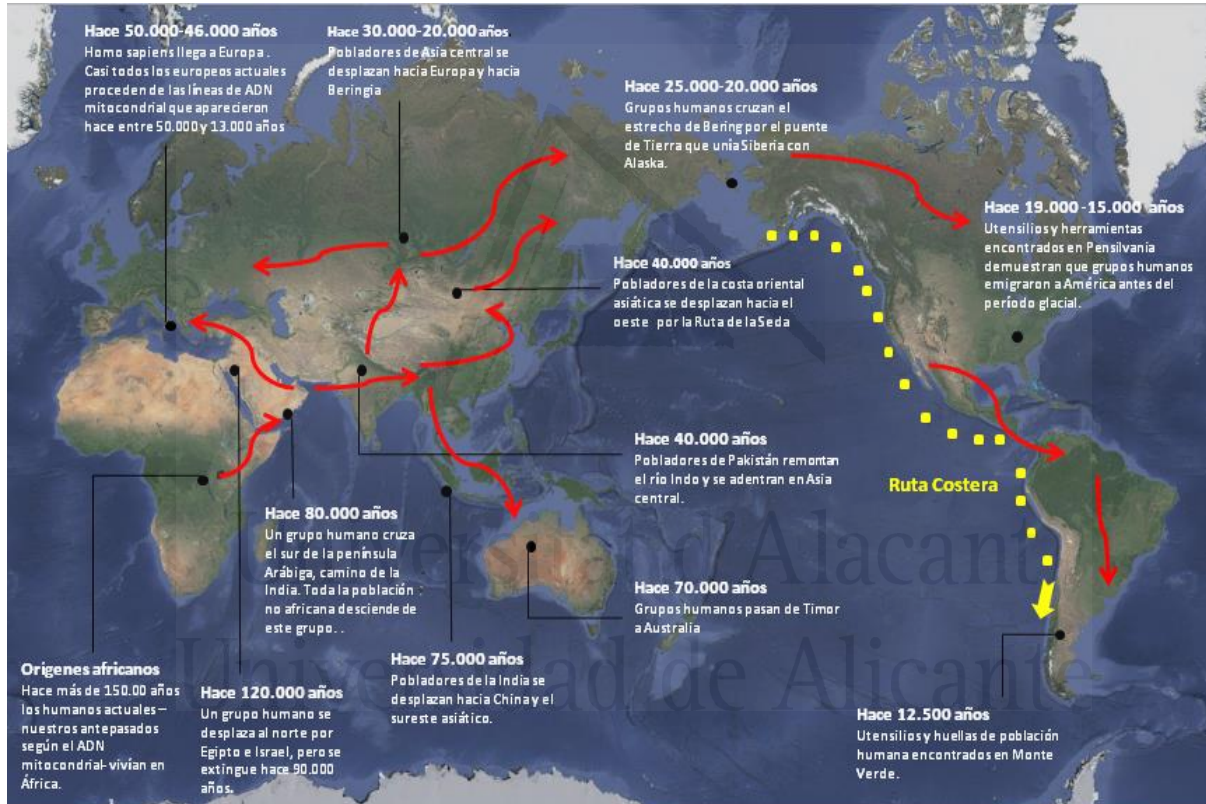


Fig. 1.1. Principales migraciones humanas. Datos basados en el ADNmt y cromosoma Y. Adaptado de Oppenheimer (2003).

Una de las síntesis más recientemente construidas con evidencias de la filogeografía del cromosoma Y, ADNmt, Paleoantropología y Paleoclimatología, sugiere una posible hipótesis para la evolución de la diversidad humana (Lahr & Foley, 1994, 1998; Underhill et al., 2001) (ver Fig. 1.1). Según la combinación de los datos, presuponemos que hace aproximadamente unos 100.000 años, una pequeña población de aproximadamente 1000 individuos probablemente se expandió desde el este de África hacia el resto del continente africano. Después, hace entre 60.000 y 40.000 años hubo una segunda expansión hacia Asia y desde ahí al resto de continentes. Además, los datos genéticos proporcionan algunas indicaciones acerca de una difusión que ocurriría por dos vías alternativas. La primera fue una ruta por el sur, probablemente a lo largo de la costa de la India, desde el sur al sureste asiático, a partir de donde las poblaciones se bifurcaron hacia el norte y hacia el sur (Stringer, 2000). En el sur, los humanos modernos alcanzarían Oceanía entre hace 60.000 y 40.000 años, mientras la expansión por el norte alcanzó después China, Japón, y eventualmente América (esta representaría la segunda oleada a América asociada al lenguaje Na-Dene) (Greenberg, 1987).

La segunda vía queda representada por una ruta central a través de Oriente medio hacia Asia central, a partir de donde la migración ocurrió en todas direcciones alcanzando Europa, este asiático y noreste asiático hace unos 40.000 años y extendiéndose posteriormente hacia América hace unos 15.000 años, considerándose la primera oleada y más importante migración hacia el continente americano (Fagan, 1987). Por tanto, estas dos rutas inicialmente divergentes, convergerían finalmente en el noreste asiático y América (Cavalli-Sforza & Feldman, 2003).

Universidad de Alicante

1.2. El estudio de las formas biológicas

La vinculación entre la concepción de la forma como figura y la forma orgánica está profundamente enraizada en la representación artística del reino animal y tiene probablemente su origen en las primeras muestras de arte rupestre. Los grabados de animales y figuras antropomorfas de este arte primigenio seguían unas proporciones instintivas que el artista de forma innata era capaz de expresar.

Las representaciones del cuerpo podían ser cortas respecto a la longitud de las piernas y las cabezas podían ser globulares e incluso simétricas con el objetivo de indicar una visión frontal. Será precisamente en el terreno del arte renacentista, donde se ensayaron las primeras técnicas para analizar comparativamente el entorno de las formas naturales (Nuño de la Rosa, 2012).

De cualquier modo, el tipo humano culminó con un tratamiento de aspiración realista y que con el paso del tiempo, se ha ido encaminado al desarrollo de una estrategia métrica en virtud de un análisis de las formas en el contexto biológico de sus cambios (Carroll, 2001).

1.2.1. Forma y cambio biológico

La representación artística de la figura humana en el arte egipcio se basaba ya en plantillas en forma de malla que contenía un sistema fijo de proporciones y con esta referencia, el artista conseguía repetir correctamente la forma del cuerpo humano. Más tarde, el estudio de las proporciones de las formas fue perfeccionado en la antigua Grecia y sistematizado por Euclides (325-265 a.C.), matemático y geómetra griego considerado “el padre de la geometría”.

La geometría euclidiana fue utilizada en amplios campos del conocimiento y con el sistema de coordenadas cartesiano (*de la Geometrie* de René Descartes, 1637) se consigue combinar el lenguaje geométrico con el matemático, permitiendo la expresión del espacio euclídeo mediante la representación de tres ejes de coordenadas. Aplicada en el arte por maestros renacentistas como Leonardo Da Vinci (1452-1519) o Alberto Durero (1471-1528), la medición del cuerpo humano fue posteriormente empleada en el campo de la medicina y de la anatomía comparada, cuyo objetivo era y continua siendo comprender las reglas de los

cambios morfológicos en el mundo de la antropología y en el de la biología en general.

No es hasta mediados del siglo pasado cuando D'Arcy Thompson (1860-1948), considerado el primer biomatemático, propone la transformación de las coordenadas cartesianas para poder analizar con objetividad la diferencia entre dos formas. En su obra *On Growth and Form* (Thompson, 1942), reivindica la necesidad de las matemáticas como herramienta de estudio en la determinación de las formas biológicas. En su capítulo final *On the Theory of Transformations, or the Comparison of Related Forms* explora el grado en el que podrían describirse las diferencias entre formas de algunos animales por medio de transformaciones matemáticas. Una forma en concreto, quedaría delimitada por una malla de referencia que será transformada al transformarse a las coordenadas de otra forma que debe ser homóloga a la de referencia, y de este modo, estudiando la deformación, cuantificarse el cambio (Fig.1.2). La formulación de la teoría de las transformaciones constituye sin duda, un hito nuclear en la historia de la morfología. Por un lado, inaugura la morfología teórica contemporánea, pues hace posible por primera vez concebir los cambios morfológicos como transformaciones matemáticas que permiten visualizar el morfoespacio; por otro, sienta las bases de la morfometría geométrica (GM, *Geometric Morphometrics*), permitiendo describir de un modo objetivo y cuantitativo, las transformaciones cualitativas generadas por el modelo de Thompson (Dryden & Mardia 1998; Klingenberg, 2010).

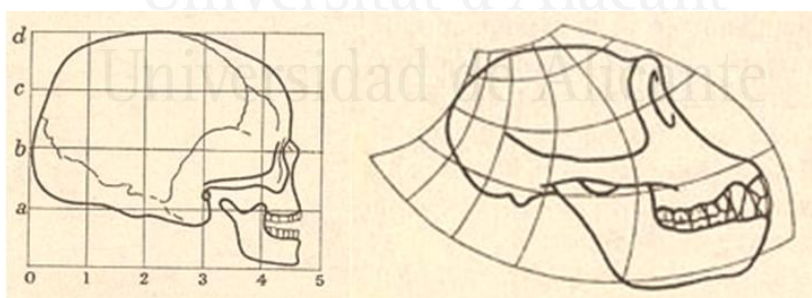


Fig. 1.2. Ejemplos de cuadrículas dibujadas por D'Arcy Thompson que ilustran la deformación de las formas biológicas representadas por el cráneo humano y de chimpancé (dcha.). Modificado de Thompson (1942: 1082-3).

A partir de la segunda mitad del siglo XX, se producirá un avance notorio en la morfometría geométrica como disciplina, basada en la transformación de la geometría de Thompson en combinación con la estadística multivariante y que

junto a la Morfología Teórica, ofrecerán un modo de operar para estudiar el posible espectro de la forma orgánica a través de la construcción de un morfoespacio hipotético (Klingenberg, 2014). La diferencia entre ambas disciplinas radica principalmente en sus objetivos. Mientras que la morfometría cuantificará la forma a través de un morfoespacio empírico, la segunda disciplina morfológica, simulará las formas no existentes (McGhee, 1999).

1.2.2. Análisis del morfoespacio

El concepto de morfoespacio teórico es el equivalente fenotípico al paisaje adaptativo de Wright (1932), entendido como una representación abstracta de todas las posibles combinaciones genéticas y por ende, de fenotipos de un organismo en un espacio multidimensional, permitiendo plantearse la existencia de unas frente a la ausencia de otras que, aun siendo matemáticamente predecibles, no se han producido en la naturaleza.

Según Wright (1932), los organismos procuran ocupar óptimas posiciones adaptativas. Para evolucionar a otra posición más elevada, las especies tendrán primero que pasar por un valle de estadios intermedios que serán menos adaptativos. Esto puede suceder por deriva genética si la población es suficientemente pequeña. Aunque, si una especie estuviera dividida en pequeñas poblaciones, algunas podrían encontrar picos adaptativos más altos. A su vez, si hubiera algún flujo de genes entre las poblaciones, estas adaptaciones podrían expandirse al resto de la especie. Por lo tanto, el modelo ilustra cómo la selección natural conduciría a una población a escalar el pico más cercano, mientras que la deriva genética causaría un deambular aleatorio por el paisaje (Fig. 1.3).

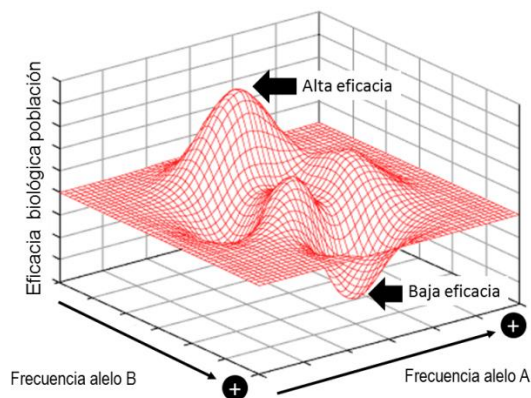


Fig. 1.3. Modelo de paisaje adaptativo. Modelo basado en Wright (1932).

La Selección Natural delimita la población hacia rutas de ascenso en el paisaje adaptativo (*fitness* vs. espacio de genotipos posibles), siempre y cuando haya suficiente diversidad genética. Una de las críticas al paisaje adaptativo de Wright es que su abstracción no atendía en muchos aspectos la variación morfológica. En este contexto, Simpson (1944) construyó un paisaje adaptativo cuyos ejes consideraban caracteres fenotípicos, convirtiendo el paisaje adaptativo en un paisaje fenotípico, en donde al igual que en el espacio adaptativo, el morfoespacio teórico dispondría de la habilidad de mostrar tendencias adaptativas a partir de las formas existentes y no existentes (Raup & Michelson, 1965; Raup, 1969).

Por otro lado, el morfoespacio empírico dependerá de la muestra y su análisis, y por tanto del número de individuos así como de las variables analizadas. Este morfoespacio suele derivarse (aunque no siempre) de la descomposición *n*-dimensional de la variación mediante métodos de ordenación (e.g. análisis multivariante) (Raup, 1969). No obstante, los métodos son sensibles a los datos extremos (*outliers*), por lo que las dimensiones del espacio vendrán definidas por estos con respecto a su desviación de la media ponderada.

1.2.3. Morfometría geométrica y la relación de las formas

La morfometría es el estudio de la variación de la forma y su covariación con otras variables (Bookstein, 1991; Dryden & Mardia, 1998). La aproximación tradicional al estudio de la forma se ha ido completando y transformando hacia un tipo de análisis morfométrico capaz de capturar la geometría de la forma (Rohlf, 2002). Con la aparición de la morfometría geométrica, la morfología basada en longitudes ocupará progresivamente un plano complementario ya que las medidas aun siendo repetibles, no están exentas de cierta arbitrariedad (muchas veces no se fundamentan en criterios de homología) y además, no registran la relación espacial entre medidas (Zelditch et al., 2004). Del mismo modo, forma y tamaño, aunque son parámetros complementarios, otorgan una diferente aproximación en el registro de caracteres biológicos (Polly, 1998).

La aplicación de la morfometría geométrica permite obtener los datos de la geometría de la forma e implementarla con información sobre tamaño, consiguiendo separar ambos aspectos en la caracterización de la morfometría de un objeto biológico. Esta geometría se captura mediante el registro de coordenadas o *landmarks*. No obstante, la forma obtenida a través de la configuración de *landmarks* no se corresponderá ni con el tamaño, la posición u orientación de dicha configuración (factores que en realidad no afectan a la forma) (Kendall, 1977). Se obtiene sin embargo, como hemos comentado, una estimación del tamaño derivada

del *Centroid Size* (*CS*, a partir del *centroide* de la configuración), que en realidad es la escala de la configuración y que corresponde a la raíz cuadrada de la suma de todas las distancias al cuadrado de todos los *landmarks* de la configuración al *centroide* (Fig. 1.4) (Bookstein et al., 1999).

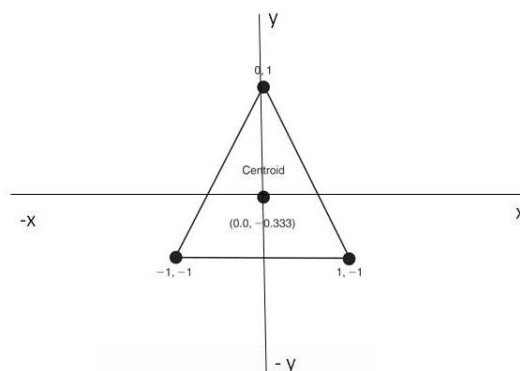


Fig. 1.4. Registro de *landmarks* en un morfoespacio. Los vértices del triángulo son las coordenadas de los *landmarks* que lo delimitan. Las coordenadas del centroide son las medias de las coordenadas de cada uno de los *landmarks*. Modificado de Zelditch et al. (2004)

Cuando analizamos una relación entre formas, el término disparidad morfológica puede utilizarse como equivalente al de diversidad o variedad morfológica. No obstante, la disparidad es en concreto la expresión cuantificada de las diferencias morfológicas que separan a los organismos en un morfoespacio (Raff, 1996; Foote 1997; Gould, 1999). Por otro lado, el concepto de integración morfológica implica una concepción holística del organismo, permitiendo asumir que la identidad de un organismo puede subrogarse a una de sus partes y por ende que la organización fenotípica, si consideramos la morfometría por ejemplo del cráneo o dientes, podría ayudar a comprender parte de la evolución humana (Olson & Miller, 1958; Cheverud, 1982; Willmore et al., 2007).

El razonamiento evolutivo que relaciona la disparidad con la integración morfológica es que ambos se reflejan en la ocupación del morfoespacio. La disparidad puede analizarse desde la distribución del morfoespacio y la integración se presenta como un fenómeno asociado al sesgo en la distribución y por ende, ambos fenómenos se abordan atendiendo a la existencia de restricciones (*constraints*). En un contexto evolutivo, se considera que la morfología puede estar sujeta a factores condicionantes o restrictivos desde el punto de vista filogenético, biomecánico, del desarrollo o ambientales (Seilacher, 1970, 1991). Tanto la disparidad como la integración morfológica son fenómenos evolutivos intrínsecos a la morfología (variación y covariación en términos estadísticos), ambos emergen

como fenómenos de organización fenotípica en el tiempo y están ligados a *constraints* (Marugán-Lobón, 2007).

Dentro de la organización fenotípica, las estructuras serialmente homólogas aparecen cuando un programa de desarrollo subyacente o una estructura modular es duplicada y expresada en una nueva localización y en un nuevo momento (Hall, 1995; Young & Hallgrímsson, 2005). Un ejemplo de estructura modular es el caso de la columna vertebral, donde la morfología básica de la columna se ve modificada en sus diferentes regiones (Head & Polly, 2015). Este patrón de variación corresponde con una expresión diferencial de miembros de la familia de genes *Hox* (Condie & Capocchi, 1993; Kessel & Gruss, 1991). Otro ejemplo de segmentos anatómicos repetidos es la dentición y no es sorprendente que encontremos diferencias metaméricas en las diferentes categorías de dientes, como por ejemplo en los molares. Hace más de 100 años que Bateson (1894) denominó merismo a la repetición de segmentos y a la variación que acompañaba a esas repeticiones, variaciones metaméricas. Esta terminología ayudó a la discusión sobre las variaciones en el propio organismo, entre diferentes organismos dentro de la misma especie y entre organismos de diferentes especies. Por su parte, Weiss (1990) describió cómo pequeñas diferencias fisiológicas determinadas genéticamente (mediante cambios en factores de crecimiento, inhibidores o secuencias *homeobox*) podían dar lugar a diferencias fenotípicas entre regiones anatómicamente repetidas (merismos). Los programas de desarrollo duplicados pueden entonces diferenciarse dando lugar o no a divergencias fenotípicas. La covariación por tanto de las distintas estructuras homólogas dentro de una misma serie será alta, siempre y cuando no exista un motor selectivo que la reduzca probablemente por una diferenciación funcional (Wagner & Altenberg, 1996). Los miembros de la serie homóloga estarán formados bajo un mismo plan de desarrollo y mostrarán en definitiva, diferencias más cuantitativas que cualitativas (Butler, 1967).

En el contexto biológico de la caracterización morfométrica de estructuras, la integración de estructuras implica una concepción holística del organismo y explica la variación coordinada entre las partes de un todo en un contexto dinámico que incorpora el tiempo (Klingenberg, 2008a). El fenómeno implica la existencia de una coherencia estructural y funcional resultante de la variación coordinada de los elementos. De este modo, incorporar la variable tiempo implica que la covariación es dinámica, bien en la ontogenia o bien en un sentido evolutivo (Martínez-Abadías et al., 2012).

La identidad taxonómica de cada organismo es un compromiso holístico de unidad, la posibilidad de reconocer cada taxón depende directamente de su estatus organizado y por tanto de su nivel de integración. La integración

morfológica desde este punto de vista, permite asumir que la identidad de un organismo puede subrogarse a alguna de sus partes (Klingenberg, 2014). Por tanto, como desarrollaremos, la organización fenotípica de los dientes, aún poco conocida, podría otorgar información para entender parte de la evolución fenotípica y su relación con la genética en poblaciones humanas (Stock, 2001; Gómez-Robles & Polly, 2012).

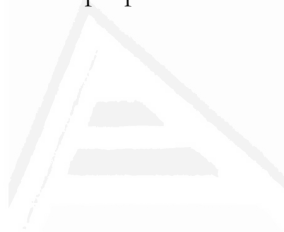
La formalización del estudio de la integración morfológica, surgirá a mediados del siglo pasado cuando a partir de las ideas de Olson y Miller recogidas en *Morphological integration* (1958), quedaba planteado que la covariación entre estructuras morfológicas es debida al desarrollo o a la función, es decir a la asociación funcional (biomecánica) entre sus partes que configura una estructura final, pero también como respuesta a las reglas de construcción de la morfología del organismo (el desarrollo y la morfogénesis).

Si atendemos al concepto de la integración morfológica, podemos desligar el binomio gen-carácter y pasar a incorporar un modelo morfológico de cohesión entre elementos, donde genes, rutas de señalización y células se enmarcan en un contexto de procesos epigenéticos de interacción en la génesis morfológica (Martínez-Abadías et al., 2009). Sin embargo, no es hasta la década de los 90 cuando se potencia el uso de la estadística multivariante y que junto con el desarrollo de las técnicas en morfometría geométrica, permitirán un estudio más exhaustivo de la integración morfológica (Rohlf & Corti 2000; Klingenberg et al., 2001, 2003; Klingenberg, 2008a, 2014).

Para entender la organización fenotípica en un sistema, es sin duda indispensable identificar qué partes pueden ser diferenciadas y delimitadas (Wagner, 1996) ya que de ahí se desprende el concepto de modularidad (Klingenberg, 2014). La noción de que los organismos pueden estar organizados modularmente ha sido reconocida por la investigación desde una base morfo-genética (Bateson, 1894; Carroll, 2001). A la luz de estos estudios, una de las ideas fundamentales en que subyace entender la organización fenotípica del organismo como modular, radica en atender la flexibilidad de cambio, cambio que afectará a una o varias de sus partes sin que afecte al resto. Esta clave conceptual deriva del trabajo *The genetic basis of evolutionary change* (Lewontin, 1974), implicando que un módulo o módulos pueden comportarse como sustrato del proceso evolutivo (Winther, 2001).

Concebir la organización fenotípica desde la modularidad, permite expresar la amalgama de distintos niveles de organización bajo un mismo contexto explicativo. La modularidad se entiende como un fenómeno que abarca la organización estructural de diferentes partes organizadas jerárquicamente y a partir de distintos niveles de organización biológica (Rasskin-Gutman, 2005). Como

consecuencia de ello, la organización modular puede ser tanto celular, como genética y estructural o funcional. En principio, la integración y la modularidad desde un punto de vista morfológico representan el compromiso entre el todo y sus partes. Desde el punto de vista de la integración, un módulo será una unidad que aún estando integrada, actuará con un grado relativo de autonomía frente al resto de las partes que compongan una estructura. La idea general es que la expresión morfológica de un organismo, responde a una entidad altamente integrada y organizada desde su desarrollo, pero también puede ser relativamente flexible al cambio (evolución). Del mismo modo, puede existir una considerable capacidad de cambio de partes específicas, mientras que la robustez del plan morfológico general permanece prácticamente inalterable (Roberts & Tregonning, 1980; Shimada, 2014). En base a estos principios, un módulo morfológico será una parte o una unidad que es coherente internamente por muchas interacciones de sus elementos, y será relativamente autónomo de otras unidades con las que está conectado (integrado) pero en menor proporción o más débilmente (Klingenberg, 2004).



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

1.3. El fenotipo craneodental humano

En las últimas décadas, el estudio de la forma del cráneo y los dientes ha ocupado un foco principal de atención en el análisis de la variabilidad anatómica y fenotípica de poblaciones humanas (Gould, 1981; Molnar, 1983; Turner, 1983a). A partir de la segunda mitad del siglo XX, la craneometría se desvincula progresivamente de la motivación racial, creciendo el interés del análisis microevolutivo. De este modo, en la década de 1980 y 1990 (Relethford, 1980), surgirán un gran número de trabajos que, basados en aproximaciones explícitamente genéticas, analizarán la evolución de ambas estructuras en poblaciones humanas modernas (e.g., Königsberg, 1990; Relethford, 2001, 2002, 2010; González-José et al., 2001; Martínez-Abadías et al., 2006; Manica et al., 2007; von Cramon-Taubadel & Lycett, 2008; Betti et al., 2009; Hubbe et al., 2009).

Todo estos estudios serán realizados bajo un marco de genética cuantitativa y su importancia radicará en su habilidad para ejemplificar procesos evolutivos a partir de rasgos fenotípicos y por tanto, distinguir entre evolución neutral (Kimura, 1968, 1983, 1989) debida a mutación, deriva genética y flujo génico y diversificación por cambios microevolutivos debidos a selección natural (Roseman & Weaver, 2007; von Cramon-Taubadel, 2014). De este modo, en los casos en los que las fuerzas neutrales se asumen como los factores evolutivos más importantes en la génesis de patrones de diversificación fenotípica, la cuantificación de los rasgos cuantitativos pueden ser utilizados para inferir la historia de las poblaciones (von Cramon-Taubadel & Weaver, 2009).

1.3.1. Estudios craneométricos

Diversos trabajos han combinado diferentes métodos de estudio basados en medidas lineales (Manica et al., 2007; Betti et al., 2009), siguiendo los datos derivados de Howells (1973), y aplicando la morfometría geométrica (González-José et al., 2008; von Cramon-Taubadel, 2009a; Martínez-Abadías et al., 2012). Si bien, mientras los estudios de morfología lineal permiten capturar la variabilidad craneal, el registro de *landmarks* a partir de métodos bi- como tri-dimensionales (2D y 3D), ofrece una aproximación más flexible para cuantificar la forma y el tamaño

relativo de regiones específicas del cráneo. De este modo, la aplicación de la morfometría geométrica en el estudio de la variabilidad craneal humana, permite una partición del cráneo en diferentes regiones, manteniendo al mismo tiempo, un gran número de rasgos cuantificables (von Cramon-Taubadel, 2011a, 2014).

Por otro lado, mientras que algunas partes anatómicas del cráneo pueden definirse a partir de un número variable de *landmarks*, el uso de *semilandmarks* permite registrar regiones carentes de puntos anatómicamente homólogos (Gunz et al., 2005; González et al., 2011).

El estudio de la variación del cráneo a nivel global se ha basado en el análisis de matrices de distancias poblacionales basadas en la morfometría geométrica de la región frontal, el neurocráneo y el hueso temporal, y su correlación con matrices de distancias genéticas, geográficas y climáticas (Harvati & Weaber, 2006a). Los resultados muestran que la variación del neurocráneo y el hueso temporal se correlaciona de forma significativa con la variación genética, mientras que la región facial refleja de forma más estrecha la variación con el clima, en términos de temperatura, tal y como cabría esperar bajo condiciones de adaptación termorreguladora (Roseman, 2004; Hubbe et al., 2009; Noback et al., 2011). Aunque otros estudios (Harvati & Weaber, 2006b) encuentran que la forma general del cráneo se correlaciona tanto con la genética como con el clima, esta última correlación no es significativa cuando se excluyen del análisis poblaciones adaptadas al frío extremo como los Inuits (von Cramon-Taubadel, 2009a).

El interés por comprobar qué regiones del cráneo se encuentran más influenciadas por fuerzas neutrales o no-neutrales sólo se justifica bajo la posibilidad de dividir el cráneo en unidades evolutivas semidiscretas. Bajo el concepto holístico de las estructuras fenotípicas y dado que muchas rasgos cuantitativos del cráneo son poligénicos (muchos *loci* codifican para un único rasgo fenotípico) y que además la contribución de muchos *loci* a la variación genética es pleiotrópica (cada *locus* afecta a muchos rasgos individuales), parece bastante razonable asumir que el fenotipo y el genotipo son sistemas integrados (genotipo-fenotipo) sometidos a fuerzas evolutivas que afectan al organismo completo sistemáticamente (Lynch & Walsh, 1998). Sin embargo, bajo las teorías de la integración morfológica de Olson y Miller (1958) se puede considerar que existen varios elementos del fenotipo que se encuentran conectados jerárquicamente y estas conexiones, pueden variar en su naturaleza e intensidad dependiendo de la relación entre su desarrollo y funcionalidad. En este marco de integración morfológica, considerando el modelo craneal, puede considerarse plausible no rechazar la hipótesis en la que se considere que distintas regiones individuales del cráneo (módulos), pueden estar afectadas por fuerzas evolutivas (von Cramon-Taubadel, 2014).

En este contexto, con el objetivo de evaluar la relativa congruencia de los datos genéticos con la forma de ciertas estructuras del cráneo, algunos trabajos (von Cramon-Taubadel, 2009a) han comprobado la hipótesis propuesta por Lockwood et al. (2004), quienes afirman que la forma del hueso temporal del cráneo registra la diversidad poblacional y filogenética del hombre moderno (Harvati, 2003; Harvati & Weaver, 2006a,b; Terhune et al., 2007; Smith et al., 2007; Smith, 2009). Por otro lado, otros estudios (von Cramon-Taubadel, 2009b) se han centrado en comprobar la hipótesis de homoiología propuesta inicialmente por Lieberman (1995, 1997, 2000) y derivada de la afirmación de que el crecimiento óseo durante el desarrollo ontogénico se encuentra afectado por el estrés ambiental. Esta hipótesis establece la existencia de un vínculo conceptual entre la potencialidad de ciertas estructuras anatómicas de sufrir plasticidad fenotípica y su relativa eficacia para reconstruir la filogenia de un grupo. Aunque la forma del cráneo sea un buen indicador de la historia poblacional, es probable registrar ciertas regiones que muestran menor variabilidad (von Cramon-Taubadel, 2009a). La asociación de diferentes caracteres de la anatomía craneana con la adaptación ecológica (González-José et al., 2005b; Sardi et al., 2006; Hubbe et al., 2009; Noback et al., 2011) sugiere que los factores selectivos pueden parcialmente ser responsables de la variación de ciertas regiones del cráneo, siendo las respuestas al clima y a la estrategia de subsistencia las dos fuentes más importantes de selección direccional (von Cramon-Taubadel, 2014).

Se ha observado que el aparato masticatorio puede mostrar diferencias de variación craneal debido a estrés biomecánico (Wood & Lieberman, 2001; Paschetta et al., 2010). Las regiones masticatorias del cráneo y la mandíbula presentan estadísticamente, mayor variación que otras regiones no relacionadas con las masticación (Lycett & Collard, 2005; Collard & Wood, 2007; von Cramon-Taubadel, 2009b, 2011b).

De forma paralela a los análisis craneométricos, el estudio de la forma y tamaño del diente han sido durante décadas dos líneas independientes de análisis para la reconstrucción de la historia y diversidad de las poblaciones humanas (Hanihara, 2013). Tanto el estudio de los caracteres no-métricos como la métrica del diente, sugieren que la variación presente en los humanos modernos refleja una clara diversificación a escala global. No obstante, son escasos los estudios que aborden nuevos métodos de estudio e hipótesis de trabajo que engloben en su construcción, el análisis de factores adaptativos para explicar la configuración morfofuncional del diente.

1.3.2. Estudios en Antropología dental

Los dientes forman parte de la investigación evolutiva de vertebrados, siendo científicos decimonónicos como Georges Cuvier (1769-1832) o Richard Owen (1804-1892) quienes observaron que la morfología dental había ido modificándose con el transcurso del tiempo, siguiendo procesos de adaptación.

Las primeras investigaciones en el campo de la antropología dental se remontan a William H. Flower (1855) quien en su obra *On the size of the teeth as a character of race* (Flower, 1885) clasifica las poblaciones humanas de acuerdo al tamaño de los dientes en megadontes (australianos, andamaneses y tasmanos), mesodontes (chinos, indígenas americanos y malayos), y microdotes (europeos, hindúes y antiguos egipcios). Para esta clasificación, Flower empleó un índice que relacionaba la longitud de la base del cráneo con la longitud de las coronas dentarias. Por su parte, Maximilian De Terra (1905) sugería por el contrario, que el tamaño de los dientes se expresa en proporción al tamaño del cuerpo y por tanto resultaban inútiles para registrar diferencias entre poblaciones humanas. Más tarde, Miyabara (1915) fue capaz de distinguir japoneses de europeos por el tamaño dentario (Kieser, 1990). Por otro lado, Owen (1804-1892) formuló la “ley de inversión” posteriormente modificada por Magitot (1869) y que definía que los molares reducen sus dimensiones del primero al tercero en las razas humanas más civilizadas, lo contrario de los que sucedía en las razas primitivas y en los simios (Moreno & Moreno, 2011).

Con el tiempo, diferentes anatomistas comenzaron a dedicarse a identificar rasgos dentales en humanos modernos. Por ejemplo, von Carabelli (1842) describirá la cúspide lingual accesoria en los molares superiores o tubérculo de Carabelli. El fundador de la *American Association of Physical Anthropologist* (AAPA) Aleš Hrdlička (1869-1943) en sus investigaciones acerca de los orígenes del hombre americano (Hrdlička, 1925), comprendió la importancia de relacionar el análisis del diente con la problemática de los orígenes de los humanos modernos, particularmente con la denominada fase Neanderthal, y a su vez, con las modificaciones del sistema masticatorio y que mostraban cambios significativos entre una fase y otra. Sus estudios poblacionales lo condujeron al descubrimiento de los incisivos en pala (*Shovel-shaped*), que diferenciaban a las poblaciones mongoloides por su altísima frecuencia y su marcado grado de expresión. Esta similitud era interpretada por Hrdlička como prueba de un origen exclusivamente asiático de los amerindios (Rodríguez, 1987).

Con posterioridad se desarrollarán estudios sobre poblaciones amerindias (Dahlberg, 1963a), especialmente del suroeste norteamericano y comienza la elaboración de las bases metodológicas para el registro y análisis de los rasgos

dentales, elaborando un conjunto de placas que registraban la variación de diferentes rasgos no-métricos dentales. Copias de estas placas fueron distribuidas por varios centros de investigación antropológica y biológica y en 1981 los modelos de las placas dentales de Dhalberg fueron cedidos al *Department of Anthropology de la Arizona State University* donde el profesor Christy G. Turner II y colaboradores fueron los encargados de su actualización y distribución. El nuevo sistema ASUDAS (*Arizona State University Dental Anthropology System*) serviría para la caracterización de caracteres discretos en un modelo inicial para el estudio del poblamiento de América (Turner, 1983a) y posteriormente, aplicado en el estudio de poblaciones de otros continentes (Hanihara, 2008, 2013), incluidos Norte y Sur de América (Sutter, 1997), Asia (Hanihara, 1991), África (Irish, 1998, 2006; Irish & Guatelli-Steinberg, 2003), Europa (Goose & Roberts, 1982), Australia (Smith et al., 1981), y más recientemente en homínidos fósiles (Bailey, 2000; Irish et al., 2013). En estos estudios, la variabilidad en la morfología dental entre poblaciones se basa en estadística multivariante, estableciendo patrones de divergencia biológica (Scott & Turner, 1997). Asumiendo que la distancia estadística revela patrones de afinidad biológica, esta divergencia produce una serie de valores por cada par de poblaciones, siendo valores bajos los que representan una cercana afinidad biológica mientras que los altos indican una mayor distancia biológica.

El análisis de la variabilidad morfológica del diente entre poblaciones se ha ido extendiendo progresivamente a la caracterización de su morfometría, intentando aislar de algún modo el componente tamaño del de forma (Perizigian, 1984) así como la relación entre cúspides (Morris, 1986). De este modo, una serie de trabajos registrarán la morfometría dental en homínidos del Plio-Pleistoceno africano (e.g. Wood & Abbott, 1983; Wood et al., 1983; Wood & Uytterschaut, 1987; Wood & Engleman, 1988) y Pleistoceno europeo (Bailey, 2004; Quam et al., 2009).

De forma paralela a los estudios taxonómicos, surgen una serie de trabajos metodológicos en los que a partir de diferentes técnicas de registro de imagen se compara la información proporcionada por diámetros, contornos y ángulos dentales (Benazzi et al., 2009, 2011) y que se complementan con estudios que comparan la morfometría lineal con la morfometría geométrica (Bernal, 2007).

Finalmente en los últimos años, las técnicas de morfometría geométrica se presentan como una nueva herramienta de análisis de la forma y tamaño del diente (Martín-Torres et al., 2006; Gómez-Robles et al., 2007; Kieser et al., 2007, Kenyhercz et al., 2014). Sin embargo, no existen trabajos que aborden la variabilidad fenotípica dental desde un contexto global en poblaciones humanas modernas.

1.3.3. Control genético del desarrollo y de la morfogénesis dental

Explorar los mecanismos genéticos que subyacen en el desarrollo dentario y modo de herencia, es sin duda una de las cuestiones clave para comprender su morfogénesis y características fenotípicas (Salazar-Ciudad, 2008; Brook et al., 2014). La dentición de los mamíferos se caracteriza por su diferenciación en tipos de dientes incisivos (I), caninos (C) y molares (M), que en algunas especies incluye a los premolares (P) (Hillson, 1996).

Dentro de la dentición de la especie humana, pueden encontrarse tres tipos diferentes de homología serial organizada jerárquicamente. El primer nivel corresponde a la homología de las cúspides, cuya formación parece estar determinada por un “módulo productor de cúspides” que contiene los mismos genes y actúa de forma secuencial (Jernvall, 2000; Jernvall & Jung, 2000). El segundo nivel, corresponde a la homología de los dientes, siendo evidente la existencia de discontinuidad morfológica (heterodontia) (Peyer, 1968; Stock, 2001). El tercer nivel, más específico, corresponde a la homología dentro de cada serie o campo dental, dentro de los cuales los dientes que lo componen presentan una mayor similitud en tamaño y forma (Butler, 1995), siendo una misma categoría de diente, producto de un merismo, es decir una repetición de segmentos (Bateson, 1894).

En este contexto, Butler (1995) enlazó estas observaciones con su teoría de campos morfogenéticos, planteando que en los primeros estadios del desarrollo, todos los dientes presentan el potencial de desarrollarse en cualquier tipo de diente. Esta teoría inicial, sugería que existen sustancias morfogenéticas específicas (morfógenos) que controlan el desarrollo de los gérmenes dentarios. Existirían tres tipos diferentes de morfógenos para cada tipo de diente anterior y postcanino de acuerdo con la posición de los gérmenes dentro de los campos morfogenéticos, los cuales se definen por la presencia de dichos morfógenos a lo largo del eje mesiodistal de las arcadas dentales. En concreto, la concentración de estas sustancias en los maxilares, tendría una gran importancia para determinar la expresión fenotípica final de los caracteres dentarios. Una mayor concentración de morfógenos en la zona central de los campos morfogenéticos se encontraría relacionada con una mayor estabilidad métrica y morfológica de los dientes (por ejemplo, el primer molar), mientras que la disminución progresiva en dicha concentración hacia la periferia del campo morfogenético, sería responsable de una mayor variabilidad en la forma y tamaño de los últimos dientes formados en cada uno de los grupos (por ejemplo, el tercer molar). La aplicación de esta teoría en el caso particular de la población humana moderna se debe a Dahlberg (1945), quien describió los campos morfogenéticos como esferas de influencia controladas por

cuatro sustancias morfogenéticas y postuló la existencia en cada campo de un diente clave, caracterizado por una mayor estabilidad métrica y morfológica (Dahlberg, 1945). Estos cuatro dientes clave serían el incisivo central superior (I_1), el incisivo lateral inferior (I_2), el canino superior (C_s) e inferior (C_s), el primer premolar superior (P^3) e inferior (P_3) y el primer molar superior (M^1) e inferior (M_1). Los diferentes tipos de dientes presentarían caracteres conservadores en el sentido de la retención de condiciones ancestrales (plesiomorfia), expresando modelos fenotípicos para el análisis métrico y morfológico en poblaciones humanas (Turner et al., 1991).

Por su parte, Osborn (1978) rechazó el control externo de la morfogénesis dental mediante sustancias específicas y propuso la “teoría clonal”. Con este modelo estipulaba que la disimilitud de las células mesenquimales subyacentes a la lámina dental, daría origen a la formación de dientes de formas diferentes en función de clones específicos para cada diente. De este modo, según progresara el crecimiento de los clones celulares, se produciría la formación de yemas dentales que en teoría darían lugar a dientes idénticos. Sin embargo, el envejecimiento de las células mesenquimatosas y de las de la lámina dental, serían finalmente responsables de la pérdida de potencial morfogenético y de la mayor variabilidad característica de los últimos dientes formados.

Aunque ninguna de estas hipótesis es capaz de explicar adecuadamente por sí sola el rango completo de variación que se observa en el desarrollo dental (Bermúdez de Castro, 1995), ambas coinciden en que la dentición muestra diferencias seriadas. Desde el campo de la biología del desarrollo, se han identificado campos moleculares en los tejidos embrionarios faciales que darán lugar a los dientes. Estos campos moleculares regularían la identidad y posición de los dientes en la lámina dental por medio de proteínas nucleares discretas (Orestes-Cardoso et al., 2002). La variación en la expresión genética y el solapamiento espacial de los dominios de expresión subdividen el ectomesenquima a lo largo de la lámina dental, afectando la regulación en la formación de los dientes (Boughner & Hallgrímsson, 2008). En este contexto se ha propuesto que un grupo de genes *Hox* (Sharpe, 1995; Thomas & Sharpe, 1998), similares a los que determinan la identidad de los segmentos en los insectos, podrían estar implicados en la especificación de la identidad de clases dentales en los mamíferos (Stock, 2001). En este marco, es evidente el paralelismo entre el modelo de Sharpe (1995), con respecto al propuesto por Butler (1995), sin embargo todavía no se ha comprobado definitivamente la relación entre los genes *Hox* y los patrones de configuración dentales (Zhao et al., 2000). Los trabajos más recientes proponen una aproximación Evo-Devo, fusionando las disciplinas evolutiva y del desarrollo como modelos para

explicar la morfogénesis del diente (McCollum & Sharpe, 2001; Salazar-Ciudad, 2006, 2008).

En relación al desarrollo de las cúspides, durante la odontogénesis, los odontoblastos, que sintetizan la dentina, se diferencian de células que proceden de la cresta neural embrionaria (Tucker & Sharpe, 2004). Una población de células preodontogénicas migra como células mesenquimatosas hacia la cavidad oral en desarrollo (aproximadamente a las seis semanas de la gestación en humanos), situándose en las proximidades del epitelio bucal, cuyas células darán lugar a los ameloblastos (que sintetizan el esmalte). El desarrollo del diente comienza con la invaginación de parte del ectodermo oral, poco después, la punta de la invaginación para de crecer y las células que la conforman quedan más estrechamente empaquetadas como un nódulo (*knob*) (Fig. 1.5). Estos nódulos expresan los mismos o similares marcadores moleculares en diferentes especies de mamíferos (Jernvall et al., 1994; Miyado et al., 2007; Järvinen et al., 2008). El epitelio crece más extensivamente cerca del nódulo, pero no el propio nódulo, llevando a la formación de dos órbitas epiteliales que se invaginan más profundamente en la subcapa del mesénquima. En ese momento se desencadena una cascada epigenética que consiste en una serie de inducciones recíprocas entre las células mesenquimatosas y las células del epitelio bucal. Esta interacción entre las dos poblaciones celulares conducirá finalmente a la deposición de esmalte y dentina y a la formación de los dientes (Lumsden, 1987; Jernvall et al., 1994) hasta que concluye la formación de la corona y finalmente de la raíz (Jernvall & Jung, 2000). Ahora bien, la pregunta siguiente es qué mecanismos permiten a los molares de los mamíferos cambiar su forma. Diferentes estudios (Salazar-Ciudad & Jernvall, 2002; Kassai et al., 2005) afirman que los patrones de expresión genética en yemas dentales, pronostican la localización exacta de las cúspides dentales. Este patrón además responde a un modelo matemático de activación/inhibición (a/i), que explicaría las diferencias en la expresión morfogenética entre especies a partir de una cascada inhibitoria de genes (IC model) que explica la expresión fenotípica (Kavanagh et al., 2007), afectando a la proporción y forma entre especies de mamíferos adaptados a diferentes tipos de dieta (Polly, 2007).

De este modo, pequeños cambios en la red genética serán cruciales a través de la interacción de las proteínas BMP's y Shh (Kavanagh et al., 2007). La Shh y el factor de crecimiento fibroblástico - FGF's- (producido por el esmalte señalizado) inhiben la producción de BMP, dado que la producción de BMP estimula tanto la producción de más BMP's como la síntesis de sus inhibidores, las proteínas FGF's y Shh, bloquean la síntesis de BMP e independientemente estimulan la proliferación mesenquimal.

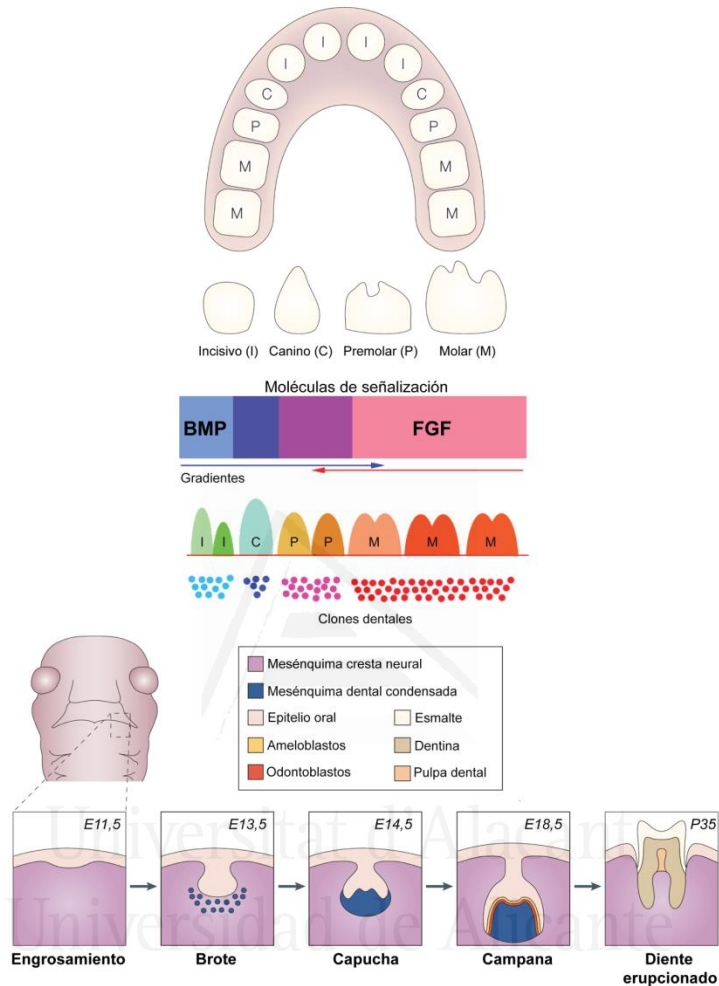


Figura 1.5. Patrón de morfogénesis en dentición humana. Modelo de dientes humanos y su posición (arriba). Representación esquemática de la importancia de las moléculas de señalización epitelial derivadas de células mesenquimales en la génesis de la forma y diversidad de los dientes (centro). Los gradientes de BMP contribuyen a la formación de los dientes anteriores y GFG en los postcaninos. La expresión de las secuencias *homeobox* en las células derivadas de la cresta neural definen las poblaciones de genes (clones dentales) que contribuirán a la formación de los dientes. Estadios (E) de desarrollo embrionario (abajo). Visión frontal de la cabeza de un embrión a día E11,5 indicando el lugar de génesis y proliferación de la morfogénesis del diente (modelo de un molar) hasta su erupción alrededor de 5 semanas después (P35). En el estadio de desarrollo E18,5, ameloblastos y odontoblastos se forman en las capas adyacentes en el sitio de interacción entre el epitelio y mesénquima. Estas capas producen el esmalte y dentina en el diente formado. Basado y modificado de Jernvall & Jung (2000); Tucker & Sharpe (2004); Mitsiadis & Smith (2006).

En dientes con una sola cúspide, por ejemplo los caninos, el ápice del capuchón dental se convierte en el ápice de la cúspide y su crecimiento continua. El resultado es un patrón de actividad genética que cambia a medida que la forma del diente cambia y viceversa. Entonces, los cambios morfológicos grandes pueden resultar de pequeños cambios en las condiciones iniciales.

Por tanto, en dientes con varias cúspides, aparecen nódulos de esmalte secundario en los lugares donde se formarán el resto de cúspides. Estos nódulos se activan de forma reiterada y regulan su separación mediante señales activadoras (FGF) e inhibitoras (BMP, Shh). Los nódulos de esmalte secundario no parecen diferir en sí mismos, es decir, no existe ningún gen que marque la identidad de cada una de las cúspides, por lo que su desarrollo requiere por un lado de un control espacial que afecta a la posición relativa de cada cúspide respecto a las demás, y por otro lado, un control temporal cuyo patrón afecta al tamaño, siendo las cúspides de mayor tamaño aquellas que comenzaron antes su desarrollo ontogénico y no las más antiguas filogenéticamente (Butler, 1956; Kassai et al., 2005; Kavanagh et al., 2007).

En definitiva, la relación entre el genotipo-fenotipo, analizada a partir de interacciones genéticas en la biología del desarrollo, proporciona las bases para establecer modelos morfométricos microevolutivos del diente y comprender la variación fenotípica adaptativa (Jernvall, 2000; Salazar-Ciudad et al., 2001). A pesar de la complejidad morfogenética, existe una base sencilla que regula las expresiones morfométricas. Los cambios en la regulación de las señalizaciones durante la formación de cúspides puede explicar la variación de forma entre individuos, mientras que un parámetro de regulación del crecimiento epitelial explicaría la variación de diente a diente a lo largo de la mandíbula (Salazar-Ciudad & Jernvall, 2010).

Con independencia de los mecanismos de desarrollo que den lugar a las diferencias de las series metaméricas, Bateson (1894) describía cómo variaciones morfométricas pueden ser evidencias de una biología intrínseca diferente de la variación filogenética. En este sentido, recientes trabajos han comenzado a analizar el efecto de la modularidad y patrones de integración morfométrica en la dentición de homínidos (Hlusko, 2002, 2004; Hlusko & Mahaney, 2003, 2009). Estos estudios han combinado datos morfométricos y genéticos con el objetivo de entender la base genética de los caracteres fenotípicos (Hlusko, 2004), estableciendo las bases de una nueva perspectiva de estudio en comparación con los análisis que correlacionaron patrones de variación morfológica en términos de reducción de cúspides (Garn et al., 1963; Keene, 1965) y tamaño del diente (Garn, et al., 1968 a,b, 1969) y la base genética de esta variación.

1.3.4. Herencia de los caracteres dentales

Muchos de los rasgos morfológicos no se encuentran contruídos dentro de un modelo simple de control genético, por lo que ha sido sugerido que la herencia de los rasgos responde a un modelo multifactorial (Lee & Goose, 1972). Por tanto, entender el modo exacto de herencia de los rasgos dentarios no es sencillo. El hecho que los rasgos no-métricos del diente sean considerados como caracteres fenotípicos casi continuos, sugiere además que sea poco plausible el hecho de corresponder a la expresión y control derivado por un solo gen (Scott & Turner, 1997). Por ejemplo, el tubérculo de Carabelli no se limita a la expresión de una ausencia o presencia, por el contrario, presenta una gran diversidad de expresiones que influyen en la morfología del diente dada su variabilidad (Hunter et al., 2010). De este modo, parece plausible admitir que los rasgos no-métricos siguen un modelo complejo de herencia. Sin embargo, los análisis de segregación compleja han demostrado que la morfología dental se encuentra controlada por un grupo de genes relativamente limitado en comparación con otros tipos de fenotipos genéticamente más complejos, como por ejemplo la estatura (Kolakowski et al., 1980; Nichol, 1989). De igual modo se ha sugerido que la codificación de algunos rasgos morfológicos dentarios está dominada en mayor parte por un único gran gen (Scott & Turner, 1997). Si bien en términos de patrones interespecíficos que afectan a la morfología de las cúspides, la conformación de determinadas cúspides pudiera no presentar un control derivado en genes específicos sino como respuesta de una interacción dinámica entre varios genes y factores de señalización durante la ontogenia (Zhao et al., 2000). De este modo, aunque aparentemente el número de genes implicados en la expresión de los rasgos no-métricos del diente es limitado, no queda claro por el momento cómo esos genes controlan la expresión del fenotipo dentario (Scott & Turner, 1997). Como resultado de los primeros trabajos realizados en heredabilidad (Fisher, 1919), pronto se supuso que al igual que la mayoría de los rasgos fenotípicos continuos, el tamaño del diente está sujeto a un control de herencia poligenético (Kieser, 1990). Lo que ha sido confirmado, intentando además identificar los *loci* genéticos que controlan las dimensiones del diente (Kolakowski & Bailit, 1981). Sin embargo, la ubicación de los *loci* de los genes ha resultado ser complicada y como consecuencia de ello, el estudio de la herencia del tamaño de los dientes se ha centrado en mayor medida en evaluar los valores de herencia (h^2) en lugar de cuantificar los genes y la posición de estos (Townsend et al., 2003, 2009). Los estudios de familias, enmarcados en el campo de la genética cuantitativa, particularmente referidos a gemelos, proporcionan una importante línea de evidencia para corroborar el fuerte control genético sobre el tamaño y la morfología del diente (Kieser, 1990; Scott & Turner, 1997; Townsend et al., 2003).

Esta línea de atención se ha centrado en examinar qué características del diente son controladas por diferencias en el mecanismo de herencia y cuáles por el ambiente, comparando la morfología del diente entre hermanos monocigóticos (gemelos idénticos) y dicigóticos (hermanos mellizos) (Scott & Potter, 1984; Kaul et al., 1985; Richards et al., 1990; Townsend et al., 2003). En el caso de los gemelos, se comparte idéntico genotipo y el mismo ambiente, mientras que los mellizos comparten el mismo ambiente pero su secuencia genética no es idéntica. Por el contrario, en los estudios a nivel de familia, las investigaciones se centran en las relaciones entre los padres y los hijos (Scott & Turner, 1997). En ambos tipos de estudios, tanto los de gemelos como los que estudian la relación padre-hijo, la herencia de rasgos morfológicos y tamaño dental oscila en un rango entre un 0,40 y un 0,80 (Scott & Turner, 1997). A pesar de encontrarse bajo un fuerte control genético, la forma y el tamaño del diente de igual modo se encuentran sujetos a factores ambientales. La evidencia de esta influencia ambiental puede observarse en estudios de morfología asimétrica, donde un rasgo dental puede exhibirse con una gran expresión en un diente determinado, pero encontrarse ausente en su antímero. Esta particularidad es especialmente evidente en gemelos monocigóticos, donde un rasgo morfológico puede estar expresándose completamente en un diente en uno de los hermanos y encontrarse con una severidad menor en el mismo diente del hermano gemelo (Scott & Potter, 1984). Aunque no existen estudios sistemáticos que caractericen el nivel de plasticidad en la morfología dental bajo diferentes contextos medioambientales, se ha sugerido no obstante que la morfología del diente presenta mayor estabilidad a factores ambientales que otras estructuras del esqueleto como puede ser el complejo craneofacial (Scott & Alexandersen, 1992). El efecto ambiental sobre el tamaño del diente se hace evidente cuando se analiza su asociación alométrica con respecto al tamaño del cuerpo, reflejando la influencia ambiental sobre este fenotipo durante el desarrollo prenatal. Existe una correlación entre el tamaño al nacer y el tamaño del diente, de manera que los recién nacidos que nacieron con bajo peso, muestran un tamaño dental reducido, una observación que se mantiene para las coronas dentarias incluso en el desarrollo postnatal (Garn et al., 1979). Dado que la heredabilidad estimada para el tamaño del diente, como se ha comentado, oscila entre 0,4 y 0,8 (Scott & Turner, 1997), no es de extrañar el efecto del ambiente. En particular, cuando son consideradas poblaciones antiguas sometidas a situaciones de estrés, es posible observar de igual modo que experimentan una reducción en el tamaño dental. En estos estudios, los individuos que mueren de niños presentan dientes más pequeños que aquellos que alcanzan la edad adulta (Guagliardo, 1982).

Una cuestión lógica relativa a la variación de la morfología y tamaño de los dientes es si las fuerzas microevolutivas (aparte de los factores de flujo y deriva

genética) pueden causar las diferencias fenotípicas observadas entre las distintas poblaciones humanas. Algunos investigadores sugieren que las diferencias regionales en la morfología dental son en parte debidas a selección natural, mientras que otros autores consideran que muchos de los rasgos no-métricos no ofrecen ninguna ventaja selectiva (Scott & Turner, 1997). De este modo, los rasgos dentales que caracterizan la Sinodoncia (complejo dental característico del noreste asiático y de los Indios americanos) reflejan una superficie oclusal del diente mucho más grande y compleja en su topografía. Este aumento de la superficie del diente puede relacionarse como respuesta a una ventaja adaptativa en el procesamiento de algunos tipos de alimentos, particularmente en dietas relacionadas con estrategias de caza y recolección (Guthrie, 1996). Sin embargo, muchos de estos modelos no se sostienen cuando son consideradas diferencias expresadas bajo distintos modelos de selección (Scott & Turner, 1997). Por lo tanto, las evidencias más claras indican que diferentes tipos morfológicos en humanos modernos son el resultado del azar (como la deriva genética), no encontrando por el momento evidencias claras de que los rasgos morfológicos respondan a una ventaja adaptativa.

1.3.5. Tamaño y forma de los dientes

Existe una fuerte presión selectiva en lo que respecta al tamaño dental (Kieser, 1990). La identificación de estas tendencias implica el uso de muestras separadas por miles e incluso millones de años (Frayser, 1977; Calcagno, 1986). Una población que mantiene el tamaño de sus dientes igual a lo largo del tiempo puede explicarse de dos formas: una es que el tamaño del diente no es modificado por selección debido a restricciones impuestas durante la ontogenia, lo que se define como restricciones durante el desarrollo y la otra es que los individuos que tienen dientes grandes o pequeños están sometidos a selección estabilizadora. Por otro lado, si existe variación en el tamaño del diente a lo largo del tiempo, esta puede ser explicada en términos de selección natural (Kieser, 1990).

Dado que la selección natural tiende a preservar la variante más favorable dentro de la población, puede concluirse que un cambio en el ambiente llevará a una población dada a conseguir adaptarse; por lo tanto, si un cambio en la morfología del diente permite a la población mejorar su habilidad para enfrentarse al desafío de un nuevo ambiente, este cambio será favorecido por selección y podríamos hablar entonces de un cambio filético o evolutivo en el tamaño del diente.

A lo largo de la historia evolutiva de los homínidos ha habido una general disminución del tamaño dental, es decir una tendencia negativa, tanto entre las

diferentes especies de *Homo* como en particular dentro de *Homo sapiens* (Fruyer, 1977; Brace et al., 1991). La reciente reducción dental en los últimos 10.000 años se puede asociar con los avances en el procesamiento del alimento y la transición a la agricultura. Son diferentes las teorías que intentan explicar esta reducción del tamaño dental, entre algunas de ellas podemos citar el “*probable mutation effect*” (PME), el “*selective compromise effect*” (SCE) o el “*increasing population density effect*” (IPDE) (Pinhasi & Meiklejohn, 2011).

El PME (Brace, 1964a, 1995) postula que ha existido una presión selectiva para el mantenimiento de un tamaño grande del diente a lo largo de la historia evolutiva de los homínidos, sin embargo el desarrollo del cocinado y posteriormente el cocinado en cerámica, ablandó los alimentos consumidos por los humanos, resultando en una relajación de la presión selectiva. Los dientes grandes resisten más los altos niveles de desgaste pudiendo permanecer funcionales durante más tiempo. En ausencia de presiones selectivas, las mutaciones ocurridas que derivan hacia la reducción del diente podrían permanecer, favoreciendo a fenotipos diferenciados. En otras palabras, no existe una presión positiva para la disminución del tamaño del diente a lo largo de la evolución de los homínidos, sino que más bien encontramos una relajación en la selección que favorecería aquellos dientes de mayor tamaño.

En contraste, la teoría del SCE (Calcagno & Gibson, 1988, 1991; Calcagno, 1989) establece que a lo largo de la evolución de los homínidos, la selección natural favorecería a los dientes más pequeños. El aumento en la frecuencia de caries producto de cambios en las estrategias de alimentación, reemplazarían el efecto de la pérdida de esmalte dentro de las principales afecciones dentarias relacionadas con la dieta. De este modo, la disminución de la superficie dental podría haber reducido la posibilidad de infecciones dentales debidas a caries. Además, con el procesamiento de los alimentos podría disminuir la presión selectiva que favorecía una gran maxila y mandíbula que habría sido necesaria para soportar una gran musculatura necesaria para la masticación de los alimentos. Por lo tanto, unos dientes pequeños habrían sido favorablemente seleccionados en unas mandíbulas más pequeñas, reduciendo la maloclusión durante la masticación y evitando las posibles fracturas o lesiones en el esmalte que habrían llevado a infecciones dentales (Corruccini, 1991).

Por último, el modelo IPDE asume que la reducción del tamaño dental estaría asociada a una merma en las condiciones de salud como resultado del aumento del estrés ambiental (Macchiarelli & Bondioli, 1986). Por lo tanto, la reducción en el tamaño del diente ocurriría simultáneamente con respecto a otros indicadores óseos de malnutrición y aumento de enfermedades, como la reducción

de la estatura. La reducción del tamaño dental y el de la estatura ocurrirían dado que la selección favorece aquellos individuos con menor tamaño corporal.

De los tres modelos, el modelo IPDE es el que presenta un menor poder de resolución explicativa. No se ha observado una reducción diacrónica en tamaño dental y estatura a nivel general en el espacio y en el tiempo y además no existen evidencias de que la selección natural favorezca individuos más pequeños en situación de estrés poblacional, a pesar de que la reducción del cuerpo sea un producto fisiológico del estrés (Armélagos et al., 1989; Gibson & Calcagno, 1989). Sin embargo, los dos primeros modelos explicados PME y SCE son generalmente aceptados, ya que se encuentran directamente relacionados con cambios en la dieta e innovaciones tecnológicas en la producción de alimentos (Brace et al., 1991; McKee, 1984). La diferencia más importante entre estos dos modelos radica en que mientras que en el primero (PME), la relajación de la selección por sí misma es la que favorece el cambio del tamaño dental, para el segundo modelo (SCE), la selección natural intercede activamente. Actualmente la discusión sobre cuál de las dos es la más correcta sigue vigente y lo más plausible es pensar que ambos modelos se complementan a la hora de explicar la reducción dental en relación a factores adaptativos y ecológicos (Pinhasi & Meiklejohn, 2011).

Por otro lado, la variación odontométrica se ha utilizado frecuentemente en el estudio de la evolución de homínidos y en el estudio de la diversidad de grupos poblacionales a nivel local o regional (e.g. Brace, 1967, 1980; Hanihara, 1966; Wolpoff, 1971; Frayer 1977; Brace & Hinton, 1981; Brace et al., 1984, 1991; Bermúdez de Castro et al., 2004). Durante las últimas décadas se han realizado varios estudios sobre variación métrica dental cubriendo amplios rangos de poblaciones regionales (Falk & Corrucini, 1982; Harris & Bailit, 1988; Kieser, 1990; Harris & Rathbun, 1991; Schnutenhaus & Rösing, 1998), estudios que han clasificado a las poblaciones humanas modernas en microdónticas, mesodónticas y megadónticas (Harris & Rathbun, 1991). Recientemente, otros estudios más sistemáticos han analizado la variación geográfica de la métrica dental a una escala global (Hanihara & Ishida, 2005), confirmando igualmente la división de las poblaciones humanas en tres grupos de tamaño dental, en donde las poblaciones australianas ostentarían el grado de megadoncia.

En paralelo al análisis del tamaño dentario, el estudio de la forma dental al igual que los genes, es parte de la herencia biológica que los humanos transfieren cuando migran de un lugar a otro. Cuando las poblaciones humanas sufren periodos de aislamiento, las coronas y raíces de sus molares expresan diferentes grados de divergencia, dependiendo de la densidad poblacional inicial y el tiempo que se mantenga el aislamiento. De igual modo, cuando poblaciones divergentes entran en contacto, el resultado es una población con frecuencias de rasgos dentales

convergentes entre ambas. De este modo, los rasgos polimórficos dentales, al igual que otras variables biológicas, han sido utilizados para reconstruir los procesos evolutivos acontecidos en la historia de las poblaciones humanas y el origen de los humanos modernos (Hanihara, 1966; Turner, 1983a; Turner, 1986; Irish, 1997, 1998; Scott & Turner, 1997; Stringer et al., 1997; Tyrrel & Chamberlain, 1998; Irish & Guatelli-Steinberg, 2003). En este contexto, los rasgos dentales no-métricos pueden ser definidos como positivos en el caso por ejemplo de cúspides o por el contrario, negativos como pueden ser las fosas, dependiendo de si el rasgo o estructura en cuestión tiene el potencial de estar presente en una localización específica de un diente o de una clase de dientes. Estos rasgos dentarios pueden ser clasificados como ausentes o presentes, pero en muchos casos existe una gradación en la forma en que se expresa la presencia.

Se han definido más de 100 rasgos morfológicos distintos en la dentición humana y de esos 100, 30 ó 40 rasgos localizados en corona o raíces han podido ser detallados y estandarizados (ASUDAS; Turner et al., 1991); entre ellos podemos encontrar: i) rasgos en incisivos y caninos como dientes en pala, doble pala, *tuberculum dentale*, fosas de interrupción, torsión mesiopalatal de los incisivos principales, variedades del incisivo lateral, cresta mesial del canino, cresta distal accesoria del canino, doble raíz en el canino; (ii) en premolares, las crestas accesorias, el tubérculo marginal accesorio, odontomas, premolar Uto-Azteca, múltiples cúspides linguales en premolares inferiores, una dos o tres raíces; (iii) rasgos en molares superiores como la presencia de hipocono, cúspide de Carabelli, cúspide 5, tubérculo mesial marginal accesorio, parastilo, extensiones cervicales del esmalte, una o dos raíces, así como otros rasgos en molares inferiores (iv) como el hipoconúlido, el patrón de fosas Y, la cúspide 6 o la 7, el protostílido y la presencia de dos o tres raíces.

A partir de la definición de estos y otros rasgos morfológicos no-métricos en el diente ha sido posible registrar una variación en la morfología dental desde el punto de vista geográfico. Para ello, Scott y Turner (1997) proponen una división en cinco grupos humanos principales, apoyado en gran medida en las investigaciones lingüísticas e histórico-arqueológicas. Los procesos que subyacen los cambios biológicos y lingüísticos comparten ciertos elementos en común (Ruhlen, 1994). Las bases que impulsan esos cambios son en efecto distintas, pero tanto los genes como las palabras se encuentran implicados en la transferencia de información entre generaciones y sujetas a fuerzas de cambio.

Sin embargo, las lenguas evolucionan con mayor celeridad que las características biológicas, por ello los lingüistas no pueden encontrar ninguna relación “genética” entre las lenguas Indo-Europeas y las lenguas Caucásicas; sin

embargo el ancestro común de estos dos grupos es evidente, dado que comparten muchas características biológicas (Ruhlen, 1987).

La clasificación que proponen Turner y Scott (1997) de la humanidad en cinco grandes grupos poblacionales se ambienta en el periodo que va desde los comienzos del Neolítico hasta la Era de los Descubrimientos en el siglo XV d.C. La emergencia de la agricultura hace entre 12.000–10.000 años B.P. resultó en una masiva explosión demográfica. Sólo las áreas más remotas del globo como Australia o el Ártico se mantuvieron aisladas. El Holoceno vivió la expansión de los Afro-Asiáticos en el Norte de África, Indo-Europeos en la India, poblaciones de habla Bantú en Sudáfrica, Austranesios en el Pacífico, Esquimales en Canadá o en Groenlandia, entre otros centenares de movimientos poblacionales que han acontecido en los últimos 10.000 años.

A partir de la frecuencia de los rasgos morfológicos en las diferentes divisiones geográficas se establecen variaciones en los porcentajes de expresión. Por ejemplo, para el diente en pala, las frecuencias de expresión varían desde grupos con baja frecuencia de expresión (0–15%) y representados por población de Oeste de Eurasia (actuales), África subsahariana o Sahul-Pacífico; otros grupos humanos con frecuencias de expresión media (20–50%) en Sunda-Pacífico, Oeste de Europa e India (prehistóricos), Samoyedos, Sur de Siberia, Asia central, Jomon y Ainu y finalmente grupos humanos con una alta frecuencia de expresión (60–90%) y localizados en el Noreste de Asia y América.

La cuestión que se plantea a partir del análisis morfológico dental es si los rasgos dentales pueden presentar patrones geográficos de distribución de forma, válidos para distinguir subdivisiones poblacionales. Y en este contexto, las frecuencias relativas de rasgos no-métricos han servido para definir grandes complejos dentales como el Mongoloide (Hanihara, 1966, 1968), el complejo dental caucásico (Mayhall et al., 1982), el australiano (Townsend et al., 1990), el sub-Sahariano (Irish, 1997), el Indodonti, (Hawkey, 1998, 1999), el Sinodonte y el Sundadonte (Turner, 1983b).

Los trabajos pioneros enfocados en la reconstrucción de la historia y afinidades poblacionales a través del análisis de los dientes, fueron llevados a cabo en la década de los 80 por Turner (1983a, 1986) cuyo objetivo principal era interpretar la morfología dental para resolver el problema del origen de los nativos americanos. En este contexto, Turner colaboró con el lingüista Joseph Greenberg y el genetista Steven Zegura para formular conjuntamente el modelo de las tres migraciones para el poblamiento de las Américas (Greenberg et al., 1985, 1986). Posteriormente, los trabajos con marcadores moleculares de Cavalli-Sforza et al. (1994), apoyaron con fuertes evidencias el modelo de las tres migraciones. Sin embargo, trabajos más recientes basados en ADNmt y cromosoma Y (Merriwether

et al., 1995; Zegura et al., 2004; Schurr & Sherry, 2004; Fagundes et al., 2008) desafían parcialmente el modelo propuesto por Turner, y aún en la actualidad la historia del poblamiento americano continua siendo un tema de debate (Raghavan et al., 2015; Skoglund et al., 2015).

Por otro lado, durante los trabajos más intensivos sobre Asia, Australia y el Pacífico, Turner (1987, 1989, 1990) define la existencia de una división en el patrón dental entre el norte asiático y el sudeste asiático (sinodoncia y sundadoncia respectivamente). Los análisis comparativos indicaban que las poblaciones americanas derivaron de ancestros sinodontes mientras que las poblaciones de la Polinesia y Micronesia de grupos sundadontes del sudeste asiático. Posteriormente, siguiendo el mismo método estandarizado de observaciones, se amplió el estudio a un nivel global (Scott & Turner, 1997), extendiendo el conocimiento geográfico de la variedad morfológica dental en Asia (Turner, 1976; Hanihara, 1991), África (Irish, 1997, 1998, 2006; Irish & Turner, 1990) y la India (Lukacs, 1987; Hawkey, 1998, 1999).



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

2. Hipótesis y objetivos

«The decisive factors in each attempt at tracing the line of human evolution are found in paleontological evidence. Nowhere can it be demonstrated as clearly as in the dentition».

Weidenreich (1937:2)

La variación morfológica de estructuras anatómicas entre poblaciones humanas modernas es el resultado de su historia evolutiva. La influencia de factores ecológicos y genéticos intercede en los patrones morfo-genéticos y del desarrollo, expresando a lo largo del tiempo su diversidad fenotípica.

Los caracteres morfométricos y funcionales del diente son un registro único y excepcional para inferir cambios diacrónicos en el fenotipo durante la evolución humana. En poblaciones humanas recientes, la frecuencia y expresión de caracteres anatómicos no-métricos, como los incisivos en pala, el hipocono o el tubérculo de Carabelli, exhiben un patrón de variación geográfica. No obstante, los procesos evolutivos de diversificación morfométrica como respuesta a factores aleatorios y no-aleatorios son poco conocidos.

La variabilidad de forma y tamaño de los dientes expresa patrones de herencia biológica, determinados por procesos de flujo génico, selección neutral, eventos históricos como la expansión poblacional y el efecto fundador, pero también por procesos de selección y plasticidad como resultado de la influencia medioambiental.

Dado que la dentición es una estructura merística con una organización jerárquica en su morfogénesis, la covariación entre estructuras debe responder a diferentes patrones de integración morfológica entre poblaciones y a una genética diferenciada. No obstante, la interrelación entre factores moleculares y ecológicos requiere múltiples dimensiones de análisis y técnicas morfométricas sensibles a la correcta definición fenotípica, mediante el control de la forma y tamaño de la estructura biológica como variables independientes.

Este trabajo trata de determinar la variabilidad, diversificación morfológica y covariación del primer y segundo molar superior (M^{1-2}) entre poblaciones de humanos anatómicamente modernos de África, Europa, Asia, Oceanía y América. Para ello se emplean técnicas de Morfometría Geométrica en 2D basadas en el registro de *landmarks* que definen los principales caracteres anatómicos del diente. Adicionalmente, se pretende definir la influencia de la ecología y la dieta como factores que interceden en la variación del fenotipo dentario, en el contexto geográfico de la dispersión poblacional desde un origen africano.

