



Universidad de Chile
Facultad de Ciencias Sociales
Departamento de Antropología

Expresión de rasgos de ancestría en el fenotipo dentario de una población mestiza de Chile: un enfoque morfométrico geométrico.

Memoria para optar al título de Antropóloga, mención en Antropología Física

María Gracia Salamanca

Profesor Guía:

Germán Manríquez Ph.D.

Prof. Asociado, Facultad de Odontología, Facultad de Ciencias Sociales

Santiago de Chile, marzo de 2019

Agradecimientos

A mi familia, por su paciencia e incondicional apoyo durante la realización de esta memoria

A Paulina y Tracio por su generosa ayuda, guía y disposición, sin la cual no habría terminado este proceso

A mis amigas y amigos que ofrecieron su consejo y apañe en momentos de confusión, y me ayudaron a continuar intentándolo a pesar de las vicisitudes

A mi profesor guía, que me facilitó la entrada a un mundo que no esperaba conocer, y me tendió la mano en un momento de gran dificultad

A mis compañeras y compañeros con los que aprendí y quiero seguir aprendiendo, pues ha sido un viaje que valió la pena

Índice

Resumen.....	página 4
1. Antecedentes.....	página 5
2. Problema de Investigación.....	página 21
3. Materiales.....	página 23
4. Métodos.....	página 29
5. Resultados.....	página 39
6. Discusión.....	página 65
7. Conclusiones.....	página 71
8. Bibliografía.....	página 73

Resumen

Los rasgos morfológicos dentales se usan como proxy para obtener información sobre la ancestría del individuo. En las poblaciones nativas americanas se describe una hiperexpresión de algunos rasgos asiáticos, lo cual las sitúa en el extremo opuesto de las poblaciones europeas para aquellos rasgos. La morfología dental suele ser estudiada con métodos de naturaleza cualitativa, sin embargo, posee un carácter cuantitativo que se ajusta mejor a un modelo de herencia cuantitativa. El uso de variables categóricas reduce la variabilidad observable, especialmente en poblaciones mestizas

Con el objetivo de conocer la posición de la población mestiza respecto de sus poblaciones ancestrales en una distribución, se estudió la magnitud de la expresión de los componentes de forma y tamaño de la morfología dentaria de 4 rasgos en una muestra de población mestiza chilena actual y 3 sujetos de población arqueológica. El análisis se realizó mediante morfometría geométrica y bajo el supuesto de herencia cuantitativa de los rasgos morfológicos dentales.

Se encontró que los fenotipos estudiados se ajustan a lo esperado bajo el supuesto de normalidad y herencia cuantitativa. Los 3 sujetos prehispánicos se comportan como *outlier* dentro de la distribución para los rasgos diente en pala en incisivos superiores. Se discuten las causas del comportamiento como *outlier* de los sujetos prehispánicos y las causas de la distribución del fenotipo morfológico dental en población mestiza.

Palabras clave: Antropología dental, rasgos morfológicos dentales, morfometría geométrica, herencia cuantitativa.

1. Antecedentes

1.1 Antropología dental

La Antropología Dental es una subdisciplina de la Antropología Física, que se especializa en el estudio de la variación dental biológica y/o cultural, dentro y entre poblaciones homínidas del presente y el pasado. Posee una interdisciplinariedad que combina todos los ámbitos externos a la clínica odontológica, relacionados con el origen, la variación, la formación y modificación dentarias (Turner y Scott, 1997). Dichos ámbitos abarcan la antropología, la paleontología, la arqueología, la zoología, y otras áreas de las ciencias naturales y la medicina, como la genética. (Alt, Brace, y Turp, 1998).

Figura 1. Dentición superior permanente en Chimpancé, *A. Afarensis* y humano.



Fuente: Insitute of Human Originis /William Kimbel (obtenido de <http://www.turkanabasin.org/2017/03/our-murky-origins/>)

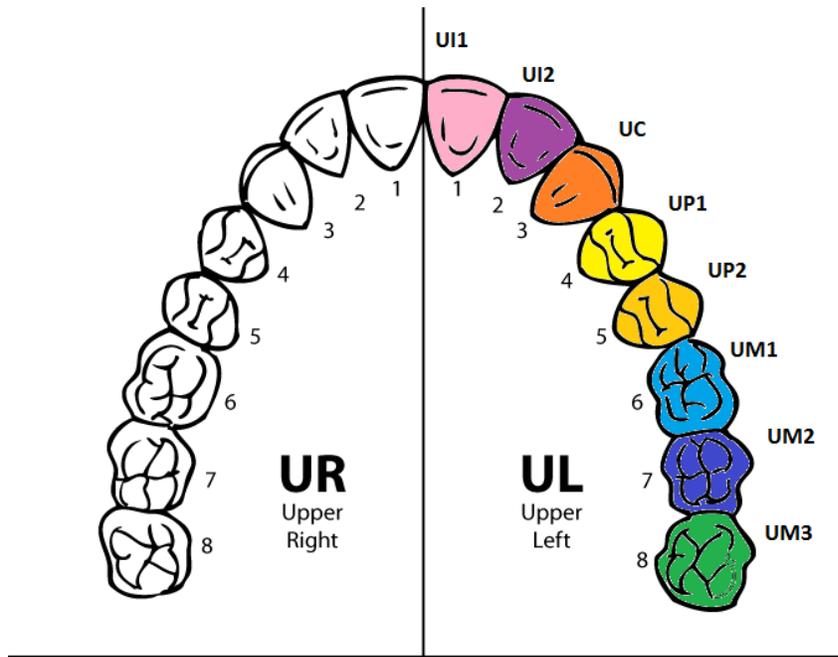
Los dientes han resultado una excelente fuente de información para todas las anteriores disciplinas a causa de varias características intrínsecas de éstos. En primer lugar, resalta la durabilidad y capacidad de preservación de su material. Es uno de los tejidos más resistentes producidos por el cuerpo humano, lo cual permite una buena preservación en el tiempo, convirtiéndose en uno de los principales (y a veces el único) componentes del registro fósil y arqueológico de humanos, otros primates y vertebrados en general (Irish y Scott, 2016.). Por otro lado, son fáciles de observar tanto en personas vivas, como en esqueletos y fósiles. Además, poseen una gran variabilidad en los rasgos de las coronas y raíces entre y dentro de diferentes poblaciones. Por último, poseen una muy alta heredabilidad de sus rasgos morfológicos (Scott, 2018), lo cual permite establecer relaciones filogenéticas y genealógicas con gran precisión.

Por esto, los dientes tienen un rol muy importante en las investigaciones de anatomía comparada y en la reconstrucción de filogenias representativas de la evolución de los vertebrados en general y de los mamíferos en particular. Además, los dientes proveen información valiosa sobre parámetros

ambientales y alimentación, y a su vez pueden entregar evidencia sobre problemas bioestratigráficos (Alt et al, 1998).

La dentición permanente, en humanos consta de 32 piezas dentales, las cuales se dividen en cuatro cuadrantes con un incisivo central, un incisivo lateral, un canino, dos premolares y tres molares cada uno.

Figura 2: Arcada dental superior con notación en antropología dental



UI1: Incisivo superior central. UI2: Incisivo superior lateral. UC: Canino superior. UP1: Primer premolar superior. UP2: Segundo premolar superior. UM1: Primer molar superior. UM2: Segundo molar superior. UM3: Tercer molar superior. Modificado de https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Human_dental_arches.svg

Dado que no hay necesariamente continuidad de expresión de los rasgos entre un diente decíduo y uno permanente en un mismo individuo, la mayoría de las investigaciones en Antropología Dental enfocan su atención en el patrón de variación de la dentición permanente (Scott y Irish, 2013).

1.2 Orígenes y desarrollo de la Antropología Dental

Si bien el estudio de las piezas dentales se remonta a la Antigüedad, el desarrollo de la antropología Dental se establece a principios del siglo XX (Alt, et. Al., 1998) junto con el establecimiento de la Antropología Física como disciplina, donde resaltan las primeras sistematizaciones hechas por Hrdlicka (1911), quien fue uno de los primeros en establecer una relación entre las variaciones en la forma de la corona dental y la ancestría de las poblaciones originarias de Norte América.

Posteriormente, otro hito clave dentro de la historia del desarrollo de la antropología dental es el trabajo de Turner junto con Christian Nichol y Richard Scott, quienes, recogiendo el trabajo de muchos autores anteriores (Dahlberg, 1963; Hanihara, 1966; Grine, 1986; Sciulli, 1998), publicaron en el año 1991 un sistema de clasificación para rasgos morfológicos coronales dentales, conocido

como ASUDAS (Sistema de Antropología Dental de la Universidad de Arizona, ASUDAS por sus siglas en inglés). Este método hasta la fecha es el más utilizado en investigación y en el área forense para categorizar los rasgos dentales y sus magnitudes de expresión en relación a la caracterización de ancestrías a través de dichos rasgos. Este método utiliza una escala ordinal discreta para clasificar una gran cantidad de rasgos morfológicos dentales coronales, mediante la cual se obtienen estimaciones de ancestría. Los rasgos más utilizados, aunque no necesariamente validados para la estimación de ancestría, son rotación o "alamiento" de incisivos centrales (winging), incisivos en pala y doble pala, rasgo de Carabelli, reducción del hipocono, entre otros (Scott y Turner, 1997; Irish y Nelson, 2008). El sistema ha resultado muy útil dado lo fácil que es reconocer los rasgos para un ojo experto, no requiere mayor infraestructura, por lo que es de bajo costo y rápido de realizar.

Durante las últimas décadas del siglo XX y hasta la actualidad, la antropología dental ha tenido un gran impacto en la investigación filogenética en paleoantropología, contribuyendo también en disciplinas afines como la primatología, la osteología y la genética de poblaciones. Sin embargo, la antropología dental no solo resulta útil en la exploración del pasado, sino que además tiene gran influencia en la investigación clínica básica. Por ejemplo, la identificación de tendencias evolutivas, como la reducción del tamaño de dientes y maxilares, o la relación entre el tamaño de los dientes y los maxilares, tienen importantes implicancias para la odontología clínica (Alt et al., 1998).

1.3 Breve historia del poblamiento americano y los rasgos dentales

Los humanos modernos se han dispersado progresivamente hacia diferentes regiones del mundo a lo largo de los últimos 80.000 años (Cavalli-Sforza y Feldman, 2003; Mellars, 2006). Durante este proceso el continente americano fue el último territorio en ser ocupado por los humanos modernos. El poblamiento humano de América se sitúa hacia finales del Pleistoceno, el cual tuvo un carácter fundacional, pues constituyó la primera fase de ocupación humana de este gran continente. La primera hipótesis sobre el poblamiento de América es llamada del origen único Clovis (Clovis Single Origin), la cual fue propuesta por Ales Hrdlička en 1937. Esta consistía en que poblaciones provenientes del noreste de Asia cruzaron hacia América a través de un corredor libre de hielo, el puente de Beringia, en el Ártico.

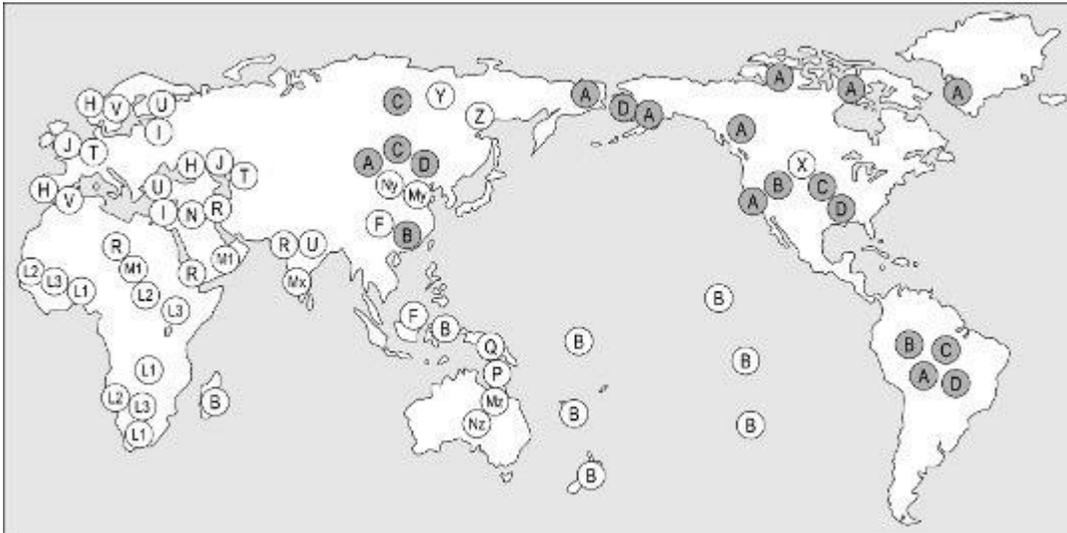
En la actualidad, gracias al uso de marcadores genéticos nucleares, haplogrupos del ADN mitocondriales y del cromosoma Y, como de craneometría y morfología dental existe un gran consenso en que las poblaciones del noreste asiático fueron aquellas que migraron a través del corredor de Beringia que unía Asia y Norte América durante el Pleistoceno tardío (Scott, 2018).

Sin embargo, el número de poblaciones fundadoras, las características de la dispersión a través del continente y las causas de los patrones de variación fenotípica resultantes han sido objeto de intenso debate desde comienzos del siglo XX dentro de la antropología americana. También, en las últimas décadas de investigación arqueológica en Latinoamérica han arrojado nuevas fechas, más tempranas, para el poblamiento, como es el caso de Monte Verde en el sur o el sitio Santa Julia en el norte de Chile, entre otros sitios (Manríquez et al, 2016; Rothhammer y Dillehay, 2009).

