



Universidad de Chile
Facultad de Cs. Sociales
Departamento de Antropología

Efecto de la intensidad masticatoria en la forma craneal en poblaciones arqueológicas y modernas de Chile y Argentina

Memoria para optar al título de Antropóloga Física

Andrea Eyquem R.

Profesora guía:
Viviana Toro-Ibacache

Abril, 2018

Death doesn't discriminate
between the sinners and the saints,
it takes and it takes and it takes
and we keep living anyway.
We rise and we fall and we break
and we make our mistakes

...we are here because we are here because we are here because we are here...

Agradecimientos

Gracias...

A Rafael, mi compañero desde hace años, que me desafía, apoya e inspira a ser mejor.

A Viviana, la mejor mentora que pude haber encontrado.

A mi familia, mi constante apoyo, que, si bien me estresan, no estaría aquí sin ellos.

A la gente del CA2 y los topos, por los tantos tecitos y pasteles compartidos.

A Kornelius y a los colegas del MPWC, que me acogieron, enseñaron y guiaron.

A Las Plásticas, por esas largas tardes en el lab, armando listas, apoyándonos cuando era un *lonely day*, coreando canciones de Bon Jovi y haciendo manualidades para decorar.

A las niñas viejas de física y Felipito, con quienes los años de la carrera fueron mejores.

A Lin-Manuel y su música, que ha sido el soundtrack de este trabajo

La culminación de este trabajo es solo una arista de lo que han sido estos años, un proceso que inició con el bachimundo, y que no pudo haber sido posible sin la ayuda, colaboración, apoyo y feedbacks de mucha más gente de la nombrada. Es el cierre de un capítulo, para pasar al siguiente. Wait for it!

Resumen

A lo largo de la evolución humana, la forma craneal ha cambiado, gracilizándose y aumentando la frecuencia de maloclusiones. Se ha hipotetizado que cambios en la consistencia de la dieta, y la disminución de la carga masticatoria que ésta conlleva, tendría un efecto en los cambios de la forma craneal. Para poner a prueba esto, se emplearon muestras que difieren en modos de subsistencia, relaciones oclusales dentales y su con estos, su carga masticatoria: cazadores-recolectores como carga intensa; agroalfareros como carga intermedia; urbanos subdivididos, dependiendo de su relación maxilomandibular (retrognasia o prognatismo mandibular), en carga leve, alterada II y alterada III. Utilizando como herramienta la morfometría geométrica, al comparar la forma craneal y maxilar entre los grupos se puede observar que las diferencias radican mayoritariamente en la forma de la arcada y profundidad del paladar, mientras que variaciones en la zona media y superior de la cara se deberían a otros factores, como por ejemplo la ancestría. La intensidad masticatoria afectaría a la forma craneal menos de lo inicialmente planteado. Si bien se observa cierta tendencia a agruparse entre grupos arqueológicos y modernos, las muestras se distribuyen en el rango normal de varianza, existiendo un continuo en la forma.

Palabras claves: carga masticatoria, maloclusión, forma craneal, relación maxilomandibular

Tabla de contenidos

AGRADECIMIENTOS	1
RESUMEN	2
INTRODUCCIÓN	4
ANTECEDENTES	6
COMPORTAMIENTO MODULAR DEL CRÁNEO	6
LA MASTICACIÓN Y LOS ALIMENTOS	10
¿QUIÉNES COMEN QUÉ?.....	12
PROBLEMATIZACIÓN	16
HIPÓTESIS.....	16
OBJETIVOS GENERAL Y ESPECÍFICO.....	16
MATERIALES Y MÉTODOS	17
MUESTRA.....	17
MÉTODOS.....	19
<i>Obtención de datos</i>	19
<i>Técnicas de análisis</i>	21
Análisis Preliminares.....	21
Análisis confirmatorios	22
RESULTADOS	24
ANÁLISIS PRELIMINARES.....	24
ANÁLISIS CONFIRMATORIOS	25
<i>Variación general de la forma craneal</i>	25
<i>Test de alometría</i>	27
<i>Diferencias de forma entre grupos</i>	27
<i>Evaluación del impacto de la carga masticatoria en la forma craneal</i>	28
<i>Variación general de la forma maxilar</i>	31
<i>Test de alometría</i>	33
<i>Diferencia de forma entre los grupos</i>	33
<i>Evaluación del impacto de la carga masticatoria en la forma maxilar</i>	34
DISCUSIÓN	36
CONCLUSIÓN	41
REFERENCIAS	42
ANEXOS:	47

Introducción

A lo largo de la historia evolutiva del género *Homo* se observa una paulatina disminución del tamaño de los dientes y del aparato masticatorio en general, culminando en una estructura craneal grácil y acortada en comparación con otros mamíferos (Mitteroecker & Bookstein, 2008). Se postula que una cara acortada y con inclinación vertical, la presencia del mentón, músculos elevadores de la mandíbula y dientes relativamente pequeños, además de un aumento en la frecuencia de maloclusiones, son resultado de los cambios en la dieta durante la evolución de nuestro género; sobre todo una menor resistencia mecánica debido a la cocción y procesamiento extraoral de los alimentos (Lieberman, 2011; Pinhasi, Eshed, & von Cramon-Taubadel, 2015; Teaford & Ungar, 2000).

Teniendo en cuenta lo anterior, se ha planteado que una dieta que exige un menor estrés masticatorio conllevaría a una disminución del crecimiento óseo, provocando cambios a nivel craneal (von Cramon-Taubadel, 2011). Este efecto se ha puesto a prueba en animales, como en monos capuchinos y roedores, en donde se observó que la dureza de la dieta -y el esfuerzo muscular que ésta exige- tiene un efecto en la estructura craneal (Anderson, Renaud, & Rayfield, 2014; Makedonska, Wright, & Strait, 2012; Rot-Nikcevic et al., 2006; Spassov, Torolbacache, Krautwald, Brinkmeier, & Kupczik, 2017). Por otra parte, la disminución del estrés masticatorio, al limitar el efecto sobre el crecimiento óseo, también habría contribuido a la aparición de maloclusiones dentales, las cuales presentan una alta prevalencia en la sociedades modernas, en menor grado en sociedades agroalfareras y baja en grupos cazadores recolectores (Kaifu, Kasai, Townsend, & Richards, 2003; Pinhasi et al., 2015).

En humanos, la investigación sobre la influencia de la carga masticatoria en la conformación del cráneo se ha realizado principalmente de la mano de la arqueología y bioantropología. Los estudios se han enfocado en tres puntos fundamentales; adaptación, plasticidad fenotípica y deriva génica (Galland, van Gerven, von Cramon-Taubadel, & Pinhasi, 2016; Gonzalez, Perez, & Bernal, 2011; Katz, Grote, & Weaver, 2017; Menéndez et al., 2017). Las diversas investigaciones reconocen que la función masticatoria tiene un impacto importante en la formación craneal, pero que ésta no sería la única variable. Procesos de adaptación, cambios plásticos y deriva génica también habrían contribuido a la diversificación fenotípica (Lieberman, 2011; Menendez, 2017; von Cramon-Taubadel, 2014).

El desarrollo del fenotipo craneal es sumamente complejo debido a su comportamiento modular. Las diferentes partes o “módulos” -como es la base y bóveda craneal, el viscerocráneo y la mandíbula- se desarrollan, crecen e incluso evolucionan de forma relativamente independiente, bajo sus propios tiempos, presiones y funciones (Bastir, 2008; Esteve-Altava, Diogo, Smith, Boughner, & Rasskin-Gutman, 2015; Lieberman, 2011; Profico et al., 2017). La pregunta que hay que plantear no es si la función masticatoria influye o no en la forma craneal, sino que, en qué grado y cómo lo hace. El nivel de carga masticatoria a la cual se ven sometidas las poblaciones ha cambiado abismalmente a lo largo de los siglos. Grupos cazadores-recolectores poseían una dieta con alimentos menos tratados y que le exigían un mayor estrés masticatorio. Poblaciones modernas, en cambio, se alimentan en base a comidas procesadas extraoralmente que ejercen menos estrés sobre los tejidos duros y blandos

(Gonzalez-Jose et al., 2005; Perez, Bernal, & Gonzalez, 2007). Como se mencionó antes, esto último se ha relacionado con el aumento de maloclusiones en las sociedades modernas, que incluso estarían apareciendo en poblaciones agroalfareras (Corruccini, 1984; Pinhasi et al., 2015).

El presente proyecto busca precisamente investigar cómo y cuánto influye la carga masticatoria en la forma craneal. Para ello, se han seleccionado muestras arqueológicas de colecciones esqueléticas tanto de Chile como Argentina, además de tres muestras de población viva de Santiago de Chile. Las muestras seleccionadas son representativas de los niveles de cargas masticatorias relacionadas con su dieta. Cabe destacar que, en esta instancia, el estudio se limitará al cráneo, excluyéndose la mandíbula. Además, las muestras no serán manipuladas directamente, sino que se emplearán tomografías computarizadas (*computed tomography*, CTs) de los cráneos. A partir de las CTs, se construirán modelos digitales tridimensionales, los cuales serán sometidos a técnicas de morfometría geométrica (MG) y análisis estadísticos multivariados; así poder analizar la geometría pura (forma) de los cráneos y poder compararlo entre los distintos grupos.

Antecedentes

Comportamiento modular del cráneo

En el cráneo se ubica el aparato masticatorio. Éste se compone de diferentes huesos, articulaciones, ligamentos, dientes y músculos, que, integrados y coordinados bajo un control neurológico, realizan actividades como la fonoarticulación y la masticación (Diaz et al., 2012). Los cambios evolutivos y ontogénicos que éste ha sufrido se pueden observar de manera más visible en el hueso, debido a que es una estructura que se conserva en el registro fósil y/o arqueológico, a diferencia de músculos o tejidos blandos, que por lo general no se preservan. Debido a las características propias del cartílago y el hueso, las distintas partes del cráneo se pueden modificar de manera relativamente independiente durante la ontogenia, acomodando órganos y espacios funcionales en su interior y permitiendo su evolución diferencial (Enlow, Moyers, & Merrow, 1982; Lieberman, 2011). Existen dos tipos de osificación, endomembranosa (o directa) y endocondral (o indirecta), ambas presentes en el cráneo. La osificación endomembranosa ocurre en general en los huesos que rodean ciertos órganos o tejidos de un importante desarrollo en tamaño en etapa postnatal, como pueden ser el cerebro o la cavidad oral. Por lo mismo, la forma y el tamaño de estas cavidades u órganos tienen una importante influencia en la forma inicial del hueso. Ejemplo de esto son los individuos con hidrocefalia o acefalía, que presentan un cráneo moldeado acorde al aumento o ausencia de la presión intracraneal (Gartner & Hiatt, 2002; Lieberman, 2011). Este tipo de crecimiento se encuentra presente en la mayoría del cráneo, a excepción de la base craneal, porción que presenta osificación endocondral (Lieberman, 2011; Scheuer & Black, 2000). A diferencia del crecimiento endomembranoso, en el crecimiento endocondral cada hueso parte de un pequeño modelo de tejido mesenquimático, que posteriormente se diferenciará en células cartilaginosas, que serán reemplazadas por tejido óseo (Gartner & Hiatt, 2002). Este tipo de crecimiento se presenta en la mayoría de los huesos largos, permitiendo la elongación de estos y manteniendo en funcionamiento sus articulaciones (Lieberman, 2011).

Si bien ambos procesos de osificación son distintos, una vez que el hueso está mayormente formado, la distinción entre estos se opaca, siendo más importante poner atención en los procesos de cambios que sufren en respuesta a señales celulares o fuerzas ejercidas por otros tejidos. A nivel tisular, el hueso crece y cambia gracias a los procesos de modelamiento y remodelamiento, que consisten en la creación y degradación de los componentes inorgánicos y orgánicos, además de la muerte celular (Gartner & Hiatt, 2002). Las células óseas involucradas en estos procesos son cuatro: 1) células osteoprogenitoras, de origen mesenquimático y ubicadas en periostio y en el endostio, con la capacidad de dividirse y diferenciarse a osteoblastos; 2) osteoblastos, sintetizan los componentes orgánicos de la matriz ósea (colágeno, glucoproteínas y proteoglicanos), rodeándose de ésta y aislándose en lo que se denomina como "laguna", transformándose en un osteocito; 3) osteocitos, células óseas maduras que están encerradas en su laguna, pero que sin embargo se pueden comunicar con otras células a través de pequeños canales que atraviesan la matriz calcificada; y 4) osteoclastos, que provienen de la médula ósea y se encargan de la reabsorción ósea disolviendo por acidificación el componente inorgánico del hueso y degradando el componente

orgánico (Gartner & Hiatt, 2002). La acción conjunta de osteoblastos, osteocitos y osteoclastos permite la aposición y reabsorción de hueso, haciendo que éste crezca y/o cambie su forma. Estos procesos son regulados por factores genéticos, hormonales y por los movimientos de los tejidos blandos adyacentes y/o las cargas generadas por fuerzas como la gravedad, la fuerza de mordida y la contracción de los músculos que se insertan en los huesos.

“El crecimiento de expansión de un hueso simple constituye un proceso por el cual el tamaño y forma del mismo se desarrolla al responder a los componentes funcionales de todos los tejidos blandos relacionados y asociados con ese hueso, individualmente. El hueso no crece y se agranda en forma aislada; su aumento de tamaño incluye contactos articulares con otros huesos que, al mismo tiempo, también se están agrandando”.

(Enlow et al., 1982, p.36)

Por su parte, a nivel macroscópico, el crecimiento y modelación de los huesos ocurre por deriva (o corrimiento cortical), desplazamiento y/o rotación. Estos tres tipos de crecimientos no son excluyentes los unos de los otros, al contrario, se conjugan para obtener patrones complejos de crecimiento (Enlow et al., 1982; Lieberman, 2011). La **deriva o corrimiento** (Figura 1) es el movimiento producido por la neoformación ósea en el área de aposición de la cortical -en dirección del crecimiento-, mientras que en el lado contrario existe una actividad osteoclástica que reabsorbe al tejido óseo. Esto permite el desplazamiento de una pared de hueso sin perder función. Además, si la aposición y reabsorción de hueso ocurre en la misma proporción, la pared ósea se moverá sin variar su grosor. Por el contrario, si estos fenómenos no ocurren en la misma proporción, la cantidad de hueso aumentará o disminuirá, cambiando la forma de la estructura (Enlow et al., 1982; Lieberman, 2011). Un ejemplo de este movimiento en el cráneo es la base de la cavidad nasal y el paladar en el humano; ambas son la misma pared, pero crecen por deriva, resultando en un movimiento hacia inferior (Lieberman, 2011).

El **desplazamiento** (Figura 1) es un movimiento en masa, que aleja al hueso como un todo de otras estructuras. Este proceso puede ser primario o secundario (Enlow et al., 1982). El desplazamiento primario corresponde al traslado físico del hueso en conjunto con su propio crecimiento. Al crecer de un extremo, lo aleja de la articulación u otros huesos con los que está en contacto, generando un espacio para que el hueso siga creciendo. Ejemplo de esto es el crecimiento del proceso condilar, que presiona contra la articulación temporomandibular (ATM), alejando la mandíbula y moviéndola hacia anterior. En el desplazamiento secundario el hueso se mueve por acción de fuerzas física ajenas, como puede ser el crecimiento de un hueso aledaño o tejido blando. El hueso desplazado puede también estar en crecimiento, pero es esta fuerza ajena lo que lo traslada. Este tipo de desplazamiento puede también causar un efecto “domino”, generando efectos secundarios a estructuras más distantes (Lieberman, 2011).

Finalmente, la **rotación** (Figura 1) es el resultado de la combinación de deriva y desplazamiento; en donde centros de aposición y reabsorción ósea se encuentran en ubicaciones cruzadas (Lieberman, 2011).

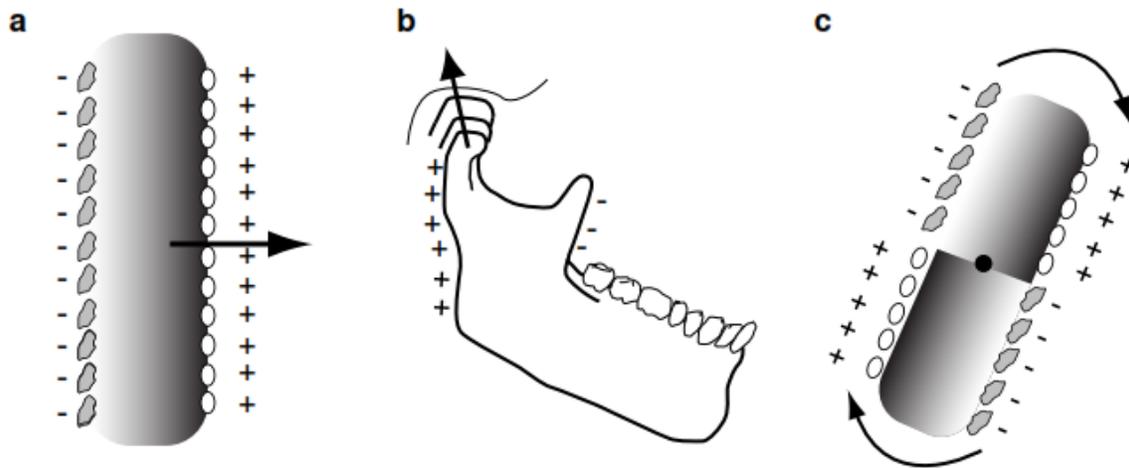


Figura 1. Tipos de remodelación ósea. a) Deriva (o drift). b) Desplazamiento (o displacement) en el proceso condilar, pero también se observa una deriva en la rama. c) Rotación (o rotation). Editado de Lieberman (2011)

El crecimiento (cambios de tamaño en el tiempo) y desarrollo (cambios de forma en el tiempo) no es el mismo en todas las estructuras, sino que tienen patrones que se ven regulados por aspectos genéticos, interacciones con otros tejidos y el ambiente del individuo (Lieberman, 2011; Viðarsdóttir, O'Higgins, & Stringer, 2002). Esto se conoce como comportamiento modular de crecimiento, en donde las partes actúan como “módulos”, que son resultado de la interacción entre procesos de crecimiento y desarrollo controlados genética, epigenética y ambientalmente, además del funcionamiento de estructuras morfológicas aledañas (Bastir, 2008; Enlow et al., 1982; Esteve-Altava, 2017; Esteve-Altava, Marugan-Lobon, Botella, Bastir, & Rasskin-Gutman, 2013; Profico et al., 2017). Módulo morfológico se puede definir como un grupo de partes que están más integradas entre sí que con otras del conjunto en general, y dentro del cual la integración es la consecuencia del número e intensidad de interacciones, resultando en la covariación de estructuras morfológicas debido a factores de desarrollo y/o comunes (Esteve-Altava, 2017; Esteve-Altava et al., 2013).