La hipótesis que fundamenta este proyecto propone que los patrones genéticos entre las poblaciones humanas, interceden en la expresión fenotípica del diente, producto de modelos morfogenéticos de desarrollo como respuesta a factores no-aleatorios. La finalidad es determinar la incidencia de los factores ambientales en la evolución de los caracteres adaptativos y filogenéticos registrados en la morfometría del diente, estableciendo un modelo teórico evolutivo, a través de los siguientes objetivos:

1. Registrar la morfometría del diente M¹ y M² (forma y tamaño) mediante técnicas de Morfometría Geométrica de una amplia muestra de humanos modernos que incluyen poblaciones con una distribución espacial y que abarca los cinco continentes. A partir de este objetivo principal se derivan los siguientes:

a. Desde un punto de vista metodológico, definir diferentes configuraciones de registro de forma (*landmarks* y *semilandmarks*) para identificar métodos efectivos en la detección de novedades evolutivas, rasgos no-métricos y caracterización de complejos dentales.

b. Evaluar la utilidad de la GM para definir y registrar la variación morfométrica del diente entre complejos dentales a nivel interpoblacional.

2. Determinar a partir de un modelo teórico evolutivo como la varianza fenotípica del diente responde a las afinidades biológicas entre complejos dentales y poblaciones en función de la diversidad geográfica desde un origen común africano.

3. Analizar la correlación entre el patrón de variación fenotípica y factores evolutivos y ecológicos, explorando:

a. La variación fenotípica producto de procesos como la deriva y flujo genético, registrados a partir de las distancias geográficas entre complejos dentales y poblaciones.

b. Las diferencias fenotípicas debidas a las influencias medioambientales y que resultan en selección o plasticidad a partir de la correlación con factores ecológicos (clima y estrategias de subsistencia).

4. Definir los patrones de covariación entre dientes que conforman un módulo y nivel de integración de sus caracteres topográficos, para establecer la influencia de factores morfogenéticos de expresión fenotípica y su respuesta a la diversificación entre complejos dentales y diversidad poblacional.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

3. Materiales

«We not infrequently meet with individuals of sometimes more than fair intelligence who become embarrassed when questioned as to how many teeth they have».

Leo Kanner
Folklore of the teeth (1928)

3.1. Material de estudio

Este trabajo analiza la forma y tamaño de la dentición del primer y segundo molar superior (M^{1-2}) y covariación con respecto a premolares (P^{3-4}) a través de técnicas de Morfometría Geométrica en diferentes grupos humanos modernos de los diferentes continentes.

La selección del material se ha basado en trabajos previos que han analizado la variabilidad fenotípica del cráneo (Manica et al., 2007; Betti et al., 2009) y dientes (Hanihara, 2013; Hanihara & Ishida, 2005) con un conjunto de muestras similares a nivel global (Tabla 3.1). Además, el conjunto de poblaciones representan la variabilidad de complejos dentarios Afridonti (Irish, 2013) y referente al complejo Sub-Sahariano (Scott & Turner, 1997; Irish, 2013), Indodonti (Bulbeck, 2013), Eurodonti (Scott & Turner, 1997) y los complejos Sunda-Pacífico, Sahul-Pacífico y Sino-América (Scott & Turner, 1997).

Las muestras dentarias en su mayoría fueron obtenidas de diferentes fondos y colecciones osteológicas de América y Europa, si bien para algunas poblaciones africanas se obtuvieron *in vivo*. En todos los casos corresponden a réplicas dentarias depositadas en la colección de moldes del Departamento de Biotecnología de la Universidad de Alicante (UA) y en la Unitat d'Antropologia del Departament de Biologia Animal de la Universitat de Barcelona (UB).

El número de muestra seleccionada por grupo es el resultado en primer lugar, de la disponibilidad de réplicas en buen estado de conservación y sin desgaste que impidan una caracterización morfológica y anatómica correcta de caracteres específicos de la superficie oclusal del diente (cúspides o fisuras). En segundo lugar, su número por grupo se obtuvo de una selección de muestra equitativa cuando ha sido posible. Todos los dientes son permanentes y corresponden a individuos adultos. Los dientes del lado izquierdo del maxilar fueron los seleccionados para estandarizar el mayor número de muestra por grupo. Cuando no ha sido posible el lado izquierdo fue sustituido por su antímero. No se seleccionó en ningún caso más de un diente-tipo por individuo. Para este trabajo no se ha considerado la posible variación por sexo en la morfometría del diente. En muchos casos el sexo es desconocido y no queda registrado en el depósito de la colección. En otros, el bajo número de muestra por grupo no permite un diagnóstico adecuado del dimorfismo sexual. La información del origen de las muestras se ha obtenido del

registro de las diferentes colecciones estudiadas y en algunos casos, contrastada con información detallada derivada de informes inéditos o de otras referencias generales (e.g. Hanihara et al., 2013; Manica et al., 2007) o particulares que han empleado en la mayoría de los casos, las mismas muestras con diferentes objetivos de análisis.

3.1.1. Obtención de réplicas dentarias

Las réplicas de los dientes se obtuvieron a partir de métodos descritos (Galbany et al., 2006; Romero et al., 2012, 2013). Previo a la obtención del molde o negativo inicial, en el caso de materiales depositados en Colecciones o Museos (ver Fig. 3.1), la corona de los dientes originales se limpió con acetona y etanol (70%) dejando secar el diente a temperatura ambiente. En el protocolo *in vivo* (Romero et al., 2012, 2013), tras el cepillado y limpieza de los dientes con agua, se procede a la reducción de humedad y salivación con un compresor de aire manual. Para este estudio, en todos los casos, se emplearon cubetas de impresión para una mejor estabilidad en el fraguado de la silicona de impresión.



Fig.3.1 Trabajo de obtención de moldes en el *Muséum National d'Histoire Naturelle* (París) (Abril, 2012).

Los moldes de las coronas se obtuvieron con polivinilsiloxano *Regular body* (Colténe®) de los tipos *President*® o *Affinis*®. A partir de estos moldes, que presentan gran estabilidad temporal y resolución, se realizaron réplicas con poliuretano Feropur PR+E55 (Feroxa Composites®) que ofrece excelentes resultados de copia y resolución incluso a nivel microscópico (Galbany et al., 2006). Una vez aplicado el poliuretano en los moldes, se centrifugaron durante varios

minutos para evitar la formación de burbujas y se dejaron secar al menos 24h. Las réplicas resultantes se montaron sobre *stubs* de aluminio con cola termofusible para su manipulación y almacenaje.

3.1.2. Descripción de la muestra analizada

Los grupos humanos analizados y el número de muestra por complejo dentario se recogen en la Tabla 3.1 y Figura 3.2 (mapa). Algunas de las poblaciones seleccionadas para el análisis morfométrico dentario se caracterizan por un estilo de vida nómada o seminómada en pequeños grupos y con un sistema económico de subsistencia basado principalmente en la caza de animales (terrestres y marinos) y recolección de plantas silvestres en función del medio y clima en el que habitan o habitaron (Lee & Daly, 1999). Este estilo de vida ancestral persiste en mayor o menor medida en la actualidad en África, Sur y Sureste de Asia o en el Norte y Sur del continente americano. No obstante, en la actualidad, algunos grupos están poco representados demográficamente y otros se encuentran extintos. Otras poblaciones dependen principalmente de la producción de alimentos, en mayor o menor medida en función de intercambios comerciales y de productos económicos con poblaciones cercanas que viven de la caza y recolección (Murdock, 1981; Binford, 2001). Este aspecto influye en el contacto entre poblaciones y es posible diferenciar aquellas poblaciones que subsisten de la caza y recolección, en proporciones variables, con una no-dependencia de productos domesticados (Binford, 2001). Otras poblaciones por el contrario, establecen con el tiempo una articulación mutualista con grupos no cazadores y/o recolectores, modificando el estilo de vida y patrón económico de subsistencia (Binford, 2001). En función del porcentaje mayoritario de productos que conforman la dieta es posible en algunos casos establecer un modelo de subsistencia que corresponde a la explotación mayoritaria de recursos animales y derivados, vegetales o agrícolas y de origen acuático (Murdock, 1981; Binford, 2001; von Cramon-Taubadel, 2011b).

El complejo Afridonti lo conforman grupos cazadores-recolectores pigmeos de África Central y del Sur y otros bantúes agrícolas del este y oeste del centro africano. Todas las muestras se encuentran descritas en diferentes trabajos (Koppert et al., 1993; Manica et al., 2007; Ramírez-Rozzi & Sardi, 2010; Romero et al., 2013; Ramírez-Rozzi et al., 2015). Los grupos pigmeos se agruparon en pigmeos del este (Efe y Mbuti) de la República Democrática del Congo (RDC) y oeste, incluidos Baka de Camerún, Babinga (Baka y Aka) de la República Central Africana (RCA) y Babongo de Gabón. Entre los bosquimanos de África del Sur, únicamente

se seleccionaron individuos San de zonas de sabana semi-árida en el desierto de Kalahari (Sur de África), excluyendo aquellos Khoi no exclusivamente cazadores-recolectores (Morris, 1992).

Todos los grupos africanos, incluidos los bantúes, se clasificaron en función de criterios culturales y genéticos. Presentan un tipo de subsistencia productora similar y bajos niveles de variación fenotípica y genética comparados con los pigmeos (Ramírez-Rozzi & Sardi, 2010; Romero et al., 2013). Las poblaciones no-pigmeas se clasificaron en función de su lugar de procedencia en bantúes de Camerún (Kakwa, Mvae, Yassa); Congo (Batéké-Balali, Bondjo, Bacongo, Cabinda, Doudna, Mandja, Moudan, Musikongo, Loango); Gabón (Adouma, Ashango, Bakalai, Bayaka, Bawangi, Boulou, Boupina, Bwiti, Galoa, Mbayombi, Mpongué, N'Komi, Pahouin); RCA (Banda, Banziri, Baya, Bayanda, Bopan, Boubou, Boupara, Mandja, Mbaka, Mbugo, Yakoma); RDC (Azande, Bassoko, Bobanghi, Luba, Mabudu, Mamvu, Mayanga, Mongo, Ourouki, Yombé, Wanade) y Ruanda (Bahutu).

Las poblaciones del continente americano se clasificaron en función de aquellas pertenecientes al Norte y Sur de América (Manica et al., 2007; Hanihara, 2013). Entre las poblaciones de Norte América se encuentran grupos del Ártico como los Aleutianos (Islas Aleutianas), diferentes grupos Inuit de Point Hope (Alaska), Canadá o Kalaallit de North Star Bay, Groenlandia. Junto a estas poblaciones, se incluyeron un conjunto de otros grupos amerindios del Norte y Centro y Sur de América como los Kwakiult (Vancouver, Canadá), Chumas (Canal Santa Bárbara), Navajos y Anasazi (sureste y sur de EE.UU y Nuevo México), así como otras poblaciones amerindias del sur americano como los Aturi, Aymara, Calama, Cerrito, Maipures o Paltacalo. Completan el complejo Sino-americano, poblaciones del extremo sur como Patagones o Tehuelches (ubicados en las provincias de Sta. Cruz, Chubut y Río Negro de la actual Argentina) y Fueguinos de Tierra del Fuego asignados a los aborígenes Ona y Yamana (García-Moro et al., 1988; Hernández et al., 1997; Hanihara, 2013) y por último grupos de Siberia y mongoles (Scott & Turner, 1997).

El complejo Indodonti contempla población hindú de India, como Bengalíes de casta inferior del noreste de la India y grupos Malabar y Tamoul localizados en el sur (Hanihara, 2013). Por su parte, el Sahul-Pacífico (Scott & Turner, 1997; Hanihara, 2013) se estructura por los grupos Andamaneses y Nicobareses (Islas Andamán y Nicobar), Negritos Aeta de Luzón (Norte Filipinas) y otras poblaciones no pigmoides de Filipinas como los Manobo y Tagbanua, Dayak de Borneo, Javaneses de Batavia (Java), población de Sumatra, Rapanui de la Isla de Pascua y Maoríes de Nueva Zelanda.

Tabla 3.1. Descripción de la muestra analizada.

Grupo	Código	n individuos	M1	M2	Continente	Procedencia
Pigmeos del Oeste	PiW	120	118	94	África	MH, IV
Pigmeos del Este	PiE	38	29	25	África	IRScNB, UG
Bantú Camerún	BCa	33	31	29	África	MH, IV
Bantú Congo	BCo	52	20	4	África	MH, IRScNB
Bantú Gabón	BGa	62	41	22	África	MH, UG, IRScNB
Bantú R.C.A	BRc	28	21	–	África	MH, UG
Bantú R.D.C	BRd	45	36	–	África	MH
Bantú Ruanda	BRu	66	58	27	África	MH, IRScNB
San	San	21	15	13	África	AMNH, MH
Total Afridonti		465	369	214		
Aleutianos	Ale	38	7	5	América N	AMNH, MH
Inuits Point Hope	IPh	126	36	22	América N	AMNH
Inuits Canadá	ICa	11	5	3	América N	AMNH
Inuits Groenlandia	IGr	41	12	9	América N	AMNH, MH
Kwakiult	Kwk	71	13	7	América N	AMNH
Chumash	Chu	30	15	14	América N	AMNH, MH
Navajos	Nav	35	16	10	América N	AMNH
Anasazi	Ana	36	10	8	América N	AMNH
Aturi	Atu	14	11	4	América S	MH

Continúa Tabla 3.1.

Grupo	Código	n individuos	M1	M2	Continente	Procedencia
Aymara	Aym	15	9	6	América S	MH
Calama	Cal	15	10	5	América S	MH
Cerrito	Cer	18	13	8	América S	MH
Maipures	Mai	22	15	7	América S	MH
Paltacalo	Pal	9	8	8	América S	MH
Patagonia	Pat	36	26	20	América S	MEA, MH
Ona	Ona	11	8	3	América S	AMNH, MEA, MH, MP
Yamana	Yam	28	20	5	América S	AMNH, MEA, MH, MP, MR
Mongoles	Mon	17	13	4	Asia	MH
Siberianos	Sib	26	11	7	Asia	MH
Total Sino-Américas		599	258	155		
Hindúes	Hin	29	21	15	Asia	IRScNB, AMNH, MH
Hindúes del sur	HiS	12	11	9	Asia	MH
Total Indodonti		41	32	24		
Andamaneses	And	11	10	7	Asia	MH, LC
Nicobares	Nic	7	5	5	Asia	LC
Negritos Filipinas	NFi	26	17	15	Asia	AMNH, MH
Tagbanúa	Tag	10	9	4	Asia	MH
Manobos	Man	11	10	6	Asia	MH

Continúa Tabla 3.1.

Grupo	Código	n individuos	M1	M2	Continente	Procedencia
Sumatras	Sum	5	5	5	Asia	IRScNB
Rapanui	Rap	15	15	8	Oceanía	AMNH, MH, IRScNB
Maories	Mao	27	10	8	Oceanía	AMNH, MH
Javaneses	Jav	20	19	19	Asia	IRScNB
Dayak	Day	10	7	6	Asia	MH
Total Sunda-pacífico		142	107	83		
Nueva Guinea	NGi	16	16	13	Australia	MH
Australianos	Aus	49	17	13	Australia	AMNH, MH, IRScNB
Tasmanos	Tas	7	7	4	Australia	MH, IRScNB
Total Sahul-pacífico		72	40	30		
Europa (España)	Esp	51	45	25	Europa	CO
Total Eurodonti		51	45	25		
Total individuos		1370	851	531		

Museo de la Plata (La Plata, Argentina) (MP); Museo Etnográfico "J.B. Ambrosetti" (Buenos Aires, Argentina) (MEA); American Museum of Natural History (Nueva York, EEUU) (AMNH); Muséum National d'Histoire Naturelle-Musée de L'Homme (MH); Museo di Antropologia "Giuseppe Sergi" della *Sapienza* - Università di Roma (MR); Colección Oloriz (Universidad Complutense de Madrid) (CO); Département d' Antropologie Université de Genève (Ginebra, Suiza) (UG); Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Bruselas, Bélgica) (IRScNB); Leverhulme Centre for Human Evolutionary Studies (Universidad de Cambridge) (LC). Muestras *in vivo* (IV).

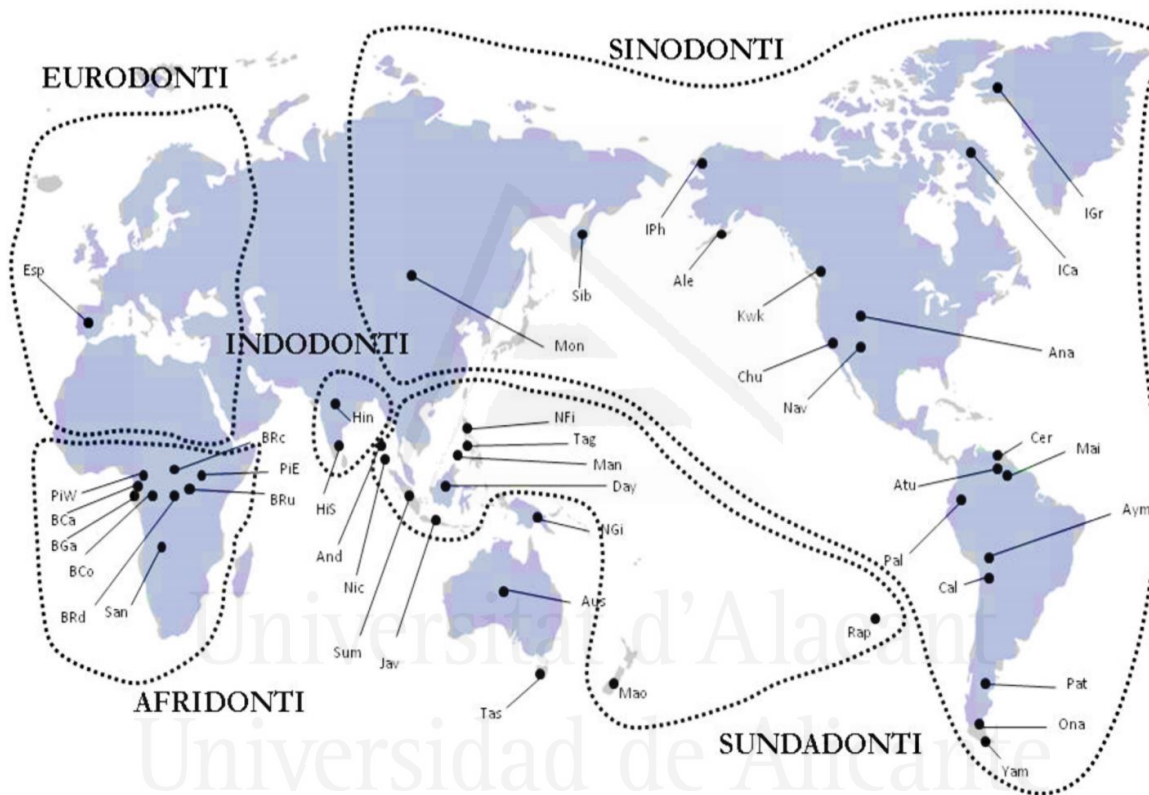


Fig. 3.2. Mapa con la ubicación de las poblaciones utilizadas en este estudio y delimitación de los grandes complejos dentales (códigos Tabla 3.1).

Tabla 3.2. Agrupación de la muestra por complejos y poblaciones.

Clasificación 1 Grandes complejos dentales	Clasificación 2 Subdivisiones de los complejos	Clasificación 3 Poblaciones
África Sub-Sahariana (AFRIDONTI)	África Central	Pigmeos del Oeste
		Pigmeos del Este
		Bantú R.C.A.
		Bantú R.D.C.
		Bantú Congo
		Bantú Camerún
		Bantú Gabón
	Bantú Ruanda	
	Sur de África	San
Este de Eurasia (EURODONTI)	Este de Europa	Europeos
Sur de Asia (INDODONTI)	Sur de Asia	Hindúes
		Hindúes del Sur
Sunda-Pacífico (SUNDADONTI)	Sudeste Asiático	Andamán
		Nicobar
		Negritos Filipinas
		Java
		Sumatra
		Dayak
		Manobo
	Tagbanúa	
	Polinesia	Rapanui
	Maories	
Sino-Américas (SINODONTI)	Mongolia	Mongoles
	Siberia	Siberia
	Aleuto-Esquimales	Aleutianos
		Inuits Point Hope
		Inuits Canadá
		Inuits Groenlandia
	Amerindios	Kwakiult
		Navahos
		Anasazi
		Chumash
		Paltacalo
		Maipures
		Calama
		Aturi
		Cerrito
		Aymara
Patagonia		
Yamana		
Ona		
Sahul-Pacífico (PROTO-SUNDADONTI)	Nueva Guinea	Nueva Guinea
	Australo-Tasmanos	Australianos
		Tasmanos

El complejo Sahul-Pacífico (Scott & Turner, 1997, Manica et al., 2007; Hanihara, 2013) lo engloba individuos de Papúa de Nueva Guinea, aborígenes australianos de los territorios desérticos del Norte y Noreste (Queensland), Sureste (New South Wales) y Oeste (río Murchison) en Australia y aborígenes tasmanos (isla de Tasmania, Australia). Finalmente, el complejo Eurodonti, que en otros estudios engloba tanto población del Norte como Oeste de Europa (Bulbeck, 2013), y algunos casos Norte de África denominando al complejo Eurasia (Scott & Turner, 1997), en nuestro caso se encuentra representado por muestras de museo obtenidas de diferentes provincias españolas.

En el presente trabajo se ha clasificado la muestra a partir de la división en complejos de forma dentaria previamente establecidos (Turner, 1983b; Scott & Turner, 1997; Hawkey, 1998, 1999) y definidos, con el objetivo de analizar las diferencias fenotípicas en los distintos grupos regionales partiendo de una clasificación apriorística.

Tomando como modelo los complejos dentales (Afridonti, Eurodonti, Indodonti, Sahul- y Sunda-Pacífico y Sino-América) así como el origen de las poblaciones (ver Tabla 3.1 y Fig. 3.2), fueron diseñados diferentes factores para el análisis de la variabilidad en la morfometría del diente, estableciendo tres clasificaciones (Tabla 3.2). La primera atendiendo a una organización en complejos dentales, una segunda acorde a una subdivisión de estos (Scott & Turner, 1997) y finalmente, atendiendo a las poblaciones como unidad de análisis.

3.2. Morfología de la dentición postcanina

3.2.1. Características de las coronas de los premolares superiores permanentes

Los premolares superiores (P^{3-4}) presentan dos cúspides principales, una bucal y otra lingual. Aunque no existe homología entre las cúspide de los premolares con la de los molares, algunos autores utilizan el término protocono para la cúspide lingual y paracono para la bucal (Bermúdez de Castro et al., 1999; Butler, 2000; Gómez-Robles, 2010)

La cúspide bucal suele ser más alta y grande y el ápice de la cúspide situarse en la línea media de la corona, mientras que el ápice de la corona lingual queda ligeramente desplazado hacia la zona mesial. Entre las dos cúspides hay una fisura central en sentido mesiodistal, usualmente con incipientes hendiduras al final de cada lado (fosa mesial y fosa distal) (Hillson, 1996).

En *Homo sapiens* los diámetros medios de la corona del primer (P^3) y segundo (P^4) premolar son similares, en alguna población un diámetro algo más pequeño para el P^4 (Kieser, 1990; Hillson, 1996). Si bien, a nivel intraindividual, el P^4 es usualmente el más pequeño (Hillson, 1996).

3.2.2. Características de las coronas de los molares superiores

La corona de los molares superiores (Fig. 3.3) tiene cuatro cúspides principales. Tres de ellas forman en su conjunto el trigón, formado por la cúspide mesiolingual o protocono, la mesiobucal o paracono y la distobucal o metacono. El paracono y el protocono quedan unidos por una cresta marginal y el metacono y el protocono quedan unidos por una cresta oblicua (*cresta obliqua*). En el centro del triángulo formado por las tres cúspides existe una prominente fosa central (*fovea centralis*), a partir de la cual se extienden tres fisuras. Una se extiende entre el paracono y el metacono (fisura bucal), otra delimita la cresta oblicua y finalmente, la última se extiende de forma mesial terminando en un

pequeña fosa mesial (*fovea anterior*) justo en la cresta marginal. La cúspide distolingual, el hipocono, es menos prominente que el resto de cúspides y se conecta con el metacono a través de la cresta marginal distal, pero queda separada del triángulo principal por la fosa distal (*fovea posterior*). Desde aquí una profunda fisura se alarga hasta el borde lingual de la corona (fisura lingual) (Hillson, 1996).

En *Homo sapiens* las coronas del primer molar (M^1) suelen ser mayores que las del segundo (M^2) y tercer molar (M^3). Sin embargo, los primeros representantes del género *Homo* (*early Homo*) muestran en general tamaños relativos del M^2 mayores que los del M^1 (Hillson, 1996).

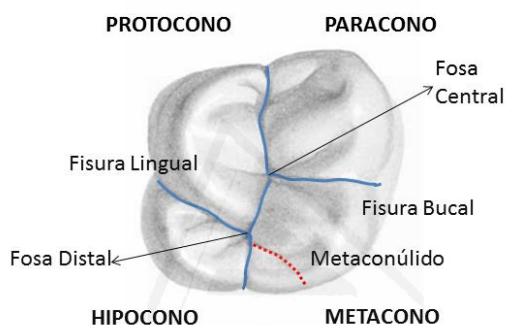


Fig. 3.3. Vista oclusal de un molar superior izquierdo. Mesial: arriba; bucal: derecha.

Debido a estas características anatómicas, diferentes trabajos se han centrado en el análisis de los molares superiores, especialmente en el M^1 , en homínidos (e.g. Wood & Engleman, 1988; Suwa et al., 1994; Bailey, 2004; Quam et al., 2009; Martín-Torres et al., 2013) y humanos modernos (e.g. Kanazawa et al., 1984; Morris, 1986; Harris & Dinh, 2006).

En este trabajo, los molares superiores fueron seleccionados como modelo para el análisis de la variabilidad entre poblaciones humanas por ser considerados dientes estables en su fenotipo (Dahlberg, 1945; Scott & Turner, 1997) y con un porcentaje de diagnóstico relevante cuando se analiza la variación morfométrica (tamaño áreas y polígono de las cúspides) en diferentes poblaciones de humanos modernos (Morris, 1986; Kanazawa et al., 1983; Macho & Moggi-Cecchi, 1992) y su discriminación con respecto a otros homínidos fósiles (Quam et al., 2009). En humanos modernos, al menos se registra claramente que el M^3 es el más variable entre los molares superiores (Kraus et al., 1969), mientras que el M^1 ha resultado ser menos variable y más diagnóstico

incluso que el M², al menos en homínidos del Pleistoceno medio-tardío (Bailey, 2002). Las diferencias anatómicas en M¹ suelen reflejar en mayor grado además, las diferencias genéticas subyacentes entre poblaciones y establece por tanto un criterio sólido para realizar inferencias evolutivas en el registro fósil (Lieberman, 1995). Es esperable por tanto, que el registro de sus características anatómicas refleje el patrón morfogenético y su expresión fenotípica entre grupos. Si bien, estudios previos (Gómez-Robles et al., 2007) se han centrado en su variabilidad morfométrica mediante técnicas de GM e incluso su covariación con respecto a otros dientes (Gómez-Robles & Polly, 2012; Gómez-Robles et al., 2013), en la mayoría de los casos el análisis se ha aplicado a dientes de homínidos del Plio-Pleistoceno y Pleistoceno. Por tanto, la variación morfométrica del diente en diferentes poblaciones humanas modernas no se ha explorado con detalle.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

4. Métodos

«Dreams apart, numerical precision is the very soul of science, and its attainment affords the best, perhaps, the only criterion of the truth of theories and the correctness of experiments.

So said Sir John Herschel, a hundred years ago; and Kant had said that it was Nature herself, and not the mathematician, who brings mathematics into natural philosophy ».

D'Arcy Wentworth Thompson
On Growth and Form (1945)

4.1. La configuración de landmarks

Uno de los métodos más efectivos para analizar la forma en estructuras biológicas u organismos es el registro geométrico de *landmarks* (Bookstein, 1991). Un *landmark* representa la localización singular de una estructura en la forma bajo estudio, siempre y cuando presenten un significado de “homología biológica” coincidente en cada individuo de la muestra entre y dentro de una población. En nuestro caso el empleo de *landmarks* 2D registra un conjunto de coordenadas cartesianas.

Un primer paso para el diseño geométrico se centra en escoger y localizar un conjunto de *landmarks* que definirán la forma y describirlos anatómicamente, comprobando que se pueden repetir (que sean homólogos) en todos los casos a comparar y asignarles un número, por ejemplo el *landmark* 1 en el diente de la figura 4.6 será el *landmark* 1 en todos los individuos o casos a analizar. Además los *landmarks* pueden diferir en la calidad de la información que codifican y por tanto, la definición de cada tipo de *landmark* puede variar en función de su definición (Zelditch et al., 2004). En este contexto, uno de los criterios de clasificación más empleados corresponde al definido por Bookstein (1991), quien distingue 3 tipos de *landmarks*:

- Tipo I: aquellos puntos que cuentan con mayor evidencia biológica de su homología; por ejemplo un patrón local de yuxtaposición de tejidos o una pequeña sección de características histológicas inusuales;
- Tipo II: puntos cuya homología sólo se sostiene con evidencia geométrica y no histológica; por ejemplo puntos de máxima curvatura;
- Tipo III: puntos con al menos una coordenada ambigua; por ejemplo, un diámetro máximo o el punto inferior de una concavidad. Estos *landmarks* caracterizan más de una región de la estructura, condicionando cualquier interpretación geométrica o biológica que se haga sobre ellos. Además los *landmarks* tipo III, son deficientes en lo que a información geométrica se refiere dado que su localización depende de la posición de otros *landmarks*. Debido a la naturaleza imprecisa de los *landmarks* tipo III, con posterioridad a su primera definición (Bookstein, 1991) este tipo de se ha denominado como *semilandmarks* (Bookstein, 1997).

De acuerdo con Marcus et al. (1996) cuya definición es menos estricta, los *landmarks* tipo I serían aquellos cuya equivalencia de espécimen a espécimen esté fundamentada por la mayor evidencia local, por ejemplo el encuentro de estructuras, como pudieran ser en el caso del diente las fosas y fisuras formadas entre cúspides. Los *landmarks* tipo II atienden a una evidencia geométrica, por ejemplo el ápice o punto de curvatura máxima de una cúspide. Finalmente, un *landmark* tipo III sería un tipo de registro geométrico inválido o que no cumpliera ninguna de las otras dos condiciones.

Tal y como adelantábamos al principio de este apartado, los *landmarks* deben de cumplir una serie de requisitos. Lo más importante es que deben ser homólogos en sentido anatómico y no alterar su posición relativa con otros *landmarks*. A su vez, han de cubrir adecuadamente toda la forma estudiada y deben ser fácilmente localizables, permitiendo su repetitividad y la fiabilidad de su localización. Sin embargo, el concepto de homología, en ocasiones y dependiendo del objeto de estudio, puede no referirse a una homología desde el punto de vista anatómico, aproximándose más bien al concepto de homología funcional (Zelditch et al., 2004). Esto ocurre cuando se dan cambios bruscos o desapariciones de las localizaciones de los *landmarks* que pueden llevar a alteraciones morfológicas demasiado grandes. Este hecho es especialmente llamativo en aquellos análisis que incluyen la pérdida o aparición de subestructuras, denominadas novedades evolutivas (*evolutionary novelties*), frecuentes en la dentición humana en forma de cúspides que se ganan o se pierden a lo largo del tiempo evolutivo. Polly (2008) sugiere que estas novedades o pérdidas evolutivas deben ser analizadas mediante lo que denomina caracterización del fenotipo “homology-free”. Estas caracterizaciones incluyen análisis de contornos que no requiere establecer una correspondencia explícita de estructuras, en contra de un análisis morfológico empleando *landmarks*. Sin embargo, para cierto tipo de novedades, como por ejemplo aquellas que surgen como una duplicación de una estructura anterior, sigue siendo posible el uso de *landmarks* y además hay que tener en cuenta que el uso de contornos nunca quedan liberados totalmente del concepto de homología, dado que presentan algunas asunciones previas para poder definir las variables del análisis (Klingenberg, 2008b).

El espacio de forma contiene todas las posibles formas que pueden ser definidas por la variación de las posiciones relativas de la configuración de *landmarks*. Este espacio de forma incluye también las llamadas “formas degeneradas”, formas en las que dos o más *landmarks* ocupan exactamente el mismo punto en el espacio.

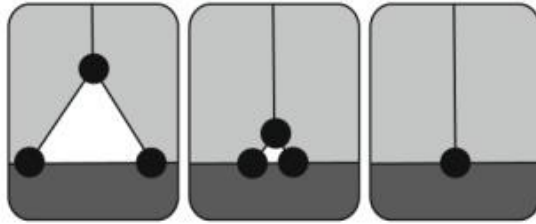


Fig. 4.1. Serie de transformaciones para una estructura (triángulo blanco) que se reduce hasta su desaparición (de izquierda a derecha). En el diagrama de la derecha, donde el triángulo se ha perdido completamente, los tres *landmarks* que configuraban el triángulo confluyen en el mismo punto. Leída de izquierda a derecha, esta secuencia puede ser interpretada como el origen de una novedad evolutiva. Adaptado de Klingenberg (2008b).

En el caso concreto de pérdida de estructuras, puede ser beneficioso considerar series de transformaciones. En el ejemplo de la figura 4.2, de izquierda a derecha, es posible observar la reducción progresiva hasta la pérdida del triángulo blanco. De igual modo, la serie muestra como los *landmarks* que definen inicialmente el carácter anatómico se van aproximando hasta que confluyen en el mismo punto y por tanto, registrando su ausencia.

Universitat d'Alacant
 Universidad de Alicante

4.2. Obtención de fotografías y registro de *landmarks*

La captura de *landmarks* se realiza mediante un soporte digital en dos dimensiones (2D). Para operar en 2D se trabaja desde fotografías, mientras que en 3D se puede trabajar desde imágenes de scáners o bien capturando las coordenadas directamente como por ejemplo con un Microscribe (Loy & Slice, 2010). El trabajo que presentamos se ha realizado en 2D y siguiendo protocolos previamente establecidos (Gómez-Robles et al., 2007). Las fotografías se obtuvieron con una cámara réflex digital Sony α 230 de 10,2 megapíxeles adaptadas a un soporte mecánico fijo (Fig. 4.3).

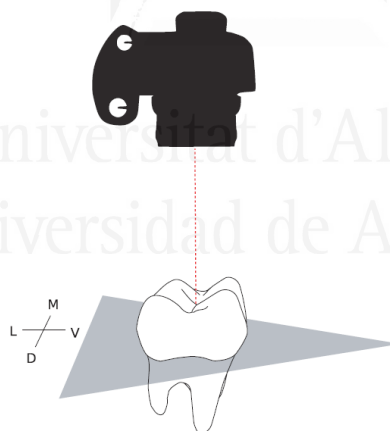


Fig. 4.2. Dibujo que ilustra la orientación del diente, la cámara nivelada en un soporte mecánico y la superficie oclusal del diente, de forma que ambos planos se mantengan en paralelo con respecto a la línea amelocementaria del diente. Arriba: mesial; derecha: vestibular o bucal. Modificado de Souday (2008).

En todos los casos, los dientes se dispusieron sobre un soporte de plastilina con la superficie oclusal perpendicular al foco de captura de imágenes y nivelados

a 0° (nivelador de burbuja) con respecto a la línea amelocementaria del diente. Para el calibrado de las imágenes, junto a la muestra a fotografiar se dispuso una regleta milimetrada. La distancia empleada entre la lente del objetivo de la cámara y la muestra a fotografiar fue la mínima distancia de enfoque, en nuestro caso aproximadamente de unos 20 cm y con la cámara configurada en modo macro, de tal manera que la cámara selecciona automáticamente una gran apertura para que su objeto principal esté enfocado y el fondo desenfocado. En todos los casos, las imágenes se editaron con Adobe®Photoshop® CS3 con la finalidad de orientar y reflejar los dientes del mismo modo con la faceta mesial arriba y la vestibular a la derecha. Además, con el objetivo de disminuir el posible porcentaje de error durante la posterior digitalización, en todos los casos analizados, se señalaron con Photoshop® CS3 todos los *landmarks* de forma simultánea al examen visual de la muestra.

El registro de las coordenadas de los *landmarks* se realizó a través de programas semiautomáticos, en nuestro caso empleando el software TpsDig2 (Rohlf, 2010). Cuando la muestra presentaba leve desgaste del esmalte, el ápice de la cúspide fue marcado en el centro de la faceta de desgaste (exposición de dentina). En el caso de presentar desgaste interproximal en los bordes mesiales o distales, los bordes fueron estimados tomando como referencia la forma general de la corona de los dientes (Bailey, 2004).

4.3. Método de superposición de la configuración de *landmarks*

El método de morfometría geométrica empleado en este trabajo, se centra en la superposición de configuración de *landmarks* siguiendo los procedimientos Procrustes, basado en el criterio de superposición de mínimos cuadrados (Gower, 1975).

Aunque existen otras metodologías morfométricas, como el análisis de contornos o las distancias entre *landmarks* (Lele & Richtsmeier, 2001), a excepción del análisis de Procrustes, ninguna técnica se ha considerado dentro del denominado consenso morfométrico de Bookstein (1996b), es decir no están basadas en la “Teoría de la forma” explorada por Kendall (1977) y cuya ventaja es presentar el rigor matemático necesario para aplicar modelos de estadística multivariante (Bookstein, 1996a; Rohlf, 1999; Rohlf 2000).

Una vez digitalizados los *landmarks*, los datos quedan registrados como coordenadas en una matriz y se procede a realizar la superposición de Procrustes, convirtiendo las antiguas coordenadas en otras nuevas. Estas nuevas coordenadas se disponen dentro del espacio de forma (Rohlf, 1995) y las distancias que separen a los *landmarks* homólogos serán las diferencias entre las formas comparadas. Existen varias formas de realizar este movimiento analítico desde el álgebra matricial: Coordenadas de Forma de Bookstein (Bookstein, 1991) y el Ajuste Resistente (Siegel & Benson, 1982), pero en nuestro caso hemos utilizado el ajuste por mínimos cuadrados o *Least Squares (LS)* (Gower, 1975). Este ajuste aplicado desde una versión generalizada (G), permite la comparación entre más de dos formas frente a una de referencia que será la media de la muestra. Los mínimos cuadrados a los que se refiere el método son distintos a los utilizados en estadística convencional, por lo que el G-LS ha pasado a reconocerse más comúnmente como Análisis Procrustes General o GPA (*General Procrustes Analysis*) (Gower, 1975).

4.3.1. Superposición de Procrustes

Cuando la superposición de Procrustes se realiza por el método de Mínimos Cuadrados (GPA), el criterio utilizado para minimizar las diferencias entre las configuraciones de *landmarks* es lo que se conoce como Distancia de Procrustes (Gower, 1975; Slice, 2005). En primer lugar, se centra cada configuración de *landmarks* en el origen, restando las coordenadas de su centroide (X e Y en 0,0) de las coordenadas de cada *landmark* de la configuración. Los *landmarks* reflejarán su desviación al centroide (centrado).

En segundo lugar, se escalan las configuraciones de *landmarks* a la unidad (tamaño del centroide, $CS=1$), dividiendo cada coordenada de cada *landmark* por el centroide de su configuración (escalado). Por último, se elige una configuración de referencia (generalmente la primera de la muestra) y se rota la segunda para minimizar las distancias cuadradas sumadas entre *landmarks* homólogos (rotación) (Fig. 4.4). El álgebra matricial de estas operaciones puede verse en Rohlf (1990).

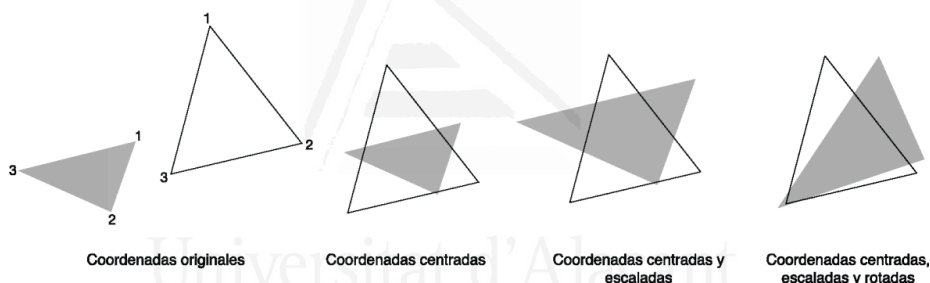


Fig. 4.3. Representación esquemática del proceso de superposición de Procrustes. Adaptado de Ibacache et al. (2010).

Cuando hay varias configuraciones, la primera referencia es el primer individuo, pero con posterioridad, se calcula la media que pasará a ser la referencia y todas las configuraciones se rotan frente al consenso (la media); la operación se repite tantas veces como sea necesario hasta que se obtienen dos medias iguales.

El método GPA consigue evitar el problema de traslado y dispersión de la varianza que presenta el método de Coordenadas de Forma, pero cuando existe una región (uno o más *landmarks*) que cambia de manera localizada, cambios que en la jerga morfométrica se denomina “efecto pinocho” (von Cramon-Taubadel et al., 2007), el efecto que tiene sobre el GPA es que en la superposición, los mínimos cuadrados distribuirán la variación localizada entre los *landmarks* de la configuración y por tanto sesgará los datos.

4.3.2. El espacio de Kendall

Después de digitalizar los *landmarks*, quedan registrados como coordenadas en una matriz de K filas (número de *landmarks*) y M columnas (coordenadas) que en 2D serán siempre 2 (X e Y). El primer espacio conceptual se denomina Espacio de Configuraciones y contiene todos los posibles conjuntos de matrices $K \times M$ atendiendo a un número de formas i . Tras los procesos de centrado y escalado, la matriz $K \times M$ pasa a localizarse en un espacio llamado Pre-forma, que se diferencia del primero en que las configuraciones ya están ordenadas y carecen de $M+1$ dimensión, con lo que el espacio viene definido por $KM - (M+1) = KM - M - 1$. Para cualquier configuración de *landmarks* en 2D, el espacio Pre-forma siempre tendrá $2K-3$ dimensiones (una se pierde al fijar el centroide a 1 y otras dos al centrar las coordenadas: $x=0$, $y=0$). Pensando en todas las configuraciones $K \times M$ como puntos localizados en una esfera del espacio Pre-forma, las *fibras* contendrán todas las posibles rotaciones de cada una de las configuraciones; las *fibras* del espacio Pre-forma es el concepto que permite definir la mínima distancia entre objetos en el espacio y que determinará la distancia Procrustes entre formas (Fig.4.5).

Tras el proceso de rotación, la representación mediante *landmarks* de cada ejemplar corresponde a un único punto en un espacio curvo multidimensional y no euclídeo llamado espacio de la forma de Kendall (este espacio contiene sólo una de las configuraciones de cada una de las *fibras* del espacio Pre-forma), cuyas dimensiones son $2K-4$ (Kendall, 1984). Desde una perspectiva estadística, las distribuciones isotrópicas (invariantes con respecto a la dirección en la que se midan) de *landmarks* alrededor de la media, resultan en una distribución isotrópica de los puntos que representan a los individuos de la muestra en el espacio tangente al espacio de forma (Rohlf, 1996).

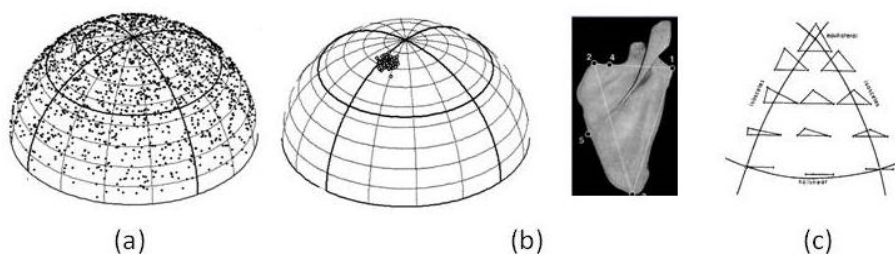


Fig. 4.4. Espacio de forma de Kendall. (a) Con 2000 triángulos generados aleatoriamente con una distribución isotrópica; (b) mapeado de 110 triángulos describiendo la forma aproximada de la escápula de gorila, nótese que formas similares tienden a agruparse juntas en el espacio de forma; (c) los triángulos equiláteros se centran en los polos, por lo que el hemisferio sur es un reflejo del norte. Los triángulos isósceles se distribuyen a lo largo de las líneas que dividen la esfera y el ecuador corresponde a triángulos con vértices colineales. Adaptado de Slice, (2001).

El espacio de Kendall no es lineal y para las formas geométricas más sencillas, triángulos, puede verse como una esfera. Para más de tres *landmarks*, el espacio es mucho más complejo y debido a su no-linealidad, la estadística es más compleja (Small, 1996). La solución operativa para trabajar estadísticamente con los datos es utilizando el Análisis de Componente Principales (PCA, *Principal Component Analysis*) sobre un espacio tangente al de Kendall. Usando el ejemplo de triángulos pueden tomarse las dispersiones de puntos del espacio esférico, donde cada punto refleja la variación de la muestra y su proyección en un espacio Euclídeo, representado por un plano tangente a la esfera (Fig. 4.6).

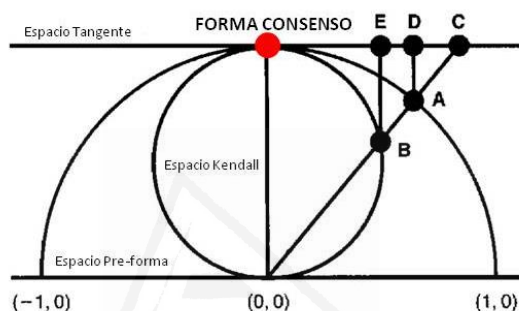


Fig. 4.5. La semiesfera exterior representa el espacio Pre-forma y el círculo interior una sección del espacio de Kendall. Estos dos espacios comparten un punto en común que es la forma de referencia (punto rojo). El plano Euclídeo es tangente a ambos espacios justo en el punto de la forma de referencia. La configuración en el punto B representa un triángulo en el espacio de forma de Kendall, A es el mismo punto pero escalado a la unidad. C es la proyección estereográfica de B en el punto tangente. D es la proyección ortogonal de A en el plano tangente y E la proyección ortogonal de B en el espacio tangente. Las diferencias entre ambas proyecciones se hacen mínimas cuanto más próximos estén los objetos a la forma consenso. Adaptado de Slice, (2001).

Mientras que no se produzca una excesiva distorsión (lo que ocurriría si se proyecta un área grande de la esfera, es decir, mucha variabilidad en la muestra) y los objetos queden cercanos a la referencia, las distancias euclídeas entre pares de objetos en el espacio tangente serán buenas aproximaciones a las distancias geodésicas del espacio de forma de Kendall, de modo que se podrá aplicar casi cualquier tipo de estadística multivariante (Rohlf, 1996).

En el presente trabajo se utilizó el programa tpsSmall 1.20 (Rohlf, 2003) para comprobar que la cantidad de variación de forma en los modelos de *landmarks* analizados, es lo suficientemente pequeña como para permitir que los análisis estadísticos que se realizan en el espacio tangente, sean una buena aproximación al espacio de forma de Kendall.

4.3.3. La función de interpolación *Thin Plate Spline* (TPS)

La aplicación de la función del *Thin Plate Spline* o TPS (Bookstein, 1989, 1991) fue propuesta como un modo de emular visualmente las deformaciones de mallas cartesianas propuestas por D'Arcy Thompson (1942). De este modo, la función de interpolación TPS se emplea para describir cambios de forma por medio de deformaciones entre dos configuraciones de *landmarks* distintas. El nombre de TPS se refiere a una analogía física que implica el doblado de una malla muy fina de metal. La función se utiliza para calcular la deformación desde una forma referencia, cuya configuración de *landmarks* estarían “clavados” en esa malla virtual, a una forma objetivo. La función se traduce en la deformación de la malla desde la interpolación de la referencia al objetivo. La energía de doblado o *Bending Energy* (BE) es equivalente a una energía de deformación y equivale en magnitud, a la cantidad de “esfuerzo” que hay que realizar para deformar la malla de una forma a otra.

Para deformar esa conformación de *landmarks* y obtener otra distinta, la lámina debe curvarse y esas curvas serán más suaves (requerirán menos energía de torsión o BE) cuanto más general sea el cambio (*landmarks* distantes) y serán por contra más abruptas (requerirán más energía), cuanto más localizado sea el cambio (menor distancia entre *landmarks*) (Rohlf, 1993).

Los cambios en la posición relativa de los *landmarks* son representados en cuadrículas y los cambios correspondientes a las áreas sin *landmarks* son interpolados, de manera que la transformación sea lo menos abrupta posible, es decir, utilizando la menor cantidad de energía necesaria para convertir una conformación en otra (Mitteroecker & Gunz, 2009).

Aunque la matriz de energía que se calcula no tiene ningún valor en el espacio de forma, este valor es importante a la hora de calcular un tipo de variables imprescindibles para los cálculos estadísticos, los llamados *Partial Warps* (PW). Los PW contienen la descomposición del cambio de forma no-homogéneo entre las configuraciones de *landmarks* que se comparan. La identidad de cada PW viene definida por la cantidad de BE que se le atribuye, baja entre *landmarks* distantes y alta entre *landmarks* cercanos. Un análisis factorial de la matriz de energía de deformación de la configuración de referencia descompondrá su variación en los *Partial Warps Scores*, que serán las nuevas variables de forma del componente no-uniforme. Su particularidad es que mantienen los grados de libertad necesarios (y propios) para realizar cualquier análisis estadístico (Zelditch et al., 2004).

A esta serie de nuevas variables hay que sumarle el componente uniforme o componente afín, cambios que afectan homogéneamente a toda la configuración de *landmarks* (Rasskin-Gutman, 1995). De todos los cambios afines, los de

traslación, escalado y rotado una vez eliminados en la superposición, únicamente persisten el cizallado y el estirado. En términos de la BE necesaria para deformar la malla, el componente uniforme es el cambio de mayor escala, dado que afecta a toda la configuración de *landmarks* homogéneamente. Por tanto, la BE es nula. Cualquier cambio de forma tiene un componente no-uniforme y un componente uniforme y ambos deber ser incluidos en los análisis.

La matriz que contiene las variables PW más el componente uniforme se conoce como *Weight Matrix* y es la que contendrá todas las variables de forma que se utilizarán en cualquier análisis multivariante (Bookstein, 1991).

En el presente trabajo, para visualizar los cambios en la forma del diente, se emplearon diferentes métodos de deformación basados en las técnicas de deformación *Thin plate spline* (TPS) que emplean funciones de interpolación para describir la ubicación relativa de los puntos en la configuración inicial (forma de referencia) con respecto a la forma objetivo (*target*) (Bookstein, 1989; Dryden & Mardia, 1998). En algunos casos, las deformaciones se construyeron a partir de *wireframes* que conecta los *landmarks* en una configuración (Klingenberg, 2011), determinando la forma por el desplazamiento de los *landmarks* en la forma objetivo, desde los *landmarks* correspondientes en la forma de referencia. Durante la construcción del algoritmo de renderización, los *landmarks* homólogos buscarán la máxima coincidencia posible y la forma se determinará de manera tal que pueda obtenerse una mínima medida de distancia entre ambas configuraciones (criterio de optimización) (Bookstein, 1991). De este modo, un segundo *wireframe* se superpone al *target* que es el resultado de la deformación y los vértices del *wireframe* mostrarán dónde los *landmarks* de las dos formas difieren en localización (Klingenberg, 2011; Zelditch et al., 2012). En otros, la función TPS se construyó a partir de mapas de deformación derivados (*expansion factors*) (Hammer et al., 2001; Bruner et al., 2014). Esta opción nos permite registrar el área del factor de expansión o contracción alrededor de cada *landmark* a partir de funciones (matriz jacobiana), indicando el grado de transformación en los diferentes *grid* considerados (en nuestro caso 20 *grids*) para definir la malla, por medio de códigos de colores que indicarán una mayor dilatación, desde amarillo alrededor del *landmark*, pasando por el naranja hasta el rojo como máximo valor de dilatación o reducción, comenzando de igual modo por el amarillo, cambio en dirección al verde hasta el azul, indicando el máximo valor de contracción con respecto a la forma consenso (Hammer et al., 2001).

4.4. Modelo de *landmarks*

Los *landmarks* son puntos de correspondencia biológica y geométrica entre especímenes (Zelditch et al., 2004). Por tanto, la definición de caracteres anatómicos homólogos en las estructuras es clave para el análisis morfométrico. En el presente estudio los *landmarks* fueron definidos y registrados sobre la superficie oclusal del diente, tanto para el análisis de la morfometría en premolares (P³ y P⁴) como del primer molar (M¹) y segundo molar (M²) superior.

El análisis de premolares formará parte del estudio de integración junto a molares, si bien estos últimos conforman análisis independientes para el estudio de la variabilidad entre complejos dentarios y poblaciones.

4.4.1. Modelo de *landmarks* para premolares y molares superiores

En el espacio 2D, los *landmarks* presentan dos coordenadas y la configuración que recoge la forma en la topografía oclusal de dientes fue escogida de acuerdo a su utilidad, evaluando la variabilidad morfológica en relación a su capacidad para registrar fácilmente los *landmarks* homólogos en los distintos especímenes, asegurando su localización y relocalización sin error (Zelditch et al., 2004). La importancia de los caracteres anatómicos de la superficie oclusal de dientes postcaninos para definir las variaciones en asimetría, heredabilidad y dimorfismo sexual ha sido propuesta por varios autores (Butler, 1967; Biggerstaff, 1969; Corruccini & Potter, 1981). De igual modo, con anterioridad a la aplicación de la GM, las distancias entre los ápices de las cúspides, así como las fosas, fueron empleadas en estudios comparativos entre distintas poblaciones humanas (Sekikawa et al., 1988).

Recientemente, la aplicación de técnicas de GM en 2-3D están permitiendo un análisis de mayor precisión en la caracterización morfométrica del diente (e.g. Hlusko, 2002; Martín-Torres et al., 2006; Gómez-Robles et al., 2007; White, 2009). No obstante, diferentes soportes y registro de caracteres anatómicos del diente, imposibilitan en la actualidad definir un consenso metodológico. En este sentido, la mayor parte de los estudios se han realizado con *semilandmarks* y en el caso del uso de *landmarks*, se limitan para definir los ápices de las cúspides. Algunos

autores (Gómez-Robles et al., 2011a) al comparar distintos modelos morfométricos basados en *landmarks* y *semilandmarks*, muestran como diferentes metodologías pueden presentar resultados disimilares. Un modelo basado sólo en *semilandmarks* localizados en la periferia delimita la forma de su contorno (e.g. Benazzi et al., 2011) pero no registra aquellos caracteres topográficos de la superficie oclusal del diente, como son los ápices de las cúspides y la intersección de las principales fisuras (Wood & Abott, 1983).

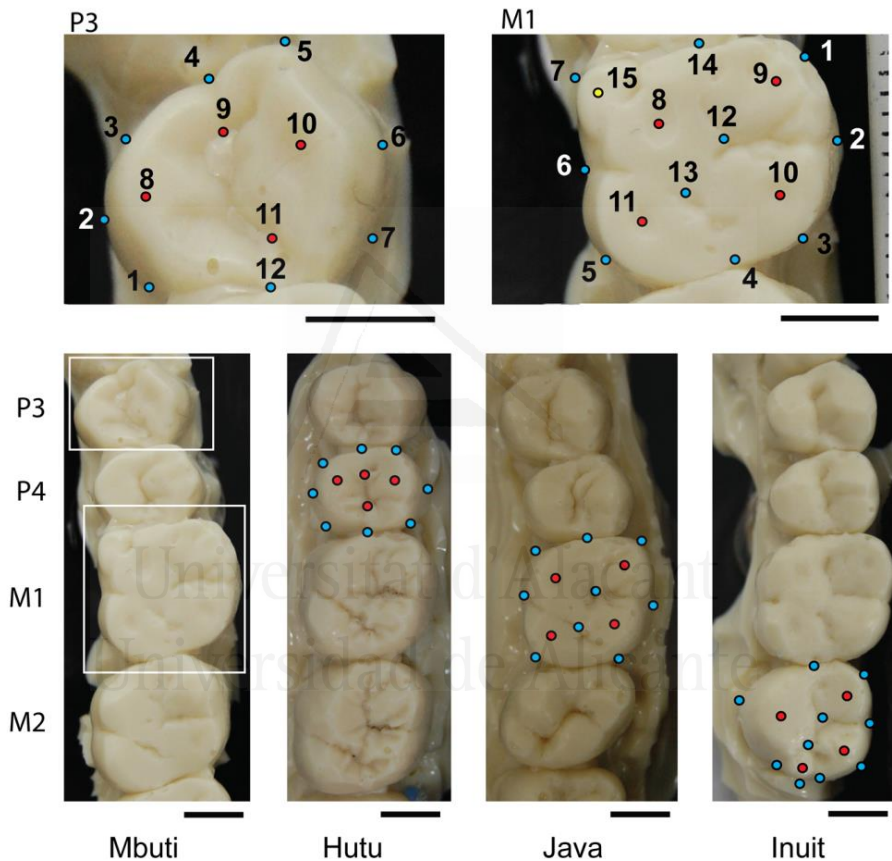


Fig. 4.6. Representación del registro de *landmarks* en premolares y molares superiores. En la parte superior se muestra los *landmarks* en un primer premolar o P³ (izqda.) y molar (M¹) (dcha.) de la maxila a partir de la dentición postcanina de un Mbuti (RDC, África) [#P2 UG]. *Landmarks* tipo I (2, 4, 6 y 14) y *landmarks* tipo II (1, 3, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13 y 15 que registra el tubérculo de Carabelli). El registro de *landmarks* para el segundo premolar (P⁴) y molar (M²) es el mismo. Abajo se muestra la variabilidad morfométrica en Mbuti (presencia de *landmark* 15) y su ausencia en Hutu (Ruanda, África) [##AF23-574 IRScNB], Javanés (Yakarta) [#OC6-23 IRScNB] e Inuit de Point Hope (Alaska) [99.1/335 AMNH]. Nótese la similitud en la morfología de P³⁻⁴ y la variación entre M¹⁻² en especial a la expresión del Carabelli como de la cúspide hipocono. Mesial: arriba; lingual: derecha. Escala: 0,5 cm en todos los casos.

Para este estudio y basado en estudios previos (Sekikawa et al., 1986; Hartman, 1989; Martínón-Torres et al., 2006; Gómez-Robles et al., 2007, 2011b), fueron diseñados diferentes modelos para el registro y análisis de la morfometría de premolares (P) y molares (M) superiores (ver Fig.4.1; Tablas 4.1 y 4.2 para una descripción detallada). Entre los modelos se define uno general de 12 (para P) y 14 *landmarks* (para M) y otro modelo específico de 15 *landmarks* que es idéntico al modelo de 14 pero que añade un *landmark* más, destinado específicamente a la evaluación de la cúspide de Carabelli en M¹.

Tabla 4.1 Definición de *landmarks* para el primer (P³) y segundo (P⁴) premolar superiores.

Nº de <i>landmarks</i>	Tipos de <i>landmarks</i>	Descripción de los <i>landmarks</i>
1	II*	Delimitación distal de la cúspide lingual (Protocono)
2	II*	Punto de curvatura máxima de la cúspide lingual (Protocono)
3	II*	Delimitación mesial de la cúspide lingual (Protocono)
4	II*	Prolongación mesial del surco central
5	II*	Delimitación mesial de la cúspide bucal (Paracono)
6	II*	Punto de curvatura máxima de la cúspide bucal (Paracono)
7	II*	Delimitación distal de la cúspide bucal (Paracono)
8	II	Ápice de la cúspide lingual (Protocono)
9	I	Fosa mesial del surco central
10	II	Ápice de la cúspide bucal (Paracono)
11	I	Fosa distal del surco central
12	II*	Prolongación distal del surco central

*características intermedias entre *landmarks* II y III.

Los *landmarks* categorizados como I y II en nuestro modelo presentan característica intermedias entre *landmarks* tipo I y III o tipo II y III, respectivamente. Por el hecho de estar localizados en el *outline* de la superficie oclusal del diente, quedan constreñidos a un límite morfoespacial, lo que les hace perder un grado de libertad y los convierte directamente en grupo III (MacLeod, 1999). Independientemente de la clasificación de los *landmarks* incluidos en nuestra configuración, que a efectos matemáticos presentan similares características por ser considerados del mismo modo en los análisis, y asumiendo la relatividad acerca de la clasificación de *landmarks* (Marcus et al., 1996), si atendemos a que el diseño de *landmarks* debe recoger la morfología que se quiere estudiar (Biggerstaff, 1969; Klingenberg, 2008b), la decisión de basar nuestro modelo empleando *landmarks* se justifica en base a diferentes estudios previos (Robinson et al., 2002; White, 2009; Kenyhercz et al., 2014).

Tabla 4.2. Definición de *landmarks* para el primer (M¹) y segundo (M²) molar superiores.

Nº de <i>Landmarks</i>	Tipos de <i>Landmarks</i>	Descripción de los <i>Landmarks</i>
1	II*	Punto de curvatura máxima del Paracono
2	I*	Punto de yuxtaposición entre el Paracono y el Metacono (fisura bucal)
3	II*	Punto de curvatura máxima del Metacono
4	I*	Punto de yuxtaposición entre el Metacono y el Hipocono
5	II*	Punto de curvatura máxima del Hipocono
6	I*	Punto de yuxtaposición entre el Hipocono y el Protocono (fisura lingual)
7	II*	Punto de curvatura máxima del Protocono
8	II	Ápice de la cúspide del Protocono
9	II	Ápice de la cúspide del Paracono
10	II	Ápice de la cúspide del Metacono
11	II	Ápice de la cúspide del Hipocono
12	II	Fosa mesiobucal. Punto de intersección entre Protocono, Paracono y Metacono (<i>fovea centralis</i>)
13	II	Fosa distobucal. Delimitación del Hipocono (<i>fovea posterior</i>)
14	I*	Punto de yuxtaposición entre el Protocono y el Paracono
15 ^a	II*	Ápice/punto central del tubérculo/cúspide de Carabelli

*características intermedias entre *landmarks* I o II y III.

^ael *landmark* 15 únicamente se registra en el modelo de *landmarks* para M¹, ver Fig. 4.1.

4.4.2. Modelo de *landmarks* para el estudio de módulos dentales

Siguiendo el mismo criterio de registro de *landmarks* que en el estudio de premolares y molares por separado, cuando se realizó la hipótesis de modularidad, se examinaron series dentales completas de P³ a M² en las que se registraron un total de 52 *landmarks*: 12(P³)+12(P⁴)+14(M¹)+14(M²). El módulo de premolares se encuentra definido por 24 *landmarks* y 28 *landmarks* para los molares. En estos casos no se consideró el registro del *landmark* 15 para definir la presencia y grado del tubérculo de Carabelli en los casos en los que pudiera estar presente en la muestra seleccionada.

4.4.3. Modelo de *Semilandmarks*

Con el objetivo de analizar la información proporcionada por diferentes configuraciones basadas en la combinación de *landmarks* y *semilandmarks* (Gómez-Robles et al., 2007, 2011a; Skinner et al., 2009; Polychronis et al., 2013), se utilizó un modelo basado en 4 *landmarks* (protocono, paracono, metacono e hipocono) y 30 *semilandmarks* equiangulares obtenidos a partir del contorno del diente previamente definido (Gómez-Robles et al., 2007). El registro de *semilandmarks* se

definió mediante MakeFan6 (Sheets, 2001) para comparar una submuestra de M¹ con el modelo general basado en 14 *landmarks*. Debido a que la localización de *landmarks* homólogos en estructuras biológicas, en ocasiones es insuficiente para definir la forma sujeta a estudio y dado que ciertos contornos o superficies son difícilmente descritos mediante el uso de *landmarks*, el empleo de *semilandmarks* fue diseñado precisamente para definir contornos y superficies de carácter homólogo (Green, 1996; Bookstein, 1997). En este contexto, Bookstein (1991) formalizó el término *sliding-semilandmarks* para referirse a miembros de una serie de puntos que se registran relativos unos respecto a otros, sobre la curva o superficie de acuerdo a alguna pauta o criterio. Por ejemplo, puntos situados de forma equidistante a partir de un punto precedente o puntos registrados de forma equiangular de acuerdo a los vectores originados a partir del centroide de una estructura. Posteriormente el método ha sido extendido a curvas y superficies en 2D (Bookstein, 1997) y 3D (Gunz et al., 2005, Gunz & Mitteroecker, 2013).

La operación de *sliding-semilandmarks* amplía el procedimiento de superposición de Procrustes y además de realizarse un centrado, escalado y rotado óptimo de los *landmarks*, los *semilandmarks* son “deslizados” a lo largo de la curva o superficie hasta que consiguen coincidir de la manera más aproximada posible con los puntos de una configuración de referencia (Adams et al., 2004; Pérez et al., 2006)

Existen dos aproximaciones computacionales alternativas para realizar este deslizamiento de los puntos de la curva, basadas ambas en dos procesos centrales de la GM, la superposición de Procrustes (Rohlf & Slice, 1990) y la función de deformación TPS (*Thin-Plate Spline*) basada en la BE (Bookstein, 1989, 1991).

Las dos aproximaciones difieren en el modo en que se cuantifican las diferencias de forma y por lo tanto, en el modo en que estas diferencias son minimizadas. Sin embargo, la diferencia más importante es la noción de homología implícita en cada aproximación. En la aproximación más común (Bookstein, 1997; Gunz et al., 2005) la BE entre todos los especímenes y la referencia, es minimizada por el deslizamiento reiterativo a lo largo de la curva. La minimización de la BE se aplica en todos los *landmarks* y *semilandmarks* tomados como un todo; el deslizamiento de los *semilandmarks* se realiza en conjunto e influenciados por los *landmarks* anatómicos y la minimización afecta a la parte no afín del cambio. Sin embargo, la minimización de la distancia de Procrustes afecta a la parte afín y no-afín del cambio y los *semilandmarks* se deslizan independientemente unos de otros y con independencia de la superposición de Procrustes de los *landmarks*, de modo que el deslizamiento de un *semilandmarks* no se encuentra influenciado ni por otros *semilandmarks* ni por los *landmarks*.

Las dos formas de realizar el deslizamiento otorgan resultados similares cuando la variación de la forma es pequeña y los *semilandmarks* no necesitan deslizarse en exceso, sin embargo cuando la variación es grande y el deslizamiento más extensivo, la minimización por BE suele obtener mejores resultados (Gunz & Mitteroecker, 2013). No obstante, otros estudios demuestran que cuando la variación morfológica en la muestra es pequeña, lo cual es especialmente relevante en los análisis de relaciones biológicas entre poblaciones humanas, es preferible la aproximación por distancia de Procrustes (Pérez et al., 2006).

Siguiendo diferentes estudios (Pérez et al., 2006; Gómez-Robles et al., 2007) en este trabajo hemos optado por realizar el deslizamiento por minimización de distancia de Procrustes (Rohlf, 1999).

4.4.4. Comparación de modelos morfométricos

Con el objetivo de evaluar el poder discriminatorio entre diferentes configuraciones morfométricas se compararon 3 modelos realizados sobre una submuestra seleccionada de 117 individuos procedentes de África ($n=58$), Asia ($n=19$), América ($n=18$) y Europa ($n=20$). El grupo africano se encuentra representado por poblaciones de pigmeos Baka, pigmeos Mbuti y bantúes Hutus de Ruanda, el asiático por individuos procedentes de Java, grupos de Inuits de Point Hope representan el grupo americano y finalmente Europa, representada por muestra de españoles. El modelo 1 se estructura a partir de una configuración registro de 14 *landmarks*. Los otros dos modelos (modelos 2 y 3) están basados en una configuración de 4 *landmarks* situados en los ápices de las cúspides y 30 *semilandmarks* de contorno, diferenciándose por tanto los modelos 2 y 3 únicamente en el tratamiento matemático de los *semilandmarks*. Mientras que en el modelo 2 los *semilandmarks* de contorno fueron tratados como *landmarks*, por el contrario, en el modelo 3 se aplica un procedimiento de *sliding-semilandmarks* basado en la minimización de distancias Procrustes (Pérez et al., 2006). El análisis de la correlación de la forma multivariante entre modelos se realizó con un análisis PLS en dos bloques (2B-PLS) a partir de 10.000 permutaciones.

Además, con el objetivo de analizar caracteres discretos, en concreto el caso del tubérculo de Carabelli, se realizó otro análisis comparando otra combinación de modelos morfométricos diferentes. Los análisis fueron realizados sobre una submuestra de 78 individuos con diferente grado de expresión de Carabelli en M¹ y pertenecientes a cuatro de las poblaciones previamente empleadas para el modelo anterior, entre las que se incluyeron cazadores-recolectores africanos Baka de Camerún y Mbuti de República Democrática del Congo,

agricultores bantúes africanos de Ruanda y el grupo europeo. Todas las poblaciones presentan diferentes grados de expresión de Carabelli y el criterio de clasificación se ha basado en la evaluación conjunta partiendo del mayor grado de expresión del rasgo, con independencia de la población de origen, que en nuestro caso se localizó en el complejo europeo. Cada uno de los individuos analizados se clasificó de acuerdo a los distintos grados de expresión del rasgo en uno de los 8 niveles de expresión del tubérculo de Carabelli siguiendo el sistema ASUDAS (Scott & Turner, 1997).

El modelo morfométrico 1 está basado en una configuración de 14 *landmarks*. El modelo 2 se estructuró a partir de una configuración de 15 *landmarks*, donde la localización de los *landmarks* sigue el mismo patrón que en el modelo 1, sin embargo está especialmente diseñado para la localización de la cúspide de Carabelli ya que el *landmark* número 15 se mueve a lo largo de la serie de transformaciones de esta cúspide accesoria coincidiendo con el *landmark* número 7 en completa ausencia del rasgo. Finalmente, el modelo 3 se basa en una configuración de 4 *landmarks* situados en los ápices de las cúspides y 30 *semilandmarks* de contorno. Además, con el objetivo de analizar el poder de detección de las estructuras accesorias en relación a estos diferentes modelos de configuración morfométrica, se realizó un Análisis Discriminante (DFA) entre pares de grupos de expresión de Carabelli y definidos a partir de la ausencia-expresión sutil del rasgo (niveles ASUDAS 0 a 2) y presencia de cúspide (niveles ASUDAS 5 a 7) (Hunter et al., 2010).

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

4.5. Herramientas estadísticas

4.5.1. Análisis de Componentes Principales

La GM cuenta con un aparato propio de estadística multivariante. La manera de rastrear la variación de forma en una muestra se basa en la aplicación de un Análisis de Componentes Principales (PCA), que permite simplificar la descripción de las variaciones entre individuos, reduciendo la dimensionalidad de la variación en el espacio tangente (lineal) y ordenar la variación en un orden decreciente (de mayor a menor) de varianza de forma. La transformación de la matriz de datos original, escoge un nuevo sistema de coordenadas en el cual la varianza de mayor tamaño es capturada en el primer eje, llamado primer Componente Principal (PC1), la segunda varianza más grande en el segundo (PC2), y así sucesivamente.

Los *Relative Warps* (RW) (Bookstein, 1989; Rohlf 1993) son la herramienta exploratoria (y no confirmatoria) emblemática en estudios de GM. El PCA de los *Partial Warps Scores* junto con el componente afín, se denomina análisis de RW (Bookstein, 1991) y normalmente captura en los primeros componentes, los principales patrones de variación morfológica dentro de la muestra (Frie, 2003). Si no se utiliza ninguna ponderación con respecto a la BE y se incluye el componente uniforme de la variación de la forma (Rohlf & Marcus, 1993), los RW se corresponden con los Componentes Principales extraídos de la matriz de covarianza de las coordenadas Procrustes (Mitteroecker & Gunz, 2009).

La particularidad que los diferencia de un PCA es que permite hacer una selección de la escala a la que tasar la variación morfológica previa al análisis. La escala es una medida de la cantidad de BE necesaria para deformar la malla. De igual modo, esta escala es inversamente proporcional a la cantidad de energía aplicada; una escala alta es de baja energía, mientras que una escala baja requiere valores mayores. El control sobre la escala se establece en tres valores categóricos de un parámetro α . Cuando $\alpha=0$, se opera incluyendo ambas escalas, siendo lo más recomendado para cualquier estudio general comparativo. Si $\alpha=1$ se incluirá sólo la escala grande, mientras que a $\alpha=-1$, se trabajará a escalas pequeñas (Rohlf, 1993). En cualquier valor distinto de cero, la variación será localizada, por lo que no incluirá el componente uniforme. Si $\alpha=0$, el componente uniforme queda incluido

en el análisis y se incluirá toda la información posible sobre la geometría de la forma.

Además, los RW son una manera de aproximarse a la variación de la muestra de un modo sencillo, permitiendo visualizar el cambio de forma correspondiente a cada uno de los ejes de valores de los autovalores, mediante la interpolación que permite el TPS entre el espacio de Kendall y el espacio tangente (Rohlf, 2002).

4.5.2. Análisis de Variables Canónicas y Análisis Discriminante

Existen muchas similitudes entre un PCA y un Análisis de Variables Canónicas (CVA). Ambos son métodos que se utilizan para facilitar las descripciones de los datos más que para comprobar hipótesis y de igual forma que en el PCA, el CVA construye un nuevo sistema de coordenadas (variables canónicas), cuyos valores son representados en los ejes para cada uno de los individuos de la muestra.