Los estudios bioantropológicos realizados recientemente se han centrado en el relevamiento de distintas características craneométricas y moleculares con el fin de estudiar únicamente la historia

evolutiva de las poblaciones en el continente (Moraga et al, 2001 y Goebel et al., 2008). La información de ADNmt de grupos actuales señala que las variantes presentes en las poblaciones americanas pueden ser clasificadas en cuatro haplogrupos principales denominados A, B, C y D (Goebel et al., 2008). Asimismo, se ha encontrado otro haplogrupo denominado X, aunque en menor frecuencia y con una distribución geográfica muy restringida en Norteamérica. Estos haplogrupos en conjunto, comprenden más del 95% de toda la variación en el ADNmt de los nativos americanos actuales. Su análisis también ha mostrado consistentemente que estos haplogrupos están relacionados con los presentes en las poblaciones asiáticas localizadas en la región central y del este de Asia (**Figura 3**; Schurr, 2004; Goebel et al., 2008).

Figura 3: Distribución de haplogrupos mitocondriales en el Mundo. En gris oscuro son indicadas las variantes americanas.



Fuente: Modificado a partir de Forster (2004). En Dillehay (2009)

Scott (2018), sugiere que una vez que la dispersión fue posible después de fuertes cambios ambientales durante el Pleistoceno tardío, la población fundadora se dividió en poblaciones constituyentes (es decir, Costa Noroeste, América del Norte, Mesoamérica, América del Sur) relativamente rápido. Esencialmente, se diferenciaron rápidamente en grupos dispersos en cada rincón geográfico de América, que consistían en diferentes presiones selectivas para cada población, tendiendo como resultado la adaptación a diferentes modos de vida costeros, de montaña o de selva, entre otros. Esto es consistente con la idea planteada por muchos investigadores (Hrdlicka, 1937; Haynes, 2002; Dillehay, 1997; Dillehay et al, 2008; Gilbert et al, 2008; Goebel et al, 2008, Jackson et al, 1997; Rothhammer y Dillehay, 2009; en Falabella et al, 2016) de que habría una sola población fundadora que se dispersó en un tiempo relativamente corto hacia el este de América del Norte y Mesoamérica y hacia el sur en Suramérica.

La evidencia más reciente apunta a que América del Sur probablemente fue poblada entre al menos 15,000 y 13,500 AP. muy probablemente por una sola ola de migración (Dillehay et al, 2015). Los arqueólogos han notado que la población del hemisferio sur difería en muchos aspectos de la de América del Norte. Lo más significativo ha sido la observación de que ninguna cultura individual

dominó el continente sudamericano como lo hizo Clovis. Varios factores probablemente explican esta diversidad temprana, incluidas las barreras geográficas al movimiento humano (tierras altas de los Andes y la cuenca del río Amazonas y sus afluentes), cambios climáticos, cambios en las áreas de recursos, nuevos patrones de asentamiento, nuevos estilos de vida, tecnologías innovadoras (por ejemplo, la domesticación de plantas) y nuevas organizaciones sociales, entre otros. Además, el aislamiento relativo derivado de la ausencia de migraciones posteriores, como parece haber ocurrido en América del Norte, puede haber contribuido a la diversificación biológica temprana y la complejidad cultural de América del Sur (Rothhammer y Dillehay, 2009).

1.4 Ancestría y morfología dental

En íntima relación con el paradigma Clovis, Hrdlicka estableció en 1920 la relación de presencia de diente en pala en los incisivos con las poblaciones asiáticas y nativas americanas, a diferencia de las poblaciones "negras" o "blancas". Este rasgo fue definido crestas en los márgenes distal y/o mesial de la cara lingual

Figura 4. Comparaciones de diferentes magnitudes de expresión del rasgo "Diente en pala", de menor a mayor.



Arco maxilar en sujetos esqueléticos. (A) Sin diente en pala. (B) Pala moderada. (C) Pala marcada (D) Pala completamente desarrollada. Fuente: Anthropology of Modern Human teeth. (2018).

Posteriormente, el diente en pala se integró dentro de lo que el antropólogo japonés K. Hanihara (1968) denominó Complejo Dental Mongoloide, característico del Este asiático. Este fue subdividido a su vez por Turner (1984) en el patrón Sinodonte en el Norte, con adición e intensificación de algunos rasgos (incisivos en pala), y en el patrón Sundadonte al Sur, tipificado por la retención de una condición ancestral y la simplificación de algunos rasgos (Turner, 1983b, 1987, 1990). Según las investigaciones de Hrdlicka, Nelson, Dahlberg, Turner y Scott (Turner, 1984), todos los nativos americanos poseen el primer patrón (alto porcentaje de incisivos en pala) lo que sustenta la tesis de la procedencia del noreste asiático de los primeros pobladores del continente americano.

El análisis de 28 rasgos dentales en más de 6.000 ejemplares de América y más de 1100 del nordeste de Asia fue lo que permitió a C. G. Turner (1984), hacer la diferenciación de las poblaciones mongoloides en dos complejos dentales que se detallan a continuación:

Sinodonte: caracterizado por altas frecuencias de U11 diente en pala, U11 Doble Pala, un primer premolar superior de una sola raíz, extensiones del esmalte del primer molar superior, reducción o ausencia del tercer molar superior, pliegue acodado en los molares inferiores, patrón cuspeado 6, protostílido y rotación de los incisivos superiores centrales o alamamiento (Scott et al., 2018).

Sundadonte: se caracteriza por la retención o simplificación de las características anteriores, entre ellas cuatro cúspides en el M2, pérdida o reducción de M3 y menor incidencia de pala. (Rodríguez, 2003)

El patrón dental Sinodonte, tiene la particularidad de ser una hiper-expresión de los rasgos observados en las poblaciones asiáticas. Esto tiene su explicación en la historia de migración de dicha población, su paso estacionario en el estrecho de Beringia y un efecto fundador en el resto del continente (Scott et al., 2018). A causa de esto y del patrón de herencia de rasgos como el diente en pala, existe una relación directa y positiva entre la expresividad de sus rasgos y la frecuencia de éstos en la población (Scott y Turner, 1997), como se puede observar en la **figura 5**.

Figura 5: Distribución de la frecuencia de grados de expresión de diente en pala en U11 en poblaciones indígenas americanas

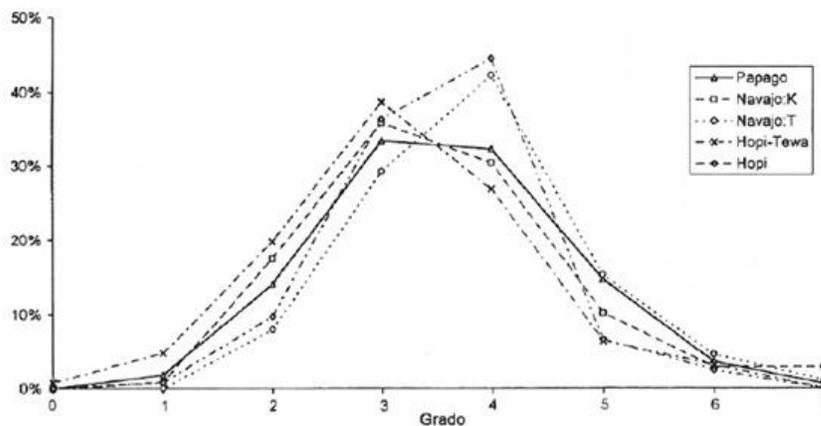


Figura 5. Las poblaciones indígenas americanas estudiadas en su mayoría poseen un diente en pala presente y con gran magnitud de expresión, siendo de 0 a 2 la ausencia del rasgo y 7 la expresión máxima del rasgo en la escala ordinal ASUDAS. Fuente: Scott y Turner (1997).

1.5 Herencia de la morfología dental

Históricamente se pensó que se podía explicar la herencia de los caracteres de los dientes humanos mediante un modelo mendeliano simple (Davenport, 1919; Krauss, 1957; Scott y Turner 1997), sin embargo mediante diversos estudios en poblaciones, familias y gemelos (Townsend y Martin, 1992; Townsend y Brown, 1981), se llegó a la conclusión de que incluso aquellos caracteres que parecían tener un patrón de herencia autosomal dominante, como el tubérculo de Carabelli o el diente en pala, tenían un patrón de herencia complejo y poligénico (Scott y Turner 1997), el cual puede ser explicado con un mayor alcance por un modelo cuantitativo de herencia para rasgos semi continuos o continuos (Scott y Turner 1997; Wright, 1934).

El desarrollo en general y en particular de la forma y tamaño de los dientes es fuertemente controlada por la genética (Scott y Turner, 1997; 2008; Irish y Nelson, 2008). Además, poseen poca variabilidad ligada a influencias ambientales, particularmente los rasgos de la forma en la corona dental (Scott y Turner, 1997; 2008; Irish Y Nelson 2008). Estos rasgos poseen un carácter selectivamente neutro y evolutivamente conservado, lo cual hace de los dientes buenos candidatos como marcadores de variabilidad genética neutral (Hillson, 1996; Scott y Turner, 1997).

Dado lo anterior, los rasgos dentales resultan igualmente buenos candidatos como marcadores para estudiar la historia y diversidad poblaciones humanas (Irish y Scott, 2016.; Rathmann et al., 2017). Por estas razones algunos rasgos dentales como diente en pala pueden ser utilizados como proxy genético en poblaciones donde la ancestría no es conocida.

Otro elemento importante respecto de la variabilidad de los rasgos dentales dentro de las poblaciones humanas es que éstos poseen muy bajo o casi nada de dimorfismo sexual (Scott 1973, 1980; Smith y Shegev 1988; Bermudez de Castro 1989; Turner CG II, Nichol CR, 1991; Hanihara, 1992; Irish, 1993; Marado, 2014), por lo que no existe una diferencia significativa en la forma o el tamaño de los rasgos dentales como diente en pala o tubérculo de Carabelli entre personas de sexo femenino o masculino.

Sin embargo, existen algunas influencias del desarrollo en la morfología dental. En el trabajo de Townsend et al. (2012) se presenta que es fundamental para los estudios de relaciones entre las poblaciones y el análisis de los factores genéticos, los epigenéticos y los ambientales que moldean la morfología dental.

Por ejemplo, ya que las cúspides se muestran iterativamente a partir de “nudos” de esmalte utilizando la misma combinación de genes y procesos de desarrollo (Jernvall y Jung, 2000), no existe un único gen responsable de la ausencia o presencia de la mayoría de los rasgos dentales. Sin embargo, la probabilidad de que se formen nuevas cúspides aumenta por la naturaleza modular de la formación de nudos de esmalte (Jernvall y Jung, 2000). De hecho, el hipocono ha evolucionado en más de 20 especies de mamíferos de forma independiente (Jernvall, 2000). Esto apunta a que la formación de cúspides no estaría controlada por variantes genéticas alélicas, sino que se pueden desarrollar nuevas cúspides debido a la interacción entre el espacio inhibitorio de formación de cúspides que rodea las cúspides preexistentes y el tamaño total de los dientes (Jernvall, 2000). Tal parece ser el mecanismo que explica la presencia y el tamaño del rasgo de Carabelli en humanos (Moormann et al., 2013).

Respecto de los genes que influyen en la morfología dental, se sabe que hay más de 300 genes implicados en la formación y desarrollo de los dientes (Thesleff, 2006). La mayoría de estos influyen

en el tiempo de eventos específicos en el desarrollo dental, que da forma al número de cúspides, el tamaño y la forma final del diente. Sólo unos pocos genes han sido implicados en la presencia o ausencia de variantes dentales específicas. Algunos de estos genes se han investigado para determinar si influyen en la expresión del rasgo de forma aditiva (donde los caracteres fenotípicos con variación continua se pueden cuantificar, esto se debe dos o más genes que actúan sobre el fenotipo de modo aditivo. Cada locus puede estar ocupado por un alelo aditivo, que contribuye con una cantidad dada al fenotipo, o por un alelo no aditivo, que no contribuye) o de forma mendeliana. Por ejemplo, el polimorfismo promotor C de PAX9, un gen que se ha demostrado que está relacionado con formas autosómicas dominantes de la agenesia de todo el sistema, también se ha asociado con la agenesia del tercer molar (Bianchi et al., 2007).

Una mutación no sinónima del gen EDAR, un receptor de ectodisplasia codificado en el cromosoma 2, ha demostrado estar asociado con varios aspectos del fenotipo maxilofacial, entre ellos el diente en pala (Kimura et al, 2009). EDARV370A es una variante que parece haber surgido en el este de Asia alrededor de 30,000 AP. Esta variante está presente en hasta el 95% de los chinos y está casi ausente en los europeos (Sabeti et al., 2007).

En la investigación hecha por Kimura et al (2009) se demostró que la variación en el número de copias de EDARV370A tiene un efecto aditivo y explica el 18.9% de la varianza total en los ocho grados (desde 0 hasta 7) ASUDAS de expresión de pala en denticiones japonesas, aproximadamente una cuarta parte del componente hereditario). Además, se demostró que el número de alelos del gen EDAR 1540C se correlacionaba fuertemente con el grado de expresión del diente en pala ($p= 7.7 \times E-10$), lo que corresponde a 1/4 de la heredabilidad del rasgo previamente reportada. A su vez, Park et al (2012) confirmaron los resultados de Kimura et al, y agregaron que el polimorfismo del gen EDAR es en parte responsable por la dicotomía entre Sinodontes y Sundadontes en las poblaciones asiáticas pues posee una distribución geográfica similar al rasgo de diente en pala.

En el estudio de Tan et al. (2014) se analizaron 28 características dentales en su mayoría estándar en 242 estudiantes uigures. Los uigures son una población euroasiática con una mezcla de aproximadamente el 48% de Asia oriental y el 52% contribuciones europeas (Xu y Jin, 2008). Se observaron varios rasgos a tasas similares a las de los asiáticos orientales, que incluyen la doble pala del primer incisivo maxilar, la ranura en Y del segundo molar mandibular y la arruga deflectora (deflective wrinkle) del primer molar mandibular. Además, se observaron otros rasgos en frecuencias que excedían a las observadas en cualquiera de las poblaciones parentales, incluyendo el rasgo de Carabelli del primer molar y la cresta mesial canina maxilar.