En términos de modularidad esquelética, el cráneo de los mamíferos es la estructura más estudiada, siendo éste normalmente dividido en varios módulos (Esteve-Altava, 2017). Dependiendo de las especies y los métodos utilizados, los límites de estos módulos varían (Figura 2). La división general más utilizada es en tres: orofacial, bóveda craneal y base craneal (Esteve-Altava, 2017; Moore, 1981). Otra división es la basada en la relación entre las unidades craneales con su formación y funcionamiento: oral, nasal, cigomático, orbital, base craneal y módulos de la bóveda (parietal, temporal y frontal) (Cheverud, 1982). Esteve-Altava et al. (2013) plantean también un modelo con dos módulos que se conforman por sus distintos patrones ontogénicos del crecimiento y las conexiones que presentan: craneal (que incluye base y bóveda, además del cigomático) y facial (que incluye frontal).

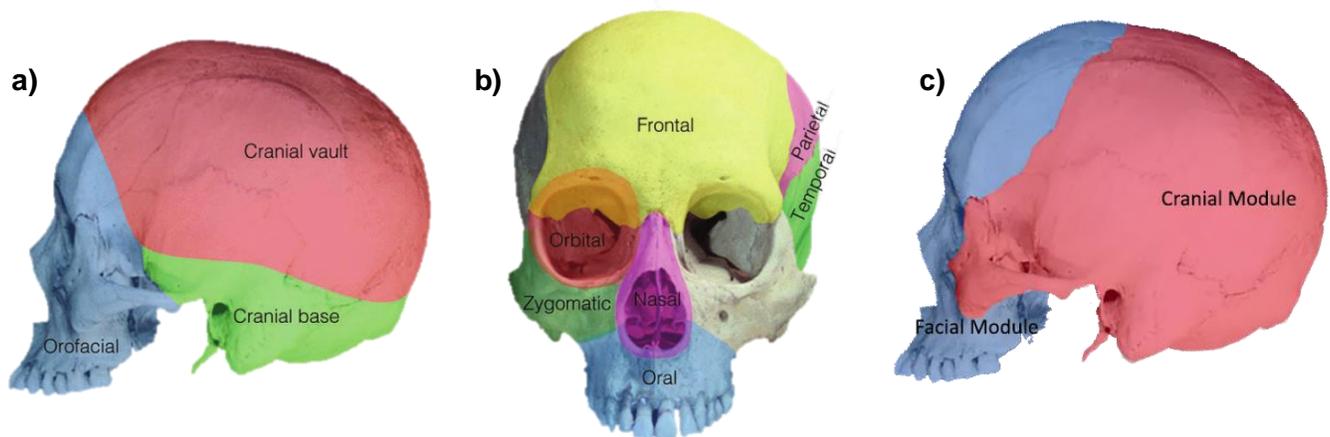


Figura 2. Tres modelos de división craneal por módulos. a) División clásica de tres modulo: bóveda craneal, base craneal y orofacial; b) División funcional: oral, nasal, cigomático, orbital, base craneal, parietal, temporal y frontal; c) División dual: modulo craneal y modulo facial. Editado de Esteve-Altava et al. (2013) y Esteve-Altava (2016)

En los estudios de morfología craneal ha quedado en evidencia que la base craneal presenta una variación muy baja dentro y entre poblaciones, a diferencia del resto de la cara (Menendez, 2017; Paschetta et al., 2016; Profico et al., 2017). Profico et al. (2017) concluyen que la base craneal y el rostro son módulos con un bajo grado de integración dado que responden a diferentes presiones evolutivas; la base se relaciona con diferencias en la locomoción y postura, mientras que el rostro se condiciona por componentes alométricos, selección sexual y condición de clinorrinquia o aerorrinquia (inclinación hacia inferior o hacia superior de la maxila respectivamente). Por su parte Paschetta et al. (2016) indican una alta integración y baja variación entre la base craneal, la ATM y la parte superior del rostro. El tipo de crecimiento también es distinto entre la base craneal y el resto del rostro, evidenciando modularidades. Por otra parte, la base craneal alcanza su tamaño adulto durante la infancia (4-6 años), la cara continúa su desarrollo durante la adolescencia, estando expuesta por más tiempo a otros factores, como son por ejemplo los ambientales (Gonzalez, Bernal, & Perez, 2011; Lieberman, 2011; Scheuer & Black, 2000).

El patrón de crecimiento facial de *Homo sapiens* es característico de esta especie. En otros integrantes de nuestra familia, como son los gorilas y los chimpancés, el desarrollo y crecimiento facial es hacia anterior, con importantes áreas de aposición y pocas de reabsorción, generando un perfil prognático (Martinez-Maza, Freidline, Strauss, & Nieto-Diaz, 2015). En el registro fósil se puede observar un patrón similar en especies extintas de *Homo*, como son *Homo habilis* y *Homo neanderthalensis*, donde se reitera un crecimiento con una dirección hacia anterior y un importante prognatismo (Lacruz et al., 2015). En nuestra especie el crecimiento del cerebro y tejidos blandos aledaños determinan el crecimiento facial; la expansión del lobo frontal conlleva a una expansión de la base craneal hacia anterior y lateral, desplazando consecuentemente hacia adelante y abajo las estructuras faciales superiores (Enlow, 1966; Martinez-Maza et al., 2015; Martinez-Maza, Rosas, & Nieto-Diaz, 2013). Los procesos de aposición y reabsorción ósea cambian también durante la ontogenia (Figura 3). En

la niñez, priman los procesos de aposición ósea en el área superior y media del rostro (región supra orbital, y orbital y nasal, respectivamente) y reabsorción ósea en el área inferior del rostro (región naso maxilar). En la adultez, el patrón es principalmente de aposición ósea, con reabsorción en pequeñas áreas alrededor de la apertura nasal, borde inferior del cigomático y la fosa canina (Martínez-Maza et al., 2013). En resumen, las estructuras superiores del rostro tienden a desplazarse hacia anterior, mientras las inferiores se retraen.

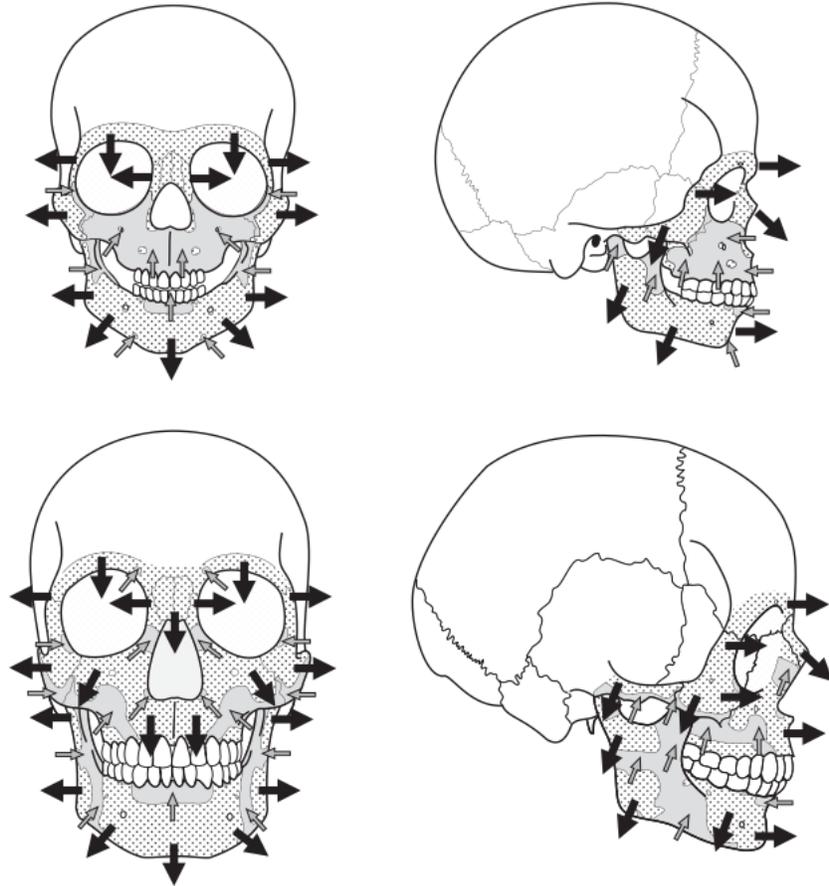


Figura 3. Vectores de crecimiento inferidos de los patrones de remodelamiento óseo de un humano subadulto y de uno adulto. Flechas negras indican la dirección de crecimiento por aposición ósea (áreas punteadas); flechas grises indican la dirección de crecimiento por reabsorción ósea (áreas grises). Editado de Martínez-Maza et al. (2013)

La masticación y los alimentos

La masticación es el proceso sensomotor llevado a cabo por el aparato masticatorio que tiene como fin romper y disminuir los alimentos. Si bien son los dientes y la lengua los agentes que entran en contacto directo con los alimentos, son diversas estructuras las que participan en este proceso, incluyendo los músculos faciales, craneomandibulares y suprahioides (Lieberman, 2011; van der Bilt, Engelen, Pereira, van der Glas, & Abbink, 2006). La masticación es el primer paso en la digestión, por lo mismo, un mecanismo vital en la vida de los individuos. Pero la importancia de ésta no es sólo nutricional, sino que también es relevante en el crecimiento y desarrollo del cráneo (Lieberman, 2011; van der Bilt et al., 2006).

En humanos, la masticación puede realizarse directamente con los dientes posteriores (distales a los caninos), o bien precedida de incisión. La incisión se realiza con las piezas frontales, ocurriendo por lo general de forma bilateral (en ambos lados de la mandíbula) y mediante protrusión mandibular. La masticación, que se realiza con los dientes postcaninos, es en mamíferos casi siempre unilateral, con un lado de trabajo y otro de balance. Los músculos cráneo mandibulares de ambos costados se contraen para generar la fuerza de trabajo en un lado, balanceando la mandíbula en el otro lado (o lado de balance). Durante la oclusión dental se concentran fuerzas de grandes magnitudes en áreas pequeñas, generando así alto estrés mecánico sobre los dientes y el hueso. Además, la masticación es un proceso repetitivo y frecuente, donde la precisión que se requiere es muy alta y errores en el movimiento generan una mordida inefectiva (Lieberman, 2011).

La masticación se puede dividir en dos grandes etapas, apertura y cierre, donde los músculos que participan en ella (Figura 4) permiten realizar cinco movimientos esenciales: elevación, depresión, protrusión, retracción y lateralización de la mandíbula. En la apertura, la mandíbula desciende gracias a la contracción de los músculos suprahioides de origen/inserción mandibular, generando una rotación alrededor del eje medio lateral de los procesos condilares, lo que conlleva a su vez una protrusión de estos por la contracción de los músculos pterigoideos laterales y mediales. En la masticación bilateral el movimiento de los procesos condilares es simétrico y sincronizado (Lieberman, 2011). El cierre contiene a su vez dos etapas consecutivas, el cierre rápido y el cierre lento. El cierre rápido inicia con la contracción de los músculos pterigoideos mediales del lado de balance y del masetero profundo del lado de trabajo, lo que genera tanto una elevación de la mandíbula como una inclinación hacia el lado de trabajo. El cambio del cierre rápido al lento ocurre cuando las piezas posteriores mandibulares del lado de trabajo se ubican a lateral de los dientes superiores. El cierre lento consiste en la subsecuente contracción del pterigoideo medio, masetero y temporal, llevando la mandíbula hacia la línea media. El punto de máxima contracción de estos músculos se llama *power stroke*, donde los dientes superiores e inferiores no solo se encuentran en contacto, sino que también hay un movimiento de los inferiores hacia la línea media por parte de estos músculos, sobre todo del masetero de lado de balance.

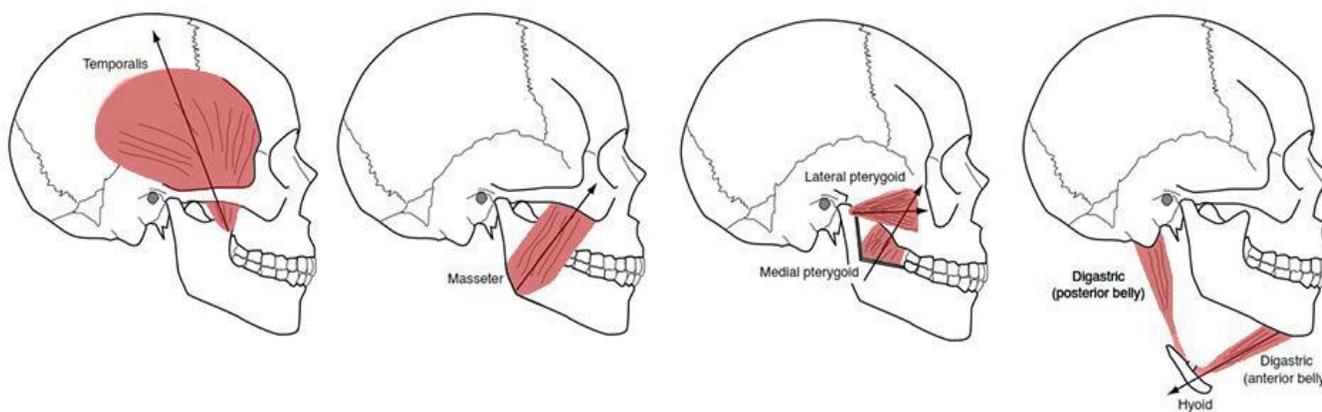


Figura 4. Los músculos principales de la masticación. Las flechas indican los vectores de la fuerza. Imagen adaptada de Lieberman (2011)

Estudios han mostrado que la masticación requiere una cantidad relativamente constante de fuerza para los movimientos básicos, pero que debe aumentar para romper los alimentos (van der Bilt et al., 2006). Se puede observar que los músculos que participan en este proceso se insertan tanto en la mandíbula como en el cráneo, sometiendo a estrés la estructura craneal en general, lo que es compatible con una relación de la cabeza ósea completa, y no solo la mandíbula o el maxilar, con las cargas generadas durante la función masticatoria (von Cramon-Taubadel, 2011).

Un factor importante que hay que tener en cuenta durante la masticación es la comida ingerida y sus propiedades mecánicas. Durante la interacción y fragmentación con los dientes, la resistencia mecánica de los alimentos juega un rol importante, siendo las propiedades elásticas y plásticas de los alimentos críticas, dado que determinarán el trabajo necesario para transmitir una fractura a lo largo del objeto (Agrawal, Lucas, Bruce, & Prinz, 1998; Lieberman, 2011). En un primer momento ocurre una deformación inicial de la comida, donde dependiendo de su elasticidad -definida como la capacidad de recuperar la forma y dimensiones originales parcial o totalmente tras cesar a fuerza aplicada- sucederá una deformación plástica, donde el alimento ya no vuelve a su forma original, rompiéndose o fracturándose (Castro & de Hombre, 2007; Morales & Toro-Ibacache, 2018). Los alimentos *force-limited*, duros o muy firmes, como zanahorias o semillas, requieren una gran cantidad de fuerza para iniciar la fractura, pero ésta se propaga rápidamente, poseyendo una baja resistencia a la deformación plástica (Castro & de Hombre, 2007). Por su parte, los alimentos *displacement-limited*, altamente elásticos o tenaces, poseen una mayor resistencia a esta deformación, requiriendo fuerzas más altas y prolongadas para propagar la fractura (Lieberman, 2011). El nivel de tenacidad se relaciona por lo general con la presencia de colágeno y/o celulosa, como es por ejemplo en la carne y verduras como la acelga y espinaca (Lieberman, 2011). El desempeño o *performance* masticatoria -que corresponde al grado de conminución del alimento que se logra durante la masticación- está así determinada por las características del alimento, pero también por la cantidad y estado de los dientes presentes por distal a los caninos, la fuerza de la mordida, sexo, edad, retroalimentación sensorial, entre otros (van der Bilt, 2002)

¿Quiénes comen qué?

Al estudiar la forma craneal -y, en nuestro caso, cómo la carga masticatoria la afecta- en poblaciones humanas con distinto modo de subsistencia, es importante tener presente la ancestría de la muestra y su historia. Las muestras arqueológicas que se utilizaron provienen de territorios de lo que hoy corresponde a Argentina y Chile (Figura 5). Hasta hoy en día, existe un continuo debate de como fue el poblamiento americano y del cono sur en particular. En general se ha llegado a un consenso que las primeras poblaciones provendrían del este asiático, cruzando por el estrecho de Beringia (ya sea por tierra o por mar) (Moreno-Mayar et al., 2018). Desde allí se habría llevado a cabo una rápida expansión hacia el sur, variando las fechas entre 25.000 AP a 14.000 AP (Brandini et al., 2018; de Saint Pierre, 2017). Varios autores plantean que habría habido dos oleadas distintivas, una temprana (entre el pleistoceno tardío y holoceno temprano) que habría traído a los individuos denominados como paleoamericanos que se caracterizan por poseer cráneos dolicocefalos; y otra tardía (durante el holoceno), correspondiente a los llamados amerindios con cráneos braquicefalos (Neves & Hubbe, 2005;

von Cramon-Taubadel, Strauss, & Hubbe, 2017). Otros investigadores no lo ven como dos oleadas distintivas, más bien como un continuo morfológicos y poblacional, donde no existiría una morfología característica para los grupos iniciales (Chatters et al., 2014; Kuzminsky, Coonerty, & Fehren-Schmitz, 2017; Kuzminsky, Reyes Baez, et al., 2017). En los datos moleculares tampoco existe acuerdo; algunos autores plantean que la diversidad de haplogrupos presentes en los grupos amerindios son resultados de múltiples movimientos poblaciones desde Asia en distintos momentos (Lell et al., 2002; Skoglund et al., 2015); mientras que otros proponen que la diversidad se debe a mutaciones y otros procesos evolutivos que ocurrieron ya están dentro del continente, luego de un solo proceso migratorio (Brandini et al., 2018; Moreno-Mayar et al., 2018).