Sin embargo, mientras que el PCA permite describir las diferencias entre individuos, el CVA calcula diferencias entre las medias de los grupos, en este sentido un CVA es análogo a un PCA realizado con las medias de los grupos (Schillaci & Gunz, 2013). Otra diferencia entre un CVA y un PCA, reside en que el CVA utiliza los patrones de variación intragrupos (*within-group*) para escalar los ejes al nuevo sistema de coordenadas. Este re-escalamiento no son simples rotaciones del sistema de coordenadas original, como sucede en el PCA, de modo que las distancias en el espacio de variables canónicas no son iguales a las distancias en el sistema de coordenadas original. Como resultado de este nuevo escalado, la primera variable canónica (CV1) tomará la dirección en la que los grupos son más efectivamente discriminados y no necesariamente, la dirección en la que la media de los grupos es en mayor medida diferente. Además el CVA es probablemente una de las técnicas de análisis multivariante que se encuentra más afectada por el tamaño de la muestra. La computación del CVA implica la inversión de la matriz de covarianza, lo cual es posible únicamente si el tamaño muestral es superior a las variables de forma (Manly, 2004).

Dado que son técnicas de ordenación de datos, ni un PCA ni un CVA son prueba de la significación estadística de las diferencias entre grupos, las cuales han de calcularse mediante test estadísticos multivariantes. Por ejemplo los test de permutación, utilizados en este estudio y realizados en MorphoJ 1.06c (Klingenberg, 2011), se basan en un remuestreo aleatorio y repetido de los valores de la población original para formar nuevas muestras del mismo tamaño que las

muestras originales, obteniendo finalmente un p -valor que indica el nivel de significación del *test*.

Por otra parte, el Análisis Discriminante (DFA) es igual que un CVA pero sólo comparando dos grupos. En el DFA el énfasis recae sobre el grado de separación de los dos grupos que se están comparando y no en la relativa disposición de los grupos unos respecto a otros como ocurre en un CVA. En este sentido el DFA se centra en la probabilidad de clasificación correcta o incorrecta de las observaciones (Timm, 2002).

Además, el CVA y el DFA difieren en que dado que el CVA usa simultáneamente todos los grupos que van a ser comparados, asume que las covarianzas de las matrices *within-group* son las mismas y es por esta razón que la matriz de covarianza entre grupos (*pooled within-group covariance matrix*) se utiliza en el CVA y en el cálculo de la distancia de Mahalanobis (Mahalanobis, 1936) de los individuos respecto a las medias de grupo. Por el contrario, en el DFA donde la comparación se hace únicamente entre dos grupos independientemente del resto, sólo se consideran las matrices de covarianza de los dos grupos implicados. Como resultado de todo ello, la distancia de Mahalanobis u otros *test* estadísticos como la distancia de Procrustes, puede diferir de la obtenida en el CVA (Klingenberg, 2011).

La predicción de la pertenencia de un individuo a un determinado grupo se determina asignando a cada individuo al grupo cuya media (en términos de distancia de Mahalanobis) se encuentre más próxima al valor de la CV del individuo (Zelditch et al., 2004). Además esta predicción lleva implícita un procedimiento de validación cruzada (*cross-validation*) para evaluar la fiabilidad de la clasificación (Klingenberg, 2008a).

4.5.3. Covariaciones

Regresiones

El uso de una regresión se centra en el análisis de la relación de dos variables x e y , lo que se denomina regresión univariante. Muchos modelos matemáticos pueden ser utilizados para analizar la dependencia de y sobre x , pero el más simple es el de ajuste a una recta cuya fórmula es $y=mx+b+\epsilon$, donde y es la variable dependiente, x la independiente, m es la pendiente de la recta, b es el punto de intersección con el eje de coordenadas y ϵ es un término aleatorio. En este trabajo hemos empleado las regresiones lineales simples para analizar la variación de la forma del diente respecto a diferentes variables continuas, como son entre otras, el tamaño relativo del diente o *Centroid size* (CS) o la distancia geográfica desde un origen africano de las poblaciones analizadas.

Es importante tener en cuenta que lo que se realiza en este tipo de análisis es formular un modelo matemático que predice la forma, lo cual no significa que la explique, es decir no existe causalidad de las variables independientes sobre los cambios de forma. Cuando se realiza un ajuste del modelo a los datos y se evalúa este ajuste, hablamos de correlaciones, que aunque puedan tener alguna relación desde el punto de vista biológico, no necesariamente el hecho de que dos variables se encuentren correlacionadas implica ninguna relación de causalidad.

El uso de las regresiones lineales, tomando como variable independiente (covariable) el tamaño, es lo que se conoce en biología como análisis de la alometría, cuyo concepto desde un punto de vista general es la asociación entre la forma y el tamaño de los organismos (Mosimann, 1970). En este trabajo se hace referencia a la alometría estática en la que se comparan individuos en estado adulto de la misma especie (Klingenberg, 1998).

En los casos en los que ha sido necesario realizar análisis alométricos, se emplearon en función del modelo a analizar tanto regresiones uni- como multivariantes. El modelo de regresión ofrece un valor predictivo de la variable independiente y expresada en porcentaje (%), así como un nivel de significación (*p*-valor) obtenido por *test* de permutación. Los análisis de regresión se han llevado a cabo utilizando el programa MorphoJ 1.06c (Klingenberg, 2011). Además del uso de las regresiones para la predicción de la forma dental con respecto al tamaño relativo (*CS*) de la forma analizada, también se han utilizado para analizar la relación de la forma dental con respecto a distintos factores como el clima, la geografía o la dieta de las poblaciones (regresiones múltiples multivariantes).

Por otro lado, dado que los vectores de las regresiones corresponden a las direcciones en el espacio tangente de forma, una manera directa de comparar las direcciones alométricas entre los distintos complejos dentales se basa en el ángulo generado entre ellos (Klingenberg & Marugán-Lubón, 2013). Este ángulo se calcula entre dos vectores *a* y *b* como “arcos” $[\arccos(a \cdot b / \sqrt{a \cdot a \cdot b \cdot b})]$, siendo estos “arcos” el arcoseno, “sqrt” la raíz cuadrada y los valores con apostrofe corresponde a la transposición de los vectores. La significación estadística de los ángulos resultantes se presenta por comparación entre ángulos de pares de vectores aleatorios en el espacio multivariante. Los vectores al azar se dibujan desde una distribución uniforme en una hiperesfera con dimensionalidad asociada al espacio de forma bajo estudio.

Test de Mantel

Los resultados relativos a las distancias entre las poblaciones a partir de los PCs derivados del análisis de GM en los dientes M¹ y M² fueron obtenidos mediante el análisis Relethford-Blanguero (1990) (ver apartado 4.5.4). Para este análisis se

emplearon 44 poblaciones como unidades de análisis para M¹ y 42 poblaciones para M². Adicionalmente, se obtuvieron dos matrices de distancias fenotípicas para M¹ y M². El análisis de Relethford-Blanguero (1990) trata los datos fenotípicos como marcadores genéticos y deriva una matriz de distancias “genéticas” a partir de la matriz de covarianza fenotípica, escalada con el factor de heredabilidad del rasgo (h^2).

Todas las matrices de distancia fenotípica entre poblaciones de M¹ y M² derivadas de la matriz R fueron comparadas con las matrices de distancia de variables geográficas, climáticas y de dieta (para dieta sólo 19 poblaciones) utilizando el *test* de Mantel (Mantel, 1967) donde los *p*-valores fueron asignados mediante *test* aleatorios con 10.000 permutaciones. Los test se realizaron con XLStat 7.5.2 a un nivel de significación $\alpha = 0,05$.

Análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS)

El análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS) es un método que permite explorar patrones de covariación entre dos bloques de variables (2B-PLS) (Rohlf & Corti 2000). Este método permite estudiar covariación entre dos bloques de variables morfológicas, lo que lo convierte en un análisis muy útil en el análisis de integración morfológica (Bookstein et al., 2003, Bastir & Rosas, 2005, Klingenberg, 2014). Además este método también puede emplearse para analizar la covariación entre las variables de forma y otras variables, incluyendo datos anatómicos lineales, variables merísticas (pe. valores de rasgos ASUDAS), medidas biomecánicas y factores o comportamientos ecológicos (e.g. Corti et al., 1996; Lundrigan, 1996; Rüber & Adams, 2001).

Este tipo de análisis podría presentar cierta analogía con las regresiones, sin embargo, la diferencia entre una regresión y un PLS es que aunque ambos métodos examinan la relación entre dos grupos de variables, en los modelos de regresión una variable depende de la otra, sin embargo, en el PLS los conjuntos de variables son tratados de forma simétrica y en consecuencia, se obtienen qué variables de uno de los dos bloques es más relevante para predecir las variables del otro bloque y viceversa.

El análisis PLS emplea una técnica matemática llamada descomposición del valor singular (SVD), la cual guarda cierta semejanza con el análisis de componentes principales (PCA) utilizados para la obtención de los componentes principales (PCs) (derivados de la matriz de varianza-covarianza). Los vectores generados por el análisis PLS se llaman ejes singulares (*singular axes*) y por analogía terminológica, en estudios de GM se denominan *Singular Warps* (SW).

El hecho que el PLS defina también unos ejes, lo asemeja en parte como se ha comentado a un PCA. No obstante, la matriz a partir de la cual genera los componentes es una matriz de varianza-covarianza interbloque, y los componentes son ordenados de acuerdo a la cantidad de covarianza entre bloques que explica cada uno. Las matrices de varianza-covarianza en un PCA por tanto son siempre simétricas, sin embargo las matrices interbloque necesitan serlo (porque a veces el número de variables en un bloque u otro no son las mismas); por esta razón se necesita otro método matemático para descomponer la matriz. El SVD proporciona un par de *singular axes* (SA) o ejes singulares por cada bloque. Los SA “explican” la covarianza, en el mismo sentido que los componentes principales (PC’s) “explican” la varianza.

En el análisis PLS, los ejes maximizan la covariación entre los dos bloques de variables, es decir, aíslan los componentes de la variación que son más relevantes a la hora de relacionar los dos bloques de variables. Aunque la variación representada por cada uno de los dos ejes sea inferior que la variación total, es importante considerar la estrecha correlación entre los datos de los SA y cómo esta relación es más robusta que la que se hubiese esperado por azar.

En este sentido, la cantidad total de variación de la forma que se correlaciona con una covariable en concreto puede ser pequeña, pero la cantidad de variación en un eje particular de forma derivado de un análisis PLS, puede estar altamente correlacionada con dicha covariable.

El coeficiente de correlación (r Pearson), representa la fuerza de la asociación entre los dos bloques a lo largo del SA. Mediante la ejecución de un *test* de permutaciones, se establece una distribución nula para determinar el grado de significación del coeficiente de correlación. La comparación entre la correlación obtenida en el análisis con aquella distribución nula, proporciona un p -valor que indica si la covariación obtenida es mayor que la que se hubiese obtenido al azar. En el presente trabajo se ha utilizado el 2B-PLS para estudiar la covariación entre los datos de morfología dental con otros datos derivados de datos climáticos y geografía, dieta y variables cuantificadas por el sistema ASUDAS (Scott & Turner, 1997). Además, el análisis PLS es un método que permite explorar diferentes hipótesis sobre qué partes de una estructura están más fuertemente integradas o lo que se conoce como hipótesis de modularidad. De este modo, este recurso metodológico también se utilizó para analizar la covariación de distintas configuraciones de modelos de *landmarks*, y finalmente fue el análisis estadístico empleado en el estudio de integración de la dentición postcanina (P³-M²) y el de integración del primer (M¹) y segundo (M²) molar superior. Todos los análisis 2B-PLS se realizaron con MorphoJ 1.06c (Klingenberg, 2011).

4.5.4. Análisis Relethford-Blanguero

El análisis de Relethford-Blanguero se refiere a un tipo de *test* que permite cuantificar la variabilidad fenotípica entre poblaciones basada en datos morfométricos (Relethford & Blanguero, 1990). El objetivo de este análisis es obtener matrices de distancia y parámetros poblacionales que permitan identificar la variabilidad intra- e interregional de diferentes poblaciones humanas modernas. Estos valores se obtuvieron a partir de los PCs derivados del estudio de GM aplicada al primer (M^1) y segundo (M^2) molar superior.

Tabla 4.3. Número de individuos y poblaciones incluidos en el análisis de los complejos dentales.

	M^1		M^2	
	Nº de poblaciones	Nº de individuos	Nº de poblaciones	Nº de individuos
Afridonti	9	369	7	214
Sino-América	19	258	19	155
Indodonti	2	32	2	24
Sunda-Pacífico	10	107	10	83
Sahul-Pacífico	3	40	3	30
Eurodonti	1	45	1	25
Total	44	851	42	531

Harpending y Ward (1982) presentaron un modelo de matriz R sumamente valioso para examinar variaciones de un patrón esperado de variabilidad genética. Originariamente el modelo fue desarrollado para su utilización en datos de frecuencias alélicas, para estimar el flujo génico que una determinada población podría haber experimentado. Sin embargo, posteriormente su uso fue extendido al análisis de rasgos fenotípicos cuantitativos por Relethford y Blanguero (1990). El potencial teórico y empírico de este modelo ha quedado plasmado en diversos estudios antropométricos y craneométricos (e.g. Relethford, 1991; Powell & Neves, 1999; González-José et al., 2001) y en este trabajo se ha utilizado para el cálculo del índice de fijación (F_{ST}) y una matriz de distancias fenotípicas.

Dado que la diversidad total de una especie es la suma de la diversidad entre regiones y dentro de una misma región geográfica (Relethford, 2002), la estimación de la variación morfométrica del diente entre las poblaciones estudiadas se realizó configurando grupos correspondientes a seis grandes complejos dentales: Afridonti, Indodonti, Sahul-Pacífico, Sunda-Pacífico, Sino-América y Eurodonti (Scott & Turner, 1997; Bulbeck, 2013; Irish 2013) (Fig.4.7).

Realizando el análisis a partir de un diseño jerárquico (Lewontin, 1972), se consideró la varianza de la morfología dental a partir de tres fuentes de variación: (i) la varianza entre regiones, (ii) varianza entre las poblaciones locales de las regiones y (iii) variación dentro de las poblaciones locales.

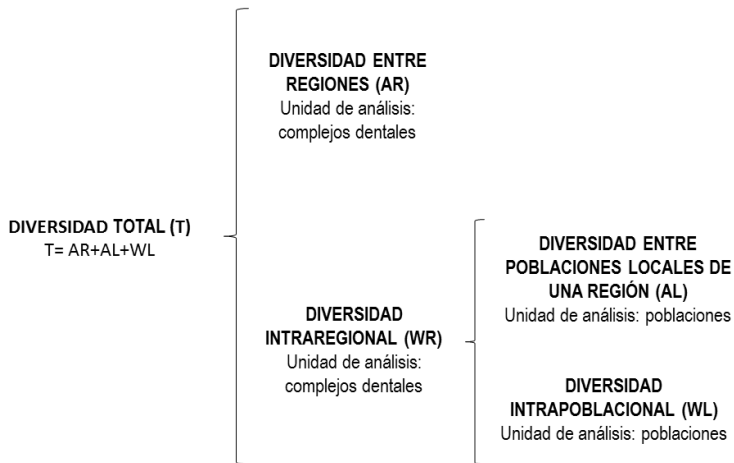


Fig. 4.7. Organización jerárquica de la muestra para el análisis Relethford-Blanguero.

El modelo Relethford-Blanguero (1990) establece que cuando las poblaciones de una cierta región experimentan flujo génico, existirá una relación lineal entre la varianza media intragrupo y la distancia genética al centroide regional. Sin embargo, las poblaciones se desviarán del modelo lineal cuando experimenten valores de flujo génico superiores o inferiores al flujo genético medio relativo a otras poblaciones de la región. Este modelo se apoya en los supuestos de que los caracteres utilizados son selectivamente neutros, la migración constante, el universo genético exterior homogéneo y la tasa de mutación igual para todas las poblaciones, asumiendo además, un modelo poligénico para los rasgos, en el que la esperanza de las desviaciones ambientales sea cero (Relethford, 1994; Relethford & Harpending, 1994). Todas las matrices R calculadas en este trabajo se obtuvieron con RMET 5.0.

En el método de Relethford-Blanguero (1990) cada elemento (r) de la matriz R para una población i y j se deriva de:

$$r_{ij} = \frac{c_{ij} \left(1 - \sum_{i=1}^g w_i r_{ii} \right)}{h^2 v_p^2}$$

Donde g es el número total de poblaciones, c_{ij} es el producto de la gran media sustraída para cada media de la población $[(x_i - \bar{x})(x_j - \bar{x})]$, w_i es el tamaño relativo de cada población (no el tamaño de muestra de cada población), r_{ii} es la distancia entre la población i y el centroide regional, h^2 es el valor estimado de heredabilidad para el carácter fenotípico estudiado y v_p^2 es la varianza fenotípica. Cada elemento r_{ii} es preferentemente corregido restando $1/(2n_i)$, donde n es el tamaño de muestra para la población i .

Para poder considerar el posible efecto de la deriva genética, cada elemento de la matriz R debe ser escalado con el tamaño efectivo de la población $g(w_i)^{1/2}(w_i)^{1/2} r_{ij}$. Es importante tener en cuenta que los tamaños absolutos de las poblaciones no son necesarios para el análisis Relethford-Blanguero y es preferible el uso de tamaños poblacionales relativos para la ponderación de las medias y las covarianzas. Sin embargo, si estas estimaciones poblacionales no están disponibles, como es nuestro caso, se utilizara el mismo valor de 1 para cada población.

Para este estudio empleamos una estimación de la heredabilidad de 0,55. Este valor ha sido igualmente utilizado en análisis previos basados en datos métricos dentales (e.g. Stojanowski, 2004; Scherer, 2007) y responde a una media del rango de heredabilidad dental estimada a partir de estudios familiares (Kolakowski et al., 1980; Nichol, 1989; Scott & Turner, 1997).

Índice de fijación F_{ST}

Como parte del método Relethford-Blanguero (1990), el sumatorio del producto de $w_i r_{ii}$, es equivalente al F_{ST} de Wright (Relethford & Blanguero, 1990). El F_{ST} responde a un estadístico de gran utilidad para el análisis de la variabilidad entre poblaciones. Dado que las matrices R reúnen diferentes propiedades que permiten estudiar las relaciones genéticas entre poblaciones, los pares de poblaciones que presentan valores positivos de r_{ij} expresan una mayor similitud genética que el promedio y pares de poblaciones con valores r_{ij} negativos, son en este sentido menos similares genéticamente que el promedio. El promedio ponderado r_{ij} ubicado en la diagonal de la matriz R provee de una estimación del parámetro F_{ST} de Wright (1968) que es una medida de micro-diferenciación poblacional. El valor F_{ST} fluctúa entre cero (toda la diversidad genética de una especie es compartida igualitariamente por todas sus poblaciones sin existir diferencias genéticas entre las mismas) y 1 (toda la diversidad de la especie se concentra en diferencias genéticas fijas entre las poblaciones, no habiendo diversidad genética dentro de las mismas). Cuando no se dispone de datos de heredabilidad, se asume que la heredabilidad es igual a 1, en este caso se obtiene un valor de F_{ST} mínimo. Por tanto, se asume que la matriz de varianzas-covarianzas genéticas aditivas intragrupalas (G) es proporcional a la matriz de varianzas-covarianzas fenotípicas (F) [si $G=h \times F$; y si

asumimos que $h=1$, entonces $G=F$. Este valor mínimo implica que la diferenciación genética es al menos tan grande como la estimada, asumiendo que las matrices de varianza-covarianza genética y fenotípica son iguales. De esta manera, el valor F_{ST} mínimo debería ser inferior al estimado a partir de marcadores moleculares (Relethford, 1994).

El F_{ST} puede ser estimado para diferentes niveles de agregación y luego utilizado para estudiar la distribución de la variación en sus distintos componentes. Dado nuestro conjunto muestral de 851 individuos para M^1 y 531 individuos para M^2 (Tabla 4.3), los análisis se realizarán a nivel regional F_{RT} (utilizando los complejos dentales como unidad de análisis) y a nivel poblacional F_{LT} (utilizando las poblaciones como unidad de análisis) a través de las siguientes fórmulas:

$$\begin{aligned} AR &= F_{RT} \\ WR &= 1 - F_{RT} \\ AL &= F_{LT} - F_{RT} \\ WL &= 1 - F_{LT} \end{aligned}$$

Por otro lado, las estimaciones de F_{RT} y F_{LT} fueron corregidas (Relethford et al., 1997), y para derivar los errores estándar (se) de los diferentes componentes de la varianza se utilizaron los siguientes métodos estadísticos:

$$\begin{aligned} se(AR) &= se(F_{RT}) \\ se(WR) &= se(F_{RT}) \\ se(AL) &= se([se(F_{LT})]^2 + [se(F_{RT})]^2)^{1/2} \\ se(WL) &= se(F_{LT}) \end{aligned}$$

Distancia biológica

Las distancias biológicas se derivan de la matriz R utilizando una adaptación de la distancia de Mahalanobis $d^2 = r_{ii} + r_{jj} - 2r_{ij}$ (Relethford & Blanguero, 1990). La varianza fenotípica siempre será mayor que la genética (puesto que el fenotipo está compuesto por un componente genético y otro ambiental), por lo tanto, la distancia fenotípica siempre va a ser menor o igual que la distancia genética.

4.6. Variables ecológicas: geografía, clima y estrategias de subsistencia

A partir de los componentes principales (PCs) derivados del análisis de GM de M^1 y M^2 se obtuvieron mediante el análisis Relethford-Blanguero (1990) dos matrices de distancias fenotípicas para M^1 y M^2 . El análisis Relethford-Blanguero (1990), trata los datos fenotípicos como marcadores genéticos y deriva una matriz de distancias “genéticas” a partir de la matriz de covarianza fenotípica escalada con el factor de heredabilidad del rasgo (h^2).

Todas las correlaciones de forma del diente con respecto a las variables ecológicas fueron analizadas mediante *test* de Mantel y *test* parciales de Mantel (XLstat 7.5.2) calculando el nivel de significación a partir de *test* de permutaciones (10.000 repeticiones y nivel de significación $\alpha=0,05$).

Además, con el objetivo de comparar los patrones de aislamiento por distancia entre los distintos complejos dentales, se realizó un análisis de similitud (ANOSIM) (Legendre & Legendre, 1998). El *test* ANOSIM compara los niveles de similitud entre cada par de distancias fenotípicas dentro de cada complejo dental, en contra de la similitud encontrada entre todas las poblaciones consideradas. Un valor R próximo a cero nos indica que no existen diferencias en los patrones de aislamiento por distancia entre los complejos.

A su vez, el estudio de las correlaciones entre la forma del diente y las distintas variables ecológicas se analizaron mediante 2B-PLS (MorphoJ 1.06c). En este caso, el estudio de la relación entre la morfometría dental de M^1 (30 coordenadas de forma) y M^2 (28 coordenadas de forma) se realizó con respecto a: i) la posición geográfica de cada población representada por latitud y longitud (individuos de la misma población tendrán los mismos valores de posición geográfica), ii) variables climáticas, registradas a partir de la temperatura y pluviosidad media anual (individuos de la misma población tendrán los mismos valores climáticos) y iii) estrategias de subsistencia (individuos de la misma población tendrán los mismos valores de dieta). Mediante el análisis 2B-PLS se generaron nuevas combinaciones entre ambos bloques de variables (ejes singulares) elegidos para maximizar la covariación entre la forma y las variables ecológicas (Rohlf & Corti, 2000; Bookstein et al., 2003).

Independientemente del uso del *test* Mantel o 2B-PLS en las correlaciones con geografía y clima se emplearon 44 poblaciones como unidades de análisis para M¹ y 42 poblaciones para M². Sin embargo, el análisis de correlación entre la forma dental y las estrategias de subsistencias se limitaron únicamente a las 19 poblaciones de las que se disponían datos etnográficos (Murdock, 1981). En los siguientes apartados se detallan las características de las diferentes variables ecológicas y la información derivada en su construcción.

4.6.1. Variables geográficas

Para este estudio se han obtenido las distancias geográficas medidas en kilómetros (km) entre cada par de poblaciones. El lugar aproximado en el que se ha situado cada población junto con sus coordenadas geográficas se recogen en la tabla 4.4. Cada distancia geográfica entre poblaciones se obtuvo mediante el programa *Google Earth* 7.1.2.2041. Una vez localizadas las poblaciones en el globo terráqueo, se utilizó la opción trazado de rutas para construir las distintas combinaciones, utilizando el Cairo, Bangkok, el estrecho de Bering y Panamá como puntos fijos de obligado paso para limitar las distancias entre las distintas rutas (Hubbe et al., 2009).

Estudios recientes sobre la biodiversidad de poblaciones humanas han destacado que existe un descenso en la diversidad genética intrapoblacional conforme aumenta la distancia desde el África Subsahariana (Handley et al., 2007; Betti et al., 2009). Por ello, de la misma forma que se obtuvieron las distancias entre todas las poblaciones del estudio, se calcularon también las distancias de cada una de ellas al lugar donde se interpreta como punto de origen africano de las poblaciones modernas. En nuestro caso, este punto se ha situado en Kibish, una formación rocosa en el valle del río Omo, al sur de Etiopía, lugar donde en 1967 Richard Leakey descubrió los restos incompletos de un cráneo de un individuo con rasgos modernos que denominó Omo I y restos frontales y occipitales de otro cráneo al que se designó como Omo II (Leakey, 1969). Aunque ambos individuos fueron datados inicialmente en 130.000 años, nuevas dataciones por ⁴⁰Ar/³⁹Ar determinan que estos fósiles se encuentran en el mismo nivel geológico y tienen una edad similar estimada en 195.000 años y confirma la presencia del *Homo sapiens* más antiguo conocidos hasta la fecha (McDougall et al., 2005), superando en antigüedad los restos de *Homo sp.* localizados en Herto, también en Etiopía, y datados en torno a 160.000 años (White et al., 2003). En la tabla 4.4 se recogen las distancias (en Km) de cada población con respecto al valle del río Omo.

4.6.2. Variables climáticas

De igual modo que con las matrices de distancias geográficas, se obtuvieron matrices de distancia basadas en el tipo de clima entre todas las poblaciones sometidas a estudio. Los datos climáticos se obtuvieron a partir de *Bioclim* (Hubbe et al., 2009) y ClimateData.org (los datos se obtuvieron a partir de un modelo de más de 220 millones de puntos de registro con una resolución de 30 segundos de arco). El modelo utiliza datos climáticos de miles de estaciones climáticas repartidas por todo el globo. Estos datos climáticos fueron recolectados entre 1982 y 2012). Las variables que se recogieron fueron temperatura media anual (°C) y precipitación media anual (mm). Las diferencias entre poblaciones se calcularon mediante la resta entre los valores climáticos para cada par de poblaciones (Tabla 4.4).

4.6.3. Variables etnográficas: estrategias de subsistencia

Una de las mayores diferencias que categorizan a las poblaciones humanas es la variación en sus estrategias de subsistencia (Murdock, 1981). El cambio de una economía de subsistencia basada en la caza-recolección a la agricultura y ganadería ha ocurrido independientemente en diferentes momentos durante la Prehistoria, llevando implícito una transformación en los patrones de asentamiento, migración, expansión y reorganización social (Diamond & Bellwood, 2003; Gignoux et al., 2011).

Dado que la agricultura se relaciona con un consumo de alimentos más homogéneos y una dieta general más blanda, existen varias hipótesis que postulan que los cambios en la dieta asociados con la aparición de la agricultura tuvieron un efecto importante en la forma del cráneo, la mandíbula y los dientes (Brace et al., 1991; Larsen, 2006; Lieberman, 2008, 2011).

En el presente estudio, se contrastaron los datos entre la morfometría del diente y la economía de subsistencia para 19 poblaciones de las 44 totales (Tabla 4.5) en función de la presencia de datos de dieta derivados (Murdock, 1981). Del mismo modo y a partir de estos datos, se analizó la correlación de la dieta con respecto al tamaño relativo del diente mediante los resultados del CS, calculado a partir del análisis de Procrustes tanto para M^1 como M^2 .

Cada una de las variables de dieta se encuentra relacionadas con los porcentajes de dependencia de cada una de las poblaciones analizadas en base a sus actividades de recolección, caza, pesca, pastoralismo y agricultura. Las diferentes poblaciones consideradas fueron categorizadas dependiendo de estos porcentajes

en dos grupos principales: (i) agricultores/pastoralistas y (ii) cazadores-recolectores-pescadores.

Por otro lado, las matrices de distancia entre poblaciones respecto a su economía de subsistencia fueron calculadas de cuatro formas distintas. En primer lugar, se calculó una matriz binaria, de forma que si dos poblaciones presentaban el mismo sistema de economía de subsistencia (ambas agricultoras/pastoralistas o ambas cazadoras-recolectoras-pescadoras) la distancia quedaba representada por un 1, y si presentaban diferente sistema, la distancia quedaba representada por un 0. Por otro lado, fueron calculadas otras tres matrices de distancia basadas en la raíz cuadrada de la suma de las diferencias al cuadrado entre los valores para cada una de las cinco variables o categorías consideradas (Tabla 4.5). Para la segunda matriz, cada una de las cinco variables se tomó como un valor independiente. En la tercera matriz, los valores de caza y pesca se trataron como un valor único, con el fin de no crear diferencias artificiales entre poblaciones predominantemente cazadoras o predominantemente pescadoras. Por último, en la cuarta matriz, igualmente caza y pesca se trataron como una única variable, si bien fueron tratadas conjuntamente las categorías de agricultura y pastoralismo para reducir las distancias entre horticulturalistas y pastoralistas (von Cramon-Taubadel, 2011b).

Tabla 4.4. Información geográfica y climática de las poblaciones incluidas en el estudio.

Población	Punto de referencia para las coordenadas geográficas	Latitud	Longitud	Altura (m)	T^a media anual (°C)	Precipitación media anual (mm)	Distancia a Omo (Km)
Pigmeos del Oeste	Frontera Camerún-Gabón-Congo	2.119173°	13.337956°	481,00	23,7	1733	2516
Bantúes de Camerún	Frontera Camerún-Guinea Ecuatorial	3.099633°	10.703328°	356,00	23,2	2076	2799
Pigmeos del Este	Bosque de Ituri (Noreste de Uganda)	2.855250°	30.940827°	1240,00	21,1	978	548
San	Kalahari (Norte de Namibia)	-19.083333°	14.583333°	1240,00	19,1	219	3638
Bantúes de la RDC	Centro de la República Democrática del Congo (RDC)	-4.038333°	21.758664°	485,00	25,4	1652	1820
Bantúes de Gabón	Centro de Gabón	-0.848314°	11.577033°	557,00	25,4	1594	2775
Bantúes de la RCA	Centro de República Centroafricana (RCA)	6.273826°	20.939825°	554,00	25,4	1471	1726
Bantúes del Congo	Centro del Congo	-0.528242°	15.674025°	378,00	25,1	1690	2259
Bantúes de Ruanda	Centro de Ruanda	-2.145498°	29.891761°	2000,00	20	1000	1100
Aleutianos	Isla Amaknak (Archipiélago de las Islas Aleutianas)	53.904522°	-166.553508°	16,00	4,1	980	18051
Inuits Point Hope	Point Hope (Alaska)	68.355534°	-166.779557°	1,00	5	1573	16255
Kwakiult	Fort Rupert (British Columbia)	50.697759°	-127.425501°	11,00	9,9	694	19531
Inuits Canadá	Pond's Inlet (Noroeste de Canadá)	72.695768°	-77.961191°	52,00	-9,6	406	20477
Inuits Groenlandia	North Star Bay (Noroeste de Groenlandia)	76.676151°	-68.630395°	151,00	-1,2	668	22587
Chumash	Santa Bárbara (California)	34.415928°	-119.699008°	140,00	18,2	388	21840

Continúa Tabla 4.4

Población	Punto de referencia para las coordenadas geográficas	Latitud	Longitud	Altura (m)	T ^a media anual (°C)	Precipitación media anual (mm)	Distancia a Omo (Km)
Anasazi	Grand Gulch (Utah)	37.458323°	-110.084398°	1708,00	10,5	447	21134
Navahos	Cañón del muerto (Arizona)	35.620531°	-104.525600°	1600,00	9,3	395	21539
Yamana	Canal del Beagle (Tierra del Fuego)	-54.937230°	-66.875168°	93,00	5	414	34342
Ona	Isla Grande (Tierra del Fuego)	-53.928693°	-69.297214°	180,00	5,3	578	34155
Paltacalo	Cuenca (Ecuador)	-2.901742°	-79.006284°	2550,00	15,9	644	26944
Patagonia	Chubut	-43.828811°	-69.310897°	714,00	11	189	32977
Rapanui	Isla de Pascua	-27.121192°	-109.366424°	182,00	19,8	1160	31839
Maipures	Cerro de la luna (Venezuela)	6.092436°	-62.521688°	1090,00	26	1613	27794
Calama	Calama (Chile)	-22.570796°	-68.927437°	2244,00	13,1	27	30588
Aturi	Río Orinoco (Venezuela)	8.380204°	-62.649444°	31,00	26,3	1397	27951
Aymara	La Paz (Bolivia)	-16.500755°	-68.146579°	3000,00	10,3	556	29359
Cerritos	Caracas (Venezuela)	10.486802°	-66.902061°	958,00	20,9	933	28477
Pigmeos Filipinas	Montañas Luzón (Filipinas)	16.320303°	120.564705°	682,00	27,4	2101	1665
Mongoles	Mongolia	46.862496°	103.846656°	1509,00	-0,8	248	10479
Hindúes	India (Jabalpur)	20.313972°	79.061134°	226,00	24,6	1277	8837
Hindúes sur de la India	Costa de Tamoul	9.874871°	78.895120°	28,00	28,6	1011	9977
Manobo	Mindanao (Filipinas)	8.375950°	123.311243°	27,00	27,4	2101	15998

Continua Tabla 4.4

Población	Punto de referencias para las coordenadas geográficas	Latitud	Longitud	Altura (m)	Tª media anual (°C)	Precipitación medias anual (mm)	Distancia a Omo (Km)
Tagbanua	Palawan (Filipinas)	9.834949°	118.738362°	25,00	27,4	2101	15665
Andamaneses	Islas Andamán	12.500000°	92.750000°	184,00	26,7	3088	11413
Nicobares	Islas Nicobar	7.083333°	93.800000°	190,00	27,3	2288	12066
Dayak	Borneo	1.153773°	110.307270°	28,00	23,7	3293	14258
Siberianos	Península Chukotka	66.160440°	-175.137561°	140,00	-9	351	15794
Javaneses	Centro de Java	-7.150975°	110.140259°	600,00	27,4	1988	14090
Sumatra	Centro de Sumatra	-3.542316°	103.670415°	355,00	27	4041	13243
Nueva Guinea	Centro de Nueva Guinea	-5.378306°	139.295164°	41,00	26,6	3736	17490
Australianos	Centro de Australia	-25.965796°	133.442284°	379,00	23,7	481	20259
Tasmanos	Centro de Tasmania	-41.979808°	146.657921°	500,00	11,3	487	22554
Maories	Centro de Nueva Zelanda	-42.660206°	172.480964°	747,00	12,8	1166	24521
Europa	Madrid	40.402794°	-3.713092°	614,00	14,1	821,5	8746

Tabla 4.5. Datos cuantitativos de la economía de subsistencia entre poblaciones.

Población	Economía Predominante	Asignación	Recolección	Caza	Pesca	Pastoralismo	Agricultura
San	Recolección	Cazador/recolector	76-85%	16-25%	0-5%	0-5%	0-5%
Bantú Ruanda	Agricultura	Agricultor/pastoralista	0-5%	6-15%	0-5%	26-35%	56-65%
Pigmeos Mbuti	Caza	Cazador/recolector	26-35%	66-75%	0-5%	0-5%	0-5%
Europa	Agricultura	Agricultor/pastoralista	0-5%	0-5%	0-5%	26-35%	66-75%
Nicobareses	Agricultura	Agricultor/pastoralista	6-15%	6-15%	16-25%	6-15%	46-55%
Andamaneses	Recolección y pesca	Cazador/recolector	36-45%	16-25%	36-45%	0-5%	0-5%
Javaneses	Agricultura	Agricultor/pastoralista	1-5%	1-5%	1-5%	16-25%	76-85%
Dayak	Agricultura	Agricultor/pastoralista	1-5%	1-5%	1-5%	16-25%	56-65%
RapaNui	Agricultura	Agricultor/pastoralista	1-5%	6-15%	16-25%	0-5%	66-75%
Maoríes	Agricultura	Cazador/recolector	26-35%	6-15%	16-25%	0-5%	36-45%
Aleutianos	Pesca	Cazador/recolector	6-15%	26-35%	56-65%	0-5%	0-5%
Inuit Groenlandia	Pesca	Cazador/recolector	1-5%	16-25%	76-85%	0-5%	0-5%
Mongoles	Agricultura	Agricultor/pastoralista	0-5%	0-5%	0-5%	36-45%	56-65%
Kwakiult	Pesca	Cazador/recolector	26-35%	16-25%	46-55%	0-5%	0-5%
Navahos	Agricultura	Agricultor/pastoralista	16-25%	6-15%	0-5%	26-35%	36-45%
Aymara	Agricultura	Agricultor/pastoralista	0-5%	0-5%	6-15%	26-35%	56-65%
Ona	Caza	Cazador/recolector	6-15%	56-65%	26-35%	0-5%	0-5%
Yamana	Pesca	Cazador/recolector	6-15%	16-25%	66-75%	0-5%	0-5%
Tehuelche	Caza	Cazador/recolector	16-25%	66-75%	6-15%	0-5%	0-5%

Para cada variable se utilizó la siguiente escala de números ordinales: 0=0-5%, 1=6-15%, 2=16-25%, 3= 26-35%, 4= 36-45%, 5= 46-55%, 6= 56-65%, 7= 66-75%, 8= 76-85%, 9=86-100%. La economía predominante es la que se asigna para clasificar a cada una de las poblaciones en dos grupos: agricultores/pastoralistas, cazadores/recolectores/pescadores.

4.6.4. Análisis de la relación entre factores ecológicos y morfometría del diente

El análisis de la cantidad total de varianza en la morfometría de M¹ y M² explicada por los diferentes factores ecológicos (clima y dieta) se llevaron a cabo mediante cinco tipos diferentes de regresiones múltiples multivariantes (Frost et al., 2003; Turley et al., 2011) con MorphoJ (Klingenberg, 2011). La forma total de M¹ y M² fue representada por las coordenadas Procrustes, conformando las variables dependientes de la regresión. Las regresiones se realizaron seleccionando diferentes variables independientes: (1) dieta (representada por todas las categorías de las estrategias de subsistencia simultáneamente; ver tabla 4.5); (2) temperatura media anual (temperaturas medias anuales para cada población; ver tabla 4.4); (3) distancia geográfica (tomando como distancia la de cada población desde el valle de Omo; ver tabla 4.4); (4) temperatura media anual y distancia geográfica y finalmente, (5) temperatura media anual, dieta y distancia geográfica. La regresión proporciona la suma de cuadrados (SS) de Procrustes y los residuos de la suma de cuadrados de los Procrustes para cada uno de los análisis. La proporción de la variación predicha por cada factor se calculó a partir de la fórmula: [(total SS-residuos SS/total SS)*100] (Frost et al., 2003).

4.7. Análisis de integración y modularidad

4.7.1. Hipótesis de modularidad de la dentición postcanina

Uno de los objetivos principales en los estudios de modularidad mediante técnicas de GM es delimitar que módulos conforman la estructura sujeta a estudio y evaluar diferentes hipótesis acerca de los límites entre los distintos módulos que conforman la estructura (Klingenberg, 2008a). Un módulo es una unidad cuyas partes se encuentran estrechamente integradas dado que existen fuertes interacciones entre ellas, sin embargo en módulos independientes estas interacciones son más débiles (Klingenberg, 2008a). La hipótesis acerca de cuáles son los límites entre módulos puede ser evaluada comparando diferentes particiones de la configuración y comparando los coeficientes R_v entre las diferentes agrupaciones de *landmarks* (Klingenberg, 2009). El coeficiente R_v (Escoufier, 1973), se corresponde con una medida del grado de asociación entre dos bloques de variables. Este coeficiente R_v toma valores que oscilan desde el 0 al 1, siendo 0 si todas las covarianzas entre los dos bloques de variables es 0, lo que significaría que ambos bloques de variables no se encuentran correlacionados. Por el contrario, el coeficiente R_v presenta un valor 1 cuando uno de los bloques de variables difiere del otro únicamente por alguna combinación de rotación, escalado o traslación. La significación estadística de la covariación entre bloques de *landmarks* se establece mediante *test* de 10.000 permutaciones (Good, 2000; Manly, 2007). Si la hipótesis de modularidad que se plantea es sólida, el coeficiente R_v de la partición de acuerdo a nuestra hipótesis, debería ser uno de los valores más pequeños o al menos estar cerca del valor mínimo más extremo de la distribución de los coeficientes R_v obtenidos para todas las particiones. Todas las hipótesis de modularidad se evaluaron con MorphoJ 1.06c (Klingenberg, 2011).

En el presente estudio hemos evaluado la presencia en la dentición superior postcanina de un módulo dental premolar (P^{3-4}) y un módulo molar (M^{1-2}). Para ello se seleccionaron casos donde los dientes P^3-M^2 se encontraban presentes y en buen estado de conservación, sin exposición de dentina, ni dientes rotados. La muestra final se encuentra conformada por 33 casos correspondientes a 11 individuos bantúes Hutu de Ruanda (África), 13 javaneses (Yakarta, Java) y 9 Inuits de Point Hope (Alaska). Basado en el diseño de *landmarks* establecido para

cada uno de los dientes (ver Fig. 4.1 y Fig. 4.8), la configuración del modelo completo responde a 52 *landmarks* dividido en dos bloques: el premolar con 24 *landmarks* y el molar con 28 *landmarks*

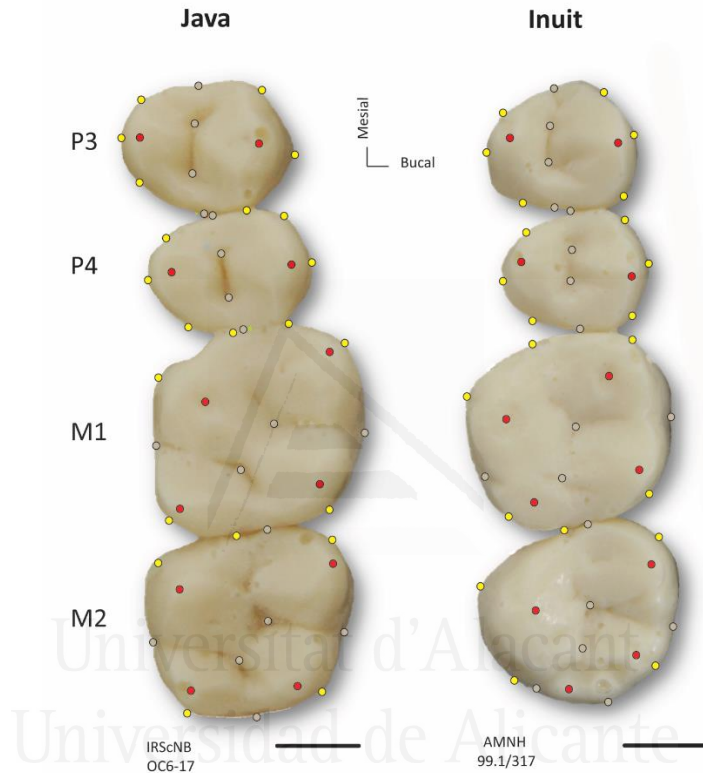


Fig. 4.8. Posición de *landmarks* para el registro de módulos. Los *landmarks* corresponden a las cúspides (rojo), fisuras (gris) y áreas de máxima curvatura (amarillo) para premolares (P³–P⁴; 12 *landmarks* por diente) y molares (M¹–M²; 14 *landmarks* por diente). Se muestra la colección y código de depósito. Escala: 0,5cm.

Dado que la configuración de *landmarks* supera los 20 *landmarks* (en total 52) utilizar la completa enumeración de todas las posibles particiones no es computacionalmente factible y por ello se emplearon particiones al azar utilizando diferentes agrupaciones de *landmarks*. En este caso se realizó el análisis considerando 10.000 particiones, lo que proporciona una caracterización razonablemente buena de la distribución de los coeficientes Rv (Klingenberg,

2011). Adicionalmente los diferentes dientes que conforman el módulo postcanino (2 premolares y 2 molares) fueron aislados independientemente, con el objetivo de comprobar que los dientes pertenecientes al mismo módulo (premolar/molar) presentan un coeficiente de covariación mayor (más integrados) que los dientes pertenecientes a módulos distintos.

4.7.2. Integración del trigón e hipocono en M¹ y M²

El análisis de la integración entre estructuras anatómicas diferenciadas en el diente como son el trigón (protocono+paracono+metacono) y el hipocono o talón en M¹ y M² se realizaron para el total de la muestra, 851 individuos que presentan M¹ y 531 individuos que presentan M². Los efectos de la modularidad se evaluaron desde el punto de vista intercomplejo (análisis global de la muestra). Las diferencias en la distribución de la varianza del PCA se ha propuesto como una aproximación del grado de integración morfológica de estructuras biológicas (Wagner, 1984). La integración del propio diente (*within-integration*) en cada uno de los molares superiores se evaluó de acuerdo a la dispersión de los valores propios (*eigenvalues*) de los distintos molares. La significación de las diferencias en la distribución de los *eigenvalues* se comprobó comparando sus varianzas con un remuestreo *bootstrap* de 1000 repeticiones (Gómez-Robles & Polly, 2012). Los diferentes análisis se llevaron a cabo con PAST 3.01 (Hammer et al., 2001)

Por otro lado, para evaluar la covariación entre el trigón y el hipocono se utilizó una implementación del análisis de mínimos cuadrados parciales en dos bloques (2B-PLS) (Rohlf & Corti, 2000; Bookstein et al., 2003), empleado para el análisis de dos bloques de variables cuando estos pertenecen a la misma configuración (Klingenberg et al., 2003). Para M¹ se seleccionaron en el primer bloque (trigón) 10 *landmarks* (*landmarks* 1, 2, 3, 7, 8, 9, 10, 12, 14 y 15) y en el segundo bloque (hipocono) 5 *landmarks* (*landmarks* 4, 5, 6, 11 y 13). Para M² el primer bloque conformado por el trigón, quedó representado por 9 *landmarks* (no se incluye el *landmark* 15 en la configuración de M²). Además también se utilizó el análisis del coeficiente Rv (Klingenberg, 2009) con el objetivo de calcular la correlación multivariante entre los dos bloques (Escoufier, 1973). Los análisis fueron llevados a cabo con MorphoJ 1.06c (Klingenberg, 2011).

4.7.3. Integración entre M^1 y M^2

El análisis de integración entre bloques (*integration between blocks*) fue realizado con individuos que presentaban ambos molares (M^1 - M^2). El estudio de integración se realizó con un total de 497 individuos (199 del complejo Afridonti, 21 del complejo Eurodonti, 24 del complejo Indodonti, 29 del complejo Sahul-Pacífico, 79 del complejo Sunda-Pacífico y 145 del complejo Sino-americano). Los efectos de la modularidad se evaluaron desde el punto de vista intercomplejo (análisis global de la muestra). Los estudios de integración entre los molares superiores se realizaron mediante el 2B-PLS y el análisis del coeficiente R_v con MorphoJ 1.06c (Klingenberg, 2011).



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

4.8. Variables merísticas. Sistema ASUDAS

4.8.1. Tubérculo de Carabelli del primer molar superior (M^1)

El tubérculo de Carabelli (derivado del cíngulo) se expresa en la parte mesiolingual o lingual del protocono de los molares superiores, especialmente en M^1 (Scott & Turner, 1997). El tubérculo de Carabelli exhibe un gran rango de grados de expresión, desde pequeñas crestas y muescas o ranuras hasta largos tubérculos con formación de cúspide libre (Fig. 4.9).

En la escala de Dahlberg (1956) este gradiente se encuentra representado por 8 grados de expresión incluyendo ausencia (grado 0) y 7 niveles de presencia. Esta clasificación es la más ampliamente utilizada, si bien otros autores han propuesto clasificaciones con menor número de grados de expresión (Kraus, 1951; Tsuji, 1958; Alvesalo et al., 1975).

Las expresiones más leves se manifiestan como una ligera desviación del cíngulo alrededor de un punto central de una muesca (grado 1). En este mismo punto puede aparecer una muesca más marcada (grado 2). Cuando las crestas y muescas asociadas a esta desviación son más pronunciadas se puede observar una forma de Y (grado 4). Los tres grados de expresión más pronunciada dentro de la escala de Dahlberg (1956), incluyen la formación de un tubérculo con una ranura que separa el tubérculo del protocono (grados 5, 6 y 7). El grado de expresión más pronunciado, el grado 7, exhibe una cúspide independiente cuyo borde distal se encuentra directamente en contacto con la fisura lingual que separa el protocono del hipocono.

4.8.2. Hipocono del segundo molar superior (M^2)

La cúspide 4, cúspide distolingual o hipocono (Fig. 4.10), derivada del cíngulo (proliferación a partir de la sección cervical de la corona) es la última adición a la corona de los molares superiores durante el curso de la evolución de los Primates (Swindler, 1976). Es además la cúspide que más a menudo se ve reducida en tamaño e incluso puede desaparecer totalmente en los últimos estadios de la evolución de los homínidos (Scott & Turner, 1997).



Fig. 4.9. Expresión del tubérculo de Carabelli en los molares superiores. Placa de ASUDAS (Turner et al., 1991) donde se muestran los valores de 0 a 7, desarrollo más pronunciado del rasgo.

Diferentes poblaciones humanas de distintas áreas geográficas retienen esta cúspide en el M^1 aunque puede verse reducida en tamaño en algunos individuos. Sin embargo, el segundo molar y el tercer molar superior (M^{2-3}) son totalmente polimórficos en lo que respecta al hipocono, existiendo grupos que muestran elevadas frecuencias de reducción y de pérdida de esta cúspide. A comienzos del siglo XX distintos trabajos señalaron que el número de cúspides de los molares superiores podía presentar diferentes modelos, por ejemplo 4-4-4, 4-4-3 (en caso de ausencia del hipocono en M^3) o 4-3-3 (ausencia de hipocono tanto en M^2 como en M^3).



Fig. 4.10. Grado de expresión del hipocono en molares superiores. La placa estándar para el hipocono (Turner et al., 1991) muestra el rango de variación en la cúspide distolingual de los molares. El mayor grado es el número 5. El grado cero sería total ausencia de hipocono. En el grado 1 sólo se observa como un reborde en el protocono. Posteriormente al desarrollo de esta placa se observó que la distancia entre el grado 3 y 4 podía presentar un interestadio adicional (Scott & Turner, 1997).

En este contexto, Dahlberg (1951) redefine este sistema añadiendo las categorías 4- y 3+ que indicaban dos estadios de reducción del hipocono entre cúspides completamente formadas (4 cúspides) y ausencia de hipocono (3 cúspides). Sin embargo, existe una clasificación alternativa que divide la clasificación en 6 grados de expresión del hipocono (Turner et al., 1991). Esta clasificación incluye un grado de expresión poco marcado en el borde del hipocono, en concreto en la parte distolingual del protocono que carece de una cúspide libre bien formada. Este carácter en la clasificación de Dahlberg (1951) habría sido calificado como ausente, aunque la cúspide está presente a pesar de su marcada reducción en tamaño. Dado que el hipocono es prácticamente una constante en los primeros molares superiores, el diente M² fue el seleccionado para el análisis de su variación entre poblaciones.

4.9. Cuantificación del error de medida

4.9.1. Error morfométrico por desgaste

En todos los casos, el conjunto de dientes seleccionados para el análisis de la variabilidad interpoblacional corresponden a dientes sin exposición de dentina elevada, excluyendo de los análisis aquellos dientes con desgaste severo (Smith, 1984) o con topografías afectadas por pérdida de esmalte que impidieran el registro de manera obvia de *landmarks* (Gómez-Robles et al., 2007). Sin embargo, el hecho de maximizar el número de individuos en un determinado grupo nos ha llevado a utilizar en ocasiones dientes que presentaban un moderado desgaste dental y que afecta a la pérdida de tejido en alguna cúspide o la presencia de pequeñas áreas de exposición de dentina. Este hecho podría implicar un desplazamiento del punto de registro del *landmark*, lo que implica cierto grado de dificultad a la hora de digitalizar los *landmarks* situados en los ápices de las cúspides, pudiendo afectar de igual modo a la variabilidad interindividual dentro de un grupo y por extensión, resultados variables en el análisis entre poblaciones.

No existen sin embargo, estudios que hayan analizado la implicación en la variabilidad de la morfometría del diente en relación a diferentes grados de exposición de dentina y cómo afecta a la interpretación de los datos. En nuestro caso, el registro de *landmarks* en los caracteres topográficos del diente, en concreto referido a las cúspides, se realizó en el centro del área de exposición de dentina (Gómez-Robles et al., 2007). De este modo, para evaluar el porcentaje de error en el registro de los *landmarks*, en los casos de dientes con un grado de exposición de dentina moderado, fue seleccionada una muestra de 78 dientes M¹, evaluando la diferencias (ANOVA-dos factores) en relación a los factores de población, grado de desgaste (Smith, 1984) y su interacción como factores independientes con PAST 3.01 (Hammer et al., 2001). La variable dependiente utilizada ha sido el primer componente principal (PC1) de forma extraído de la matriz de Procrustes

La muestra fue configurada a partir de la selección de dientes de cuatro poblaciones de diferentes continentes, entre ellas los Bantúes Hutu (Ruanda, África), Javaneses de Yakarta (Indonesia), individuos del complejo europeo, así como Inuits de Point Hope (Alaska). Todos los dientes seleccionados por

individuo fueron clasificados en tres niveles de desgaste: (i) total ausencia de desgaste, (ii) moderado desgaste y (iii) máximo nivel tolerado de desgaste y que corresponde al nivel cuatro según Smith (1984).

4.9.2. Error de fotografiado

En todos los casos, el soporte de análisis corresponde a imágenes en 2D de la superficie oclusal del diente, dispuesta de forma perpendicular al foco de captura (ver apartado 4.2). Sin embargo, establecer un plano perpendicular puede resultar en ocasiones difícil y pequeñas modificaciones de esta orientación pudieran provocar variaciones, aún poco conocidas y analizadas (Bailey, 2004), en el registro de estructuras anatómicas del diente y en nuestro caso en la configuración, localización y registro de *landmarks*. En este contexto, para evaluar el grado de error resultante de las probables variaciones en la orientación del diente, producto de diferencias en su posición previa a la obtención de las fotografías, fueron seleccionados M¹ de cuatro individuos de cuatro poblaciones distintas (bantúes de Ruanda, javaneses, europeos e Inuits de Point Hope).

El protocolo de colocación de la muestra sobre un soporte y el posterior fotografiado se realizó por triplicado en diferentes días (intervalos superiores a cuatro días). Una vez obtenidas las fotografías en cada sesión, se digitalizaron los *landmarks* comparando los resultados derivados entre fotografías por sesión. Posteriormente, la muestra fue superpuesta por el método de Procrustes y se calcularon las distancias Euclídeas de cada *landmark* al centroide de la configuración correspondiente con el software TMorphGen6 (Sheets, 2001), calculando las desviaciones de cada *landmark* a su media por cada individuo (Singleton, 2002). La dispersión resultante se promedió por cada *landmark* de la muestra total para obtener el valor del error de fotografiado.

Además, para evaluar el error en el procedimiento de fotografiado se realizó un procrustes ANOVA con MorphoJ 1.06c (Klingenberg, 2011), utilizando la población como factor de análisis. El procrustes ANOVA es un método para cuantificar la cantidad relativa de variación a diferentes niveles (Klingenberg & McIntyre, 1998; Klingenberg et al., 2002).

4.9.3. Error de digitalización

Aunque el proceso de digitalización se llevó a cabo observando simultáneamente la muestra y su fotografía digital, la localización de los *landmarks* no es inequívoca.

Para evaluar esta fuente de error, se digitalizaron por triplicado sobre las mismas fotografías cuatro molares superiores (M^1), sobre la misma muestra descrita en el apartado anterior. Las repeticiones de la digitalización se realizaron en tres días no consecutivos y espaciados en el tiempo para no familiarizarse con la localización de los *landmarks*. Los análisis fueron realizados siguiendo distintas metodologías: (i) calculando las distancias Euclídeas de cada *landmark* al centroide de la configuración correspondiente con el software TMorphGen6 (Sheets, 2001) y a partir de las cuales se obtuvieron las desviaciones de cada *landmark* a su media por cada individuo (Singleton, 2002); (ii) un análisis de Procrustes ANOVA (Klingenberg & McIntyre, 1998; Klingenberg et al., 2002), (iii) un PCA y la dispersión de los errores en el morfoespacio para visualizar la disparidad en las repeticiones de la digitalización; (iv) una comparación de las matrices de distancias Procrustes relativas a los distintos días en los que se realizó la digitalización a través de *test* de Mantel (Mantel, 1967) y (v) una comparación morfoespacial de las digitalizaciones de cada diente mediante el cálculo de la Disparidad Morfológica (MD) (Foote & Gould, 1992; Sheets, 2001) mediante el software DisparityBox 6. Esta disparidad corresponde a una medida de la variabilidad morfológica $MD = \sum (d_i^2) / (N-1)$, donde d_i representa la distancia Procrustes entre el centroide de un grupo i y el centroide de los n -grupos, siendo esta distancia la calculada entre la media de los especímenes de cada grupo y el consenso de grupos (lo que se conoce como gran media). La MD es calculada con un intervalo de confianza del 95% mediante un procedimiento de remuestreo *bootstrap*, tanto para el cálculo de la variabilidad total de la muestra como la correspondiente intragrupo.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

5. Resultados

« El coeficiente de correlación más alto posible es 1,00, que significa que ambas cosas caminan juntas, muy estrechamente ligadas. Las cifras de Holly demostraban claramente que la dentición -algo visible en el registro fósil- sí nos permite captar, por ejemplo, el proceso de gestación, la edad de destete, etc. Pero el coeficiente de correlación más alto de todos se daba con el tamaño del cerebro: 0,98. “¡Fantástico!” ».

Richard Leackey & Roger Lewin

Nuestros orígenes. En busca de los que nos hace humanos (1993)

5.1. Cuantificación del error morfométrico y análisis de configuraciones

5.1.1 Cuantificación del error morfométrico

Error morfométrico por desgaste

Los resultados muestran la existencia de una falta de interacción entre los factores de población y grado de desgaste en relación a la configuración de *landmarks* ($F=0,264$; $p=0,95$) (Tabla 5.1). De igual modo, un análisis independiente en cada una de las poblaciones, indica la ausencia de diferencias significativas intragrupo debidas al factor desgaste ($F=0,139$ $p=0,871$).

Tabla 5.1. ANOVA-dos factores de la forma de M¹ en relación a la variabilidad interpoblacional, grado de desgaste y su interacción.

Efecto	SM	MC	GL	F	p
Factor población	0,02459	0,00819	3	3,574	0,018*
Factor desgaste	0,00526	0,00263	2	1,149	0,323
Interacción	0,00363	0,00060	6	0,264	0,951

SM: Suma de cuadrados. MC: Media Cuadrática. GL: Grados de libertad.

Diferencia significativa a $p<0,05$ (*)

La forma de M¹ por tanto, en ausencia de desgaste severo, no influye en la variabilidad de forma del diente entre poblaciones, únicamente las diferencias entre poblaciones son debidas a la variabilidad morfométrica del diente ($F=3,574$; $p<0,05$) y dependen por tanto del factor población.

Error de fotografiado

Los resultados muestran un error promedio de las distancias de todos los *landmarks* al centroide de un 6,63%.

Tabla 5.2. Procrustes ANOVA de la configuración de *landmarks* en el error de fotografiado.

Efecto	SM	MC	GL	F	p
Individuo	0,06131	0,000876	72	7,65	<0,0001*
Error	0,02200	0,000114	192		

SM: Suma de cuadrados. MC: Media Cuadrática. GL: Grados de libertad.

Diferencia significativa a $p < 0,05$ (*)

Los datos obtenidos indican que la variación debida al proceso de fotografiado es menor que la variabilidad como respuesta a la morfometría del diente, por lo que asumimos en nuestro estudio que el error de fotografiado es un factor que no influye de forma significativa en el registro de *landmarks* y resultados (Tabla 5.2).

Error de digitalización

La cantidad de error correspondiente a cada *landmark* en este caso es menor que la obtenida como consecuencia de la variación en el plano de orientación de las fotografías (6%), obteniéndose finalmente un error promedio de las distancias de todos los *landmarks* al centroide de un 2,95%.

Cuando analizamos la variación debida al proceso de digitalización, los resultados indican una menor variabilidad con respecto a la registrada para la morfometría del diente, asumiendo como aceptable el error derivado del proceso de digitalización (Tabla 5.3).

Tabla 5.3. Procrustes ANOVA de la configuración de *landmarks* en el error de digitalización.

Efecto	SM	MC	GL	F	p
Individuo	0,10115996	0,0014049	72	268,04	<0,0001*
Error	0,00100643	0,0000052	192		

SM: Suma de cuadrados. MC: Media Cuadrática. GL: Grados de libertad.

Diferencia significativa a $p < 0,05$ (*)

El PCA proporcionó 11 componentes principales (PC) que explican el 100% de la variabilidad de varianza, basada en las repeticiones de la digitalización en distintos días. El PC1 explica un 46,943% de la varianza, el PC2 contribuye con un 32,138% de la varianza y el PC3 con un 20,133%. La dispersión de las diferentes digitalizaciones de la misma fotografía por grupo, analizadas en días no consecutivos, muestra una similitud en la disposición de los casos y por tanto, no

podemos considerar un error significativo en la variabilidad morfoespacial registrada para las configuraciones (Fig. 5.1).

Por otro lado, con el objetivo de estimar el grado de correlación entre los diferentes días de digitalización, las matrices de distancia Procrustes independientes para cada digitalización (en total tres matrices), fueron comparadas mediante un *test* de Mantel ($p < 0,05$), obteniendo una correlación de $r = 0,9721$ significativa ($p = 0,0001$), demostrando por tanto, la existencia de un elevado grado de similitud en el proceso de digitalización.

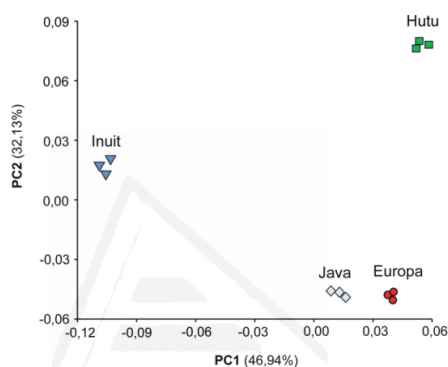


Fig. 5.1. Variación en el error de digitalización. Representación de los dos primeros Componentes Principales (PC1–2, 79,08% de variabilidad de varianza) que recogen la dispersión de los casos analizados en diferentes digitalizaciones. Cada punto por población representa un día diferente de digitalización.

Del mismo modo, cuando se realiza la comparación morfoespacial de las digitalizaciones a partir de la Disparidad Morfológica (MD), comprobamos como la MD obtenida para la muestra total es de 0,0113, mientras que los valores de disparidad intragrupo son de 0,000127, lo que significa que un error del 1,3% puede ser atribuido a la digitalización de las muestras.

5.1.2. Análisis de configuraciones

Modelo de landmarks y semilandmarks

Para cada uno de los modelos morfométricos (modelos 1 a 3), el análisis de la correspondencia de las distancias Procrustes en el espacio de forma de Kendall con respecto a las distancia euclídea del espacio tangente, permitió observar que las correlaciones entre ambos espacios son próximas a 1 en los diferentes modelos. No obstante, la cantidad de varianza obtenida en cada una de las configuraciones y

la distribución de la varianza a lo largo de los Componentes Principales (PCs) es variable en los diferentes modelos (Fig. 5.2).

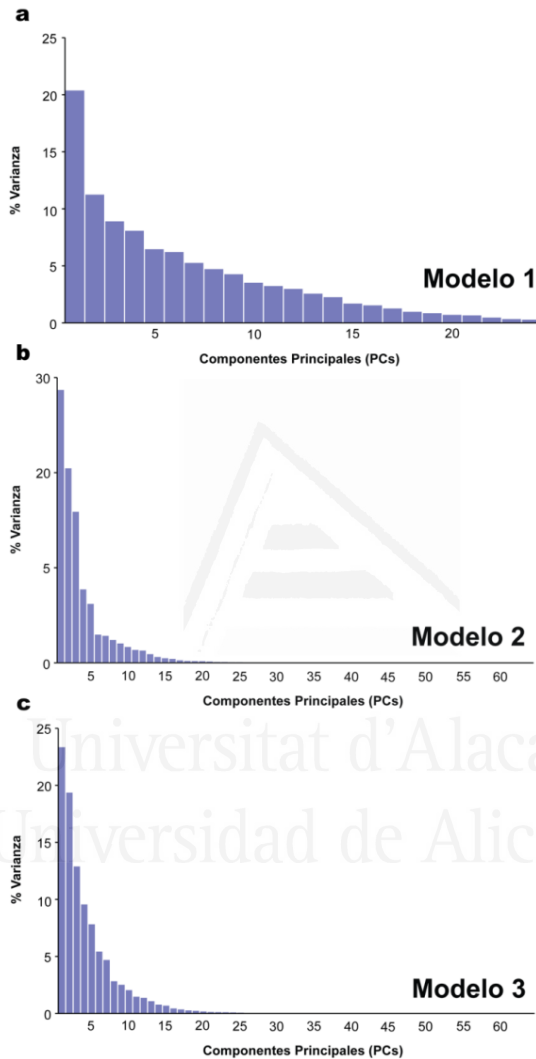


Fig. 5.2. Porcentaje de varianza explicada por los Componentes Principales (PCs) para el modelo 1 de 14 *landmarks* (a), modelo 2 de 34 *landmarks* (b) y modelo 3 de *sliding-semilandmarks* (c) de conformación morfométrica. Cada distribución muestra el número de PCs obtenidos y su porcentaje de varianza. La suma de los valores singulares (*eigenvalues*) de cada PC corresponde a la varianza total recogida en cada modelo. La escala utilizada en cada modelo no es la misma. El número de PCs depende del número de *landmarks* y *semilandmarks* considerados para cada modelo. En el modelo 1 se extrajeron 24 PCs, mientras que los modelos 2 y 3 expresan el porcentaje total de la varianza a partir de 64 PCs respectivamente.

Cuando se comparan los modelos, el mayor porcentaje de varianza corresponde al modelo 1 de 14 *landmarks* (0,01368), donde el PC1 explica un 20,42% del porcentaje total de la varianza y el PC2 un 11,29%. Los resultados obtenidos para la varianza en el modelo 1 es seguida por la obtenida cuando se analiza el modelo 3 de *sliding-semilandmarks* (0,0053), donde el PC1 explica el 23,395% del porcentaje total de la varianza y el PC2 el 19,412%. Por último, el modelo 2 (34 *landmarks*) presenta la varianza más pequeña (0,0049), si bien, el porcentaje de varianza explicado tanto por el PC1 con un valor del 28,763% como por el PC2 con un valor del 20,501% es mayor con respecto a los PCs 1–2 obtenidos para los modelos 1 y 3.

Los resultados en el análisis de correlación de la forma multivariante entre modelos (2B-PLS), muestran que los valores de R_v son significativos ($p < 0,01$) para todos los pares de correlaciones analizadas (Fig. 5.3), comparando el PLS1 para cada uno de los modelos (en todos los casos PLS1 $> 40\%$ de varianza registrada). Cuando se analiza la correlación entre el modelo 1 y el modelo 2, el coeficiente R_v es 0,4899 ($p < 0,0001$) (Fig. 5.3a). Por otro lado, el valor del coeficiente R_v es de 0,5026 ($p < 0,0001$) para la correlación entre el modelo 3 y el modelo 1 (Fig. 5.3b). Finalmente, cuando se compararon los modelos 3 y 2 se pudo comprobar que expresan el coeficiente R_v más alto con un valor de 0,8603 ($p < 0,0001$) (Fig. 5.3c).

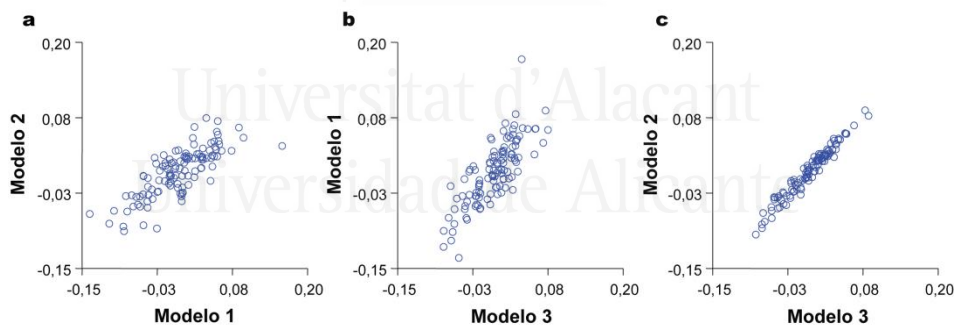


Fig. 5.3. Representación de la correlación entre modelos de configuración morfométrica basados en 14 *landmarks* (modelo 1), 34 *landmarks* (modelo 2) y *sliding-semilandmarks* (modelo 3) a partir del análisis 2B-PLS. Comparación de los modelos 1–2 (a), modelo 3 con respecto al modelo 1 (b) y modelo 2 (c). Cada eje está representado por los valores del primer PLS (PLS1). Todas las R_v (0,4–0,8) son significativas a $p < 0,001$.

La matriz de distancias Procrustes en relación a las diferentes poblaciones analizadas (África, Asia, América y Europa), permite comprobar cómo las distancias más elevadas y significativas ($p < 0,01$) entre todos los grupos poblacionales se derivan del modelo 1 (Tabla 5.4.). A partir del modelo 2, únicamente las distancias de Asia con respecto a América, Europa y África son

significativas ($p < 0,01$), mientras que para el modelo 3 no se encuentran diferencias significativas en ningún par de distancias. En conjunto, estos resultados sugieren que la configuración morfométrica con un registro de contorno (i.e. modelos 2 y 3), detecta en menor medida la variación de caracteres morfométricos entre poblaciones que una configuración que recoge la forma y caracteres topográficos de la superficie oclusal de la corona (i.e. modelo 1).

Tabla 5.4. Distancias Procrustes (DP) entre poblaciones en función de los modelos morfométricos (modelos 1 al 3).

Poblaciones	Modelo 1	Modelo 2	Modelo 3
América-Asia	0,0774*	0,0449*	0,0508
América-Europa	0,0668*	0,0353	0,0432
América-África	0,0770*	0,0280	0,0372
Asia-Europa	0,0596*	0,0426*	0,0420
Asia-África	0,0770*	0,0422*	0,0427
Europa-África	0,0641*	0,0157	0,0193

DP significativas a $p < 0,01$ (*)

Finalmente se obtuvo a partir de un análisis CVA una matriz de clasificación (matriz de confusión) para cada modelo, corregida mediante una validación cruzada (*cross-validation*). Los resultados muestran diferentes porcentajes de clasificación correcta entre los individuos de las cuatro poblaciones dependiendo del modelo utilizado (Tabla 5.5).

Tabla 5.5. Porcentajes de clasificación correcta a partir de la matriz de confusión corregida (*cross-validation*) para los modelos morfométricos entre poblaciones.

	África	América	Asia	Europa	Total
Modelo 1	69,49%	57,89%	73,68%	65%	67,52%
Modelo 2	42,37%	52,63%	63,15%	40%	47,01%
Modelo 3	62,71%	42,10%	57,00%	35%	53,85%

El modelo 1 expresa entre todas las poblaciones el mayor porcentaje de clasificación correcta con un valor total del 67,5% en comparación con el modelo 2 (47%) y modelo 3 (53%), con porcentajes de clasificación totales menores. Aunque para el modelo 3 no se detectaron diferencias en las distancias de Procrustes entre poblaciones, el porcentaje de clasificación correcta para el total de casos analizados ha sido mayor ($\approx 6\%$) que con respecto al modelo 2. Las diferencias en la clasificación de las poblacionales entre modelos varían dependiendo de la variación registrada en la morfometría del diente. De este modo, por ejemplo, el modelo 2 tiene una capacidad de clasificación de las poblaciones africanas un 20% menor que los modelos 1 y 3; para América el menor porcentaje

de clasificación correcta corresponde al modelo 3, aproximadamente un 10% menos en relación a los otros modelos. El modelo 3 registra de igual modo % menores de clasificación para Asia y Europa, con una diferencia de $\approx 6\%$ con respecto al modelo 2 y más de un 10% de diferencia respecto al modelo 1.

Expresión del tubérculo de Carabelli y variación morfométrica del diente

La variabilidad entre modelos morfométricos (modelos 1–3) en relación al grado de expresión del tubérculo de Carabelli para el M¹ se evaluó en primer lugar a partir de un PCA (Fig. 5.4). Los resultados del PCA muestran que la mayor varianza observada corresponde al modelo 1 de 14 *landmarks* (0,0136), donde el PC1 explica el 19,387% y el PC2 el 11,452% de la variabilidad de varianza total.

El modelo 2 de 15 *landmarks*, presenta el segundo mayor valor de varianza (0,0133), en este modelo el PC1 recoge el 18,507% de la varianza y el PC2 el 12,385%. Por último, el modelo 3 de *sliding-semilandmarks* representa la varianza más pequeña (0,0054) entre modelos, cuyo PC1 explica un 24,178% y el PC2 el 16,693% de la varianza total de la muestra.