Luego, los autores compararon las observaciones de rasgos dentales, la mayoría de las cuales se calificaron utilizando al menos cinco grados de expresión, con datos genéticos para EDARV370A utilizando un modelo lineal general, que prueba modelos de herencia aditivos, dominantes y recesivos (Tan et al., 2014), donde el modelo de efectos aditivos fue el de mejor ajuste, mostrando que EDARV370A se asoció significativamente con un fenotipo compuesto (que indica pleiotropía) que consiste en diente en pala en el primer y el segundo incisivo superior, doble pala en el primer y el segundo incisivo superior y cresta mesial canina superior. Un modelo de efectos aditivos también fue la respuesta más plausible para explicar la variación en la expresión del hipocono en gemelos australianos (Higgins et al., 2009).

Conociendo las investigaciones realizadas hasta hoy, es posible obtener los porcentajes de heredabilidad de ciertos rasgos como el diente en pala (75% aproximadamente) y el Tubérculo de

Carabelli (40% aproximadamente), los que se distribuyen diferencialmente en los continentes, siendo la mayor frecuencia del primero de entre un 60 y 90% en este y norte de Asia y en Sudamérica, y para el segundo de entre 20 y 30% en Europa occidental (Kimura et al., 2009; Mizoguchi en Scott y Irish, 2013; Scott y Turner II, 1997), lo que permite establecerlos como marcadores poblacionales, pudiendo así, conocer aspectos complejos como la variabilidad poblacional y la historia migratoria.

1.6 Variación continua de la morfología dental

Como se mencionó en el punto 1.5 (herencia), la morfología dental varía de forma continua a causa de su base genética aditiva. El registro de la variación morfológica de los rasgos dentales como una variable continua fue observado por Rothhammer et al (1968), con una muestra amerindia chilena, donde se utilizó morfometría lineal para evaluar el rasgo de diente en pala, el cual posee una heredabilidad media en la población chilena de 0,68 (Palomino, Blanco y Chakraborty, 1977). En el estudio de Rothhammer et al (1968), se propuso un índice para reducir el impacto de la variación del tamaño sobre la forma de los dientes, y de esta manera obtuvieron una distribución normal de la expresión de la pala en los incisivos.

En el trabajo de Marshal (2018) se trabajó con un índice estimado de “amerindicidad”, elaborado a partir del Índice de diente en pala de Rothhammer et al. (1968). Según Marshall (2018), existe una alta correlación significativa del índice de diente en pala con el dato genético de AIMs en ADN nuclear, lo cual mostró ser de gran utilidad como aproximación a la ancestría genética de los individuos cuando no se cuenta con el dato molecular, y por la facilidad y rapidez con que se puede obtener este dato, lo cual resulta de mucha utilidad en contextos bioarqueológicos y forenses.

La morfometría geométrica, a pesar de requerir más infraestructura para su realización, también da cuenta de la variabilidad fenotípica como un dato continuo, con gran cantidad de detalle y análisis estadísticos de gran capacidad.

Antes del reconocimiento de la teoría particulada de la herencia de G. Mendel (1866), se pensaba que existía un modelo fluido de herencia, de mezcla de sangres o ‘blending’. Esta idea de ‘blending’ pudo tener su origen en la observación de caracteres de herencia cuantitativa, cuando se hibridaban dos variedades extremas de una especie (Wright, 1968). De este modelo se desprendió el supuesto según el cual la hibridación de dos variedades con fenotipos extremos resultaría en una descendencia con un fenotipo intermedio de los parentales, expresado cuantitativamente como el valor promedio de la distribución (Galton, 1885).

Esto fue observado reiteradas veces por biometristas como Quetelet (1835), y posteriormente Galton (1885), quién propuso el clásico ejemplo de la distribución de la estatura en humanos. En este trabajo,, Galton mostró la existencia de una relación lineal entre la estatura de los padres y la de sus hijos, indicando el hecho de que los hijos de padres altos son, en promedio, más bajos que sus padres y que los hijos de padres pequeños son, en promedio, más altos que sus padres en una población. Este fenómeno lo llamó regresión a la media.

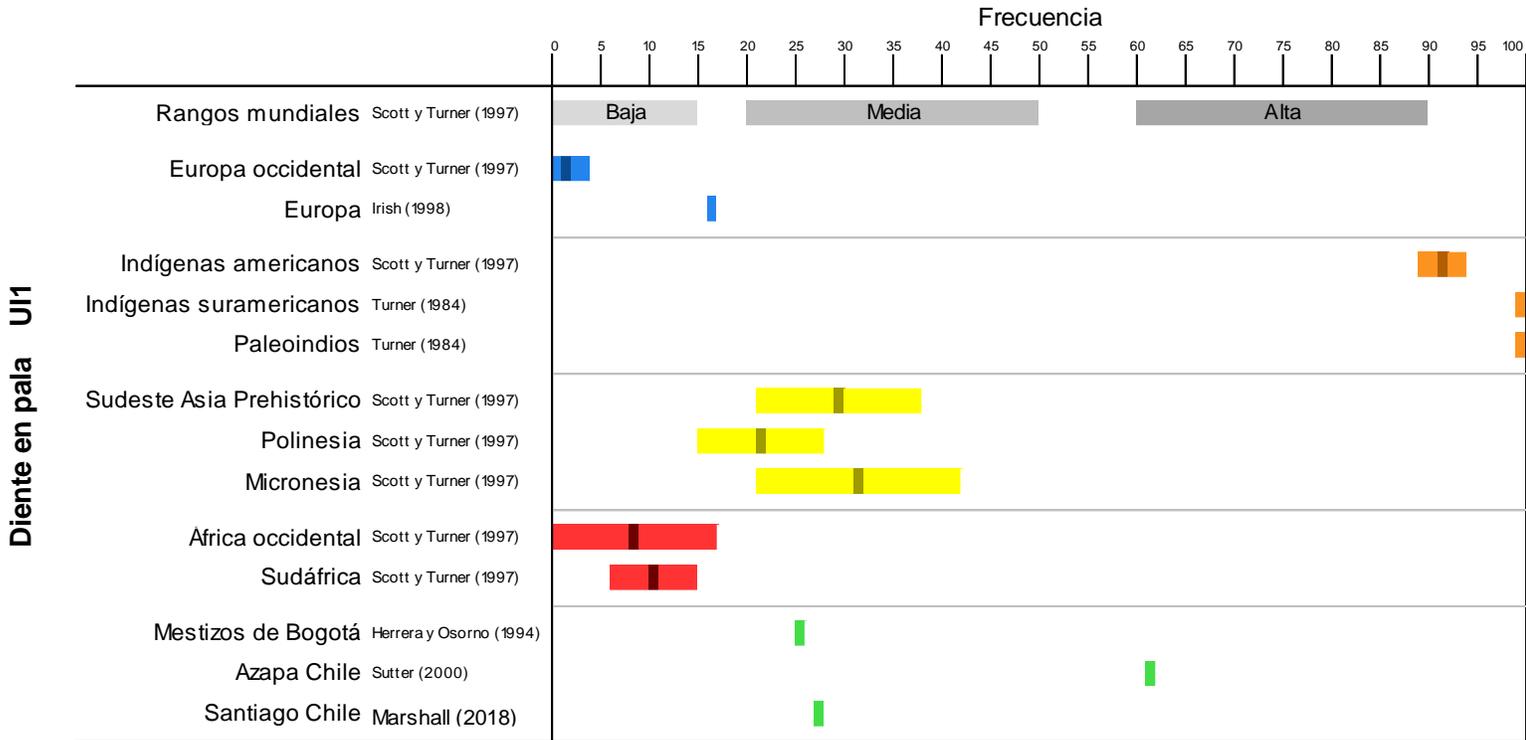
Dicho patrón era bien conocido por criadores de animales o cultivadores, y adquiere especial relevancia en el contexto moderno de la genética cuantitativa, donde todavía es posible encontrar dicho supuesto sobre el mestizaje de poblaciones geográficamente muy lejanas y aisladas entre sí, que pueden poseer algunos fenotipos extremos. Sin embargo, en esta memoria se puso a prueba dicho supuesto, analizando el fenotipo dentario de una población mestiza, cuyas poblaciones

ancestrales corresponden a fenotipos extremos en el caso de rasgos como diente en pala y Tubérculo de Carabelli.

1.7 Frecuencias de los rasgos morfológicos dentales en poblaciones del mundo y mestizas.

En la **figura 6**, se pueden observar las frecuencias mundiales para diente en pala, siendo éstas muy bajas en Europa occidental, alta en indígenas de América (del norte y del sur) y muy alta en Paleoindios.

Figura 6: Frecuencias Mundiales para diente en pala en UI1



Frecuencias Mundiales para diente en pala en UI1. Fuente: Marshall (2018)

En la siguiente **tabla 1** podemos apreciar un resumen del porcentaje de frecuencias de rasgos dentales encontrados en diferentes poblaciones a lo largo de Chile.

Tabla N°1: Resumen de (%) de frecuencias de RMD encontrados en poblaciones de Chile.

Población	W	P	PP	TC	C4 (O/R)	Y en LM2	C6	C7	LP
Chonos	-	57,1	0	13,8	0	7,7	33,3	0	0
Azapa	24	62	46,7	25,4	-	8,2	34	10,3	43,1
Atacama 1985	-	92	-	23	-	-	-	-	-
Pehuenche	-	92-100	-	≈0	10,2	14	-	-	-
Mapuches	-	91,6	-	45,83	-	-	-	-	-
Indígenas Chilenos	-	83	-	7,20	-	-	-	-	-
Santiago Público	-	70	-	7,50	-	-	-	-	-
Santiago Privado	-	52,5	-	20	-	-	-	-	-
Valparaíso (Estudiantes)	-	46	-	27	-	-	-	-	-
Juan Fernández	-	9,4	-	62	-	-	2,3	0	-
Santiago Mestizos	-	15	-	87	-	-	-	-	-

W) winging, (P) diente en pala, (PP) doble pala, (TC) tubérculo de Carabelli, (C4 (O/R)) Ausencia o reducción severa de hipocono, (Y) patrón de surco en Y, (C6) entoconúlido,, (C7) metaconúlido, (LP) protostilido.

FUENTE: RIVERA (2012).

El estudio hecho por Rivera (2012) indica que en Chile las poblaciones indígenas, la totalidad de las poblaciones presentan alta frecuencia de diente en pala y baja de tubérculo de Carabelli, tendencia que se tiende a invertir a medida que se analizan poblaciones con mayor componente europeo. Además, según Rothhammer “a medida que aumenta el aislamiento geográfico de una población rural, existe mayor composición genética aborigen”. Por lo que se puede observar en la **tabla 2**, aunque el diente en pala es predominante en la población chilena en general, sí hay poblaciones como en Juan Fernández, y algunas mestizas de Santiago, donde la alta frecuencia de tubérculo de Carabelli llega a ser comparable con poblaciones caucásicas. La **tabla 2** nos muestra la frecuencia relativa de rasgos dentales en incisivos de una población chilota, donde el diente en pala (P) alcanza un 67,2% de prevalencia.

Tabla N°2: Frecuencia Relativa (%) de RMD en población Chilota: Incisivos.

Rasgo	W		P				PP				I _g				SI		TD	
	UI1	UI2	UI1	UI2	LI1	LI2	UI1	UI2	LI1	LI2	UI1	UI2	LI1	LI2	UI1	UI2	UI1	UI2
Pieza (n)	194	339	345	328	355	354	341	367	360	358	303	369	387	387	384	366	350	342
K(%)	17,5	31,3	67,2	45,1	5,1	2,5	23,8	1,4	1,7	1	0	3	0,3	0,3	6,8	27	35	13,7

(W) winging, (C) curvatura vestibular, (P) diente en pala, (PP) diente en doble pala, (I_g) incisivo en forma ce gancho, (SI) surco de interrupción, (TD) tubérculo dental.

FUENTE: RIVERA (2012).

En el caso del tubérculo de Carabelli (TC), en la **tabla N° 3** se observa un 23,2% de prevalencia en el primer molar.

Tabla N°3: Frecuencia Relativa (%)de RMD en población Chilota: Molares superiores

Rasgo	O			C3			C4			C5			P			TC			Mg
	UM1	UM2	UM3	UM1	UM2	UM3	UM1	UM2	UM3	UM1	UM2	UM3	UM1	UM2	UM3	UM1	UM2	UM3	UM3
(n)	325	239	5	314	218	20	326	201	23	254	155	15	328	230	27	297	224	36	60
K(%)	0,9	0,8	0	100	100	90	95,4	57,7	21,7	8,7	7,1	0	1,5	2,2	0	23,2	0,4	0	38,3

(O)odontoma, (C3) Metacono, (C4) Hipocono, (C5) Metaconulo, (P) Parastilo, (TC) tubérculo de Carabelli, (Mg)tercer molar en forma de gancho.

FUENTE: RIVERA (2012).

1.8 Problemas en torno a las Poblaciones mestizas

Sobre el estudio de rasgos morfológicos dentales podemos identificar 3 problemas principales:

I) La falta de estudios sobre poblaciones mestizas.