Debido a que el interés de la investigación radica en el efecto de la carga masticatoria se han seleccionado muestras que presentan distintos modos de subsistencia -y que, por tanto, se enfrentarían a distintas cargas o estrés masticatorio- siendo divididos en tres grandes categorías: cazadores recolectores, agricultores y urbanos o modernos. Los grupos de las dos primeras categorías corresponden a muestras arqueológicas que varían en temporalidad y ubicación geográfica, mientras que aquellos del tercer grupo provienen de la misma área geográfica (Figura 5).

Los individuos que poseen una economía cazadora recolectora se caracterizan por una alta movilidad, caza/pesca y recolección de alimentos (animal o vegetal), acompañado de un procesamiento básico de ellos (Marangoni et al., 2011; Monteiro, Bertazzy, Moreira, Rugani, & Cannon, 2010). En la investigación para este tipo de subsistencia se emplearon individuos de grupos Chonos (Ch), Fueguinos (Fu) y Chubut (Cu). Los Chonos corresponden a un osario obtenido gracias a excavaciones de rescate en el Archipiélagos de las Guaitecas (XI región, Chile), con una data estimada en 410 ± 70 años AP (Ocampo & Aspillaga, 1984). Su dieta se habría basado en el consumo de pescado, mariscos y carne de lobo marino (Aspillaga, Castro, Rodriguez, & Ocampo, 2006). Los Chubut son una muestra proveniente de la costa este de la Patagonia argentina, datados entre 500-1500 AP (Perez, Bernal, & Gonzalez, 2006). Contrario a lo que se podría haber esperado, estas poblaciones subsistían principalmente de una dieta terrestres, con poco consumo marino (Gordón, Tessone, Béguelin, Arrigoni, & Guichón, 2015). Los Fueguinos corresponden a una muestra histórica (s. XVII a XIX) (Perez et al., 2007). Estos corresponden a un grupo de Selk'nams y uno de Yámanas. Los primeros tenían una dieta con un mayor componente terrestre (alto consumo de guanaco, *Lama guanicoe*, y tuco-tuco, *Ctenomys magellanicus*), mientras que los segundos consumían más productos marinos, como

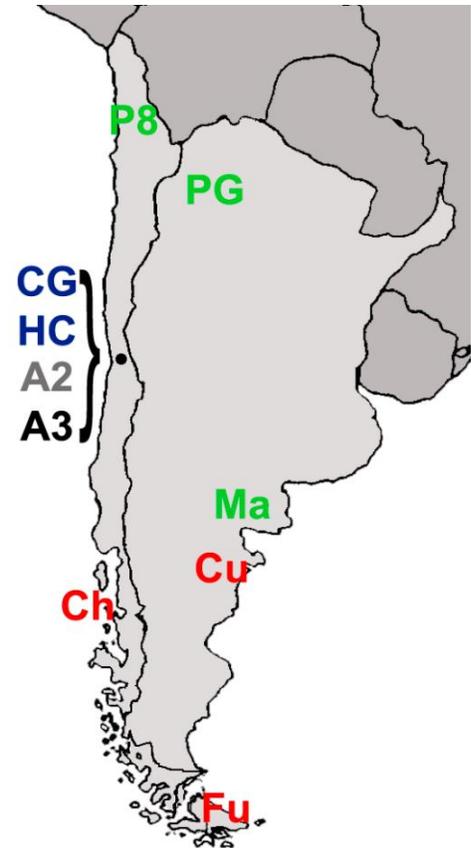


Figura 5. Mapa de las muestras utilizadas en la investigación

son mariscos, peces, aves (pingüinos, patos), lobos marinos y ballenas encalladas (Marangoni et al., 2011)

Los grupos agricultores son aquellos que han domesticado recursos vegetales, con un modo de vida sedentario o semi sedentario, ligado a los requerimientos de ciclo de siembra y cosecha de los alimentos, además de la consecuente preparación y cuidado de los suelos (Monteiro et al., 2010; Planella, Falabella, Belmar, & Quiroz, 2015). Poseen un mayor procesamiento de los alimentos que los cazadores recolectores, empleando elementos de molienda y almacenaje, además de técnicas más elaboradas de preparación de los alimentos, como por ejemplo la fermentación para la producción de chicha (Planella et al., 2015). Como representativos de esta economía se utilizaron las muestras de Pica 8 (P8), Pampa Grande (PG) y Mapuches (Ma). Pica 8 es una colección arqueológica del norte de Chile, correspondiendo al complejo Pica-Tarapacá, que se desarrolló en el Periodo Intermedio Tardío (900-1.450 d.C.) en la I región (Lemp, Rodríguez, Retamal, & Aspillaga, 2008; Uribe, Sanhueza, & Bahamondes, 2007). La alimentación de los integrantes de Pica 8 se caracteriza por un alto consumo de dieta marina y, en menor cantidad, consumo de maíz y animales terrestres (Petruzzelli et al., 2012; Santana-Sagredo, Lee-Thorp, Schulting, & Uribe, 2015). Los grupos de esta área tenían importantes redes de intercambio con todo el complejo andino, lo que conlleva un movimiento poblacional. Por lo mismo, los integrantes de esta muestra puede que sean oriundos de la zona, como también que provengan de territorios más lejanos. Cabe destacar también que algunos de los individuos presentan deformación craneana intencional (DCI), práctica muy extendida en el mundo andino (Retamal, Pacheco, & Uribe, 2012). Sin embargo la forma esquelética facial de los individuos deformados no se diferencia en gran manera de los no deformados (Toro-Ibacache, 2013), por tanto un grado leve de DCI no afectará significativamente los resultados. La muestra de Pampa Grande, proveniente del Noroeste Argentino, específicamente del departamento de Guachipas, Salta. Esta muestra corresponde al periodo Formativo (1500 AP). Se ha establecido que su dieta estaba basada en el consumo de plantas, salvajes y domesticadas (Barbeito-Andres, Pucciarelli, & Sardi, 2011). La muestra Mapuche proviene del noreste de la Patagonia argentina, de tiempos históricos. Lo que hoy en día llamamos mapuches corresponden a diversos grupos que se encontraban dispersos en la Patagonia chilena y argentina, con sus particularidades, pero también grandes similitudes. Su alimentación se basaba en trigo procesado en forma de harina, papa y carnes (Covas, Di Liscia, & Zink, 2007).

Finalmente, los grupos urbanos o modernos refieren a poblaciones actuales, con una dieta en base a alimentos de gran procesamiento químico y mecánico, de fácil acceso y cocción (Monteiro et al., 2010). En resumen, lo que encontramos hoy en día al abrir nuestra despensa. Para explorar este grupo hemos seleccionado una muestra esquelética y muestras de población viva, todas provenientes de Santiago de Chile. La primera corresponde a la Colección Osteológica Sub-actual de Santiago, o más conocida como Cementerio General. En la presente investigación por motivos de abreviación y uso en otros estudios, nos referiremos a ésta como Cementerio General (CG). Estos individuos se obtuvieron del Cementerio General de Santiago, con una fecha de muerte que va desde 1960 a 1973, y un grupo que murió en 1986 (Abarca, 2011). Esta colección es de suma importancia no solo por la cantidad de individuos que la

componen (alrededor de 1.500, con una representatividad de ambos sexos y una amplia gama de edades) si no que una de sus características más valiosa es que en muchos de los casos se tiene la información acerca de las fechas de nacimiento y muerte, nombre individuo y causa de muerte (Lemp et al., 2008). Si bien la colección CG es rica en variabilidad, el sesgo principal que se puede hallar es el origen de esta población, debido a que son restos rescatados de tumbas transitorias de individuos que no habían sido reclamados que iban a ser pronto destruidos y que en su mayoría provenían de la periferia de Santiago. Por tanto, la mayoría de estos individuos habría vivido en una situación precaria (Abarca, 2011; Lemp et al., 2008). Compensando esta condición, las muestras de población vivan también provienen de nuestra capital, obteniéndose de bases de datos de dos instituciones clínicas privadas, Hospital Clínico Universidad de Chile (HCUCh) y el Instituto de Cirugía, Ortodoncia, Rehabilitación Oral y Maxilofacial (ICOR).

Aquellos provenientes del HCUCh son individuos con una relación maxilomandibular no alterada, tipo esquelético clase I. Estos individuos se caracterizan por presentar una oclusión armónica de los molares permanentes, así como una posición mandibular adecuada durante la oclusión dental completa, con una distancia anteroposterior entre incisivos superiores e inferiores (u *overjet*) entre 2 y 4 mm. La muestra proveniente de ICOR corresponde a individuos con retrognasia (tipo esquelético clase II) o prognatismo mandibular (tipo esquelético clase III) severo, con *overjets* sobre 5 mm en el caso de la retrognasia u *overjets* “invertidos” en el prognatismo (donde los incisivos inferiores se encuentran por anterior de los superiores) (Cobourne & DiBiase, 2010).

La variación morfológica craneal de los diferentes grupos humanos es un fenómeno que se ha observado y ha estado presente desde los inicios de la antropología. En base a observaciones y mediciones, se han construido fenotipos que serían característicos de una ancestría determinada, dividiéndose principalmente en tres troncos: negroide, caucasoide y mongoloide/amerindia (Buikstra & Ubelaker, 1994; Gill, 1990). Las poblaciones arqueológicas ocupadas en este estudio poseen una ancestría amerindia, que se han caracterizado por órbitas romboideas, un paladar en forma elíptica y/o parabólica, un cigomático proyectado y un prognatismo moderado (Gill, 1990). Por su parte, las muestras modernas poseen una ancestría mestiza o híbrida. Análisis genéticos en población actual de Chile, han mostrado que existe una relación promedio cercana al 50% entre la ancestría europea y amerindia. Para la región metropolitana en específico, la mezcla es un 40,55% ($\pm 15,02\%$) amerindia, 54,91% ($\pm 15,69\%$) europea y 4,53% ($\pm 7,32\%$) africana (Fuentes et al., 2014). El fenotipo europeo se ha caracterizado con orbitas romboideas, paladar parabólico, un cigomático reducido, apertura nasal estrecha y un prognatismo reducido (Gill, 1990).

Problematización

Los cambios morfológicos que ha sufrido el cráneo en la evolución del género *Homo* son innegables -reducción de tamaño, pérdida de la cresta sagital, acortamiento y verticalización del rostro, entre otros- que en parte se han explicado por cambios en la dieta, principalmente el procesamiento extraoral y cocción de los alimentos (Anderson et al., 2014; Makedonska et al., 2012; Rot-Nikcevic et al., 2006). En resumen, el cráneo ha cambiado, se ha gracilizado y han aparecido anomalías dentomaxilares y maloclusiones. Como contribuyente a esto se ha propuesto la disminución de la carga masticatoria, particularmente la disminución de la masa ósea como respuesta plástica ante la menor carga, pero aún no hay evidencia concluyente. Esta investigación tiene por finalidad ver cómo la carga masticatoria afecta la forma craneal, lo que nos podría entregar información sobre las estrategias de alimentación y morfología de poblaciones pretéritas, de gran interés para la antropología física y la arqueología. Además, el comprender el impacto que la función masticatoria tiene sobre la morfología craneal puede ser muy útil en la clínica odontológica, sobre todo en la ortodoncia, cirugía, y en disciplinas como la anatomía del desarrollo. Por lo tanto, es pertinente cuestionarse sobre el efecto que tendrá la intensidad de la carga masticatoria y la relación maxilomandibular en el desarrollo craneal.

Hipótesis

H₀: No existe una relación entre intensidad masticatoria y la relación maxilomandibular con la forma craneal

Los resultados de los análisis nos mostrarán que no hay una relación significativa entre la forma y las agrupaciones por tipo de carga masticatoria, pudiendo ser más fuerte el efecto de otras variables.

H₁: Existe una relación entre intensidad masticatoria y la relación maxilomandibular con la forma craneal

Los resultados de los análisis evidenciarán una diferencia significativa de la forma craneal entre los grupos con distinta carga masticatoria, con una importancia relativa mayor al efecto de otras variables.

Objetivos general y específico

Como objetivo general, la investigación busca determinar el efecto que tendría la intensidad masticatoria y la relación maxilomandibular en la forma craneal. Los objetivos específicos son:

1. Identificar la variación morfológica presente en las muestras
2. Comparar la morfología craneal de los individuos agrupados por los tipos de carga masticatoria definidos
3. Evaluar morfológica y funcionalmente el impacto de la carga masticatoria en la morfología craneal estudiada

Materiales y métodos

Muestra

El objetivo de la presente investigación es estudiar el efecto de la intensidad masticatoria en la forma craneal en seres humanos modernos. Para esto se realizó un estudio retrospectivo, descriptivo y analítico en individuos provenientes de poblaciones arqueológicas y actuales que difieren en su estrategia de subsistencia y con ello, en su alimentación e intensidad de carga masticatoria (Tabla 1). La adquisición de datos morfométricos no se realizó directamente sobre los individuos, sino que se usaron sus CTs, que se encuentran disponibles en el proyecto FONDECYT 11150175, dentro del cual se desarrolla esta investigación y que posee la autorización de las instituciones correspondientes además de la autorización del Comité de Ética de la Investigación en Seres Humanos de la Facultad de Medicina de la Universidad de Chile (Proyecto 203-2015; anexo 1). Las CTs de las muestras de población vivas corresponden a pacientes que asistieron al HCUCCh y al ICOR por razones médicas ajenas a esta investigación, cuyos datos y CTs fueron encriptados para mantener la anonimidad de los pacientes.

Establecimos cinco grupos de carga masticatoria en relación con un tipo de dieta inferido, y la relación maxilomandibular. De acuerdo con la dureza, resistencia mecánica y procesamiento de los alimentos, donde aquellos menos procesados, someten al aparato masticatorio a un mayor estrés (Lieberman, Krovitz, Yates, Devlin, & Claire, 2004), y acorde a la posición relativa de la mandíbula respecto del maxilar, los cinco grupos son:

- 1) Carga masticatoria intensa:** se relaciona con grupos cazadores-recolectores, con alta movilidad y una economía de subsistencia basada en la caza y/o pesca de animales y recolección de frutas, semillas y/o mariscos. Estos alimentos serían duros o resistentes, además de un bajo procesamiento extraoral, conllevando a emplear fuerzas oclusales altas (Monteiro et al., 2010; von Cramon-Taubadel, 2011) Para esta carga se ha seleccionado una muestra de cazadores-recolectores tanto de Chile como Argentina. De Chile se emplearon individuos de la colección Chonos, resguardado en la Facultad de Ciencias Sociales (FACSO) de la Universidad de Chile, mientras que de Argentina se emplearon dos muestras, Fueguinos y Chubut. Una parte de los Fueguinos proviene del Museo de Historia Natural de Florencia (MHNF), y otra del Museo de La Plata (MLP). De esta última institución también proviene la muestra Chubut.
- 2) Carga masticatoria intermedia:** corresponde a grupos horticultores/agricultores, con una dieta más diversa y con mayor procesamiento extraoral que los cazadores-recolectores, disminuyendo el estrés o fuerzas oclusal necesaria para su consumo (Gonzalez-Jose et al., 2005). Para esta carga se emplearon individuos de las colecciones de Pampa Grande (al Noreste de Argentina), Mapuches (de la pampa argentina) y Pica 8 (Norte de Chile). Las dos primeras colecciones están resguardadas en el MLP y Pica 8 se encuentra en FACSO.

3) Carga masticatoria leve: representativa de poblaciones modernas, donde se consume casi exclusivamente alimentos altamente procesados extraoralmente, siendo blandos y/o mecánicamente poco resistentes, requiriendo baja fuerza oclusiva para su trituración y deglución (Monteiro et al., 2010). Se emplearon dos muestras urbanas de Santiago de Chile, pero de distintas temporalidades. La primera es la colección Osteológica Subactual de Santiago resguardada en la FACSO. Ésta corresponde a individuos que vivieron durante el siglo XX y que murieron entre los 70'-80' (Abarca, 2011). Tradicionalmente se le conocía como Colección Cementerio General y por motivos prácticos de abreviación nos referiremos a esta colección de dicha manera o CG. La segunda muestra es una población viva, que sus CTs se obtuvieron de la base de datos del HCUCh.

Carga masticatoria alterada: asociada a individuos que presentan maloclusiones en la relación maxilomandibular y, que, por ende, poseen una oclusión alterada. La muestra para esta carga proviene de la base de datos del ICOR, Haciendo uso de los tipos esqueléticos II y III (Bastir & Rosas, 2006; Sassouni, 1969) hemos subdividido esta carga y seleccionado individuos que caen dentro de cada uno de estos criterios:

4) Carga alterada II: representantes de esta carga serán los individuos con tipo esquelético clase II.

5) Carga alterada III: compuesta por individuos con clase III.

Los criterios de inclusión para restos esqueléticos y población viva:

1. Individuos adultos, lo que se establece mediante la presencia de osificación de la sincondrosis esenooccipital y/o la erupción de los terceros molares. En casos aislados, y con el fin de mejorar el tamaño muestral de los subgrupos, se incluyeron individuos subadultos, pero siempre que en los resultados finales no mostraran un comportamiento de tipo dato aislado (*outlier*).
2. Buen estado del material óseo, sobre todo de la maxila y el cigomático.
3. Presencia de al menos un molar por cuadrante oral, en posición funcional (no extruido ni rotado). Si no hay molares, pero la estructura alveolar está completa (pérdida postmortem o perimortem) también se pueden incluir.

Tabla 1. Datos de la muestra a emplear, con un total de 145 individuos. CM= carga masticatoria; Abr= abreviación; N= tamaño de la muestra, femeninos/masculinos/indeterminados.