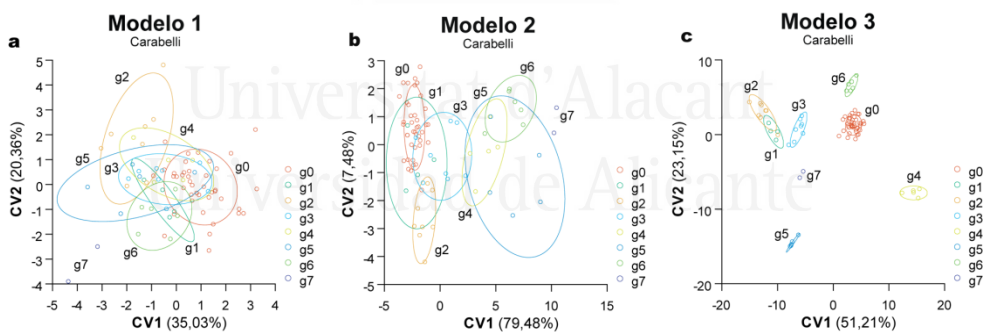


Fig. 5.5. Representación de las dos primeras variables canónicas (CV1–2) entre modelos morfométricos (a–c) en el registro del tubérculo de Carabelli.

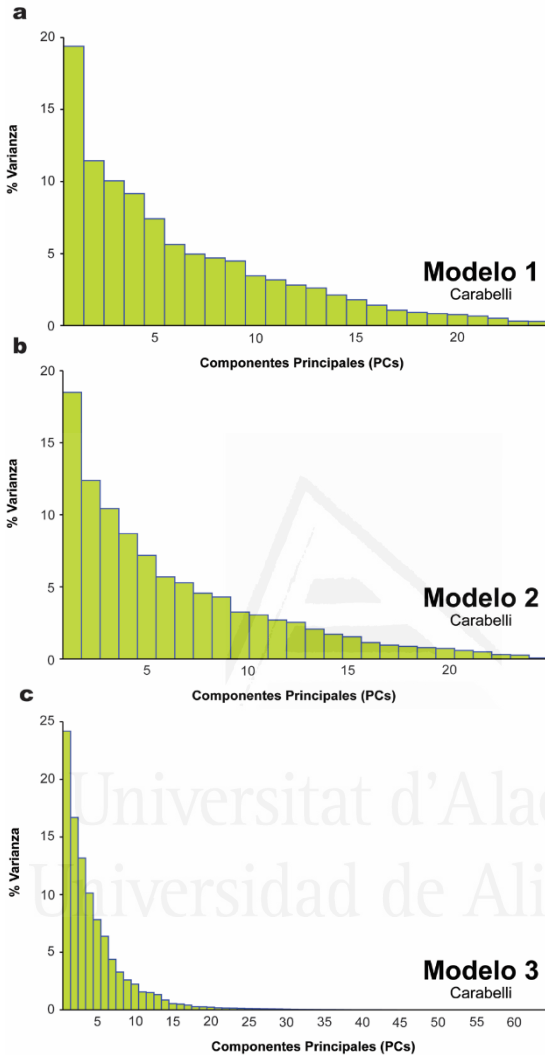


Fig. 5.4. Porcentaje de varianza explicada por los Componentes Principales (PCs) para cada modelo de conformación morfométrica (modelos 1 al 3). Cada gráfico muestra el número de PCs y su porcentaje de varianza explicada. La suma de los valores singulares (*eigenvalues*) de cada PC corresponde a la varianza total recogida en cada modelo. La escala utilizada en cada modelo no es la misma. El número de PCs depende del número de *landmarks* y *semilandmarks* considerados para cada modelo. En el modelo 1 se extrajeron 24 PCs, 26 PCs en el modelo 2 y 64 PCs en el modelo 3 que expresan el porcentaje total de la varianza respectivamente.

La discriminación entre los niveles ASUDAS (grados 0 a 7; g0–7) de expresión del Carabelli en los diferentes modelos se evaluó en segundo lugar mediante un CVA (Fig. 5.5). Para el modelo 1 (14 *landmarks*), el CVA extrajo 7 variables canónicas (CVs) que explican el 100% de la varianza y donde el CV1 recoge un 35,033% y el CV2 un 20,361%. Para el modelo 2 (15 *landmarks*), el CVA queda configurado igualmente por 7 CVs, donde el CV1 explica un 79,486% de la varianza y el CV2 el 7,484%. Por último, el modelo 3 (4 *landmarks* + 30 *sliding-semilandmarks*) proporcionó 10 CVs, en este modelo el CV1 expresa un 51,214% y el CV2 un 23,155% de la varianza total.

La representación gráfica de las dos primeras variables canónicas (CV1–2) en cada uno de los modelos demuestra como la clasificación de los grados de Carabelli es variable en función de la configuración morfométrica (Fig. 5.5). Por ejemplo, el modelo 1 con respecto al modelo 3 no presenta la misma variabilidad, pero de igual modo, el modelo 3 no expresa una clasificación de los rasgos de Carabelli esperada para una definición precisa de contorno del diente.

El modelo 3, tiende a agrupar de forma más clara a los individuos que expresan el mismo grado del rasgo, sin embargo, no lo hace de forma gradual. El CV1 con más de un 50% de variabilidad de varianza, clasifica más próximas entre sí a expresiones moderadas de Carabelli de g1 a g3, sin embargo, la ausencia de rasgo (g0) se clasifica de forma similar a un grado más marcado del mismo (g6).

Cuando atendemos la configuración morfométrica derivada del modelo 2, observamos como permite registrar una variabilidad entre los dientes con diferente expresión del rasgo y de forma gradual, dependiendo del nivel de ASUDAS en el que se hayan clasificado (g0 a g7). De este modo, el CVA del modelo 2 demuestra su capacidad para detectar y discriminar no sólo la ausencia/presencia del rasgo, sino también registrar los diferentes grados de expresión del rasgo a lo largo de los valores derivados del CV1 (79,4%), siendo además la variable canónica que mayor porcentaje de varianza recoge con respecto a los otros modelos (más de un 20%), resultados que sugieren la importancia en la distancias entre *landmarks* con respecto a una definición precisa del contorno de la corona o el no registro previo del rasgo.

Por último, el DFA considerando pares de grupos en función de la clasificación ASUDAS del Carabelli (g0–2, mínima expresión frente a g5–7 máxima expresión) (Tabla 5.6), muestra en efecto la posibilidad de obtener mejores resultados de clasificación con el modelo 2 (configuración de 15 *landmarks*) con un 100% de clasificación correcta.

Tabla 5.6. Matriz de confusión para la combinación ausencia y presencia de tubérculo de Carabelli.

	ASUDAS	Asignación grupo ausencia	Asignación grupo presencia	Total
Modelo 1	0-2	39	14	53
	5-7	8	5	13
Modelo2	0-2	53	0	53
	5-7	0	13	13
Modelo 3	0-2	24	29	53
	5-7	8	5	13

Para el modelo 1, el 73,5% de los casos se clasifican correctamente para la mínima expresión del Carabelli, encontrando un 26,4% asignado de manera incorrecta. Para la máxima expresión del rasgo (g5-7) un 38,4% se clasifican correctamente, mientras que un 61,5% presentan una clasificación incorrecta, por tanto el modelo 1 presenta un mayor porcentaje de clasificación errónea cuando se clasifica *a priori* la presencia del Carabelli pero no se considera su registro anatómico.

Con el modelo 3 para la agrupación g0-2 se obtienen incluso peores resultados de clasificación correcta (54,7%) y con respecto al grupo de asignación de presencia del tubérculo (g5-7) se obtienen los mismos resultados que para el modelo 1; por tanto, el empleo de *sliding-semilandmarks* así como la ausencia de localización anatómica del Carabelli (ausencia de *landmark* 15) en el modelo morfométrico expresan idénticos resultados.

5.2 Análisis morfométrico de la dentición superior postcanina de poblaciones humanas modernas

Previa realización del análisis Procrustes (Fig. 5.6), los análisis de GM se llevaron a cabo agrupando la muestra en función de dos criterios: uno más amplio, que organiza la muestra en 6 grandes complejos dentales y otro más detallado y que las organiza en 13 grupos resultantes de subdividir los complejos dentales.

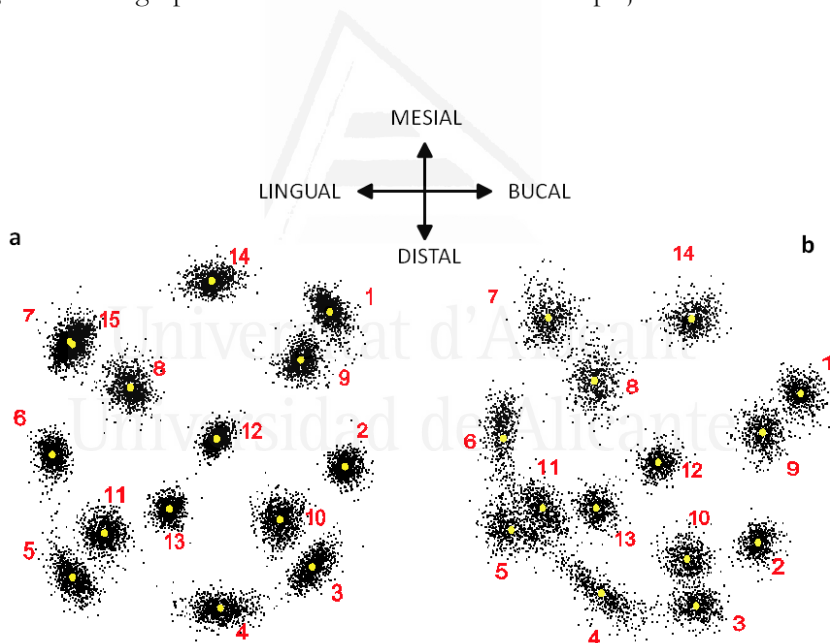


Fig. 5.6. a) Forma media de M¹ derivada del análisis de 851 individuos. b) Forma media de M² de 531 individuos. Los puntos amarillos representan la posición media de cada uno de los *landmarks*. Los puntos negros más pequeños representan la posición de un *landmark* de la configuración de cada individuo de la muestra. En rojo el número de cada *landmark* de la configuración.

5.2.1. Primer molar superior M¹

Análisis de Componentes Principales (PCA) para M¹

El PCA para M¹ derivado de las coordenadas Procrustes extrajo 26 componentes principales (PCs) que explican el 100% de la variabilidad de la varianza (Tabla 5.7). El PC1 registra un 14,346 % de la varianza, el PC2 contribuye con un 12,709% y el PC3 con un 8,660%. Los cambios en la conformación del diente (valores comprendidos entre -0,10 y 0,10) (Fig. 5.7) relacionados con el PC1+ indican una dilatación o expresión del protocono (*landmarks* 8, 12 y 14), el hipocono (*landmarks* 5) así como, un desplazamiento bucodistal del metacono (distancia entre *landmarks* 4 y 10). Para los valores negativos del PC1, estos cambios son inversamente proporcionales y configuran una dilatación entre los *landmarks* 6 y 7 que delimitan la cúspide del protocono y los *landmarks* 1 (vértice del paracono) y 2 (fisura bucal), produciendo una elongación del paracono.

Tabla 5.7. Análisis de Componentes Principales (PCA) para M¹.

PC	Valor singular	%Varianza	% Varianza Acumulada
1	0,00168093	14,346	14,346
2	0,00148915	12,709	27,056
3	0,00101467	8,660	35,716
4	0,00092107	7,861	43,577
5	0,00080708	6,888	50,465
6	0,00072323	6,173	56,638
7	0,00066111	5,642	62,280
8	0,00051344	4,382	66,662
9	0,00047995	4,096	70,758
10	0,00043762	3,735	74,493

Resultados de los 10 primeros PCs.

El PC2 (12,709%) recoge únicamente un 2^o menor de varianza con respecto al PC1, los valores positivos denotan de igual modo, un cambio de conformación en el protocono, aumentando su dilatación y afectando a la distancia entre los *landmark* 6 y 8 (distancia entre el ápice de la cúspide del protocono y la fisura lingual) y a una reducción entre la distancia de los *landmark* 5 y 11 (distancia entre la cúspide del hipocono y su vértice), que influye en la reducción del hipocono y contribuye a una mayor dilatación del metacono (distancias entre *landmarks* 3, 4 y 10; vértice de metacono, fisura bucodistal y cúspide del metacono). Para el PC2- se produce un cambio de conformación significativo en el hipocono, expresando

una dilatación de la cúspide al aumentar las distancias entre los *landmarks* 4, 5 y 11 (fisura distolingual, vértice del hipocono y su ápice), además se localizan cambios en los *landmarks* 7 y 15 (vértice del protocono y cúspide de Carabelli) que se relacionan con una mayor expresión del rasgo.

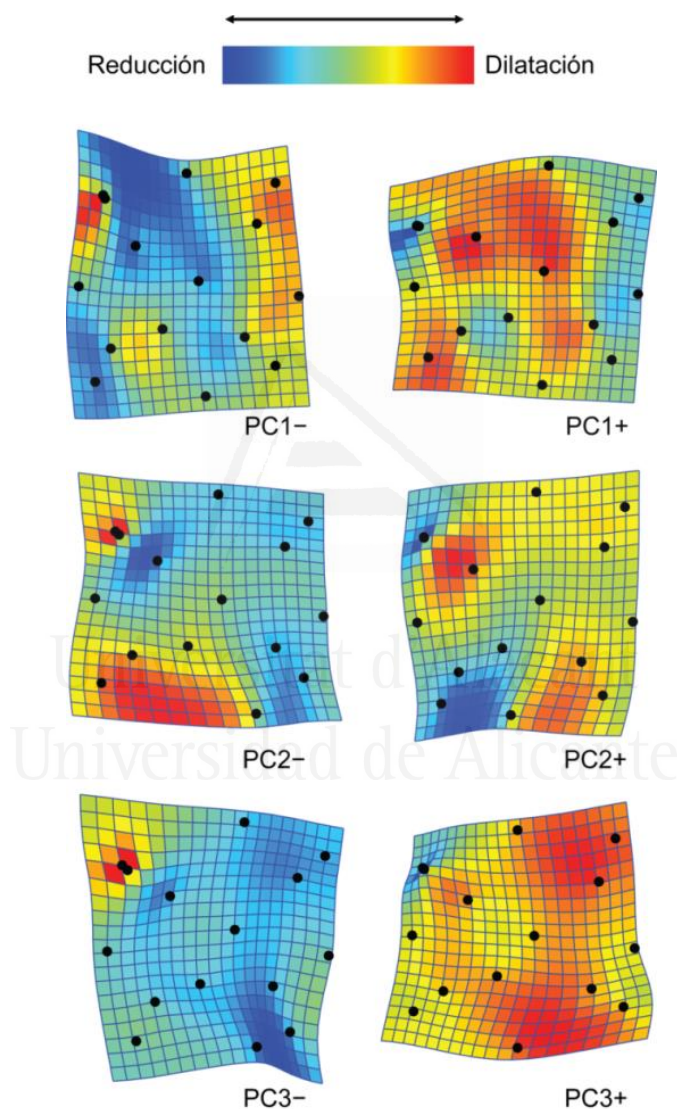


Fig. 5.7. Conformación en el M^1 asociada a la variación de los PC1-3 (35,71% varianza). Los valores negativos de los PCs se muestran a la izquierda (-0,1) y los valores positivos (+0,1) a la derecha. Las grillas recogen el factor de expansión y cambios de deformación en la dilatación (azul) y reducción (rojo) con respecto a la forma consenso.

Por último, los cambios en la conformación del diente registrados para el PC3 ($\approx 4\%$ menos de varianza con respecto al PC2) afectan para el PC3+ en una elongación de la cúspide del paracono, aumentando la distancia entre los *landmarks* 1 y 2 (vértice y fisura bucal del paracono) y entre los *landmarks* 12 y 14 (fosa central y fisura mesial). Los valores positivos del PC3 también se relacionan con una dilatación del metacono, afectando a las disposiciones relativas entre los *landmarks* 2, 3, 4 y 13 (fisura bucal, vértice del metacono, fisura distolingual y fosa distal) para el metacono. Esta expresión morfométrica hace que para el PC3-, se produzca un proceso de reducción que afecta a las cúspides del paracono y metacono junto con una dilatación en el vértice del protocono, inversamente proporcional a la reducción que afecta al vértice en el PC3+.

El análisis multivariante de la varianza (MANOVA) para los tres primeros PCs (PC1-3) que recogen el 35,71% de varianza acumulada, muestra diferencias significativas entre complejos (λ de Wilks = 0,773; $F = 15,216$; $p < 0,0001$; Traza de Pillai = 0,237; $F = 14,533$; $p < 0,0001$). Cuando se analizan las diferencias entre complejos dentales para el PC1-3 de forma independiente (ANOVA-un factor), se observa de igual modo como existen diferencias (F de Welch para varianzas no homogéneas) que quedan registradas tanto para el PC1 ($F=19,04$ $p < 0,001$), PC2 ($F=11,08$; $p < 0,001$) como para el PC3 ($F=12,72$; $p < 0,001$). A partir del ANOVA, el *test* de comparación múltiple (HSD Tukey; $p < 0,05$) (Tabla 5.8) detecta como el complejo Afridonti para el PC1 (14,346%) es significativamente diferente ($p < 0,05$) al Indodonti y Eurodonti, siendo las diferencias más marcadas con respecto al complejo Sino-americano ($p < 0,001$).

Cuando observamos la distribución de los complejos dentales en el espacio morfométrico (Fig. 5.8a), los valores positivos del PC1 sitúan al complejo Afridonti junto al Sunda- y Sahul-Pacífico, no existiendo diferencias entre estos complejos ($p < 0,05$) y caracterizados por una morfometría del diente que afecta en mayor medida a la dilatación del protocono. Para el PC1, el complejo dentario morfométrico Sino-americano es además significativamente diferente ($p < 0,05$) al de Sunda- y Sahul- Pacífico, diferencias registradas por tanto en la reducción del protocono (valores PC1-) que caracterizan a las poblaciones americanas y en un grado menos marcado a India y Europa. El conjunto Sahul-Pacífico no muestra diferencias con respecto a Sunda-Pacífico, Indodonti e Eurodonti ni existen diferencias significativas entre estos últimos; es decir que para el PC1 las mayores diferencias se registran entre los complejos Afridonti y Sino-americano y este último con respecto al Sunda- y Sahul-Pacífico así como el Afridonti con respecto al Eurodonti e Indodonti. En este contexto, los complejos Eurodonti, Indodonti así como Sino-América presentan en general una expresión menos marcada de la

cúspide protocono y distribuidos a lo largo del PC1– se diferencian de forma significativa ($p<0,05$) con respecto al complejo Afridonti.

Tabla 5.8. Comparación múltiple *post-hoc* (HSD Tukey) para los PC1–3 entre complejos dentales para M¹.

PC1 (14,346%)	Sino-América	Sunda	Indodonti	Eurodonti	Sahul
Afridonti	6,308**	2,045	4,548*	4,698*	2,022
Sino-América		4,263*	1,760	1,610	4,286*
Sunda			2,503	2,653	0,022
Indodonti				0,150	2,525
Eurodonti					2,676
PC2 (12,709%)	Sino-América	Sunda	Indodonti	Eurodonti	Sahul
Afridonti	3,283	5,203**	4,204*	3,329	4,832**
Sino-América		1,921	0,920	0,046	1,550
Sunda			0,999	1,875	0,371
Indodonti				0,874	0,628
Eurodonti					1,503
PC3 (8,66%)	Sino-América	Sunda	Indodonti	Eurodonti	Sahul
Afridonti	4,231*	1,330	0,015	0,8529	6,408***
Sino-América		2,901	4,215*	5,048**	2,177
Sunda			1,315	2,183	5,078**
Indodonti				0,868	6,392***
Eurodonti					7,261***

Diferencias entre valores $p<0,05$ (*), $p<0,01$ (**) y $p<0,001$ (***)

Para el PC2 (12,709%), el complejo Afridonti es significativamente diferente al Indodonti ($p<0,05$) y con respecto al Sunda- y Sahul-Pacífico ($p<0,01$). No existen diferencias significativas entre otros grupos para el PC2 (HSD Tukey; $p<0,05$) lo que denota que la variación morfométrica del diente entre complejos queda registrada en mayor medida a partir del PC1, el PC2 contribuye a maximizar las diferencias entre el complejo dental africano y los complejos del sur y sudeste asiático.

El PC2 permite distribuir de manera diferente y significativa aquellos complejos como el Afridonti (PC2–) caracterizados por una elongación del hipocono con respecto al Indodonti, Sunda- y Sahul-Pacífico y distribuidos a lo largo del PC2+. No obstante, al contrario que para el PC1, un 2% menos de varianza registrada para el PC2 no permite registrar diferencias entre el complejo Afridonti con respecto al Sino-Americano y Eurodonti, por lo tanto las diferencias en la distribución de los valores del PC2+ para estos complejos expresarían cambios en el hipocono y protocono en niveles intermedios entre los Afridonti por un lado y Sunda, Sahul-Pacífico e India por otro.

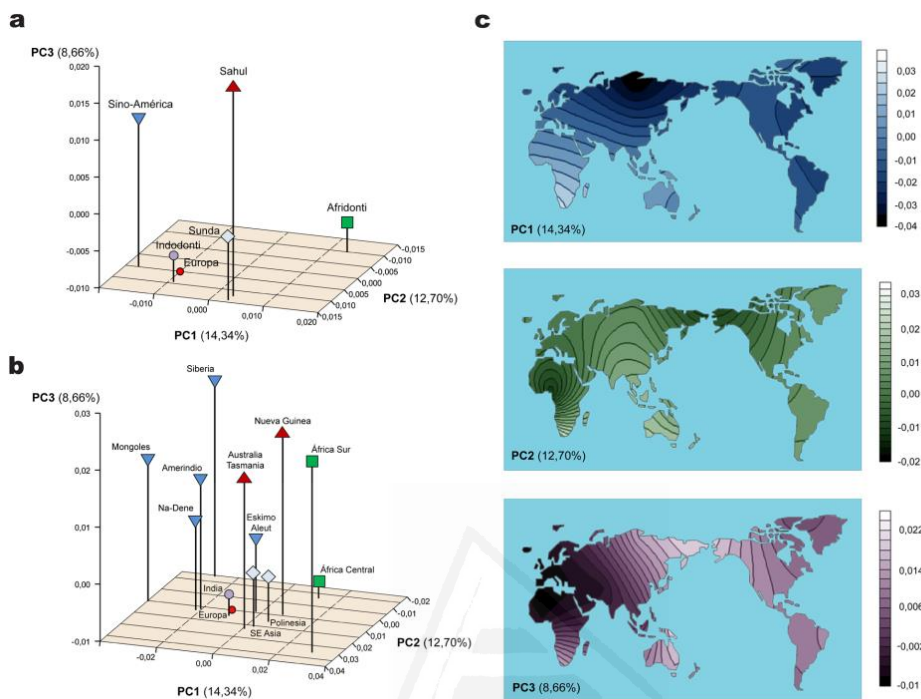


Fig. 5.8. Representación de los valores promedio de PC1–3 en M^1 entre complejos dentarios (a) y poblaciones (b). Mapa de distribución interpoblación de la variación fenotípica (c).

Cuando se analizan las diferencias derivadas del PC3 (8,66%) (Tabla 5.8 y Fig. 5.8a), observamos cómo se maximizan las diferencias morfométricas entre el complejo Afridonti con respecto al Sahul-Pacífico ($p < 0,001$). Sin embargo, no registra características morfométricas en el diente que diferencie los complejos Sunda-Pacífico, Indodonti y Eurodonti. No existen diferencias significativas para el PC3 entre Sahul-Pacífico y Sino-América, estos complejos distribuidos a lo largo del PC3+ se caracteriza por una elongación del paracono y metacono, que contrasta con una dilatación del protocono en el complejo Afridonti, localizado en valores negativos del PC3. Parece por tanto, que el PC3 registra cambios de conformación de cúspides bucales en mayor medida. Esta diferente morfometría del M^1 queda registrada de igual modo cuando se compara el complejo Indo- y Eurodonti con respecto al Sahul-Pacífico y Sino-América ($p < 0,05$), el Sunda-Pacífico con respecto al Sahul-Pacífico ($p < 0,01$), pero no entre Sunda-Pacífico y Sino-América.

El análisis de la variabilidad morfométrica del diente entre grupos poblacionales, cuando se comparan los PC1–3 (MANOVA) de igual modo presenta diferencias significativas en el modelo multivariante, tanto para la λ de Wilks (0,7174; $F = 8,284$; $p < 0,0001$) como para la Traza de Pillai (0,3073; $F = 7,979$; $p < 0,0001$). Cuando se analiza la varianza entre grupos para el PC1–3 de forma independiente (ANOVA-un factor), existen diferencias (F de Welch para varianzas no homogéneas) entre grupos que quedan registradas tanto para el PC1 ($F = 9,463$; $p < 0,001$), PC2 ($F = 6,586$; $p < 0,001$) como para el PC3 ($F = 6,223$; $p < 0,001$).

A partir de la distribución de los grupos poblacionales considerando los PC1–3 (Fig. 5.8b-c) y los resultados derivados del *test* de comparación múltiple *post-hoc* (HSD Tukey; $p \leq 0,05$, Tabla 5.9) observamos de igual modo que las diferentes poblaciones se distribuyen en el morfoespacio en relación al complejo dentario que las describe. De este modo, los caracteres morfométricos del diente registrados para el PC1 distinguen de forma significativa las poblaciones de África Central con respecto a las del norte de Asia (mongoles y Siberia) (ver mapa PC1 en Fig. 5.8c para la variación morfométrica en gradientes a nivel intergrupos). Para el PC1, además se encuentran diferencias entre África Central y del Sur ($p < 0,01$) que sugieren la existencia de cambios en la conformación del protocono afectando en mayor medida a grupos San. Las poblaciones de Europa e India por su parte, así como las del norte de Asia, incluidos mongoles y grupos de Siberia (diferente a su vez de Nueva Guinea; HSD Tukey $p < 0,01$), presentan una distribución diferenciada con respecto a los grupos del sur de África por un protocono contraído en mayor grado, cuya máxima expresión se registraría en población Naden y Amerindia (HSD Tukey $p < 0,05$). No obstante, la población mongol presenta a nivel particular esta expresión morfométrica en el grado más acusado, de este modo no sólo registra una variabilidad significativa con respecto a las poblaciones del complejo Afridonti (África Central y del Sur), también con respecto a Polinesia, SE asiático, Nueva Guinea, Australia-Tasmania e incluso grupos sinodontes Eskimo-Aleut, población que únicamente se diferencia de mongoles y agrupada junto a poblaciones del sur y sudeste asiático así como de Oceanía, indicando una similitud de caracteres morfométricos.

Los cambios en la conformación del diente M¹ que recoge el PC2 afectan en mayor medida al protocono e hipocono. Por ello, a nivel interpoblación el porcentaje de varianza únicamente permite diferenciar entre aquellas poblaciones con los cambios extremos en la dilatación de estos caracteres anatómicos, en este caso Siberia con respecto a África del Sur (HSD Tukey $p < 0,001$) y Australia-Tasmania (HSD Tukey $p < 0,05$). Finalmente, la expresión de caracteres recogidos por el PC3 que afectan, como se ha comentado, al paracono y metacono en su

Tabla 5.9. Comparación múltiple *post-hoc* (HSD Tukey) para los PC1–3 entre poblaciones para M¹.

PC1 (14,346%)/		AF	AS	EA	ND	A	P	SEA	M	I	S	E	NG	AT
África Central	AF	–	2,390	1,921	4,463	4,297	0,884	1,315	6,840**	2,810	5,280*	2,906	0,6474	1,567
África Sur	AS	5,783**	–	4,310	6,853**	6,686**	3,274	3,704	9,230**	5,200*	7,670**	5,296*	3,037	3,957
Eskimo-Aleut	EA	2,165	3,618	–	2,542	2,376	1,037	0,606	4,920*	0,889	3,359	0,985	1,273	0,353
Na-Dene	ND	2,689	3,094	0,523	–	0,166	3,579	3,148	2,377	1,653	0,817	1,557	3,816	2,896
Amerindio	A	2,555	3,227	0,390	0,133	–	3,413	2,982	2,544	1,487	0,983	1,391	3,649	2,729
Polinesia	P	3,100	2,683	0,935	0,411	0,544	–	0,430	5,956**	1,926	4,396	2,022	0,236	0,683
SE Asiático	SEA	3,684	2,099	1,519	0,995	1,129	0,584	–	5,526*	1,496	3,965	1,592	0,667	0,252
Mongoles	M	2,345	3,437	0,180	0,343	0,210	0,754	1,339	–	4,030	1,560	3,934	6,193**	5,273*
India	I	2,908	2,875	0,743	0,219	0,352	0,192	0,776	0,562	–	2,470	0,096	2,163	1,243
Siberia	S	0,963	6,746**	3,129	3,652	3,519	4,064	4,648	3,309	3,872	–	2,374	4,633*	3,712
Europa	E	2,348	3,434	0,183	0,340	0,206	0,751	1,336	0,003	0,559	3,312	–	2,259	1,339
Nueva Guinea	NG	2,223	3,559	0,058	0,465	0,332	0,876	1,461	0,122	0,684	3,187	0,125	–	0,920
Australia-Tasmania	AT	4,035	1,748	1,870	1,346	1,480	0,935	0,350	1,690	1,127	4,999*	1,687	1,812	–
PC2 (12,709%)\		AF	AS	EA	ND	A	P	SEA	M	I	S	E	NG	AT
África Central	AF	–	5,093*	1,674	2,147	3,307	0,871	1,095	3,662	0,202	5,200*	0,352	4,861*	3,903
África Sur	AS	–	–	3,419	2,946	1,786	4,222	3,998	1,431	4,890*	0,107	5,445*	0,232	1,190
Eskimo-Aleut	EA	–	–	–	0,473	1,633	0,803	0,579	1,987	1,471	3,526	2,026	3,187	2,229
Na-Dene	ND	–	–	–	–	1,160	1,276	1,053	1,514	1,945	3,053	2,499	2,714	1,756
Amerindio	A	–	–	–	–	–	2,436	2,212	0,354	3,104	1,893	3,659	1,554	0,596
Polinesia	P	–	–	–	–	–	–	0,223	2,791	0,668	4,329	1,223	3,99	3,032
SE Asiático	SEA	–	–	–	–	–	–	–	2,567	0,892	4,105	1,447	3,766	2,808
Mongoles	M	–	–	–	–	–	–	–	–	3,459	1,538	4,014	1,199	0,241
India	I	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4,997*	0,555	4,658*	3,700
Siberia	S	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5,552*	0,339	1,297
Europa	E	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5,213*	4,255
Nueva Guinea	NG	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,958
Australia-Tasmania	AT	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

HSD Tukey diferencia significativa a $p \leq 0,05$ (*), $p \leq 0,001$ (**).

dilatación y contracción del protocono (en PC3+), permiten que África Central se distribuya y diferencie (HSD Tukey $p < 0,05$) en el morfoespacio con respecto a África del Sur, Siberia y Nueva Guinea, grupos diferenciados a su vez de India. El complejo Eurodonti por su parte (valores más extremos del PC3- ver Fig. 5.8) presenta disimilitud cuando se compara con África del Sur, Nueva Guinea y Siberia.

Análisis de Variables Canónicas (CVA) para M¹

El CVA realizado sobre los complejos dentales extrajo 5 variables canónicas (CVs), la CV1 explica el 48,590% de la varianza y la CV2 el 26,592% con un % de varianza acumulada para CV1-2 del 75,18% (Tabla 5.10).

Tabla 5.10. Análisis de variables canónicas para complejos dentales para M¹.

Variable canónica	Valor singular	% varianza	% varianza acumulada
1	0,71526438	48,590	48,590
2	0,39144333	26,592	75,182
3	0,26876935	18,258	93,440
4	0,06022975	4,092	97,532
5	0,03633667	2,468	100,000

La varianza entre complejos queda escalada por la inversa de la matriz de varianza intracomplejo.

Cuando analizamos la distribución morfoespacial de las CV1-3 en función de los complejos dentales (Fig. 5.9a) podemos observar como el complejo Afridonti y Europa se distribuyen en los valores positivos de la CV1, mientras que el resto de complejos quedan asignados en los valores negativos. Por otro lado, los complejos Afridonti y Sino-América se clasifican en la CV2+ y diferenciados del resto de complejos para la CV2-, siendo los valores recogidos para la CV3 (<20% de varianza) los que maximizan las diferencias del complejo Eurodonti respecto a Sunda- y Sahul-Pacífico (valores negativos CV3), mientras que África e India presentan valores positivos de mayor similitud para la variable canónica.

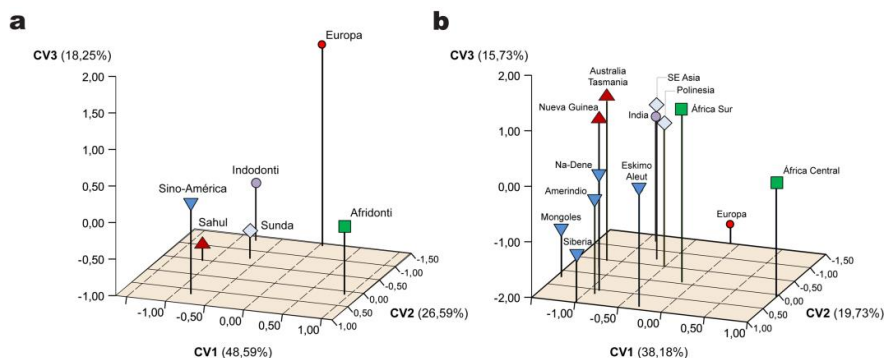


Fig. 5.9. Distribución de las CV1–3 entre complejos dentales (a) y grupos poblacionales (b) en función de los cambios en la forma del M¹ a lo largo de cada uno de los ejes.

Los porcentajes de asignación correcta (validación cruzada) (Tabla 5.11) muestran como los casos analizados y relativos a los complejos Afridonti y Sunda-Pacífico se clasifican en valores superiores a un 60% y el Sino-americano en un 53%. Los complejos con % de asignación correcta <50% corresponden al Sahul-Pacífico (43%), Eurodonti (37%) e Indodonti (32%). El % de estimación previa a la validación cruzada para los complejos Afridonti y Sino-América no es menor del 2-3%, siendo el % de clasificación con mayor cambio tras la validación cruzada el correspondiente al complejo Eurodonti (>20%), seguido del Sahul- y Sunda-Pacífico (>10%).

Tabla 5.11. Porcentajes de clasificación correcta a partir de la matriz de confusión corregida (*cross-validation*) para los complejos dentales para M¹.

	Estimación (%)	Validación cruzada (%)
Afridonti	66,00	63,24
Sino-América	55,43	53,10
Indodonti	42,00	32,71
Sahul-Pacífico	59,38	43,75
Sunda-Pacífico	84,00	68,80
Eurodonti	62,50	37,50

La variación morfométrica entre complejos es significativa en todos los casos ($p < 0,01$) con distancias Procrustes mínimas de 0,0275 entre los complejos Sunda-Pacífico y Sahul-Pacífico ($p = 0,0061$) y máximas de 0,0759 entre los

complejos Eurodonti y Sahul-Pacífico ($p < 0,0001$), presentando el resto de complejos valores con distancias que oscilan entre 0,03 y 0,06 (Tabla 5.12).

Tabla 5.12. Distancias Procrustes entre las medias de grupos para los complejos dentales para M¹.

	Afridonti	Eurodonti	Indodonti	Sahul	Sino-América
Eurodonti	0,0534*				
Indodonti	0,0623*	0,0635*			
Sahul-Pacífico	0,0526*	0,0759*	0,0450*		
Sino-América	0,0425*	0,0610*	0,0520*	0,0427*	
Sunda-Pacífico	0,0411*	0,0547*	0,0377*	0,0275*	0,0372*

Diferencias entre valores $p < 0,01$ (*)

Cuando el análisis de variables canónicas se realizó agrupando las muestras bajo la clasificación de poblaciones (13 grupos), el análisis proporcionó 12 CVs (Tabla 5.13). El CV1 explica el 38,182% de la varianza mientras el CV2 el 19,734%. El % de varianza acumulada de las tres primeras CV es del 76,67%.

Tabla 5.13. Análisis de variables canónicas a nivel de población para M¹.

Variable canónica	Valor singular	% varianza	% varianza acumulada
1	0,78382541	38,182	38,282
2	0,40512966	19,734	57,917
3	0,23254433	15,760	76,677
4	0,17549540	8,549	82,225
5	0,10704468	5,214	87,440

Datos derivados de las 5 primeras CV. La varianza entre grupos queda escalada por la inversa de la matriz de varianza intragrupo.

La variación morfométrica es significativa ($p \leq 0,05$) en las distancias Procrustes en casi la totalidad de comparaciones entre poblaciones, con distancias que oscilan entre valores mínimos significativos (0,0273–0,336) y no significativos (0,0211) entre los grupos que conforman el grupo Sino-americano y distancias máximas (0,103) entre Siberia y Sur de África (complejo Sino-americano y Afridonti respectivamente) (Tabla 5.14).

Tabla 5.14. Distancias Procrustes entre las formas medias a nivel poblacional para M¹.

	Amerindio	Australia-Tasmania	África central	Eskimo-Aleut	Europa	India	Mongoles	Na-Dene	N. Guinea	Polinesia	Siberia	África Sur
Australia-Tasmania	0,0432**											
África central	0,0481**	0,0599**										
Eskimo-Aleut	0,0273**	0,0433**	0,0388**									
Europa	0,0528**	0,0698**	0,0469**	0,0574**								
India	0,0479**	0,0402*	0,0541**	0,0498**	0,0542**							
Mongoles	0,0442*	0,0622*	0,0728**	0,0544*	0,0646**	0,0615*						
Na-Dene	0,0211	0,0444**	0,0496**	0,0336*	0,0555**	0,0433**	0,0460					
N. Guinea	0,0453*	0,0401*	0,0546**	0,0481*	0,0652**	0,0498*	0,0721*	0,0492*				
Polinesia	0,0440**	0,0373*	0,0414**	0,0396*	0,0548**	0,0344*	0,0636**	0,0362*	0,0439*			
Siberia	0,0505*	0,0721**	0,0712**	0,0585**	0,0776**	0,0687**	0,0544	0,0583*	0,0657*	0,0743**		
África sur	0,0719**	0,0576**	0,0673**	0,0673**	0,0819**	0,0744**	0,0881**	0,0700**	0,0657**	0,0520**	0,1030**	
SE asiático	0,0424**	0,0348*	0,0485**	0,0408**	0,0544**	0,0361**	0,0698**	0,0421**	0,0329*	0,0331**	0,0739**	0,0669**

Diferencia significativa a $p \leq 0,05$ (*), $p \leq 0,001$ (**).

Centroid Size (CS) y análisis del Componente Alométrico para M¹

Los resultados obtenidos en el análisis del tamaño relativo del diente (CS), muestra como los molares más grandes los presentan el grupo Australo-Tasmano seguido por el de Nueva Guinea, es decir, las poblaciones que conforman el complejo Sahul-Pacífico. Por otro lado, el valor medio del CS más pequeño lo presenta el complejo Eurodonti y el registrado para población cazadora-recolectora San del Sur de África (Tabla 5.15).

El análisis de la variabilidad del CS (ANOVA-un factor) muestra diferencias significativas ($F=5,997$; $p<0,001$) entre poblaciones. Un análisis de comparación múltiple *post-hoc* (HSD de Tukey; $p<0,05$) demuestra en efecto, como las diferencias más acusadas entre poblaciones y relativas al tamaño dentario, se localizan entre las poblaciones Australo-Tasmanas con respecto a aquellas consideradas en el complejo Afridonti (tanto África central como del Sur; $p<0,01$) así como con respecto a Europa ($p<0,0001$), mongoles y Na-Dene ($p\leq 0,01$) (ver Tabla 5.15). El menor tamaño dentario del complejo Eurodonti maximiza a su vez la diferencia ($p\leq 0,01$) con respecto a poblaciones Sino-americanas como los Amerindios, Eskimo-Aleut, Na-Dene o Siberia, del mismo modo que con respecto a India, Polinesia o Nueva Guinea, población que registra de igual modo diferencias en tamaño con respecto a los San del Sur de África (HSD Tukey $p=0,01$).

Tabla 5.15. Estadísticos descriptivos del CS entre poblaciones para M¹.

Población	n	Min.	Max.	Media	σ
África central	355	14,966	23,476	18,865	0,062
Amerindio	145	16,442	22,977	19,256	0,098
Australia-Tasmania	24	17,131	23,415	20,180	0,350
Eskimo-Aleut	60	16,492	21,444	19,061	0,156
Europa	45	14,540	22,291	17,782	0,238
India	32	15,630	21,259	19,160	0,253
Mongolia	13	17,945	19,820	18,870	0,181
Na-Dene	29	15,928	21,070	18,949	0,195
Nueva Guinea	16	17,779	21,544	19,644	0,306
Polinesia	25	17,414	21,031	19,279	0,160
Siberia	11	18,009	21,028	19,310	0,288
África sur	15	16,448	20,814	18,396	0,328
SE asiático	82	16,824	23,064	19,506	0,128

Los análisis de alometría, relación entre la forma y el tamaño relativo (CS) se analizaron a partir de la regresión multivariante de las coordenadas Procrustes y CS (Fig. 5.10) y $\log CS$ (Fig. 5.11). Puede observarse que en los dientes con mayor tamaño existe un cambio más marcado de forma relacionado con la disposición relativa entre el metacono y el hipocono (poblaciones del complejo Sahul-Pacífico).

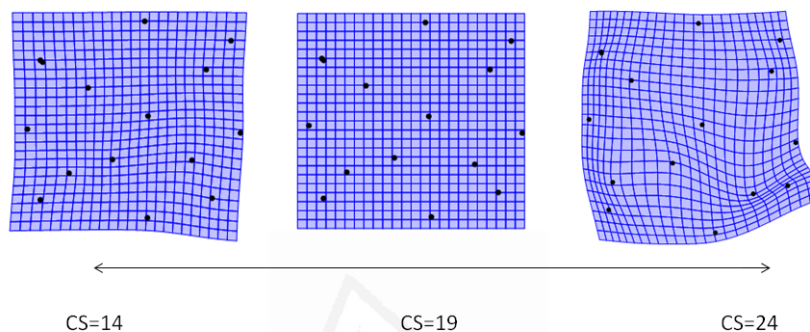


Fig. 5.10. Regresión multivariante (coordenadas Procrustes). Las grillas de deformación ilustran la variación morfológica de M^1 en relación al CS . La grilla muestra la transformación de la forma media dependiendo del tamaño estimado por el modelo de regresión para un individuo de tamaño pequeño (izq.) medio (centro) y grande (dcha.).

Cuando se realizó la regresión alométrica a partir de los valores medios de forma de las coordenadas Procrustes de cada complejo dental y el $\log CS$ (Fig. 5.11), el factor alométrico explica un 0,6851% de la varianza de la forma $p < 0,0001$.

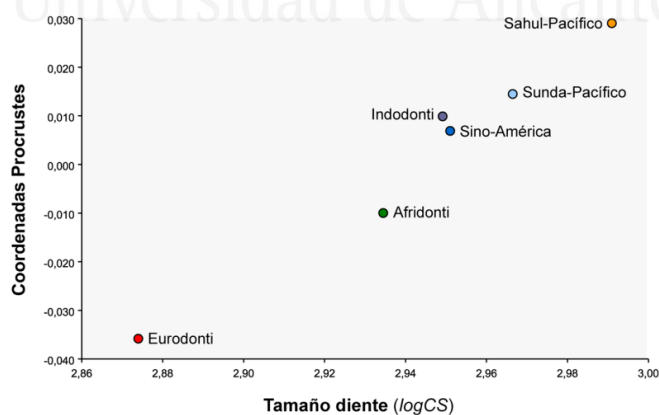


Fig. 5.11. Regresión multivariante de coordenadas Procrustes de M^1 y $\log CS$ entre complejos dentales.

Sin atender a la división por complejos, se realizó el análisis alométrico de M^1 a partir de la completa configuración de M^1 , aislando el trigón y aislando el hipocono en relación al $\log CS$ (Tabla 5.16), para evaluar qué parte del diente (trigón o hipocono) dirige el cambio alométrico en M^1 .

Tabla 5.16. Regresión de forma de M^1 , trigón y talón sobre el $\log CS$

		% correlación	<i>p</i>
<i>logCS</i> M^1	CoordProc (M^1)	0,676	<0,0001
	PC1 (M^1)	0,090	0,3851
<i>logCS</i> Trigón	CoordProc (trigón)	0,983	<0,0001
	PC1(trigón)	0,230	0,15
<i>logCS</i> Talón	CoordProc (talón)	7,000	<0,0001
	PC1 (talón)	9,520	<0,0001

Test de permutación (n=10.000) contra la hipótesis nula de independencia. Correlación significativa a $p<0,05$ (*).

Los resultados obtenidos indican que el talón o hipocono es la estructura del diente que mayor información proporciona acerca del componente alométrico en M^1 (7% para las coordenadas Procrustes), por ello se realizó la regresión multivariante entre las variables de forma del M^1 en su totalidad y el $\log CS$ del hipocono, obteniendo un porcentaje de correlación del 8,24% ($p<0,0001$), valor muy superior al 0,6769% obtenido con el mismo análisis utilizando como variable independiente el CS de M^1 .

De igual modo, utilizando el CS del hipocono como variable independiente de la regresión, cuando los complejos dentales son considerados de forma separada, el efecto alométrico explica un 8,69% ($p<0,0001$) de la varianza de la forma en el complejo Afridonti, un 7,15% ($p<0,0001$) en el complejo Eurodonti, un 13,27% ($p<0,0001$) en el Indodonti, el 10,44% ($p<0,0001$) en el complejo Sahul-Pacífico, un 10,86% ($p<0,0001$) en el Sino-americano y un 7,92% ($p<0,0001$) en el complejo Sunda-Pacífico.

En todos los casos, los % obtenidos se encuentran en un rango entre ≈ 8 -13% ($p<0,0001$), si bien cuando se analiza la trayectoria alométrica a partir de los ángulos entre los vectores alométricos por cada par de complejos (Tabla 5.17), es posible observar como en ningún caso, las trayectorias alométricas son paralelas.

Tabla 5.17. Comparación angular de la dirección de los vectores de las regresiones alométricas para M¹.

	Afridonti	Indodonti	Sahul	Sino-América	Sunda
Eurodonti	52,050°	44,315°	48,133°	35,981°	43,865°
Afridonti		46,856°	23,157°	32,338°	36,061°
Indodonti			37,443°	28,998°	33,971°
Sahul-Pacífico				21,529°	28,429°
Sino-América					21,901°

Rango del ángulo de 0 a 180°. Todos los ángulos son significativos a $p < 0,001$ entre complejos.

Los complejos Sahul-Pacífico y Sino-América presentan el menor ángulo (21,529°; $p < 0,00001$). Por el contrario, el mayor ángulo entre las direcciones de los vectores alométricos se encuentra entre el complejo Afridonti y Eurodonti (52,050°; $p = 0,00032$).

Correspondencia entre datos morfométricos y rasgos morfológicos. El caso del tubérculo de Carabelli

En el análisis de mínimos cuadrados parciales en dos bloques (2B-PLS), el primer eje singular de la covariable ASUDAS (bloque 1) y el primer eje singular derivado de las coordenadas Procrustes del M¹ (bloque 2) se encuentran correlacionados de forma significativa ($r = 0,57$; $p < 0,0001$), demostrando que el modelo morfométrico registrado (configuración de 15 *landmarks* considerando el tubérculo de Carabelli) es proporcional con el obtenido mediante el sistema ASUDAS. No obstante, los resultados entre las coordenadas Procrustes y los rasgos ASUDAS (regresión multivariante), a diferencia del análisis PLS, no muestran correlación significativa ($r = -0,039$; $p = 0,25$).

Los valores de forma en cada nivel ASUDAS, demuestra como en el nivel 7 (máxima expresión del rasgo), el total de la suma de la cúspide de Carabelli y la cúspide del protocono es ligeramente superior a las que pueda adoptar un protocono en total ausencia del rasgo (nivel 0 de ASUDAS). Es decir, los cambios de forma en cada nivel ASUDAS parecen indicar que conforme la expresión del rasgo aumenta, las proporciones de la cúspide del protocono experimentan un reajuste, sin aumentar de forma notoria las dimensiones del diente (probablemente derivado de su morfogénesis). Este reajuste consiste en un movimiento distolingual del protocono con un desplazamiento hacia el interior de la cúspide del protocono (registrado a partir del *landmark* 8) (Fig. 5.12).

Cuando se analiza el cambio entre las dimensiones y la forma de M¹ con ausencia de Carabelli (nivel 0), con respecto a aquellos con expresión máxima (nivel 7), las diferencias del *CS* entre ambos niveles (ausencia-máxima expresión) son significativas entre el nivel 0 y el nivel 7 cuando se considera el protocono aislado del resto del diente ($t=-2,5727$; $p=0,010$). Sin embargo, cuando se considera el M¹ en su totalidad, no existen diferencias significativas en el *CS* entre ambos niveles ($t=0,899$; $p=0,4183$).

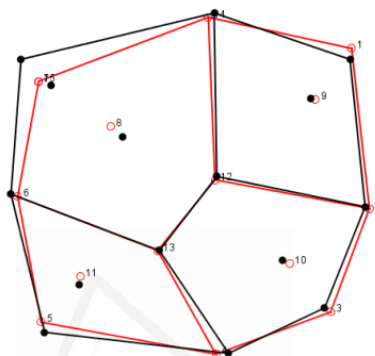


Fig. 5.12. Análisis Discriminante entre los niveles 0 y 7 de ASUDAS. Rojo nivel 0, negro nivel 7.

Por otro lado, las diferencias de forma se evaluaron a partir de un análisis discriminante (DFA) entre el nivel 0 y el nivel 7 de ASUDAS. Los resultados indican que existen diferencias significativas en la forma entre ambos niveles ($F^2=5069$; $p<0,0001$). Estos resultados confirman que existe un reajuste en las dimensiones de las cúspides y que no consiste únicamente en la reducción del protocono sino que se produce un reajuste de otros caracteres anatómicos del diente, como la cúspide metacono.

Tabla 5.18. Diferencias en la expresión y tamaño del diente (*CS*) entre niveles de expresión del Carabelli (ausencia y niveles 5-7)

	% expresión	<i>CS</i> (media)	Diferencia en <i>CS</i> entre niveles	<i>t</i> -test	<i>p</i>
Eurodonti	15	17,78	0,202	-0,316	0,754
Afridonti	12,93	18,84	0,015	-0,064	0,948
Sunda-Pacífico	7,40	19,45	0,778	-1,819	0,072
Indodonti	3	19,16	-	-	-
Sahul-Pacífico	2,43	19,96	-	-	-
Sino-América	1,16	19,15	0,239	-0,362	0,717

No existen datos en los casos en los que sólo existía un valor para el nivel de máxima expresión.

Si analizamos la frecuencia en la presencia del rasgo (niveles 5 a 7) en los distintos complejos dentales, es posible observar como los rangos de

expresión varían entre un 1,16% y un 15% (Tabla 5.18). No obstante, si se compara el *CS* en dientes con total ausencia del rasgo (nivel 0) y máxima expresión del rasgo (niveles 5 a 7) no es posible encontrar diferencias significativas (*t-test* $p < 0,05$) en los modelos evaluados. En este sentido, podemos indicar que en aquellos complejos con un *CS* menor, los porcentajes de frecuencia de los niveles de máxima expresión del rasgo son más elevados.

5.2.2. Segundo Molar Superior M²

Análisis de Componentes Principales (PCA) para M²

El análisis de componentes principales de M² a partir de las coordenadas Procrustes proporcionó 24 componentes principales (PCs) que explican el 100% de la variabilidad de la varianza (Tabla 5.19). El PC1 registra un 38,704% de la varianza, el PC2 contribuye con un 10,263% de la varianza y el PC3 con un 5,593%. Los cambios en la forma del diente (valores comprendidos entre -0,2 y 0,3) (Fig. 5.13) relacionados con el PC1+ expresan una dilatación del conjunto de las cúspides que conforman el trigón (paracono, protocono y metacono) indicando además, una distancia mayor entre los *landmarks* 6, 7 y 8 (fisura lingual, vértice y ápice de la cúspide del protocono). De forma antagónica, los valores del PC1 negativos se relación con una reducción en la expresión del trigón y una dilatación del hipocono en sentido distolingual.

Tabla 5.19. Análisis de Componentes Principales (PCA) para M².

PC	Valor singular	%Varianza	% Varianza Acumulada
1	0,00877773	38,704	38,704
2	0,00232556	10,263	48,967
3	0,00126852	5,593	54,560
4	0,00115196	5,079	59,639
5	0,00109469	4,827	64,466
6	0,00093170	4,108	68,574
7	0,00086704	3,823	72,397
8	0,00077822	3,431	75,829
9	0,00072676	3,204	79,033
10	0,00060367	2,662	81,695

Resultados de los 10 primeros PCs.

Para el PC2 (10,263%) que recoge un 20% menos de varianza con respecto al PC1, los cambios se asocian por un lado con las cúspides del hipocono y metacono, los valores positivos indican una dilatación distobucal del hipocono mientras que los negativos se relacionan con una dilatación del metacono, aumentando la distancia del *landmark* 4 respecto al 3 y al 8 (fisura distobucal, respecto al vértice y ápice de la cúspide del metacono). Por otro lado, el PC2 también estaría asociado a cambios en el protocono, observándose en el PC2+ un aumento en la distancia entre el *landmark* 6 y 7 (fisura lingual y vértice del protocono) lo que provocaría una elongación mesiolingual de esta cúspide.

Los cambios en la conformación de M² relacionados con el PC3 están ligados de forma destacada con la disposición de los *landmarks* de la configuración interna del diente 8, 9, 11, 12, 13 y 14 (ápice del protocono, ápice del paracono, ápice del hipocono, fosa central, fosa distal y fisura mesial). Los valores positivos del PC3 indicarían por un lado, una reducción entre las distancias del *landmark* 14 respecto al 9, del 8 respecto al 12 y del 11 respecto al 13. Por otro lado observamos una dilatación entre el *landmark* 3 y 10 (vértice del metacono y ápice de la cúspide del metacono) y entre el 5, 6 y 7 (vértice del hipocono, fisura lingual y vértice del protocono) que resultaría para los valores del PC3+ en un diente de tendencia cuadrangular, mientras que las formas del PC3- se relacionarían con un diente más redondeado.

El análisis multivariante de la varianza (MANOVA) para los tres primeros PCs (PC1-3) que recogen el 54,56% de la variabilidad de la varianza, muestra la existencia de diferencias significativas entre los complejos dentales (λ de Wilks=0,6004; $F=19,54$; $p<0,0001$; Traza de Pillai=0,4114; $F=16,69$; $p<0,0001$). Cuando se analizan las diferencias entre complejos para el PC1-3 de forma independiente (ANOVA-un factor), se observa de igual modo como existen diferencias (F de Welch para varianzas no homogéneas) que quedan registradas tanto para el PC1 ($F=23,73$ $p<0,001$), PC2 ($F=19,68$; $p<0,001$) como para el PC3 ($F=7,737$; $p<0,001$). A partir del ANOVA, el *test* de comparación múltiple (HSD Tukey; $p<0,05$) (Tabla 5.20) detecta como únicamente el complejo Afridonti es significativamente distinto respecto al resto de complejos en el caso del PC1 (38,704%), mostrando las diferencias más marcadas respecto al complejo Sino-americano ($p<0,001$).

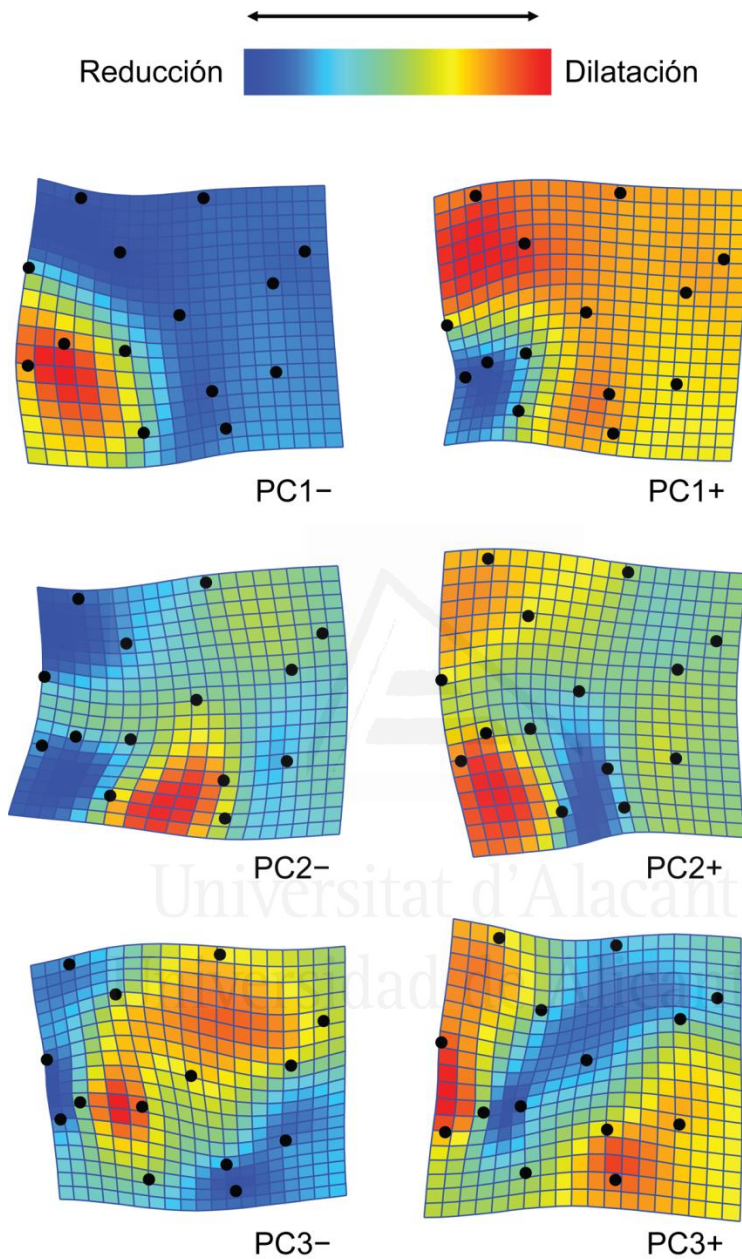


Fig. 5.13. Conformación en el M^2 asociada a la variación de los PC1-3 (54,56% varianza). Los valores negativos de los PCs se muestran a la izquierda (-0,2) y los valores positivos (+0,3) a la derecha. Las grillas recogen el factor de expansión y cambios de deformación en la dilatación (azul) y reducción (rojo) con respecto a la forma consenso.

Cuando observamos la distribución de los complejos en el espacio morfométrico (Fig. 5.14a), el PC1 distribuye al complejo Afridonti en los valores negativos, caracterizado por una morfometría del diente que afecta en mayor medida a una dilatación del hipocono, mientras que el resto de complejos situados en los valores positivos del PC1 registran una mayor expresión de las cúspides que conforman el trigón, siendo el complejo Sino-americano el caso más extremo en la reducción del hipocono.

Para el PC2 (10,26%) de nuevo la distribución de complejos separa la morfología Afridonti del resto. Las diferencias más marcadas se encuentran entre el complejo Afridonti con respecto al Sunda-Pacífico y Eurodonti ($p<0,001$), que situados en el extremo negativo del PC2 se caracterizan por una marcada dilatación del metacono y reducción del hipocono.

Tabla 5.20. Comparación múltiple *post-hoc* (HSD Tukey) para los PC1–3 entre complejos dentales para M².

PC1 (38,704%)	Sino-América	Sunda	Indodonti	Eurodonti	Sahul
Afridonti	7,418***	4,637*	4,788**	4,194*	4,122*
Sino-América		2,781	2,630	3,224	3,296
Sunda			0,151	0,443	0,514
Indodonti				0,594	0,665
Eurodonti					0,071
PC2 (10,263%)	Sino-América	Sunda	Indodonti	Eurodonti	Sahul
Afridonti	5,178**	6,569***	5,340**	7,151***	4,506*
Sino-América		1,390	0,161	1,972	0,672
Sunda			1,220	0,582	2,063
Indodonti				1,811	0,834
Eurodonti					2,645
PC3 (5,593%)	Sino-América	Sunda	Indodonti	Eurodonti	Sahul
Afridonti	3,829	3,045	0,074	4,043*	2,575
Sino-América		0,784	3,903	0,214	1,254
Sunda			3,119	0,998	0,469
Indodonti				4,118*	2,650
Eurodonti					1,468

Diferencias entre valores $p<0,05$ (*), $p<0,01$ (**) y $p<0,001$ (***)

Las diferencias derivadas del PC3 se encuentran en el complejo Eurodonti con respecto al complejo Afridonti e Indodonti ($p<0,05$). El complejo Eurodonti situado en los valores más negativos del PC3 se caracteriza por la expresión de un diente más redondo, mientras que los dientes de los complejos situados en los valores positivos del PC3 mostrarían una forma del diente más cuadrangular.

El análisis de la variabilidad morfométrica del diente entre grupos poblacionales, cuando se comparan los PC1–3 (MANOVA) de igual modo presenta diferencias significativas en el modelo multivariante, tanto para la λ de Wilks (0,5427; $F=9,738$; $p<0,0001$) como para la Traza de Pillai (0,4998; $F=8,63$;

$p < 0,0001$). Cuando se analiza la varianza entre grupos para el PC1–3 de forma independiente (ANOVA-un factor), existen diferencias (F de Welch para varianzas no homogéneas) entre grupos que quedan registradas tanto para el PC1 ($F=12,61$; $p < 0,001$), PC2 ($F=9,79$; $p < 0,001$) como para el PC3 ($F=3,327$; $p < 0,001$).

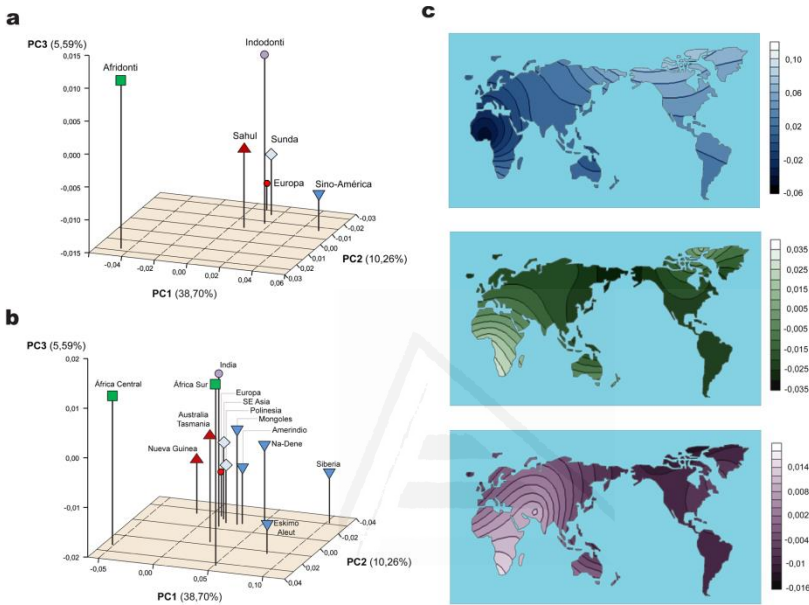


Fig. 5.14. Representación de los valores promedio de PC1–3 en M^2 entre complejos dentarios (a) y poblaciones (b). Mapa de distribución interpoblación de la variación fenotípica (c).

La distribución de los grupos considerando los PC1–3 (Fig. 5.14b-c) y los resultados derivados de los *test* de comparación múltiple *post-hoc* (HSD Tukey; $p \leq 0,05$, Tabla 5.21) muestran como los grupos poblacionales se distribuyen en el morfoespacio de acuerdo al complejo dental del que derivan. Los caracteres morfométricos derivados del PC1 distinguen las poblaciones de África Central respecto a todas las demás (ver mapa PC1 en Fig. 5.14c, la gradación de valores negativos a positivos parten del centro de África), además las diferencias resultan marcadamente significativas ($p < 0,001$) con respecto a los grupos Eskimo-Aleut y de Siberia, y significativas ($p < 0,05$) respecto a Na-Dene y Sur de África. Nueva Guinea, situada junto a África Central en los valores negativos del PC1 también expresa diferencias significativas respecto al grupo Siberiano, que situado en el extremo de los valores negativos del PC1, se relaciona con una marcada reducción en la expresión del hipocono.

Los cambios en la conformación del M^2 que recoge el PC2 establecen las diferencias entre los grupos de África del Sur, situada en los valores del PC2+ con respecto a las poblaciones Na-Dene, Nueva Guinea y SE asiático ($p < 0,05$), que situadas en los valores negativos se relacionan con la expresión de un metacono más dilatado y una contracción en la expresión del hipocono y del protocono. De forma análoga, el PC2 expresa las diferencias entre los grupos siberianos y las poblaciones centroafricanas ($p < 0,05$) y del Sur de África ($p < 0,01$). Finalmente, aunque los cambios recogidos por el PC3 distribuyen a las poblaciones Eskimo-Aleutianas separadas del resto y situándolas en las posiciones más extremas del PC3 negativo, ninguna de las diferencias resultan ser significativas.

Análisis de Variables Canónicas (CVA) para M^2

El CVA realizado sobre los complejos dentales extrajo 5 variables canónicas (CVs), la CV1 explica el 65,165% de la varianza y la CV2 el 18,438% con un % de varianza acumulada para CV1–2 del 83,603% (Tabla 5.22).

Tabla 5.22. Análisis de variables canónicas para complejos dentales para M^2 .

Variable canónica	Valor singular	% varianza	% varianza acumulada
1	1,17534855	65,165	65,165
2	0,33255899	18,438	83,603
3	0,16111241	8,933	92,536
4	0,87256900	4,838	97,374
5	0,04737300	2,626	100,000

La varianza entre complejos queda escalada por la inversa de la matriz de varianza intra-complejo.

Cuando analizamos la distribución morfoespacial (Fig. 5.15a) de los complejos atendiendo a la CV1, observamos como el complejo Afridonti queda situado en valores extremos de la CV1+, mientras que el resto de complejos quedan situados en los valores negativos. Respecto a la CV2, el complejo Afridonti quedaría situado en una posición intermedia, mientras que el complejo Sino-americano quedaría desplazado a valores CV2– y el resto de complejos en valores positivos. La CV3 (<10% de varianza) maximiza las diferencias del complejo Eurodonti con respecto al Sahul-Pacífico, situado en valores negativos del CV3.

Tabla 5.21. Comparación múltiple *post-hoc* (HSD Tukey) para los PC1–3 entre grupos poblacionales para M².

PC1 (38,704%)/		A	AT	AF	EA	E	I	M	ND	NG	P	S	AS	SEA
Amerindio	A	–	0,406	3,969	2,266	1,135	0,775	0,169	0,860	2,187	0,661	3,267	0,991	0,915
Australia-Tasmania	AT	2,242	–	3,563	2,672	0,728	0,369	0,236	1,267	1,781	0,255	3,673	1,397	0,509
África Central	AF	3,668	1,426	–	6,236***	2,835	3,194	3,800	4,830*	1,782	3,308	7,237***	4,960*	3,053
Eskimo-Aleut	EA	2,786	0,544	0,881	–	3,401	3,042	2,436	1,406	4,453	2,928	1,001	1,275	3,182
Europa	E	0,547	2,789	4,215	3,334	–	0,359	0,964	1,995	1,052	0,473	4,402	2,126	0,218
India	I	0,534	1,708	3,134	2,252	1,081	–	0,605	1,636	1,411	0,114	4,043	1,767	0,140
Mongoles	M	0,120	2,122	3,548	2,666	0,667	0,413	–	1,030	2,017	0,491	3,437	1,161	0,746
Na-Dene	ND	0,216	2,458	3,884	3,003	0,331	0,750	0,336	–	3,048	1,522	2,407	0,130	1,777
Nueva Guinea	NG	0,550	2,793	4,218	3,337	0,003	1,085	0,670	0,334	–	1,525	5,454**	3,178	1,271
Polinesia	P	0,087	2,155	3,581	2,699	0,634	0,446	0,033	0,303	0,637	–	3,929	1,653	0,254
Siberia	S	1,075	3,317	4,743	3,862*	0,527	1,609	1,195	0,858	0,524	1,162	–	2,276	4,183
África Sur	AS	4,570	2,328	0,901	1,783	5,117	4,036	4,449	4,786*	5,120*	4,483	5,645**	–	1,907
SE Asiático	SEA	0,268	2,510	3,936	3,055	0,279	0,802	0,388	0,051	0,282	0,355	0,806	4,838*	–
PC2 (10,263%)\														
PC3 (8,593%)\		A	AT	AF	EA	E	I	M	ND	NG	P	S	AS	SEA
Amerindio	A	–	1,194	2,127	0,570	0,188	2,228	0,885	0,539	0,008	0,047	0,103	3,076	0,481
Australia-Tasmania	AT		–	0,933	1,765	1,383	1,034	0,309	0,654	1,202	1,147	1,298	1,882	0,712
África Central	AF			–	2,698	2,316	0,101	1,242	1,588	2,135	2,080	2,231	0,949	1,646
Eskimo-Aleut	EA				–	0,382	2,799	1,455	1,110	0,562	0,618	0,466	3,647	1,052
Europa	E					–	2,417	1,074	0,727	0,180	0,236	0,084	3,265	0,669
India	I						–	1,343	1,689	2,236	2,181	2,332	0,848	1,747
Mongoles	M							–	0,345	0,893	0,837	0,988	2,191	0,403
Na-Dene	ND								–	0,547	0,491	0,642	2,537	0,057
Nueva Guinea	NG									–	0,055	0,095	3,084	0,489
Polinesia	P										–	0,151	3,029	0,433
Siberia	S											–	3,180	0,584
África Sur	AS												–	2,595
SE Asiático	SEA													–

HSD Tukey diferencia significativa a $p \leq 0,05$ (*); $p \leq 0,01$ (**); $p \leq 0,001$ (***).

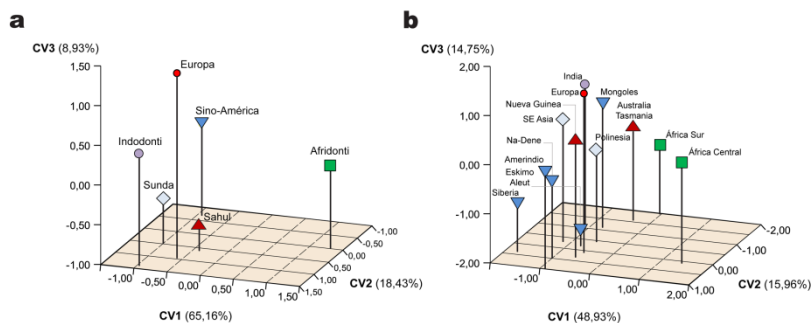


Fig. 5.15. Distribución de las CV1-3 entre complejos dentales (a) y grupos poblacionales (b) en función de los cambios en la forma del M² a lo largo de cada uno de los ejes.

Los porcentajes de asignación correcta (validación cruzada) (Tabla 5.23) en relación a los complejos dentales muestran como existen % elevados de clasificación para los complejos Afridonti e Indodonti (valores superiores a un 60%) y valores intermedios en el caso del complejo Sino-americano. Siendo los complejos Eurodonti, Sunda- y Sahul-Pacífico los que muestran los valores más bajos no superando el 40% de clasificación correcta. El % de estimación previa a la corrección por validación cruzada no es >10% en los casos de los complejos Afridonti, Sunda-Pacífico y Sino-América y no superan el 20% de diferencias para Indodonti y Sahul-Pacífico. Sin embargo, el complejo Eurodonti muestra el mayor cambio respecto al % de asignación corregida superando el 30%.

Tabla 5.23. Porcentajes de clasificación correcta a partir de la matriz de confusión corregida (*cross-validation*) para los complejos dentales en M².

	Estimación (%)	Validación cruzada (%)
Afridonti	69,62%	67,28%
Sino-América	58,70%	49,67%
Indodonti	72%	36%
Sahul-Pacífico	79,16%	62,50%
Sunda-Pacífico	50%	30%
Eurodonti	40,96%	32,53%

La variación morfométrica entre complejos es significativamente distinta en casi todos los casos. Las distancias Procrustes oscilan entre valores mínimos no significativos de 0,0309 ($p = 0,3225$) entre el complejo Sahul- y Sunda-Pacífico y valores máximos significativos de 0,1058 ($p < 0,0001$) entre el complejo Afridonti y Sino-América. El resto de complejos presenta distancias Procrustes intermedias que oscilan entre 0,04 y 0,08 (Tabla 5.24).

Tabla 5.24. Distancias Procrustes entre las medias de grupos para los complejos dentales para M^2 .