Serre y Páábo (2004), plantearon que en la mayoría estudios donde se describe y clasifica la variabilidad biológica humana existe un problema de muestreo importante (i.e Rosenberg et al. 2002). Dicho problema radica en que se toman muestras de poblaciones culturalmente definidas, y que estas poblaciones generalmente se corresponden con los extremos de las masas continentales (por ejemplo, ingleses versus sudafricanos). Los autores demuestran que esto provoca una falsa interpretación de la existencia de diferencias categóricas entre las poblaciones humanas, pues cuando se replican los estudios con una muestra más representativa (aunque más pequeña) de diferentes partes no extremas de las masas continentales, se puede apreciar un gradiente o cline geográfico en la distribución de los fenotipos. Parte del error de muestreo también se encuentra en la falta de estudio de las poblaciones mestizas como colección de referencia, ya que permiten obtener un grado menos sesgado y más profundo de información sobre la variabilidad biológica humana.

Por lo tanto, las poblaciones mestizas son de particular interés como experimento "natural" en poblaciones humanas, particularmente aquellas poblaciones que involucran el mestizaje de poblaciones con diferencias fenotípicas relativamente grandes y aisladas unas de otras, como las Latino Americanas (Kaustubh et al, 2016).

II) El método de evaluación de los rasgos morfológicos (dicotómico, categórico-ordinal o continuo).

Según Edgar (2016), se pueden encontrar diferentes resultados cuando las expresiones de rasgo se convierten en valores dicotomizados antes del análisis. Utilizando un análisis de segregación compleja, Nichol (1989) encontró que muchos de los rasgos dicotomizados mostraron efectos de dominancia en su herencia, y que los puntos de corte elegidos para la dicotomización afectan en gran medida las estimaciones de transmisibilidad.

Del mismo modo, Higgins et al. (2009) encontraron efectos aditivos cuando obtuvieron seis grados de expresión del hipocono en el primer y segundo molares superiores, pero la concordancia relativamente alta en los gemelos dicigóticos (67%) en comparación con los gemelos monocigóticos (80%) sugirió una importante variación no aditiva presente cuando los rasgos son dicotomizados. Así mismo, Kolakowski et al. (1980) encontraron evidencia de dominancia y efectos ambientales compartidos utilizando una tricotomía del rasgo de Carabelli, en contraste con Townsend y Martin

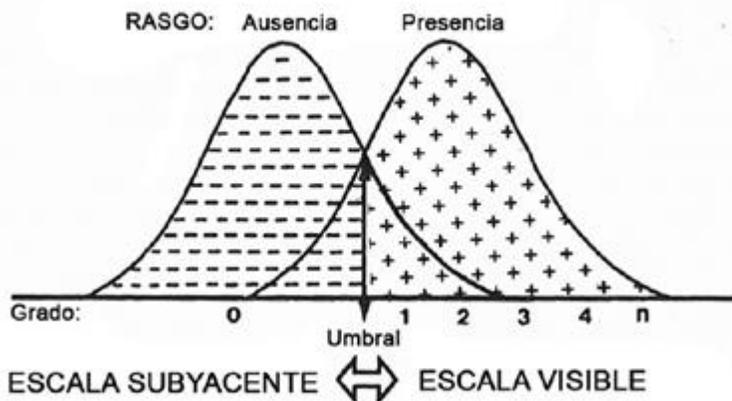
(1992). Edgar (2016) propone que “claramente, la reducción de los grados de expresión en los rasgos dentales cambia la naturaleza de los datos”.

Sumándole a los efectos distorsionadores de la dicotomización, no existe consenso sobre dónde dividir los rasgos en presencia y ausencia. Diferentes autores pueden dicotomizar de manera diferente, y no hay estándares establecidos aún al respecto (Scott, 2008), pues es posible ajustar los puntos de interrupción según las necesidades del estudio en particular (Scott, 2008; Scott y Turner, 1997). Como lo señalan Harris (2008) y Scott (2008), diferentes puntos de corte para las dicotomías sesgarán los resultados de diferentes maneras.

Además, la dicotomización de los datos (un requisito de la mayoría de los métodos de análisis contemporáneos) exacerba las distorsiones en análisis de biodistancia relacionadas al efecto de dominancia genética. El reconocimiento de la necesidad de utilizar datos morfológicos dentales ordinales no es nuevo (Mayhall, 1999), y según Edgar (2016) los rasgos morfológicos se deben realizar utilizando puntuaciones ordinales en un marco multivariado, pero siendo ese el caso, se puede obtener mayor cantidad de información utilizando puntuaciones continuas en un marco multivariado, que es parte de como procede la morfometría geométrica.

Scott y C.G. Turner plantean en su libro “*The Anthropology of modern human teeth*” (1997), que a pesar de que en ASUDAS exista una gradación discreta en la clasificación, no existen realmente rasgos morfológicos dentales que se comporten de manera absoluta desde 0 a 1. Se propone, en base a la evidencia recopilada en el texto, que estos rasgos presentan una variabilidad casi continua en sus grados de expresión. Además, estos autores plantean que existen grandes diferencias tanto en la frecuencia como en los grados de expresión de los rasgos dentales entre poblaciones distintas, y dentro de esta variación sutil es donde se encuentra información muy relevante, especialmente para la antropología física y otras disciplinas con preguntas afines. La información particularmente sensible que se pierde tiene relación con aquella encontrada en el ‘umbral’ entre la escala subyacente y la escala visible de un rasgo, es decir, entre 0 y 1 en el sistema ASUDAS y otros que usen categorías ordinales con grados de expresión, como se puede observar en la **figura 7** (Scott, 2008; Scott y Turner, 1997).

Figura 7: Modelo de umbral y variación cuasicontinua



Fuente: Scott y Turner, 1997

Ya que los rasgos dentales presentan un patrón de herencia cuantitativo, complejo y poligénico, y son neutrales selectivamente (Scott y Turner, 1997; Scott y Irish 2013), son un fenotipo que se expresa de forma continua o semi continua, por lo que se espera que tengan una distribución normal en una población (Wright, 1968; Scott y Turner, 1997). Al clasificarlos en categorías discretas se pierde información sobre su variabilidad real en la población que se estudia. De ese modo, una aparente homogeneidad fenotípica puede esconder una gran variabilidad genotípica (Scott y Turner, 1997), y la pérdida de dicha información puede llevar a interpretaciones erróneas de los datos, donde se crean categorías se separan arbitrariamente elementos que en la naturaleza no se encuentran divididos.

III) Los supuestos sobre el modo de herencia de los rasgos morfológicos dentales (herencia cuantitativa vs. Mendeliana simple)

Los supuestos sobre el modo de herencia se puede hacer problemática por el formato de datos y la fuente de éstos. Esto tiene consecuencias posteriores respecto de la fiabilidad los resultados obtenidos de dichos análisis. La causa de la variación genética plantea un problema relacionado con los análisis estadísticos de estos rasgos. Por ejemplo, Scott (2008) observó en una población europea que los rasgos de frecuencia relativamente baja, como la cúspide siete, parecen ser recesivos, mientras que los rasgos de alta frecuencia como el rasgo de Carabelli parecen ser dominantes. Sin embargo, según Edgar (2016), la genética de los rasgos dentales dicotomizados es bastante variable y es más complicada de lo que se ha supuesto.

En la investigación de Edgar (2016) se encontró que muchas frecuencias de rasgos dentales en la población hispanoamericana se desvían significativamente de lo que se espera de estimaciones genéticas de mezcla y frecuencias de rasgos en poblaciones ancestrales. De los 48 rasgos que se incluyeron en su investigación, 34 (el 70,8%) muestran desviaciones medias mayores a 0,25. De esos 34 rasgos, 21 (el 61,8%) muestran desviaciones promedio positivas.

Esto resulta particularmente relevante, pues en el trabajo de Guzmán (2018) sobre diferenciación de rasgos no métricos dentales (RNMD) entre diferentes niveles socioeconómicos (NSE) en una muestra mestiza en Santiago se encontró que

"Los 10 RNMD seleccionados presentaron frecuencias no esperadas según los planteamientos bibliográficos trabajados para poblaciones arqueológicas, y tampoco se observó el comportamiento predicho para la agrupación de los individuos según su NSE, [...] la relación de estos respecto de la población a la que debían corresponder se invirtió, es decir, los rasgos que en teoría caracterizaban a la población de NSE bajo, manifestaron mayor presencia en la de NSE alto y viceversa, lo que genera nuevas interrogantes de investigación, sobre todo en cuanto al patrón dental que caracterizaría a la población santiaguina, ya que, para estos resultados, ninguno de los patrones propuestos se ajusta."

En el trabajo de Guzmán (2018) se esperaba que el nivel socioeconómico alto, se correspondiera con un patrón más euro-occidental en los rasgos dentales, y en el nivel socioeconómico bajo se esperaba encontrar un patrón más sino-americano, dada la composición genética de la población mestiza en Santiago de Chile (que se detalla en la siguiente sección de este trabajo, ver 1.9). La no concordancia de los resultados del trabajo con la literatura podría deberse a los supuestos sobre la herencia de estos trabajos, donde se da por sentado la dominancia del fenotipo amerindio. El

presente trabajo se hizo bajo el supuesto de una herencia cuantitativa de los rasgos, ya que dicho modelo puede explicar mejor y con más alcances por qué no se encuentren las frecuencias esperadas a partir de la mezcla de las poblaciones ancestrales.

1.9 Mestizaje en Chile

El territorio chileno posee una historia marcada por el mestizaje de dos poblaciones principales con orígenes geográficos lejanos unos de otros. Esto tiene consecuencias culturales, genéticas y fenotípicas muy particulares. Antes de la colonización española en el siglo XVI, lo que ahora se conoce como Chile era un territorio con diversidad de comunidades amerindias ocupando su territorio de norte a sur (Rothhammer y Dillehay, 2009). Las comunidades de la zona central eran de alta movilidad y de baja densidad. Dichas agrupaciones, comprenden un amplio espectro de desarrollo cultural, abarcando desde el período denominado por la Arqueología como Paleoindio hasta el período Agroalfarero (300 a.C – 1.500 d.C) (Leiva, 2010).

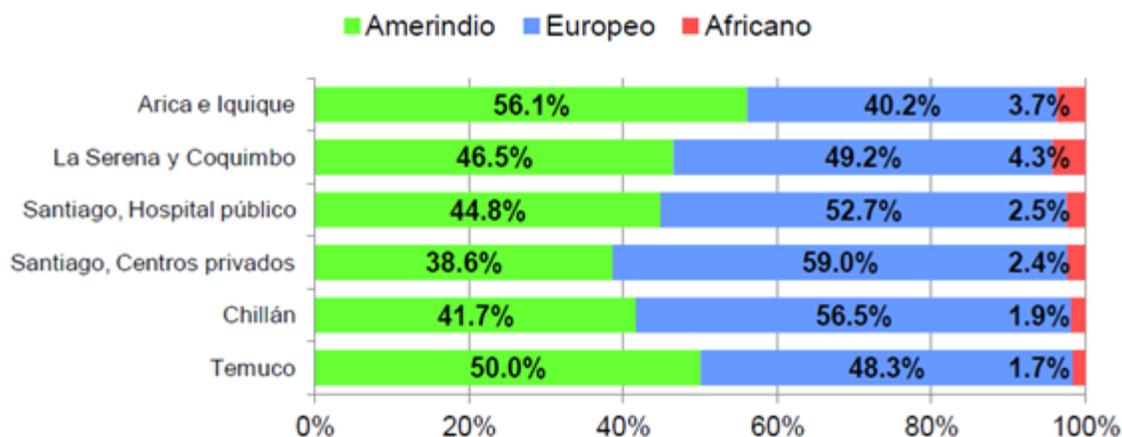
Con la llegada de los españoles a Chile, hubo un fuerte proceso de mestizaje cultural y biológico con consecuencias sociales marcadas hasta el día de hoy tanto en Chile como en Latinoamérica. El mestizaje se asentó con mayor fuerza en la zona central del país (Eyheramendy et al., 2015; Fuentes et al., 2014).

Con la llegada de Pedro de Valdivia a lo que actualmente denominamos Valle del Mapocho, comienza la imposición de un nuevo sistema caracterizado por una institucionalidad colonial, el relego y la gran reducción de la población indígena preexistente producto de la guerra, de enfermedades, las llamadas reducciones, y la instauración de una nueva forma de ocupación, habitación y construcción del territorio (Cifuentes en Berríos, 2016).

A pesar de que el mestizaje fue intensivo y extensivo, éste toma características especiales, pues no fue en un contexto de panmixia. Por ejemplo, se considera que el cruzamiento fue asimétrico, puesto que es mayoritariamente de hombre español con mujer indígena (González, 2013), lo que genera diferencias en torno a ADN mitocondrial y del cromosoma Y, como se puede apreciar en la altura diferencial entre personas de sexo femenino y masculino de la población mestiza chilena. Por otro lado, en la zona central la población indígena se ubicaba principalmente en los sectores más rurales (Melipilla, Maipo, etc.), mientras que los mestizos habitaban mayormente la periferia de Santiago (Comisión de Verdad Histórica y Nuevo Trato, 2008).

Gracias al trabajo de Cifuentes et al (2016) y al Programa de Genética Humana del Instituto de Ciencias Biomédicas Universidad de Chile, es posible identificar los principales elementos de la composición genómica de la población chilena. Esta investigación concluyó que Chile tiene cuatro componentes genómicos: mapuche, europeo, aymara y africano, en distintas proporciones según las distintas regiones del país. En Santiago de Chile, se obtuvo que las proporciones de estos componentes son: Mapuche: 23%; Europeo: 56%; Aymara: 17%; Africano: 4%. (Cifuentes et al, 2016).