CM	Colección (Institución)	Abr.	Origen geográfico	N	Temporalidad
Intensa	Chonos (FACSO)	Ch	Sur de Chile	0/0/2	410+-70 AP
	Chubut (MLP)	Cu	Noreste de la patagonia argentina	4/10/0	1500-500 AP
	Fueguinos (MLP y MHNF)	Fu	Tierra del Fuego, Argentina	4/10/3	450-50 AP

Intermedia	Pica 8 (FACSO)	P8	Norte de Chile	11/6/2	1150-500 AP
	Pampa Grande (MLP)	PG	Noroeste argentino	12/1/0	1500 AP
	Mapuche (MLP)	Ma	Norte de la patagonia argentina	9/9/0	450-50 AP
Leve	Cementerio General (FACSO)	CG	Centro de Chile	5/7/0	Sub Actual, 1950-1970
	Base de datos (HCUCH)	Mo	Centro de Chile	11/18/0	Actual
Alterada II	Base de datos (ICOR)	A2	Centro de Chile	10/3/0	Actual
Alterada III	Base de datos (ICOR)	A3	Centro de Chile	2/6/0	Actual

Métodos

Obtención de datos

Los datos de forma se obtuvieron a través del procesamiento de CTs. Usando el programa de visualización y análisis virtual tridimensional Avizo® V.9.1. (FEI, Hillsboro, OR, USA). Se segmentaron las tomografías para luego generar un modelo tridimensional de los individuos (Figura 6). La segmentación tiene dos partes: una automática, donde se selecciona por el umbral de radiopacidad de la CTs; y una manual, refinándose y/o completándose lo seleccionado automáticamente. Este último paso es indispensable para las CTs de población viva, donde el hueso se encuentra junto con tejido blando y la selección automática no es muy efectiva.

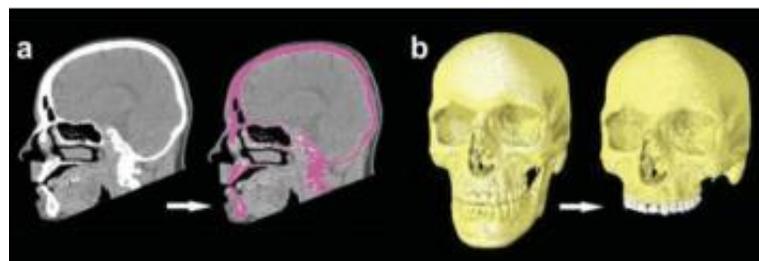


Figura 6: una reconstrucción 3D basada en una CT: a) Se selecciona (segmenta) el tejido óseo. b) Con éste se genera una reconstrucción 3D. Imagen adaptada de Toro-Ibacache (2013)

Para llevar a cabo los análisis de MG, con el mismo software Avizo se ubicaron en las superficies generadas el mapa de 40 hitos o landmarks (Figura 7, Tabla 2). Los hitos que no se pudieron colocar (*missing landmarks*) fueron estimados según lo indicado por Gunz et al. (2009) mediante el paquete Geomorph del software R (R Core Team, 2017). Para el análisis de variación craneal en general se emplearon la totalidad de estos, sin embargo, para el análisis de la maxila en específico se emplearon solo 12 hitos (marcados con un * en la Tabla 2).

Tabla 2. Lista con los nombres y definiciones de los 40 hitos. n°= número del hito. *Hitos para el análisis de la maxila en específico

n°	Nombre	Definición
1	Glabella	Intersección del borde de la curva del arco supraciliar con el plano medial
2	Nasion	Intersección entre la sutura frontonasal y la internasal
3	Punto A de Down*	El punto de mayor concavidad de la cuerda entre la espina nasal anterior y la cresta del proceso alveolar maxilar
4	Prostion*	Punto más bucal y oclusal del septum entre los incisivos
5	Foramen incisivum*	Intersección de la sutura palatina medial con el margen posterior del foramen incisivum
6	Stafilion*	Punto más posterior de la sutura interpalatina
7, 24	Torus supraorbital	Punto más anterior del arco supraorbital
8, 25	Maxillo frontale	Intersección de la cresta lacrimal anterior de la maxila con la sutura frontomaxilar
9, 26	Zygoorbitales	Intersección del borde de la órbita con la sutura cigomaxilar
10, 27	Incisura nasal	Punto más lateral de la apertura nasal
11, 28	Cigomaxilar*	Punto más inferior de la sutura cigomaxilar
12, 29	Frontomalare orbitale	Intersección de la órbita con la sutura fronto cigomática
13, 30	Fronto cigomático	Punto más lateral de la sutura cigomaticomaxilar
14, 31	Angulo fronto temporal	Intersección de los procesos temporal y frontal del hueso cigomático
15, 32	Cigo temporal inferior	Punto más inferior de la sutura cigo temporal
16, 33	Lateral arco cigomatico	Punto más lateral del arco cigomático
17, 34	Tubérculo articular	Punto más inferior del tubérculo articular
18, 35	Posterior raiz cigomatico	Punto más posterosuperior de la intersección entre la raíz del arco cigomático y de la escama del temporal
20, 36	Anterior raiz cigomatico	Punto más anterior de la intersección entre la raíz del arco cigomático y de la escama del temporal
21, 37	Medial arco cigomatico	Punto más lateral por la cara interna del arco cigomático
22, 38	Primer molar*	Punto más bucal y mesial de la unión entre el primer molar y su alvéolo. En su ausencia (premortem), el hito corresponderá a la zona mesial al molar inmediatamente distal presente.
23, 39	Origen superior del pterigoides*	Punto más superior del origen del músculo pterigoideo medial
24, 40	Origen inferior del pterigoides*	Punto más superoinferior del origen del músculo pterigoideo medial

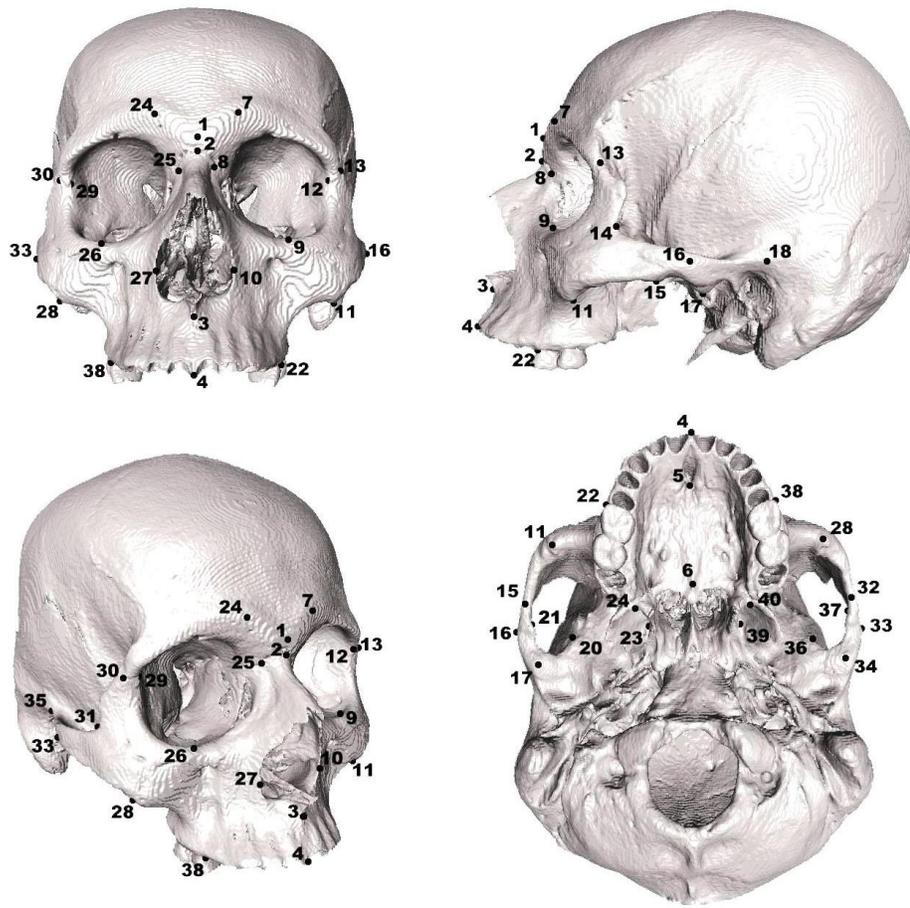


Figura 7: Mapa de los 40 hitos anatómicos.

Técnicas de análisis

Los análisis de morfometría geométrica se llevaron a cabo usando los programas MorphoJ (Klingenberg, 2011), PAST V.3.16 (Hammer, Harper, & Rya, 2011) y EVAN Toolbox (European Virtual Anthropology Network Society, <http://www.evan-society.org>). El valor de alfa para reconocer significancia estadística fue de 0,05.

Análisis Preliminares

Con el programa MorphoJ y con el fin de eliminar los efectos de tamaño, rotación y translación, todas las matrices de datos fueron sometidas a un ajuste de Procrustes generalizado (GPA). Este proceso re-escala, rota y desplaza las configuraciones de los landmarks a un tamaño, orientación y posición estándar. Este análisis como resultado secundario también nos entrega el tamaño de centroide (CS), dato que se empleará en un análisis posterior. Tras esto, también se generaron matrices de covarianza para cada uno de nuestros sets de datos.

El efecto del error intraobservador fue estimado a partir de lo planteado por Klingenberg (2011). Se seleccionaron 20 individuos (4 de cada grupo de carga), sobre los cuales se llevó a cabo una doble digitalización del mapa de hitos por la misma persona (A. Eyquem) en días no

consecutivos. Con esto y usando el software MorphoJ se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de Procusto. También se llevó a cabo un análisis de componentes principales (PCA) para observar como los datos originales y sus repeticiones se comportan en el espacio morfométrico.

La mayoría de los individuos empleados presentaban un sexo conocido -las muestras de HC, A2 y A3- o estimado -en las muestras arqueológicas a través de técnicas osteológicas estándares (Buikstra & Ubelaker, 1994). Sin embargo, dentro de las muestras arqueológicas, siete individuos estaban clasificados como “indeterminado”. Para evitar la división de la muestra entre grupos por sexo, se utilizó un método estándar para la eliminación del efecto de esta variable sobre los datos, evitando la disminución del tamaño muestral. Así, los análisis subsiguientes se llevaron a cabo sobre residuales de la regresión de la variable forma contra sexo como variable dicotómica (o variables “dummy”) (Alvarez, Perez, & Verzi, 2013; Monteiro, Lessa, & Abe, 1999). Previo a esto, se realizó la asignación de sexo a los individuos “indefinidos” mediante análisis discriminante de los de los valores de los componentes principales que explican una varianza acumulada de un 75%. La asignación fue hecha utilizando los individuos del mismo grupo de carga como referencia, y mediante un proceso de validación cruzada dejando uno afuera (leave-one-out cross validation). Una vez hecha la asignación de sexo se generó una matriz de variables dicotómica, donde femenino toma el valor de 0 y masculino de 1. Se importó este archivo como covariantes al software MorphoJ, realizándose una regresión de la variable dependiente forma contra la variable independiente sexo. Con el mismo software se obtuvieron los residuales de esta regresión, sobre los cuales se siguió trabajando con la muestra completa, sin separar por sexo.

Análisis confirmatorios

El análisis de los datos (residuales libres del efecto de la variable sexo) se realizó en base a dos grandes ejes, uno enfocado en la forma craneal en general y otro en la forma de la maxila en particular, en ambos casos realizándose los mismos análisis. Se decidió esto debido a que la maxila al ser un módulo que participa directamente en el proceso masticatorio podría verse afectada de manera distinta o reflejar determinadas particularidades que merecen ser analizadas de forma aislada y sin ser opacadas por el resto de la estructura craneal.

Como un primer análisis exploratorio y con el fin de cumplir el primer objetivo específico identificar la variación morfológica presente en las muestras- se llevó a cabo un PCA. Para evaluar el efecto de las diferencias de tamaño en la forma craneal (alometría), se realizó una regresión multivariada de los componentes principales que explican una varianza acumulada sobre el 75% (variables independientes) contra el tamaño de centroide (variable independiente). Ambos tipos de análisis fueron realizados con el programa MorphoJ.

Para responder al segundo objetivo específico -comparar la morfología craneal de los individuos agrupados por los tipos de carga masticatoria definidos- se utilizó el análisis multivariado de varianza no paramétrico (PERMANOVA). Como variable dependiente se usaron los PC que explicaban hasta un 75% de la varianza acumulada; mientras que como variable independiente se empleó tanto la variable origen como la variable carga masticatoria.

Si bien el enfoque de la investigación es la carga masticatoria, se evaluó el efecto de la variable origen con el fin de descartar un potencial efecto confundente. En ambos casos se aplicó una corrección de Bonferroni. Se hizo este tipo análisis en vez de un análisis multivariante de la varianza (MANOVA), paramétrico, debido al desequilibrio muestral, como, por ejemplo, el bajo número de individuos en la muestra de chonos (2).

Con un fin ilustrativo y de la mano al tercer objetivo específico - evaluar el impacto de la carga masticatoria en la morfología craneal estudiada-, se generaron formas hipotéticas en base a la deformación de una superficie promedio cuya forma es modificada de acuerdo al efecto de la variable carga masticatoria. Estas deformaciones fueron magnificadas cinco veces para facilitar la visualización de las diferencias de forma entre grupos. Para esto se empleó EVAN Toolbox.

Resultados

Análisis preliminares

El resultado del ANOVA de Procrustes nos indicó que la diferencia en variación entre los individuos debido al error introducido por la doble digitalización de los hitos anatómicos es significativamente menor a la variación causada el “error natural” o asimetría fluctuante, y éste a su vez es menor que la variación debida a las diferencias entre los individuos, y a las diferencias sistemáticas de la forma entre lados derecho e izquierdo o asimetría direccional (Tabla 3). Por tanto, el error intraobservador no sería un factor confundente en nuestros análisis. Además, ya que existe asimetría inherente en los individuos que no es de interés en este estudio y si puede introducir un grado leve de error, se trabajará con los datos simetrizados (es decir, el promedio de cada individuo con su propia forma especular). El PCA de la submuestra y sus repeticiones (Figura 8), por su parte, nos muestra tanto la repetición como la configuración original de cada uno de los 20 individuos se distribuyen de manera similar, tendiendo a agruparse.

Tabla 3. Resultados del ANOVA de Procrustes para 20 configuraciones de hito con sus respectivas repeticiones. Valores significativos en negrita. SC=Suma de cuadrados; CM=Cuadrados medios; g.l.= grados de libertad; F= estadístico de ANOVA de Procrustes; Lado= asimetría direccional; Ind x lado= asimetría fluctuante

Efecto	SC	CM	g.l.	F	P
Individual	0,12	1,09x10 ⁻⁰⁴	1121	5,96	<,0001
Lado	1,46x10 ⁻⁰³	2,71x10 ⁻⁰⁵	54	1,48	0,0154
Ind x lado	0,02	1,83x10 ⁻⁰⁵	1026	2,24	<,0001
Error de medición	0,02	8,17x10 ⁻⁰⁶	2260		

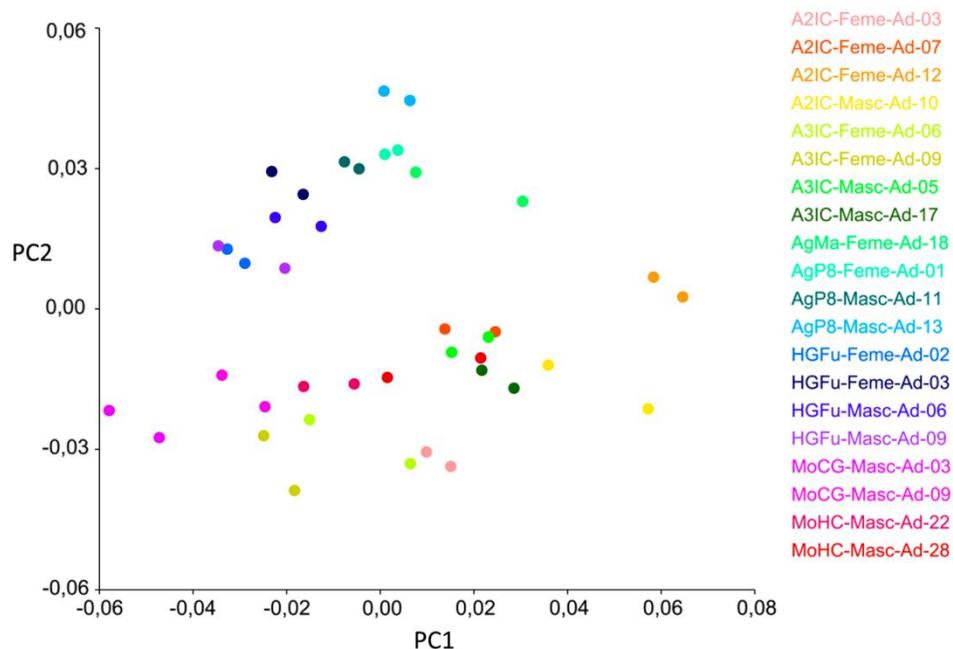


Figura 8: PCA de la submuestra y sus respectivas repeticiones

Análisis confirmatorios

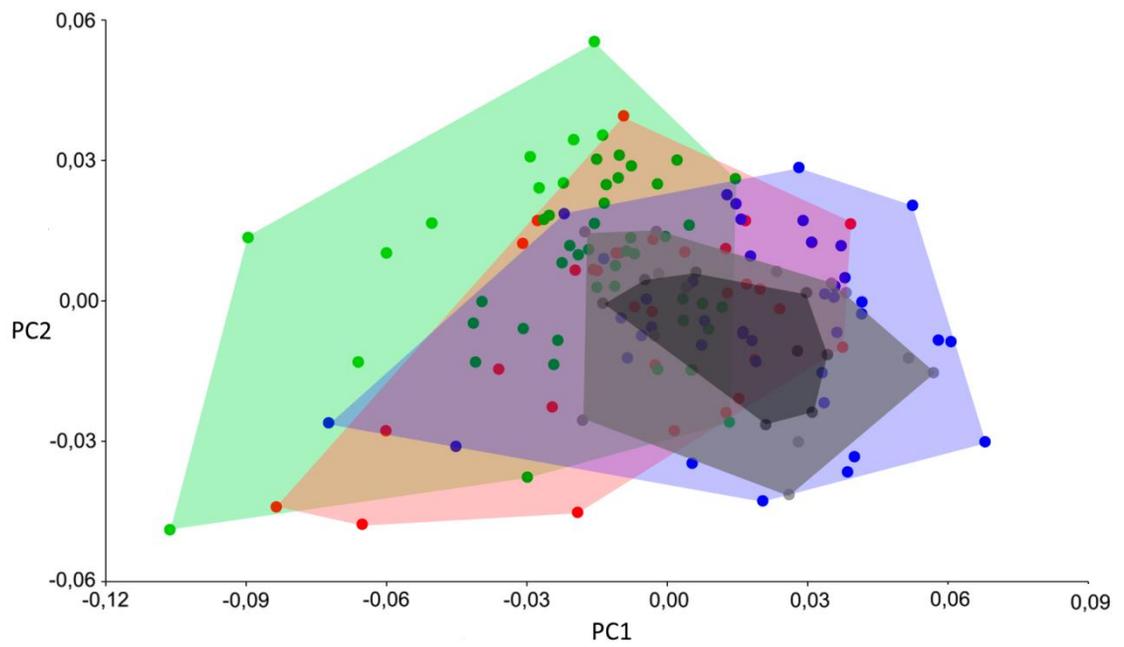
Variación general de la forma craneal

En los resultados del PCA en el estudio de la variación general de la forma craneal, los primeros trece componentes principales (PCs) explican un 76,67% de la variación de la forma (Tabla 4). El primer PC explica un 21,63% de la varianza, siendo sucedido por el PC2, PC3 y PC4, con un 9,04%, 8,02% y 7,02% respectivamente. De estos, PC1 y PC3 presentan una tendencia a separar grupos: PC1 a individuos de carga intermedia de los de carga leve y alterada, encontrándose los de carga intensa dispersos a lo largo de este eje; y PC3 individuos modernos (con carga baja y alterada) de los de carga intensa (Figura 9b). En el análisis de PC1 contra PC2, los individuos de carga alterada se comportan como individuos de carga baja, tendiendo hacia el extremo negativo de PC1 (Figura 9a).