	Afridonti	Eurodonti	Indodonti	Sahul	Sino-América
Eurodonti	0,0884***				
Indodonti	0,0858***	0,0535*			
Sahul-Pacífico	0,0696***	0,0575*	0,0448		
Sino-América	0,1058***	0,0669**	0,0602**	0,0550*	
Sunda-Pacífico	0,0817***	0,0480*	0,0377	0,0309	0,0458**

Diferencias entre valores $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**) y $p < 0,001$ (***)

Cuando el análisis de variables canónicas se realizó agrupando las muestras en los 13 grupos derivados de los complejos dentales, el análisis proporcionó 12 CVs (Tabla 5.25). La CV1 explica el 48,931% de la varianza mientras que la CV2 el 15,968%. El % de varianza acumulada de las tres primeras CV es del 79,654%.

Tabla 5.25. Análisis de variables canónicas a nivel de población para M^2 .

Variable canónica	Valor singular	% varianza	% varianza acumulada
1	1,30094417	48,931	48,931
2	0,42454258	15,968	64,899
3	0,39228053	14,755	79,654
4	0,16424155	6,177	85,832
5	0,10814450	4,068	89,899

Datos derivados de las 5 primeras CV. La varianza entre grupos queda escalada por la inversa de la matriz de varianza intragrupo.

Las distancias Procrustes entre grupos oscilan en unos valores de distancias mínimas de $\approx 0,03$ (no significativas o ligeramente significativas) entre el grupo Amerindio con respecto a Na-Dene, Polinesia y Sudeste asiático ($p < 0,05$) y distancias máximas significativas de $\approx 0,14$ entre el grupo de África Central y el Eskimo-Aleutiano ($p < 0,001$). En todos los casos las distancias son significativas cuando se comparan las distancias entre África Central y el resto de grupos (Tabla 5.26).

Tabla 5.26. Distancias Procrustes entre las formas medias a nivel de grupos poblacionales para M².

	Amerindio	Australia-Tasmania	África Central	Europa	India	Na-Dene	Polinesia	Siberia	África Sur	SE Asiático	Eskimo-Aleut	Mongoles
Australia-Tasmania	0,0570*											
África Central	0,0995***	0,088***										
Europa	0,0535*	0,0718*	0,0916***									
India	0,0524*	0,0480	0,0908***	0,0535*								
Na-Dene	0,0343	0,0646	0,1175***	0,0761*	0,0672*							
Polinesia	0,0378	0,0415	0,0876***	0,0521	0,0434	0,0513						
Siberia	0,0852*	0,1007	0,1706***	0,1178***	0,1136**	0,0700	0,0975					
África Sur	0,088**	0,0557	0,1190***	0,1101***	0,0837*	0,0855	0,0843	0,1009				
SE asiático	0,0372*	0,0483	0,0877***	0,0494	0,0393	0,0538	0,0349	0,1031*	0,0881**			
Eskimo-Aleut	0,0685***	0,0757	0,1394***	0,1030***	0,0920**	0,0600	0,0769*	0,0709	0,0704	0,0885***		
Mongoles	0,0508	0,0438	0,1008*	0,0637	0,0483	0,0554	0,0437	0,0926	0,0712	0,0397	0,0826	
N. Guinea	0,0591	0,0641	0,0720**	0,0568*	0,0629*	0,0765	0,0485	0,1238**	0,1097*	0,0448	0,1111**	0,0662

Diferencias entre valores $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**) y $p < 0,001$ (***)

Sin embargo, los grupos del sur de África al contrario que África Central, muestra distancias menores y no significativas con respecto al grupo Australo-Tasmano, además las distancias entre África Central y del Sur son elevadas y altamente significativas ($p < 0,001$).

Centroid Size (CS) y análisis del Componente Alométrico Para M²

Los resultados obtenidos en el análisis del tamaño relativo del diente (CS) muestran como los molares más grandes los presenta el grupo Australo-Tasmano seguido de Polinesia. Por otro lado, el valor medio del CS más pequeño lo presenta la población europea seguida de la población San del Sur de África (Tabla 5.27).

El análisis de la variabilidad del CS (ANOVA-un factor) para los grupos poblacionales muestra diferencias significativas ($F=3,041$ $p < 0,001$). El análisis *post-hoc* (HSD de Tukey; $p < 0,05$) indica que estas diferencias son significativas únicamente entre la población europea y África Central.

Tabla 5.27. Estadísticos descriptivos del CS entre poblaciones para M².

Población	n	Min.	Max.	Media	σ
África Central	201	13,706	22,863	18,016	0,110
Amerindio	87	14,706	21,400	17,666	0,140
Australia-Tasmania	17	16,172	20,406	18,308	0,283
Eskimo-Aleut	39	14,742	19,722	17,302	0,170
Europa	25	14,066	18,568	16,860	0,213
India	24	14,802	20,528	17,250	0,333
Mongolia	4	14,603	18,978	17,293	1,015
Na-Dene	18	15,770	19,919	17,696	0,298
Nueva Guinea	13	14,572	19,611	17,893	0,375
Polinesia	16	16,435	19,613	18,192	0,264
Siberia	7	16,093	19,881	17,764	0,514
África Sur	13	14,283	20,358	16,930	0,469
SE asiático	67	13,397	20,394	17,424	0,159

Los análisis de alometría, relación entre la forma y el tamaño relativo del diente (CS) se analizaron a partir de la regresión multivariante de las coordenadas Procrustes y CS (Fig. 5.16) y $\log CS$ (Fig. 5.17). Puede observarse que en los dientes con mayor tamaño relativo existe un cambio más marcado de forma relacionado con el hipocono (poblaciones del complejo Sahul-Pacífico).

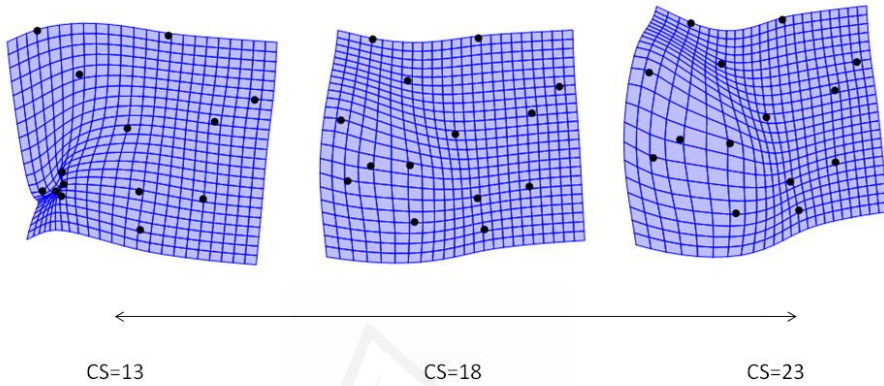


Fig. 5.16. Regresión multivariante (Coordenadas Procrustes). Las grillas de deformación ilustran la variación morfológica de M^2 en relación a CS . La grilla muestra la transformación de la forma media dependiendo del tamaño estimado por el modelo de regresión para un individuo de tamaño pequeño (izq.) medio (centro) y grande (dcha.).

Cuando se realizó la regresión alométrica a partir de los valores medios de forma de las coordenadas Procrustes de cada complejo dental y el $\log CS$ (Fig. 5.17), el factor alométrico explica un 25,31% de la varianza de la forma $p=0,2696$.

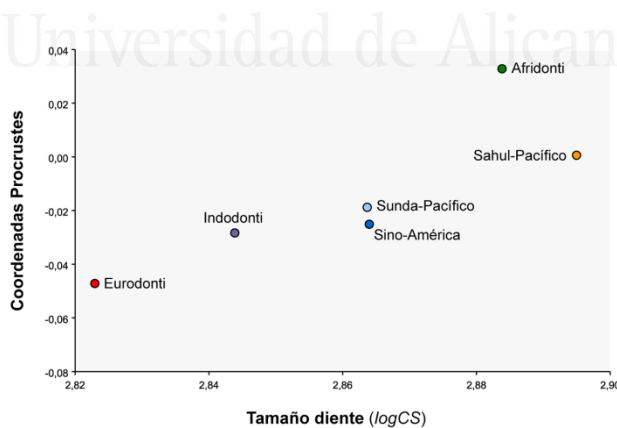


Fig. 5.17. Regresión multivariante de coordenadas Procrustes de M^2 y $\log CS$ entre complejos dentales.

Sin atender a la división por complejos, se realizó el análisis alométrico de M² primero a partir de la completa configuración de M² aislando el trigón en segundo lugar y finalmente, aislando el hipocono en relación al *logCS* (Tabla 5.28), para evaluar qué parte del diente (trigón o hipocono) dirige el cambio alométrico en M².

Tabla 5.28. Regresión de forma de M², trigón y talón sobre el *logCS*.

		% correlación	<i>p</i>
<i>logCS</i> M ²	CoordProc (M ²)	6,7152%	<0,0001
	PC1 (M ²)	16,2071%	<0,0001
<i>logCS</i> Trigón	CoordProc (trigón)	1,4675%	<0,0001
	PC1(trigón)	3,0791%	<0,0001
<i>logCS</i> Talón	CoordProc (talón)	27,0716%	<0,0001
	PC1 (talón)	50,0719%	<0,0001

Test de permutación (n=10.000) contra la hipótesis nula de independencia. Correlación significativa a $p < 0,05$ (*).

Los resultados obtenidos indican que el talón o hipocono es la estructura del diente que mayor información proporciona acerca del componente alométrico en M² (% de correlación más elevado, >20% para las coordenadas Procrustes); por ello se realizó la regresión multivariante entre las variables de forma del M² en su totalidad y el *logCS* del hipocono donde se obtuvo un porcentaje de correlación del 28,40% ($p < 0,0001$), algo superior al 25% obtenido con el mismo análisis utilizando como variable independiente el *CS* de la configuración completa de M².

Cuando los complejos se consideran de forma separada, utilizando el *CS* del hipocono como variable independiente de la regresión, el efecto alométrico explica un 19,76% ($p < 0,0001$) de la varianza de la forma en el complejo Afridonti, un 24,33% ($p < 0,0001$) en el complejo Eurodonti, 37,17% ($p < 0,0001$) en el complejo Indodonti, 12,20% ($p = 0,0137$) en el complejo Sahul-Pacífico, 30,74% ($p < 0,0001$) en el complejo Sino-americano y un 39,14% ($p < 0,0001$) en el complejo Sunda-Pacífico. Los % obtenidos se encuentran en un rango entre $\approx 12-39\%$ ($p < 0,05$).

Para analizar si los distintos complejos dentales comparten la misma trayectoria alométrica, se calcularon de igual modo que para el diente M¹ los ángulos entre los vectores alométricos por cada par de complejos (Tabla 5.29).

Tabla 5.29. Comparación angular de la dirección de los vectores de las regresiones alométricas en M².

	Afridonti	Indodonti	Sahul	Sino-América	Sunda
Eurodonti	26,867°	39,137°	45,605°	28,644°	34,274°
Afridonti		21,855°	26,780°	18,940°	16,061°
Indodonti			32,671°	37,302°	18,649°
Sahul-Pacífico				35,452°	25,002°
Sino-América					20,351°

Rango del ángulo de 0 a 180°. Todos los ángulos son significativos a $p < 0,001$ entre complejos.

Los complejos Sunda-Pacífico y Afridonti presentan el menor ángulo (16,06°; $p < 0,001$). Por el contrario, el mayor ángulo entre las direcciones de los vectores alométricos se encuentra entre el complejo Sahul-Pacífico y Eurodonti (45,60°; $p < 0,001$).

Correspondencia entre datos morfométricos y rasgos morfológicos. El caso del Hipocono

En el análisis de mínimos cuadrados parciales en dos bloques (2B-PLS), el primer eje singular derivado de las coordenadas Procrustes del M² (bloque 2) y el primer eje singular de la covariable ASUDAS (bloque 1), se encuentran altamente correlacionados ($r = 0,85$; $p < 0,0001$). Además, los resultados de la regresión multivariante entre las coordenadas Procrustes y los rasgos morfológicos ASUDAS, muestran correlación significativa ($r = 0,296$; $p = 0,0005$).

Los valores de forma en cada nivel de ASUDAS muestran que conforme va disminuyendo la expresión del hipocono, la del protocono y el metacono aumentan, de modo que la configuración del diente sufre un reajuste en la disposición relativa de las cúspides para que no disminuyan desproporcionadamente sus dimensiones.

Para estudiar este cambio en las dimensiones y en la forma de M², se compararon dientes con ausencia de la expresión del rasgo (nivel 0) y dientes con máxima expresión del rasgo del hipocono (nivel 5), utilizando los valores de ASUDAS como variables clasificatorias de la muestra. Las diferencias de los *CS* entre ambos niveles son significativas ($t = -2,46$; $p = 0,015$) lo que indica que aunque se realice un reajuste en las dimensiones de las cúspides para suplir la disminución del hipocono, estas no igualan las dimensiones de un M² con máxima expresión de su hipocono.

Por otro lado, las diferencias de forma (Fig. 5.18) se evaluaron a partir de un análisis discriminante (DFA) entre el nivel 0 y el nivel 5 de ASUDAS. Los resultados indican que existen diferencias significativas en la forma entre ambos niveles ($T^2=2332,45$; $p<0,0001$).

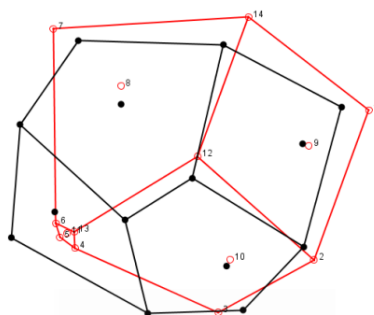


Fig. 5.18. Análisis Discriminante entre los niveles 0 y 5 de ASUDAS. Rojo nivel 0, negro nivel 5.

Además, se estudió la frecuencia de mínima expresión del rasgo (niveles 0 a 2) en los distintos complejos dentales y se obtuvo que los rangos de mínima expresión oscilan entre un 3,72% en el complejo Afridonti y un 28,84% en el complejo Eurodonti (Tabla 5.30). Adicionalmente, para cada complejo se comparó el *CS* del M^2 entre los fenotipos de mínima expresión del rasgo (nivel 0 a 2) y máxima expresión del rasgo (nivel 5).

Tabla 5.30. % de mínima expresión (niveles 0-2) y diferencias en *CS* entre niveles (0-2 y 5).

	% expresión	<i>CS</i> (media)	Diferencia en <i>CS</i> entre niveles expresión	<i>t-test</i>	<i>p</i>
Sino-América	28,84%	19,15	1,9536	-4,8669	0,0001*
Eurodonti	19%	17,78	0,9895	-1,8683	0,0885
Sunda-pacífico	14,28%	19,45	1,3675	-3,2528	0,0003*
Sahul-pacífico	12,9%	19,96	1,2790	-1,3590	0,2109
Indodonti	12%	19,16	3,9715	-4,8689	0,0046*
Afridonti	3,72%	18,84	2,1960	-3,9700	0,0001*

Los resultados indican que al igual que en las comparaciones a nivel global, también existen diferencias significativas del *CS* en los diferentes complejos dentales atendiendo a los niveles mínimos y máximos de ASUDAS, siendo el complejo Eurodonti y el Sahul-Pacífico la excepción, no encontrándose diferencias en el *CS* entre molares con mínima y máxima expresión del hipocono.

5.3. Variabilidad fenotípica del diente entre poblaciones humanas modernas

5.3.1 Análisis de varianza entre regiones

A partir del análisis de los valores F_{ST} entre regiones (F_{RT}), los resultados de la varianza entre regiones (AR), tanto para M^1 como para M^2 , muestran valores menores que la varianza intrarregional (WR) cuando se consideran los 6 complejos dentales en los modelos (Tabla 5.31). Para el diente M^1 , la AR a $h=1$ es menor con respecto a una $h=0,55$ en el modelo corregido y no-correctado ($AR=0,04$). De igual modo, la AR considerando $h=1$ es aproximadamente dos veces menor que los valores derivados de una $h=0,55$, donde la AR obtenida es de 0,08 para el modelo no-correctado y 0,07 ($\pm 0,006$) para el corregido. Por otro lado, cuando consideramos el diente M^2 , se obtuvieron de igual modo menores valores de varianza AR cuando se considera una $h=1$, aumentando la varianza en $\approx 0,02\%$ en los modelos corregido y no-correctado para una $h=0,55$.

Tabla 5.31. Valores F_{ST} en el análisis entre regiones (F_{RT}).

	M^1			M^2		
	(AR) F_{RT} $h=1$	(AR) F_{RT} $h=0,55$	WR=1- F_{RT} $h=0,55$	(AR) F_{RT} $h=1$	(AR) F_{RT} $h=0,55$	WR=1- F_{RT} $h=0,55$
No-correctado	0,049414	0,086352	0,913648	0,038721	0,067471	0,932529
Correctado	0,041547	0,078485	0,921515	0,026756	0,055956	0,944044
Error estándar	0,005217	0,006499	0,006499	0,004314	0,005469	0,005469

Los valores F_{ST} cuando $h=1$, son los valores mínimos de F_{ST} posibles. Para comparar con otros valores de F_{ST} como los derivados de marcadores genéticos los valores deben ser ajustados a los valores medios de heredabilidad, en nuestro caso $h=0,55$. Varianza entre regiones (AR), varianza intrarregional (WR). El valor WR se calcula con $h=0,55$.

Los valores obtenidos para $AR < 0,1$, tanto para una $h=1$ y $h=0,55$ en ambos diente (M^1 y M^2), contrastan con los valores WR cercanos a 1 para $h=0,55$ (WR: $M^1 - M^2 > 0,9$), tanto en el modelo corregido como para el no-correctado. Estos resultados implican que la varianza a nivel intrarregional, tomando como

modelo la variabilidad entre dientes agrupados en complejos dentales, es significativamente mayor que la varianza entre regiones.

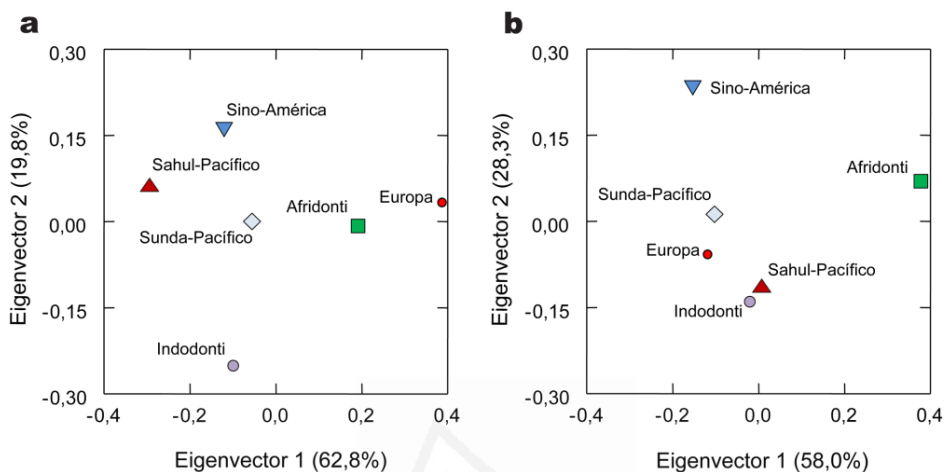


Fig. 5.19. Varianza fenotípica entre complejos dentales para M^1 (a) y M^2 (b). Representación de los dos primeros vectores propios (eigenvectores) derivados de la matriz R obtenida bajo la asunción de igual peso de las poblaciones clasificadas en 6 complejos dentales.

El análisis de varianza entre complejos dentales a partir de la matriz R ($h=0,55$), extrajo en el caso de M^1 5 vectores propios o eigenvectores. Los dos primeros eigenvectores recogen el 82,6% de la varianza total (Fig.5.19a); el primero (62,8%) registra la variación entre el complejo Afridonti y Eurodonti (valores positivos), con respecto al Indodonti, Sahul- y Sunda-Pacífico y el complejo Sino-americano, dispuestos a lo largo de los valores negativos del vector 1; el eigenvector 2 (19,8%) por su parte, permite observar como los complejos con mayor variación quedan representados por el Indodonti (valores negativos) con respecto a Sahul-Pacífico y Sino-América (valores positivos) ya que tanto el complejo Afridonti (-0,003), como el Sunda-Pacífico (0,0005) y Europa (0,03) se encuentran en valores cercanos a cero para el segundo vector propio (eigenvector 2).

Por otra parte, en el caso del segundo molar (M^2), la matriz R extrajo 4 eigenvectores, explicando los dos primeros (86,2%) un $\approx 4\%$ más de varianza entre complejos con respecto al primer molar (M^1) (Fig.5.19b). El primer vector propio explica el 58% de varianza entre complejos y la diferencia más notoria con respecto al M^1 radica en la disposición de Europa con valores negativos. Para este modelo, el mayor porcentaje de variación entre complejos con respecto a M^1 queda expresado por el segundo vector propio (28,3% varianza) que desplaza a valores

negativos el complejo Eurodonti y Sahul-Pacífico. No obstante, con excepción de estos complejos, la variación entre aquellos que registran una mayor variabilidad (Afridonti, Indodonti y Sino-América), en ambos dientes se distribuyen de manera similar, respondiendo por tanto a un menor cambio fenotípico entre M^1 y M^2 ; estos cambios serán mayores entre dientes cuando se atiende a los complejos Eurodonti y Sahul-Pacífico.

5.3.2. Análisis de varianza entre poblaciones

El análisis de los valores F_{ST} entre las poblaciones locales (F_{LT}), tanto para M^1 (44 poblaciones) como para M^2 (42 poblaciones), estima un valor mayor con respecto a F_{RT} , tal y como cabría esperar, puesto que la diferenciación entre poblaciones locales en un nivel global incluye tanto la variación entre regiones, como la variación entre poblaciones dentro de una misma región (Tabla 5.32). Cuando consideramos el modelo F_{LT} para $h=1$, los valores de variación son menores con respecto a una $h=0,55$, sin embargo la diferencia de valores con respecto a su corrección con $h=1$ es mayor que cuando se analiza la F_{LT} a una $h=0,55$. La F_{LT} a $h=1$ tanto en M^1 como en M^2 disminuye para el modelo corregido en $\approx 0,04-0,06$ de variación. Si bien, la variación, en efecto, es mayor que con respecto a F_{RT} . Del mismo modo, si para F_{RT} se obtenían rangos de variación entre $0,05-0,08$, los valores de F_{LT} aumentan $\approx 0,1$ con valores entre $0,12$ para el modelo corregido de M^2 y $0,19$ para el no-correctado, mayor que la variación encontrada para el diente M^1 ($F_{LT} = 0,17$; no-correctado $h=0,55$). La variación intrapoblación (WL) es $\approx 0,8$ para los diente M^1 y M^2 , tanto para el modelo corregido como para el no-correctado.

Tabla 5.32. Valores F_{ST} en el análisis entre poblaciones (F_{LT}).

	M^1 (44 poblaciones)			M^2 (42 poblaciones)		
	F_{LT} $h=1$	F_{LT} $h=0,55$	$WL=1- F_{LT}$ $h=0,55$	F_{LT} $h=1$	F_{LT} $h=0,55$	$WL=1- F_{LT}$ $h=0,55$
No-correctado	0,105066	0,175908	0,824092	0,114474	0,190310	0,80969
Correctado	0,066423	0,135751	0,864249	0,059303	0,126376	0,873624
Error estándar	0,005371	0,006142	0,006142	0,007579	0,008541	0,008541

Los valores F_{ST} cuando $h=1$, son los valores mínimos de F_{ST} posibles. Para comparar con otros valores de F_{ST} como por ejemplo los derivados de marcadores genéticos, estos valores deben ser ajustados a los valores medios de heredabilidad, en nuestro caso $h=0,55$. La variación intrapoblacional (WL) se calcula como $1- F_{LT}$ con $h=0,55$.

Los componentes de la varianza para la variación del M^1 y del M^2 muestran como los valores son más elevados a nivel intrarregional o poblacional que a nivel interregional o entre poblaciones, así mismo los valores comparativos para AR, AL y WL expresados en porcentaje muestran resultados similares a partir de varios estudios genéticos, craneométricos, color de la piel y dentales (Tabla 5.33).

Tabla 5.33. Componentes de la varianza sobre los valores corregido y $h=0,55$ y comparación de los componentes de la varianza a partir de diferentes datos.

Fuente de variación		M^1	M^2
Entre regiones	AR= F_{RT}	0,078485 (0,006499)	0,055956 (0,005469)
Intra regional	WR= 1 - F_{RT}	0,921515 (0,006499)	0,944044 (0,005469)
Entre poblaciones	AL= F_{LT} - F_{RT}	0,057266 (0,008942)	0,07042 (0,101419)
Intra poblacional	WL= 1- F_{LT}	0,864249 (0,006142)	0,873624 (0,008541)

Componentes de la Varianza (%)					
Datos	Referencia	Número de Regiones	Entre Regiones (AR)	Entre poblaciones Locales (AL)	Intra-poblacional (WL)
Polimorfismos en sangre	Lewontin (1972)	7	6,3	8,3	85,4
Polimorfismos en sangre	Latter (1980)	6	10,4	5,6	84
Microsatélite ADN	Barbujani et al. (1997)	5	10	5,5	84,5
Craniométricos	Relethford (2002)	6	14,6	6,7	78,8
Color de la piel	Relethford (2002)	5	87,9	3,2	8,9
Métricos dentales	Hanihara et al. (2005)	7	<20	---	---
No métricos dentales	Hanihara (2008)	12	13,4	---	---
GM de M^1	Presente estudio	6	7,8	5,7	86,5
GM de M^2	Presente estudio	6	5,5	7	87,5

Por último, cuando analizamos los valores F_{ST} de forma independiente, para cada uno de los 6 complejos dentales, considerándose para este propósito las poblaciones locales como las unidades de referencia en el análisis (Tabla 5.34), observamos en todos los casos y para ambos dientes (M^1-M^2) como la varianza es menor para una $h=1$.

Tabla 5.34. Valores de varianza (F_{ST}) intra complejos dentales.

Complejos dentales		M^1		M^2	
		F_{ST} h=1	F_{ST} h=0,55	F_{ST} h=1	F_{ST} h=0,55
Afridonti	No-correctado	0,094315	0,159197	0,052600	0,091691
	Correctado	0,081269	0,146151	0,036347	0,075437
	Error estándar	0,012567	0,014604	0,011781	0,014601
Indodonti	No-correctado	0,062930	0,108815	0,049446	0,086406
	Correctado	0,028297	0,074183	0,008056	0,041962
	Error estándar	0,018938	0,230970	0,019429	0,024201
Sahul-Pacífico	No-correctado	0,027571	0,049023	0,049524	0,086537
	Correctado	0,003369	0,022981	0,015587	0,052600
	Error estándar	0,011491	0,014818	0,016989	0,021159
Sunda-Pacífico	No-correctado	0,079910	0,136375	0,072540	0,124502
	Correctado	0,047888	0,102821	0,029908	0,081099
	Error estándar	0,012264	0,014569	0,013173	0,015828
Sino-América	No-correctado	0,062795	0,108594	0,051971	0,090638
	Correctado	0,031350	0,077148	0,009361	0,036338
	Error estándar	0,012881	0,015713	0,014432	0,017905
Eurodonti	–	–	–	–	

Los valores F_{ST} cuando h=1, son los valores mínimos de F_{ST} posibles. Para comparar con otros valores de F_{ST} como por ejemplo los derivados de marcadores genéticos, estos valores deben ser ajustados a los valores medios de heredabilidad, en nuestro caso h=0,55. El complejo Eurodonti no se incluye ya que presenta una única población.

Para el M^1 , cuando los análisis se realizan de forma independiente con los valores correctados y h=0,55, la variación intrarregional (F_{ST}) es mayor en el complejo Afridonti ($F_{ST}=0,146\pm 0,01$), seguido del complejo Sunda-Pacífico ($F_{ST}=0,102\pm 0,01$); los complejos Indodonti y Sino-América registran por su parte una varianza de 0,07, siendo el complejo Sahul-Pacífico ($F_{ST}=0,02\pm 0,01$) el que menor varianza expresa. Por otro lado, los valores F_{ST} para M^2 son menores que para M^1 , donde el complejo Sunda-Pacífico presenta el valor más elevado ($F_{ST}=0,081\pm 0,01$) seguido del complejo Afridonti ($F_{ST}=0,075\pm 0,01$), en todo caso siendo los complejos que mayor varianza presentan en ambos dientes. A diferencia de M^1 , para el diente M^2 los complejos Indodonti ($F_{ST}=0,04\pm 0,02$) y Sino-América ($F_{ST}=0,03\pm 0,01$) muestran una menor varianza y el Sahul-Pacífico por el contrario mayor ($F_{ST}=0,05\pm 0,02$).

5.4 Distancias fenotípicas entre poblaciones en relación a la geografía y factores ecológicos

5.4.1. Distancia fenotípica y dispersión geográfica

La relación entre las matrices de distancias fenotípicas y geográficas muestra la existencia de una correlación positiva y significativa (*test* Mantel; $p < 0,05$) tanto para el diente M¹ ($r = 0,112$; $p = 0,031$) como para el M² ($r = 0,099$; $p = 0,042$) (Fig. 5.20). Aunque las correlaciones presentan un valor reducido ($r < 0,2$), existe una clara tendencia a la variación fenotípica en relación a las distancias geográficas entre poblaciones.

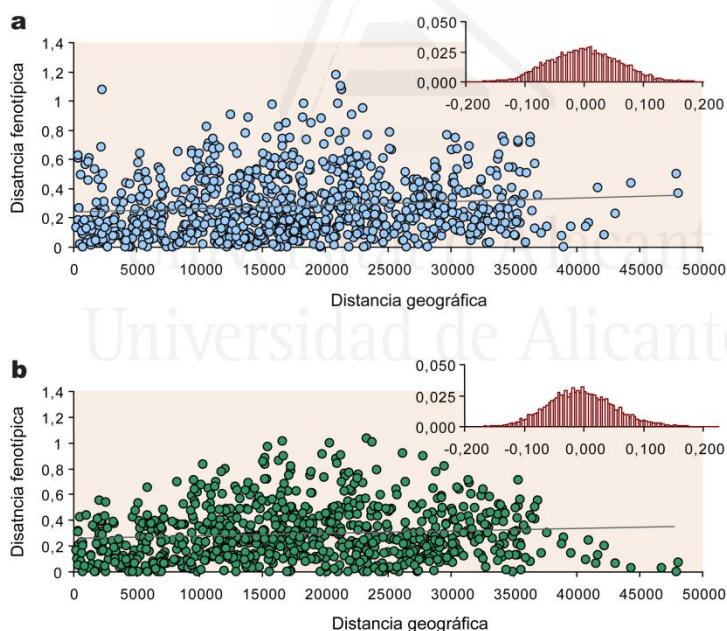


Fig. 5.20. Relación entre la distancia geográfica (km) y la variabilidad fenotípica dentaria. Para M¹ (a) se consideraron 946 pares de distancias y 862 para M² (b). Dado el umbral de significación $\alpha = 0,05$ es posible rechazar la hipótesis nula (H_0) de ausencia de correlación entre matrices (ver distribución valores $< 0,05$; arriba derecha).

A partir de los residuos derivados de la regresión de las distancias fenotípicas sobre las distancias geográficas, los patrones de aislamiento por

distancia realizados entre los complejos dentales Afridonti, Sino-Americano, Sahul y Sunda-Pacífico (Europa y el complejo Indodonti no fueron considerados por estar representados por menos de tres poblaciones), muestran que para M¹ existe una similitud en el modelo morfométrico cuando consideramos el conjunto de complejos dentales (ANOSIM: R=0,08848; $p=0,0117$), no existiendo por tanto diferencias en los patrones de aislamiento por distancia entre los complejos. No obstante, la corrección *post-hoc* de Bonferroni ($p<0,05$), muestra diferencias significativas entre el complejo Afridonti y los complejos Sino-Americano y Sunda-Pacífico para el diente M¹ (Tabla 5.35).

Tabla 5.35. Diferencias en patrones de aislamiento por distancia.

M ¹	Sino-América	Sunda-Pacífico	Sahul-Pacífico
Afridonti	0,0006*	0,0006*	1
Sino-América	–	1	1
Sunda-Pacífico		–	0,5802
M ²	Sino-América	Sunda-Pacífico	Sahul-Pacífico
Afridonti	1	0,0024*	0,0828
Sino-América	–	1	0,0252*
Sunda-Pacífico		–	0,0034*

Bonferroni $p<0,05$ (*)

Por otro lado, cuando se analiza el M² los resultados son similares a los obtenidos para M¹, presentando una no disimilitud en el patrón de distancias fenotípicas (ANOSIM; R=0,04847; $p=0,0558$).

La forma (PC1), el tamaño relativo del diente ($\log CS$) del diente así como la varianza intrapoblacional en relación a la distancia desde el África Subsahariana (Tabla 5.36), muestra como únicamente el factor PC1 de forma se correlaciona de modo significativo y para ambos dientes considerados (M¹⁻²), con la distancia geográfica de las poblaciones (en Km) al este de África, no existiendo en este sentido, una correlación significativa con respecto a la covariable empleada para el tamaño del diente o la varianza fenotípica (Fig. 5.21).

La conformación morfométrica entre el diente M¹ y M² presenta por tanto, una asociación significativa en relación a las posibles rutas de dispersión de las poblaciones desde un origen africano, no obstante la correlación negativa obtenida para M¹ contrasta con un tipo de tendencia positiva para el diente M² y sugiere en efecto, que los cambios morfométricos o caracteres anatómicos entre dientes evolucionan de manera disimilar en relación a la dispersión geográfica.

Tabla 5.36. Resultados de la regresión entre forma, tamaño del diente y varianza fenotípica entre complejos y poblaciones con respecto a la distancia (Km) desde el Valle de Omo (Etiopía).

Variables	M ¹			M ²		
	<i>r</i>	R ²	<i>p</i>	<i>r</i>	R ²	<i>p</i>
PC1	-0,534	0,28	0,001	0,346	0,119	0,024
<i>logCS</i>	0,256	0,066	0,092	0,204	0,042	0,193
Varianza intrapoblacional	-0,082	0,006	0,590	-0,074	0,005	0,630

Regresión de tipo OLS (*Ordinary Least Squares*) La varianza fenotípica obtenida a partir de Relethford-Banguero (1990). Resultados significativos $p < 0,05$.

Puede observarse como las poblaciones africanas expresan un tipo de conformación dentaria diferente a las Sino-americanas, variación que es en mayor grado evidente cuando se considera el PC1 del M¹ (Fig. 5.21). Por otro lado, la varianza intrapoblacional sigue una tendencia negativa aunque no significativa con respecto a la distancia desde el este de África tanto para M¹ como para M².

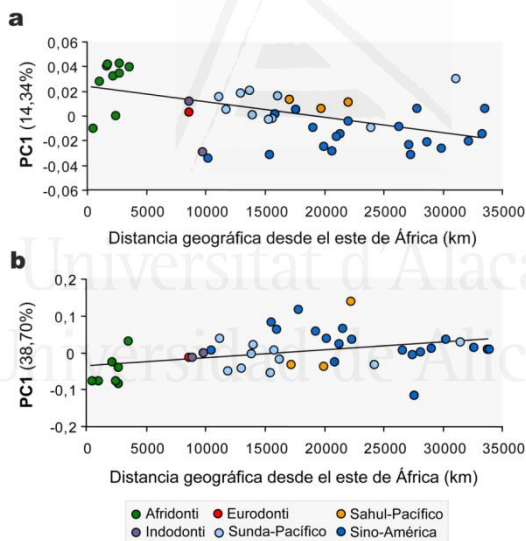


Fig. 5.21. Relación entre el PC1 de M¹ (a) y M² (b) para las poblaciones agrupadas en complejos dentales con respecto a la distancia (en Km) desde el Valle de Omo (Etiopía). Las regresiones son significativas a $p < 0,05$.

La asociación entre la morfometría del diente M¹ (30 coordenadas de forma) M² (28 coordenadas de forma) y la posición geográfica de cada población analizada (latitud y longitud, en grados) realizada a partir del análisis 2B-PLS,

generó dos ejes singulares (PLS1–2) para cada bloque de variables (forma, bloque 2 y geografía, bloque 1) en función del diente analizado.

En primer lugar, en el caso de M¹ el coeficiente de asociación general entre bloques es significativo ($R_v = 0,0358$; $p < 0,0001$). El primer par de ejes (PLS1) explican el 91,545% del total de la covariación entre las coordenadas de forma y las variables geográficas, por tanto las descripciones de los cambios de forma se recogen en mayor medida a partir del primer eje singular. De este modo, el primer eje de la forma del diente y el correspondiente al factor geográfico presentan una correlación significativa (PLS1: $r = 0,33$; $p < 0,0001$).

El valor obtenido para los vectores PLS de las variables geográficas indica que para el factor latitud, el PLS1 es positivo (PLS1 latitud=0,188) y el factor longitud negativo (PLS1 longitud=-0,982), lo que significa que la distribución del bloque 2 sobre el PLS 1 estaría relacionada con la longitud, quedando las longitudes positivas (poblaciones a la derecha del meridiano cero) en los valores negativos del PLS1. Por su parte, el PLS2 muestra combinaciones negativas para ambos factores geográficos (PLS2 latitud=-0,982 y PLS2 longitud=-0,188). En este caso, las poblaciones se distribuirían de acuerdo a la latitud y los valores positivos del PLS2 se relacionarían con poblaciones próximas al ecuador, mientras que en los valores negativos se distribuirían las poblaciones más próximas a los polos.

Con respecto al diente M², el análisis 2B-PLS generó de igual modo dos ejes singulares (PLS1–2) para cada bloque de variables. En este caso, el primer par de ejes singulares (PLS1) explican prácticamente el 100% del total de la covariación entre las coordenadas de forma y las variables geográficas, por tanto la variación en los cambios de forma del diente únicamente se centrarán en el primer eje singular. El primer eje singular de forma y el primer eje singular relacionado con la geografía se encuentran correlacionados de forma significativa (PLS1: $r = 0,348$; $p < 0,0001$) El coeficiente de asociación general entre bloques del mismo modo fue significativo ($R_v = 0,0815$; $p < 0,0001$).

En relación a las variables geográficas, el vector PLS1 muestra valores positivos tanto para la latitud (PLS1=0,00009) como para la longitud (PLS1=1,00), por tanto la distribución del bloque 2 sobre el PLS1 estaría relacionado con la longitud, mientras que el PLS2 que muestra valores negativos para latitud (PLS2=-1,00) y positivos para longitud (PLS2=0,00009), distribuiría a las poblaciones en función de la latitud, quedando las poblaciones próximas al ecuador en torno a valores próximos a cero del PLS2, mientras que las poblaciones más alejadas se distribuirían en valores negativos del PLS2.

5.4.2. Variación morfométrica dentaria y factores ecológicos

Morfometría del diente y correlación climática

La comparación entre matrices de distancia fenotípica para M¹ (44 poblaciones como unidad de análisis) y M² (42 poblaciones) en relación a factores climáticos (temperatura media anual y la precipitación media anual) muestra en primer lugar, a partir de la correlación de las matrices (*test* Mantel), que únicamente el registro fenotípico del diente M¹ entre poblaciones se correlaciona de forma significativa con la temperatura media anual ($r=0,2$; $p<0,05$) (Tabla 5.37).

Tabla 5.37. Correlación entre las matrices de distancia fenotípica y climática.

	M ¹		M ²	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
Temperatura media anual	0,287	0,0001	0,049	0,228
Precipitación media anual	0,047	0,261	-0,071	0,186

Datos derivados del *test* de Mantel test a partir de 10.000 permutaciones. Coeficiente correlación (*r* Pearson) a $p<0,05$.

Por otro lado, la relación en la morfometría del diente M¹ y M², a partir de su coordenadas de forma, 30 y 28 respectivamente, con respecto a las variables climáticas fue explorada de igual modo a partir del análisis 2B-PLS.

Cuando se considera el M¹, el primer par de ejes singulares explican el 99,997% del total de la covariación entre las coordenadas de forma y las variables climáticas, registrando casi la totalidad de los cambios de forma en el primer eje singular. El primer eje singular de forma con respecto a su homólogo muestran una correlación positiva y significativa (regresión PLS1: $r=0,347$; $p<0,0001$). El coeficiente de asociación general entre bloques es de igual modo significativo ($R_v=0,0402$; $p<0,0001$).

Cuando consideramos los valores de los vectores PLS, el PLS1 presenta valores positivos en los factores temperatura (PLS1=0,0127) y pluviometría (PLS1=0,999), por tanto la distribución de las poblaciones sobre el PLS1 se relacionarían con el factor lluvia, situándose en los valores positivos del PLS1 aquellas poblaciones con un clima húmedo. Por su parte, el PLS2 muestra una combinación de valores negativos para la temperatura (PLS2=-0,999) y positivos cuando consideramos la precipitación (PLS2=0,0127). Las poblaciones sobre el PLS2 se distribuirían en función de la temperatura, situándose las poblaciones de climas fríos en los valores más extremos negativos del PLS2 (extremo Norte y extremo Sur de América).

Para el diente M², el primer par de ejes singulares (PLS1) explican el 100% del total de la covariación entre las coordenadas de forma y las variables climáticas. El primer eje singular de forma y el climático presentan una correlación positiva y significativa (regresión PLS1: $r=0,249$; $p=0,0005$). El coeficiente de asociación general entre bloques es de $R_v=0,0145$ ($p<0,0001$).

Considerando las variables climáticas, el PLS1 presenta valores negativos con respecto al factor temperatura (PLS1=-0,00019) y positivos en relación a la precipitación (PLS1=0,999), indicando que el bloque 2 se distribuiría en función de la precipitación en el PLS1, siendo los valores positivos los relacionados con un clima húmedo. El PLS 2 muestra valores negativos para la temperatura (PLS2=-0,999) y precipitación (PLS2=-0,00019), de este modo el bloque 2 se distribuiría en función de la temperatura, quedando las poblaciones de climas cálidos en los valores negativos del PLS2.

Morfometría del diente y estrategias de subsistencia

Cuando analizamos la correlación (*test* Mantel) entre la matriz de distancia fenotípica para los dientes M¹ y M² (19 poblaciones) y aquella derivada del tipo de dieta (4 modos de subsistencia), los resultados muestran la existencia de una correlación significativa ($p<0,05$) entre las distancias fenotípicas y las distancias en las estrategias de subsistencia en cada uno de los modelos empleados en el análisis, excepto para el diente M¹ en relación a la matriz de subsistencia 1 (matriz binaria), que para M² muestra de igual modo correlación negativa, aunque significativa ($p<0,01$) (Tabla 5.38).

Tabla 5.38. Correlación entre las matrices de distancia fenotípica y estrategias de subsistencia.

	M ¹		M ²	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
Subsistencia 1	-0,026	0,357	-0,252*	0,001
Subsistencia 2	0,306*	0,000	0,264*	0,001
Subsistencia 3	0,224*	0,004	0,212*	0,006
Subsistencia 4	0,197*	0,009	0,215*	0,005
Geografía	0,162	0,090	0,051	0,303
Temperatura anual media	0,174	0,060	-0,004	0,473

Datos derivados del *test* de Mantel test a partir de 10.000 permutaciones. Coeficiente correlación (*r* Pearson) a $p<0,05$ (*). Subsistencia 1: matriz binaria; subsistencia 2: datos cuantitativos; subsistencia 3: caza y pesca tratados como una variable; subsistencia 4: horticultura y pastoralismo tratados como una variable.

El mayor porcentaje de correlación ($r > 0,2$; $p < 0,01$) se encuentra en la matriz de subsistencia 2 tanto en el diente M¹ como en el M². Para los modelos de subsistencia 3 y 4, la correlación con respecto a la distancia fenotípica es igualmente significativa ($r \approx 0,2$; $p < 0,01$) para ambos dientes (M¹⁻²). Sin embargo, no existe correlación significativa entre la forma con respecto a la geografía o las variables climáticas (en todos los casos $r < 0,1$; $p > 0,05$) cuando se consideran el conjunto de poblaciones con datos derivados acerca de su estrategia de subsistencia. Estos resultados se muestran contrarios cuando el análisis se realiza para 44 poblaciones (con ausencia de datos de dieta para el conjunto de poblaciones). En este contexto, el carácter dispar de los resultados parecen indicar que si consideramos un conjunto de poblaciones con datos relativos al tipo de alimentación, será la economía de subsistencia y no factores relacionados con la geografía o el hábitat climático, el factor que mostrará una mayor nivel de asociación con la morfometría dentaria.

Tabla 5.39. Correlación entre las matrices de distancia fenotípica y estrategias de subsistencia corregidos por los efectos de distancia geográfica y temperatura media anual.

Corrección distancia geográfica	M ¹		M ²	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
Subsistencia 1	-0,006	0,472	0,250*	0,000
Subsistencia 2	0,290*	0,001	0,264*	0,002
Subsistencia 3	0,207*	0,009	0,210*	0,009
Subsistencia 4	0,184*	0,015	0,212*	0,004
Corrección temperatura	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
Subsistencia 1	-0,022	0,411	-0,252*	0,001
Subsistencia 2	0,297*	0,001	0,267*	0,003
Subsistencia 3	0,208*	0,011	0,217*	0,007
Subsistencia 4	0,184*	0,014	0,218*	0,004

Datos derivados del *test* de Mantel parcial a partir de 10.000 permutaciones. Coeficiente correlación (*r* Pearson) a $p < 0,05$ (*). Subsistencia 1: matriz binaria; subsistencia 2: datos cuantitativos; subsistencia 3: caza y pesca tratados como una variable; subsistencia 4: horticultura y pastoralismo tratados como una variable.

Por otro lado, cuando la correlación en las conformaciones del diente con respecto a las estrategias de subsistencia es analizada atendiendo a la corrección (*test* Mantel parcial; $p < 0,05$) de la forma diente–dieta por los efectos de la distancia geográfica y la temperatura anual media (Tabla 5.39), los resultados no muestran tipos de correlación diferentes a las obtenidas mediante el modelo previo no corregido. No obstante, el porcentaje de correlación disminuye en todas las asociaciones excepto para la matriz de subsistencia 2 con respecto al fenotipo de M² que se mantiene en valores similares. Por otro lado, cuando se corrige por el efecto de la temperatura media anual, es posible observar de igual modo una pérdida en los porcentajes de correlación para el diente M¹, sin embargo para el M² la correlación es ligeramente superior.

El total de la variación morfométrica en M^1 queda registrada a partir del factor dieta (6,30%) en mayor medida que cuando se considera el climático (2,51%) o la variación fenotípica entre poblaciones en relación a la distancia geográfica (geodistancia) (1,83%) (Tabla 5.40). La combinación de clima y distancia geográfica explica un 3,51% del total de la variación de la forma en M^1 . La suma de los porcentajes de varianza explicada por dieta (6,30%) y la combinación de temperatura y geodistancia (3,51%) si no existe solapamiento entre factores, debería sumar 9,81% de la variación de la forma de M^1 . Efectivamente, cuando la regresión se hace con la combinación de dieta, clima y geodistancia, el porcentaje obtenido es de un 9,76% por lo que no parece haber solapamiento entre la dieta y el resto de factores, tal y como se presumía a partir de los resultados obtenidos en los *test* de Mantel parciales.

Tabla 5.40. Regresión múltiple multivariante de la variación morfométrica sobre factores de dieta y geo-ecológicos.

	M^1		M^2	
	% variación	<i>p</i>	% variación	<i>p</i>
Dieta	6,30	<0,0001	7,95	<0,0001
Temperatura media anual	2,51	<0,0001	2,81	0,0003
Geodistancia	1,83	<0,0001	5,44	<0,0001
Temperatura+Geodistancia	3,51	<0,0001	6,05	<0,0001
Dieta+Temperatura+Geodistancia	9,76	<0,0001	12,33	<0,0001

Morfometría del diente basada en coordenadas Procrustes. Geodistancia entre poblaciones desde el Valle de Omo (este de África). Regresión con 10.000 permutaciones a un nivel de significación de $p < 0,05$

Por otro lado, el mayor porcentaje de forma de M^2 queda igualmente explicado por la dieta (7,95%) seguido por la distancia geográfica (5,44%) y la temperatura media anual (2,81%) (Tabla 5.40). La combinación de temperatura media anual y distancia geográfica resulta en un 6,05%. La suma del porcentaje de varianza explicado por la dieta y el explicado por la combinación de factores de clima y geodistancia es de un 13,39%, sin embargo la combinación de factores (dieta + clima + geodistancia) ofrece un porcentaje de explicación de la varianza de un 12,33%, lo que implica un pequeño solapamiento entre efectos ($13,39\% - 12,33\% = 1,06\%$). Por lo tanto, aproximadamente una décima parte de la relación observada entre la forma de M^2 y la dieta está relacionada de igual modo con la variación fenotípica entre poblaciones y con el clima.

La relación entre la morfometría de M^{1-2} (30 y 28 coordenadas de forma respectivamente) y las estrategias de subsistencia de cada población, representadas por los porcentajes de caza, recolección, pesca, agricultura y pastoralismo fue

realizada de igual modo mediante análisis de 2B-PLS, generándose en ambos casos cinco ejes singulares por cada bloque de variables (Tabla 5.41).

Tabla 5.41. Valores y correlación de PLS entre bloques (2B-PLS) de morfometría y dieta en M¹⁻².

M ¹	Valor singular	<i>p</i> (perm)	% covariación	<i>r</i>	<i>p</i> (perm)
PLS 1	0,06947169	<0,001	79,826	0,51200	<0,001
PLS 2	0,02922162	<0,001	14,136	0,38593	<0,001
PLS 3	0,01782483	<0,001	5,260	0,37211	<0,001
PLS 4	0,00646828	0,007	0,693	0,23737	0,027
PLS 5	0,00097000	0,013	0,016	0,26353	0,004
M ²	Valor singular	<i>p</i> (perm)	% covariación	<i>r</i>	<i>p</i> (perm)
PLS 1	0,09305451	0,0050	68,878	0,30561	0,0134
PLS 2	0,05590494	<0,0001	24,860	0,29857	0,0326
PLS 3	0,02710399	<0,0010	5,844	0,40502	<0,0001
PLS 4	0,00718584	0,2638	0,411	0,34884	0,0003
PLS 5	0,00093849	0,7416	0,007	0,20772	0,3010

Las correlaciones (*r* Pearson) son significativas a *p*<0,05

En el caso del diente M¹ el primer par de ejes singulares (PLS1) explican el 79,89% del total de la covariación entre las coordenadas de forma y las estrategias de subsistencia. Por su parte, el primer eje singular de forma y el de estrategia de subsistencia presentan una correlación significativa (regresión PLS1: *r*=0,51; *p*<0,0001). El coeficiente de asociación general entre bloques ofrece una *R*_v=0,0983 significativa (*p*<0,0001) (Fig. 5.22a)

Para el diente M², el primer par de ejes singulares (PLS1) explican el 68,87% del total de la covariación entre las coordenadas de forma y las estrategias de subsistencia (Tabla 5.41). El primer eje singular de forma y el primero relativo a la estrategia de subsistencia presentan de igual modo una correlación significativa correlacionados de forma significativa (regresión PLS1: *r*=0,30561; *p*=0,0134), aunque menor que la obtenida para el diente M¹. El coeficiente de asociación entre bloques para M² es significativo (*R*_v=0,0589; *p*=0,0007) (Fig. 5.22b).

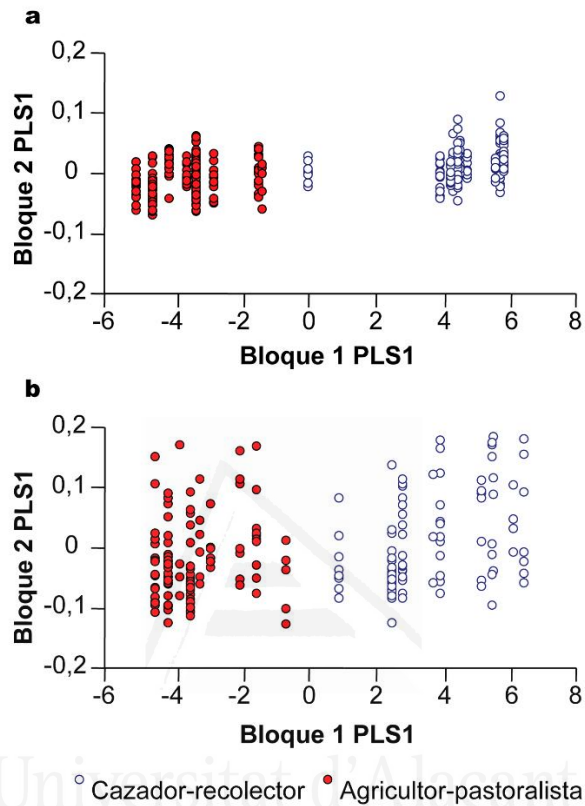


Fig. 5.22. Relación entre el PLS1 en función de la estrategia de subsistencia (Bloque 1) entre grupos cazadores-recolectores y agro-pastoralistas y la morfometría del diente (Bloque 2) M¹ (a) y M² (b).

Cuando consideramos la asociación entre bloques (forma y dieta), en ambos dientes se presentan un coeficiente significativo, si bien el porcentaje de covariación es menor para el diente M² $\approx 0,04\%$. Por ello, cuando se analiza la distribución entre grupos asociados a tipos de dieta dicotómicas, la variabilidad de los casos para el diente M¹ presentan una distribución de menor heterogeneidad y relacionada con niveles de covariación mayores entre la conformación del diente y la economía de subsistencia.

De este modo, cuando analizamos los vectores PLS1–2 construidos a partir de las categorías de alimentos que definen el tipo de dieta principal (derivados del bloque 1), podemos observar qué tipo de recursos sugieren una contribución en los porcentajes de covariación obtenidos por tipo de diente y su posible asociación con su conformación morfométrica (Fig. 5.23).

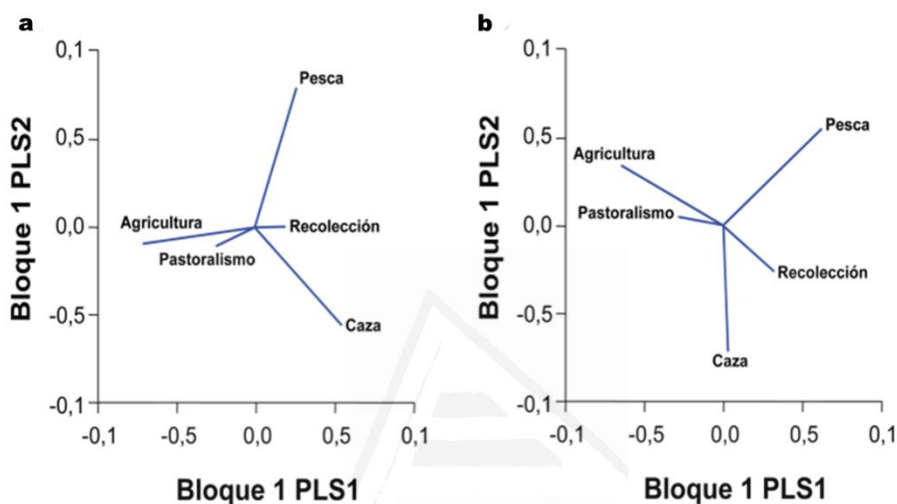


Fig. 5.23. Valores de los vectores PLS1–2 en función de la estrategia de subsistencia (Bloque 1) en el diente M¹ (a) y M² (b).

En relación al PLS1 del diente M¹, los valores positivos (PLS1 entre 0,188 y 0,542) se asocian con tipos de alimentos que definen estrategias alimentarias de tipo forrajeador, como la recolección, caza y pesca (Tabla 5.42).

Tabla 5.42. Valores de los dos primeros vectores PLS para las variables de las estrategias de subsistencia.

	M ¹		M ²	
	PLS1	PLS2	PLS1	PLS2
Recolección	0,18844666	-0,00929899	0,30941249	-0,24752475
Caza	0,54265336	-0,57814447	0,02553781	-0,72130591
Pesca	0,26074051	0,80043521	0,61552398	0,54612826
Pastoralismo	-0,25054033	-0,11791379	-0,29739917	0,04939177
Agricultura	-0,73434264	-0,10517755	-0,66052683	0,34329498

Por el contrario, aquellos tipos de alimentos vinculados a un tipo de estrategia agro-pastoril se encuentran asociados a valores negativos (PLS1 entre -0,250 y -0,734). Para el PLS2, la pesca es el único tipo de estrategia que muestra valores positivos (PLS2=0,800) y la caza presenta un rango de variación mayor

($PLS2=-0,578$) que la recolección ($PLS2=-0,009$) y la agricultura o pastoreo ($PLS2=-0,1$) (Tabla 5.42)

El modelo de dieta para el M^2 difiere en algunos aspectos con respecto al del diente M^1 (Fig. 5.24ab). El PLS1 muestra una asociación similar para las estrategias de caza-recolección ($PLS1$ entre 0,02 y 0,615) y agro-pastoril, sin embargo en este caso, el tipo de estrategia de producción de alimentos se expresa con valores positivos para el PLS 2 (0,04–0,343) (Tabla 5.42).

La asociación entre bloques de morfometría y dieta, configura dos modelos en el que la conformación del M^1 expresa en mayor medida una asociación con la dieta. Esta distribución es igualmente evidente cuando consideramos los valores del PLS1 del Bloque 2 (Fig. 5.24ab).

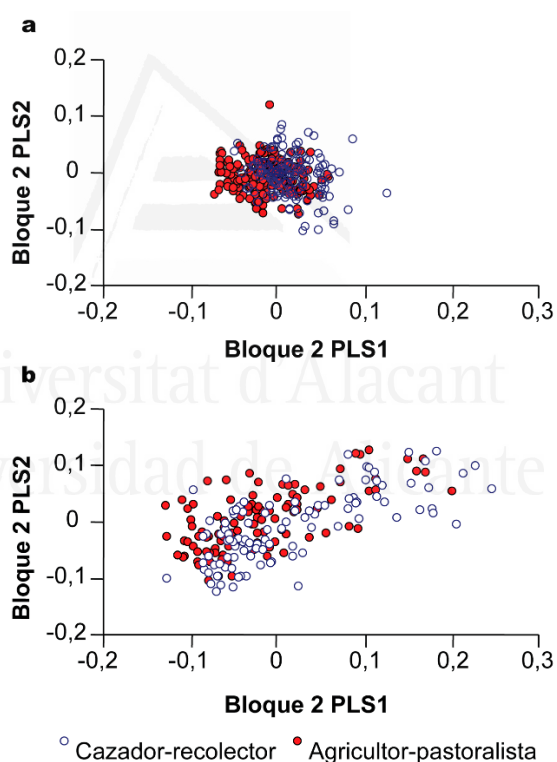


Fig. 5.24. Asociación entre PLS1–2 (bloque 2) por individuo agrupados por tipo de dieta para el diente M^1 (a) y el M^2 (b). Nótese que la distribución de los casos del Bloque 2 corresponde con los valores PLS derivados del tipo de estrategia de subsistencia (Tabla 5.42). Poblaciones cazadoras–recolectoras presentan valores de PLS1 positivos. Esta relación es en mayor medida evidente para el diente M^1 .

Si consideramos el tamaño relativo del diente (*CS*) en relación a la estrategia de subsistencia a partir de matrices de distancia (*test* Mantel; $p < 0,05$), los resultados (Tabla 5.43) muestran que ninguna matriz (subsistencia 1–4) se encuentran correlacionadas de forma significativa con el *CS*. Si bien para el diente M^1 , el nivel de significación aun no siendo inferior a $\alpha = 0,05$ es menor que para M^2 .

A su vez, todas las correlaciones en M^2 son negativas y $r < 0,1$, mientras que las obtenidas para M^1 son positivas, con excepción de su asociación con el patrón de subsistencia 1 que es negativo y en todo caso, las diferentes matrices de subsistencia en relación al *CS* son $r \geq 0,1$ y correlacionadas en un mayor porcentaje que con respecto al diente M^2 .

Con respecto a las distancias geográficas y el clima, sólo M^1 se correlaciona de forma positiva y significativa con la temperatura media anual.

Tabla 5.43. Correlación entre las matrices de distancia del tamaño dental (*CS*) geografía y factores ecológicos.

	M^1		M^2	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
Subsistencia 1	-0,103	0,067	-0,040	0,314
Subsistencia 2	0,111	0,088	-0,015	0,448
Subsistencia 3	0,122	0,060	-0,096	0,162
Subsistencia 4	0,112	0,082	-0,098	0,120
Geodistancia	-0,087	0,174	0,003	0,499
Temperatura media anual	0,174	0,029	0,076	0,252

Datos derivados del *test* de Mantel test a partir de 10.000 permutaciones. Coeficiente correlación (*r* Pearson) a $p < 0,05$ (*). Tamaño relativo del diente (*CS*: *Centroid Size*). Subsistencia 1: matriz binaria; subsistencia 2: datos cuantitativos; subsistencia 3: caza y pesca tratados como una variable; subsistencia 4: horticultura y pastoralismo tratados como una variable.

Universidad de Alicante

De igual modo, no se encontraron diferencias en tamaño (*CS*) entre las poblaciones con estrategias de subsistencia agricultores-pastoralistas/cazadores-recolectores ni para M^1 (ANOVA; $F = 3,0064$; $p = 0,12142$) ni para M^2 (ANOVA; $F = 1,7162$; $p = 0,45851$).

Finalmente, se expone un resumen de los resultados obtenidos con las distintas técnicas estadísticas aplicadas en la determinación de covariación entre forma o tamaño (CS) con las variables geográficas y ecológicas estimadas en este estudio (Tabla 5.44).

Tabla 5.44. Resultados de varias técnicas estadísticas de correlación en M¹⁻².

Técnica	M ¹		M ²	
	R ²	<i>p</i>	R ²	<i>p</i>
Mantel test Forma/Distancia(Km)*	0,012	0,031	0,009	0,042
Mantel test Forma/T ^a *	0,082	0,001	0,002	0,228
Mantel test Forma/Precipitación*	0,002	0,261	0,005	0,186
OLS PC1/Geodistancia Omo*	0,285	0,001	0,119	0,024
OLS LogCS/Geodistancia Omo*	0,065	0,092	0,041	0,193
OLS Varianza Intrapoblacional/Geo. Omo*	0,006	0,590	0,005	0,630
OLS Varianza Intracomplejo/Geo. Omo*	0,633	0,106	0,148	0,526
PLS Forma/Coordenadas Geográficas*	0,035	<0,0001	0,081	<0,0001
PLS Forma/T ^a y precipitación*	0,040	<0,0001	0,014	<0,0001
Mantel test Forma/Distancia(Km)	0,026	0,090	0,002	0,303
Mantel test Forma/T ^a	0,030	0,060	1,6x10 ⁻⁴	0,473
Mantel test Forma/Dieta2	0,093	0,001	0,069	0,001
Mantel test Tamaño/Distancia (Km)	0,007	0,174	9x10 ⁻⁵	0,499
Mantel test Tamaño/T ^a	0,030	0,029	0,005	0,252
Mantel test Tamaño/Dieta2	0,012	0,088	2,2x10 ⁻³	0,448
PLS Forma/Dieta	0,098	<0,0001	0,0589	<0,0001

(*)Análisis realizados con 44/42 poblaciones, el resto se realizó con una submuestra de 19 poblaciones. En negrita resultados significativos a $p < 0,05$

5.5. Estudios de integración y modularidad

5.5.1. Hipótesis de modularidad en la dentición superior postcanina

La evaluación de la hipótesis de que los premolares (P^3 y P^4) y los molares (M^1 y M^2) son módulos independientes dio como resultado un coeficiente R_v de 0,441 significativo ($p=0,0002$), no obteniendo ninguna partición con un coeficiente R_v menor que la hipótesis formulada *a priori* (Fig. 5.25). Estos resultados son congruentes con la hipótesis de que los premolares y los molares forman módulos independientes en la dentición superior postcanina.

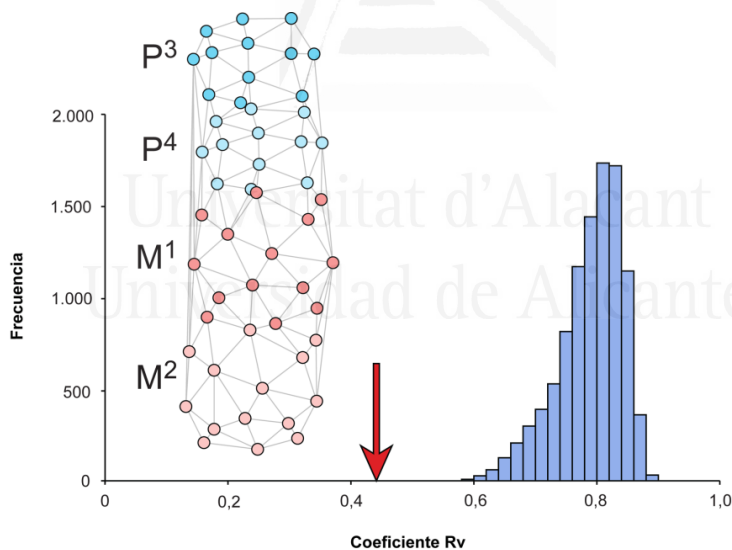


Fig. 5.25. Evaluación de la hipótesis de modularidad entre premolares (P^{3-4}) y molares (M^{1-2}). La flecha representa el coeficiente R_v obtenido para el modelo ($R_v = 0,4$; $p < 0,001$) y el histograma, la distribución de los coeficientes R_v con 10.000 particiones realizadas al azar. El modelo demuestra la presencia de dos módulos independientes para P^{3-4} (azul) y M^{1-2} .

Cuando se evaluó el grado de covariación entre los distintos dientes, se obtuvo de acuerdo a los resultados obtenidos en la hipótesis de modularidad, que

la integración entre dientes de un mismo módulo es mayor que entre dientes pertenecientes a distintos módulos (Tabla 5.45). No obstante, la covariación entre premolares y molares es significativa, dando evidencia que aun siendo módulos independientes existe cierto grado de integración. Además dentro de un mismo módulo, la integración es mayor entre dientes del módulo premolar (P^3 y P^4) ($R_v=0,4317$; $p<0,0001$) que las del módulo molar ($R_v=0,3867$; $p=0,0002$) (M^1 y M^2).

Tabla 5.45. Coeficientes R_v obtenidos para la covariación entre dientes.

Dientes	R_v	p
M^1 vs M^2	0,3867**	0,0002
P^3 vs P^4	0,4317**	<0,0001
M^1 vs P^3	0,3429**	0,0066
M^1 vs P^4	0,3164*	0,0245
M^2 vs P^3	0,2931*	0,0097
M^2 vs P^4	0,2714	0,0542

Covariación R_v significativa a $p<0,05$ (*) y $p<0,001$ (**)

5.5.2. Integración entre M^1 y M^2

La integración entre el primer (M^1) y segundo molar (M^2) superior, ($n=497$ individuos), muestra una covariación significativa con un coeficiente $R_v=0,11$ ($p<0,0001$). El análisis 2B-PLS generó 24 ejes singulares para cada bloque de variables. Los cinco primeros valores singulares recogen el 93,87% de covariación y una correlación significativa ($p<0,001$) de los pares PLS entre bloques (Tabla 5.46). El primer par de ejes singulares explican el 75,75% de la covariación entre M^1 y M^2 con una correlación significativa ($r=0,495$; $p<0,0001$). Los siguientes pares de ejes (PLS2–5) muestran de igual modo una correlación significativa ($r=0,43-0,29$; $p<0,001$), si bien con un porcentaje total de covariación muy inferior.

Tabla 5.46. Valores y correlación de PLS entre bloques (2B-PLS).

	Valor singular	p (perm)	% covariación	r	p (perm)
PLS 1	0,00016355	<0,0001	75,757	0,49584	<0,0001
PLS 2	0,00050296	<0,0001	7,164	0,37135	<0,0001
PLS 3	0,00039075	<0,0001	4,324	0,43655	<0,0001
PLS 4	0,00037623	<0,0001	4,009	0,32373	<0,0001
PLS 5	0,00030433	<0,0001	2,623	0,29132	0,0005

Todas las correlaciones (r Pearson) son significativas a $p<0,01$

La covariación morfológica entre ambos dientes (M^{1-2}) queda registrada a partir de la regresión del PLS1 de ambos bloques (Fig. 5.26) que recoge un 75,75% de varianza y permiten distinguir con respecto a la forma consenso, dos conformaciones del diente diferenciadas y representadas por los complejos Afridonti (valores negativos del Bloque 1 y del Bloque 2) y Sino-América (valores positivos).

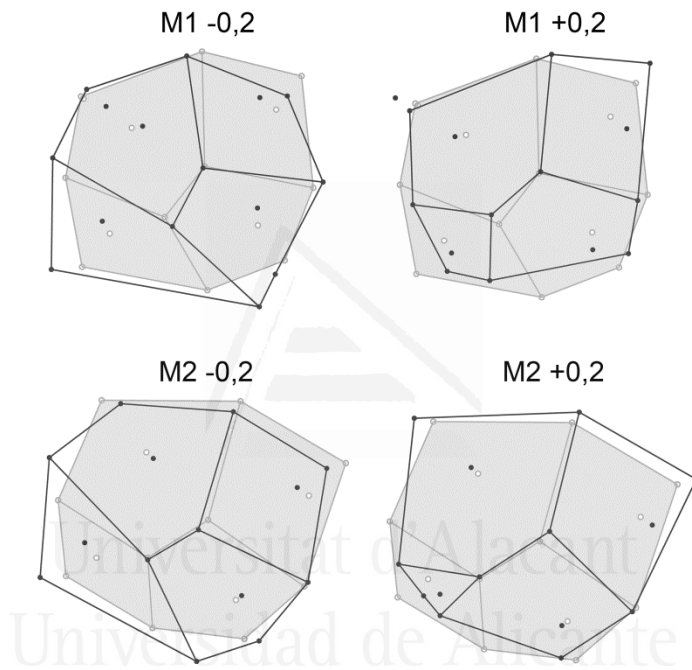


Fig. 5.26. Covariación entre M^1 y M^2 correspondiente al primer eje singular PLS1 entre bloques en la comparación intercomplejo dental. Los *wireframes* corresponden a la deformación (*target*) respecto al consenso (forma referencia en gris) en las dos direcciones más extremas de la covariación (-0,2 a +0,2). Nótese como los valores positivos expresan una constricción del hipocono y elongación del protocono y metacono en relación a los valores negativos.

5.5.3. Integración del trigón y talón en M¹ y M²

La distribución de la varianza a lo largo de los diferentes Componentes Principales (PCs) de forma, correspondiente a toda la configuración de *landmarks*, fue empleada para obtener una valoración general del grado de integración de las partes del diente. Para M¹ no existe ningún PC (el modelo extrae 26 PCs) (Fig. 5.27a) que individualmente cuente con una substancial proporción de la varianza y correspondiente a los individuos que conforman la muestra ($n=851$). Por el contrario, los 3 primeros PCs recogen únicamente un 35,71% de varianza, donde el PC1 con un 14,34% y el PC2 con un 12,70% de varianza se diferencian en $\approx 2\%$; a partir del PC3 la varianza es $<9\%$, y que en general indica niveles bajos de integración en la estructura del M¹.

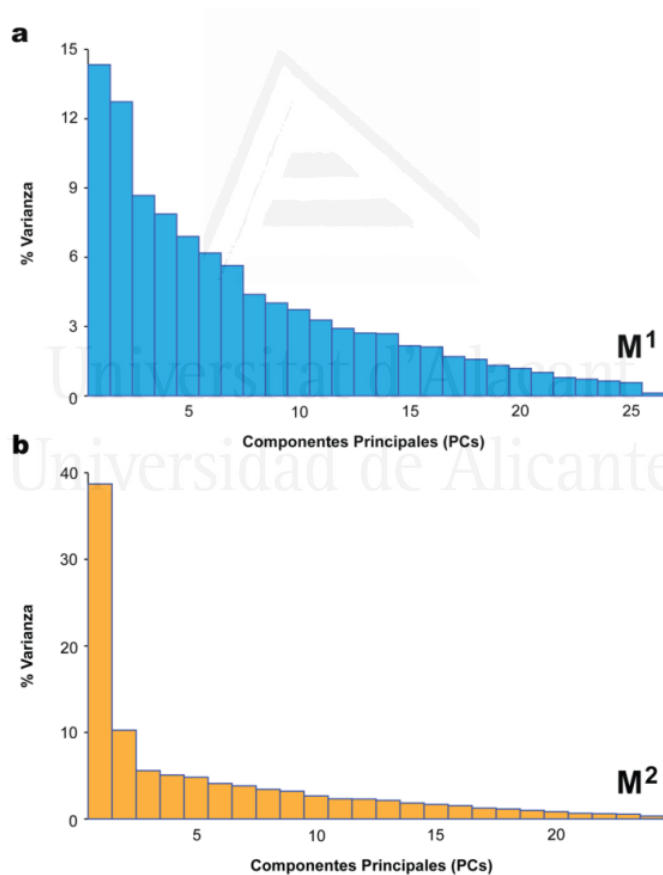


Fig. 5.27. Porcentaje de varianza explicada por los Componentes Principales (PCs) extraídos del análisis de integración para el diente M¹ (a) y M² (b).

La distribución del porcentaje de varianza de los PCs para el segundo molar superior (M^2 ; $n=531$ individuos), cuenta sin embargo, con una distribución de los PCs menos homogénea (Fig. 5.27b), donde el PC1 expresa un 38,7% de la varianza y el PC2 un 10,26%; a partir del PC3 de los 24 PCs extraídos en el modelo, la varianza es $<6\%$. La diferencia entre la proporción de varianza explicada por el PC1 y el PC2 ($\approx 28\%$) en el M^2 indica que se trata de una estructura con niveles mayores de integración con respecto al M^1 . Cuando se analiza la varianza de los valores singulares obtenidos del análisis del M^1 y M^2 (ANOVA; $F = 16,188$; $p < 0,0001$), es posible encontrar diferencias significativas entre conformaciones.