Figura 8: Porcentaje promedio de cada componente de ancestría continental por población



Fuente: Cifuentes, 2016

También se ha observado una separación entre los niveles socioeconómicos extremos, producto de un mayor porcentaje de genes sino-americanos en uno y eurásico-occidental en el otro para los tipos sanguíneos (Valenzuela, 1977). Además, el estudio de ChileGenómico (2016), mostró que este porcentaje de diferenciación en la actualidad es relativamente bajo entre los grupos, lo cual se ve con mayor fuerza en las poblaciones de la Zona Central del país, donde si bien predomina la presencia de genoma europeo, este no supera por un porcentaje muy alto la presencia del genoma amerindio (Cifuentes en Berríos, 2016). Ello es consistente con el origen principalmente colonial de la población mestiza en la zona, donde la miscegenación entre hombre español y mujer amerindia era un tanto más simétrica que en el resto del país, a pesar de seguir siendo bastante desigual en aquella época (González, 2013; Leiva, 2010; Valenzuela, 1984)

Sin embargo, en el trabajo de Guzmán (2018) se observó que los rasgos no métricos dentales medidos no indicaron una gradiente de separación entre los niveles socioeconómicos más extremos de la población del Gran Santiago. De acuerdo con las frecuencias obtenidas por la autora, y la distribución de estas en los NSE alto y bajo, no fue posible determinar un patrón morfológico dentario diferencial, debido a que ningún grupo era portador de las características del patrón *sino-americano*, o bien, con el *eurásico-occidental*.

2. Problema de Investigación

2.1 Pregunta de Investigación

Dados los conocimientos que se poseen con relación a la genética y la expresión del fenotipo dental en la población mestiza de Santiago de Chile, el presente estudio buscó responder las siguientes preguntas:

- a) ¿Cuál es el patrón de distribución de los componentes de forma y tamaño de la morfología dentaria de una población mestiza de Chile, considerando ancestrías asiáticas y europeas como las predominantes?
- b) ¿Cuál es la expresión que tiene el fenotipo dentario de una población mestiza respecto de sus poblaciones ancestrales? ¿Es dicha posición intermedia o existe cierta "dominancia" de uno de los fenotipos ancestrales en la población mestiza?

Hipótesis nula: se espera encontrar una distribución normal de los fenotipos estudiados (componentes de forma y tamaño de los rasgos dentales), donde el 68% de los representantes de la población mestiza se encuentren a no más de una desviación estándar del promedio.

Hipótesis alternativa: Los componentes de la forma y del tamaño de los rasgos dentales de la población mestiza ocupan una posición más cercana a una de las poblaciones ancestrales, encontrándose los valores de dicho fenotipo más allá de una desviación estándar respecto del promedio de la distribución normal.

2.2 Objetivos

General:

–Conocer la magnitud de la expresión de los componentes de forma y tamaño de la morfología dentaria de una muestra mestiza chilena actual y arqueológica prehispánica.

Específicos:

–Describir el patrón de variación de los componentes de la forma y tamaño de la morfología dentaria (diente en pala, doble pala, rasgo de Carabelli y reducción del hipocono) en una muestra chilena actual y arqueológica prehispánica.

–Comparar la distribución de los componentes de la forma y el tamaño de los rasgos dentales (diente en pala, doble pala, rasgo de Carabelli y reducción del hipocono) con individuos de ancestría conocida.

3. Materiales

Todos los materiales, instrumentos y softwares utilizados en este trabajo pertenecen o fueron facilitados por el Centro de Análisis Cuantitativo en Antropología Dental (CA2), de la Facultad de Odontología de la Universidad de Chile. Éstos son enlistados y descritos a continuación.

3.1 Modelos dentales

Los modelos dentales que se utilizan en investigación en Antropología Dental consisten en una impresión dental que tiene como resultado una réplica precisa de la dentición de un individuo, elaborada en yeso.

Para llevar a cabo esta investigación se escanearon moldes dentales obtenidos de dos fuentes, cuyo criterio de elección se basó en la conveniencia y posibilidad de acceso a las fuentes:

a) Moldes dentales disponibles en la colección del Centro de Análisis Cuantitativo en Antropología Dental (CA2). Estos moldes comprenden una base de datos anonimizada con más de 150 individuos, con un código identificador para cada molde y sexo del individuo. Esta información proviene de pacientes de la Clínica Odontológica de la Facultad de Odontología de la Universidad de Chile. De aquellos moldes se seleccionaron aquellos que cumplieran con los criterios de inclusión y se llegó a 118 individuos.

De aquellos moldes, se dispuso de 21 individuos genotificados mediante marcadores informativos de ancestría (AIMs por sus siglas en inglés) en genoma nuclear, de los cuales 15 corresponden a personas de sexo femenino y 6 de sexo masculino (Manríquez, et al, 2016).

En el trabajo de Manríquez et al (2016) se obtuvo un índice de amerindicidad a partir de los mismos individuos genotificados. Este se encontraba registrado como un valor entre 0 y 1 representando el porcentaje de "amerindicidad", esto es, la frecuencia de los AIMs asociados a ancestría asiática.

De los 21 individuos con ancestría genética conocida, se seleccionaron 19 sujetos que cumplieran con los requisitos de inclusión (11 femeninos y 6 masculinos). 3 presentan valores de 0.82 o superiores de amerindicidad (extremo genético amerindio); 12 presentaban valores entre 0.625 y 0.327 de amerindicidad; y 4 presentaron valores de 0.135 o menores de amerindicidad (extremo europeo). El primero y el último grupo representan los dos extremos de la distribución en cuanto a amerindicidad genética, y el grupo intermedio, en el que se encuentra la media poblacional de Santiago de Chile.

b) Moldes dentales obtenidos mediante la impresión dental manual de dientes pertenecientes de individuos prehispánicos de la colección bioarqueológica de la Facultad de Ciencias Sociales (FACSO): Dichas colecciones comprenden 3 individuos de diferentes tumbas (T203, T233 y T295) dentro de la macrozona del Norte Grande de Chile en el sitio de Azapa 71.

Los sujetos excavados de los túmulos de la ladera norte del valle de Azapa, del sitio Azapa 71, corresponden al período formativo en los valles interiores de Arica. En este sitio, existió

una conformación aldeana, con un incipiente desarrollo de cultivos. El período está fechado entre el 490 AC al 470 DC. (Ovalle, 1980; Santoro, 1980).

Los 3 sujetos prehispánicos corresponden a sub-adultos mayores de 12 años aproximadamente (dada la erupción completa del segundo molar superior deciduo). Esto tiene relación con el grado de desgaste mínimo que es necesario para poder observar los rasgos estudiados. Dos de los 3 individuos corresponden a sujetos semi momificados (AZ-71 T233 Y AZ-71 T203), es decir, que la mayor parte de su cuerpo se encuentra momificado exceptuando la cabeza y algunas extremidades, por esto y su condición de sub-adultos no fue posible estimar su sexo, ya que el cuerpo se encuentra en una postura que no permite observar la pelvis. En el caso del sujeto AZ-71 T295 fue posible estimar un sexo femenino, ya que se encuentra semi-esqueletizado, y los rasgos de la pelvis (escotadura ciática, posición del sacro y ángulo del pubis) y los rasgos craneofaciales corresponden a un individuo femenino.

Figura 9: Fotografía individuo AZ-71 T203



3.2 Escáner

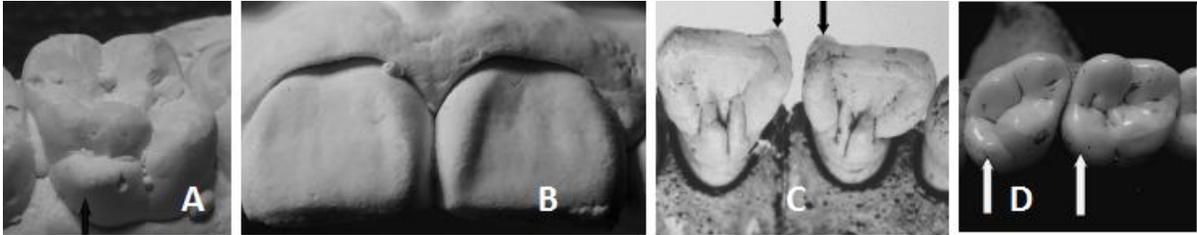
Todos los moldes dentales fueron digitalizados mediante el escáner Nextengine 3D modelo 2020i y la herramienta MultiDrive del Centro de Análisis Cuantitativo en Antropología Dental (CA2), que alinea las imágenes de manera automática por medio de la inclinación y rotación del objeto a escanear, reduciendo el tiempo total de digitalización a xx minutos. Las dos configuraciones que se usaron para la digitalización fue: 7 divisiones; 17k puntos/in²; luz normal; vista Macro; y, en la primera configuración, inclinación de 30°, y en la segunda, de -10°. Esto permitió obtener modelos virtuales 3D para el análisis de Morfometría Geométrica.

3.3 Criterios de inclusión y exclusión

Criterios de inclusión para las piezas dentales para obtener impresiones dentales:

- Incisivos centrales y laterales superiores permanentes (UI1 y UI2, ver **figura 2**)
- Primeros y segundos molares superiores permanentes (UM1 y UM2, ver **figura 2**)
- De estos dientes, se analizaron los rasgos asociados a Pala, Doble Pala, Tubérculo de Carabelli y Reducción del Hipocono (ver **figura 10**)

Figura 10: Rasgos dentales analizados en esta investigación.



Rasgos analizados: (A) Tubérculo de Carabelli en UM1, (B) Doble pala en UI1, (C) Pala en UI1 y UI2 y (D) Hipocono en UM1 y UM2. Modificado de Anthropology of Modern Human teeth (Scott y Turner, 1997)

La selección de estos rasgos frente a otros se debe a la necesidad de hacer los criterios de inclusión y exclusión un poco más flexibles debido a la dificultad para encontrar la totalidad de los dientes en el registro arqueológico del que se dispone actualmente en la Facultad de Ciencias Sociales, en particular fue muy difícil encontrar sujetos que tuvieran su dentadura anterior completa y/o sin desgaste o que los dientes asociados al individuo efectivamente pertenecieran a éste. A causa de lo anterior, fue necesario incluir el mínimo de dientes posible con el máximo de información que se pudiera obtener de éstos.

Por otro lado, rasgos como rotación mesiopalatina o *'winging'* según Marshall (2018), no arrojaron resultados significativos respecto de su capacidad de predicción de la ancestría. Esto se debe a una limitación metodológica ya que existe con este rasgo una dificultad en la distinción de la causa de esta rotación, producto de la co-morbilidad con el apiñamiento dental (Díaz, com. pers.). A causa de esto fue excluido del análisis.

Por otro lado, según Scott (2018), la expresión de pala es mejor representada por UI1, ya que este diente muestra una mayor simetría que UI2 y un rango de variación más amplio que LI1 y LI2. También, para algunos rasgos, como el hipocono de UM1, donde la expresión prominente es la norma, es preferible comparar las frecuencias de hipocono UM2, ya que este diente presenta una mayor variación en términos de presencia total y grado de expresión (Scott, 2018).

Criterios de exclusión utilizados para las piezas dentales:

- Las piezas dentales presentan desgaste o procesos tafonómicos que impiden observar los rasgos a estudiar en la corona dental.
- Las piezas dentales se encuentran en una posición o ubicación que impide la toma de impresiones dentales y posterior digitalización.
- Las piezas dentales que se encontraran frágiles o visiblemente trizadas, de modo que no puedan resistir el momento del retiro de la cubeta en una impresión dental en alginato.

3.4 Muestra

Poder estadístico y tamaño de la muestra

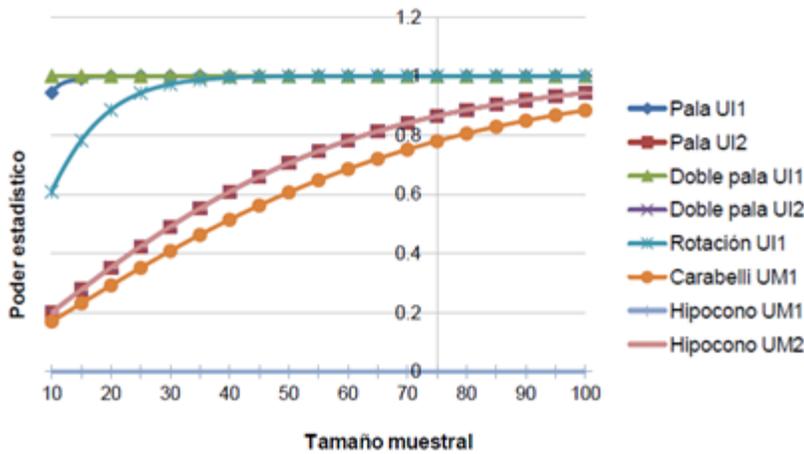
En el trabajo de Marshall (2018), el cálculo del tamaño de la muestra para datos de hitos de coordenadas se realizó según protocolo original de Rodríguez (2016) mediante el software G*Power (REFS). Para conocer el poder estadístico de cada rasgo dental estudiado se comparó la frecuencia de cada rasgo dental en dos o más sub-grupos, para obtener el tamaño o magnitud del efecto (*effect size*) de cada rasgo, y con esto la relación entre tamaño muestral y poder estadístico de cada rasgo. En la tabla de Marshall (2018) se puede observar que los rasgos que demostraron una magnitud del efecto mayor fueron diente en pala y doble pala en el incisivo central superior, seguidos por la rotación mesopalatina de los incisivos centrales superiores. Esta gran magnitud del efecto significa que los tres rasgos mencionados alcanzan un poder estadístico superior al 0.8 con un tamaño muestral de 25 individuos.