Tabla 4. Resultados del PCA del análisis craneal en general. PC=componente principal; VP= valor propio; % Var= porcentaje de la varianza total explicado por cada PC; %VA= porcentaje acumulado de la varianza

PC	VP	% Var	% VA
PC1	9,24x10 ⁻⁰⁴	21,63	21,63
PC2	3,86x10 ⁻⁰⁴	9,04	30,67
PC3	3,42x10 ⁻⁰⁴	8,02	38,69
PC4	3,00x10 ⁻⁰⁴	7,02	45,71
PC5	2,31x10 ⁻⁰⁴	5,42	51,13
PC6	1,94x10 ⁻⁰⁴	4,54	55,67
PC7	1,81x10 ⁻⁰⁴	4,25	59,92
PC8	1,57x10 ⁻⁰⁴	3,69	63,60
PC9	1,45x10 ⁻⁰⁴	3,39	66,99
PC10	1,19x10 ⁻⁰⁴	2,79	69,78
PC11	1,11x10 ⁻⁰⁴	2,59	72,38
PC12	9,47x10 ⁻⁰⁵	2,22	74,59
PC13	8,89x10 ⁻⁰⁵	2,08	76,67

a) PC1 contra PC2



b) PC3 contra PC2

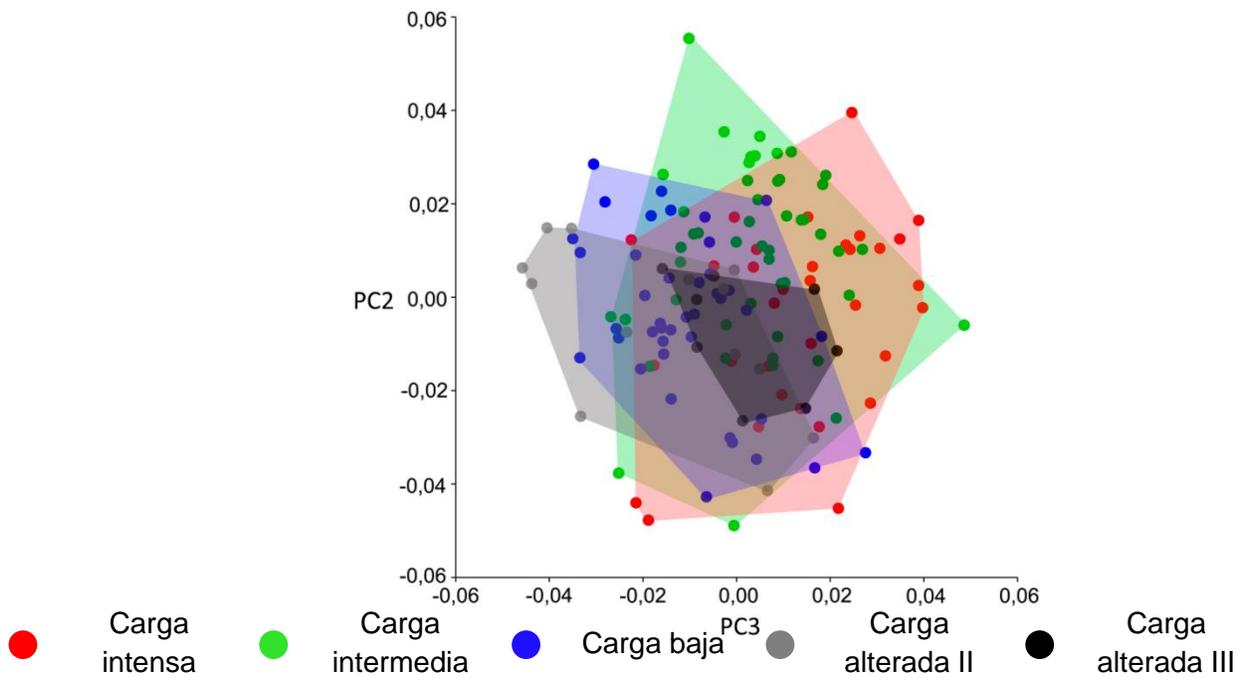


Figura 9. Gráficos de dispersión del PCA para los tres primeros componentes.

Test de alometría

La regresión lineal multivariada entre los valores de los componentes principales y el tamaño de centroide entregó un valor significativo ($R^2=1,74\%$, valor de $p=0,0128$). Sin embargo, al hacer regresiones por cada PC, solo tres de ellos presentan un valor significativo para tamaño, PC3, PC5 y PC11 (Tabla 5).

Tabla 5. Regresión de los primeros 13 PC contra el tamaño de centroide. PC= componente principal; R²=coeficiente de determinación; p= valor de p

PC	R ²	P
PC1	0,01%	0,90
PC2	0,00%	0,98
PC3	8,51%	5,00x10⁻⁴
PC4	0,80%	0,29
PC5	5,00%	7,40x10⁻⁰³
PC6	0,52%	0,39
PC7	1,67%	0,13
PC8	1,06%	0,22
PC9	1,42%	0,16
PC10	1,64%	0,13
PC11	2,68%	0,04
PC12	0,48%	0,41
PC13	0,62%	0,34

Diferencias de forma entre grupos

Los resultados del PERMANOVA se encuentran en la Tabla 6. El primer PERMANOVA corresponde a los 13 primeros componentes principales contra la variable “origen”, que corresponde a la población/colección que pertenecen los individuos. En la Tabla 6 se muestra un F igual a 4,77, con un valor de p significativo. Sin embargo, al observar el test de comparaciones múltiples con las correcciones de Bonferroni (Tabla 7), los valores significativos se encuentran en comparaciones de grupos que no poseen la misma economía de subsistencia (en la tabla marcado con colores, cazadores-recolectores en rojo, agricultores en verde y poblaciones urbanas, que incluye también a las alteradas, en morado).

El segundo PERMANOVA es entre los componentes principales anteriormente nombrados y la variable “carga masticatoria”. Con $F=7,31$, este análisis también nos entrega un valor de p significativo (Tabla 6). Esto se reafirma en el test de comparaciones múltiples con correcciones de Bonferroni, donde existen diferencias significativas entre todos los grupos de carga, excepto entre los individuos modernos (con oclusión normal y alterada) (Tabla 8)

Tabla 6. Resultados PERMANOVA para la variable “origen” y “carga masticatoria”, utilizando los primeros 13 componentes principales. F=; SC=Suma de cuadrados; SCd=suma de cuadrados dentro de los grupos; p= valor de p

Factor	F	SC	SCd	p
Origen	4,77	0,47	0,36	1x10⁻⁰⁴
Carga masticatoria	7,31	0,47	0,39	1x10⁻⁰⁴

Tabla 7. Test de comparaciones múltiples del PERMANOVA para la variable “origen”. Valores de p para el test de comparaciones múltiples de los primeros 13 PC contra carga. Valores estadísticamente significativos luego de corrección de Bonferroni en negrita. Ch=Chono; Cu=Chubut; Fu=Fueguinos; P8=Pica 8; Ma=Mapuches; PG=Pampa Grande; CG=Cementerio General; HC=Hospital Clínico; A2=oclusión alterada tipo II; A3=oclusión alterada tipo III

	Ch	Cu	Fu	P8	Ma	PG	CG	HC	A2	A3
Cu	1									
Fu	1	0,41								
P8	1	1	4,50x10⁻⁰³							
Ma	1	1	4,50x10⁻⁰³	1						
PG	1	9x10⁻⁰³	4,50x10⁻⁰³	0,16	1					
CG	1	0,46	9x10⁻⁰³	0,07	0,09	4,50x10⁻⁰³				
HC	1	4,50x10⁻⁰³	4,50x10⁻⁰³	4,50x10⁻⁰³	4,50x10⁻⁰³	4,50x10⁻⁰³	0,09			
A2	1	4,50x10⁻⁰³	4,50x10⁻⁰³	4,50x10⁻⁰³	4,50x10⁻⁰³	4,50x10⁻⁰³	1	1		
A3	1	3,60x10⁻⁰²	4,50x10⁻⁰³	9x10⁻⁰³	4,50x10⁻⁰³	4,50x10⁻⁰³	0,36	0,17	1	

Tabla 8. Test de comparaciones múltiples del PERMANOVA para la variable “carga masticatoria”. Valores de p para el test de comparaciones múltiples de los primeros 13 PC contra carga. Valores significativos en negrita.

	Intensa	Intermedia	Leve	Alterada II
Intermedia	2,00x10⁻⁰³			
Leve	1,00x10⁻⁰³	1,00x10⁻⁰³		
Alterada II	1,00x10⁻⁰³	1,00x10⁻⁰³	1	
Alterada III	1,60x10⁻⁰²	1,00x10⁻⁰³	0,126	1

Evaluación del impacto de la carga masticatoria en la forma craneal

En la Figura 10 se pueden observar las superficies modeladas a partir del promedio de cada grupo de carga. Éstas han sido magnificadas cinco veces para facilitar la visualización de las tendencias en la forma en cada grupo.

De manera general, se puede apreciar, por una parte, una similitud entre las cargas intensas e intermedias; y, por otra, entre las cargas leves y alteradas (II y III). En los grupos de carga intensa e intermedia se observa un rostro más amplio, pero corto, con arcos cigomáticos robustos y hacia anterior. La apertura nasal es relativamente más ancha que larga. Las órbitas poseen una forma redondeada, con una abertura a medial y lateral similar. Sus maxilares son más anchos y anteroposteriormente acortadas en comparación con la de los otros grupos, acompañado de un paladar poco profundo o bajo. A pesar de esto se observa un mayor prognatismo de ésta en relación con la parte superior del rostro

En los grupos modernos, se observa una tendencia al alargamiento del rostro, con arcos cigomáticos deprimidos y, el caso de la carga leve y alterada II, menos robustos. La apertura nasal es bastante más alargada que en los individuos arqueológicos. Las órbitas tienden a una abertura más amplia en medial que en lateral, resultando en una órbita en forma romboidea o caída, sobre todo en la carga leve y alterada II. El maxilar sufre un estrechamiento en conjunto con una prolongación anteroposterior. En el caso de la carga leve y la alterada II, el plano oclusal se inclina hacia anteroinferior y el paladar se profundiza, contrario a lo que pasa en la carga altera III. Esta última carga se diferencia de las otras dos también en que la porción media de la cara se encuentra en posición relativa más posterior generándose un perfil más “cóncavo” en comparación con el resto de los grupos. Además del área anterior del paladar, que le da una forma rectangular.

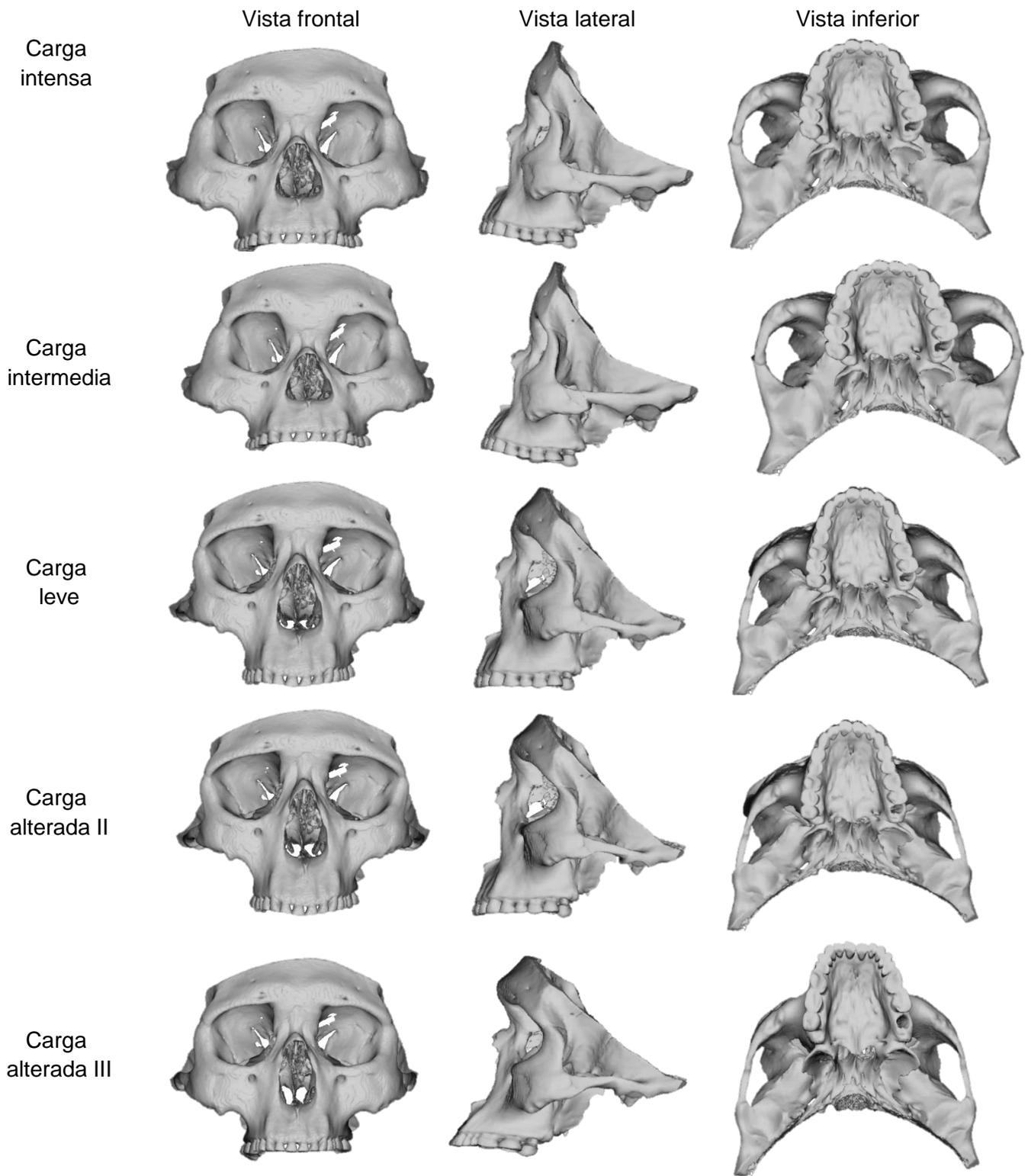


Figura 10. Modelos de los promedios de los grupos de las cargas masticatorias, magnificado 5 veces.

Variación general de la forma maxilar

En el PCA de la maxila los primeros siete PC explican 78,49% de la varianza total (Tabla 9). El PC1 explica un 21,18%, un porcentaje similar al PC1 de los análisis craneales, sin embargo, en los PC que lo proceden, este porcentaje aumenta en comparación a los análisis craneales: PC2 explica un 14,55%, PC3 un 11,44% y PC4 un 10,48%. De estos primeros componentes, el PC3 tendería a separar los grupos por carga masticatoria (Figura 11). En el gráfico de PC2 y PC3, se puede observar como los individuos modernos (carga baja y alterada) tienden hacia el extremo positivo de este PC, mientras los arqueológicos tienden hacia el negativo. Esto también se repite y ve de forma más evidente en el gráfico de PC4 y PC3, y aún más en el de PC3 y PC1.