La covariación entre trigón-talón por diente (*PLS within configuration*), fue evaluada sin considerar la asignación específica de cada individuo, entre cada uno de los complejos dentales. El análisis 2B-PLS en M^1 generó 10 ejes singulares para cada bloque de variables, los cinco primeros valores singulares y los valores de correlación de los pares PLS entre bloques se muestran en la tabla 5.48. El primer par de ejes singulares explican el 42,74% de la covariación. De este modo, el primer eje singular de forma del trigón y el primer eje singular de forma del hipocono o talón en M^1 están correlacionados de forma significativa (regresión PLS1: $r = 0,76$; $p < 0,001$) (Fig. 5.28a).

Tabla 5.48. Valores y correlaciones de PLS entre el trigón-talón para M^1 y M^2 .

M^1	Valor singular	p (perm)	% covariación	r	p (perm)
PLS 1	0,00058150	$<0,001$	42,744	0,76594	$<0,001$
PLS 2	0,00044323	$<0,001$	24,833	0,59500	0,008
PLS 3	0,00036695	$<0,001$	17,021	0,55181	0,108
PLS 4	0,00021957	$<0,001$	6,094	0,40707	$<0,001$
PLS 5	0,00018720	$<0,001$	4,430	0,43210	$<0,001$
M^2	Valor singular	p (perm)	% covariación	r	p (perm)
PLS 1	0,00353478	$<0,001$	90,558	0,8670	$<0,001$
PLS 2	0,00090859	$<0,001$	5,983	0,7555	$<0,001$
PLS 3	0,00045746	$<0,001$	1,517	0,7360	$<0,001$
PLS 4	0,00031158	$<0,001$	0,704	0,5389	$<0,001$
PLS 5	0,00028682	$<0,001$	0,596	0,4540	$<0,001$

Las correlaciones (r Pearson) son significativas a $p < 0,01$

Para el diente M^2 , el análisis 2B-PLS generó de igual modo 10 ejes singulares para cada bloque de variables, recogiendo los cinco primeros PLS casi un 100% de covariación (PLS₁₋₅ = 99,35% covariación) a diferencia del 95,12% de

covariación de los PLS₁₋₅ para M¹. No obstante, la diferencia principal entre dientes observada una vez realizado el PCA se centra en la diferencia de covariación para el PLS1 entre conformaciones, existiendo >40% de diferencia en el % de covariación recogida en el 2B-PLS para el M² con respecto al M¹ (Tabla 5.48). En el diente M², el primer par de ejes singulares explican el 90,55% de la covariación. El primer eje singular de forma del trigón y el primer eje singular de forma del talón se encuentran correlacionados de forma significativa (regresión PLS1: $r = 0,86$; $p < 0,001$) (Fig. 5.28b). El segundo par de ejes singulares de igual modo se correlacionan de forma positiva y significativa (regresión PLS2: $r = 0,75$; $p < 0,001$), sin embargo la diferencia en la covariación es <80% con respecto al PLS1.

El valor del coeficiente Rv para M¹ es de 0,19 significativo ($p < 0,0001$) y para M² es de 0,53 significativo ($p < 0,0001$), resultados que son acordes a las diferencias de varianza en los valores singulares extraídos del PCA, indicando nuevamente que la estructura del M² se encuentra en un nivel de integración mayor con respecto a la obtenida para el M¹.

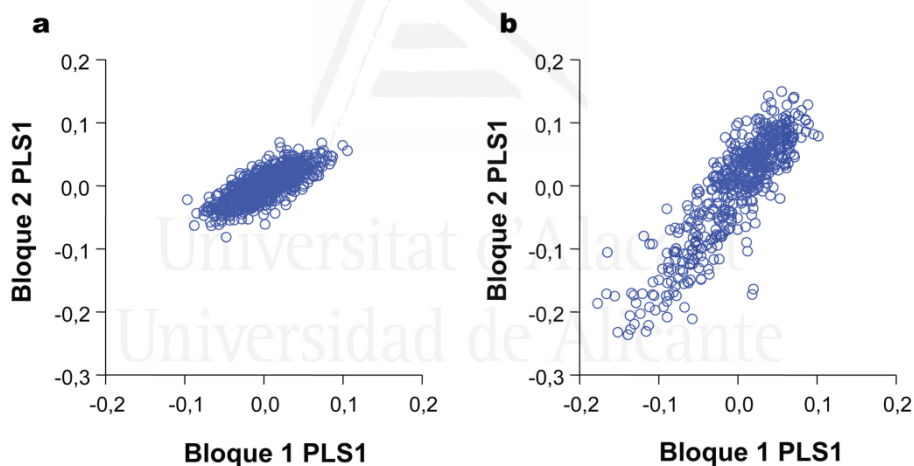


Fig. 5.28. Relación entre el bloque 1 (trigón) y bloque 2 (talón) en función del PLS1 para M¹ (a) y M² (b). El porcentaje de covariación es diferente entre PLS1 de M¹ (42,7%) y del M² (90,5%). Los Rv son significativos a $p < 0,0001$.

La diferencia en el porcentaje de covariación registrada entre el trigón–talón para los dientes M¹ y M², queda expresada de igual modo cuando analizamos con detalle las diferentes conformaciones considerando el PLS1 (Fig. 5.29).

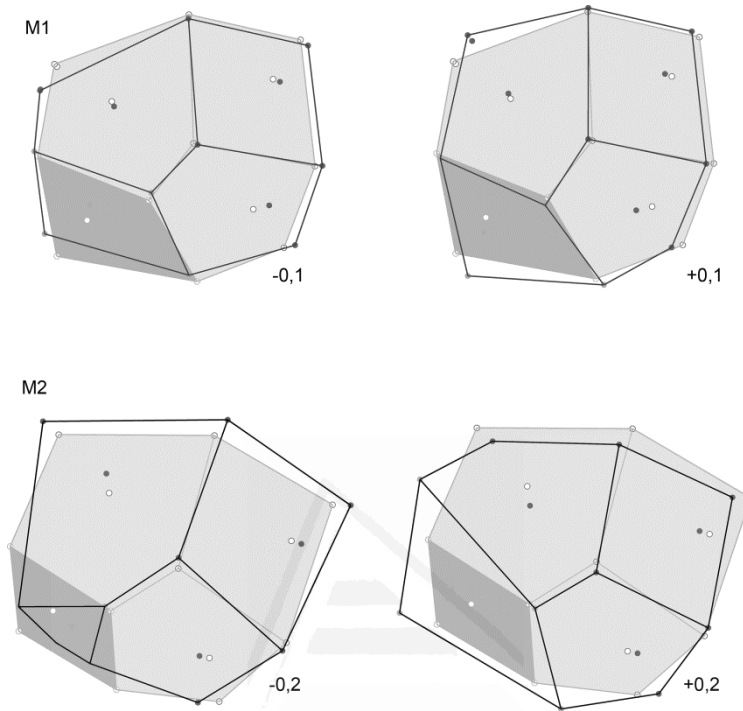


Fig. 5.29. Covariación entre el trigón y el talón (gris oscuro) en M^1 y M^2 correspondientes al primer eje singular PLS1 en la comparación intercomplejo dental. Los *wireframes* corresponden a la deformación (*target*) respecto al consenso (forma referencia en gris) en las dos direcciones más extremas de la covariación morfométrica. Nótese como los cambios en el talón con respecto a la forma consenso son más acusados para el M^2 con una elongación para valores positivos y constricción para los negativos y que expresan un protocono mayor.

De este modo, la variación entre extremos para el M^1 queda limitada en un rango menor que para M^2 , así los valores positivos y negativos del PLS1 ($-0,1$ a $+0,1$) registran pequeñas diferencias con respecto a la forma consenso que afectan al trigón en el protocono y al talón, mostrando un grado mayor de dilatación en el extremo positivo y que se correspondería con un modelo dental en mayor medida Afridonti, diferente en conformación con respecto a aquellos individuos de poblaciones agrupadas en complejos asiáticos o americanos. Existiendo una covariación porcentual en M^1 menor que para el diente M^2 , el registro de la variación morfométrica es igualmente mayor. En efecto, los valores extremos del PLS1 en M^2 demuestran como aquellos casos, fundamentalmente de población Afridonti, que se encuentran en valores positivos, muestran un talón de

mayor tamaño con respecto a la forma consenso (ver Fig. 5.29) que afecta a la estructura y configuración del talón, dilatando el metacono y contrayendo el protocono y paracono. Por el contrario, poblaciones asiáticas y en mayor medida aquellos casos clasificados dentro del complejo Sino-América, presentan una reducción importante del talón con respecto a la conformación de referencia y que afecta de forma notoria la configuración del trigón, dilatando las cúspides protocono y paracono.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

6. Discusión

«Personalmente, estaría encantado si hubiera vida después de la muerte, sobre todo si me permitiera continuar aprendiendo sobre este mundo y sobre otros, si me diera la oportunidad de descubrir cómo termina la historia».

Carl Sagan

6.1 Errores metodológicos y análisis de configuraciones en Morfometría Geométrica

Errores morfométricos en el análisis dental

El error morfométrico por desgaste indica que en ausencia de desgaste severo, las diferencias en la forma de M¹ son debidas en mayor medida a la variabilidad relacionada con el factor población. Si bien hay que considerar que la evaluación para este estudio se ha realizado con molares superiores y por lo general, presentan valores de desgaste en relación a la edad, menores que los de la mandíbula (Gómez et al., 2008).

Nuestro error de fotografiado es aproximadamente de un 6%, valores superiores que los de otros estudios, sin embargo, tampoco parece influir de forma significativa en el registro de *landmarks*. Los trabajos que valoran el error de medición en morfometría dentaria son escasos, algunos demuestran que la orientación del diente en su registro y soporte fotográfico en 2D puede afectar cuantitativamente los resultados obtenidos (Gharaibeh, 2005). Gómez-Robles et al. (2008) encuentran errores promedios asociados a la orientación del diente del 1,23% a través del registro de *semilandmarks*, y del 3,2% cuando el análisis se deriva de *landmarks*.

Aunque el cálculo de la distancia euclídea de cada *landmark* al centroide de la configuración puede ser una buena aproximación para evaluar de modo general el error de fotografiado (Gómez-Robles et al., 2008), hay que tener en cuenta que el cálculo del verdadero error de cada *landmark* puede ser subestimado, sobre todo para aquellos *landmarks* más alejados al centroide y lo contrario en aquellos *landmarks* cuya distancia al centroide es menor (von Cramon-Taubadel et al., 2007). Empleando una metodología similar para la adquisición de imágenes, otros trabajos (Souday, 2008) obtienen resultados satisfactorios con un error inferior al 5% en un análisis de Fourier. Este tipo de % de error se asume como no significativo (Bailey, 2004; Gómez-Robles et al., 2008).

En lo referente al error de digitalización, cualquiera de los métodos empleados indica que este tipo de error no influye de forma significativa en el

análisis de la variabilidad morfométrica dental. Además, en este trabajo para controlar el error interobservador todas las digitalizaciones fueron realizadas por la misma persona. Cuando se obtuvo la distancia promedio de todos los *landmarks* al centroide, los valores fueron similares a los obtenidos por Gómez-Robles et al. (2008) que encuentran errores promedios asociados a la digitalización de los *landmarks* del 0,63% cuando el registro incluye a los *semilandmarks*, y del 2,24% cuando el análisis se deriva únicamente de *landmarks*. Cuando el error de digitalización se obtuvo a través del cálculo de la disparidad morfológica (1,3%), se obtienen valores similares a los establecidos en trabajos previos (Martín-Torres et al., 2006). No obstante, la variabilidad entre-observadores puede generar un porcentaje de error mayor (Galbany et al., 2005), si bien otros estudios morfométricos del diente no han encontrado errores interobservador superiores al 6% y con un alto índice de correlación entre observaciones ($r > 0,75$) (Gamarra et al., 2011).

Uso de landmarks y semi-landmarks, poder discriminante e identificación de caracteres discretos

En general, los trabajos de GM aplicado a dientes diferencian en sus configuraciones el uso de *landmarks* y *semilandmarks* (Martín-Torres et al., 2006; Gómez-Robles et al., 2008). No obstante, existen dudas acerca de realizar este tipo de distinciones, tanto en sus ventajas como en sus inconvenientes, llegando a la conclusión que las configuraciones diseñadas deben recoger, de la forma más exacta posible, la geometría de la forma que se quiere estudiar (MacLeod, 1999). En este sentido, la clasificación de los *landmarks* en tipo I, II o III se relaciona con su capacidad de representar puntos matemáticos con significado de homología biológica entre estructuras, siendo los *landmarks* tipo III aquellos puntos matemáticos deficientes en al menos una coordenada ya que dependen de la localización de otros *landmarks* o se ven constreñidos a la propia forma del objeto en estudio, como el final de un largo diámetro, el fondo de una concavidad o simplemente el hecho de formar parte del borde de una forma, considerándose de este modo *landmarks* menos fiables (Bookstein, 1991). Es por ello que en cualquier manual de GM se desaconseja su uso, prefiriéndose la utilización de tipo I y II (Zelditch et al., 2004). Ciertas estructuras, como los dientes, carecen sin embargo de suficientes *landmarks* de tipo I y II, así la configuración de *landmarks* se ha implementado o combinado con la de *semilandmarks*, que son puntos localizados a lo largo de una curva y con características matemáticas del mismo tipo que las que caracterizan a los *landmarks* tipo III (Bookstein, 1997).

El tratamiento matemático de los *semilandmarks* puede realizarse de distintas formas y una de ellas es tratarlas como *landmarks* otorgando el mismo peso matemático a cada punto de la configuración tal y como se ha hecho en el modelo 1 y 2. No obstante, en el modelo 3 los *semilandmarks* son sometidos a un proceso de “sliding” (deslizamiento) sobre la curva sobre la que se sitúan, resaltando las diferencias entre los *landmarks* y *semilandmarks* de la configuración.

La distribución de la varianza que explica cada modelo depende del número de *landmarks* y *semilandmarks* incluidos en cada configuración y la varianza total aumenta con el número de *landmarks*. No obstante, es el modelo 1 de 14 *landmarks* el que presenta un varianza total mayor. Por otro lado, la pequeña cantidad de varianza obtenida en los modelos 2 y 3 lleva a pensar que no es únicamente el tratamiento matemático realizado sobre los *semilandmarks* la que conlleva la obtención de un valor más bajo de la varianza, sino que además estos modelos donde se analiza el contorno, recogen una varianza real menor de la forma sujeta a estudio que cuando estas se basan en la morfología de la superficie oclusal de la corona. Por tanto, la varianza similar obtenida entre los modelos 2 y 3 arroja dudas sobre la utilidad de realizar una distinción matemática entre *landmarks* y *sliding-semilandmarks* ya que se obtienen distancias Procrustes entre pares de grupos muy similares, resultado que se complementa con el alto valor de correlación obtenido en el análisis 2B-PLS entre el modelo 2 y 3. Si bien es cierto que en la matriz de confusión corregida, el porcentaje de clasificación correcta mejora en el modelo 3 con *sliding-semilandmarks* respecto al modelo 2. Respecto al modelo 1, todos los resultados parecen indicar que distingue en mayor proporción la variación entre los grupos analizados, obteniéndose con este modelo las mayores distancias Procrustes entre grupos y el porcentaje de clasificación correcta más alto.

Si el objetivo de la GM es emplear configuraciones que incluyan la mayor información morfológica posible sobre la estructura bajo estudio y de ahí el uso de combinaciones de *landmarks* y *semilandmarks* (Zelditch et al., 2004), también es cierto que el diseño de la configuración de *landmarks* debe realizarse con el objetivo de analizar la hipótesis de trabajo que queremos contrastar (Oxnard & O’Higgins, 2009) y debe de igual modo seleccionarse de forma óptima el tipo de información que los *landmarks* que seleccionemos nos van a proporcionar. En nuestro caso, no parece que recoger el *outline* del diente proporcione un mayor modelo informativo, mientras que la localización de *landmarks* tipo III es para nuestra hipótesis de trabajo la opción más beneficiosa.

A partir de los resultados obtenidos en este trabajo, parece que a la hora de confeccionar una configuración de *landmarks* que nos ayude a realizar una discriminación en la morfología dental de poblaciones humanas modernas, es la

calidad de la información proporcionada por éstos y no la cantidad lo que permite conseguir el objetivo de clasificar distintas morfologías dentales.

En este sentido, existen trabajos de morfología dental en chimpancés que demuestran que distintas configuraciones basadas en únicamente *landmarks* o combinaciones de *landmarks* y *semilandmarks* expresan diferencias en la precisión de la clasificación a nivel de especie y subespecie, sin embargo, aumentar la información de forma registrando además contornos y/o superficies oclusales sólo aumentaría ligeramente la exactitud en la clasificación respecto a una configuración basada en unos pocos *landmarks*, por tanto, la morfología dental ofrece información relevante desde un punto de vista taxonómico incluso cuando el número de *landmarks* utilizado es limitado (Skinner et al., 2009).

Si bien, otros trabajos que también exploran el uso de distintos tipos de configuraciones en análisis taxonómicos de distintas especies de homínidos (Gómez-Robles et al., 2011b), han encontrado que los modelos que combinan *landmarks* y *semilandmarks* proporcionan un porcentaje mayor de clasificación correcta ofreciendo la filogenia que mejor refleja las relaciones filogenéticas entre homínidos.

Por otro lado, en los últimos años diferentes trabajos han utilizado las técnicas de GM para desarrollar el análisis de la aparición o pérdida de estructuras morfológicas dentales a lo largo de la evolución (*evolutionary novelties*) (Klingenberg, 2008b; Polly, 2008; Gómez-Robles et al., 2011a). La aparición de ciertas estructuras biológicas puede ocurrir de forma rápida en la evolución, de modo que los cambios morfológicos asociados a una estructura no necesariamente responderán a un reajuste de unas características morfológicas contantes, sino la aparición de caracteres completamente nuevos (Klingenberg, 2008b). En este sentido, existen multitud de trabajos que han investigado desde un marco especialmente teórico los mecanismos del desarrollo que dan lugar a estas *evolutionary novelties* (e.g. Jernvall, 2000; Salazar-Ciudad, 2006).

Desde un contexto práctico asociado a la metodología de la GM, puesto que las estructuras biológicas sometidas a estudio requieren de una estricta correspondencia de *landmarks* bajo todos los individuos estudiados, estas estructuras repentinas pueden ser un problema a la hora de configurar un modelo de *landmarks* y se ha generado controversia respecto al modo en que caracterizarlas (Adams et al., 2004; Klingenberg, 2008b; Polly, 2008).

La aproximación más sencilla es excluir los *landmarks* que no están presentes en todos los individuos analizados (Adams et al., 2004) y analizar estas novedades indirectamente a través de la influencia que estas novedades tienen sobre la reorganización de los *landmarks* homólogos de la configuración (Marcus et

al., 2000), sin embargo no parece que esta opción recoja adecuadamente los cambios de forma.

En consecuencia, Polly (2008) sugiere analizar estas novedades evolutivas bajo el modelo “*homology-free*” de caracterización del fenotipo y que responden al uso de *semilandmarks* en los contornos y superficies donde no es posible la localización de *landmarks* homólogos. Sin embargo, en ocasiones es posible la aproximación al estudio de novedades y pérdidas estructurales a partir del uso de *landmarks*, considerando la aparición de estructuras como una serie de transformaciones en donde los *landmarks* que delimitan la estructura convergen en un mismo punto cuando dicha estructura desaparece, lo que se conoce como configuración de *landmarks* degenerada (en la que los *landmarks* coinciden en la misma posición espacial) (Klingenberg, 2008b).

Finalmente estudios sobre la morfología dental en homínidos (Gómez-Robles et al., 2011a) han combinado ambas metodologías “*homology-free*” y configuración de *landmarks* que delimiten la novedad morfológica evitando el problema acerca de la ambigüedad en la homología de ciertos puntos anatómicos.

En base a la metodología propuesta por Klingenberg (2008b), en nuestro modelo 2 los *landmarks* 7 y 15 colapsan en una posición nula en los individuos que carecen totalmente de cualquier expresión del rasgo de Carabelli, y a diferencia del modelo de *landmarks* propuesto por Gómez-Robles (2011a) que recoge la cúspide 5 en molares inferiores, no es necesario la delimitación en el outline con un *landmark* accesorio con dudosa homología sino que es el propio *landmark* 7, el cual está presente en todos los individuos, el que delimita y marca el punto de máxima curvatura del protocono exista o no una cúspide accesorio.

En este contexto y tal y como se preveía del análisis anterior (comparación modelo de *landmarks* y *semilandmarks*), únicamente los modelos de *landmarks* permiten proporcionar distancias Procrustes altamente significativas entre pares de poblaciones. Además, el Análisis Discriminante entre pares de combinaciones ASUDAS proporciona unos porcentajes de clasificación correcta del 100% para el modelo 2 (15 *landmarks*), siendo un 45% más bajo para el modelo 1 (14 *landmarks*) y menos del 50% de clasificación correcta para el modelo 3 de *sliding-semilandmarks*. Por tanto, de los resultados obtenidos se desprende que cada hipótesis de trabajo requiere de un diseño de *landmarks* particular y específico, configurado con el objetivo de recoger la información morfométrica acorde a los objetivos iniciales planteados y derivados del registro de la estructura a analizar (Oxnard & O’Higgins, 2009).

6.2. Modularidad dental

Modularidad de la dentición postcanina en poblaciones humanas modernas

La dentición como un todo constituye un módulo en el desarrollo, parcialmente independiente de otras partes del esqueleto que le rodea (Stock, 2001), aunque el grado exacto de independencia fenotípica y genética está aún por clarificar (Butler, 1995; Stock, 2001; Miller et al. 2007). A pequeña escala, cada diente es un módulo del desarrollo independiente, dado que cada germe dental puede “desarrollarse en gran parte independientemente del contexto donde ocurra” (Wagner et al. 2005). Las observaciones desde el punto de vista evolutivo y del desarrollo proporcionan evidencias para considerar la modularidad en la dentición en dos escalas anatómicas. Por un lado, los gérmenes dentales son capaces de desarrollarse independientemente incluso de forma ectópica (Song et al. 2008), pero al mismo tiempo, la total dentición de un organismo constituye un relativo módulo independiente, como queda demostrado por la pérdida total de la dentición en diversos grupos de tetrápodos (Davit-Béal et al. 2009). Esta paradoja demuestra la organización jerárquica en la que pequeños módulos están integrados en módulos mayores y más complejos (Wagner, 1996). Sin embargo, estos apuntes solo ofrecen un entendimiento incompleto en lo que se refiere a los factores que constriñen la evolución dental en los distintos clados.

De acuerdo a los trabajos clásicos de Bateson (1894) y Butler (1967) los dientes son un paradigmático ejemplo de estructura merística. La matriz merística de la dentición causa que los dientes evolucionen como parte de un sistema más que como órganos independientes (Townsend et al., 2009). Dentro de este sistema el efecto de “campo” morfogenético puede controlar la diferenciación y la forma final del diente en tres tipos distintos: Incisivos, caninos y molares (Butler, 1939), aunque la teoría clonal propone que cada diente está determinado intrínsecamente (Osborn, 1978). Dahlberg (1945) adaptó el concepto de Butler a la dentición humana añadiendo un campo premolar al paradigma inicial de tres campos morfogenéticos (Townsend et al. 2009) aunque ha sido argumentado que los premolares son miembros modificados del “campo” molar (Butler, 1995).

Efectivamente los resultados derivados del análisis de la hipótesis de modularidad (Klingenberg, 2009) apoyan la existencia de un módulo premolar y un módulo molar en la dentición superior postcanina. Nuestros análisis de integración entre los diferentes dientes (P^3 a M^2) revelan un fuerte y significativo coeficiente de covariación entre todos los dientes. Sin embargo y a diferencia de estudios previos en los que los coeficientes de covariación entre todas las piezas de la dentición postcanina eran similares (Gómez-Robles & Polly, 2012), nuestros resultados ofrecen un coeficiente R_v más elevado y con mayor nivel de significación entre los dientes pertenecientes al mismo módulo lo que apoya la hipótesis de la existencia de un módulo premolar y un módulo molar, idea que estaría en concordancia con otros trabajos de genética cuantitativa.

La genética cuantitativa se apoya en el hecho de que la variación fenotípica que observamos en una población puede ser descompuesta en varianza debida a efectos genéticos, no-genéticos y varianza debida a efectos de covariación (Falconer, 1981). Las correlaciones fenotípicas pueden de forma similar ser descompuestas en un componente genético y uno no-genético proporcionando la oportunidad de evaluar la estructura de la varianza genética que subyace en el fenotipo (Hlusko, 2015). La justificación de esta aproximación se construye en parte en el concepto de integración morfológica (Olson & Miller, 1958) que explica que rasgos fenotípicos estarán correlacionados cuando compartan un patrón del desarrollo o funcional común. Las unidades integradas que constituyen un módulo se identifican a través de la correlación fenotípica que permiten estimar las correlaciones genéticas (Cheverud, 1988; Mezey et al., 2000; Ehrich et al., 2003). Por la tanto es el concepto de modularidad (Wagner & Altenberg, 1996) el que incorpora las evidencias de los mecanismos que subyacen la integración morfológica. Los módulos pueden ser clasificados como genéticos (definidos por una matriz de covarianza genética), del desarrollo (definidos por mecanismos correlacionados precursores de un rasgo), funcionales (definidos por la interacción de estructuras que llevan a cabo una función particular) y evolutivos (definidos por la observación de la correlación a lo largo del tiempo) (Klingenberg, 2008a). Esta tipología modular no es excluyente y pueden influenciarse mutuamente dando lugar a la covariación morfológica (Cheverud, 1996).

Análisis de genética cuantitativa del tamaño dental de las arcadas en ratones y babuinos revela que la variación en la dentición anterior y posterior es independiente desde el punto de vista genético indicando la existencia de dos módulos (Hlusko & Mahaney, 2009; Hlusko et al., 2011). Muchos linajes de mamíferos responden a esta dicotomía entre la dentición anterior y posterior lo que ha llevado a Hlusko y colegas desarrollen la hipótesis de la existencia de una arquitectura genética que caracteriza la dentición de mamíferos.

Lo interesante de estos estudios en relación a nuestros resultados es que también se han encontrado evidencias de sub-módulos dentro del módulo postcanino en babuinos (Hlusko & Mahaney, 2009; Hlusko et al., 2011). Las correlaciones genéticas han resultado ser significativas entre el tamaño de premolares y molares. Además y coincidiendo con nuestros datos morfológicos, la correlación es superior entre los dientes de una misma clase. Los estudios de genética interpretan este patrón de covariación como una evidencia de pleiotropía incompleta entre premolares y molares. Otros estudios recientes de análisis fenotípico en la dentición maxilar de primates (Grieco et al., 2013; Ribeiro et al., 2013) también encuentran que premolares y molares son un sub-módulo de un módulo jerárquicamente superior. Por otro lado, las observaciones de los patrones de tamaño de la dentición post-canina en *Australopithecus* sugieren que la modularidad genética de los babuinos también caracteriza al clado de los homínidos incluyendo nuestra especie (Hlusko, 2015).

Por otro lado, y también en desacuerdo con estudio previos (Gómez-Robles & Polly, 2012), nuestros resultados de integración también han revelado que el coeficiente de covariación es mayor entre los dientes del módulo premolar que los del módulo molar y además la covariación entre premolares y molares es mayor con M^1 que con M^2 .

Si atendemos a la integración desde un punto de vista funcional, parece razonable que el coeficiente de covariación entre premolares y primer molar superior sea más elevada que con respecto a M_2 . La anatomía de los premolares les permite participar por un lado con los caninos en el desgarrar de los alimentos y por otro lado con los molares en la molienda de éstos. Si tenemos en cuenta los tiempos de erupción, los premolares y el primer molar superior, participan conjuntamente en la trituración de alimentos mucho antes de la erupción de M_2 que no es hasta los 12-13 años de edad (Hillson, 1996).

Integración entre el trigón y el talón en M^1 y en M^2

Siguiendo el razonamiento de Wagner (1984), el diente más variable es también el más integrado. La evaluación de los eigenvalues y el análisis 2B-PLS revela la mayor integración en el diente más variable, M^2 . Resultados similares en los que una alta integración está ligada a una alta disparidad morfológica se han observado en las regiones molares de carnívoros, lo que ha sido explicado como resultado de una fuerte presión selectiva sobre esta región (Goswami & Polly, 2010).

Por otro lado el diente menos variable (el más estable) es el menos integrado, M^1 . Otros estudios (Gómez-Robles & Polly, 2012) presentan resultados similares, sin embargo incluyen también en el análisis M^3 , obteniendo como resultado que es el tercer molar (dentro de la serie molar maxilar) el más variable y

por tanto el más integrado. El orden de integración de acuerdo a nuestros resultados y a los de Gómez-Robles y Polly (2012) parece ser $M^1 < M^2 < M^3$, orden que coincide con la concentración de morfógenos supuesta por la teoría de los campos morfogenéticos, en la que una mayor concentración de sustancias morfogenéticas en la zona central de los campos morfogenéticos estaría en relación con una mayor estabilidad métrica y morfológica de las piezas del centro del campo, en nuestro caso el primer molar superior M^1 (Butler, 1939) y cuanto más alejada esté una pieza dentaria de la zona de máxima concentración más podrá desviarse de la “morfología tipo” exhibida por la pieza clave ubicada en esa zona de máxima concentración.

Por otro lado la existencia de factores restrictivos o *constraints* sobre la producción de variables fenotípicas podría llevar a la canalización epigenética que implicaría la existencia de vías de desarrollo determinadas que conducen a un fenotipo estándar a pesar de las perturbaciones genéticas y/o ambientales (Waddington, 1942; King & Stansfield, 1985). La existencia de canalización implica que muchos caracteres tengan una variabilidad muy pequeña, que se mantiene estable a través de la historia evolutiva de un grupo, a pesar de que pueda acumularse variabilidad genética en el genotipo del grupo (Hall, 1992). Y en este sentido, el primer molar superior es un ejemplo muy claro de canalización no solo en la especie humana sino en todo el género de homínidos.

La asociación entre la alta integración morfológica y la alta variabilidad morfológica viene de la necesidad de que estructuras altamente variables estén fuertemente integradas para mantener su correlación estructural y por tanto su funcionalidad. En nuestro caso, la alta integración de M^2 frente a la encontrada en M^1 demuestra un consistente patrón de reducción del hipocono en donde las cúspides del trigón, especialmente el protocono y el metacono, también cambian para compensar la reducción de la cúspide distal, mientras el paracono permanece más estable, resultados que son acordes con estudios que demuestran que las cúspides mesiales son más conservativas (Corruccini, 1979; Kondo & Yamada, 2003; Takahashi et al. 2007).

La presencia o ausencia y el tamaño relativo de las diferentes cúspides en los molares, constituyen la diferencia más visible durante la evolución de los homínidos y dentro de los humanos actuales. Jernvall (2000) explica la alta frecuencia de pérdida de cúspides en los molares más distales como consecuencia de una temprana terminación en la morfogénesis de las cúspides lo cual lleva a una paedomorfosis dental en el que el diente no desarrolla completamente su patrón de cúspides. Tiempo y espacio pueden verse involucrados en este patrón incompleto de formación de cúspides y ambos señalan a una substancial influencia epigenética sobre la complejidad y morfología dental (Townsend et al., 2003). La

temprana formación y calcificación del protocono y especialmente del paracono puede dejar un pequeño margen espacial para que las cúspides más distales puedan formarse en las mandíbulas humanas modernas más pequeñas (más cortas) (Trinkaus, 2003). Respecto a las restricciones de tiempo, un fenómeno de heterocronía por postdesplazamiento (en el que el inicio del desarrollo es tardío) puede que retrase el inicio de desarrollo dental en las especies de homínidos más modernas, mientras que el ritmo de desarrollo y la señal de “offset” permanecerían igual que en especies anteriores (Alberch et al., 1979). Este modelo puede explicar la reducción estructural de las piezas más distales y en los casos más extremos su total desaparición (ausencia de M^3) debido a inicialización tardía de la morfogénesis y la relativa temprana terminación del desarrollo dental. Es decir, el tiempo de inicio absoluto y relativo de formación de esmalte y dentina en cada condensación celular, la tasa de proliferación celular y una serie de factores ambientales actuando en diferentes momentos del desarrollo de los dientes determinarían la presencia o ausencia de cúspides. Con respecto a los factores ambientales, el distanciamiento en el inicio de formación de las piezas dentales (Beynon & Dean, 1988) favorecería la discordancia de caracteres a lo largo de las series dentarias. Por consiguiente, la disparidad morfológica de ciertas piezas dentales respecto a la morfología tipo exhibida por el diente clave de su serie se debería tanto a cambios genéticos como epigenéticos y perturbaciones ambientales capaces de sobrepasar los umbrales de la canalización original, y a ensayos de nuevas vías de desarrollo, bien permitidas, bien favorecidas por selección según las interpretaciones (Y'Edynak, 1989).

Patrones de variación y covariación. Integración entre M^1 y M^2

Una de las aproximaciones más frecuentes en las comparaciones de patrones de integración es la realización de análisis de componentes principales y análisis de mínimos cuadrados parciales para posteriormente compararlos entre sí (Klingenberg et al., 2001, 2003). Cabría esperar que en algunas estructuras, los patrones principales de variación representados por los cambios de forma asociados con los primeros componentes principales obtenidos, fueran parecidos a los principales patrones de covariación obtenidos entre estructuras (Klingenberg, 2014).

Si atendemos a los estudios de variación fenotípica entre complejos, es la morfología del hipocono la que en términos generales domina la variación morfoespacial cuando los análisis se realizan de forma independiente con M^1 y M^2 situando en ambos casos a los complejos Afridonti y Sino-americano en los extremos opuestos de la variación morfológica. De igual modo, cuando realizamos los estudios de covariación entre molares, puede observarse como el hipocono también marca el patrón dominante de variación, permitiendo distinguir claramente

distintos patrones fenotípicos y enfatizando por tanto la fuerza de integración entre ambas estructuras del módulo molar y apoyando la hipótesis de la existencia de un módulo molar gobernado por una misma arquitectura genética cuya variación tiene como resultado la distinción morfológica dental entre complejos.

Una de las consecuencias de la integración morfológica es que la variación se concentra más en unas direcciones que en otras en el espacio de forma. Esta dirección asociada con la mayor variación genética ha sido planteada como “la línea de mínima resistencia” (Schluter, 1996). Estas direcciones son importantes porque la dirección de la respuesta evolutiva a la selección se desvía de la dirección original de selección hacia la dirección de la línea de mínima resistencia (Schluter, 1996; Martínez-Abadías et al., 2012), en este sentido el segundo molar superior cuya estructura intrínseca está mucho más integrada sería el componente, dentro del módulo molar estudiado, que podría expresar los cambios evolutivos debidos a selección.

Por otro lado, es importante señalar que nuestros resultados de covariación varían dependiendo del número de individuos analizados. El análisis de modularidad (P^3 a M^2) se realizó con una muestra de 33 individuos y en este caso el valor de integración entre M^1 y M^2 fue superior al obtenido cuando el mismo análisis de integración se realizó únicamente entre M^1 y M^2 con una muestra próxima a los 500 individuos, mientras que estudios previos de integración morfológica entre M^1 y M^2 ($n=30$) en humanos modernos (Gómez-Robles & Polly, 2012) obtuvieron valores del coeficiente de Escoufier R_v similares a los obtenidos en nuestros análisis cuando la muestra también era pequeña.

Estudios metodológicos han demostrado que los valores de R_v son dependientes del tamaño de la muestra, y que los coeficientes disminuyen cuando la muestra aumenta (Smilde et al., 2009) especialmente cuando las muestras son inferiores a 100 (Fruciano et al., 2013). Por tanto, los valores de integración entre dientes obtenidos en el análisis de modularidad deben observarse con cautela y para confirmar los patrones de integración del módulo premolar y molar sería conveniente aumentar el número de individuos que presenten la dentición postcanina completa.

6.3. Variabilidad morfométrica dental y procesos de selección

Distribución geográfica y variación fenotípica del diente

Los patrones de variación genético-fenotípica humana permiten construir modelos de diversificación para comprender el origen y evolución del hombre moderno (Stringer & Andrews, 1988; Manica et al., 2007).

Diferentes marcadores moleculares, tanto derivados del ADN nuclear como del ADNmt, sugieren niveles bajos de diferenciación poblacional en grupos humanos modernos atendiendo a la dispersión geográfica desde un origen común africano (Campbell & Tishkoff, 2008). La distribución de esa variación genética demuestra en qué medida la mayoría de la diversidad existe dentro de las poblaciones. De este modo, los datos genéticos sugieren que aproximadamente un 10% del total de la diversidad ocurre entre las grandes regiones geográficas o continentes, un 5% entre las poblaciones de una misma región y el 85% dentro de las poblaciones (e.g., Lewontin, 1972; Latter 1980; Stoneking, 1993, Jorde et al., 1995; Barbujani et al., 1997). Estos procesos de selección presentan por tanto, directas implicaciones en el registro de la variabilidad fenotípica. La detección de niveles reducidos de diferenciación poblacional, implica por consiguiente que la mayor parte de la variabilidad genética queda registrada entre individuos de un mismo grupo y no como resultado de la variación entre grupos (Henn et al., 2012).

Diversidad de varianza morfométrica Afridonti y la expansión de complejos dentales euroasiáticos

Tanto los modelos de diversidad genética (Cann et al., 1987; Stoneking & Cann, 1989; Stoneking, 1993) como fenotípica de caracteres cráneo-dentales (Howells, 1989; Lahr, 1996; Irish, 1997; Hanihara & Ishida, 2005; Manica et al., 2007; Hanihara, 2008), demuestran la existencia de una mayor variabilidad intrarregional en el África Sub-Sahariana. Este patrón regional particular ha sido interpretado como una clara evidencia del origen único y localizado de los humanos anatómicamente modernos, siendo la heterogeneidad definida en el ADNmt aquello que indicaría el tiempo de divergencia y modelo de dispersión *Out of Africa* (OOA) (Cann, 1997; Gibbons, 1992; Willson & Cann, 1992).

Dentro del escenario definido por la genética cuantitativa (Prugnolle et al., 2005), conjugado con los patrones de variación en estructuras fenotípicas, como aquellos derivados del cráneo (Manica et al. 2007; von Cramon-Taubadel & Lycett, 2008), el *Bottleneck* en el modelo *OOA*, reflejaría la dispersión de un grupo de humanos modernos y su emigración desde África hacia Próximo Oriente con un tamaño efectivo entre 1000 y 2500 individuos (Eller et al., 2009). En este contexto, la pérdida de variabilidad genética respondería al modo en que las bandas de cazadores-recolectores poblaron el resto de continentes. Este proceso de expansión conllevó una reducción de variación genética, una vez colonizado un nuevo hábitat, proporcional al número de fundadores (Ramachandran et al., 2005).

Los análisis comparativos basados en el sistema ASUDAS, sitúan a las poblaciones del África Sub-Sahariana en una posición marcadamente distinta de otras poblaciones en cuanto a la expresión de rasgos dentales se refiere, lo que conllevó a definir el complejo dental Sub-Sahariano (*Sub-Saharan Dental Complex*; Irish, 1997). Sumado a la alta variabilidad fenotípica y genética africana, junto con la pérdida de diversidad conforme aumenta la distancia geográfica a un supuesto origen africano, apoya el modelo *Out of Africa (OOA)*, junto con el hecho de expresar frecuencias elevadas de caracteres ancestrales (Wood & Abott, 1983; Wood & Engleman, 1988). En este contexto, la divergencia (MMD), demuestra como especies fósiles gráciles presentan una mayor similitud (menor distancia MMD) con respecto al grupo subsahariano, mientras que divergen en mayor medida cuando se comparan con el complejo Sino-americano y Eurodonti, al presentar elevadas frecuencias de rasgos derivados (Irish, 1997).

Atendiendo a las diferentes divisiones basadas en complejos dentales (Scott & Turner, 1997; Irish, 1997), los análisis de GM aportados apoyan la identidad morfológica dental de los complejos. Tanto para el diente M^1 como en para M^2 , es posible detectar cambios en la conformación intercomplejo derivadas en mayor o menor medida de la frecuencia de rasgos no-métricos en la topografía oclusal que delimitan su divergencia. De este modo, considerando que la variabilidad fenotípica dental responde a un modelo evolutivo neutral, podemos inferir a escala global la dispersión de las poblaciones humanas. Por ejemplo, la distribución de los complejos dentales, cuando atendemos a la morfometría del diente M^1 sitúa en extremos opuestos del morfoespacio al complejo Afridonti y Sino-americano, quedando el resto de complejos en posiciones intermedias entre estos dos fenotipos bien diferenciados. Del mismo modo, las distancias Procrustes entre complejos derivadas de M^2 , demuestran como el complejo Afridonti presenta las distancias más elevadas y significativas respecto al resto de complejos, sin embargo, estas distancias obtenidas a partir de M^1 son inferiores a las de M^2 . Estableciendo patrones morfométricos diferencias producto de la variación en el fenotipo y variantes anatómicas de la superficie oclusal del diente (Kenyhercz et al., 2014)

El estudio de la estructura poblacional africana actual es importante para entender la migración *OOA* (Harding & McVean, 2004). La alta variabilidad genética africana varía substancialmente entre regiones como resultado de una profunda estructura poblacional en el continente. Además, existe una fuerte correlación negativa de la diversidad genética africana con respecto a la distancia desde el suroeste africano, reforzando la teoría de efecto fundador para las poblaciones africanas (Henn et al., 2011).

Los estudios de los patrones de polimorfismos en el ADN autosómico muestran en qué medida los cazadores-recolectores que sobreviven en la actualidad mantienen una excepcional diversidad genética y alguno de estos grupos, como los San, Hadza o Mbuti fueron los primeros en divergir de una población ancestral (Tishkoff et al. 2009; Patin et al., 2009; Henn et al., 2011). En concreto, los grupos de lengua *click* como los bosquimanos del Kalahari presentan la mayor diversidad genética (Kim et al., 2014).

Estudios genéticos que emplean las secuencias completas del genoma de grupos Khoesan, sugieren que la población ancestral que dio lugar a estas poblaciones presentó un gran tamaño demográfico hasta su separación de las poblaciones no-Khoesan ≈ 150.000 y 100.000 años. Por el contrario, los ancestros de los no-Khoesan, incluyendo a grupos bantú y otros no-africanos, experimentaron una disminución de su tamaño poblacional después de la separación y pérdida de más de la mitad de su diversidad genética. El registro paleoclimático indica que la precipitación en el sur de África aumentó hace entre 100.000 y 80.000 años, mientras que el oeste y centro de África se hizo progresivamente árido, diferencias climáticas que pueden estar relacionadas con la divergencia de variabilidad entre las poblaciones africanas (Kim et al., 2014). Que las poblaciones Khoesan del sur de África representen el grupo que antes divergió de los africanos, no excluye una salida y posterior expansión desde el noreste de África de un grupo que con posterioridad se extendió por el resto de continentes (Henn et al., 2011). Además, es posible que el norte de África se hubiese mantenido despoblado durante mucho tiempo y posteriormente ocupado por las poblaciones durante la expansión *OOA* (Henn et al., 2012). De hecho, una serie de efectos fundadores sugiere una sucesiva expansión de poblaciones desde el sur de África que se diseminaron hacia el este, oeste y centro de África y eventualmente al norte del continente. Posteriormente, un pequeño grupo de humanos del noreste africano continuó esta expansión hacia Eurasia, Oceanía y finalmente las Américas (Henn et al., 2012).

Los no-africanos, representan una fracción poblacional separada de un ancestro africano no-Khoesan (Tishkoff et al., 2009; Petersen et al., 2013; Pickrell et al., 2014). Los análisis de correlación entre la diversidad genética y posición geográfica entre poblaciones africanas indican que la migración de los primeros humanos modernos comenzó en el sudoeste africano cerca de la costa de Namibia y Angola, áreas que en efecto corresponde al territorio de los actuales San, mientras

que las coordenadas para la migración *OOA* se sitúan en el noreste africano, cerca del punto medio del Mar Rojo (Tishkoff et al., 2009).

Cuando atendemos a la distribución de las poblaciones del complejo Afridonti, formado por poblaciones de África central (grupos pigmeos y no-pigmeos Bantú) junto a poblaciones de África del Sur, en este caso considerando a los San, cabría esperar una variabilidad morfométrica baja entre grupos. No obstante, la distancia en ambos dientes difiere para las poblaciones del centro y sur de África. Considerando los rasgos no-métricos dentales de los Khoesan, podemos observar como expresan muchas y diferentes características únicas en comparación con otros grupos Sub-saharianos, incluyendo los Bantú, presentando además gran cantidad de rasgos diferenciados en un diente de menor tamaño (Irish, 1993) y que podría corresponder con un proceso de aislamiento y ausencia de flujo génico mayor de lo esperado (Tobias, 1972; Tishkoff et al., 2009).

Por otro lado, si consideramos las rutas de dispersión desde el *OOA* y pensamos en Asia meridional como el punto donde existió una divergencia genética entre europeos y asiáticos (Oppenheimer, 2003), cabría esperar distancias similares entre el complejo Afridonti y Eurodonti y entre el complejo Afridonti y Sunda-Pacífico y en este sentido ambas distancias son semejantes, coincidiendo a su vez con estudios previos derivados de rasgos dentales no-métricos (Irish & Guatelli-Steinberg, 2003). Además, el complejo Sunda-Pacífico se dispone en una posición intermedia entre el complejo Sahul-Pacífico y Sino-americano y las distancias morfométricas lo sitúa más cerca de estos complejos, tal y como cabría esperar teniendo en cuenta la historia poblacional de las migraciones humanas durante el Holoceno (Oppenheimer, 2003).

Por otro lado, la menor distancia Procrustes al complejo Afridonti en M^2 la presenta el complejo Sahul-Pacífico, resultados que del mismo modo son coincidentes con los derivados de la morfología dental (Irish & Guatelli-Steinberg, 2003). Sin embargo, no parece lógica *a priori* la relativa proximidad fenotípica respecto a la gran distancia geográfica ente África y Australia. No obstante, son evidentes las relaciones genéticas y fenotípicas entre poblaciones (Giblett, 1969; Nurse et al., 1985; Howells, 1989; Brace & Tracer, 1992; Turner, 1992; Stringer et al., 1997; Stoneking et al., 1997). Cavalli-Sforza (1993) incluso sugirió que las poblaciones procedentes de África hace $\approx 60.00-50.00$ años ya habrían desarrollado las habilidades necesarias para alcanzar Australia. Sin embargo, no necesariamente debe subyacer una relación biológica entre ambas poblaciones, y existen otras explicaciones para estas semejanzas fenotípicas, incluyendo la selección paralela (Nurse et al., 1985) o la plesiomorfia (Stringer et al., 1997; Irish, 1998).

Las distancias documentadas entre otros complejos como el Indodonti respecto a los demás, tanto para M^1 como para M^2 , lo sitúan más próximo al complejo Sunda-Pacífico que al Eurodonti. Los análisis de polimorfismos genéticos muestran que las poblaciones de Sur de Asia se sitúan entre las

poblaciones del Oeste y Sudeste asiático (Cavalli-Sforza et al., 1994) mientras que los análisis lingüísticos, congregan a la mayoría de lenguas europeas y de Asia meridional bajo la misma familia de lenguas Indo-europeas (Ruhlen, 1994). En este sentido, se ha supuesto que las poblaciones modernas estuvieron bajo el influjo de un riguroso *Bottleneck* hace ≈ 75.000 años coincidiendo con la gran erupción del Toba (Ambrose, 1998; Jorde et al., 1998). Este supuesto se apoya en la asunción de que el *OOA* aconteció antes de la erupción del Toba y según las evidencias de las capas de cenizas depositadas en la India, es probable que la mayor parte de la población se extinguiese y subsecuentemente la India fuera recolonizada por poblaciones del este y del oeste (Kivisild et al., 2003). Aunque la Sundadonia podría haberse extendido a la costa este de la India, la frecuencia de rasgos no-métricos en el diente en poblaciones prehistóricas del norte de la India revelan la medida en que las poblaciones prehistóricas del sur de Asia presentan distancias de divergencia (MMD) más próximas a las poblaciones Europeas (Lukacs & Pal, 2013).

El complejo Eurodonti para M^1 se sitúa en el morfoespacio morfométrico en una varianza homogénea con respecto al complejo Afridonti y Sunda-Pacífico. No obstante para M^2 observamos cómo las máximas distancias las presenta con ambos extremos de la variabilidad morfológica, con respecto al complejo Afridonti y Sino-americano, siendo la mínima distancia la que lo separa del complejo Sunda-Pacífico. De nuevo estas disposiciones morfoespaciales podrían explicarse si atendemos a que las primera poblaciones que abandonaron África hace ≈ 80.000 años y alcanzaron la Península Arábiga divergieron en aquellas que continuaron colonizando el este Asiático, probablemente recorriendo el litoral del océano Índico y aquellas que esperaron hasta hace por los menos 50.000 años para dirigirse hacia el norte y el oeste hasta alanzar Turquía y Oriente Próximo (Oppenheimer, 2003). Bajo este escenario, el análisis de los cambios evolutivos en la morfología dental durante el Pleistoceno tardío en Europa señalan un cambio gradual en la morfología hasta alcanzar las condiciones modernas, desde unos europeos tempranos (procedentes de África y del Oeste de Asia), pasando poblaciones del Paleolítico Superior europeo hasta el actual complejo Eurodonti (Bailey, 2006). Sin embargo, otras propuestas defienden la existencia de un escenario en Europa de evolución morfológica desde la condición ancestral Neanderthal (Brace, 1964b; Crummett, 1994), no concluyentes si atendemos a la variación no-métrica (Bailey, 2006).

El complejo Eurodonti, se caracteriza principalmente por la ausencia de rasgos más que por la presencia de estos. Sin embargo, los europeos presentan una alta incidencia del tubérculo de Carabelli, incluso con porcentajes elevados de máxima expresión, sin ser un carácter típicamente europeo (Scott & Turner, 1997; Turner & Hawkey, 1998). Los rasgos que distinguen la dentición europea, el hipocono de molares superiores y el hipoconúlido de molares inferiores, destacan por su alta frecuencia de ausencia en mayor medida que por una elevada frecuencia

de presencia, dibujando un modelo de dispersión de poblaciones humanas recientes distribuidas en el oeste de Eurasia (Mayhall et al., 1982; Scott & Turner, 1997).

El modelo de Proto-Sundadoncia y su divergencia fenotípica

El registro de caracteres dentales permite inferir la dispersión de las poblaciones del sudeste asiático y Australia en el Pleistoceno tardío. Los complejos Sunda- y Sahul-Pacífico muestran tanto similitudes como diferencias en relación a las características topográficas del diente (Turner & Scott, 1997). Los dientes de aborígenes australianos registran un conjunto de características suficientemente distintiva para designar un complejo paralelo a los previamente definidos como Sinodontes y Sundadonte (Townsend et al., 1990; Hanihara, 1992) y definir el modelo proto-Sundadonte al presentar algunas similitudes con respecto al Sundadonte (Turner, 1990). El patrón proto-Sundadonte (Turner, 1992; Hanihara 1992) sugiere un hilo común subyacente a toda la variación biológica asiática y congruente con la genética poblacional (Nei & Roychoudhury, 1993).

Desde la Arqueología, existe la documentación que Sahul (conformado por Australia, Nueva Guinea y Tasmania) fue poblado como muy pronto entre hace ≈ 60.000 y 40.000 años (Green, 1994). Desde el punto de vista genético, los aborígenes de Australia y los de Nueva Guinea se encuentran más relacionados entre sí que con respecto a cualquier otro grupo (Nei & Roychoudhury, 1982, 1993; Cavalli-Sforza et al., 1994). En este sentido, la relación entre Australia y Nueva Guinea se presume algo distante, probablemente por su profunda raíz en el tiempo, dado que aunque el puente terrestre que las une estuvo conectado durante el Pleistoceno, posteriormente ambas poblaciones quedaron aisladas cuando el puente de tierra que las unía quedó cubierto por las aguas hace ≈ 12.000 años (Green, 1994).

Los estudios de ADNmt han propuesto que desde el OOA se siguió una ruta chua por el sur bordeando Arabia y la India hasta alcanzar Australia (Macaulay et al., 2005). Prácticamente todas las poblaciones no-africanas, pertenecen a uno de los dos grandes macro-haplogrupos M o N, ambos descendientes de L3. Los primeros humanos que salieron de África portando con ellos el haplogrupo L3 se habrían dirigido hacia el sur de Asia. Una vez en la India surgiría el haplogrupo M y de igual modo en la propia ruta costera, surgiría en algún punto el haplogrupo N cuyos principales grupos descendientes son los haplotipos R (Macaulay et al., 2005). Sin embargo, estudios recientes parecen indicar que los primeros colonizadores de Australia que llevaban consigo el haplotipo N(xR) pudieron seguir una ruta por el norte, saliendo de África por el Levante a través de la Península de Sinaí en lugar de por el estrecho de Bab el Mandeb y que no implicase la India como una de las etapas de la migración, lo cual no excluye la existencia de una expansión por la ruta

costera a lo largo del sur de Asia (Fregel et al., 2015). Siguiendo la ruta del norte, los ancestros de los futuros australianos, habrían llegado posiblemente hasta las montañas Altai en el sur de Siberia, donde se habría encontrado con otro tipo de población que coexistía con Neanderthales, el hombre de Denisova. Los estudios genéticos de los restos de Denisova revelan que este homínido también pudo haberse hibridado con ancestros de nuestra especie (Meyer et al., 2012), en concreto con australianos, melanesios, grupos del este de indonesia y otros de Filipinas (Reich et al., 2011).

En lo que respecta a los estudios craneométricos, es clara la existencia de dos patrones morfológicos. Uno que define el este asiático (Sunda) y otro el australiano (Sahul) (Storm, 2000). Comparadas con las características morfológicas de China y Java, los Australo-melanesios retienen un patrón morfológico más generalizado (entendido como una retención de una morfología primitiva, un patrón robusto no especializado que puede encontrarse de forma extendida en cráneos de humanos modernos de finales del Pleistoceno) (Lahr, 1992; Groves & Lahr, 1994; Storm, 1995). Las diferencias morfológicas parecen indicar que Wallacea (zona biogeografía que comprende las islas de Timor, Flores y Sulawesi) pudo haber sido una frontera para el intercambio genético entre las poblaciones de Sunda y Sahul, Si bien, los bajos niveles marinos hace $\approx 60.000-50.000$ años (Chappell & Shackleton, 1986) pudieron haber hecho posible la llegada de los primeros australianos. Respecto a la cuestión de una o varias oleadas migratorias, la información genética y morfológica disponible (Cavalli-Sforza et al., 1994; Storm, 1995) sugiere una primera oleada que resultó predominante y que posteriores migraciones tuvieron un efecto limitado en el *genepool* previamente establecido.

Los resultados obtenidos en el análisis de la morfometría del diente confirman que las distancias y diferencias entre estos grupos del complejo Sahul no es muy elevada, aunque es superior a la de otros grupos del mismo complejo. En concreto, las distancias Procrustes obtenidas para M^{1-2} sitúan al complejo Sunda-Pacífico más próximo a Sahul que a cualquier otro complejo y viceversa. A su vez, si atendemos al complejo Sino-americano, podemos comprobar como existe una mínima distancia registrada para ambos dientes con respecto al complejo Sunda-Pacífico. En este contexto, los primeros estudios de morfología dental en el este de Asia dividieron al Complejo Dental Mongoloide (Hanihara, 1968) en los patrones dentales de Sundadoncia (Turner, 1987, 1990), cuyo centro de distribución fue la plataforma Sunda actualmente sumergida, y la Sinodoncia, distribuida en el Norte y las Américas.

El complejo Sundadonte se caracteriza por presentar un patrón dental ligeramente más simplificado y retención de algunas otras características en relación al patrón dental del noreste asiático. Por ejemplo, los segundos molares inferiores con cuatro cúspides (ausencia de la quinta cúspide o hipoconúlido) son más comunes en los Sundadontes que en el noreste asiático o nativos americanos. De igual modo, el tercer molar superior (M^3) se retiene con más frecuencia en el sur

con respecto al norte (Scott & Turner, 1997). Por el contrario, en el norte, el patrón dental se intensifica (expresión más pronunciada de incisivos en pala) y se especializa (frecuencias muy elevadas de primeros molares inferiores con 3 raíces). El patrón dental del noreste asiático es compartido por chinos, japoneses, mongoles, siberianos y todas las poblaciones nativas americanas. En general, la Sundadoncia, parece ser el patrón dental menos divergente o más generalizado, según en el modelo de MMD establecido a partir de los rasgos no-métricos del diente (Turner, 1992).

Por su parte, la Sinodoncia estuvo ya probablemente presente a finales del Pleistoceno en el norte de China, por lo que se desprende del análisis de algunos de los cráneos de Zhoukoudian (Turner, 1983a). Además de los estudios dentales, los estudios lingüísticos (Ruhlen, 1987) arqueológicos y geográficos (Bellwood, 1985) y otras evidencias antropológicas (Chaboksarov, 1966; Bowles, 1977) apoyan la división norte-sur del este asiático.

Se ha sugerido que el patrón Sinodonte evolucionó a partir del Sundadonte por deriva en una estructura poblacional de pequeños grupos cerca del ártico, puesto que no existe ninguna tendencia consistente en relación al aumento o decrecimiento de las frecuencias de los rasgos dentales no-métricos, relativos a una consideración de tipo adaptativa y porque además, si únicamente la selección fuese la responsable, tanto las poblaciones europeas del Paleolítico Superior como las del norte de Asia, habrían evolucionado en un patrón dental similar (Turner, 1992).

Es probable que efectos aleatorios produjeran la Sinodoncia cuya MMD establecida a partir de rasgos no-métricos la sitúa divergente y con un alto grado de especialización con respecto a las medias a escala global (Turner, 1987, 1990). En este sentido nuestros resultados son concordantes con los modelos establecidos, situando al complejo Sino-americano muy próximo al complejo Sunda-Pacífico y divergente respecto al resto de complejos dentales, alcanzado la máxima distancia con respecto al complejo Afridonti seguido del complejo Eurodonti. Si atendemos en concreto a la variación morfométrica del M^1 , observamos como el complejo Sunda-Pacífico presenta la mínima distancia con respecto al complejo Sahul-Pacífico, distancias equidistantes con respecto a Sino-América e India y máxima distancia con respecto al patrón dental Afridonti y Eurodonti. A partir de M^2 las distancias aumentan, aunque son proporcionales, quedando en una posición intermedia en la distribución morfoespacial de los complejos dentales.

Esta distribución, podría esperarse para una región que habría sido habitada durante mucho tiempo y con la cantidad de individuos suficientes como para crear una red consistente de crecimiento poblacional, inhibiendo los tipos de divergencia y procesos microevolutivos que acontecieron en otras poblaciones que quedaron aisladas en el norte de Europa, noreste de Asia y las Américas. Por tanto, asumiendo que las divergencias biológicas evolucionan a partir de condiciones más generalizadas o menos divergentes, la Sinodoncia podría claramente presentar su origen a partir de un patrón Sundadonte más generalizado. Las características poco

divergentes del patrón Sundadonte y las semejanzas entre el patrón Sinodonte y Proto-sundadonte (complejo Sahul-Pacífico) derivaron en la formulación de una hipótesis desplazamiento en continuidad (*Shifting continuity*), en la que la proto-Sundadoncia define un patrón dental ancestral para todos los humanos modernos, situando al hipotético ancestro común en el sudeste Asiático en lugar de en África (Turner, 1992, 1995).

Entender las primeras rutas migratorias que los humanos modernos tomaron para llegar de África a Asia es esencial para resolver la controversia acerca del origen del hombre moderno. La estructura de las poblaciones del este de Asia fue en primer momento analizada con algunos marcadores genéticos (Zhao et al., 1986; Zhao & Lee, 1989; Weng, et al., 1989), encontrando diferencias entre las poblaciones del norte y del sur de China después de milenios de historia en común y de migraciones entre ambas regiones. Los estudios de ADNmt indican que las poblaciones del este Asiático descienden de un único ancestro común (Ballinger et al., 1992). Con posterioridad, otros marcadores de microsatélites autosómicos (Chu et al., 1998) confirmaron un origen común africano para las poblaciones del este de Asia, a pesar de que el norte y el sur confirmaban su divergencia. El modelo más aceptado para las antiguas migraciones en Asia a partir de análisis del cromosoma Y es el que sugiere un origen desde el sur y una posterior migración hacia el norte (Su et al., 1999).

El escenario que podemos imaginar es una migración desde el sudeste asiático hacia el norte. En términos de varianza fenotípica, parece existir el desarrollo de una morfología mongoloide en dos etapas (Lahr, 1996). Las características típicas mongoloides son la cara achatada, bóveda ancha, pómulos altos y nariz estrecha. Además, otra característica de las poblaciones mongoloides es la Sinodoncia, aunque carecemos de evidencias que interrelacionen caracteres cráneo-dentales. La primera etapa de la mongolización, con algunas características como las caras achatadas y bóvedas redondas y con una morfología dental Sundadonte, tuvo lugar en el sudeste asiático hace ≈ 40.000 años. Poblaciones con esta morfología generalizada se designan como “mongoloides del sur” y se expandieron geográficamente hacia el norte de Asia, alcanzando Japón y Beijing, tal y como puede observarse en los fósiles de Minatogawa en Japón de hace ≈ 20.000 años y en los de Zhoukoudian en China que parecen tener una morfología generalizada más que una típicamente mongoloide (Lahr, 1996). Probablemente es mucho más tarde, a principios del Holoceno cuando la morfología típicamente mongoloide apareció en el norte de Asia, posiblemente durante el último máximo glacial hace ≈ 18.000 años. En este periodo, las poblaciones del este de Asia se dislocaron en pequeñas unidades y la típica morfología mongoloide emergió en un relativo corto periodo de tiempo de aislamiento y diferenciación. Después, esta morfología típicamente mongoloide se expandió al noreste asiático (Lahr & Foley, 1994; Lahr, 1995)

Los factores genéticos están fuertemente involucrados en la morfología dental (Scott & Turner, 1997). La biología del desarrollo identifica diferentes genes que participan en la morfogénesis dental (Bei, 2009; Fraser et al., 2009). No obstante, hasta la fecha muy pocos polimorfismos se han asociado con variaciones o variantes dentales. Existe una variante del gen que codifica para el receptor *ectodysplasin A (EDAR)* que se ha asociado con los incisivos en pala, doble pala y tamaño del diente (Kimura et al., 2009). Además este polimorfismo (Alelo EDAR 370A) también se ha asociado en humanos con variaciones morfológicas en el cabello (Fujimoto et al., 2008 a,b). Los estudios de genética de poblaciones han encontrado que existe una fuerte señal de selección positiva en las poblaciones asiáticas para el alelo EDAR 370A (Carlson et al., 2005; Kimura et al., 2009; Sabeti et al., 2007) y que en parte, pudiera ser responsable de la dicotomía Sundadoncia-Sinodoncia. Además, la selección de este alelo pudo ocurrir antes ≈ 10.000 años, coincidiendo con las fechas propuestas para la aparición de la Sinodoncia. No obstante, el gen EDAR únicamente explica una pequeña parte de la variación que caracteriza la Sinodoncia y por tanto, debemos pensar que otros factores genéticos se asocian a la variabilidad morfológica dental. En lo que respecta a las presiones selectivas que actuaron sobre la variante EDAR370A, los efectos pleiotrópicos de este polimorfismo relacionado también con la morfología del cabello, indican probablemente que la selección de la morfología dental podría ser en realidad un sub-producto de la selección natural o sexual del cabello (Park et al., 2012).

El patrón Sinodonte y el poblamiento de las Américas

El poblamiento del continente Americano se produjo, casi con toda seguridad, a través de un paso puntual y relativamente pequeño, el estrecho de Bering, que se mantuvo en forma de puente terrestre desde unos milenios antes del último máximo glacial (hace ≈ 18.000 años) durante la glaciación de Wisconsin, la última ocurrida en la Tierra, hasta hace ≈ 11.500 años (Dixon, 1993). Sin embargo, mientras algunas evidencias genéticas afirman que no fue antes de hace 15.000 años cuando los primeros grupos llegaron al continente americano, otras manifiestan que pudo haber sido mucho antes, tal vez hace incluso 30.000 años (Oppenheimer, 2003). Las evidencias arqueológicas defienden que la cultura Clovis fue la primera en llegar al continente, dado que las dataciones enmarcan a las primeras puntas Clovis (seña de identidad de esta cultura) en una antigüedad que oscila entre 11.000 y 11.500 años, y a ninguna más allá de los 12.000 años, momento en el que habría quedado abierto un pasillo también conocido como corredor Alberta, entre las dos grandes masas de hielo de América del norte y que permitió el flujo migratorio desde Alaska al resto del continente a través de Canadá. Sin embargo, existen algunos yacimientos que apuntan a un asentamiento en el continente anterior al último máximo glacial, que aún se discute su importancia desde la ortodoxia Clovis y que aseguran la existencia de un substrato pre-Clovis con una antigüedad no

menor a 10.000 años (Hubbe et al., 2010). Apoyando la hipótesis de una entrada temprana al continente previa a Clovis, los recientes hallazgos de restos de Megafauna en Sauce (Uruguay) cuyas dataciones los sitúan entre 28.000 y 29.000 años B.P, interpretan el sitio como uno de los más antiguos de América con posible evidencia de presencia humana (Fariña et al., 2014)

Uno de los modelos que durante más tiempo se ha aceptado, en relación con el dogma Clovis, ha sido el “modelo de las tres migraciones” (Turner, 1986; Greenberg et al., 1986). Este modelo se basó en evidencias lingüísticas, dentales y genéticas, las cuales coincidían en que América fue poblada entre hace 11.000 y 12.000 años BP a través de Beringia por tres oleadas poblacionales separadas en el tiempo, todas con su origen en el norte de Asia y cuya identidad puede ser expresada en términos lingüísticos como Amerindios, Na-Dene y Aleuto-Esquimal.

A principios de la década de 1970 comenzó a plantearse la idea de que el modelo tri-migracional no explicaba ciertas características craneométricas, dentales, cronológicas y geográficas de algunas poblaciones. En este contexto, surge la hipótesis Neves-Pucciarelli (Neves & Pucciarelli, 1991) y más tarde el “modelo de las cuatro migraciones” o de los “dos componentes biológicos” (Pucciarelli, 2004). Este último modelo consistía esencialmente en agregar una cuarta capa migratoria (cronológicamente la primera) al modelo de Turner (1986). De este modo, se explicaba el origen de los paleoindios (anteriores a 12.000 años B.P.) encontrados en América del Sur desde mediados del siglo XIX, que por su pequeño número fueron ignorados y considerados como extremos dentro de la variación americana.

Llegados a este punto, cabe hacer la distinción de los términos paleoamericano, paleoindio y amerindio. Consideramos que el término paleoamericano se refiere a la presencia de un conjunto de rasgos craneales, como los que presenta el ejemplar de Kennewick, mientras que el término paleoindio se basa únicamente en características cronológicas. En el sentido cronológico del término, todos los paleoamericanos son también paleoindios. La morfología craneofacial de los paleoamericanos revela un cráneo dolicocefalo cuyas características son ser robusto, angosto y alargado, con macizo facial poderoso, tendencia al prognatismo y dentición de carácter Sundadonte. Este neurocráneo robusto recuerda en parte a los pobladores de Australia y en parte a ciertas poblaciones del África Sub-Sahariana como los Mbuti y Khoesan. Por otro lado, la morfología craneofacial amerindia (de cronología más reciente), más próxima a la típica mongoloide, presenta un cráneo braquicefalo caracterizado por ser más grande, grácil, ancho, globular, con tendencia al ortognatismo y dentición Sinodonte. El componente paleoamericano derivaría de poblaciones del sudeste asiático, mientras que el componente amerindio, del que derivan la mayoría de las poblaciones nativas actuales, correspondería a una migración del noreste asiático (Pucciarelli, 2004).

Diferentes evidencias morfológicas plantean la posibilidad de que hasta fecha relativamente reciente, existieran descendientes del componente paleoamericano en poblaciones americanas modernas. Un ejemplo vivo de esta morfología es la de la tribu de los Pericues, que estudiados bajo los métodos Howellianos (González-José et al., 2003) y craneofuncionales (Pucciarelli et al., 2003) se observó cómo estos grupos circunscritos a la Península de Baja California poseían hasta tiempos históricos, los caracteres propios de las poblaciones paleoamericanas debido a su ubicación geográfica de extremo aislamiento. Otros estudios de morfología craneofuncional en Sudamérica, muestran una alta variabilidad en un contexto global y los grupos amerindios distan mucho de ser un grupo homogéneo (Sardi et al., 2005). En este sentido para Lahr (1995), los grupos de Patagonia denotan una considerable variación con respecto a poblaciones del norte asiático y de otras poblaciones amerindias y explica estas diferencias, proponiendo que los grupos patagónicos expresan una morfología “generalizada” en contraste con la morfología “norasiática” esperada.

Si atendemos a la situación en el morfoespacio de los grupos sino-americanos, en ambas configuraciones morfométricas registradas, aparecen juntos y en un extremo de la distribución. Cuando observamos las distancias de variación para M^1 de los grupos sino-americanos, los amerindios presentan las distancias más pequeñas respecto a los grupos Eskimo-Aleutiano y Na-Dene (aunque esta última no es significativa). El grupo Na-Dene por su parte, presenta la menor distancia con respecto al grupo amerindio, y el grupo Eskimo-Aleutiano la menor distancia en relación al grupo amerindio seguido del grupo Na-Dene. Es decir, los grupos sino-americanos de América están más próximos entre ellos en el morfoespacio que con el resto de grupos analizados, siendo las distancias con los grupos de Siberia y Mongolia algo superiores. Para M^2 estas relaciones no son tan claras y en muchos casos las distancias Procrustes entre grupos no son significativas.

Coincidiendo con modelos teóricos previos (Turner, 1983), nuestros resultados muestran que aunque los amerindios dibujen una proximidad con respecto a poblaciones Sundadontes, se disponen en una diversidad en mayor medida próxima a poblaciones Na-Dene y Eskimo-Aleutianas. Resulta llamativo por otro lado, la relativamente alta y significativa distancia morfométrica obtenida a partir de M^2 entre el grupo Amerindio y Eskimo-Aleutiano.

Los altos niveles de variación morfológica encontrados en las poblaciones de nativos americanos se han planteado en base a dos hipótesis principales que intentan explicar esta variabilidad. Por un lado, la hipótesis migratoria, que sugiere que la variación morfológica es el resultado de un número variable de oleadas migratorias (Powell et al., 1999) y por otro, la hipótesis de diversificación local, donde todos los nativos americanos proceden de la misma población ancestral o de varias poblaciones ancestrales relacionadas sobre la que han actuado procesos aleatorios, como la deriva genética y no aleatorios, como la selección natural y plasticidad fenotípica responsables de la diversificación (Greenberg et al., 1986).

Cuando la diversidad americana se centra en la evidencia del ADNmt y cromosoma Y, algunas de las interpretaciones sugieren la existencia de una única migración desde Asia a las Américas (Silva et al., 2002; Tamm et al., 2007; Kitchen et al., 2008; Fagundes et al., 2008, Raghavan et al., 2015), donde la diversidad morfológica de América se debe a una diversificación local. Evidencias arqueológicas y paleoclimáticas (Brubaker et al., 2005; Hoffecker et al., 2014) defienden que la fase preliminar de la formación del *pool* genético americano ocurrió en Beringia, que además de convertirse hace ≈ 25.000 años B.P. en un puente terrestre natural entre el continente asiático y americano, actuó también como refugio ecológico y climático a finales del último máximo glacial (hace alrededor ≈ 18.000 años). Es probable que este puente natural terrestre quedara bloqueado por placas de hielo por ambos extremos, impidiendo el paso de los grupos humanos en un sentido y en otro, explicando que estos grupos quedaron en Beringia durante un largo periodo de tiempo antes de expandirse (Tamm et al., 2007).

Por el contrario, análisis basados en el genotipado de varios SNP's (Reich et al., 2012) registran como la mayoría de las poblaciones nativas americanas, desde Canadá hasta el sur de Chile, derivan de un ancestro común homogéneo, presumiblemente una primera población americana ancestral que cruzó Beringia hace más de 15.000 años y además, detectan dos oleadas posteriores de flujo génico procedente de Asia, rechazando de este modo, la existencia de una única migración. En particular, estos recientes análisis detectan tres linajes distintos procedentes de Asia. Una primera oleada que daría lugar a los primeros americanos, otra oleada más reciente, correspondiente al grupo Na-Dene y una tercera, coincidente con poblaciones de lengua Eskimo-Aleutiana, siendo consistentes estos resultados con la teoría de las tres oleadas migratorias (Turner, 1986).

Varianza fenotípica y dispersión poblacional

Los análisis de la diversidad craneométrica humana parecían concluir que la variación morfológica entre los grupos humanos modernos era bastante limitada (Howells, 1973, 1989). No obstante, esta afirmación quedaba construida a partir de la ausencia del cálculo de la divergencia (*model-free approach*), un enfoque ausente de otros modelos evolutivos (*model-bound approach*) que permiten estimar parámetros específicos (Relethford & Lees, 1982; Relethford & Blangero, 1990; Relethford & Harpending, 1994; Relethford, 1994). Nuevas aproximaciones, originalmente reservadas para el uso de frecuencias alélicas, construyen métodos fenotípicos cuantitativos, estimando parámetros específicos a partir de rasgos cuantitativos y su comparación con los mismos parámetros estimados a partir de datos genéticos (Blangero & Blangero, 1989; Relethford & Blangero, 1990) como el índice de fijación de Wright (1951) (F_{ST}), que estima la proporción de variación total que corresponde a las diferencias entre las unidades del análisis.