Tabla 4: Magnitud del efecto, poder estadístico y tamaño muestral de cada RMD

Rasgo	Magnitud del efecto	Poder estadístico n=25	Poder estadístico n=50	Poder estadístico n=75	Poder estadístico n=100
Pala UI1	1.1190408	0.999861	1	1	1
Pala UI2	0.3533545	0.423501	0.704933	0.864372	0.942208
Doble pala UI1	31.6069613	1	1	1	1
Doble pala UI2	0.3533545	0.423501	0.704933	0.864372	0.942208
Rotación UI1	0.7065765	0.942131	0.998802	0.999984	1
Carabelli UM1	0.3152136	0.350731	0.606023	0.779312	0.883403
Hipocono UM1	0	0	0	0	0
Hipocono UM2	0.3533545	0.423501	0.704933	0.864372	0.942208

Fuente: Marshall (2018)

Figura 11: Curvas poder estadístico * tamaño muestral para cada RMD



Fuente: Marshall (2018)

Según el análisis realizado por Marshall (2018), los rasgos que demostraron un valor intermedio de magnitud del efecto son diente en pala y doble pala en el incisivo lateral superior, y reducción del hipocono en el segundo molar superior. Estos rasgos alcanzan un poder estadístico superior al 0.8 con un tamaño muestral de 75 individuos (ver línea de referencia en Gráfico 3). Luego se encuentra la cúspide de Carabelli en el primer molar superior, también con un valor intermedio de magnitud del efecto, pero cuyo poder estadístico de 0.8 se alcanza con un tamaño muestral entre los 75 y los 100 individuos.

Sobre la base de estos datos se estimó que una muestra con más de 100 individuos se obtendría un poder estadístico mayor a 0.8. Para comprobarlo, se utilizó el software G*Power v. 3.1 (REFS) y se realizaron pruebas *post hoc* para conocer el poder estadístico obtenido con la muestra trabajada. Este análisis se lleva a cabo después de que un estudio esté terminado de modo que el tamaño de la muestra (N) es un dato que se entrega al programa.

Dado un N final de 123 individuos y la magnitud del efecto más pequeña obtenida por Marshall (2018), es decir, Tubérculo de Carabelli (0.31), se obtuvo un poder estadístico de 0.94, lo cual indica una muy baja probabilidad de cometer error β (ver **tabla 5**).

Tabla 5: Poder estadístico *Post Hoc*

Analysis:	Post hoc: Compute achieved power	
Input:	Tail(s)	Two
	Effect size p	0.31
	α err prob	0.05
	Total sample size	123
Output:	Noncentrality parameter δ	3.5866928
	Critical t	1.9800999
	Df	119
	Power (1- β err prob)	0.9449379

3.5 Impresión dental

Para llevar a cabo las impresiones dentales de las colecciones bioarqueológicas prehispánicas se siguió un protocolo para lograr la mayor obtención de información con el mínimo impacto sobre las muestras (Fiorenza, Benazzi, y Kullmer, 2009), junto con una adaptación del protocolo otorgado por Alejandro Díaz (com. pers.) y el protocolo de Salinas en Guzmán (2018).

Las impresiones fueron tomadas con alginato Chroma Print de uso clínico y el vaciado se hizo con yeso extraduro. Las cubetas L y M de arcada superior fueron facilitadas por el CA2. Se realizaron dos moldes de yeso extraduro, uno de los cuales se quedará a disposición del área de bioarqueología de la Facultad de Ciencias Sociales y el otro quedará en el Centro de Análisis Cuantitativo de Antropología Dental (CA2).

Figura 12: (Izq.) Sujeto femenino AZ-71, T295 durante la impresión con alginato. (Der.) Molde de yeso extraduro de la arcada maxilar de sujeto femenino de AZ-71, Tumba 295.



3.6 Softwares utilizados:

Se listan a continuación los softwares utilizados para el desarrollo de esta memoria:

G*Power versión. 3.1.9.2. Autores: Franz Faul, Universität Kiel, Alemania.

Es un software de análisis de poder estadístico en el cual se pueden realizar diferentes tests (por ejemplo., test de t, test de X²) y calcular magnitud del efecto. Cuenta con la opción de visualizar en tablas y gráficos los resultados de estos análisis. Este software se utilizó para calcular el poder estadístico de la muestra final de este trabajo a través de una prueba post hoc.

PAST versión 3.16. Autores: Øyvind Hammer, David A.T. Harper y Paul D. Ryan.

Paleontological Statistics. Es un software que ofrece diferentes análisis estadísticos y numéricos estándar utilizados frecuentemente en paleontología cuantitativa. Permite realizar análisis estadísticos univariados y multivariados, además de ciertos análisis filogenéticos simples, pero también tiene funciones que no se encuentran en otros softwares estadísticos por ser específicas de investigación en paleontología y ecología. Este software se utilizó para ingresar los resultados del PCA de morfometría geométrica, donde se obtuvo un histograma con la distribución de la muestra. También se aplicó mediante este programa las pruebas de normalidad para las coordenadas de Procrustes.

ScanStudio version 2.0.2 ShapeTools LLC, y NextEngine Inc.

El NextEngine ScanStudio es una aplicación que viene incluida en el escáner NextEngine. Desde ella se maneja el hardware del escáner, se ingresan los criterios para la digitalización 3D, y se alinean, corrigen y ajustan las imágenes para exportar el modelo 3D. Esta aplicación se utilizó para llevar a cabo la digitalización 3D de los modelos dentales correspondientes a la muestra de este estudio. Con ésta se obtuvieron los archivos en formato “.PLY” necesarios para la aplicación de hitos homólogos y posterior análisis en Morfometría Geométrica.

SOFA Statistics versión 1.4.6. Autores: Open source

Statistics For All, SOFA es un paquete de análisis estadístico de código abierto, con una interfaz fácil de manejar que cuenta con la capacidad de realizar tablas de contingencia, gráficos y análisis estadísticos básicos univariados y multivariados. Con este programa se realizaron tablas de contingencia y gráficos de los resultados de Análisis de Componentes Principales.

Landmark Editor 3.0.0.6 Institute for Data Analysis and Visualization (IDAV)

Es un software para la creación de hitos y semi-hitos en superficies complejas, para su registro, alineación, medición, y uso en análisis de Morfometría Geométrica. En este trabajo se utilizó para aplicar los hitos homólogos a los modelos dentales digitalizados en 3D, primer paso necesario para el análisis en Morfometría Geométrica. Desde este software, se exportan los datos tridimensionales de los hitos homólogos en un archivo en formato “.DTA”, que permite ser analizado con diferentes softwares de Morfometría Geométrica.

MorphoJ 1.06d Klingenberg Lab, Universidad de Manchester

Es uno de los softwares que se pueden utilizar, y que fue utilizado en este trabajo, para el análisis en Morfometría Geométrica. Éste consiste en una plataforma sencilla de utilizar, que ofrece los análisis principales y más importantes en Morfometría Geométrica, tanto para datos en 2D como en 3D. En este trabajo se utilizó este software para el análisis de Procrustes para datos 3D (hitos homólogos), identificación de valores atípicos (“outliers”), análisis discriminante para la variable “Sexo”, y Análisis de Componentes Principales (PCA) de la forma de los rasgos dentales.

4. Métodos

4.1 Recolección de datos: Protocolo de impresiones dentales

Para poder llevar a cabo la recolección de datos de la presente memoria, se adaptó el proceso gracias a los protocolos de toma de impresión propuesto por el doctor Alejandro Díaz (coms. pers) y Salinas (2014) en Guzmán (2018). Este último da cuenta de los parámetros que debe tener la toma de una impresión para la obtención de modelos dentales óptimos para el análisis de rasgos no-métricos dentales. También se contó con la asistencia de Astrid Ollarzá, estudiante de Odontología en la Universidad de Chile y egresada de Antropología Física. Como se trabajó con restos bioarqueológicos, el protocolo de laboratorio indica el uso de mascarillas, guantes sin polvo y delantales.

De este modo, el protocolo para toma de impresiones de arcadas dentarias indica que:

1. Selección de cubeta: Las cubetas tienen tallas S, M, L y XL, siendo diferentes para infantes y para adultos. Estas, deben ser probadas en el sujeto, asegurándose de que quede holgada en la arcada, cubriendo todos los dientes. Si esto no se produce, la cubeta debe ser reemplazada por una de tamaño apto, o bien, alargar esta con cera en los bordes.

Figura 13: Selección de la cubeta



2. **Preparación del material de impresión:** El alginato (material de impresión), debe ser preparado con una proporción de polvo y agua exactos, medidas que dependerán y serán informadas por el fabricante. El espatulado de este preparado debe ser enérgico y rápido, aplastando la masa contra las paredes de la taza de goma, asegurándose de que este quede uniforme, sin restos de polvo ni grumos que impidan la fidelidad de la impresión en el material. Esta masa debe ser utilizada entre los 15 y 30 segundos luego de su preparación, para que no pierda elasticidad y con ello sus propiedades de reproducción de la forma.

3. **Cargado de cubeta:** El alginato, al momento de ser depositado en la cubeta, debe ser presionado contra el fondo y los flancos de esta, para evitar burbujas de aire. Junto a lo anterior, debe existir un exceso leve del material, que permita la fluidez del mismo una vez presionado contra la arcada dental.

4. **Centrado y profundización de la cubeta:** Se debe establecer la línea media dental y facial del sujeto, haciendo calzar esta con el mango de la cubeta. Se deben presionar las piezas dentales posteriores primero y luego avanzar hacia adelante. Las piezas dentarias no deben tocar el metal.

5. **Mantención y retiro de la cubeta:** La cubeta debe mantenerse en la misma posición para evitar cambios en la impresión mientras el material gelifica. Para el retiro, se debe facilitar la entrada de aire en los bordes de la impresión y luego realizar movimientos firmes, pero que no desgarran el material.

En el caso de sujetos prehispánicos, este es el único paso crítico, que debe realizarse con especial cuidado para no fracturar los dientes en el momento del retiro, donde la entrada de aire por los bordes de la impresión es fundamental para evitar dicho riesgo.

6. **Retiro de restos de alginato del sujeto arqueológico:** El sujeto arqueológico debe ser inspeccionado minuciosamente en busca de restos de alginato en los espacios interdentales o cualquier orificio de los alveolos y huesos maxilares. El uso de herramientas de clínica odontológica resulta particularmente útil para retirar cualquier resto que se pueda encontrar.

Figura 14: Limpieza de restos de alginato en sujetos (izq.) AZ-71 T203 y (der.) AZ-71 T295.



7. Crítica de la impresión: Se debe verificar que esté todo el registro de los tejidos y que no haya burbujas en la superficie. Para que la impresión reproduzca con exactitud la forma de los dientes se debe dejar dentro de una bolsa plástica para que conserve su humedad durante el proceso de gelificación.

Figura 15: Impresión de alginato de sujeto AZ-71, T295 dentro de una bolsa plástica, finalizando el proceso de gelificación.



8. Preparación para el vaciado: Se deben recortar los excesos y se lava nuevamente para depositar el yeso que dará origen al modelo dentario.

9. Preparación del yeso extraduro: El yeso, se prepara por flotación, esto es, espolvoreando yeso en la taza de goma hasta que no aflore agua y este permanezca seco sobre la superficie; luego, se espátula por un minuto y treinta segundos en forma vigorosa y cortando el material con el filo de la espátula. Pasado el minuto y medio, se debe vibrar el material para eliminar burbujas.

10. Vaciado de la impresión: Se coloca una pequeña cantidad de yeso en un extremo de la impresión, y vibrando, se hace deslizar el yeso a lo largo de todos los detalles de ella. Esto se repite hasta que la zona de dientes y encías queden completamente cubiertas.

Figura 16: Vaciado de la impresión de sujeto AZ-71 T203.



11. Evaluación del modelo: Una vez finalizados los pasos anteriores, se debe procurar que los modelos cumplan con:

- i Dureza al rayado del yeso.
- ii Nitidez del detalle de las estructuras reproducidas.
- iii Ausencia de burbujas.
- iv Ausencia de nódulos.
- v Reproducción de la totalidad de las estructuras deseadas.

4.2 Recolección de datos: Morfometría geométrica

A continuación, se detallará el proceso de recolección y obtención de los datos analizados en este trabajo.

Ubicación de los hitos o *landmarks*.

Un hito o *landmark* corresponde a un punto del espacio que posee coordenadas cartesianas (x, y, z en este caso, pues se estudiaron formas tridimensionales) que son las que describen su posición en el espacio (Bookstein, 1991). En Morfometría Geométrica los conjuntos de coordenadas corresponden a los datos primarios que son luego sometidos a análisis. Para la definición del conjunto de hitos elegidos en este trabajo se siguieron los siguientes criterios (Bookstein, 1991; Zelditch et al.; Oxnard & O'Higgins, 2009 en Toro et al, 2010):

-Homología: Las estructuras homólogas son aquellas cuyas semejanzas subyacentes son el resultado de haber sido derivadas a partir de una estructura ancestral común (Gilbert, 2003; Oxnard & O'Higgins, 2009) Además, bajo esta definición de homología, se requiere que los hitos sean discretos, es decir, deben ser claramente diferenciables de las estructuras que lo rodean. Estas características permiten así que cualquier interpretación de la variación observada pueda tener sentido biológico.

- Consistencia en la posición relativa: se refiere a que las formas en estudio no deben diferir radicalmente en la posición de los hitos, lo que ocurre en casos donde puede existir superposición, transposición o bien desaparición de hitos, lo que finalmente altera por completo la configuración, generando problemas con el álgebra del análisis.

-Cobertura adecuada de la forma: los hitos deben "recrear" la forma en estudio. Una cantidad insuficiente de hitos puede llevar a la pérdida de información valiosa, mientras que una cantidad exagerada de hitos lleva a resultados estadísticamente poco confiables si el tamaño de la muestra es insuficiente. El tamaño de la muestra empíricamente debiera ser tres o cuatro veces la cantidad de hitos. En el caso de este trabajo, se cuenta con 23 hitos y una muestra de 121 individuos, lo cual corresponde a más de 4 veces la cantidad de hitos estudiados.

-Repetibilidad: a fin de evitar un efecto significativo del error del observador, es importante que el hito sea de fácil localización y que esté lo más claramente definido. El criterio de repetibilidad se relaciona con el de homología, pero no necesariamente se dan juntos.