Tabla 9. Valores del PCA. PC=componente principal; VP= valor propio; % Var= porcentaje de la varianza total explicado por cada PC; %VA= porcentaje acumulado de la varianza

PC	VP	% Var	% VA
PC1	$1,44 \times 10^{-03}$	21,18	21,18
PC2	$9,89 \times 10^{-04}$	14,55	35,72
PC3	$7,78 \times 10^{-04}$	11,44	47,17
PC4	$7,37 \times 10^{-04}$	10,84	58,00
PC5	$5,73 \times 10^{-04}$	8,42	66,43
PC6	$4,87 \times 10^{-04}$	7,16	73,59
PC7	$3,33 \times 10^{-04}$	4,89	78,49

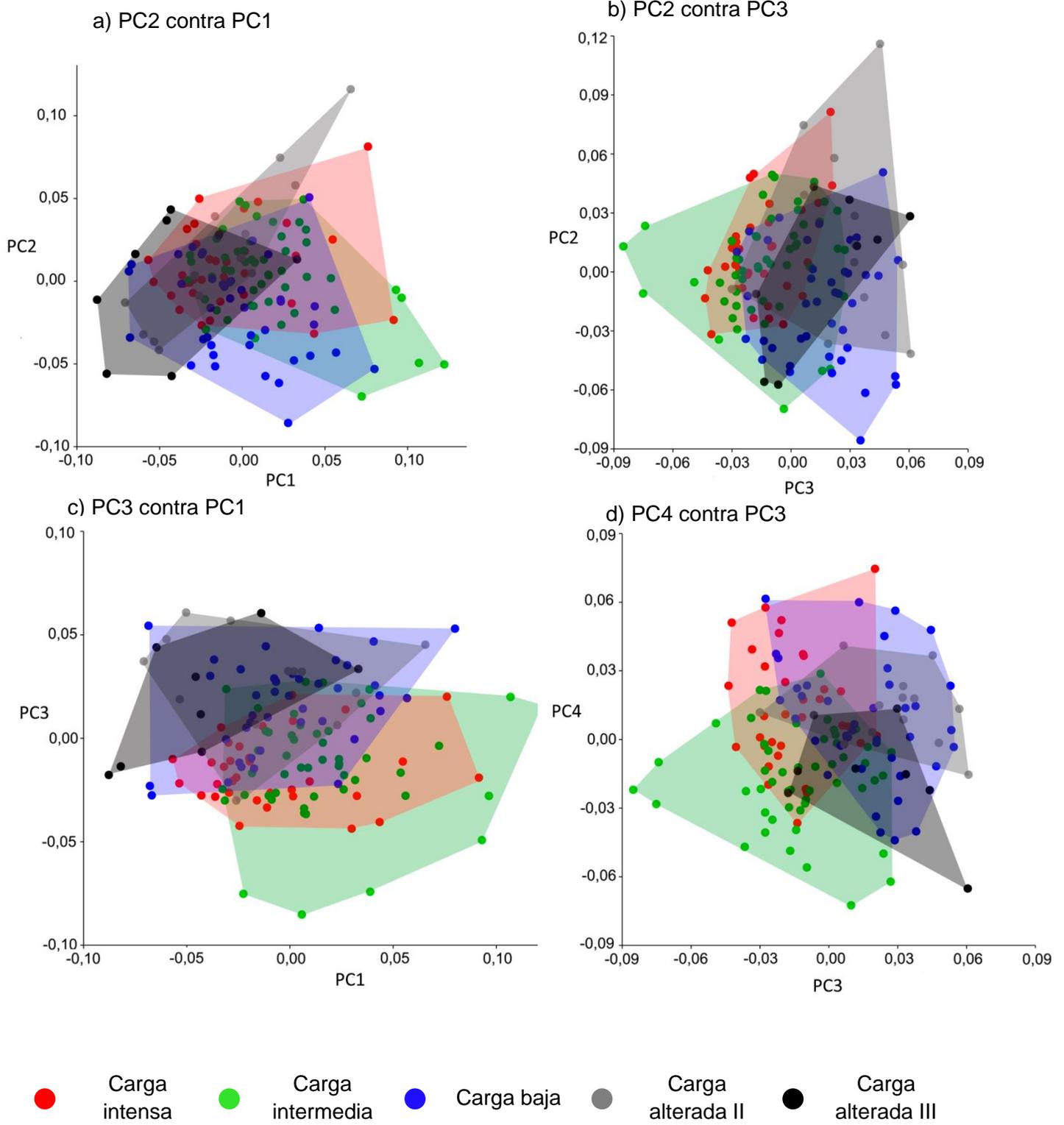


Figura 11. Gráficos de dispersión del PCA para los cuatro primeros componentes.

Test de alometría

En la regresión lineal multivariada entre los primeros siete PC contra el tamaño de centroide, el resultado fue estadísticamente significativo ($R^2=2,17\%$, valor de $p=0,0047$). En las regresiones de cada PC (Tabla 10), solo PC3 fue significativo. PC1 tiene un valor de p que se encuentra en el límite de lo que se considera como estadísticamente significativo, por tanto no se estimará como tal para la alometría.

Tabla 10. Regresión de los primeros 7 componentes principales contra el tamaño de centroide. PC= componente principal; R^2 =coeficiente de determinación; p= valor de p

PC	R^2	p
PC1	2,62%	0,05
PC2	2,19%	0,07
PC3	3,51%	0,02
PC4	0,29%	0,53
PC5	2,38%	0,06
PC6	2,27%	0,07
PC7	0,74%	0,30

Diferencia de forma entre los grupos

Se realizaron dos PERMANOVAS usando los primeros siete componentes principales contra las variables “origen” y “carga masticatoria” (Tabla 11). En ambos casos, el valor de p fue estadísticamente significativo. Al igual que en el análisis craneal, al observar la Tabla 12, las diferencias significativas son entre grupos de distinta carga masticatoria, no entre ellos que la comparten. Sin embargo se presenta una diferencia significativa entre dos grupos modernos, la muestra de cementerio general y de alterados III, que si bien poseen una carga masticatoria distinta por su diferente relación maxilomandibular, su economía de subsistencia es la misma (se usó el mismo esquema de colores que en la Tabla 7 para indicar economía de subsistencia). El PERMANOVA de la variable carga masticatoria también es significativo y en su tabla de comparaciones cruzadas hay diferencias significativas entre todas las cargas, a excepción de las cargas alteradas entre sí (Tabla 13).

Tabla 11. Resultados PERMANOVA para la variable “origen” y “carga masticatoria”, utilizando los primeros 7 componentes principales. F=; SC=Suma de cuadrados; SCd=suma de cuadrados dentro de los grupos; p= valor de p

Factor	F	SC	SCd	p
Origen	3.69	0.94	0.76	1×10^{-04}
Carga masticatoria	5.93	0.94	0.81	1×10^{-04}

Tabla 12. Test de comparaciones múltiples del PERMANOVA para la variable "origen". Valores de p para el test de comparaciones múltiples de los primeros 13 PC contra carga. Valores significativos en negrita luego de corrección de Bonferroni. Ch=Chono; Cu=Chubut; Fu=Fueguinos; P8=Pica 8; Ma=Mapuche; PG=Pampa Grande; CG=Cementerio General; HC=Hospital Clínico; A2=oclusión alterada II; A3=oclusión alterada III

	Ch	Cu	Fu	P8	Ma	PG	CG	HC	A2
Cu	1								
Fu	1	5,85x10⁻⁰²							
P8	1	1	4,50x10⁻⁰³						
Ma	1	0,25	4,50x10⁻⁰³	1					
PG	1	9,00x10⁻⁰³	4,50x10⁻⁰³	1	1				
CG	1	1,80x10⁻⁰²	4,50x10⁻⁰³	4,95E-02	4,50x10⁻⁰³	4,50x10⁻⁰³			
HC	1	9,00x10⁻⁰³	9,00E-03	4,50x10⁻⁰³	4,50x10⁻⁰³	4,50x10⁻⁰³	1		
A2	1	0,4	2,70E-02	4,50x10⁻⁰³	1,35E-02	4,50x10⁻⁰³	6,75x10⁻⁰²	1	
A3	1	1,35x10⁻⁰²	4,50x10⁻⁰³	2,70E-02	4,50x10⁻⁰³	4,50x10⁻⁰³	4,05x10⁻⁰²	0,14	1

Tabla 13. Test de comparaciones múltiples del PERMANOVA para la variable "carga masticatoria". Valores de p para el test de comparaciones múltiples de los primeros 13 PC contra carga. Valores significativos en negrita.

	Intensa	Intermedia	Leve	Alterada II
Intermedia	1,00x10⁻⁰³			
Leve	1,00x10⁻⁰³	1,00x10⁻⁰³		
Alterada II	1,10x10⁻⁰²	1,00x10⁻⁰³	2,80x10⁻⁰²	
Alterada III	1,00x10⁻⁰³	1,00x10⁻⁰³	9,00x10⁻⁰³	0,66

Evaluación del impacto de la carga masticatoria en la forma maxilar

En la Figura 12 se observan los modelos de las maxilas de los promedios de cada grupo de carga. La carga intensa presenta un modelo similar a la de la carga intermedia, sin embargo, en la vista lateral podemos apreciar que la segunda presenta una inclinación anterosuperior del plano oclusal, generando un estrechamiento en el área anterior. Si bien el modelo para la carga alterada III también presenta una constricción en la misma área, ésta se ve acentuada por la posición del origen superior del pterigoides, encontrándose mucho más arriba en relación con el mismo modelo y los otros.

En el caso de la carga leve y la carga alterada II, también se genera una inclinación oclusal contraria entre ambas; mientras que en la primera es anterosuperior, en la segunda es anteroinferior. Otra diferencia es la altura de la maxila, en la carga leve es ligeramente mayor que la carga intensa, sin embargo, en la carga alterada II ésta aumenta drásticamente. La profundidad del paladar también varía, siendo poco profunda en las cargas intensa, intermedia y alterada III, con una profundidad intermedia en la carga leve y muy profunda en la carga alterada II. Nuevamente se observa un alargamiento anteroposterior de la maxila en las cargas leve y alteradas, en contraposición de un acortamiento en las cargas intensa e intermedia. En los individuos alterados III, el paladar toma una forma rectangular, en los tipo II en cambio una forma triangular y más estrecha anteriormente que la carga leve; por su parte entre las cargas intensas e intermedia toma una forma muy similar, viéndose levemente más achatado en la carga intermedia. Esto va también acompañado de la ubicación más anterior del punto cigomaxilar en éstas últimas, siendo mayor en la carga intermedia.

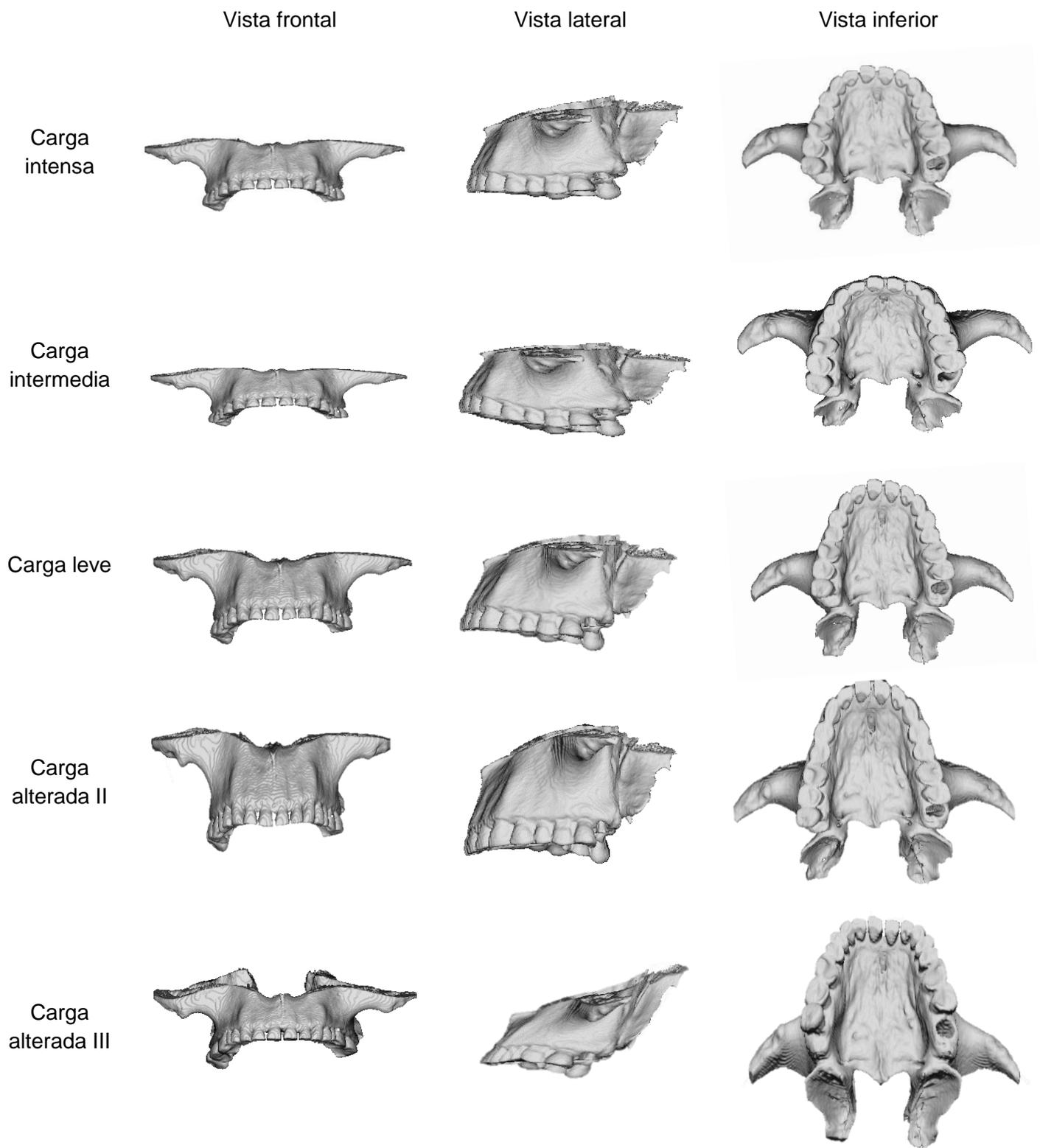


Figura 12. Modelos de los promedios de las cargas. Magnificado 5 veces.

Discusión

Como se vio en los antecedentes, el desarrollo del cráneo no es un proceso que ocurra de manera aislada, sino que está en directa relación con el desarrollo y actividad de ligamentos, músculos y otras estructuras que lo rodean (Enlow et al., 1982). En base a esto la actividad masticatoria podría estar jugando un rol importante en el desarrollo craneal y que podría estar relacionada con el tipo de alimentos ingeridos; alimentos más duros, resistentes y menos procesados, someten al aparato masticatorio a un mayor estrés; mientras que comidas altamente procesadas y blandas, significan un estrés mucho menor. Además dicha actividad también se vería afectada por la relación maxilomandibular (Lieberman et al., 2004).

El fin de este estudio es investigar el efecto de la intensidad de la fuerza masticatoria y su relación maxilomandibular, sobre la forma craneal. En el caso del primer factor, en estudios en animales como capuchinos y roedores, se ha reportado como un factor de importancia para explicar la variación en la forma craneal (Makedonska et al., 2012; Rot-Nikcevic et al., 2006; Spassov et al., 2017). En base a ello, se llevaron a cabo análisis, usando muestras que variaban en modos de subsistencia y con ellos su carga. También se usaron individuos con oclusión alterada que comparten modos de subsistencia con la muestra moderna, pero que varían en el tipo de carga por su condición. La hipótesis nula planteaba que la relación entre la carga masticatoria y la forma no existiría o no sería significativo. En la hipótesis alternativa, por su parte, la variable carga masticatoria tendría un mayor impacto en la forma craneal que otros factores, como por ejemplo el origen.

El análisis de la variación general de la forma no evidencia una separación clara de los individuos por grupos de carga masticatoria. Si bien en el PC1 y PC3 se puede observar cierta tendencia a separar ciertos grupos de carga de otros, ésta no es tan evidente; el PC1 evidencia mayormente la separación de la carga intermedia del resto (Figura 9a); y en el PC3 se muestra una tendencia a separar los arqueológicos de los modernos (Figura 9b). Al hacer el test de alometría, solo PC3 ($R^2=8,51\%$, valor de $p=5 \times 10^{-04}$), PC5 ($R^2=5\%$, valor de $p=7,40 \times 10^{-03}$) y PC11 ($R^2=2,68\%$, valor de $p=0,04$) fueron significativos (Tabla 5). En el PCA del análisis de maxila nuevamente es el PC1 y el PC3 los que muestran una tendencia a separar grupos, pero más bien a los grupos arqueológicos de los modernos, siendo sobre todo notorio en el gráfico de ambos componentes (Figura 12). Al ver los test de alometría nuevamente PC3 entrega valores significativos ($R^2=3,51\%$, valor de $p=0,02$); PC1 se encuentra en el límite por lo tanto no se tomó como tal (Tabla 10).

Los PCA en ambos enfoques, craneal y maxilar, no muestran separaciones muy distintivas entre los grupos de carga. Si bien ciertos PC (sobre todo el PC3), tienden a separar a los individuos arqueológicos de los modernos, ésta no es del todo clara (Figura 10 y 12). El PC3 también presenta en ambos casos valores de p significativos para el test de alometría, lo que significaría que este componente sería afectado por el tamaño (Tabla 5 y 10). Al revisar los tamaños de centroide de la muestra, en promedio los individuos de carga intensa son los más grandes y los más pequeños son los alterados II, por lo tanto, las diferencias de forma entre individuos de distinto tamaño estarían generando en gran parte la separación en los gráficos de PC3. De todos modos, llama la atención que tanto en el PCA craneal y en el maxilar, el grupo

de carga intermedia tienden a alejarse más que del resto de los individuos (PC2 contra PC1, y PC2 contra PC3, respectivamente), cuando se podría haber esperado que los individuos de carga intensa se alejaran más, por ser extremo en el tipo de carga y estrés sometido. Una posible explicación podría ser no el estrés mecánico, sino que el estrés nutricional; donde el cambio de un modo de subsistencia a otro habría afectado al hueso o músculos a un nivel metabólico, repercutiendo en la forma en general (Larsen, 2006). Grupos agricultores tienden a tener una menor variedad de alimentos, generalmente poseyendo un cultivo base, como es el maíz, la quinua o la papa, lo que conlleva a que también tengan una menor variedad de nutrientes y micronutrientes disponibles (Larsen, 2006). Ejemplo de esto es la colección Pica 8, que poseía como base alimenticia el maíz y que nuevos estudios han reportado que si bien poseían una dieta variada con contenido marino, el consumo de éste sería menor al planteado anteriormente y la dieta no sería homogénea para toda la población (Santana-Sagredo et al., 2017). El cambio de cazador-recolector a agricultor no solo implica un cambio en la dieta, sino que también en la sociedad; de grupos pequeños nómades a agrupaciones más grandes, compartiendo espacios con otras personas y animales domesticados, propiciando el aumento de enfermedades e infecciones, que podría haber contribuido a deficiencias nutricionales (Latham, 2013). Este déficit nutricional es visible en el registro bioarqueológico, a través de signos como son la hipoplasia del esmalte, hiperostosis porótica y/o criba orbitaria (Larsen, 2006; Latham, 2013), signos que se encuentran presente en las muestras arqueológicas y la muestra de Cementerio General (Lemp et al., 2008). Volviendo al ejemplo de Pica 8, la presencia de síndrome criboso en distintas formas en esta población se ha relacionado con una tendencia a la anemia, ya sea por la ingesta de alimentos que inhiben la absorción del hierro, como es el maíz, o por parásitos que generen malabsorción o diarreas crónicas (Retamal, Pacheco, & Uribe, 2006).