Tomando como modelo diferentes regiones geográficas y la caracterización genética entre poblaciones, la variación fenotípica encontrada en el cráneo expresa niveles bajos, contrastando de igual modo con el aumento de disimilitud dentro de una misma región (Lahr, 1995, 1996; Relethford & Harpending, 1994). Por su parte, Relethford (1994, 2002, 2004) sugiere que las diferentes presiones selectivas a nivel interregional en efecto, presentan un impacto limitado, produciendo como resultado el patrón morfológico craneal que define las poblaciones humanas. Sin embargo, los modelos de diversificación morfológica cráneo-mandibular y dentaria deben responder, tanto a nivel micro-evolutivo como filogenético, a un conjunto de presiones selectivas producto de la adaptación y selección (Beals et al., 1983; Brace et al., 1991; Roseman, 2004; Harvati & Weaver, 2006b). Por ello, diferentes módulos anatómicos en el cráneo responden a niveles de diferenciación interpoblacional, incluso de mayor expresión que *loci* genéticos seleccionados al azar (Roseman & Weaver, 2004).

Cuando se analizan *loci* de proteínas, grupos sanguíneos y ADNmt, expresados en diferentes regiones geográficas (construidas en tres o seis grandes áreas) se obtienen valores F_{ST} en torno a 0,1 y con un rango de variación reducido (Nei & Roychoudhury 1982; Ryman et al., 1983; Livshits & Nei, 1990; Takahata, 1993). En contra, los valores F_{ST} derivados de análisis craneométricos expresan mayores niveles cuando se analiza Europa, África Sub-Sahariana, Australia, Polinesia, América o el este de Asia, indicando no obstante, un nivel bajo de variación intergrupo (Relethford, 1994). Si el estudio se centra en la variabilidad morfológica del diente, atendiendo a su tamaño y empleando un valor medio de heredabilidad de 0,55, los valores F_{ST} obtenidos presentan valores inferiores a 0,2, por tanto menos del 20% del patrón general de diversidad odontométrica ocurre entre las grandes regiones geográficas (Hanihara & Ishida, 2005). El análisis de caracteres dentales no-métricos en el diente (Hanihara, 2008) detecta similares valores ($F_{ST}=0,134$) e indica de igual modo, un tipo de variación fenotípica limitada entre regiones (Hanihara, 2013).

En este contexto, los modelos de variación fenotípica (F_{ST}) delimitarán un rango de variación dependiente del tipo de agrupación y grado de heredabilidad estimado, siendo diferente para cada uno de los rasgos o estructuras anatómicas definidas (Relethford, 1994; Hanihara, 2008, 2013). En nuestro caso, el análisis morfométrico del diente molar (M^{1-2}) proporcionan valores F_{ST} que indican, tanto para M^1 ($F_{ST}=0,078$) como para M^2 ($F_{ST}=0,055$) entre los seis grandes complejos dentales definidos (Afridonti, Eurodonti, Indodonti, Sunda- y Sahul-Pacífico y Sino-americano), la existencia de una variación entre grupos acorde a los modelos genético-fenotípicos previamente obtenidos, sugiriendo por tanto que la estructura interpoblacional definida y evaluada responde a un modelo neutral, difiriendo de la tipología clasificatoria racial (Lewontin, 1972) y de la teoría multiregional (Wolpoff, 1992), dado que esta teoría predice, tal y como puntualizó Howells (1989) unos valores de diferenciación interregional mucho más elevados de los que se obtienen.

Considerando la variabilidad fenotípica registrada entre complejos o geografía a nivel craneodental, los bajos niveles de variación obtenidos podrían ser reflejo de factores selectivos. Si bien, como se ha señalado, resulta complicado reconstruir diferentes escenarios evolutivos, donde considerando la selección se produjese y registrase un similar grado de variación y covariación fenotípica, incluyendo el factor genético derivado del ADNmt, considerado esencialmente neutral (Harpending et al., 1993; Stoneking, 1993). No obstante, estudios genéticos recientes señalan genes para los que los valores de F_{ST} son excepcionalmente altos o por el contrario, excepcionalmente bajos, sugiriendo la existencia de un conjunto de candidatos bajo el posible influjo de la selección natural (Akey et al., 2002). En concordancia con el influjo del factor selectivo, cuando el análisis se centra en genes específicos como G6PD (Tishkoff et al., 2001), el grupo sanguíneo Duffy (Hamblin et al., 2002), haplotipos de lactosa (Hollox et al., 2001), MAOA (Gilad et al., 2002) o la variación en la pigmentación de la piel (Rana et al., 1999), existe una inusual heterogeneidad en sus expresiones, reforzando la atención a la selección como factor diversificador de las expresiones.

Desde el punto de vista fenotípico, para el caso concreto del color de la piel, los valores obtenidos, incluso para modelos variables de heredabilidad, demuestran una disimilitud debida a variantes geográficas y efectos climáticos, alejados del diseño establecido a partir de datos moleculares (Barbujani et al., 1997; Relethford, 2002). Sin embargo, la asociación del color de la piel entre grupos en relación a la latitud geográfica no ofrece modelos fácilmente identificables, denotan por el contrario un solapamiento poblacional, no existiendo grupos identificables (*clusters*), reflejo del hecho que el color de la piel muestra un patrón de variación gradual (*clinal*).

Los bajos niveles de diferenciación poblacional humana, desde su variación genética o fenotípica, contrasta con la obtenida para otras especies de primates (Ferris et al., 1981; Kocher & Wilson, 1991; Li & Sadler, 1991; Rogers & Jorde, 1995). Este hecho pudiera ser reflejo por una lado, derivado de una relativa y reciente divergencia de nuestra especie en distintas regiones geográficas (e.g., Cann et al., 1987; Stringer & Andrews, 1988; Rouhani, 1989) o por otro, resultado de una reducción de la variabilidad producto de un *Bottleneck* en nuestro relativamente reciente pasado evolutivo, cuando una porción de ADN ancestral desapareció (Harpending et al., 1993; Rogers & Jorde, 1995; Takahata et al., 1995).

Si atendemos a los valores F_{ST} obtenidos independientemente para cada uno de los seis complejos analizados, en nuestro caso, la morfometría de M^1 registra la mayor variabilidad intrarregional en el complejo Afridonti ($F_{ST}=0,146$), seguido del complejo Sunda-Pacífico ($F_{ST}=0,102$). Por el contrario, para el M^2 los valores de F_{ST} más notorios se obtuvieron en el complejo Sunda-Pacífico ($F_{ST}=0,081$), seguido del complejo Afridonti ($F_{ST}=0,075$). Sin embargo, como se ha señalado, aunque las distintas poblaciones humanas denoten una variación fenotípica, los

grupos analizados comparten esa falta general de diversidad en relación a otras especies.

Si asumimos que partimos de una población homogénea, la diversidad genética transmitida por el ADN de forma biparental puede ser evaluada registrando los heterocigotos para todas las variantes (Henn et al., 2012). De este modo, los patrones de heterocigosidad de las poblaciones actuales sugieren que durante la expansión de los primeros grupos humanos hubo un continuo decrecimiento de la diversidad genética y en relación a la distancia geográfica desde el lugar de origen africano (Prugnolle et al., 2005). Por ello, la correlación lineal entre la pérdida de diversidad genética y la distancia desde el punto de inicio de la expansión se encontraría próxima al 90% (Prugnolle et al., 2005). No obstante, el incremento de la distancia biológica o diversidad fenotípica entre poblaciones con respecto a su distancia de aislamiento geográfico, del mismo modo puede responder a la colonización de un área despoblada por múltiples y sucesivos eventos de dispersión de grupos pequeños. Este proceso de *range expansion* (Slatkin, 1993) conlleva procesos de efecto fundador (Ramachandran et al., 2005; DeGiorgio et al., 2009; Deshpande et al., 2009), resultando una reducción del gradiente de varianza intrapoblacional desde el centro de expansión y en función del grado en las tasas de migración (Ramachandran et al., 2005).

La distribución de la variabilidad fenotípica del diente obtenida a partir de la varianza intrapoblacional, muestra en nuestro estudio, una ligera tendencia negativa no significativa, es decir, una limitada pérdida de variabilidad fenotípica conforme aumenta la distancia geográfica al origen africano, sugiriendo que el aislamiento por distancia (*isolation by distance, IBD*) puede tener un efecto significativo en los patrones de variación morfológica dental (Hanihara, 2013). En este contexto, los análisis de varianza intrapoblacional derivados del morfotipo craneal (Manica et al., 2007; von Cramon-Taubadel & Lycett, 2008) presentan una correlación de aproximadamente un 20%, valores inferiores a los obtenidos con microsatélites moleculares (Prugnolle et al., 2005), lo que parece razonable si consideramos que el fenotipo se encuentra parcialmente determinado por el genotipo. Del mismo modo, cuando el análisis se deriva de caracteres dentales métricos y no-métricos (Hanihara, 2013), los patrones de variación explican un modelo de efecto fundador desde África a Eurasia, siguiendo una ruta de dispersión acorde a los resultados derivados de la genética, que sugieren un paso a través del estrecho Bab-el Mandeb (Oppenheimer, 2003).

La variación fenotípica del cráneo en relación a la estructura geográfica demuestra como a mayor distancia geográfica entre poblaciones, existe una menor similitud fenotípica (Relethford, 2009; Betti et al., 2010). Por ello, existe una fuerte correlación ($r=0,9$) entre las distancias genéticas y las geográficas (Manica et al., 2005; Ramachandran et al., 2005). Esta elevada correlación implica que la dispersión geográficas presenta un efecto significativo en la diversidad poblacional de nuestra especie (Ramachandran et al., 2005; Handley et al., 2007) y permite

considerar tanto la deriva, como una selección en el fenotipo en ausencia de otro modelo genético. El registro de una heterogeneidad en los modelos lineales entre pares de distancias fenotípicas y geográficas podría responder en efecto a procesos de flujo, deriva o aislamiento así como al efecto de otros factores relacionados con un control genético y selectivo (Harvati & Weaver, 2006b; Hubbe et al., 2009; Relethford, 2010). No obstante, cuando se analizó la relación entre distancias fenotípicas obtenidas a partir de la morfometría de M^{1-2} y distancias o coordenadas geográficas para cada par de poblaciones o población, en ambos casos se obtuvo una correlación inferior ($r \approx 0,2$) aunque de igual modo significativa con respecto a otros datos derivados de la morfometría craneo-dental (Betti et al., 2010; Hanihara, 2013).

Variabilidad y adaptación del tamaño relativo del diente

La morfología del diente expresa diferentes patrones atendiendo a su tamaño (Kieser, 1990; Hillson, 1996). Entre poblaciones, los grupos humanos que habitaron Australia, muestran los dientes más grandes. Un patrón de macrodoncia particular que se reduce progresivamente cuando se observan otras poblaciones de Melanesia, Micronesia, África Sub-Sahariana y nativos americanos. En particular, el patrón microdóntico queda representado por grupos pigmoides de Filipinas, Ainu de Japón y otras poblaciones de Eurasia mientras que por ejemplo, grupos del sudeste asiático y Polinesia presentan un tamaño del diente intermedio (Hanihara & Ishida, 2005; Brace et al., 1991).

Los datos relativos al tamaño del diente, en nuestro caso registrado a partir de su geometría (CS) y entre complejos dentarios, no consideran la totalidad de dientes anteriores y postcaninos para establecer la diversidad fenotípica dentaria desde un origen africano (Hanihara, 2013). En estos casos, se establece un gradiente fenotípico donde Australia recoge un patrón muy diferenciado con respecto a Eurasia y América. Considerando nuestros resultados, el análisis del M^{1-2} ofrece evidencias variables en la agrupación intercomplejo. Los casos de Aborígenes australianos o Tasmanos (complejo Sahul-Pacífico) son en efecto, aquellos que registran un mayor tamaño relativo de los dientes analizados. Además, el complejo Eurodonti define por el contrario el menor tamaño en ambos tipos de dientes. La diversidad derivada del tamaño del diente establece, como ocurre con el factor forma, una clara dicotomía entre complejos. Si bien probablemente derivada de una mayor variación morfométrica en el M^2 , existen claras diferencias entre dientes. El M^1 define en todos los casos un tamaño relativo mayor que M^2 , sin embargo, el componente alométrico es mayor en M^2 . Por ello, para el diente M^1 el complejo Afridonti se asocia en mayor medida con India, Sunda-Pacífico y Sino-América mientras que para el M^2 , existe una disociación respecto al resto de complejos y mayor similitud métrica con respecto a Sahul-Pacífico.

El diferente tamaño del diente que muestran las poblaciones humanas modernas es el resultado de la selección natural desde comienzos del Paleolítico Superior (Frayer, 1978; Calcagno & Gibson, 1988, 1991). La fuerza selectiva parece que incidió en la tendencia temporal hacia una reducción progresiva del tamaño dentario (Brace & Ryan, 1980; Calcagno & Gibson, 1988; Pinhasi, 1998). Sin embargo, la magnitud de esta tendencias varía de igual modo dependiendo del tipo de diente y sus dimensiones (Brace et al., 1987), mucho más pronunciada y uniforme en los dientes de la maxila con respecto a los de la mandíbula (Calcagno, 1989). Por consiguiente, la diversidad interpoblacional quedaría sujeta a la atención sobre un conjunto y tipo de dientes o por el contrario, explicar la variación a en función de dientes específicos. De este modo, no sólo la dentición anterior y postcanina quedaría sujeta a presiones selectivas, la morfología de sus caracteres específicos y funcionalidad oclusiva (e.g., premolares o molares) del mismo modo, registrar variantes anatómicas producto de factores selectivos afectando en este caso a su tamaño (Pinhasi et al., 2015). En este contexto, algunos caracteres específicos como la distancia entre superficies bucales y linguales del diente se encuentran menos influenciados por factores ambientales, expresando además un elevado componente de heredabilidad y en mayor medida que el diámetro que define la distancia entre facetas mesiales y distales del diente (Calcagno, 1986; Dempsey & Townsend, 2001).

La dispersión poblacional así como su adaptación ecológica impactan en la variación morfológica del diente (Bernal et al., 2010b, Hanihara, 2013), en algunos casos del mismo modo, el incremento demográfico afecta en una reducción de su tamaño (Macchiaelli & Bondioli, 1986), probablemente debida a efectos mutacionales (Brace, 1967; Brace et al., 1984, 1991). Considerando esta línea de atención, un tamaño grande del diente respondería a la acción favorecedora de la selección natural, reduciendo su tamaño en condiciones de ausencia, en este caso, por ejemplo, vinculadas al desarrollo de nuevos o diferentes sistemas económicos de subsistencia (cambio de la estrategia de caza-recolección a producción de alimentos) y técnicas en la transformación del producto (Brace et al., 1991; Pinhasi et al., 2015).

El reducido tamaño de los dientes de las poblaciones europeas resultaría de cambios en la dentición debidos a una reducción en las presiones selectivas y medioambientales, por tanto, las poblaciones no europeas habrían estado sometidas a un ambiente diferenciado (Dahlberg, 1963b). De este modo, la mayor reducción del tamaño del diente se presenta en las poblaciones de este y oeste de Eurasia y vinculado a cambios en la dieta, mientras que la reducción métrica en los dientes de Agta de Filipinas, probablemente vinculada a factores alométricos en relación al tamaño corporal (Hillson, 1996).

La asociación entre la pérdida de robustez del diente y cambios técnicos, en muchos aspectos no es del todo clara (Lahr & Wright, 1996). Los modelos que tratan de explicar la reducción dental, asumen una causalidad de difícil refutación,

aseverando la detección de un fenómeno general y la atención particular a grupos específicos o regiones, denotan una heterogeneidad en sus modelos explicativos (Pinhasi et al., 2008, 2015). Por ejemplo, estudios recientes (Pinhasi & Meiklejohn, 2011) que han evaluado la reducción dental desde el Paleolítico al Neolítico en Europa, encuentran una reducción dimensional dentaria con una tasa $\approx 0,05$ mm cada 1000 años en la dentición superior, mientras que la dentición mandibular registra una tasa de decrecimiento inferior de $\approx 0,04$ mm (Pinhasi & Meiklejohn, 2011). No obstante, la interacción de procesos selectivos en la configuración métrica del diente, excluye la atención particular a patrones anatómicos y sus variantes, como fisuras o cúspides, como respuesta a factores filogenéticos o adaptativos (Osborne, 1967).

Por la tanto, el estrés mecánico de una población particular y la expresión de su robustez podría indicar que otros mecanismos a parte de la relajación de las presiones selectivas actúan hacia la gracilización del módulo cráneo-dental (Brace, 1979; Lahr & Wright, 1996, von Cramon-Taubadel, 2014). Por ejemplo, el grado de robustez definido en poblaciones de aborígenes australianos, afectando a cráneo y dientes (*constraints*), sugiere un similar mecanismo evolutivo de respuesta local al aislamiento selectivo (Wright, 1976; Smith & Sharp, 1993), modelos que expresan del mismo modo, niveles diferenciados entre otros grupos de cazadores-recolectores como los San del Sur de África u Onas de la Tierra del Fuego (Brace, 1979).

Los modelos de diversidad fenotípica y adaptación morfofuncional relativos a la reducción dental deben considerar las bases genéticas y causas evolutivas que definen su variación, ya que la relación entre las influencias evolutivas sobre la variación de los rasgos fenotípicos y genotípicos es poco conocida (Mackay, 2001). En este contexto, los efectos pleiotrópicos y de epistasia son de particular relevancia, dado que la interacción de diferentes alelos deriva hacia el impacto selectivo de rasgos complejos (Mitchell-Olds et al., 2007; Phillips, 2008). En este caso, la reducción en el tamaño del diente pudiera no responder a presiones selectivas que afecten a caracteres fenotípicos concretos a favor de un efecto específico pleiotrópico (Carlson & Gerven, 1977; Barton & Keightley, 2002).

Frecuencia y distribución poblacional de variantes fenotípicas: el tubérculo de Carabelli y la ausencia de hipocono

En nuestra especie, el tubérculo de Carabelli se expresa en molares superiores en mayor frecuencia que en otras especies de primates no-humanos (Frisch, 1965), con un rango de frecuencias que oscila entre un 35% y un 85% (Scott, 1980; Scott & Turner, 1997). La frecuencia del rasgo en las poblaciones analizadas se sitúan entre el 1% y 15%, frecuencia máxima registrada en el complejo Eurodonti seguida

del Afridonti y una baja expresión del rasgo en la población Sino-América, coincidiendo con el rango de variación documentado en trabajos previos (Scott, 1980; Hillson, 1986).

De acuerdo con Frisch (1965), existe una tendencia hacia una completa reducción del *cíngulum* en todas las líneas evolutivas de Hominoidea. Además, esta reducción presenta y deriva un patrón similar en todas sus formas, donde el *cíngulum* bucal postcanino desaparece de igual modo en premolares y molares. Por ello, el tubérculo de Carabelli parece ser una estructura homóloga a otras derivadas del *cíngulum* observada en otros primates y al mismo tiempo, es típicamente humana en su configuración y modo de presentarse; por ejemplo, tiende hacia un desplazamiento mesial en humanos, mientras que en otros primates aparece desplazada en sentido distal (Frisch, 1965). Estudios derivados de gemelos detectan además elevada heredabilidad (Townsend & Martin, 1992; Townsend et al., 2008).

Desde un punto de vista morfométrico, diferentes resultados señalan que aquellos dientes con presencia de Carabelli tienden a mostrar un tamaño relativo mayor (Keen, 1968; Noss et al., 1983; Reenan y Groeneveld, 1992). Del mismo modo, un aumento del tamaño para M¹ se encuentra vinculado con la reducción del M² y M³ (Keen, 1968). Por ejemplo, cuando analizamos la expresión del hipocono en M², los rangos de mínima expresión oscilan entre un 3,72% para el complejo Afridonti y un 28,84% para el complejo Sino-americano, seguido en este caso del Eurodonti. Aunque los porcentajes de expresión pueden variar entre diferentes estudios, la frecuencia coincide con respecto a aquellas poblaciones que expresan las máximas y mínimas frecuencias (Scott & Turner, 1997). A su vez, la comparación de molares que expresan la máxima y mínima expresión del rasgo, ofrece diferencias significativas tanto para tamaño como para forma, demostrando el efecto alométrico de M² con respecto a M¹.

La disminución o ausencia del rasgo simplificaría la topografía oclusal, mostrando una tendencia evolutiva hacia una reducción del tamaño de los dientes (Scott, 1979). El grado de expresión o eliminación del carácter del mismo modo se ha relacionado con el gradiente de tamaño y forma del hipocono (Keene, 1968; Scott, 1979). Por ejemplo, Dahlberg (1951) demuestra una asociación entre el tubérculo de Carabelli y el tamaño del protocono, así como una reducción en tamaño del protocono conforme se desarrolla el Carabelli.

Cuando se han analizado los diferentes complejos atendiendo a la morfometría del diente en función de la expresión del tubérculo de Carabelli, en general no fueron detectadas diferencias significativas relativas al tamaño del diente, tanto si el tubérculo se encuentra ausente como desarrollado. El mayor porcentaje registrado en el complejo Eurodonti y su expresión, maximiza la diferencia con respecto a otros complejos analizados con una expresión y frecuencia menor. Aunque el protocono en efecto se reduce conforme la expresión del rasgo aumenta, existe un limitado efecto alométrico en M¹, resultados que

concuerdan con análisis previos (Garn et al., 1966) y refuerza la hipótesis de un rasgo genéticamente independiente del tamaño dentario (Hillson, 1986).

Si consideramos la morfometría del protocono como módulo independiente, existe una clara variación en la cúspide relacionada con su extensión con respecto a la presencia o ausencia de Carabelli. El protocono expresa una reducción en su tamaño en relación a la exageración del tubérculo. Este aspecto nos ilustra un tipo de acomodación morfológica que permite la expresión del tubérculo de Carabelli sin que la cúspide y por extensión, su proporción en relación al tamaño del diente, modifique su tamaño.

Por otro lado, si consideramos la relación entre la variabilidad presentada por el hipocono y el grado de expresión de la cúspide de Carabelli, parece existir una dependencia en la configuración morfométrica entre caracteres anatómicos y relacionada con la reducción estructural y numérica observada en molares maxilares (Keene, 1968). La ausencia de Carabelli se encontraría además asociada a una agenesia del tercer molar (Keene, 1965). En este contexto, algunas poblaciones Sino-americanas definidas en nuestro modelo, registran una clara reducción del hipocono, acompañada por una mínima expresión de la cúspide de Carabelli. Esta evidencia contrasta claramente con respecto al complejo Eurodonti, que como se ha indicado, registra el mayor porcentaje de presencia del tubérculo en número y expresión, siendo además uno de los complejos que denotan un decrecimiento significativo y cambios en la conformación del hipocono. La variabilidad en las diferentes conformaciones entre complejos debe responder a factores morfogenéticos en su desarrollo.

La interacción de la expresión génica y el desarrollo de tejidos dentarios, proveen de nuevos modelos de interpretación acerca de los mecanismos de génesis y formación de cúspides dentarias en mamíferos (Jernvall, 2000; Jernvall & Jung 2000; Salazar-Ciudad & Jernvall, 2002). Mediante su aportación se demuestra que la formación de las cúspides se encuentra sujeta a un programa de desarrollo que engloba la interacción entre la expresión de los genes y la forma del tejido dentario en desarrollo, configurando por consiguiente un programa epigenético (Townsend et al., 2009). En concreto, estos modelos o cascadas de activación e inhibición de genes (*patterning cascade*) interfieren en la predicción, diseño y formación del Carabelli (Jervall & Jung, 2000).

Según este diseño, el primer nódulo (*Kno1*) de esmalte en formarse produce dos tipos de moléculas, las activadoras y las inhibidoras (a/i). A través de un mecanismo de reacción-difusión estas moléculas promueven el plegamiento y crecimiento del epitelio que dará lugar a las futuras cúspides (Jernvall & Thesleff, 2012; Harjunmaa et al., 2014). Sin embargo, estas moléculas también impiden la formación de nuevos nódulos de esmalte con una zona de inhibición alrededor de nódulo primario. Una distancia elevada desde el nódulo primario incrementaría la probabilidad de escapar de la zona de inhibición, resultando en la formación de nuevos nódulos. De este modo, la formación de sucesivos nódulos ocurre de forma

similar, configurando una cascada que define un patrón de desarrollo. El número de nódulos que pueden formarse se encontrará por tanto limitado, debido al tamaño de los campos de inhibición, ya que son los que determinan el espacio relativo entre cúspides. Este modelo predice que la cantidad y el tamaño de las cúspides variará dependiendo de la distancia entre cúspides relativa al tamaño total del diente (Salazar-Ciudad & Jernvall, 2002). Por su parte, Hunter et al. (2010) registran en efecto que la distancia media entre cúspides relativa al tamaño predice tanto la presencia del Carabelli como su tamaño. De este modo, una vez analizados dientes de similares proporciones, pero con configuraciones espaciales entre sus cúspides, puede observarse como existe variabilidad en el desarrollo del carácter (Hunter et al., 2010; Moorman et al., 2013). En nuestro caso, no es posible encontrar, como se ha apuntado, esas diferencias en el tamaño del diente entre la ausencia y máxima expresión del rasgo. Sin embargo, del mismo modo que la distancia entre cúspides presenta una alometría con respecto al tamaño dentario influido por la expresión del rasgo (Hunter et al., 2010), la morfometría del diente derivada de los cambios en la conformación del protocono, influyen de manera notoria en la diferenciación entre mínimos y máximos niveles de expresión del tubérculo de Carabelli. La asociación en la disminución o exclusión anatómica de otros caracteres como el hipocono, pudiera configurar una respuesta derivada de patrones de desarrollo morfogenético. Este patrón evidencia la interrelación Carabelli-hipocono en el complejo Sino-americano. Por un lado, el desarrollo de la cúspide de Carabelli se correlaciona con el desarrollo del hipocono en M^1 (Hunter et al., 2010), si bien una reducción y simplificación de los rasgos dentales, que de alguna manera se encuentran configurados en el diseño morfogenético (Scott, 1979; Moorman et al., 2013), induce en este caso a su simplificación y progresiva inactivación producto de su efecto selectivo pleiotrópico.

En definitiva, de acuerdo con nuestros resultados de integración y modularidad, la disparidad morfológica de ciertos dientes respecto a la morfología tipo exhibida por el diente clave de su serie, respondería tanto a cambios genéticos como epigenéticos y perturbaciones ambientales capaces de sobrepasar los umbrales de la canalización original (Y'Edynak, 1989). De este modo, puede que en efecto, otros procesos de selección no-aleatoria intercedan en los cambios de conformación morfométrica del diente afectando sus caracteres y topografía.

Factores ecológicos y adaptativos en la diversidad morfométrica del diente

Los dientes registran la variabilidad fenotípica y adaptativa de forma diferenciada con respecto a otras estructuras anatómicas (Sperber, 2004). La variación de forma y tamaño del diente se asocia a procesos aleatorios, como la deriva y la mutación e incluso a procesos no-aleatorios como la selección y la plasticidad fenotípica (Kieser, 1990; Hillson, 1996; Scott & Turner, 1997; Hanihara & Ishida, 2005). Sin

embargo, son pocos los análisis que han evaluado la contribución de factores tanto filogenéticos como ecológicos en respuesta a la variación morfométrica del diente.

Si consideramos el registro de la variabilidad morfológica del cráneo, son evidentes los modelos de diversidad geográfica en grupos humanos modernos que en cierta medida, dibujan la diversificación de las poblaciones desde un origen común africano (Howells, 1973; Lahr, 1996). Los procesos de expansión acontecen la variabilidad producto de la selección y aquellos factores, tanto aleatorios como no-aleatorios, interceden en la modularidad fenotípica (e.g. Relethford, 1994; Roseman, 2004; Harvati & Weaver, 2006b; Hubbe et al., 2009; von Cramon-Taubadel, 2014; Noback & Harvati, 2015).

Existen áreas o módulos del cráneo, no obstante, que parecen preservar diferentes señales relacionadas con factores selectivos. Se ha definido la región temporal como una de las estructuras que muestran mayor correlación con datos genéticos neutrales (Harvati & Weaver, 2006b; Smith, 2009; von Cramon-Taubadel, 2009a). Otras regiones, como la cara y especialmente la región de la apertura nasal, muestran por otro lado, una fuerte influencia producto de factores climáticos (Harvati & Weaver, 2006; Roseman & Weaver, 2007; Hubbe et al., 2009; Noback et al., 2011).

En relación a la morfológica cráneo-dental, algunos estudios señalan, a partir de poblaciones del Sur del continente americano, como el registro de la variabilidad entre poblaciones responde a patrones de aislamiento por distancia como producto del balance entre flujo y deriva genética, con el primero disminuyendo la divergencia interpoblación y el segundo, contribuyendo a su aumento (Bernal et al., 2010 a,b; Cocilovo, 1981). Este patrón de decrecimiento de variación genética de norte a sur es una respuesta a la dirección principal de su poblamiento y adaptabilidad morfofuncional (Moraga et al., 2000; García-Bour et al., 2004).

En este contexto, la atención acerca del el estrés masticatorio queda configurada como uno de los principales factores de la diversidad morfológica cráneo-mandibular, especialmente entre poblaciones cazadoras-recolectoras y otras productoras de alimentos (Paschetta et al., 2010; Lieberman, 2011; von Cramon-Taubadel, 2011b). La dieta responde como un factor significativo en los patrones alométricos de variación en la forma y tamaño del cráneo (Pérez et al., 2011). Por tanto, aunque diferentes factores derivados de procesos neutrales o condiciones medioambientales interceden en la variación interpoblacional de caracteres anatómicos, la estrategia de subsistencia condiciona variantes fenotípicas a mayor escala mitigando la divergencia local. De este modo, podemos encontrar una relación entre tamaño del diente (P^3 - M^2 en conjunto) y dieta que no influye con respecto al factor forma, que por el contrario, puede denotar una variación ligada a la expansión poblacional, a nivel microevolutivo (Bernal et al., 2010b). El impacto de factores como la dieta, clima o la geodistancia (en Km) sobre la morfología y tamaño dental, a partir de un conjunto de poblaciones con datos derivados y con

representación en todos los continentes y tipos diferenciados de dieta, demuestran como la dieta influye de manera notoria en la forma del M¹ y en menor medida los factores climáticos (temperatura media anual) o el factor geográfico, derivado de las distancias entre poblaciones con respecto un origen común africano, en ambos casos factores no significativos. Para el diente M² de igual modo, los valores de correlación más elevados corresponden a los derivados de estrategias de subsistencia, seguidos de otros factores climáticos y geográficos considerados y de igual modo carentes de significación.

El análisis de regresiones múltiples multivariantes indicó que para ambos molares de nuevo es la dieta el factor que en mayor porcentaje explica con respecto a la variación morfométrica del diente. En concreto, para el diente M¹ después de la dieta, existe un mayor porcentaje de variación relacionado con la temperatura, seguido de la geodistancia, sin que haya solapamiento entre factores. Por su parte, los porcentajes de variación para M² son mayores y después de la dieta, la geodistancia denota el mayor porcentaje de variación, aunque para este diente existe un ligero solapamiento entre los tres factores, contrario a la evidencia detectada para el primer molar.

Cuando el análisis se deriva de mínimos cuadrados parciales, los coeficientes de correlación con respecto al factor dieta predicen de modo leve aunque significativo para ambos molares, una influencia con respecto a sus conformaciones y tanto para M¹ como en M² es posible observar una dicotomía morfométrica entre las poblaciones con estrategias de subsistencia cazadora-recolectora, con respecto a la influencia de una economía basada en la agricultura y pastoreo. Para el M¹ las poblaciones de agricultores-pastoralistas presentarían un diente más estrecho, mientras que por el contrario, aquellas poblaciones con una estrategia cazadora-recolectora registran una dilatación de las cúspides bucales. Para M², la dicotomía morfométrica es menos evidente, si bien el modelo dentario de cazadores-recolectores estaría representado por un hipocono dilatado en contra de una contracción en poblaciones con una estrategia agricultora-pastoralista.

Cuando se evaluó la interacción multifactorial con respecto al tamaño relativo del diente (*CS*), únicamente la temperatura media anual presenta resultados significativos para M¹, quedando excluidos por consiguiente, al menos para los dientes analizados, otros factores como respuesta a la variación del tamaño entre poblaciones.

Que la forma de los dientes covaríe significativamente con el tipo de estrategia de subsistencia, podría en parte estar relacionado con las diferencias encontradas entre la morfología de la mandíbula de poblaciones con una estrategia de subsistencia basada en la agricultura con respecto a la morfología mandibular de cazadores-recolectores (Cramon-Taubadel, 2011b) que a un nivel global sugieren que la forma de la mandíbula refleja diferencias de estrategias de subsistencia más que procesos neutrales de historia poblacional. Las dietas que incorporan alimentos duros se piensa que necesitan de un mayor esfuerzo para romper el

alimento comparado con las dietas de los agricultores que tienen un alto componente de procesado del grano (Carlson & Gerven, 1979).

Las diferencias fenotípicas a nivel mandibular podrían ser el resultado de la plasticidad (durante el desarrollo) o de la selección natural. Existen estudios (Lieberman et al., 2004) que apoyan la idea de que aquellos individuos alimentados con dietas más procesadas experimentan aproximadamente un 10% menos de crecimiento mandibular que los grupos sustentados con alimentos no procesados, lo que apoya la idea de que son las propiedades biomecánicas de la masticación las que actúan como fuerzas de selección (Lieberman, 2008, 2011). Estudios previos comparativos entre poblaciones de agricultores y cazadores-recolectores (Carlson & Gerven, 1977; González-José et al., 2005a; Pinhasi et al., 2008; Paschetta et al., 2010) encuentran que los cambios en el aparato masticatorio han ocurrido relativamente en un corto periodo de tiempo, sugiriendo plasticidad en el desarrollo o una rápida selección.

Reducir la duración y la intensidad de la masticación se piensa que está relacionado con el apiñamiento y maloclusión dental (Corruccini, 1984), y en consecuencia un inadecuado estrés masticatorio genera insuficiente presión para el crecimiento mandibular y maxilar con respecto al tamaño general de los dientes (Kaifu et al., 2003). Debemos considerar que la covariación entre molares de la maxila y mandíbula es variable, derivado tanto de patrones anatómicos de oclusión como en relación a su desarrollo morfogenético e influyendo en los modelos filogenéticos (Kenyhercz et al., 2013; Gómez-Robles et al., 2013).

En primates humanos y no-humanos, el grado e intensidad de pérdida de esmalte se vincula con niveles altos y bajos de atrición y sugiere que una actividad intensa de masticación lleva a una rotación anterior de la mandíbula, llevando a un *corpus* más largo, *ramus* mandibulares más cortas y en general un mayor prognatismo (Corruccini & Beecher, 1982; Varrela, 1990). Por lo tanto, una de las mayores diferencias en forma es que las poblaciones de agricultores tienen en general mandíbulas más cortas con una reducción *alveolar* y del *corpus* disminuyendo el espacio para una completa erupción dental y ligada a la agenesia dental (von Cramon-Taubadel, 2011b).

Sin duda, la dieta no debe centrarse únicamente en las diferencias entre poblaciones humanas modernas de agricultores y cazadores-recolectores. La dieta debe considerarse como un factor clave en la variación craneométrica entre los primeros homínidos (Teaford & Ungar, 2000) y la introducción de la carne en la dieta significó un importante paso en la evolución humana (Stanford & Bunn, 2001). Mientras que los Neanderthales se consideran altamente dependientes del consumo de carne, los humanos modernos parecen haber tenido unas estrategias de subsistencia más flexibles (Richards & Trinkaus, 2009), por tanto el tipo de alimentación ha sido importante a lo largo de la evolución humana no solo en cuanto a la relación entre el estrés masticatorio y los cambios de la forma del cráneo sino también en el distinto valor nutritivo que aportan las distintas dietas y en este

sentido sería importante no solo realizar las comparaciones entre diferentes tipos de estrategias sino también en los efectos de una dieta predominantemente animal o vegetal, de hecho estudios recientes han encontrado que las correlaciones entre la forma del cráneo y dieta basada en esta división muestran los valores significativos más elevados (Noback & Harvati, 2015).



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

7. Conclusiones

« (i) Mi cuerpo funciona como un mecanismo puro que sigue las leyes de la Naturaleza.

(ii) Sin embargo, mediante experiencia directa incontrovertible, sé que estoy dirigiendo sus movimientos...

La única conclusión a estas dos premisas es que “Yo” soy la persona, si es que existe alguna, que controla el “movimiento de los átomos”... ».

Erwin Schrödinger
¿Qué es la vida? (1944)

1. La caracterización de la morfología dental de los molares superiores (M^{1-2}) en poblaciones humanas modernas, depende del método y modelo de rasgos anatómicos registrados. Una configuración de *landmarks* en caracteres específicos, expresa un porcentaje mayor de discriminación entre poblaciones que aquellas derivadas del análisis del contorno, ya sea recogida en forma de *landmarks* y *semilandmarks* (*pseudolandmarks*) o de *landmarks* y *sliding-semilandmarks*.
2. El registro de *landmarks* permite discriminar y clasificar de forma efectiva, cambios en los niveles de expresión de rasgos no-métricos (ASUDAS), como el caso del tubérculo de Carabelli en M^1 , a partir de una configuración degenerada, es decir, aquella en la que determinados *landmarks* coinciden en una misma posición espacial.
3. La variabilidad registrada para M^1 y M^2 distribuye los complejos dentales como respuesta a una diversificación poblacional genética, de manera que, el complejo Afridonti y Sino-americano ocupan los extremos opuestos del espacio morfométrico. No obstante, la variación expresada por M^2 es superior que con respecto a M^1 , producto de un mayor cambio en su conformación, reflejando distancias fenotípicas en relación a afinidades biológicas entre poblaciones, acorde a la expansión geográfica desde un origen africano. Cuando se considera el tamaño (*CS*), los dientes más grandes los presentan las poblaciones del complejo Sahul-Pacífico (Australia y Tasmania) y el menor tamaño, el complejo Eurodonti.
4. Cuando se analiza la variabilidad entre complejos dentales, considerando la presencia o expresión de rasgos no-métricos, el grado máximo del tubérculo de Carabelli no confiere un tamaño del diente en proporción mayor, aunque influye en la variación morfométrica del protocono, afectando la dispersión de patrones de variación poblacional, como el caso Eurodonti, derivados de una mayor frecuencia en su expresión. Por otro lado, el hipocono es la estructura del diente que proporciona mayor información acerca del componente alométrico. La mayor frecuencia de ausencia se registra en el complejo Sino-americano, probablemente como respuesta a fenómenos pleiotrópicos, producto de la selección y divergencia poblacional.
5. Entre complejos dentales existe $\approx 6\%$ de varianza fenotípica y $\approx 85\%$ se detecta dentro de las poblaciones. Los valores inferiores al 50% de variación morfométrica del diente (M^1 y M^2) concuerdan con los modelos genéticos y

cráneo-mandibulares, definidos por la influencia de la selección neutral del fenotipo y en relación a una reciente divergencia entre poblaciones humanas modernas.

6. La correlación significativa entre las distancias fenotípicas y geográficas, con independencia del diente analizado, responde a un modelo de aislamiento por distancia. No obstante, la disimilitud en la tendencia de distribución, negativa para M^1 y positiva en M^2 , sugiere patrones de conformación del diente diferenciados. Si bien, la tendencia hacia una pérdida de diversidad fenotípica desde el centro de expansión, refleja un modelo de efecto fundador con su origen en África.
7. Considerando factores medioambientales, ecológicos y de dieta, la covariación del fenotipo con respecto a factores climáticos y dieta, explican una mayor correlación para el diente M^1 entre poblaciones, estableciendo para ambos dientes modelos dicotómicos entre grupos cazadores-recolectores con respecto a otros de economía agro-pastoril. El tamaño del diente (CS) no contribuye de modo significativo a la covariación entre factores ecológicos o de dieta.
8. Existe un módulo premolar (P^{3-4}) y un módulo molar (M^{1-2}). El grado de integración es mayor entre los componentes del módulo premolar y con respecto al diente M^1 , menos integrado, definiendo una estructura más estable con respecto a M^2 . Del mismo modo, la covariación morfométrica entre molares, permite discriminar patrones de covariación filogenética y cuyos modelos extremos los representan el complejo Afridonti y el Sino-americano, definido como el complejo de mayor divergencia con respecto al ancestral.
9. El diente M^1 expresa una menor variabilidad producto de *constraints* evolutivos, influido por factores no-aleatorios como respuesta adaptativa. Por el contrario, el doble de variación del diente M^2 debida a la geo-distancia desde un origen africano, sugiere que los modelos morfo-genéticos y funcionales de desarrollo interceden en la biodiversidad de estructuras biológicas complejas.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

8. Bibliografía

«El cuerpo del animal evoluciona no solo como respuesta a presiones externas del medio, sino también, para adaptarse a las preferencias sexuales del sexo opuesto».

Lynn Margulis & Dorion Sagan
Mystery dance (1991)

A

- Adams, D.C., Rohlf, F.J., & Slice, D.E. (2004) Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*, 71, 5-16.
- Akey, J. M., Zhang, G., Zhang, K., Jin, L., & Shriver, M. D. (2002). Interrogating a high-density SNP map for signatures of natural selection. *Genome Research*, 12, 1805-1814.
- Alberch, P., Gould, S. J., Oster, G. F., & Wake, D. B. (1979). Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 5, 296-317.
- Allen, J. A. (1877). The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical Review*, 1, 108-140.
- Alvesalo, L., Nuutila, M., & Portin, P. (1975). The cusp of Carabelli: Occurrence in first upper molars and evaluation of its heritability. *Acta Odontologica Scandinavica*, 33, 191-197.
- Ambrose, S. H. (1998). Late Pleistocene human population bottlenecks, volcanic winter, and differentiation of modern humans. *Journal of Human Evolution*, 34, 623-651.
- Armstrong, G. J., Van Gerven, D. P., Goodman, A. H., & Calcagno, J. M. (1989). Post-Pleistocene facial reduction, biomechanics and selection against morphologically complex teeth: a rejoinder to Macchiarelli and Bondioli. *Human Evolution*, 4, 1-7.

B

- Bailey, S. E. (2000). Dental morphological affinities among late Pleistocene and recent humans. *Dental Anthropology*, 14, 1-8.
- Bailey, S. E. (2002). A closer look at Neanderthal postcanine dental morphology: the mandibular dentition. *The Anatomical Record*, 269, 148-156.
- Bailey, S. E. (2004). A morphometric analysis of maxillary molar crowns of Middle-Late Pleistocene hominins. *Journal of Human Evolution*, 47, 183-198.
- Bailey, S. E. (2006). The evolution of non-metric dental variation in Europe. *Mitteilungen der Gesellschaft für Urgeschichte*, 15, 9-30.
- Ballinger, S. W., Schurr, T. G., Torroni, A., Gan, Y. Y., Hodge, J. A., et al. (1992). Southeast Asian mitochondrial DNA analysis reveals genetic continuity of ancient mongoloid migrations. *Genetics*, 130, 139-152.
- Barbujani, G., Magagni, A., Minch, E., & Cavalli-Sforza, L. L. (1997). An apportionment of human DNA diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94, 4516-4519.
- Barton, N. H., & Keightley, P. D. (2002). Understanding quantitative genetic variation. *Nature Reviews Genetics*, 3, 11-21.
- Bastir, M., & Rosas, A. (2005). Hierarchical nature of morphological integration and modularity in the human posterior face. *American Journal of Physical Anthropology*, 128, 26-34.

- Bateson, W. (1894). *Materials for the Study of Variation*. Macmillan & Company. London.
- Beals, K. L., Smith, C. L., & Dodd, S. M. (1983). Climate and the evolution of brachycephalization. *American Journal of Physical Anthropology*, 62, 425-437.
- Bei, M. (2009). Molecular genetics of tooth development. *Current Opinion in Genetics & Development*, 19, 504-510.
- Bellwood, P. (1985). *Prehistory of the Indo-Malaysian archipelago*. Academy Press, Sidney.
- Benazzi, S., Coquerelle, M., Fiorenza, L., Bookstein, F., Katina, S., & Kullmer, O. (2011). Comparison of dental measurement systems for taxonomic assignment of first molars. *American Journal of Physical Anthropology*, 144, 342-354.
- Benazzi, S., Fantini, M., De Crescenzo, F., Persiani, F., & Gruppioni, G. (2009). Improving the spatial orientation of human teeth using a virtual 3D approach. *Journal of Human Evolution*, 56, 286-293.
- Bergmann, C. (1848). *Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse*. Vandenhoeck und Ruprecht, Göttinger Edition. Göttingen.
- Bermúdez de Castro, J. M. (1995). Determinantes de la variabilidad de los dientes en homínidos. *Coloquios de Paleontología*, 47, 118-132.
- Bermúdez de Castro, J. M., Martínón-Torres, M., Carbonell, E., Sarmiento, S., Rosas, A., Van der Made, J., & Lozano, M. (2004). The Atapuerca sites and their contribution to the knowledge of human evolution in Europe. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 13, 25-41.
- Bermúdez de Castro, J. M., Rosas, A., & Nicolás, E. (1999). Dental remains from Atapuerca-TD6 (Gran Dolina site, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution*, 37, 523-566.
- Bernal, V. (2007). Size and shape analysis of human molars: comparing traditional and geometric morphometric techniques. *Journal of Comparative Human Biology*, 58, 279-296.
- Bernal, V., Pérez, S. I., González, P. N., & Diniz-Filho, J. A. F. (2010b). Ecological and evolutionary factors in dental morphological diversification among modern human populations from southern South America. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 1107-1112.
- Bernal, V., Pérez, S. I., González, P. N., Sardi, M. L., & Pucciarelli, H. M. (2010a). Spatial patterns and evolutionary processes in southern South America: a study of dental morphometric variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 142, 95-104.
- Betti, L., Balloux, F., Amos, W., Hanihara, T., & Manica, A. (2009). Distance from Africa, not climate, explains within-population phenotypic diversity in humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 809-814.
- Betti, L., Balloux, F., Hanihara, T., & Manica, A. (2010). The relative role of drift and selection in shaping the human skull. *American Journal of Physical Anthropology*, 141, 76-82.
- Beynon, A. D., & Dean, M. C. (1988). Distinct dental development patterns in early fossil hominids. *Nature*, 335, 509-514.

- Biggerstaff, R. H. (1969). The basal area of posterior tooth crown components: the assessment of within tooth variations of premolars and molars. *American Journal of Physical Anthropology*, 31, 163-170.
- Binford, L. R. (2001). *Constructing frames of reference: an analytical method for archaeological theory building using hunter-gatherer and environmental data sets*. University of California Press. California.
- Blangero, J. (1990). Population structure analysis using polygenic traits: estimation of migration matrices. *Human biology*, 62, 27-48.
- Blangero, W.S., & Blangero, J. (1989). Anthropometric variation and the genetic structure of the Jirels of Nepal. *Human Biology*, 61,1-12.
- Blumenbach, J. F. (1795). *De generis humani varietate nativa*. Vandenhoeck und Ruprecht. Göttinger Edition. Göttingen.
- Boas, F. (1929). Migrations of Asiatic races and cultures to North America. *Scientific Monthly*, 28, 110-117.
- Bookstein, F. L. (1989). Principal warps: thin plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*, 11 , 567-585.
- Bookstein, F. L. (1991). *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press. New York.
- Bookstein, F. L. (1996a). Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis. *Bulletin of Mathematical Biology* 58, 313-365.
- Bookstein, F. L. (1996b). Combining the tools of geometric morphometrics. *In: Advances in morphometrics*. Plenum Press. New York, pp. 131-151.
- Bookstein, F. L. (1997). Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis*, 1, 225-243.
- Bookstein, F. L., Gunz, P., Mitteroecker, P., Prossinger, H., Schaefer, K., & Seidler, H. (2003). Cranial integration in Homo: singular warps analysis of the midsagittal plane in ontogeny and evolution. *Journal of Human Evolution*, 44, 167-187.
- Bookstein, F., Schäfer, K., Prossinger, H., Seidler, H., Fieder, M., Stringer, C., & Marcus, L. F. (1999). Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern Homo by morphometric analysis. *The Anatomical Record*, 257, 217-224.
- Boughner, J. C., & Hallgrímsson, B. (2008). Biological spacetime and the temporal integration of functional modules: a case study of dento-gnathic developmental timing. *Developmental Dynamics*, 237, 1-17.
- Bowles, G. T. (1977). *The people of Asia*. Scribner. New York.
- Brace, C. L. (1964b) The fate of classic Neanderthals: A consideration of hominid catastrophism. *Current Anthropology*, 5, 3-43.
- Brace, C. L. (1964a). The probable mutation effect. *American Naturalist*, 98, 453-455.
- Brace, C. L. (1967). Environment, tooth form, and size in the Pleistocene. *Journal of Dental Research*, 46, 809-816.

- Brace, C. L. (1979). Tooth reduction in the Orient. *Asian Perspectives*, 19, 203-219.
- Brace, C. L. (1980). Australian Tooth-Size Clines and the Death of a Stereotype [and Comments and Reply]. *Current Anthropology*, 21, 141-164.
- Brace, C. L. (1995). Trends in the evolution of human tooth size. In: *Aspects of Dental Biology: Palaeontology and Evolution*. International Institute for the Study of Man. Florence. pp. 437-446.
- Brace, C. L., & Ryan, A. S. (1980). Sexual dimorphism and human tooth size differences. *Journal of Human Evolution*, 9, 417-435.
- Brace, C. L., & Tracer, D. P. (1992). Craniofacial continuity and change: a comparison of late Pleistocene and recent Europe and Asia. In: *The evolution and dispersal of modern humans in Asia*. Hokusen sha, Tokyo, pp. 439-471.
- Brace, C. L., Rosenberg, K. R., & Hunt, K. D. (1987). Gradual change in human tooth size in the late Pleistocene and post-Pleistocene. *Evolution*, 41, 705-720.
- Brace, C. L., Shao, X. Q., & Zhang Z-B. (1984). Prehistoric and modern tooth size in China. In: *The Origins of Modern Humans: A World Survey of the Fossil Evidence*, ed. F. H. Smith & F. Spencer. pp. 485-516.
- Brace, C. L., Smith, S. L., & Hunt, K. D. (1991). What big teeth you had grandma! Human tooth size, past and present. In: *Advances in Dental Anthropology*. Wiley Liss. New York. pp. 33-57.
- Brace, G. L. & R J. Hinton (1981). Oceanic Tooth Size Variation as Reflection of Biological and Cultural Mixing. *Current Anthropology*, 22, 549-569.
- Brook, A. H., Jernvall, J., Smith, R. N., Hughes, T. E., & Townsend, G. C. (2014). The dentition: the outcomes of morphogenesis leading to variations of tooth number, size and shape. *Australian Dental Journal*, 59, 131-142.
- Brubaker, L. B., Anderson, P. M., Edwards, M. E., & Lozhkin, A. V. (2005). Beringia as a glacial refugium for boreal trees and shrubs: new perspectives from mapped pollen data. *Journal of Biogeography*, 32, 833-848.
- Bruner E., de la Cuétara J. M., Masters M., Amano H., & Ogihara N. (2014). Functional craniology and brain evolution: from paleontology to biomedicine. *Frontiers in Neuroanatomy*, 8, 9-15
- Bulbeck, D. (2013) Craniodental affinities of Southeast Asia's "negritos" and the concordance with their genetic affinities. *Human Biology*, 85, 95-133
- Butler, P. M. (1939). Studies of the mammalian dentition differentiation of the post-canine dentition. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 109, 1-36.
- Butler, P. M. (1956). The ontogeny of molar pattern. *Biological Reviews*, 31, 30-69.
- Butler, P. M. (1967). Comparison of the development of the second deciduous molar and first permanent molar in man. *Archives of Oral Biology*, 12, 1245-1260.
- Butler, P. M. (1995). Ontogenetic aspects of dental evolution. *International Journal of Developmental Biology*, 39, 25-25.

Butler, P. M. (2000). The evolution of tooth shape and tooth function in primates. In: *Development, Function and Evolution of Teeth*. Cambridge University Press. New York.

C

- Calcagno, J. M. (1986). Dental reduction in post-pleistocene Nubia. *American Journal of Physical Anthropology*, 70, 349-363.
- Calcagno, J. M. (1989). *Mechanisms of human dental reduction: a case study from post-Pleistocene Nubia*. Publications in Anthropology. University of Kansas.
- Calcagno, J. M., & Gibson, K. R. (1988). Human dental reduction: natural selection or the probable mutation effect. *American Journal of Physical Anthropology*, 77, 505-517.
- Calcagno, J. M., & Gibson, K. R. (1991). Selective compromise: evolutionary trends and mechanisms in hominid tooth size. In: *Advances in dental anthropology*. Wiley Liss. New York. pp. 59-76.
- Campbell, M. C., & Tishkoff, S.A. (2008). African genetic diversity: implications for human demographic history, modern human origins, and complex disease mapping. *Annual Review Genomics and Human Genetics*, 9,403-433.
- Cann, R. L. (1997). Phylogenetic estimation in humans and neck riddles. *American Journal of Human Genetics*, 60, 755-757.
- Cann, R. L., Stoneking M., & Wilson, A. C.(1987). Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature*, 325, 31-36
- Carlson, C. S., Thomas, D. J., Eberle, M. A., Swanson, J. E., Livingston, R. J., Rieder, M. J., & Nickerson, D. A. (2005). Genomic regions exhibiting positive selection identified from dense genotype data. *Genome Research*, 15, 1553-1565.
- Carlson, D. S., & Gerven, D. P. (1977). Masticatory function and post-Pleistocene evolution in Nubia. *American Journal of Physical Anthropology*, 46, 495-506.
- Carlson, D. S., & Gerven, D. P. (1979). Diffusion, biological determinism, and biocultural adaptation in the Nubian corridor. *American Anthropologist*, 81, 561-580.
- Carroll, S. B. (2001). Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity. *Nature*, 409, 1102-1109.
- Cavalli-Sforza, L. L., & Edwards, A. W. F. (1964). Analysis of human evolution. *Genetics Today*, 3, 923-933.
- Cavalli-Sforza, L. L., & Feldman, M. W. (2003). The application of molecular genetic approaches to the study of human evolution. *Nature Genetics*, 33, 266-275.
- Cavalli-Sforza, L. L., Menozzi, P., & Piazza, A. (1993). Demic expansions and human evolution. *Science*, 259, 639-46.
- Cavalli-Sforza, L. L., Menozzi, P., & Piazza, A. (1994). *The history and geography of human genes*. Princeton University Press.

- Chaboksarov, N.N. (1966). *The ethnic anthropology of Eastern Asia*. Akademija NauK. Moskouw.
- Chappell, J., & Shackleton, N. (1986). Oxygen isotopes and sea level. *Nature*, 324, 137-140.
- Cheverud, J. M. (1982). Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution*, 36, 499-516.
- Cheverud, J. M. (1988). A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution*, 42, 958-968.
- Cheverud, J. M. (1996). Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *American Zoologist*, 36, 44-50.
- Chu, J. Y., Huang, W., Kuang, S. Q., Wang, J. M., Xu, et al., (1998). Genetic relationship of populations in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95, 11763-11768.
- Cocilovo, J. A. (1981). *Estudio sobre discriminación y clasificación de poblaciones pre-hispánicas del NO Argentino*. Museo Nacional de Historia Natural. Santiago de Chile
- Collard, M., & Wood, B. (2007). Hominin homoiology: an assessment of the impact of phenotypic plasticity on phylogenetic analyses of humans and their fossil relatives. *Journal of Human Evolution*, 52, 573-584.
- Condie, B. G. & Capecchi, M. R. (1993). Mice homozygous for a targeted disruption of Hoxd-3 (Hox-4.1) exhibit anterior transformations of the first and second cervical vertebrae, the atlas and the axis. *Development*, 119, 579-595.
- Corruccini, R. S. (1979). Molar cusp-size variability in relation to odontogenesis in hominoid primates. *Archives of Oral Biology*, 24, 633-634.
- Corruccini, R. S. (1984). An epidemiologic transition in dental occlusion in world populations. *American Journal of Orthodontics*, 86, 419-426.
- Corruccini, R. S. (1991). Anthropological aspects of orofacial and occlusal variations and anomalies. In: *Advances in Dental Anthropology*. Wiley Liss. New York. pp. 295-323.
- Corruccini, R. S., & Beecher, R. M. (1982). Occlusal variation related to soft diet in a nonhuman primate. *Science*, 218, 74-76.
- Corruccini, R. S., & Potter, R. H. Y. (1981). Developmental correlates of crown component asymmetry and occlusal discrepancy. *American Journal of Physical Anthropology*, 55, 21-31.
- Corti, M., Fadda, C., Simson, S., & Nevo, E. (1996). Size and shape variation in the mandible of the fossorial rodent *Spalax ehrenbergi*. In: *Advances in morphometrics*. Springer US. pp. 303-320
- Crummett, T. (1994) *The Evolution of Shovel Shaping: Regional and Temporal Variation in Human Incisor Morphology*. Ph.D. Dissertation, University of Michigan.

D

- Dahlberg, A. A. (1945). The changing dentition of man. *The Journal of the American Dental Association*, 32, 676-690.
- Dahlberg, A. A. (1951). The dentition of the American Indian. In: *Papers on the physical anthropology of the American Indian*. Viking Fund. New York. pp, 138-176.
- Dahlberg, A. A. (1956). *Materials for the establishment of standards for classification of tooth characteristics, attributes, and techniques in morphological studies of the dentition*. Zoller Laboratory of Dental Anthropology. University of Chicago.
- Dahlberg, A. A. (1963a). Analysis of the American Indian dentition. *Dental anthropology*, 5, 149-177.
- Dahlberg, A. A. (1963b). Dental evolution and culture. *Human biology*, 35, 237-249.
- Darwin, C. (1839). *Journal and remarks (1832-1836)*. Henry Colburn. London.
- Darwin, C. (1859). *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murrup. London.
- Davit-Béal, T., Tucker A.S., & Sire, J.Y. (2009). Loss of teeth and enamel in tetrapods: fossil record, genetic data and morphological adaptations. *Journal of Anatomy*, 214, 477-501.
- De Terra, M. (1905). *Beiträge zu einer Odontographie der Menschenrassen*. Berlinische verlags. Berlin.
- DeGiorgio, M., Jakobsson, M., & Rosenberg, N. A. (2009). Explaining worldwide patterns of human genetic variation using a coalescent-based serial founder model of migration outward from Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 16057-16062.
- Dempsey, P. J., & Townsend, G. C. (2001). Genetic and environmental contributions to variation in human tooth size. *Heredity*, 86, 685-693.
- Deshpande, O., Batzoglou, S., Feldman, M. W., & Cavalli-Sforza, L. L. (2009). A serial founder effect model for human settlement out of Africa. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276, 291-300.
- Diamond, J., & Bellwood, P. (2003). Farmers and their languages: the first expansions. *Science*, 300, 597-603.
- Dixon, E. J. (1993). *Quest for the Origins of the First Americans*. University of New Mexico Press. Albuquerque.
- Dryden, I. L., & Mardia, K. V. (1998). *Statistical shape analysis*. Wiley. Chichester

E

- Ehrich, T. H., Vaughn, T. T., Koreishi, S. F., Linsey, R. B., Pletscher, L. S., & Cheverud, J. M. (2003). Pleiotropic effects on mandibular morphology I. Developmental morphological integration and differential dominance. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 296, 58-79.
- Eller, E., Hawks, J., & Relethford, J. H. (2009). Local extinction and recolonization, species effective population size, and modern human origins. *Human Biology*, 81, 805-824.
- Escoufier, Y. (1973). Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics*, 29, 751-760.

F

- Fagan, B. M. (1987). *The great journey: the peopling of ancient America*. Thames and Hudson. New York.
- Fagundes, N. J., Kanitz, R., Eckert, R., Valls, A. C., Bogo, M. R., et al. (2008). Mitochondrial population genomics supports a single pre-Clovis origin with a coastal route for the peopling of the Americas. *The American Journal of Human Genetics*, 82, 583-592.
- Falconer, D. S., & Mackay, T. F. (1997). *Introduction to quantitative genetics*. Addison-Wesley Longman. Essex.
- Falconer, D.S. (1981). *Introduction to quantitative genetics*. Longmans. London.
- Falk, D., & Corruccini, R. (1982). Efficacy of cranial versus dental measurements for separating human populations. *American Journal of Physical Anthropology*, 57, 123-127.
- Fariña, R. A., Tambusso, P. S., Varela, L., Czerwonogora, A., Di Giacomo, et al. (2014). Arroyo del Vizcaíno, Uruguay: a fossil-rich 30-ka-old megafaunal locality with cut-marked bones. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281, 2013-2211.
- Fisher, R. A. (1919). The Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 52, 399-433.
- Fisher, R. A. (1958). *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press. Oxford.
- Flower, W. H. (1885). On the Size of the Teeth as a Character of Race. *Journal of the Anthropological Institute of Great Britain and Ireland*, 14, 183-187.
- Foote, M. (1997). Sampling, taxonomic description, and our evolving knowledge of morphological diversity. *Paleobiology* 23, 181-206.
- Foote, M., & Gould S.J. (1992). Cambrian and Recent morphological disparity. *Science*, 258, 1816-1817.
- Fraser, G. J., Hulsey, C. D., Bloomquist, R. F., Uyesugi, K., Manley, N. R., & Streelman, J. T. (2009). An ancient gene network is co-opted for teeth on old and new jaws. *PLoS Biology*, 7, 233-247

- Fruyer, D. W. (1977). Metric dental change in the European Upper Paleolithic and Mesolithic. *American Journal of Physical Anthropology*, 46, 109-120.
- Fruyer, D. W. (1978). The evolution of the dentition in Upper Paleolithic and Mesolithic Europe. PhD. Dissertation, University of Kansas.
- Fregel, R., Cabrera, V., Larruga, J. M., Abu-Amero, K. K., & González, A. M. (2015). Carriers of Mitochondrial DNA Macrohaplogroup N Lineages Reached Australia around 50,000 Years Ago following a Northern Asian Route. *PLoS One*, 10, e129831.
- Frie, M. (2003). An application of the relative warps analysis to problems in human paleontology- with notes on raw data quality. *Image Analysis & Stereology*, 22, 63-72.
- Frisch, J. E. (1965). *Trends in the evolution of the hominoid dentition*. Bibliotheca Primatológica. S. Karger. Basle.
- Frost, S. R., Marcus, L. F., Bookstein, F. L., Reddy, D. P., & Delson, E. (2003). Cranial allometry, phylogeography, and systematics of large-bodied papionins (primates: Cercopithecinae) inferred from geometric morphometric analysis of landmark data. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology*, 275, 1048-1072.
- Fruciano, C., Franchini, P., & Meyer, A. (2013). Resampling-based approaches to study variation in morphological modularity. *Plos One*, 8, e69376.
- Fujimoto, A., Kimura, R., Ohashi, J., Omi, K., Yuliwulandari, R., et al. (2008b). A scan for genetic determinants of human hair morphology: EDAR is associated with Asian hair thickness. *Human Molecular Genetics*, 17, 835-843.
- Fujimoto, A., Ohashi, J., Nishida, N., Miyagawa, T., Morishita, Y., et al. (2008a). A replication study confirmed the EDAR gene to be a major contributor to population differentiation regarding head hair thickness in Asia. *Human Genetics*, 124, 179-185.
- G
- Galbany J., Moyà-Solà S., & Pérez-Pérez A. (2005). Dental microwear variability on buccal tooth enamel surfaces of extant Catarrhini and fossil Miocene Hominoidea *Dryopithecus laietanus*. *Folia Primatologica*, 76, 325-341.
- Galbany, J., Estebanranz, F., Martínez, L. M., Romero, A., De Juan, J., Turbón, D., & Pérez-Pérez, A. (2006). Comparative analysis of dental enamel polyvinylsiloxane impression and polyurethane casting methods for SEM research. *Microscopy Research and Technique*, 69, 246-252.
- Gamarra, B., Romero, A., Pérez-Pérez, A., & Galbany, J. (2011). Análisis del error de medición y variabilidad interespecífica morfométrica de Fourier en M2 de primates Hominoidea. *Revista Española de Antropología Física*, 32, 56-66
- García-Bour, J., Pérez-Pérez, A., Álvarez, S., Fernández, E., López-Parra, A. M., Arroyo-Pardo, E., & Turbón, D. (2004). Early population differentiation in extinct aborigines from Tierra del Fuego-Patagonia: Ancient mtDNA sequences and Y-Chromosome STR characterization. *American Journal of Physical Anthropology*, 123, 361-370.

- García-Moro, C., Hernández, M., & Turbón, D. (1988). Craneos yamanas y de otros aborígenes de Tierra del Fuego en colecciones europeas. *Trabajos de Antropología*, 21, 129-136.
- Garn, S. M., Lewis, A. B., & Kerewsky, R. S. (1963). Third molar agenesis and size reduction of the remaining teeth. *Nature*, 200, 488-489.
- Garn, S. M., Lewis, A. B., & Walenga, A. J. (1968a). Crown-size profile pattern comparisons of 14 human populations. *Archives of Oral Biology*, 13, 1235-1242.
- Garn, S. M., Lewis, A. B., & Walenga, A. J. (1968b). Genetic basis of the crown-size profile pattern. *Journal of Dental Research*, 47, 1190-1190.
- Garn, S. M., Lewis, A. B., & Walenga, A. J. (1969). Crown-Size Profile Patterns and Presumed Evolutionary "Trends" 1. *American Anthropologist*, 71, 79-84.
- Garn, S. M., Lewis, A. B., Kerewsky, R. S., & Dahlberg, A. A. (1966). Genetic independence of Carabelli's trait from tooth size or crown morphology. *Archives of Oral Biology*, 11, 745-747.
- Garn, S. M., Osborne, R. H., & McCabe, K. D. (1979). The effect of prenatal factors on crown dimensions. *American Journal of Physical Anthropology*, 51, 665-677.
- Gharaibeh, W. (2005). Correcting for the effect of orientation in geometric morphometric studies of side-view images of human heads. In: *Modern Morphometrics in Physical Anthropology*. Springer US. pp. 117-143
- Gibbons, A. (1992). Mitochondrial Eve: wounded, but not dead yet. *Science*, 257, 873-875.
- Giblett, E. R. (1969). *Genetic markers in human blood*. Blackwell Scientific. Oxford.
- Gibson, G., & Wagner, G. (2000). Canalization in evolutionary genetics: a stabilizing theory?. *Bioessays*, 22, 372-380.
- Gibson, K. R., & Calcagno, J. M. (1989). A critique of the «increasing population density effect». *Human Evolution*, 4, 515-523.
- Gignoux, C. R., Henn, B. M., & Mountain, J. L. (2011). Rapid, global demographic expansions after the origins of agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 6044-6049.
- Gilad, Y., Rosenberg, S., Przeworski, M., Lancet, D., & Skorecki, K. (2002). Evidence for positive selection and population structure at the human MAO-A gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 862-867.
- Giles, R. E., Blanc, H., Cann, H. M., & Wallace, D. C. (1980). Maternal inheritance of human mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 77, 6715-6719.
- Gómez, S., Romero, A., & De Juan, J. (2008) Análisis de exposición de dentina en poblaciones agropastoriles del Valle del río Vinalopó (Alicante, España). En: *Genes, Ambiente y Enfermedades en Poblaciones Humanas*. Prensas Universitarias de Zaragoza. pp. 185-193
- Gómez-Robles, A. (2010). Análisis de la forma dental en la filogenia humana. Tendencias y modelos evolutivos basados en métodos de morfometría geométrica. PhD. Dissertation. Universidad de Granada.

- Gómez-Robles, A., & Polly, P. D. (2012). Morphological integration in the hominin dentition: evolutionary, developmental, and functional factors. *Evolution*, 66, 1024-1043.
- Gómez-Robles, A., de Castro, J. M. B., Arsuaga, J. L., Carbonell, E., & Polly, P. D. (2013). No known hominin species matches the expected dental morphology of the last common ancestor of Neanderthals and modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110, 18196-18201.
- Gómez-Robles, A., Martínón-Torres, M., De Castro, J. B., Margvelashvili, A., Bastir, et al. (2007). A geometric morphometric analysis of hominin upper first molar shape. *Journal of Human Evolution*, 53, 272-285.
- Gómez-Robles, A., Martínon-Torres, M., de Castro, J. M. B., Prado, L., Sarmiento, S., & Arsuaga, J. L. (2008). Geometric morphometric analysis of the crown morphology of the lower first premolar of hominins, with special attention to Pleistocene Homo. *Journal of human evolution*, 55, 627-638.
- Gómez-Robles, A., Martínón-Torres, M., de Castro, J. M. B., Prado-Simón, L., & Arsuaga, J. L. (2011b). A geometric morphometric analysis of hominin upper premolars. Shape variation and morphological integration. *Journal of Human Evolution*, 61, 688-702.
- Gómez-Robles, A., Olejniczak, A. J., Martínón-Torres, M., Prado-Simón, L., & Bermúdez de Castro, J. M. (2011a). Evolutionary novelties and losses in geometric morphometrics: a practical approach through hominin molar morphology. *Evolution*, 65, 1772-1790.
- González, P. N., Bernal, V., & Perez, S. I. (2011). Analysis of sexual dimorphism of craniofacial traits using geometric morphometric techniques. *International Journal of Osteoarchaeology*, 21, 82-91.
- González-José, R., Bortolini, M. C., Santos, F. R., & Bonatto, S. L. (2008). The peopling of America: craniofacial shape variation on a continental scale and its interpretation from an interdisciplinary view. *American Journal of Physical Anthropology*, 137, 175-187.
- González-José, R., Dahinten, S. L., Luis, M. A., Hernández, M., & Pucciarelli, H. M. (2001). Craniometric variation and the settlement of the Americas: Testing hypotheses by means of R-matrix and matrix correlation analyses. *American Journal of Physical Anthropology*, 116, 154-165.
- González-José, R., González-Martín, A., Hernández, M., Pucciarelli, H. M., Sardi, M., Rosales, A., & Van der Molen, S. (2003). Craniometric evidence for Palaeoamerican survival in Baja California. *Nature*, 425, 62-65.
- González-José, R., Neves, W., Lahr, M. M., González, S., Pucciarelli, H., Martínez, M. H., & Correal, G. (2005b). Late Pleistocene/Holocene craniofacial morphology in Mesoamerican Paleoindians: implications for the peopling of the New World. *American Journal of Physical Anthropology*, 128, 772-780.
- González-José, R., Ramírez-Rozzi, F., Sardi, M., Martínez-Abadías, N., Hernández, M., & Pucciarelli, H. M. (2005a). Functional-cranial approach to the influence of economic strategy on skull morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, 128, 757-771.
- Good, P. (2000). *Permutation Tests: A Practical Guide to Resampling Methods for Testing Hypotheses*. Springer, New York.

- Goose, D. H., & Roberts, E. E. (1982). Size and morphology of children's teeth in North Wales. In: *Teeth: Form, Function and Evolution*. Columbia University Press: New York. pp. 228-36.
- Goswami, A., & Polly, P. D. (2010). The influence of modularity on cranial morphological disparity in Carnivora and Primates (Mammalia). *PLoS One*, 5, e9517.
- Gould, J.S. (1981). *The Mismeasure of Man*. WW Norton & Company, 27. New York.
- Gould, S. J. (1999). *La vida maravillosa*. Crítica. Barcelona.
- Gower, J. C. (1975). Generalized Procrustes analysis. *Psychometrika*, 40, 33-51.
- Green, R. C. (1994). Changes over time. Recent advances in dating human colonisation of the Pacific Basin area. In: *The Origins of the First New Zealanders*. Auckland University Press. pp. 19-51.
- Green, W.D.K. (1996) The thin-plate spline and images with curving features. In: *Image Fusion and Shape Variability*. Leeds University Press. Leeds. pp. 79-87.
- Greenberg, J. H. (1987). *Language in the Americas*. Stanford University Press. Bloomington.
- Greenberg, J. H., Turner, C. G., & Zegura, S. L. (1985). Convergence of evidence for the peopling of the Americas. *Collegium Antropologicum*, 9, 33-42.
- Greenberg, J. H., Turner, C. G., & Zegura, S. L. (1986). The settlement of the Americas: A comparison of the linguistic, dental, and genetic evidence [and comments and reply]. *Current Anthropology*, 27, 477-497.
- Grieco, T. M., Rizk, O. T., & Hlusko, L. J. (2013). A modular framework characterizes micro-and macroevolution of old world monkey dentitions. *Evolution*, 67, 241-259.
- Groves, C. P., & Lahr, M. M. (1994). A bush not a ladder: speciation and replacement in human evolution. *Perspectives in Human Biology*, 4, 1-11.
- Guagliardo, M. F. (1982). Tooth crown size differences between age groups: a possible new indicator of stress in skeletal samples. *American Journal of Physical Anthropology*, 58, 383-389.
- Gunz, P., & Mitteroecker, P. (2013). Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 24, 103-109.
- Gunz, P., Mitteroecker, P., & Bookstein, F. L. (2005). Semilandmarks in three dimensions. In: *Modern morphometrics in physical anthropology*. Springer US. pp. 73-98.
- Guthrie, R. D. (1996). The mammoth steppe and the origin of mongoloids and their dispersal. Prehistoric In: *Mongoloid dispersals*. Oxford University Press. New York. pp. 172-186.