Para poder ubicar los hitos, fue necesario escanear cada molde mediante el escáner Next Engine (ver sección 3.2, Escáner). Cuando se obtuvo la imagen digital tridimensional en formato *.ply, se procedió a realizar el mapa de hitos homólogos propuesto por el Centro de Análisis Cuantitativo en Antropología Dental (CA2) (el cual se detalla en la **tabla 6**), siempre ubicando los hitos en los mismos lugares anatómicos para cada rasgo y en el mismo orden mediante el software Landmark Editor.

- 1) Para los hitos de Pala y doble pala. En la imagen tridimensional, se marcaron como hitos: (i) El punto más profundo de la fosa del incisivo en la cara palatina, (ii) los puntos en los rodetes a la misma altura del primer punto, tanto en la cara palatina como la vestibular, y (iii) el punto más profundo de la cara vestibular del incisivo, a la altura de los puntos de los rodetes (**Figuras 17 y 18**).

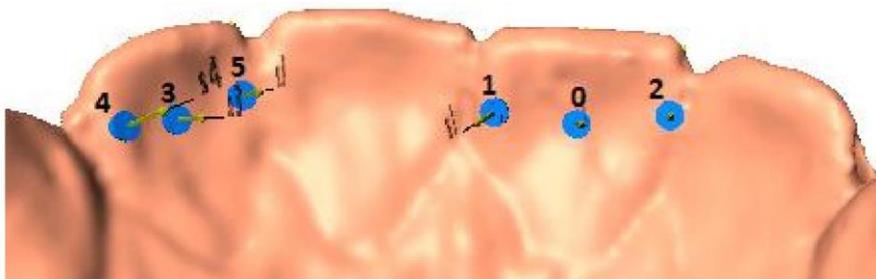


Figura 17. Orden numérico de los hitos en incisivos central y lateral superiores. Vista desde palatino.

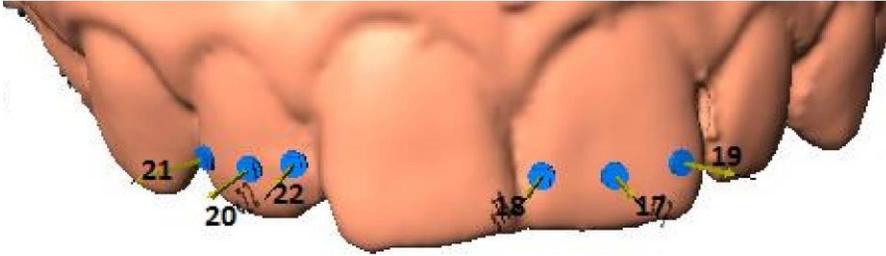


Figura 18. Orden numérico de los hitos en incisivos central y lateral superiores. Vista desde vestibular.

2) Rasgo de Carabelli. En la imagen tridimensional, se marcaron como hitos: (i) El punto más profundo de la fosa del molar en la cara oclusal, (ii) el vértice de cada una de las cúspides del molar en la cara oclusal, y (iii) el punto más sobresaliente hacia palatino de la cúspide mesio-palatina (ver **figura 19 y 20**).

3) Reducción del hipocono. En la imagen tridimensional, se marcaron como hitos: (i) El punto más profundo de la fosa del molar en la cara oclusal, y (ii) el vértice de cada una de las cúspides del molar en la cara oclusal (ver **figura 19 y 20**).

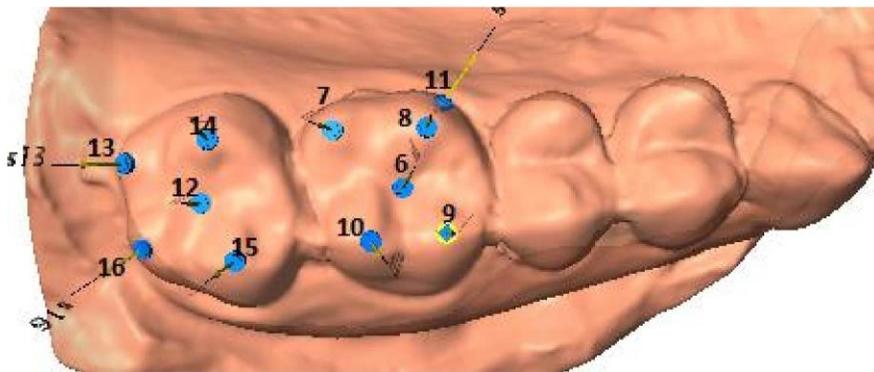


Figura 19. Orden numérico de los hitos en primer y segundo molar superiores. Vista oclusal

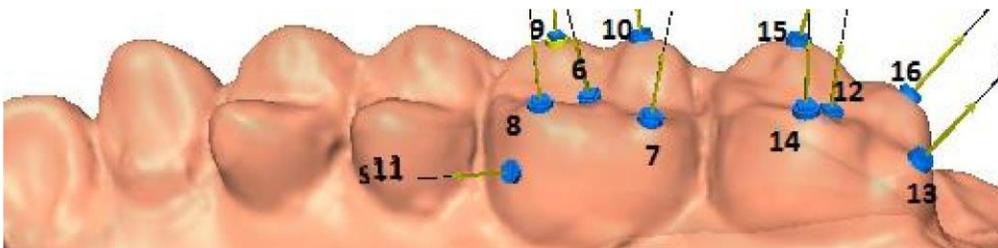


Figura 20. Orden numérico de los hitos en primer y segundo molar superiores. Vista palatinooclusal.

Tabla 6: Mapa de hitos homólogos del CA2:

Rasgo	Hito	Posición del hito	Descripción
P y PP, UI1	O	Fosa palatina	Punto más profundo de la fosa central, en la cara palatina
	1	Rodete mesial	A la altura del punto más profundo de la fosa, en la cara palatina
	2	Rodete distal	A la altura del punto más profundo de la fosa, en la cara palatina
	17	Cara vestibular	A la altura del punto más profundo de la fosa, en la cara vestibular
	18	Rodete mesial	A la altura del punto más profundo de la fosa, en la cara vestibular
	19	Rodete distal	A la altura del punto más profundo de la fosa, en la cara vestibular
H UM1	6	Fosa central	Punto más profundo de la fosa central, en la cara oclusal
	7	Hipocono	Ápice de cúspide distolingual
	8	Protocono	Ápice de cúspide mesolingual
	9	Paracono	Ápice de cúspide mesovestibular
	10	Metacono	Ápice de cúspide distovestibular
C	11	Rasgo Carabelli	(a) Hito en base de la corona en la superficie mesiolingual (b) Hito en el punto o fosa de la superficie lingual de la cúspide mesiolingual (protocono). (c) Hito en el ápice de cúspide accesoria de la superficie lingual de la cúspide mesiolingual (protocono).
H UM2	12	Fosa central	Punto más profundo de la fosa central, en la cara oclusal
	13	Hipocono	Ápice de cúspide distolingual
	14	Protocono	Ápice de cúspide mesolingual
	15	Paracono	Ápice de cúspide mesovestibular
	16	Metacono	Ápice de cúspide distovestibular
P y PP U12	3	Fosa palatina	Punto más profundo de la fosa central, en la cara palatina
	4	Rodete distal	A la altura del punto más profundo de la fosa, en la cara palatina
	5	Rodete mesial	A la altura del punto más profundo de la fosa, en la cara palatina
	20	Cara vestibular	A la altura del punto más profundo de la fosa, en la cara vestibular
	21	Rodete distal	A la altura del punto más profundo de la fosa, en la cara vestibular
	22	Rodete mesial	A la altura del punto más profundo de la fosa, en la cara vestibular

Tabla 6: Descripción de los hitos anatómicos para Morfometría Geométrica. P = Incisivo en Pala; PP = Doble Pala; H = Hipocono; C = Rasgo de Carabelli para (a) ausencia del rasgo, (b) presencia del rasgo en forma de punto o fosa y (c) presencia del rasgo en forma de cúspide. Modificado de material disponible en el CA2.

Finalmente, una vez ubicados todos los hitos anatómicos en el mismo orden y lugar para cada rasgo en cada uno de los 126 moldes (incluyendo a los individuos prehispánicos), se exportó la base de datos en formato .NTSYS para realizar el análisis de Procrustes mediante el programa MorphoJ.

4.3 Análisis de los datos: Morfometría Geométrica

Según Bookstein (1991) “la morfometría es el estudio de la covariación de la forma con factores subyacentes”. Gracias a las herramientas de la morfometría geométrica fue posible objetivar la evaluación cuantitativa de los cambios morfológicos en los rasgos dentales, pero sin perder la capacidad de evaluar cualitativamente estos cambios a través de la recuperación de la forma de los rasgos. Esto es posible gracias a la captura y análisis de datos en forma de matrices de “morfocoordenadas” que representan la geometría de cada rasgo en cada diente.

a) Análisis de Procrustes (GPA o Procrustes fit)

Con el fin de obtener los componentes de la forma y el tamaño que describen la forma de los rasgos, se realizaron una serie de procedimientos geométricos y estadísticos basados en la

definición misma de la forma (Toro et al, 2010) mediante el programa MorphoJ, lo cual se conoce como el análisis de distancias de Procrustes. En breve, este análisis permite obtener de forma independiente los componentes de la forma y el tamaño geométrico o tamaño del centroide, rotando, escalando y trasladando el mapa de hitos homólogos con relación a un centro de coordenadas común, llamando centroide. Después se proyectan a un plano tangente al espacio morfométrico múltiple multivariado, cuyos ejes son los componentes de la forma (análogos a los componentes principales de un PCA realizado con datos de distancias inter-hitos). Esto es una forma de estandarización de los datos.

La variación del tamaño del centroide es un marcador de la variación del tamaño, información que se recupera como 'centroid size' dentro de las variables de la base de datos en MorphoJ. De este modo es posible obtener la variación morfológica real (distancias de Procrustes o morfométricas multivariadas), y junto con ello el promedio de forma y la variabilidad del fenotipo estudiado. La distancia se entiende como la diferencia entre las formas de la muestra (Adams et al., 2013; Mitteroecker y Gunz, 2009; Richtsmeier, DeLeon, y Lele, 2002; Zelditch et al., 2012).

De este modo es posible apreciar visualmente la distribución y agrupación de los individuos de la muestra en el morfoespacio definido por los componentes de la forma. En el gráfico de dispersión obtenido por el PCA, se pudo observar la distribución de los sub-grupos de la muestra, ya que estos gráficos representan la variación de la forma de la pieza dental

El análisis de Procrustes "convierte" las coordenadas cartesianas de cada hito en 11 coordenadas de Procrustes, que dan cuenta de manera infinitesimal de la variación forma de los rasgos estudiados. Con estas coordenadas fue posible hacer los análisis estadísticos correspondientes. En comparación a otros métodos, tales como los de distancia y ángulos intra-hitos como EDMA (Análisis de matrices de distancias euclidianas, EDMA por sus siglas en inglés) el análisis de Procrustes tiene propiedades estadísticas más deseables, ya que posee un mayor poder estadístico y una mejor precisión en la estimación de medias de las muestras (Rohlf, 2000; Adams et al, 2004).

b) Análisis estadísticos

1.- Análisis de Componentes Principales (PCA).

En primer lugar, se aplicó un Análisis de Componentes Principales a la matriz de covarianza de los datos obtenidos después de ejecutar el ajuste de Procrustes. Este análisis se hizo tanto en MorphoJ, como en Past y SOFA. El PCA es un análisis exploratorio multivariado que permite obtener los componentes que explican la variación de la forma del fenotipo estudiado, siendo el primero el que explica el mayor porcentaje de la variación y el último el que menor porcentaje explica (Pearson, 1901). Este análisis permite reducir la dimensionalidad de los datos y

observar la estructura subyacente de los datos, sin alterar las relaciones espaciales de estos. Además, el programa MorphoJ permite recuperar la forma que se estudia y observar el cambio a lo largo de la distribución de cada componente.

De esta manera es posible apreciar visualmente la distribución de los fenotipos de la muestra en el espacio morfométrico en relación con la variación en su forma, desde formas extremas, pasando por el promedio, hasta llegar al otro extremo.

Para poder interpretar correctamente los resultados del PCA, es necesario poder explorar la composición y significancia de los componentes principales. Con este fin, se ejecutó en el programa Past el modelo *Broken-stick* junto a la función *Scree plot*. El modelo *Broken-stick* se realiza a partir del número total de factores en el análisis, y entrega un valor esperado con el cual se compara la varianza observada de los datos (Jackson, 1993). Esto se utiliza como una regla de corte en Análisis de Componentes Principales (PCA). Los componentes deben considerarse en el análisis siempre y cuando sus valores sean mayores a los valores esperados según esta función genérica de factores al azar (Jackson, 1993). Es decir que, cuando el valor observado del componente es menor que el esperado por el modelo *Broken-stick*, se interpreta que el componente no es significativo, y por ende debiese utilizarse con cautela en el análisis.

Con el modelo *Broken-stick* se analizaron e interpretaron los componentes obtenidos mediante el PCA y se seleccionaron aquellos componentes que resultaron significativos.

2.- Función discriminante

El análisis discriminante es una técnica estadística multivariante creada por Fisher (1936) cuya finalidad es describir (si existen) las diferencias significativas entre 2 o más muestras sobre los que se observan una o más variables (variables discriminantes). Es decir, se comparan y describen las medias de las una o más variables clasificadoras a través de los dos o más grupos. En este trabajo este análisis fue utilizado para conocer si existían diferencias significativas en la forma de los rasgos dentales entre el sexo femenino y el masculino.