Al poner a prueba las diferencias de forma entre los grupos con el PERMANOVA, la variable origen entregaba un valor significativo (Tabla 6), sin embargo, al revisar las comparaciones múltiples del mismo se encontró que las diferencias significativas se dan entre grupos que poseen distinto modo de subsistencia, y por tanto, de carga masticatoria (Tabla 7). Así se puede concluir que la variable origen no estaría afectando de manera relevante la forma craneal y, por lo tanto, no es un factor confundente en los resultados. Esto es algo que se podría haber esperado debido a que, si bien las poblaciones seleccionadas provienen de distintas áreas geográficas, las investigaciones del poblamiento del cono sur indican un continuo poblacional o procesos que habrían llevado a una homogenización morfológica (de Saint Pierre, 2017; Kuzminsky, Coonerty, et al., 2017; von Cramon-Taubadel et al., 2017).

Si bien en el PCA no se aprecia una clara separación de los grupos, el análisis confirmatorio muestra que las cargas intensas e intermedias presentan diferencias estadísticamente significativas con las cargas leve y alteradas (II y III). Estas últimas, sin embargo, no difieren entre sí (Tabla 8). Los resultados del PERMANOVA del análisis maxilar varían un poco de los craneales. La variable origen es nuevamente significativa y al revisar las comparaciones múltiples los valores significativos siguen apareciendo entre grupos con distinto modo de subsistencia, con la excepción entre las muestras de Cementerio General y de Alterados III

(Tabla 12). En el análisis de la carga masticatoria hay diferencias significativas entre todas las cargas, no así entre las alteradas II y III (Tabla 13).

En los PERMANOVAS craneales no aparecen diferencias significativas ni entre poblaciones modernas ni entre cargas alteradas y leve, situación que varía en los análisis enfocados en la maxila. Esto podría ser explicado por una mayor sensibilidad de la maxila en comparación con la estructura craneal. Los individuos modernos, tanto alterados como no, poseen una misma alimentación muy procesada extraoralmente, por tanto, muy blanda. La diferencia podría radicar en la relación entre dientes superiores e inferiores durante la oclusión dental. Al hacer el análisis craneal en general la variación morfológica generada por esta diferencia de relación oclusal sería muy sutil para que dé un resultado significativo, lo cual cambiaría al analizar la maxila aislada.

Al evaluar el impacto que la carga misma tendría sobre la forma craneal (Figura 10), se encontró que las formas de los grupos arqueológicos (carga intensa e intermedia) son muy similares, mientras que las de los modernos o urbanos también se parecen entre sí. Esto último se condice en parte con las comparaciones múltiples de la variable carga en el análisis craneal (Tabla 8), donde no existen diferencias significativas entre las cargas leve y ambas alteradas, que pertenecen a grupos moderno; sin embargo, este mismo análisis indica una diferencia significativa entre las carga intermedia e intensa.

Las cargas intensa e intermedia presentan caras amplias, cigomáticos robustos, órbitas redondeadas y un paladar anteroposteriormente corto. Las carga leve y alteradas (II y III) presentan una cara larga pero estrecha, cigomáticos deprimidos, con órbitas romboideas, apertura nasal larga y con un paladar anteroposteriormente más alargado (Figura 10). Los rasgos de estimación de ancestría empleados tradicionalmente caracterizan a los individuos caucasoides o europeas con una cara estrecha, nasion deprimido, huesos nasales amplios y elevados, apertura nasal estrecha, espina nasal anterior prominente, huesos cigomáticos reducidos, órbitas romboideas o inclinadas, y un paladar de forma parabólica o triangular (Gill, 1990; Rhine, 1993). Por su parte los amerindios o mongoloides tendrían cigomáticos prominentes, un nasion no muy deprimido, apertura nasal relativamente amplia, leve prognatismo, las órbitas son entre redondeadas o romboideas, y un paladar elíptico o redondeado (Gill, 1990; Rhine, 1993). Las características para cada ancestría coinciden con las mostradas en nuestros modelos promedios; cargas intensas e intermedias, que son poblaciones amerindias, coinciden con las descripciones para dichas poblaciones; mientras que las cargas leve y alteradas (II y III), que son grupos mestizos, muestran características planteado para grupos europeos o caucásicos. Esto estaría indicando que las formas craneales de las muestras serían explicadas o muy afectadas por el factor de ancestría. Sin embargo, el perfil del promedio del grupo alterado III llama la atención, porque es distinto a los otros dos grupos moderno, presentando una curvatura muy cóncava.

Por su parte en la evaluación de la forma del maxilar, éste se comporta levemente distinto al análisis anterior (Figura 12). Entre las cargas intensa e intermedia, la segunda sufre un estrechamiento en el área anterior, que la diferencia de la primera. Las cargas leve y alterada II

también se diferencian más que en el análisis craneal, aumentando notablemente la altura del maxilar en la carga alterada II, además de una mayor profundidad y alargamiento anteroposterior del paladar, que en su área anterior también se ve más estrecho/con una terminación triangular. Por su parte, la carga alterada III sufre una deformación y estrechamiento vertical, con un maxilar bajo y paladar poco profundo. Destaca la forma rectangular que toma el área anterior del paladar en este modelo - que también se ve en el modelo craneal de esta carga-, que podría ser definido como un paladar hiperbólico o rectangular. Tanto (Gill, 1990) como (Rhine, 1993) plantean que el paladar es un buen estimador de ancestría, y que la forma hiperbólica o rectangular correspondería a un individuo africano o negroide. La muestra de carga alterada III es un híbrido entre amerindio y caucásico, y basados en que la ancestría sería el factor definidor para la forma del paladar, cabría entonces esperar un paladar intermedio entre parabólico y elíptico (Maier, 2013). Sin embargo, Clark, Guatelli-Stainberg, Hubbe y Stout (2016) en su estudio de con una población descendiente de amerindios y otra de africanos, concluyeron que no existiría una diferencia significativa entre ambos grupos, que la variabilidad dentro de los mismos sería mayor y que la forma del paladar no es discreto (elíptico o hiperbólico), sino que es un continuo. Sin embargo, es importante agregar que no se utilizaron landmarks en el área de los caninos (Figura 7), por lo tanto, esta forma rectangular que se ve podría ser efecto del proceso de generación de la forma hipotética de este grupo, no necesariamente una característica anatómica de la carga alterada III.

¿Qué está pasando con las muestras entonces? ¿es el paladar afectado por la ancestría o la carga masticatoria? ¿por qué el grupo alterado III se ve tan distinto? El paladar es al mismo tiempo piso de la cavidad nasal y mediador de la masticación enfrentándose a las fuerzas que ésta conlleva, por lo tanto, puede ser dependiente de un factor o del otro. Las características de la cavidad nasal -apertura, espina nasal, sutura, etc.- se han correlacionado positivamente con la ancestría (Klales & Kenyhercz, 2015), siendo estas más confiables que otros rasgos no métricos para estimar ancestría (Hefner, 2009). Sin embargo, también hay evidencia que la varianza de las estructuras aéreas se relacionarían con adaptaciones al clima y altitud (Evteev, Movsesian, & Grosheva, 2017; Menendez, 2017). Ambos factores -ancestría y adaptación- no son necesariamente excluyentes para explicar la variación de la cavidad nasal, que al estar conectada con el paladar, en el desarrollo existiría una interdependencia entre ambas estructuras (Esteve-Altava et al., 2013). Por otra parte, no hay que olvidar el aspecto mecánico al que se ve enfrentado el paladar. En el caso del grupo de carga alterada III, estos individuos poseen un prognatismo mandibular pero además una marcada retrognasia maxilar, lo que conlleva a que no se realice oclusión con los dientes anteriores o incisión. Esta particular mecánica masticatoria podría ser también la causante de la forma promedio de este grupo, que si bien no difiere estadísticamente de los otros grupos modernos, si muestra una morfología particular, con un paladar hiperbólico (Figura 12) y un perfil cóncavo, muy diferente a las cargas leve y alterados II, que también son mestizos (Figura 10). Por lo tanto, en este caso la carga masticatoria podría influir más que el factor de ancestría tanto en la forma de la arcada como en la forma craneal en general.

Una característica que cabe rescatar también es la profundidad del paladar. Ésta varía entre los grupos de carga -muy profundo en los alterados II y poco profundo en alterados III, por ejemplo- y si se observa el maxilar sólo (Figura 13) o en conjunto con el resto de las estructuras craneales (Figura 11). En el análisis craneal, la carga alterada III, intensa e intermedia, presentan un paladar poco profundo, siendo más profundo en las cargas leve y alterada II. En el análisis del maxilar aislado, nuevamente la carga alterada III, intermedia e intensa presentan poca profundidad en el paladar, la carga leve presenta una profundidad intermedia y es muy profundo en la carga alterada II. Maier (2013) plantea que la profundidad del paladar sería un posible estimador de ancestría, existiendo diferencias significativas entre grupos caucásicos, negroides e hispanos (o mestizos). Sin embargo, en esta investigación grupos con la misma ancestría mestiza presentan tres niveles de profundidad para el paladar, con lo que se puede concluir que la profundidad del paladar es un rasgo que se podría ver más afectado por la masticación que la ancestría.

En base a lo planteado aquí y nuestros resultados, se puede rechazar la hipótesis nula de manera parcial. La carga masticatoria afectaría la forma craneal en cierto grado, pero no sería el único factor ni el más importante, siendo menor de lo esperado inicialmente. Al estudiar la maxila de manera aislada se puede notar una mayor interferencia de la carga masticatoria en la forma, que cuando se analiza la forma craneal en general. Esto indicaría que hay otros factores que estarían contribuyendo en la forma de la cara, como por ejemplo la ancestría. Sin embargo, cabe mencionar que las características morfológicas normalmente utilizadas como estimadores de ancestría pueden también encontrarse en individuos de otro origen, aunque probablemente en menor frecuencia. Por ejemplo, la presencia de cigomáticos prominentes es más común en grupos amerindios, pero también puede observarse en individuos caucasoide. Si bien hay ciertos rasgos que discretos, la forma craneal en general es un continuo, lo que se puede observar en los PCA (Figura 10 y 12), donde individuos de ancestría amerindia y mestizos se distribuyen a lo largo de los ejes, superponiéndose entre sí.

Dentro de las limitaciones de este estudio se cuenta con el desequilibrio muestral, donde por motivos de disponibilidad y preservación (entre ellos, el estado funcional de los molares), no se pudieron ocupar números equitativos de individuos entre las muestras. La ancestría de la misma también restringe, debido a que solo se empleó un fenotipo amerindio/mongoloide y mestizo. Para trabajos futuros sería interesante ver si la forma craneal en las distintas cargas se comporta de manera similar con grupos africanos o europeos. A pesar de esto, esta investigación entrega conocimiento interesante en cuanto a cómo se comporta la forma craneal al enfrentarse a las maloclusiones dentales, que es una novedad dentro de la investigación morfológica llevada a cabo hasta el momento. Esto no es solo un avance para la antropología, sino que también para clínica odontológica. Chile históricamente se ha mantenido aislado y con un bajo componente genético africano, sin embargo, en los últimos años la inmigración de individuos de Colombia, Haití y Venezuela -países con un importante componente genético africano- ha aumentado (DEM, 2017). Por lo mismo, ampliar la muestra con individuos de ancestría africana y ver si su morfología se comporta de manera distinta que la de los mestizos frente a maloclusiones, es un objetivo futuro importante.

Conclusión

1. La intensidad masticatoria si bien tendría un efecto en la forma craneal, este se expresaría más en la maxila y en menor medida a lo esperado inicialmente.
2. Existe una variación morfológica entre los distintos grupos de este estudio, sin embargo, todas las muestras se distribuyen en el rango normal de varianza, existiendo un continuo sobre lape entre los grupos que difieren en origen y carga.
3. El origen no afectaría de forma significativa la forma, presentándose diferencias significativas entre los grupos que varían en carga masticatoria. A excepción de los individuos con clase esqueletal III, que en el análisis maxilar presentan diferencias significativas con grupos modernos, lo que indicaría en que en este nivel de análisis las diferencias serían mayores entre estos grupos que dentro de estos.
4. Las formas craneales del promedio de cada grupo presentan una gran similitud entre las cargas intensas e intermedias, y las cargas leves y alteradas. Esto podría estar indicando un patrón de ancestría, debido a que las primeras son grupos amerindios y las segundas son grupos mestizos. Este patrón, sin embargo, se reflejaría principalmente en la zona superior y media del rostro, tanto la inferior, donde la forma y profundidad del paladar no se condicen con patrones presentes en la literatura.

Referencias

- Abarca, V. (2011). *Efectos de la nutrición sobre el Dimorfismo Sexual expresado en la Estatura (SSD) de una muestra de población Chilena Subactual*. (Bsc), Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Agrawall, K. R., Lucas, P., Bruce, I., & Prinz, J. (1998). Food Properties that Influence Neuromuscular Activity During Human Mastication. *Journal of Dental Restauration*, 77(11), 1931-1938.
- Alvarez, A., Perez, I., & Verzi, D. (2013). Ecological and phylogenetic dimensions of cranial shape diversification in South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricomorpha). *Biological Journal of the Linnean Society*, 110, 898-913.
- Anderson, P., Renaud, S., & Rayfield, E. (2014). Adaptive plasticity in the mouse mandible. *BMC Evolutionary Biology*, 14(85).
- Aspillaga, E., Castro, M., Rodriguez, M., & Ocampo, C. (2006). Paleopatología y Estilo De Vida: El Ejemplo De Los Chonos. *Magallania (Punta Arenas)*, 34(1).
- Barbeito-Andres, J., Pucciarelli, H. M., & Sardi, M. L. (2011). An ontogenetic approach to facial variation in three Native American populations. *Homo*, 62(1), 56-67.
- Bastir, M. (2008). A systems-model for the morphological analysis of integration and modularity in human craniofacial *Journal of Anthropol Science*, 34(1), 77-85.
- Bastir, M., & Rosas, A. (2006). Correlated variation between the lateral basicranium and the face: a geometric morphometric study in different human groups. *Arch Oral Biol*, 51(9), 814-824.
- Brandini, S., Bergamaschi, P., Cerna, M. F., Gandini, F., Bastaroli, F., Bertolini, E., Cereda, C., Ferretti, L., Gomez-Carballa, A., Battaglia, V., Salas, A., Semino, O., Achilli, A., Olivieri, A., & Torroni, A. (2018). The Paleo-Indian Entry into South America According to Mitogenomes. *Mol Biol Evol*, 35(2), 299-311.
- Buikstra, J., & Ubelaker, D. (1994). *Standards for data collection from human skeletal remains: Proceedings of a seminar at the Field Museum of Natural History (Arkansas Archaeology Research Series 44)*. Fayetteville Arkansas Archeological Survey
- Castro, E., & de Hombre, R. (2007). *Parámetros mecánicos y texturas de los alimentos*. Universidad de Chile, Cuba
- Chatters, J. C., Kennett, D., Asmerom, Y., Kemp, B., Plolyak, V., Nava Blank, A., Beddows, P., Reinhardt, E., Arroyo-Cabrales, J., Bolnick, D., Malhi, R., Culleton, B., Erreguerena, P., Rissolo, D., Morell-Hart, S., & Stafford Jr., T. (2014). Late Pleistocene Human Skeleton and mtDNA Link Paleoamericans and Modern Native Americans. *Science*, 344(6185), 750-754.
- Cheverud, J. M. (1982). Phenotypic, Genetic, and Enviromental Morphological Integration in the Cranium. *Evolution*, 36(3), 499-516.
- Clark, M. A., Guatelli-Steinberg, D., Hubbe, M., & Stout, S. (2016). Quantification of Maxillary Dental Arcade Curvature and the Estimation of Biological Ancestry in Forensic Anthropology. *Journal Forensic Science*, 61(1), 141-146.
- Cobourne, M., & DiBiase, A. (2010). *Handbook of Orthodontics*. Mosby.
- Corruccini, R. (1984). An epidemiologic transition dental occlusion. *American Journal of Orthodontics*, 86(5), 419-426.
- Covas, M., Di Liscia, M., & Zink, M. (2007). *A dos siglos de un viaje. Luis de la Cruz en la historia de La Pampa*. Santa Rosa: Instituto de Estudios Socio-Histórico.
- de Saint Pierre, M. (2017). Antiquity of mtDNA lineage D1g from the southern cone of South America supports pre-Clovis migration. *Quaternary International*, 444, 19-25.
- Diaz, J., Pellitero, B., Rodríguez, E., Ayala, Y., Segura, N., & Carmona, E. (2012). Maloclusiones, signos y síntomas de trastornos temporomandibulares en adolescentes de la Parroquia Jusepín. Monagas. Venezuela. *Correo Científico Médico*, 16(4).