H

- Hall, B. K. (1992). Waddington's legacy in development and evolution. *American Zoologist*, 32, 113-122.
- Hall, B. K. (1995). Homology and embryonic development. In *Evolutionary Biology*. Springer. US. pp. 1-37

- Hamblin, M. T., Thompson, E. E., & Di Rienzo, A. (2002). Complex signatures of natural selection at the Duffy blood group locus. *The American Journal of Human Genetics*, 70, 369-383.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST-Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*. Available at <http://folk.uio.no/ohammer/past/>.
- Handley, L. J. L., Manica, A., Goudet, J., & Balloux, F. (2007). Going the distance: human population genetics in a clinal world. *Trends in Genetics*, 23, 432-439.
- Hanihara, K. (1966). Mongoloid dental complex in the deciduous dentition. *Journal of the Anthropological Society of Nippon*, 74, 9-20.
- Hanihara, K. (1968). Mongoloid dental complex in the permanent dentition. In: *Proceedings of the VIIIth International Symposium of Anthropological and Ethnological Sciences*. Science Council of Japan. Tokyo and Kyoto. pp. 298-300.
- Hanihara, T. (1991). Dentition of Nansei Islanders and Peopling of the Japanese Archipelago: The Basic Populations in East Asia, IX. *Journal of the Anthropological Society of Nippon*, 99, 399-409.
- Hanihara, T. (1992). Negritos, Australian Aborigines, and the “proto-sundadont” dental pattern: The basic populations in East Asia, V. *American Journal of Physical Anthropology*, 88, 183-196.
- Hanihara, T. (2008). Morphological variation of major human populations based on non-metric dental traits. *American Journal of Physical Anthropology*, 136, 169-182.
- Hanihara, T. (2013). Geographic structure of dental variation in the major human populations of the world. In: *Anthropological perspectives on tooth morphology*. Cambridge University Press. pp. 479-509.
- Hanihara, T., & Ishida, H. (2005). Metric dental variation of major human populations. *American Journal of Physical Anthropology*, 128, 287-298.
- Harding, R. M., & McVean, G. (2004). A structured ancestral population for the evolution of modern humans. *Current Opinion in Genetics & Development*, 14, 667-674.
- Hardy, G. H. (1908). Mendelian proportions in a mixed population. *Science*, 28, 49-50.
- Harjunmaa, E., Seidel, K., Häkkinen, T., Renvoisé, E., Corfe, I. J., et al. (2014). Replaying evolutionary transitions from the dental fossil record. *Nature*, 512, 44-48.
- Harpending, H. C., & Ward, R. H. (1982). Chemical systematics and human populations. In: *Biochemical Aspects of Evolutionary Biology*. University of Chicago Press. pp. 213-256.
- Harpending, H. C., Sherry, S. T., Rogers, A. R., & Stoneking, M. (1993). The genetic structure of ancient human populations. *Current Anthropology*, 34, 483-496.
- Harris, E. F., & Bailit, H. L. (1988). A principal components analysis of human odontometrics. *American Journal of Physical Anthropology*, 75, 87-99.
- Harris, E. F., & Dinh, D. P. (2006). Intercusp relationships of the permanent maxillary first and second molars in American whites. *American journal of Physical Anthropology*, 130, 514-528.

- Harris, E. F., & Rathbun, T. A. (1991). Ethnic differences in the apportionment of tooth sizes. In: *Advances in dental anthropology*. Wiley Liss. New York. pp, 121-142.
- Hartl, D. L., & Clark, A. G. (1997). *Principles of population genetics*. Sinauer Associates. Sunderland.
- Hartman, S. E. (1989). Stereophotogrammetric analysis of occlusal morphology of extant hominoid molars: Phenetics and function. *American Journal of Physical Anthropology*, 80, 145-166.
- Harvati, K. (2003). Quantitative analysis of Neanderthal temporal bone morphology using three-dimensional geometric morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology*, 120, 323-338.
- Harvati, K., & Weaver, T. D. (2006a). Reliability of cranial morphology in reconstructing Neanderthal phylogeny. In *Neanderthals revisited: New approaches and perspectives*. Springer Netherlands. pp. 239-254
- Harvati, K., & Weaver, T. D. (2006b). Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology*, 288, 1225-1233.
- Hawkey, D. E. (1998) Out of Asia: Dental Evidence for Affinities and Microevolution of Early Populations from India/Sri Lanka. Ph.D. Dissertation, Arizona State University
- Hawkey, D. E. (1999). The Indodont dental pattern of prehistoric South Asia and early world affinities. In *American Journal of Physical Anthropology*, 28, 146-147.
- Head, J. J., & Polly, P. D. (2015). Evolution of the snake body form reveals homoplasy in amniote Hox gene function. *Nature*, 520, 86-89.
- Henn, B. M., Cavalli-Sforza, L. L., & Feldman, M. W. (2012). The great human expansion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 17758-17764.
- Henn, B. M., Gignoux, C. R., Jobin, M., Granka, J. M., Macpherson, J. M., et al. (2011). Hunter-gatherer genomic diversity suggests a southern African origin for modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 5154-5162.
- Hernández, M., Fox, C. L., & Garcia-Moro, C. (1997). Fuegian cranial morphology: the adaptation to a cold, harsh environment. *American Journal of Physical Anthropology*, 103, 103-117.
- Herrnstadt, C., Elson, J. L., Fahy, E., Preston, G., Turnbull, D. M., et al. (2002). Reduced-median-network analysis of complete mitochondrial DNA coding-region sequences for the major African, Asian, and European haplogroups. *The American Journal of Human Genetics*, 70, 1152-1171.
- Hillson, S. (1996). *Dental anthropology*. Cambridge University Press.
- Hlusko, L. J. (2002). Identifying metameric variation in extant hominoid and fossil hominid mandibular molars. *American Journal of Physical Anthropology*, 118, 86-97.
- Hlusko, L. J. (2004). Integrating the genotype and phenotype in hominid paleontology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 2653-2657.
- Hlusko, L. J. (2015). Elucidating the evolution of hominid dentition in the age of phenomics, modularity, and quantitative genetics. *Annals of Anatomy-Anatomischer Anzeiger*. Article in Press. DOI: 10.1016/j.aanat.2015.05.001

- Hlusko, L. J., & Mahaney, M. C. (2003). Genetic contributions to expression of the baboon cingular remnant. *Archives of Oral Biology*, 48, 663-672.
- Hlusko, L. J., & Mahaney, M. C. (2009). Quantitative genetics, pleiotropy, and morphological integration in the dentition of *Papio hamadryas*. *Evolutionary Biology*, 36, 5-18.
- Hlusko, L. J., Sage, R. D., & Mahaney, M. C. (2011). Modularity in the mammalian dentition: mice and monkeys share a common dental genetic architecture. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 316, 21-49.
- Hoffecker, J. F., Elias, S. A., & O'Rourke, D. H. (2014). Out of Beringia. *Science*, 343, 979-980.
- Hollox, E. J., Poulter, M., Zvarik, M., Ferak, V., Krause, A., et al. (2001). Lactase haplotype diversity in the Old World. *The American Journal of Human Genetics*, 68, 160-172.
- Howells, W. W. (1973). *Cranial variation in man: a study by multivariate analysis of patterns of difference among recent human populations*. Papers of the Peabody Museum of Archaeology & Ethnology. Cambridge, Mass.: Peabody Museum.
- Howells, W. W. (1989). *Skull shapes and the map: craniometric analyses in the dispersion of modern Homo*. Peabody Museum of Archaeology & Ethnology. Cambridge, Mass.: Peabody Museum.
- Hrdlička, A. (1925). *The Old Americans*. Williams & Wilkins. Baltimore.
- Hubbe, M., Hanihara, T., & Harvati, K. (2009). Climate signatures in the morphological differentiation of worldwide modern human populations. *The Anatomical Record*, 292, 1720-1733.
- Hubbe, M., Neves, W. A., & Harvati, K. (2010). Testing evolutionary and dispersion scenarios for the settlement of the New World. *PLoS One*, 5, e11105.
- Hunter, J. P., Guatelli-Steinberg, D., Weston, T. C., Durner, R., & Betsinger, T. K. (2010). Model of tooth morphogenesis predicts Carabelli cusp expression, size, and symmetry in humans. *PLoS One*, 5, e11844.
- Huxley, J. (1942). *Evolution. The Modern Synthesis*. Allen & Unwin. London.
- Ibacache, M. V., Manriquez Soto, G., & Suazo Galdames, I. (2010). Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: De la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal of Morphology*, 28, 977-990.
- Ingman, M., Kaessmann, H., Pääbo, S., & Gyllensten, U. (2000). Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans. *Nature*, 408, 708-713.
- Irish, J. D. (1993). Biological affinities of late Pleistocene through modern African aboriginal populations: the dental evidence. PhD. Dissertation, Arizona State University.
- Irish, J. D. (1997). Characteristic high-and low-frequency dental traits in Sub-Saharan African populations. *American Journal of Physical Anthropology*, 102, 455-467.
- Irish, J. D. (1998). Ancestral dental traits in recent Sub-Saharan Africans and the origins of modern humans. *Journal of Human Evolution*, 34, 81-98.

I

- Irish, J. D. (2006). Who were the ancient Egyptians? Dental affinities among Neolithic through postdynastic peoples. *American Journal of Physical Anthropology*, 129, 529-543.
- Irish, J. D. (2013) Afridonty: the "Sub-Saharan African Dental Complex" revisited. In: *Anthropological Perspectives on Tooth Morphology: Genetics, Evolution, Variation*. Cambridge University Press. pp. 278-295
- Irish, J. D., & Guatelli-Steinberg, D. (2003). Ancient teeth and modern human origins: an expanded comparison of African Plio-Pleistocene and recent world dental samples. *Journal of Human Evolution*, 45, 113-144.
- Irish, J. D., & Turner, C. G. (1990). West african dental affinity of late pleistocene Nubians. Peopling of the eurafrican-south Asian triangle II. *Homo*, 41, 42-53.
- Irish, J. D., Guatelli-Steinberg D., Legge S.S., de Ruiter D.J., & Berger L.R. (2013). Dental morphology and the phylogenetic "place" of *Australopithecus sediba*. *Science*, 340,1233062-1-4.

J

- Järvinen, E., Välimäki, K., Pummila, M., Thesleff, I., & Jernvall, J. (2008). The taming of the shrew milk teeth. *Evolution & Development*, 10, 477-486.
- Jernvall, J. (2000). Linking development with generation of novelty in mammalian teeth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97, 2641-2645.
- Jernvall, J., & Jung, H. S. (2000). Genotype, phenotype, and developmental biology of molar tooth characters. *American Journal of Physical Anthropology*, 113, 171-190.
- Jernvall, J., & Thesleff, I. (2012). Tooth shape formation and tooth renewal: evolving with the same signals. *Development*, 139, 3487-3497.
- Jernvall, J., Kettunen, P., Karavanova, I., Martin, L. B., & Thesleff, I. (1994). Evidence for the role of the enamel knot as a control center in mammalian tooth cusp formation: non-dividing cells express growth stimulating Fgf-4 gene. *International Journal of Developmental Biology*, 38, 463-463.
- Jorde, L. B., & Wooding, S.P. (2004). Genetic variation, classification and 'race'. *Nature Genetics*, 36,28-33.
- Jorde, L. B., Bamshad, M. J., Watkins, W. S., Zenger, R., Fraley, A. E., et al. (1995). Origins and affinities of modern humans: a comparison of mitochondrial and nuclear genetic data. *American Journal of Human Genetics*, 57, 523.
- Jorde, L. B., Bamshad, M., & Rogers, A. R. (1998). Using mitochondrial and nuclear DNA markers to reconstruct human evolution. *Bioessays*, 20, 126-136.

K

- Kaifu, Y., Kasai, K., Townsend, G. C., & Richards, L. C. (2003). Tooth wear and the “design” of the human dentition: a perspective from evolutionary medicine. *American Journal of Physical Anthropology*, 122, 47-61.
- Kanazawa, E., Sekikawa, M., & Ozaki, T. (1983). Three-dimensional measurements of the occlusal surface of upper first molars in a modern Japanese population. *Cells Tissues Organs*, 116, 90-96.
- Kanazawa, E., Sekikawa, M., & Ozaki, T. (1984). Three-dimensional measurements of the occlusal surfaces of upper molars in a Dutch population. *Journal of Dental Research*, 63, 1298-1301.
- Kasai, Y., Munne, P., Hotta, Y., Penttilä, E., Kavanagh, K., et al. (2005). Regulation of mammalian tooth cusp patterning by ectodin. *Science*, 309, 2067-2070.
- Kaul, S. S., Sharma, K., Sharma, J. C., & Corruccini, R. S. (1985). Non-metric variants of the permanent dental crown in human monozygous and dizygous twins. In: *Dental anthropology: application and methods*. Inter-India Publications. New Delhi. pp, 187-193.
- Kavanagh, K. D., Evans, A. R., & Jernvall, J. (2007). Predicting evolutionary patterns of mammalian teeth from development. *Nature*, 449, 427-432.
- Keene, H. J. (1965). The relationship between third molar agenesis and the morphologic variability of the molar teeth. *The Angle Orthodontist*, 35, 289-298.
- Keene, H. J. (1968). The relationship between Carabelli's trait and the size, number and morphology of the maxillary molars. *Archives of Oral Biology*, 13, 1023-1025.
- Kendall, D. G. (1977). The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability*, 9, 428-430.
- Kendall, D. G. (1984). Shape manifolds, procrustean metrics, and complex projective spaces. *Bulletin of the London Mathematical Society*, 16, 81-121.
- Kenyhercz, M. W., Klales, A. R., & Kenyhercz, W. E. (2014). Molar size and shape in the estimation of biological ancestry: A comparison of relative cusp location using geometric morphometrics and interlandmark distances. *American Journal of Physical Anthropology*, 153, 269-279.
- Kessel, M., & Gruss, P. (1991). Homeotic transformations of murine vertebrae and concomitant alteration of Hox codes induced by retinoic acid. *Cell*, 67, 89-104.
- Kieser, J. A. (1990). *Human adult odontometrics: the study of variation in adult tooth size*. Cambridge University Press. New York.
- Kieser, J. A., Bernal, V., Neil Waddell, J., & Raju, S. (2007). The uniqueness of the human anterior dentition: a geometric morphometric analysis. *Journal of Forensic Sciences*, 52, 671-677.
- Kim, H. L., Ratan, A., Perry, G. H., Montenegro, A., Miller, W., & Schuster, S. C. (2014). Khoisan hunter-gatherers have been the largest population throughout most of modern-human demographic history. *Nature Communications*, 5, 1-8.
- Kimura, M. (1968). Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, 217, 624-626.

- Kimura, M. (1983). *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press. New York.
- Kimura, M. (1989). The neutral theory of molecular evolution and the world view of the neutralists. *Genome*, 31, 24-31.
- Kimura, R., Yamaguchi, T., Takeda, M., Kondo, O., Toma, T., et al. (2009). A common variation in EDAR is a genetic determinant of shovel-shaped incisors. *The American Journal of Human Genetics*, 85, 528-535.
- King, R. C., & Stansfield, W. D. (1985). *A Dictionary of genetics*. Oxford University Press.
- Kitchen, A., Miyamoto, M. M., & Mulligan, C. J. (2008). A three-stage colonization model for the peopling of the Americas. *PLoS One*, 3, e1596.
- Kivisild, T., Rootsi, S., Metspalu, M., Mastana, S., Kaldma, K., et al. (2003). The genetic heritage of the earliest settlers persists both in Indian tribal and caste populations. *The American Journal of Human Genetics*, 72, 313-332.
- Klingenberg, C. P. (1998). Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 73, 79-123.
- Klingenberg, C. P. (2004). Integration, Modules, and Development. Phenotypic Integration. In: *Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes*. Oxford University Press. pp, 213-230
- Klingenberg, C. P. (2008a). Morphological integration and developmental modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 115-132.
- Klingenberg, C. P. (2008b). Novelty and “Homology-free” Morphometrics: What’s in a Name? *Evolutionary Biology*, 35, 186-190.
- Klingenberg, C. P. (2009). Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. *Evolution & Development*, 11, 405-421.
- Klingenberg, C. P. (2010). Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. *Nature Reviews Genetics*, 11, 623-635.
- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11, 353-357.
- Klingenberg, C. P. (2014). Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 369, 1-9.
- Klingenberg, C. P., & McIntyre, G. S. (1998). Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods. *Evolution*, 52,1363-1375.
- Klingenberg, C. P., & Marugán-Lobón, J. (2013). Evolutionary covariation in geometric morphometric data: analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context. *Systematic Biology*, 62, 591-610.
- Klingenberg, C. P., Badyaev, A. V., Sowry, S. M., & Beckwith, N. J. (2001). Inferring developmental modularity from morphological integration: analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings. *The American Naturalist*, 157, 11-23.

- Klingenberg, C. P., Barluenga M., & Meyer A. (2002). Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*, 56,1909-1920.
- Klingenberg, C. P., Mebus, K., & Auffray, J. C. (2003). Developmental integration in a complex morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible? *Evolution & development*, 5, 522-531.
- Kocher, T. D., & Wilson, A. C. (1991). Sequence evolution of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees: control region and a protein-coding region. In: *Evolution of life*. Springer Japan. pp. 391-413.
- Kolakowski, D., & Bailit, H. L. (1981). Segregation analyses of tooth size in a Melanesian population. *Annals of Human Biology*, 8, 255-262.
- Kolakowski, D., Harris, E. F., & Bailit, H. L. (1980). Complex segregation analysis of Carabelli's trait in a Melanesian population. *American Journal of Physical Anthropology*, 53, 301-308.
- Kondo, S., & Yamada, H. (2003). Cusp size variability of the maxillary molariform teeth. *Anthropological Science*, 111, 255-263.
- Konigsberg, L. W. (1987). Population genetic models for interpreting prehistoric intra-cemetery biological variation. PhD. Dissertation, Northwestern University.
- Konigsberg, L. W. (1990). Analysis of prehistoric biological variation under a model of isolation by geographic and temporal distance. *Human Biology*, 62,49-70.
- Koppert, G. J., Dounias, E., Froment, A., & Pasquet, P. (1993). Food consumption in three forest populations of the southern coastal area of Cameroon: Yassa-Mvae-Bakola. *Man and the Biosphere Series*, 13, 295-295.
- Kottak, C. P. (2004). *The Exploration of Human Diversity*. McGraw-Hill. New York.
- Kraus, B. S. (1951). Carabelli's Anomaly of the Maxillary Molar Teeth; observations on Mexicans and Papago Indians and an interpretation of the inheritance. *American Journal of Human Genetics*, 4, 348-355.
- Kraus, B. S., Jordan, R. E., & Abrams, L. (1969). *Dental anatomy and occlusion: a study of the masticatory system*. Williams and Wilkins. Baltimore.

L

- Lahr, M. M. (1992). The origins of modern humans: a test of the multiregional hypothesis. PhD. Dissertation, University of Cambridge.
- Lahr, M. M. (1995). Patterns of modern human diversification: implications for Amerindian origins. *American Journal of Physical Anthropology*, 38, 163-198.
- Lahr, M. M. (1996). *The evolution of modern human diversity: a study of cranial variation*. Cambridge University Press.
- Lahr, M. M., & Foley, R. A. (1994). Multiple dispersals and modern human origins. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 3, 48-60.

- Lahr, M. M., & Foley, R. A. (1998). Towards a theory of modern human origins: geography, demography, and diversity in recent human evolution. *Yearbook of Physical Anthropology*, 41, 137-176.
- Lahr, M. M., & Wright, R. V. (1996). The question of robusticity and the relationship between cranial size and shape in *Homo sapiens*. *Journal of Human Evolution*, 31, 157-191.
- Lalueza-Fox, C. (2003). *El color sota la pell*. Rubes. Barcelona.
- Lande, R., & Shannon, S. (1996). The role of genetic variation in adaptation and population persistence in a changing environment. *Evolution*, 50, 34-437.
- Larsen, C. S. (2006). The agricultural revolution as environmental catastrophe: implications for health and lifestyle in the Holocene. *Quaternary International*, 150, 12-20.
- Latter, B. D. H. (1980). Genetic differences within and between populations of the major human subgroups. *American Naturalist*, 116, 220-237.
- Leakey, R. E. (1969). Early homo sapiens remains from the Omo River region of south-west Ethiopia. *Nature*, 222, 1132-1134.
- Lee, G. T., & Goose, D. H. (1972). The inheritance of dental traits in a Chinese population in the United Kingdom. *Journal of Medical Genetics*, 9, 336-339.
- Lee, R. B., & Daly, R. H. (1999). *The Cambridge encyclopedia of hunters and gatherers*. Cambridge University Press.
- Legendre, P., & Legendre, L. (1998). *Numerical ecology: Developments in environmental modelling*, 20. Elsevier. Amsterdam.
- Lele, S., & Richtsmeier, J. T. (2001). *An invariant approach to statistical analysis of shapes*. Chapman & Hall. New York.
- Lewontin, R. C. (1972). The apportionment of human diversity. *Evolutionary Biology*, 6, 381-398
- Lewontin, R. C. (1974). *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia University Press. New York.
- Li, W. H., & Sadler, L. A. (1991). Low nucleotide diversity in man. *Genetics*, 129, 513-523.
- Lieberman, D. E. (1995). Testing hypotheses about recent human evolution from skulls: integrating morphology, function, development, and phylogeny. *Current Anthropology*, 36, 159-197.
- Lieberman, D. E. (1997). Making behavioral and phylogenetic inferences from hominid fossils: considering the developmental influence of mechanical forces. *Annual Review of Anthropology*, 26, 185-210.
- Lieberman, D. E. (2000). Ontogeny, homology and phylogeny in the hominid craniofacial skeleton: the problem of the browridge. In: *Development, Growth and Evolution*. Linnean Society Symposium Series. pp, 85-12.
- Lieberman, D. E. (2008). Speculations about the selective basis for modern human craniofacial form. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 17, 55-68.
- Lieberman, D. E. (2011). *The evolution of the human head*. Harvard University Press. Cambridge.

- Lieberman, D. E., Krovitz, G. E., Yates, F. W., Devlin, M., & Claire, M. S. (2004). Effects of food processing on masticatory strain and craniofacial growth in a retrognathic face. *Journal of Human Evolution*, 46(6), 655-677.
- Linneo, C. V. (1758). *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Salvius. Stockholme
- Livingstone, F. B., & Dobzhansky, T. (1962). On the non-existence of human races. *Current Anthropology*, 3, 279-281.
- Livshits, G., & Nei, M. (1990). Relationships between intrapopulational and interpopulational genetic diversity in man. *Annals of Human Biology*, 17, 501-513.
- Lockwood, C. A., Kimbel, W. H., & Lynch, J. M. (2004). Morphometrics and hominoid phylogeny: support for a chimpanzee–human clade and differentiation among great ape subspecies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 4356-4360.
- Loy, A., & Slice, D. E. (2010). Image data banks and geometric morphometrics. In: *Tools for Identifying Biodiversity: Progress and Problems*. Proceedings of the International Congress. Muséum national d'Histoire naturelle. Paris. pp. 243-248
- Lukacs, J. R. (1987). Biological relationships derived from morphology of permanent teeth: recent evidence from prehistoric India. *Anthropologischer Anzeiger*, 45, 97-116.
- Lukacs, J. R., & Pal, J. N. (2013). Dental morphology of early Holocene foragers of North India: Non-metric trait frequencies and biological affinities. *Journal of Comparative Human Biology*, 64, 411-436.
- Lumsden, A. G. (1987). The neural crest contribution to tooth development in the mammalian embryo. In: *Developmental and evolutionary aspects of the neural crest*. Wiley. New York. pp. 261-300.
- Lundrigan, B. (1996). Morphology of horns and fighting behavior in the family Bovidae. *Journal of Mammalogy*, 77, 462-475.
- Lycett, S. J., & Collard, M. (2005). Do homologies impede phylogenetic analyses of the fossil hominids? An assessment based on extant papionin craniodental morphology. *Journal of Human Evolution*, 49, 618-642.
- Lynch, M. (1990). The rate of morphological evolution in mammals from the standpoint of the neutral expectation. *American Naturalist*, 136, 727-741.
- Lynch, M., & Walsh, B. (1998). *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer. Sunderland.

M

- Macaulay, V., Hill, C., Achilli, A., Rengo, C., Clarke, D., et al. (2005). Single, rapid coastal settlement of Asia revealed by analysis of complete mitochondrial genomes. *Science*, 308, 1034-1036.

- Macchiarelli, R., & Bondioli, L. (1986). Post-Pleistocene reductions in human dental structure: a reappraisal in terms of increasing population density. *Human Evolution*, 1, 405-417.
- Macho, G. A., & Moggi-Cecchi, J. (1992). Reduction of maxillary molars in *Homo sapiens sapiens*: a different perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 87, 151-159.
- Mackay, T. F. (2001). The genetic architecture of quantitative traits. In: *The character concept in evolutionary biology*. Academic Press. pp. 391-411.
- MacLeod, N. (1999). Generalizing and extending the eigenshape method of shape space visualization and analysis. *Paleobiology*, 25, 107-138.
- Maddison, D. R., Ruvolo, M., & Swofford, D. L. (1992). Geographic origins of human mitochondrial DNA: phylogenetic evidence from control region sequences. *Systematic Biology*, 41, 111-124.
- Magitot, M. (1869). *Sur les cinq dentitions*. Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris.
- Mahalanobis, P. C. (1936). On the generalized distance in statistics. *Proceedings of the National Institute of Sciences. Calcutta*. 2, 49-55.
- Malecot, G. (1959). *Les modèles stochastiques en génétique de population*. Institut de Statistique de L'Université de Paris.
- Manica, A., Amos, W., Balloux, F., & Hanihara, T. (2007). The effect of ancient population bottlenecks on human phenotypic variation. *Nature*, 448, 346-348.
- Manica, A., Prugnolle, F., & Balloux, F. (2005). Geography is a better determinant of human genetic differentiation than ethnicity. *Human Genetics*, 118, 366-371.
- Manly, B. F. (2004). *Multivariate statistical methods: a primer*. CRC Press.
- Manly, B. F. (2007). *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*. Chapman & Hall/CRC. Boca Raton.
- Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27, 209-220.
- Marcus, L., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P., & Slice, D. E. (1996). *Advances in Morphometrics*. Plenum Press, New York.
- Marcus, L., Hingst-Zaher, E., & Zaher, H. (2000). Application of landmark morphometrics to skulls representing the orders of living mammals. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 11, 24-47.
- Martínez-Abadías, N., Esparza, M., Sjøvold, T., González-José, R., Santos, M., Hernández, M., & Klingenberg, C. P. (2012). Pervasive genetic integration directs the evolution of human skull shape. *Evolution*, 66, 1010-1023.
- Martínez-Abadías, N., González-José, R., González-Martín, A., Van der Molen, S., Talavera, A., Hernández, P., & Hernández, M. (2006). Phenotypic evolution of human craniofacial morphology after admixture: a geometric morphometrics approach. *American Journal of Physical Anthropology*, 129, 387-398.

- Martínez-Abadías, N., Paschetta, C., de Azevedo, S., Esparza, M., & González-José, R. (2009). Developmental and genetic constraints on neurocranial globularity: insights from analyses of deformed skulls and quantitative genetics. *Evolutionary Biology*, 36, 37-56.
- Martinón-Torres, M., Bastir, M., De Castro, J. B., Gómez, A., Sarmiento, S., Muela, A., & Arsuaga, J. L. (2006). Hominin lower second premolar morphology: evolutionary inferences through geometric morphometric analysis. *Journal of Human Evolution*, 50, 523-533.
- Martinón-Torres, M., Spěváčková, P., Gracia-Téllez, A., Martínez, I., Bruner, E., Arsuaga, J. L., & Bermúdez de Castro, J. M. (2013). Morphometric analysis of molars in a Middle Pleistocene population shows a mosaic of 'modern' and Neanderthal features. *Journal of anatomy*, 223, 353-363.
- Marugán-Lobón, J. (2007). Disparidad e Integración en el cráneo de Archosauria: Aplicaciones de la Morfología Teórica y la Morfometría Geométrica en Macroevolución. PhD. Dissertation, Universidad Autónoma de Madrid.
- Maxam, A. M., & Gilbert, W. (1977). A new method for sequencing DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 74, 560-564.
- Mayhall, J. T., Saunders, S. R., & Belier, P. L. (1982). The dental morphology of North American whites: a reappraisal. In: *Teeth: form, function, and evolution*. Columbia University Press. New York. pp. 245-258.
- McCollum, M., & Sharpe, P. T. (2001). Evolution and development of teeth. *Journal of Anatomy*, 199, 153-159.
- McDougall, I., Brown, F.H., & Fleagle, J.G. (2005). Stratigraphic placement and age of modern humans from Kibish, Ethiopia. *Nature*, 433, 733-736.
- McGhee, G.R. (1999). *Theoretical Morphology: the Concept and its Applications*. Columbia University Press.
- McKee, J. K. (1984). A genetic model of dental reduction through the probable mutation effect. *American Journal of Physical Anthropology*, 65, 231-241.
- Merriwether, D. A., Rothhammer, F., & Ferrell, R. E. (1995). Distribution of the four founding lineage haplotypes in Native Americans suggests a single wave of migration for the New World. *American Journal of Physical Anthropology*, 98, 411-430.
- Meyer, M., Kircher, M., Gansauge, M. T., Li, H., Racimo, F., et al. (2012). A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual. *Science*, 338, 222-226.
- Mezey, J. G., Cheverud, J. M., & Wagner, G. P. (2000). Is the genotype-phenotype map modular?: a statistical approach using mouse quantitative trait loci data. *Genetics*, 156, 305-311.
- Miller, E. H., Sung, H. C., Moulton, V. D., Miller, G. W., Finley, J. K., & Stenson, G. B. (2007). Variation and integration of the simple mandibular postcanine dentition in two species of phocid seal. *Journal of Mammalogy*, 88, 1325-1334.
- Mitchell-Olds, T., Willis, J. H., & Goldstein, D. B. (2007). Which evolutionary processes influence natural genetic variation for phenotypic traits?. *Nature Reviews Genetics*, 8, 845-856.

- Mitsiadis, T.A., & Smith, M.M. (2006). How do genes make teeth to order through development? *Journal of Experimental Zoology. Part B Molecular and Developmental Evolution*, 306, 177-182.
- Mitteroecker, P., & Gunz, P. (2009). Advances in geometric morphometrics. *Evolutionary Biology*, 36, 235-247.
- Miyabara, T. (1915). An anthropological study of the masticatory system in the Japanese. *Dental Cosmos*, 58, 739-49.
- Miyado, M., Ogi, H., Yamada, G., Kitoh, J., Jogahara, T., et al. (2007). Sonic hedgehog expression during early tooth development in *Suncus murinus*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 363, 269-275.
- Molnar, S. (1983). *Human variation: races, types, and ethnic groups*. Prentice Hall. Englewood Cliffs.
- Monge, M., & Monge, C. (1967). *Adaptación biológica de las sociedades sudamericanas a las grandes alturas*. Colección Minsa. Lima
- Moormann, S., Guatelli-Steinberg, D., & Hunter, J. (2013). Metamerism, morphogenesis, and the expression of carabelli and other dental traits in humans. *American Journal of Physical Anthropology*, 150, 400-408.
- Moraga, M. L., Rocco, P., Miquel, J. F., Nervi, F., Llop, E., et al. (2000). Mitochondrial DNA polymorphisms in Chilean aboriginal populations: implications for the peopling of the southern cone of the continent. *American Journal of Physical Anthropology*, 113, 19-29.
- Moreno, S. M., & Moreno, F. A. (2011). Antropología dental: una herramienta valiosa con fines forenses. *Revista Estomatología, Universidad del Valle*, 10, 29-42.
- Morris, A. G. (1992). *A master catalogue: Holocene human skeletons from South Africa*. Witwatersrand University Press. Johannesburg
- Morris, D. H. (1986). Maxillary molar occlusal polygons in five human samples. *American Journal of Physical Anthropology*, 70, 333-33
- Mosimann, J. E. (1970). Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *Journal of the American Statistical Association*, 65, 930-945.
- Mourant, A. E. (1954). *The Distribution of the Human Blood Groups*. Blackwell Scientific Publications. Oxford
- Murdock, G. P. (1981). *Atlas of world cultures*. University of Pittsburgh Press.

N

- Nei, M., & Roychoudhury, A. K. (1974). Genic variation within and between the three major races of man, Caucasoids, Negroids, and Mongoloids. *American Journal of Human Genetics*, 26, 421.
- Nei, M., & Roychoudhury, A. K. (1982). Genetic relationship and evolution of human races. *Evolutionary Biology*, 14, 1-59.

- Nei, M., & Roychoudhury, A. K. (1993). Evolutionary relationships of human populations on a global scale. *Molecular Biology and Evolution*, 10, 927-943.
- Neves, W. A., & Pucciarelli, H. M. (1991). Morphological affinities of the first Americans: an exploratory analysis based on early South American human remains. *Journal of Human Evolution*, 21, 261-273.
- Nichol, C. R. (1989). Complex segregation analysis of dental morphological variants. *American Journal of Physical Anthropology*, 78, 37-59.
- Noback, M. L., & Harvati, K. (2015). The contribution of subsistence to global human cranial variation. *Journal of Human Evolution*, 80, 34-50.
- Noback, M. L., Harvati, K., & Spoor, F. (2011). Climate-related variation of the human nasal cavity. *American Journal of Physical Anthropology*, 145, 599-614.
- Noss, J. F., Scott, G. R., Potter, R. H. Y., Dahlberg, A. A., & Dahlberg, T. (1983). The influence of crown size dimorphism on sex differences in the Carabelli trait and the canine distal accessory ridge in man. *Archives of Oral Biology*, 28, 527-530.
- Nuño de la Rosa (2012). *The Problem of Organismal Form in Contemporary Biology: A Philosophical Examination*. PhD. Dissertation. Universidad Complutense de Madrid.
- Nurse, G. T., Weiner, J. S., & Jenkins, T. (1985). *The peoples of southern Africa and their affinities*. Oxford University Press.

O

- Olson, E. C., & Miller, R. L. (1958). *Morphological integration*. University of Chicago Press.
- Oppenheimer, S. (2003). *Los senderos del Edén: orígenes y evolución de la especie humana*. Crítica. Barcelona.
- Orestes-Cardoso, S., Nefussi, J. R., Lezot, F., Oboeuf, M., Pereira, M., et al. (2002). Msx1 is a regulator of bone formation during development and postnatal growth: in vivo investigations in a transgenic mouse model. *Connective Tissue Research*, 43, 153-160.
- Osborn, J. W. (1978). Morphogenetic gradients: fields versus clones. In: *Development, function and evolution of teeth*. Academic Press. New York-London. pp. 171-201
- Osborne, R. H. (1967). Some genetic problems in interpreting the evolution of the human dentition. *Journal of Dental Research*, 46, 943-948.
- Oxnard, C., & O'Higgins, P. (2009). Biology clearly needs morphometrics. Does morphometrics need biology? *Biological Theory*, 4, 84-97.

P

- Park, J. H., Yamaguchi, T., Watanabe, C., Kawaguchi, A., Haneji, K., et al. (2012). Effects of an Asian-specific nonsynonymous EDAR variant on multiple dental traits. *Journal of Human Genetics*, 57, 508-514.

- Paschetta, C., de Azevedo, S., Castillo, L., Martínez-Abadías, N., Hernández, M., Lieberman, D. E., & González-José, R. (2010). The influence of masticatory loading on craniofacial morphology: a test case across technological transitions in the Ohio Valley. *American Journal of Physical Anthropology*, 141, 297-314.
- Patin, E., Laval, G., Barreiro, L. B., Salas, A., Semino, O., et al. (2009). Inferring the demographic history of African farmers and pygmy hunter-gatherers using a multilocus resequencing data set. *PLoS Genetics*, 5, e1000448.
- Pérez, S. I., Bernal, V., & Gonzalez, P. N. (2006). Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *Journal of Anatomy*, 208, 769-784.
- Pérez, S. I., Lema, V., Diniz-Filho, J. A. F., Bernal, V., Gonzalez, P. N., Gobbo, D., & Pucciarelli, H. M. (2011). The role of diet and temperature in shaping cranial diversification of South American human populations: an approach based on spatial regression and divergence rate tests. *Journal of Biogeography*, 38, 148-163.
- Perizigian, A. J. (1984). Human odontometric variation: an evolutionary and taxonomic assessment. *Anthropologie*, 22, 193-7.
- Petersen, D. C., Libiger, O., Tindall, E. A., Hardie, R. A., Hannick, L. I., et al. (2013). Complex patterns of genomic admixture within southern Africa. *PLoS Genetics*, 9, e1003309.
- Peyer, B. (1968). *Comparative odontology*. University of Chicago Press.
- Phillips, P. C. (2008). Epistasis, the essential role of gene interactions in the structure and evolution of genetic systems. *Nature Reviews Genetics*, 9, 855-867.
- Pickrell, J. K., Patterson, N., Loh, P. R., Lipson, M., Berger, B., et al. (2014). Ancient west Eurasian ancestry in southern and eastern Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 2632-2637.
- Pinhasi, R. (1998). An odontometric investigation of the affinities of the Nazlet Khater specimen to prehistoric, protohistoric and modern African populations. *Dental Anthropology*, 12, 1-10.
- Pinhasi, R., & Meiklejohn, C. (2011). Dental reduction and the transition to agriculture in Europe. *Human Bioarchaeology of the Transition to Agriculture*, 19, 451-474.
- Pinhasi, R., Eshed, V., & Shaw, P. (2008). Evolutionary changes in the masticatory complex following the transition to farming in the southern Levant. *American journal of physical anthropology*, 135, 136-148.
- Pinhasi, R., Eshed, V., & von Cramon-Taubadel, N. (2015). Incongruity between Affinity Patterns Based on Mandibular and Lower Dental Dimensions following the Transition to Agriculture in the Near East, Anatolia and Europe. *PloS One*, 10, e0117301.
- Polly, P. D. (1998). Variability in mammalian dentitions: size-related bias in the coefficient of variation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 64, 83-99.
- Polly, P. D. (2004). On the simulation of the evolution of morphological shape: multivariate shape under selection and drift. *Palaeontologia Electronica*, 7, 1-28.
- Polly, P. D. (2007). Evolutionary biology: Development with a bite. *Nature*, 449, 413-415.

- Polly, P. D. (2008). Developmental dynamics and G-matrices: Can morphometric spaces be used to model phenotypic evolution?. *Evolutionary Biology*, 35, 83-96.
- Polychronis, G., Christou, P., Mavragani, M., & Halazonetis, D. J. (2013). Geometric morphometric 3D shape analysis and covariation of human mandibular and maxillary first molars. *American Journal of Physical Anthropology*, 152, 186-196.
- Powell, J. F. (1995). Dental variation and biological affinity among Middle Holocene human populations in North America. PhD. Dissertation, Texas A & M University.
- Powell, J. F. (2005). *The first Americans: race, evolution and the origin of native Americans*. Cambridge University Press.
- Powell, J. F., & Neves, W. A. (1999). Craniofacial morphology of the first Americans: pattern and process in the peopling of the New World. *American Journal of Physical Anthropology*, 110, 153-188.
- Powell, J., Neves, W. A., Ozolins, E., & Pucciarelli, H. M. (1999). Afinidades biológicas extracontinentales de los dos esqueletos más antiguos de América: implicaciones para el poblamiento del Nuevo Mundo. *Antropología Física Latinoamericana*, 2, 7-22.
- Prugnolle, F., Manica, A., Charpentier, M., Guégan, J. F., Guernier, V., & Balloux, F. (2005). Pathogen-driven selection and worldwide HLA class I diversity. *Current Biology*, 15, 1022-1027.
- Pucciarelli, H. M. (2004). Migraciones y variación craneofacial humana en América. *Complutum*, 15, 225-248.
- Pucciarelli, H. M., Sardi, M. L., López, J. C. J., & Sanchez, C. S. (2003). Early peopling and evolutionary diversification in America. *Quaternary International*, 109, 123-132.
- Pusey, A., Williams, J., & Goodall, J. (1997). The influence of dominance rank on the reproductive success of female chimpanzees. *Science*, 277, 828-831.

Q

- Quam, R., Bailey, S., & Wood, B. (2009). Evolution of M1 crown size and cusp proportions in the genus *Homo*. *Journal of Anatomy*, 214, 655-670.

R

- Raff, R. A. (1996). *The shape of life. Genes, development and the evolution of animal form*. University of Chicago Press.
- Raghavan, M., Steinrücken, M., Harris, K., Schiffels, S., Rasmussen, S., et al. (2015). Genomic evidence for the Pleistocene and recent population history of Native Americans. *Science*, aab3884.
- Ramachandran, S., Deshpande, O., Roseman, C. C., Rosenberg, N. A., Feldman, M. W., & Cavalli-Sforza, L. L. (2005). Support from the relationship of genetic and geographic distance in

- human populations for a serial founder effect originating in Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 15942-15947.
- Ramírez-Rozzi, F. V., & Sardi, M. L. (2010). Diversity among African pygmies. *PloS One*, 5, e13620.
- Ramírez-Rozzi, F. V., Koudou, Y., Froment, A., Le Bouc, Y., & Botton, J. (2015). Growth pattern from birth to adulthood in African pygmies of known age. *Nature communications*, 6:7672. doi: 10.1038/ncomms8672.
- Rana, B. K., Hewett-Emmett, D., Jin, L., Chang, B. H. J., Sambuughin, N., et al. (1999). High polymorphism at the human melanocortin 1 receptor locus. *Genetics*, 151, 1547-1557.
- Rasskin-Gutman, D. (1995). Modelos geométricos y topológicos en morfología exploración de los límites del morfoespacio afín: aplicaciones en paleobiología. PhD. Dissertation, Universidad Autónoma de Madrid.
- Rasskin-Gutman, D. (2005). Modularity: jumping forms within morphospace. In *Modularity: Understanding the development and evolution of natural complex systems*. MIT Press. Cambridge. pp, 207-220
- Raup, D. M. (1969). Modeling and simulation of morphology by computer. In: *The North American Paleontology Convention*. pp, 71-83.
- Raup, D. M., & Michelson, A. (1965). Theoretical morphology of the coiled shell. *Science*, 147, 1294-1295.
- Reich, D., Patterson, N., Campbell, D., Tandon, A., Mazieres, S., et al. (2012). Reconstructing native American population history. *Nature*, 488, 370-374.
- Reich, D., Patterson, N., Kircher, M., Delfin, F., Nandineni, M. R., et al. (2011). Denisova admixture and the first modern human dispersals into Southeast Asia and Oceania. *The American Journal of Human Genetics*, 89, 516-528.
- Relethford, J. H. (1980). Bioassay of kinship from continuous traits. *Human Biology*, 52, 689-700.
- Relethford, J. H. (1991). Genetic drift and anthropometric variation in Ireland. *Human Biology*, 63, 155-165.
- Relethford, J. H. (1994). Craniometric variation among modern human populations. *American Journal of Physical Anthropology*, 95, 53-62.
- Relethford, J. H. (2001). Global analysis of regional differences in craniometric diversity and population substructure. *Human Biology*, 73, 629-636.
- Relethford, J. H. (2002). Apportionment of global human genetic diversity based on craniometrics and skin color. *American Journal of Physical Anthropology*, 118, 393-398.
- Relethford, J. H. (2004). Global patterns of isolation by distance based on genetic and morphological data. *Human Biology*, 76, 499-513.
- Relethford, J. H. (2009). Race and global patterns of phenotypic variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 139, 16-22.
- Relethford, J. H. (2010). Population-specific deviations of global human craniometric variation from a neutral model. *American Journal of Physical Anthropology*, 142, 105-111.

- Relethford, J. H., & Blangero, J. (1990). Detection of differential gene flow from patterns of quantitative variation. *Human Biology*, 62, 5-25.
- Relethford, J. H., & Harpending, H. C. (1994). Craniometric variation, genetic theory, and modern human origins. *American Journal of Physical Anthropology*, 95, 249-270.
- Relethford, J. H., & Harpending, H. C. (1995). Ancient differences in population size can mimic a recent African origin of modern humans. *Current Anthropology*, 36, 667-674.
- Relethford, J. H., & Lees, F. C. (1982). The use of quantitative traits in the study of human population structure. *American Journal of Physical Anthropology*, 25, 113-132.
- Relethford, J. H., Crawford, M. H., & Blangero, J. (1997). Genetic drift and gene flow in post-famine Ireland. *Human Biology*, 69, 443-465.
- Ribeiro, D. C., Brook, A. H., Hughes, T. E., Sampson, W. J., & Townsend, G. C. (2013). Intrauterine hormone effects on tooth dimensions. *Journal of Dental Research*, 92, 425-431.
- Richards, L. C., Townsend, G. C., Brown, T., & Burgess, V. B. (1990). Dental arch morphology in South Australian twins. *Archives of Oral Biology*, 35, 983-989.
- Richards, M. P., & Trinkaus, E. (2009). Isotopic evidence for the diets of European Neanderthals and early modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 16034-16039.
- Roberts, A., & Tregonning, K. (1980). The robustness of natural systems. *Nature* 288, 265-266.
- Robinson, D. L., Blackwell, P. G., Stillman, E. C., & Brook, A. H. (2002). Impact of landmark reliability on the planar Procrustes analysis of tooth shape. *Archives of Oral Biology*, 47, 545-554.
- Rodríguez, J. V. (1987). *La Osteología étnica. Algunos aspectos metodológicos-técnicos*. Cuadernos de Antropología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Rohlf, F. J. (1990). Rotational fit (Procrustes) methods. In: *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. Museum of Zoology, University of Michigan. pp, 227-236.
- Rohlf, F. J. (1993). Relative warp analysis and an example of its application to mosquito. In: *Contributions to morphometrics*, Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales. pp, 131-158
- Rohlf, F. J. (1995). Multivariate analysis of shape using partial-warp scores. In: *Proceedings in current issues in statistical shape analysis*. University of Lees. pp. 154-158.
- Rohlf, F. J. (1996). Morphometric spaces, shape components and the effects of linear transformations. In: *Advances in Morphometrics*. Plenum Press. New York. pp, 177-119
- Rohlf, F. J. (1999). Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of Classification*, 16, 197-223.
- Rohlf, F. J. (2000). Statistical power comparisons among alternative morphometric methods. *American Journal of Physical Anthropology*, 111, 463-478.
- Rohlf, F. J. (2002). Geometric morphometrics and phylogeny. In: *Morphology, shape and phylogeny*. The Natural History Museum. London. pp,175-193.

- Rohlf, F. J. (2003). *TpsSmall, version 1.20*. SUNY, Stony Brook. New York.
- Rohlf, F. J. (2010). *TpsDig, version 2.16*. Department of Ecology and Evolution. State University of New York.
- Rohlf, F. J., & Corti, M. (2000). Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Systematic Biology*, 49, 740-753.
- Rohlf, F. J., & Marcus, L. F. (1993). A revolution morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution*, 8, 129-132.
- Rohlf, F. J., & Slice, D.E. (1990). Extensions of the Procrustes Method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39, 40-59
- Romero, A., Galbany, J., De Juan, J., & Pérez-Pérez, A. (2012). Brief communication: short-and long-term in vivo human buccal-dental microwear turnover. *American Journal of Physical Anthropology*, 148, 467-472.
- Romero, A., Ramírez-Rozzi, F. V., De Juan, J., & Pérez-Pérez, A. (2013). Diet-related buccal dental microwear patterns in Central African pygmy foragers and Bantu-speaking farmer and pastoralist populations. *PLoS One*, 8, e84804.
- Roseman, C. C. (2004). Detecting interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form by using matched molecular and morphometric data. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 12824-12829.
- Roseman, C. C., & Weaver, T. D. (2004). Multivariate apportionment of global human craniometric diversity. *American Journal of Physical Anthropology*, 125, 257-263.
- Roseman, C. C., & Weaver, T. D. (2007). Molecules versus morphology? Not for the human cranium. *Bioessays*, 29, 1185-1188.
- Rouhani, S. (1989). Molecular genetics and the pattern of human evolution: plausible and implausible models. In: *The Human Revolution*. Princeton University Press. pp. 47-60.
- Rüber, L., & Adams, D. C. (2001). Evolutionary convergence of body shape and trophic morphology in cichlids from Lake Tanganyika. *Journal of Evolutionary Biology*, 14, 325-332.
- Ruhlen, M. (1987). *A guide to the world's languages: Classification*. Stanford University Press.
- Ruhlen, M. (1994). *On the origin of languages: studies in linguistic taxonomy*. Stanford University Press.
- Rutherford, S. L. (2000). From genotype to phenotype: buffering mechanisms and the storage of genetic information. *Bioessays*, 22, 1095-1105.
- Ryman, N., Chakraborty, R., & Nei, M. (1983). Differences in the relative distribution of human gene diversity between electrophoretic and red and white cell antigen loci. *Human Heredity*, 33, 93-102.

S

- Sabeti, P. C., Varilly, P., Fry, B., Lohmueller, J., Hostetter, E., et al. (2007). Genome-wide detection and characterization of positive selection in human populations. *Nature*, 449, 913-918.

- Salas, A., Richards, M., De la Fe, T., Lareu, M. V., Sobrino, B., et al. (2002). The making of the African mtDNA landscape. *The American Journal of Human Genetics*, 71, 1082-1111.
- Salazar-Ciudad, I. (2006). Developmental constraints vs. variational properties: how pattern formation can help to understand evolution and development. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 306, 107-125.
- Salazar-Ciudad, I. (2008). Tooth Morphogenesis in vivo, in vitro, and in silico. *Current Topics in Developmental Biology*, 81, 341-371.
- Salazar-Ciudad, I., & Jernvall, J. (2002). A gene network model accounting for development and evolution of mammalian teeth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 8116-8120.
- Salazar-Ciudad, I., & Jernvall, J. (2010). A computational model of teeth and the developmental origins of morphological variation. *Nature* 464,583-586.
- Salazar-Ciudad, I., Newman, S. A. & Solé, R. V. (2001). Phenotypic and dynamical transitions in model genetic networks. I. Emergence of patterns and genotype phenotype relationships. *Evolution & Development* 3, 84-94.
- Sanger, F., Nicklen, S. & Coulson, A. R. (1977). DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 74, 5463-5467.
- Sardi, M. L., Novellino, P. S., & Pucciarelli, H. M. (2006). Craniofacial morphology in the Argentine center-west: Consequences of the transition to food production. *American Journal of Physical Anthropology*, 130, 333-343.
- Sardi, M. L., Rozzi, F. R., González-José, R., & Pucciarelli, H. M. (2005). South Amerindian craniofacial morphology: diversity and implications for Amerindian evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 128, 747-756.
- Scherer, A. K. (2007). Population structure of the classic period Maya. *American Journal of Physical Anthropology*, 132, 367-380.
- Schillaci, M.A., & Gunz, P. (2013). Multivariate quantitative methods in Paleoanthropology. In: *Companion to Paleoanthropology*. Blackwell Publishing, Oxford. pp. 75-96
- Schluter, D. (1996). Adaptive radiation along genetic lines of least resistance. *Evolution*, 50, 1766-1774.
- Schnutenhaus, S., & Rösing, F. W. (1998). World variation of tooth size. In: *Dental Anthropology*. Springer. Vienna. pp. 521-535
- Schurr, T. G., & Sherry, S. T. (2004). Mitochondrial DNA and Y chromosome diversity and the peopling of the Americas: evolutionary and demographic evidence. *American Journal of Human Biology*, 16, 420-439.
- Scott, G. R. (1979). Annotation Association Between the Hypocone and Carabelli's Trait of the Maxillary Molars. *Journal of dental research*, 58, 1403-1404.
- Scott, G. R. (1980). Population variation of Carabelli's trait. *Human Biology*, 52, 63-78.
- Scott, G. R., & Alexandersen, V. (1992). Dental morphological variation among medieval Greenlanders, Icelanders, and Norwegians. In: *Structure, function and evolution of teeth*. Freund. London. pp. 467-490.

- Scott, G. R., & Potter, R. H. Y. (1984). An analysis of tooth crown morphology in American white twins. *Anthropologie*, 22, 223-231.
- Scott, G. R., & Turner, C. G. (1997). *The anthropology of modern human teeth. Dental Morphology and its Variation in Recent Human Populations*. Cambridge University Press.
- Seilacher, A. (1970). Arbeitkonzept zur Konstruktions-Morphologie. *Ethaia* 3, 393-396.
- Seilacher, A. (1991). Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution. In: *Constructional Morphology and Evolution*. Springer. Berlin, pp. 251-273.
- Sekikawa, M., Akai, J., Kanazawa, E., & Ozaki, T. (1986). Three-dimensional measurement of the occlusal surfaces of lower first molars of Australian aboriginals. *American Journal of Physical Anthropology*, 71, 25-32.
- Sekikawa, M., Kanazawa, E., Ozaki, T., & Brown, T. (1988). Principal component analysis of intercuspal distances on the lower first molars of three human populations. *Archives of Oral Biology*, 33, 535-541.
- Sharpe, P. T. (1995). Homeobox genes and orofacial development. *Connective Tissue Research*, 32, 17-25.
- Sheets, H. D. (2001). IMP. *Integrated morphometric package*. <http://www3.canisius.edu/~sheets/IMP%208.htm>.
- Shimada T. (2014). A universal transition in the robustness of evolving open systems. *Science Report* 4, 4082.
- Siegel, A. F., & Benson, R. H. (1982). A robust comparison of biological shapes. *Biometrics*, 38, 341-350.
- Silva, W. A., Bonatto, S. L., Holanda, A. J., Ribeiro-dos-Santos, A. K., Paixao, B. M., et al. (2002). Mitochondrial genome diversity of Native Americans supports a single early entry of founder populations into America. *The American Journal of Human Genetics*, 71, 187-192.
- Simpson, G. G. (1944). *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press. New York.
- Singleton, M. (2002). Patterns of cranial shape variation in the Papionini (Primates: Cercopithecinae). *Journal of Human Evolution*, 42, 547-578.
- Skinner, M. M., Gunz, P., Wood, B. A., & Hublin, J. J. (2009). How many landmarks? Assessing the classification accuracy of Pan lower molars using a geometric morphometric analysis of the occlusal basin as seen at the enamel-dentine junction. *Frontier of Oral Biology*, 13, 23-29.
- Skoglund, P., Mallick, S., Bortolini, M. C., Chennagiri, N., Hünemeier, T., et al. (2015). Genetic evidence for two founding populations of the Americas. *Nature*, 525, 104-108.
- Slatkin, M. (1993). Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*, 47, 264-279.
- Slice, D. E. (2001). Landmark coordinates aligned by Procrustes analysis do not lie in Kendall's shape space. *Systematic Biology*, 50, 141-49

- Slice, D. E. (2005). Modern morphometrics. In: *Modern Morphometrics in Physical Anthropology*. Kluwer Academic Publishers. New York. pp. 1-45.
- Small, C. G. (1996). *The statistical theory of shape*. Springer. New York.
- Smilde, A. K., Kiers, H. A., Bijlsma, S., Rubingh, C. M., & Van Erk, M. J. (2009). Matrix correlations for high-dimensional data: the modified RV-coefficient. *Bioinformatics*, 25, 401-405.
- Smith, B. H. (1984). Patterns of molar wear in hunter-gatherers and agriculturalists. *American Journal of Physical Anthropology*, 63, 39-56.
- Smith, H. F. (2009). Which cranial regions reflect molecular distances reliably in humans? Evidence from three-dimensional morphology. *American Journal of Human Biology*, 21, 36-47.
- Smith, H. F., Terhune, C. E., & Lockwood, C. A. (2007). Genetic, geographic, and environmental correlates of human temporal bone variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 134, 312-322.
- Smith, M. A., & Sharp, N. D. (1993). Pleistocene sites in Australia, New Guinea and Island Melanesia: Geographic and temporal structure of the archaeological record. In: *Occasional papers in prehistory*. Australian National University. Canberra. pp. 37-59.
- Smith, P., Brown, T., & Wood, W. B. (1981). Tooth size and morphology in a recent Australian Aboriginal population from Broadbeach, South East Queensland. *American Journal of Physical Anthropology*, 55, 423-432.
- Song, Y., M. Yan, K. Muneoka, and Y. Chen. (2008). Mouse embryonic diastema region is an ideal site for the development of ectopically transplanted tooth germ. *Developmental Dynamics*, 237, 411-416.
- Souday, C. (2008). Analyse morphométrique des molaires déciduales et définitives dans le genre Homo: perspectives phylogénétiques et biogéographiques. PhD. Dissertation, Paris, Museum national d'histoire naturelle.
- Sparks, C. S. & Jantz, R. L. (2002). A reassessment of human cranial plasticity: Boas revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 14636-14639.
- Sperber, G. H. (2004). The genetics of odontogenesis: implications in dental anthropology and paleodontology. *Dental Anthropology*, 17, 1-7.
- Stanford, C. B., & Bunn, H. T. (2001). *Meat-eating & human evolution*. Oxford University Press.
- Stock, D. W. (2001). The genetic basis of modularity in the development and evolution of the vertebrate dentition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 356, 1633-1653.
- Stojanowski, C. M. (2004). Population history of native groups in pre-and postcontact Spanish Florida: Aggregation, gene flow, and genetic drift on the Southeastern US Atlantic coast. *American Journal of Physical Anthropology*, 123, 316-332.
- Stoneking, M. (1993). DNA and recent human evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 2, 60-73.
- Stoneking, M., & Cann, R. L. (1989). African origin of human mitochondrial DNA. In: *The human revolution*. Princeton University Press. pp. 17-30.

- Stoneking, M., Fontius, J. J., Clifford, S. L., Soodyall, H., Arcot, S. S., et al. (1997). Aluinsertion polymorphisms and human evolution: Evidence for a larger population size in Africa. *Genome research*, 7, 1061-1071.
- Storm, P. (1995) The evolutionary significance of the Wajak skulls. *Scripta Geologica*, 110, 1-247.
- Storm, P. (2000). The evolutionary history of humans in Australasia from an environmental perspective. *Anthropological Science*, 108, 225-259.
- Stringer, C. B. (2000). Palaeoanthropology: coasting out of Africa. *Nature*, 405, 24-27.
- Stringer, C. B., & Andrews, P. (1988). Genetic and fossil evidence for the origin of modern humans. *Science*, 239, 1263-1268.
- Stringer, C. B., Humphrey, L. T., & Compton, T. (1997). Cladistic analysis of dental traits in recent humans using a fossil outgroup. *Journal of Human Evolution*, 32, 389-402.
- Su, B., Xiao, J., Underhill, P., Deka, R., Zhang, W., et al. (1999). Y-Chromosome evidence for a northward migration of modern humans into Eastern Asia during the last Ice Age. *The American Journal of Human Genetics*, 65, 1718-1724.
- Sutter, R. C. (1997). Dental variation and biocultural affinities among prehistoric populations from the coastal valleys of Moquegua, Peru, and Azapa, Chile. PhD. Dissertation, University of Missouri-Columbia.
- Suwa, G., Wood, B. A., & White, T. D. (1994). Further analysis of mandibular molar crown and cusp areas in Pliocene and early Pleistocene hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 93, 407-426.
- Swindler, D. R. (1976). *Dentition of living primates*. Academic Press. London.

T

- Takahashi, K., Tanabe, K., Ohnuki, M., Narita, M., Ichisaka, T., Tomoda, K., & Yamanaka, S. (2007). Induction of pluripotent stem cells from adult human fibroblasts by defined factors. *Cell*, 131, 861-872.
- Takahata, N. (1993). Allelic genealogy and human evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 10, 2-22.
- Takahata, N., Satta, Y., & Klein, J. (1995). Divergence time and population size in the lineage leading to modern humans. *Theoretical Population Biology*, 48, 198-221.
- Tamm, E., Kivisild, T., Reidla, M., Metspalu, M., Smith, D. G., et al. (2007). Beringian standstill and spread of Native American founders. *PLoS One*, 2, e829.
- Tamura, K. & Nei, M. (1993). Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution*, 10, 512-526.
- Teaford, M. F., & Ungar, P. S. (2000). Diet and the evolution of the earliest human ancestors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97, 13506-13511.

- Terhune, C. E., Kimbel, W. H., & Lockwood, C. A. (2007). Variation and diversity in *Homo erectus*: a 3D geometric morphometric analysis of the temporal bone. *Journal of Human Evolution*, 53, 41-60.
- Thieme, F. P. (1952). The Population as a Unit of Study. *American Anthropologist*, 54, 504-509.
- Thomas, B. L., & Sharpe, P. T. (1998). Patterning of the murine dentition by homeobox genes. *European Journal of Oral Sciences*, 106, 48-54.
- Thompson, D. W. (1942). *On growth and form*. Cambridge University Press.
- Timm, N. H. (2002). *Applied multivariate analysis*. Springer. New York.
- Tishkoff, S. A., Reed, F. A., Friedlaender, F. R., Ehret, C., Ranciaro, A., et al. (2009). The genetic structure and history of Africans and African Americans. *Science*, 324, 1035-1044.
- Tishkoff, S. A., Varkonyi, R., Cahinhinan, N., Abbes, S., Argyropoulos, G., et al. (2001). Haplotype diversity and linkage disequilibrium at human G6PD: recent origin of alleles that confer malarial resistance. *Science*, 293, 455-462.
- Tobias, P. V. (1972). Recent human biological studies in Southern Africa, with special reference to Negroes and Khoisans. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 40, 109-133.
- Townsend, G., & Martin, N. G. (1992). Fitting genetic models to Carabelli trait data in South Australian twins. *Journal of Dental Research*, 71, 403-409.
- Townsend, G., Alvesalo, L., & Brook, A. (2008). Variation in the human dentition: some past advances and future opportunities. *Journal of Dental Research*, 87, 802-805.
- Townsend, G., Harris E.F., Lesot, H., Clauss, F., & Brook A. (2009) Morphogenetic fields within the human dentition: a new, clinically relevant synthesis of an old concept. *Archives of Oral Biology*, 54, 34-44
- Townsend, G., Richards, L., & Hughes, T (2003) Molar intercuspal dimensions: genetic input to phenotypic variation. *Journal of Dental Research*, 82, 350-355.
- Townsend, G., Yamada, H., & Smith, P. (1990). Expression of the entoconulid (sixth cusp) on mandibular molar teeth of an Australian Aboriginal population. *American Journal of Physical Anthropology*, 82, 267-274.
- Trinkaus, E. (2003). Neandertal faces were not long; modern human faces are short. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 8142-8145.
- Tsuji, T. (1958). Incidence and inheritance of the Carabelli's cusp in a Japanese population. *Journal of Human Genetics*, 3, 21-31.
- Tucker, A., & Sharpe, P. (2004). The cutting-edge of mammalian development; how the embryo makes teeth. *Nature Reviews Genetics*, 5, 499-508
- Turley, K., Guthrie, E. H., & Frost, S. R. (2011). Geometric morphometric analysis of tibial shape and presentation among catarrhine taxa. *The Anatomical Record*, 294, 217-230.
- Turner, C. G. (1976). Dental evidence on the origins of the Ainu and Japanese. *Science*, 193, 911-913.

- Turner, C. G. (1983a). Dental evidence for the peopling of the Americas. In: *Early man in the new world*. Sage publications. Beberly Hills. pp. 147-57.
- Turner, C. G. (1983b). Sinodonty and Sundadonty: a dental anthropological view of Mongoloid microevolution, origin, and dispersal into the Pacific basin, Siberia, and the Americas. In: *Late Pleistocene and early Holocene cultural connections of Asia and America*. USSR Academy of Sciences, Siberian Branch, Novosibirsk. pp, 72-76.
- Turner, C. G. (1986). The first Americans: the dental evidence. *National Geographic*, 2,7-46.
- Turner, C. G. (1987). Late Pleistocene and Holocene population history of East Asia based on dental variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 73, 305-321.
- Turner, C. G. (1989). Teeth and prehistory in Asia. *Scientific American*, 260, 88-91.
- Turner, C. G. (1990). Major features of Sundadonty and Sinodonty, including suggestions about East Asian microevolution, population history, and late Pleistocene relationships with Australian aboriginals. *American Journal of Physical Anthropology*, 82, 295-317.
- Turner, C. G. (1992). The dental bridge between Australia and Asia: following Macintosh into the East Asian hearth of humanity. *Archaeology in Oceania*, 27, 143-152.
- Turner, C. G. (1995). *Shifting continuity: modern human origin. The Origin and Past of Modern Humans as Viewed from DNA*. World Scientific Publishing Company. Singapore.
- Turner, C. G., & Hawkey, D. E. (1998). Whose teeth are these? Carabelli's trait. In: *Human dental development, morphology, and pathology: a tribute to Albert A Dahlberg*. Anthropological Papers. University of Oregon. pp. 41-50
- Turner, C. G., Nichol, C. R., & Scott, G. R. (1991). Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition: the Arizona State University dental anthropology system. In: *Advances in dental anthropology*. Wiley-Liss. New York. pp. 13-31.
- Tyrrell, A. J., & Chamberlain, A. T. (1998). Non-metric trait evidence for modern human affinities and the distinctiveness of Neanderthals. *Journal of Human Evolution*, 34, 549-554.

U

- Underhill, P. A., Passarino, G., Lin, A. A., Shen, P., Mirazon Lahr, M., et al. (2001). The phylogeography of Y chromosome binary haplotypes and the origins of modern human populations. *Annals of Human Genetics*, 65, 43-62.
- Underhill, P. A., Shen, P., Lin, A. A., Jin, L., Passarino, G., et al. (2000). Y chromosome sequence variation and the history of human populations. *Nature Genetics*, 26, 358-361.

V

- Varrela, J. (1990). Effects of attritive diet on craniofacial morphology: a cephalometric analysis of a Finnish skull sample. *The European Journal of Orthodontics*, 12, 219-223.

- Vigilant, L., Stoneking, M., Harpending, H., Hawkes, K., & Wilson, A. C. (1991). African populations and the evolution of human mitochondrial DNA. *Science*, 253, 1503-1507.
- von Carabelli, G. (1842). *Anatomie des Mundes*. Braumüller un Seidel. Wein.
- von Cramon-Taubadel, N. (2009a). Congruence of individual cranial bone morphology and neutral molecular affinity patterns in modern humans. *American Journal of Physical Anthropology*, 140, 205-215.
- von Cramon-Taubadel, N. (2009b). Revisiting the homoiology hypothesis: the impact of phenotypic plasticity on the reconstruction of human population history from craniometric data. *Journal of Human Evolution*, 57, 179-190.
- von Cramon-Taubadel, N. (2011a). The relative efficacy of functional and developmental cranial modules for reconstructing global human population history. *American Journal of Physical Anthropology*, 146, 83-93.
- von Cramon-Taubadel, N. (2011b). Global human mandibular variation reflects differences in agricultural and hunter-gatherer subsistence strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 19546-19551.
- von Cramon-Taubadel, N. (2014). Evolutionary insights into global patterns of human cranial diversity: population history, climatic and dietary effects. *Journal of Anthropological Sciences*, 92, 43-77.
- von Cramon-Taubadel, N., & Lycett, S. J. (2008). Brief communication: human cranial variation fits iterative founder effect model with African origin. *American Journal of Physical Anthropology*, 136, 108-113.
- von Cramon-Taubadel, N., & Weaver, T. D. (2009). Insights from a quantitative genetic approach to human morphological evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 18, 237-240.
- von Cramon-Taubadel, N., Frazier, B. C., & Lahr, M. M. (2007). The problem of assessing landmark error in geometric morphometrics: theory, methods, and modifications. *American Journal of Physical Anthropology*, 134, 24-35.

W

- Waddington, C. H. (1942). Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature*, 150, 563-565.
- Wagner, G. P. (1984). Coevolution of functionally con- strained characters: Prerequisites of adaptive ver- satility. *BioSystems*, 17, 51-55.
- Wagner, G. P. (1996). Homologues, natural kinds and the evolution of modularity. *American Zoologist*, 36, 36-43.
- Wagner, G. P., & Altenberg, L. (1996). Perspective: complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution*, 50, 967-976.

- Wagner, G. P., Mezey J., & Clabretta. R. (2005). Natural selection and the origin of modules. In: *Modularity. Understanding the development and evolution of natural complex systems*. MIT Press, Cambridge.
- Ward, R. H., Frazier, B. L., Dew-Jager, K., & Pääbo, S. (1991). Extensive mitochondrial diversity within a single Amerindian tribe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 88, 8720-8724.
- Weiss, K. M. (1990). Duplication with variation: metameric logic in evolution from genes to morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, 33, 1-23.
- Wells, S. (2002). *El viaje del hombre: una odisea genética*. Oceano. México.
- Weng, Z., Yuan, Y., & Du, R. (1989) Analysis of the genetic structure of human populations in China (in Chinese). *Acta Anthropologica Sinica*, 8, 261-268
- White, J. (2009). Geometric morphometric investigation of molar shape diversity in modern lemurs and lorises. *The Anatomical Record*, 292, 701-719.
- White, T. D., Asfaw, B., DeGusta, D., Gilbert, H., Richards, G. D. Suwa, G., & Howell, F. C. (2003). "Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia", *Nature* 423, 742-747.
- Willmore, K. E., Young, N. M., & Richtsmeier, J. T. (2007). Phenotypic variability: its components, measurement and underlying developmental processes. *Evolutionary Biology*, 34, 99-120.
- Willson, A .C., & Cann, R. L. (1992). Where did Modern Humans Originate? The Recent African Genesis of Human. *Scientific American*, 266, 20-27.
- Winther, R. G. (2001). Varieties of modules: kinds, levels, origins, and behaviors. *Journal of Experimental Zoology*, 291, 116-129.
- Wolpoff, M. H. (1971). *Metric trends in hominid dental evolution*. Press of Case Western Reserve University. Cleveland.
- Wolpoff, M. H. (1992). Theories of modern human origins. In: *Continuity or replacement: Controversies in Homo sapiens evolution*. Museum Anthropology. Balkema, Rotterdam. pp, 25-63.
- Wood, B. A., & Abbott, S. A. (1983). Analysis of the dental morphology of Plio-pleistocene hominids. I. Mandibular molars: crown area measurements and morphological traits. *Journal of Anatomy*, 136, 197-219.
- Wood, B. A., & Engleman, C. A. (1988). Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids. V. Maxillary postcanine tooth morphology. *Journal of Anatomy*, 161, 1-35.
- Wood, B. A., & Lieberman, D. E. (2001). Craniodental variation in *Paranthropus boisei*: a developmental and functional perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 116, 13-25.
- Wood, B. A., & Uytterschaut, H. (1987). Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids. III. Mandibular premolar crowns. *Journal of Anatomy*, 154, 121-156.
- Wood, B. A., Abbott, S. A., & Graham, S. H. (1983). Analysis of the dental morphology of Plio-Pleistocene hominids. II. Mandibular molars--study of cusp areas, fissure pattern and cross sectional shape of the crown. *Journal of anatomy*, 137, 287-314.

- Workman, M. S., Leamy, L. J., Routman, E. J., & Cheverud, J. M. (2002). Analysis of QTL effects on the size and shape of the mandible molars in mice. *Genetics*, 160, 1373-1586.
- Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16, 97-159.
- Wright, S. (1932). The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. *Proceedings of the Sixth International Congress on Genetics*, 1, 356-366.
- Wright, S. (1951). The genetical structure of populations. *Annals of eugenics*, 15, 323-354.
- Wright, S. (1968). *Evolution and the Genetics of Populations. Variability Within and Among Natural Populations*. University of Chicago Press.
- Wright, S. (1976). Evolutionary process and semantics: Australian prehistoric tooth size as a local adjustment. In: *The Origin of the Australians*. Institute of Aboriginal Studies, Canberra. pp. 265-276.

Y

- Y'Edynak, G. (1989). Yugoslav Mesolithic dental reduction. *American Journal of Physical Anthropology*, 78, 17-36.
- Young, N. M., & Hallgrímsson, B. (2005). Serial homology and the evolution of mammalian limb covariation structure. *Evolution*, 59, 2691-2704.

Z

- Zegura, S. L., Karafet, T. M., Zhivotovsky, L. A., & Hammer, M. F. (2004). High resolution SNPs and microsatellite haplotypes point to a single, recent entry of Native American Y chromosomes into the Americas. *Molecular Biology and Evolution*, 21, 164-175.
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., & Sheets, H. D. (2012). *Practical Companion to Geometric Morphometrics for Biologists: Running analyses in freely-available software*. <http://booksite.elsevier.com/9780123869036/>
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D., & Fink, W. L. (2004). *Geometric Morphometrics for Biologists: a Primer*. Elsevier Academic Press. San Diego. California.
- Zhao, T., & Lee, T. D. (1989). Gm and Km allotypes in 74 Chinese populations: a hypothesis of the origin of the Chinese nation. *Human Genetics*, 83, 101-110.
- Zhao, T., Zhang, G. L., Zhu, Y. M., Zheng, S. Q., Liu, D., Chen, Q., & Zhang, X. (1986). The distribution of immunoglobulin Gm allotypes in forty Chinese populations. *Acta Anthrop Sinica*, 6, 1-8.
- Zhao, Z., Weiss, K. M., & Stock, D. W. (2000). Development and evolution of dentition patterns and their genetic basis. In: *Development, function and evolution of teeth*. Cambridge University Press. pp. 152-172
- Zuckerlandl, E. & Pauling, L. (1965). Molecules as documents of evolutionary history. *Journal of Theoretical Biology*, 8, 357-366.