- Enlow, D. H. (1966). A morphogenetic analysis of facial growth. *American Journal of Orthodontics*, 52(4), 283-299.
- Enlow, D. H., Moyers, R., & Mellow, W. (1982). *Handbook of facial growth*: WB Saunders Company.
- Esteve-Altava, B. (2017). In search of morphological modules: a systematic review. *Biological Reviews*, 92(3), 1332-1347.
- Esteve-Altava, B., Diogo, R., Smith, C., Boughner, J. C., & Rasskin-Gutman, D. (2015). Anatomical networks reveal the musculoskeletal modularity of the human head. *Scientific Report*, 5(8298).
- Esteve-Altava, B., Marugan-Lobon, J., Botella, H., Bastir, M., & Rasskin-Gutman, D. (2013). Grist for Riedl's mill: a network model perspective on the integration and modularity of the human skull. *Journal of Experimental Zoology*, 320(8), 489-500.
- Evteev, A. A., Movsesian, A. A., & Grosheva, A. N. (2017). The association between mid-facial morphology and climate in northeast Europe differs from that in north Asia: Implications for understanding the morphology of Late Pleistocene Homo sapiens. *Journal of Human Evolution*, 107, 36-48.
- Fuentes, M., Pulgar, I., Gallo, C., Bortolini, M. C., Canizales-Quinteros, S., Bedoya, G., Gonzalez-Jose, R., Ruiz-Linares, A., & Rothhammer, F. (2014). Gene geography of Chile: regional distribution of American, European and African genetic contributions. *Revista Medica de Chile*, 142(3), 281-289.
- Galland, M., van Gerven, D. P., von Cramon-Taubadel, N., & Pinhasi, R. (2016). 11,000 years of craniofacial and mandibular variation in Lower Nubia. *Science Report*, 6, 31040.
- Gartner, L. P., & Hiatt, J. L. (2002). *Atlas de histologia*: McGraw-Hill.
- Gill, G. W. (1990). Craniofacial Criteria in the Skeletal Attribution of Race. In G. W. Gill & S. Rhine (Eds.), *Skeletal Attribution of Race: Methods for Forensic Anthropology*: Maxwell Museum of Anthropology.
- Gonzalez-Jose, R., Ramirez-Rozzi, F., Sardi, M., Martinez-Abadias, N., Hernandez, M., & Pucciarelli, H. M. (2005). Functional-cranial approach to the influence of economic strategy on skull morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, 128(4), 757-771.
- Gonzalez, P. N., Bernal, V., & Perez, S. I. (2011). Analysis of sexual dimorphism of craniofacial traits using geometric morphometric techniques. *International Journal of Osteoarchaeology*, 21(1), 82-91.
- Gonzalez, P. N., Perez, S. I., & Bernal, V. (2011). Ontogenetic allometry and cranial shape diversification among human populations from South America. *Anatomy Record*, 294(11), 1864-1874.
- Gordón, F., Tessone, A., Béguelin, M., Arrigoni, G., & Guichón, R. (2015). Paleodietas humanas en la costa patagónica durante el Holoceno tardío. Nuevos datos de isótopos estables y fechados radiocarbónicos para la costa centro-sur. *Intersecciones en Antropología*, 16, 327-338.
- Gunz, P., Bookstein, F. L., Mitteroeckera, P., Stadlmayra, A., Seidlera, H., & Webera, G. W. (2009). Early modern human diversity suggests subdivided population structure and a complex out-of-Africa scenario. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Rya, P. D. (2011). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1).
- Hefner, J. T. (2009). Cranial nonmetric variation and estimating ancestry. *Journal Forensic Science*, 54(5), 985-995.
- Kaifu, Y., Kasai, K., Townsend, G., & Richards, L. (2003). Tooth wear and the "design" of the human dentition: A perspective from evolutionary medicine. *American Journal of Physical Anthropology*, 122(47-61).

- Katz, D. C., Grote, M. N., & Weaver, T. D. (2017). Changes in human skull morphology across the agricultural transition are consistent with softer diets in preindustrial farming groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(34), 9050-9055.
- Klaes, A. R., & Kenyhercz, M. W. (2015). Morphological assessment of ancestry using cranial macromorphoscopics. *Journal Forensic Science*, 60(1), 13-20.
- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecological Resources*, 11(2), 353-357.
- Kuzminsky, S., Coonerty, N., & Fehren-Schmitz, L. (2017). A reassessment of human cranial indices through the Holocene and their implications for the peopling of South America. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 11, 709-716.
- Kuzminsky, S., Reyes Baez, O., Arriaza, B., Mendez, C., Standen, V. G., San Roman, M., Munoz, I., Duran Herrera, A., & Hubbe, M. (2017). Investigating cranial morphological variation of early human skeletal remains from Chile: A 3D geometric morphometric approach. *American Journal Physical Anthropology*, 1(15).
- Lacruz, R. S., Bromage, T. G., O'Higgins, P., Arsuaga, J. L., Stringer, C., Godinho, R. M., Warshaw, J., Martinez, I., Gracia-Tellez, A., de Castro, J. M., & Carbonell, E. (2015). Ontogeny of the maxilla in Neanderthals and their ancestors. *Nature Communications*, 6, 8996.
- Larsen, C. S. (2006). The agricultural revolution as environmental catastrophe: Implications for health and lifestyle in the Holocene. *Quaternary International*, 150(1), 12-20.
- Latham, K. (2013). Human Health and the Neolithic Revolution: an Overview of Impacts of the Agricultural Transition on Oral Health, Epidemiology, and the Human Body. *Nebraska Anthropologist*, 28, 95-102.
- Lell, J., Sukernik, R., Starikovskaya, Y., Su, B., Jin, L., Schurr, T., Underhill, P., & Wallace, D. (2002). The dual origin and Siberian affinities of Native American Y chromosomes. *American Journal of Human Genetics*, 70(192-206).
- Lemp, C., Rodriguez, M., Retamal, R., & Aspillaga, E. (2008). Arqueología del depósito: manejo integral de las colecciones bioantropológicas en el Departamento de Antropología de la Universidad de Chile. *Conserva*, 12.
- Lieberman, D., Krovitz, G., Yates, F., Devlin, M., & Claire, M. (2004). Effects of food processing on masticatory strain and craniofacial growth in a retrognathic face. *Journal of Human Evolution*, 46(6), 655-677.
- Lieberman, D. (2011). *The Evolution of the Human Head*. The Belknap Press Of Harvard University Press.
- Maier, C. (2013). *Palate shape and depth : a shape matching and machine learning method for assessment of ancestry from skeletal remains*. (Master of Arts), Louisiana State University,
- Makedonska, J., Wright, B. W., & Strait, D. S. (2012). The effect of dietary adaption on cranial morphological integration in capuchins (order Primates, genus Cebus). *PLoS One*, 7(10).
- Marangoni, A., Belli, M. L., Caramelli, D., Jacopo, M.-C., Zavattaro, M., & Manzi, G. (2011). Tierra del Fuego, its ancient inhabitants, and the collections of skeletal remains in the Museums of Anthropology of Florence and Rome. *Museologia scientifica*.
- Martinez-Maza, Freidline, S. E., Strauss, A., & Nieto-Diaz, M. (2015). Bone Growth Dynamics of the Facial Skeleton and Mandible in Gorilla gorilla and Pan troglodytes. *Evolutionary Biology*, 43(1), 60-80.
- Martinez-Maza, Rosas, A., & Nieto-Diaz, M. (2013). Postnatal changes in the growth dynamics of the human face revealed from bone modelling patterns. *Journal of Anatomy*, 223(3), 228-241.
- Menendez, L. (2017). Moderate climate signature in cranial anatomy of late holocene human populations from Southern South America. *American Journal of Physical Anthropology*.

- Menéndez, L., Gonzalez, M. E., Bonomo, M., Politis, G. G., Messineo, P., & Perez, S. I. (2017). Craniofacial Variation of Early Americans from Argentinean Pampas: Implications for the Peopling of the New World. In C. Paschetta, R. González-Jóse, & J. L. Lanata (Eds.), *De cómo cruzar fronteras en la Ciencia* (1ra ed.).
- Mitteroecker, P., & Bookstein, F. (2008). The evolutionary role of modularity and integration in the hominoid cranium. *Evolution*, *62*(4), 943-958.
- Monteiro, C., Bertazzy, R., Moreira, R., Rugani, I., & Cannon, G. (2010). A new classification of foods based on the extent and purpose of their processing. *Cad. Saúde Pública*, *26*, 2039-2049.
- Monteiro, L., Lessa, L., & Abe, A. (1999). Ontogenetic variation in skull shape of *Thrichomys apereoides* (rodentia: echimyidae). *Journal of Mammalogy*, *80*(1), 102-111.
- Moore, W. J. (1981). *The Mammalian Skull*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Morales, N., & Toro-Ibacache, V. (2018). La Transición a la Agricultura y la Industrialización Cambiaron la Cara del Ser Humano. ¿Puede el Vegetarianismo ser un Nuevo Factor de Cambio?. Revisión de la Literatura. *International Journal of Morphology*, *36*(1), 35-40.
- Moreno-Mayar, J. V., Potter, B. A., Vinner, L., Steinrucken, M., Rasmussen, S., Terhorst, J., Kamm, J. A., Albrechtsen, A., Malaspina, A. S., Sikora, M., Reuther, J. D., Irish, J. D., Malhi, R. S., Orlando, L., Song, Y. S., Nielsen, R., Meltzer, D. J., & Willerslev, E. (2018). Terminal Pleistocene Alaskan genome reveals first founding population of Native Americans. *Nature*, *553*(7687), 203-207.
- Neves, W. A., & Hubbe, M. (2005). Cranial morphology of early Americans from Lagoa Santa, Brazil: Implications for the settlement of the New World. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(51), 18309-18314.
- Ocampo, C., & Aspillaga, E. (1984). Breve notas sobre una prospección arqueológica en los archipiélagos de las Guaitecas y los Chonos. *Revista Chilena de Antropología*, *4*, 155-156.
- Paschetta, C., De Azevedo, S., Gonzalez, M., Quinto-Sanchez, M., Cintas, C., Varela, H., Gomez-Valdes, J., Sanchez-Mejorada, G., & Gonzalez-Jose, R. (2016). Shifts in subsistence type and its impact on the human skull's morphological integration. *American Journal of Human Biology*, *28*(1), 118-128.
- Perez, S., Bernal, V., & Gonzalez, P. (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.
- Perez, S. I., Bernal, V., & Gonzalez, P. (2007). Morphological differentiation of aboriginal human populations from Tierra del Fuego (Patagonia): implications for South American peopling. *American Journal of Physical Anthropology*, *133*(4), 1067-1079.
- Petruzzelli, B., Roberts, A., Pate, F. D., Santoro, C. M., Maddern, T., Carter, C., & Westaway, M. C. (2012). Sable Carbon and Nitrogen Isotopic Analysis of Skeletal Remains from Azapa 71 and Pica-8, Northern Chile: An Assessment of Human Diet and Landscape Use in the Late Holocene. *Journal of the Anthropological Society of South Australia*, *35*.
- 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*(2).
- Planella, M. T., Falabella, F., Belmar, C., & Quiroz, L. (2015). Huertos, chacras y sementeras. Plantas cultivadas y su participación en los desarrollos culturales de Chile central. *Revista Española de Antropología Americana*, *44*(2).
- Profico, A., Piras, P., Buzi, C., Di Vincenzo, F., Lattarini, F., Melchionna, M., Veneziano, A., Raia, P., & Manzi, G. (2017). The evolution of cranial base and face in Cercopithecoidea and Hominoidea: Modularity and morphological integration. *American Journal of Primatology*, *79*(12).

- Retamal, R., Pacheco, A., & Uribe, M. (2006). *Perfil osteobiográfico del Cementerio Pica 8: Paleopatología y modos de vida (Períodos Intermedio Tardío, región de Tarapacá, Chile)*.
- Retamal, R., Pacheco, A., & Uribe, M. (2012). Dimorfismo sexual, distribución etaria y longevidad del cementerio Pica 8 (período Intermedio Tardío, 950-1450 DC, Norte Grande de Chile). *Estudios Atacameños*, 44, 89-106.
- Rhine, S. (1993). Skeletal Criteria for Racial Attribution. *Napa Bulletin*, 13(1).
- Rot-Nikcevic, I., Reddy, T., Downing, K. J., Belliveau, A. C., Hallgrimsson, B., Hall, B. K., & Kablar, B. (2006). Myf5^{-/-} :MyoD^{-/-} amyogenic fetuses reveal the importance of early contraction and static loading by striated muscle in mouse skeletogenesis. *Development genes and evolution*, 216(1), 1-9.
- Santana-Sagredo, Schulting, R., Lee-Thorp, J., Agüero, C., Uribe, M., & Lemp, C. (2017). Paired Radiocarbon Dating on Human Samples and Camelid Fibers and Textiles from Northern Chile: The Case of Pica 8 (Tarapacá). *Radiocarbon*, 59(04), 1195-1213.
- Santana-Sagredo, F., Lee-Thorp, J. A., Schulting, R., & Uribe, M. (2015). Isotopic evidence for divergent diets and mobility patterns in the Atacama Desert, northern Chile, during the Late Intermediate Period (AD 900-1450). *American Journal of Physical Anthropology*, 156(3), 374-387.
- Sassouni, V. (1969). A classification of skeletal facial types. *Am J Orthodontics*, 55.
- Scheuer, L., & Black, S. (2000). *Developmental Juvenile Osteology*. San Diego: Academic Press.
- Skoglund, P., Mallick, S., Bortolini, M. C., Chennagiri, N., Hunemeier, T., Petzl-Erler, M. L., Salzano, F. M., Patterson, N., & Reich, D. (2015). Genetic evidence for two founding populations of the Americas. *Nature*, 525(7567), 104-108.
- Spasov, A., Toro-Ibacache, V., Krautwald, M., Brinkmeier, H., & Kupczik, K. (2017). Congenital muscle dystrophy and diet consistency affect mouse skull shape differently. *Journal of Anatomy*, 231(5), 736-748.
- Teaford, M., & Ungar, P. (2000). Diet and the evolution of the earliest human ancestors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(25).
- Team, R. C. (2017). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Toro-Ibacache, V. (2013). *A finite element study of the human cranium; The impact of morphological variation on biting performance*. (PhD), University of York, York.
- Uribe, M., Sanhueza, L., & Bahamondes, F. (2007). La Cerámica Prehispánica Tardía De Tarapacá, Sus Valles Interiores y Costa Desértica, Norte de Chile (Ca. 900-1.450 D.C.): Una Propuesta Tipológica Y Cronológica. *Chungara*, 39(2).
- van der Bilt, A. (2002). Human oral function: a review. *Brazilian Journal of Oral Sciences*, 1(1).
- van der Bilt, A., Engelen, L., Pereira, L. J., van der Glas, H. W., & Abbink, J. H. (2006). Oral physiology and mastication. *Physiology & Behavior*, 89(1), 22-27.
- Viðarsdóttir, U., O'Higgins, P., & Stringer, C. (2002). A geometric morphometric study of regional differences in the ontogeny of the modern human facial skeleton. *Journal of Anatomy*, 201(3), 211-229.
- von Cramon-Taubadel, N. (2014). Evolutionary insights into global patterns of human cranial diversity: population history, climatic and dietary effects. *Journal Anthropology Science*, 92, 43-77.
- von Cramon-Taubadel, N., Strauss, A., & Hubbe, M. (2017). Evolutionary population history of early Paleoamerican cranial morphology. *Sciences Advances*, 3(2), e1602289.
- von Cramon-Taubadel, N. (2011). The relative efficacy of functional and developmental cranial modules for reconstructing global human population history. *American Journal of Physical Anthropology*, 146(1), 83-93.

Anexos:

Anexo 1: Acta de aprobación del Comité de Ética de Investigación en Seres Humanos de la Facultad de Medicina de la Universidad de Chile (2 páginas).



UNIVERSIDAD DE CHILE - FACULTAD DE MEDICINA
COMITÉ DE ÉTICA DE INVESTIGACIÓN EN SERES HUMANOS



04 ENE. 2016

ACTA DE APROBACIÓN DE PROYECTO

FECHA: 04 de enero de 2016.

PROYECTO: "THE ROLE OF MASTICATORY LOAD INTENSITY AND DENTAL OCCLUSAL RELATIONSHIPS IN SHAPING THE MODERN HUMAN SKULL" (EL ROL DE LA INTENSIDAD DE LA CARGA MASTICATORIA Y LAS RELACIONES OCLUSALES DENTALES EN LA FORMA CRANEOFACIAL HUMANA MODERNA) (Fondecyt Iniciación a la Investigación)

Investigadora Responsable: **Dra. Viviana Toro-Ibacache**, quien desempeña sus labores en la Facultad de Odontología de la Universidad de Chile.

Con fecha 22 de Diciembre de 2015, el proyecto ha sido analizado a la luz de los postulados de la Declaración de Helsinki, de la Guía Internacional de Ética para la Investigación Biomédica que involucra sujetos humanos CIOMS 1992, y de las Guías de Buena Práctica Clínica de ICH 1996.

Sobre la base de la información proporcionada en el texto del proyecto el Comité de Ética de Investigación en Seres Humanos de la Facultad de Medicina de la Universidad de Chile, estima que el estudio propuesto está bien justificado y que no significa para los sujetos involucrados riesgos físicos, psíquicos o sociales mayores o mínimos.

Cuenta con autorización de las siguientes autoridades para la adquisición de imágenes y uso de base de datos anonimizadas.

Director prof. Dr. Jean-Jacques HUBLIN, Director, Department of Human Evolution, Max-Planck-Institut für evolutionäre Anthropologie. (Institución Secundaria).

Prof. Dr. Lui Qevedo, ICOR, Instituto de Cirugía – Ortodoncia. Rehabilitación Oral y Maxilo Facial (base de datos de imágenes de tomografías computarizadas preoperatorias de pacientes ICOR)

Sebastián Krapivka F., Encargado de Colecciones Bioantropológicas, Departamento de Antropología, Facultad de Ciencias Sociales. Universidad de Chile (base de datos de resacas del Cementerio General de Santiago)

En virtud de las consideraciones anteriores el Comité otorga la aprobación ética para la realización del estudio propuesto, dentro de las especificaciones del protocolo.

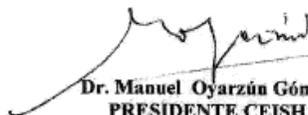


04 ENE. 2016

INTEGRANTES DEL COMITÉ DE ÉTICA DE LA INVESTIGACIÓN
EN SERES HUMANOS

NOMBRE	CARGO	RELACION CON LA INSTITUCION
Dr. Manuel Oyarzún	Presidente	Sí
Prof. Gina Raineri	Secretaria Ejecutiva	Sí
Dr. Hugo Amigo	Miembro	Sí
Dra. Lucía Cifuentes	Miembro	Sí
Dra. María Eugenia Pinto	Miembro	Sí
Dra. María Angela Delucchi	Miembro	Sí
Dra. Grisel Orellana	Miembro	Sí
Prof. Ma. Julieta González	Miembro	Sí
Sra. Claudia Marshall	Miembro	No
Dr. Miguel O' Ryan	Miembro Suplente	Sí

Santiago, 04 de enero de 2016.


Dr. Manuel Oyarzún Gómez
PRESIDENTE CEISH



MOG/lom.
Proyecto N° 203-2015
mtoroibacache@odontología.uchile.cl