3.- Test de normalidad

En esta investigación se utilizó la prueba estadística de Shapiro-Wilk (1965). Es una prueba de normalidad que se usa para evaluar si una muestra aleatoria proviene de una población con distribución normal. Entonces, la **hipótesis nula** es que dicha muestra proviene de una población normalmente distribuida. Es una prueba que posee un alto poder estadístico para el contraste de normalidad, particularmente en muestras pequeñas ($n < 50$). Se rechaza la hipótesis nula si W (cuyo valor puede oscilar entre 1 y 0) es muy pequeño. Por lo tanto, siendo la hipótesis nula que la población está distribuida normalmente, si el p-valor es menor a alfa (nivel de significancia) entonces la hipótesis nula es rechazada, es decir, se concluye que los datos no se comportan como parte de una población con distribución normal. Si el p-valor es mayor a 0,05, se concluye que no se puede rechazar dicha hipótesis.

4.- Regresión lineal

La regresión lineal es un modelo matemático desarrollado por Sir Francis Galton en 1888, el cual es usado para conocer la relación de dependencia entre una variable dependiente Y , las variables independientes X_i y un término aleatorio ε . Se realizó una regresión lineal con la finalidad de conocer si los componentes principales significativos de la forma varían independientemente del tamaño del centroide (*centroid size*) en cada rasgo dental, es decir, si existe o no alometría en el cambio de la forma de los rasgos dentales estudiados.

5.- Análisis de la Varianza (ANOVA) de Procrustes

El análisis de ANOVA del programa Morpho-J (Klingenberg y McIntyre, 1998; Klingenberg et al, 2002) (o ANOVA de Procrustes) permite conocer la significancia y magnitud de las diferencias multivariadas de los componentes de la forma y el tamaño entre los grupos que se pueden observar con el PCA y entre las repeticiones de las medidas para evaluar el error intra-observador, entre otras funciones.

El ANOVA de Procrustes en el menú de *variation* de Morpho J fue diseñado originalmente para estudios de asimetría en estructuras simétricas bilaterales. Este análisis es realizado automáticamente tanto para tamaño (una sola variable) como para forma (multivariado) (Klingenberg, 2002). Como todo ANOVA, este protocolo permite además realizar diseños de investigación jerárquicos, para testear diferencias entre grupos y provee una descripción del grado de variación en diferentes niveles, teniendo en cuenta la estructura de los datos (Klingenberg, 2002; Viscosi y Cardini, 2011). En este caso fue utilizado para medir la magnitud y significancia de la diferencia entre los grupos de individuos con ancestría conocida, es decir, los 19 sujetos actuales cuya ancestría amerindia fue estimada con AIMS y 3 sujetos prehispánicos, y por otro lado para conocer la magnitud de las diferencias entre las medidas tomadas al comienzo de la investigación y las repeticiones de dichas medidas al final de la investigación con el objetivo de evaluar el error intra-observador.

6.- Intervalos de Confianza

El intervalo de confianza, introducido por Neyman en 1937, corresponde a un rango de valores, cuya distribución es normal y en el cual se encuentra, con alta probabilidad, el valor real de una determinada variable. Esta «alta probabilidad» se ha establecido por consenso en 95%. Así, un intervalo de confianza de 95% nos indica que dentro del rango dado se encuentra el valor real de un parámetro con 95% de certeza. También, en una distribución normal o cerca a la normal $Z \sim N(0, 1)$ puede calcularse un intervalo dentro del cual caiga un determinado porcentaje de las observaciones, esto es, es sencillo hallar z_1 y z_2 tales que $P[z_1 \leq z \leq z_2] = 1 - \alpha$, donde $(1 - \alpha) \cdot 100$ es el porcentaje deseado. En este caso, se quiso saber entre qué valores del PC1 cae el 68% de la muestra (Candia et al, 2005).

5. Resultados

5.1 Análisis preliminares: Test de normalidad, Función discriminante para Sexo y ANOVA de Procusto para Error Intra-observador

a) Test de normalidad

Mediante el programa Past, se llevó a cabo un conjunto de pruebas de normalidad para los datos de coordenadas de Procusto obtenidos con el programa MorphoJ (ver tabla 7). La prueba de Shapiro-Wilks tiene un valor de $p=0,0001481$, por lo que se rechaza la hipótesis nula de normalidad de los datos. Sin embargo, si se realiza la prueba de normalidad sin los 3 individuos prehispánicos, se normaliza la distribución pues el valor de $p = 0,1012$ por lo que no es posible rechazar la hipótesis nula de normalidad. Esto indica que los sujetos prehispánicos se comportan como outliers en la distribución (ver tabla 8).

Tabla 7: Pruebas de normalidad de los PC scores con toda la muestra

Todos	
N	123
Shapiro-Wilk W	0,9
p(normal)	0,0001481

Tabla 8: Prueba de normalidad de los PC scores sin los sujetos prehispánicos

Todos	
N	120
Shapiro-Wilk W	0,9816
p(normal)	0,1012

b) Función discriminante para la variable Sexo

Se realizó una función discriminante con la finalidad de corroborar si, como se expuso en los antecedentes (ver sección 1.5), los rasgos dentales estudiados presentan dimorfismo sexual. En el menú '*Comparison*' de MorphoJ existe la herramienta Discriminant Function Analysis, mediante la cual se realizó la función discriminante. Se obtuvo un valor de $p= 0,979$, por lo que las diferencias o distancias (Distancia de Procrustes =0,0169, distancia de Mahalanobis = 0,363) entre las medias de cada grupo (Femenino o Masculino) **no son significativas**. Por lo tanto, **no existe dimorfismo sexual estadísticamente significativo en los rasgos dentales estudiados**.

c) ANOVA de Procusto: Error Intra-Observador

Para evaluar el error intra-observador en Morfometría Geométrica, se realizó una ANOVA de Procusto en el software MorphoJ, ingresando como “error 1” la repetición realizada por la autora de este trabajo, diferida en el tiempo por 6 meses. Se repitieron 12 moldes de las 126, comprendiendo así un poco menos del 10% de la muestra. El análisis entregó el estadístico $f= 0,97 (<4)$ y un **p-valor= 0,5746** lo cual indica **que las diferencias entre la primera medición y la segunda no son significativas, por lo que no existe un efecto importante del error intraobservador.**

5.2 Regresión Lineal

Incisivo central superior:

La prueba de permutaciones en contra de la hipótesis nula de independencia con 1000 rondas de aleatorización obtuvo un P valor de **0,1062**, es decir, que no es posible rechazar la hipótesis nula de independencia de las variables *tamaño del centroide* y *pc scores* para el UI1.

Esto significa que **los componentes de la forma del fenotipo dentario analizado (UI1, en este caso) no está afectado por un efecto alométrico**, es decir, el tamaño del centroide no influye en los componentes de la forma. En la **tabla 10** se pueden observar los resultados de la suma de cuadrados junto con el porcentaje de predicción de la regresión lineal.

Tabla 10: Resultados regresión lineal entre tamaño del centroide y PC1 para UI1.

Sums of squares	
Total SS:	1,97924243
Predicted SS:	0,02904371
Residual SS:	1,95019872
% predicted:	1,4674%

Incisivo lateral superior:

La prueba de permutaciones en contra de la hipótesis nula de independencia con 1000 rondas de aleatorización obtuvo un P valor de **0,5184**, es decir, **que no es posible rechazar la hipótesis nula de independencia de las variables *tamaño del centroide* y *pc scores* para el UI2.**

Esto significa que los componentes de la forma del fenotipo dentario analizado (UI2, en este caso) **no está siendo afectado por un efecto alométrico**, es decir, el tamaño del centroide no influye en los componentes de la forma. En la **tabla 11** se pueden observar los resultados de la suma de cuadrados junto con el porcentaje de predicción de la regresión lineal.

Tabla 11: Resultados regresión lineal entre tamaño del centroide y PC1 para UI2.

Sums of squares	
Total SS:	2,74092788
Predicted SS:	0,01798123
Residual SS:	2,72294665
% predicted:	0,6560%

Primer molar superior:

La prueba de permutaciones en contra de la hipótesis nula de independencia con 1000 rondas de aleatorización obtuvo un P valor de **0,0134**, es decir, que **se rechaza la hipótesis nula de independencia** de las variables *tamaño del centroide* y *pc scores* para el UM1. Esto significa que **los componentes de la forma del fenotipo dentario analizado (UM1, en este caso) están siendo afectados por un efecto alométrico**, es decir, el tamaño del centroide sí influye en los componentes de la forma. En la **tabla 12** se pueden observar los resultados de la suma de cuadrados junto con el porcentaje de predicción de la regresión lineal.

Tabla 12: Resultados de regresión lineal entre tamaño del centroide y PC1 del UM1

Sums of squares	
Total SS:	1,76311772
Predicted SS:	0,03560443
Residual SS:	1,72751329
% predicted:	2,0194%

Segundo molar superior:

La prueba de permutaciones en contra de la hipótesis nula de independencia con 1000 rondas de aleatorización obtuvo un P valor de **0,001**, es decir, que **se rechaza la hipótesis nula de independencia** de las variables *tamaño del centroide* y *pc scores* para el UM2. Esto significa que **los componentes de la forma del fenotipo dentario analizado (UM2, en este caso) están siendo afectados por un efecto alométrico**, es decir, el tamaño del centroide sí influye en los componentes de la forma. En la **tabla 13** se pueden observar los resultados de la suma de cuadrados junto con el porcentaje de predicción de la regresión lineal.

Tabla 13: Resultados de regresión lineal entre tamaño del centroide y PC1 del UM2

Sums of squares	
Total SS:	3,86
Predicted SS:	0,24
Residual SS:	3,62
% predicted:	6,39%

Análisis de correlación entre matrices:

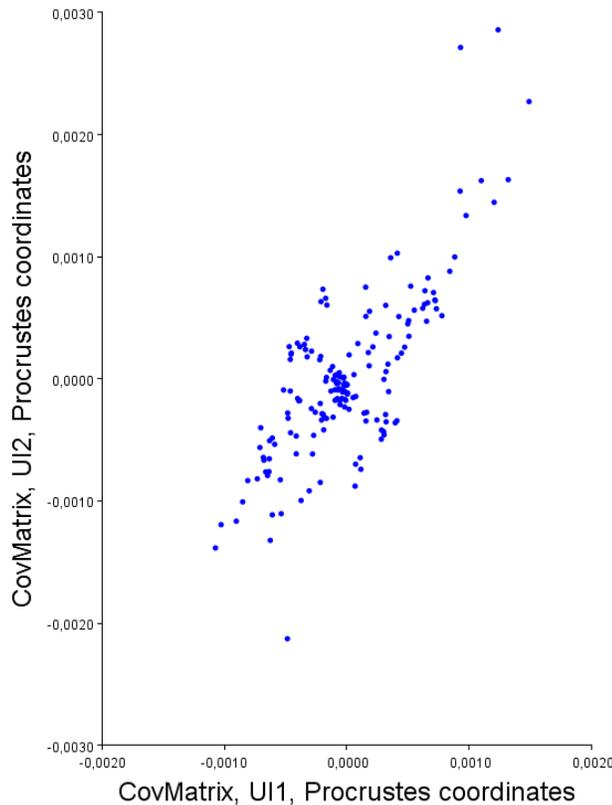
Para conocer si existe una correlación entre los diferentes rasgos estudiados, se realizaron análisis de correlación de matrices entre UI1 y UI2, entre UI1 y UM1, y entre UI2 y UM1 (ver **tabla 14**).

Tabla 14: Análisis de correlación de matrices:

	UI1	P valor
UI2	0,76655292	0,0053
UM1	0,56678482	0,1839

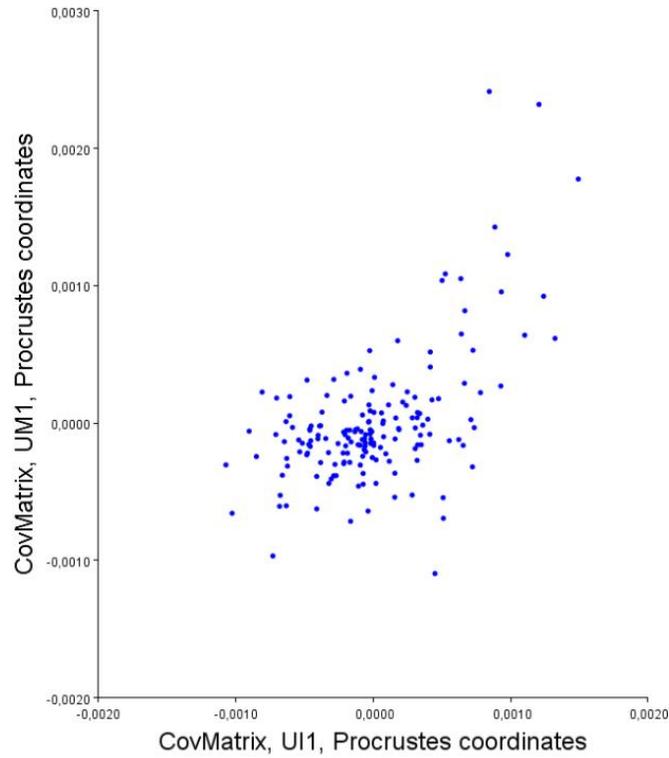
En el caso de la relación de UI1 con UI2, ya que el p valor es $<0,05$, se rechaza la hipótesis nula de ausencia de similitud. En la **figura 21** es posible observar una relación positiva y directa entre UI1 y UI2. En cambio, entre UM1 y UI1, no es posible rechazar la hipótesis nula, por lo que no existe una correlación clara entre el cambio en la forma de UI1 y UM1, como se observa en la **figura 22**.

Figura 21: Análisis de correlación de matrices de UI1 y UI2



Estos resultados indican que existe una correlación positiva entre los valores de UI1 y UI2, lo cual es consistente con la literatura expuesta en la sección de antecedentes.

Figura 22: Análisis de correlación de matrices entre UI1 y UM1



En el caso de UI1 y UM1 no es posible establecer una correlación entre la variación de la forma de UI1 y UM1.

5.3 Análisis de Componentes Principales

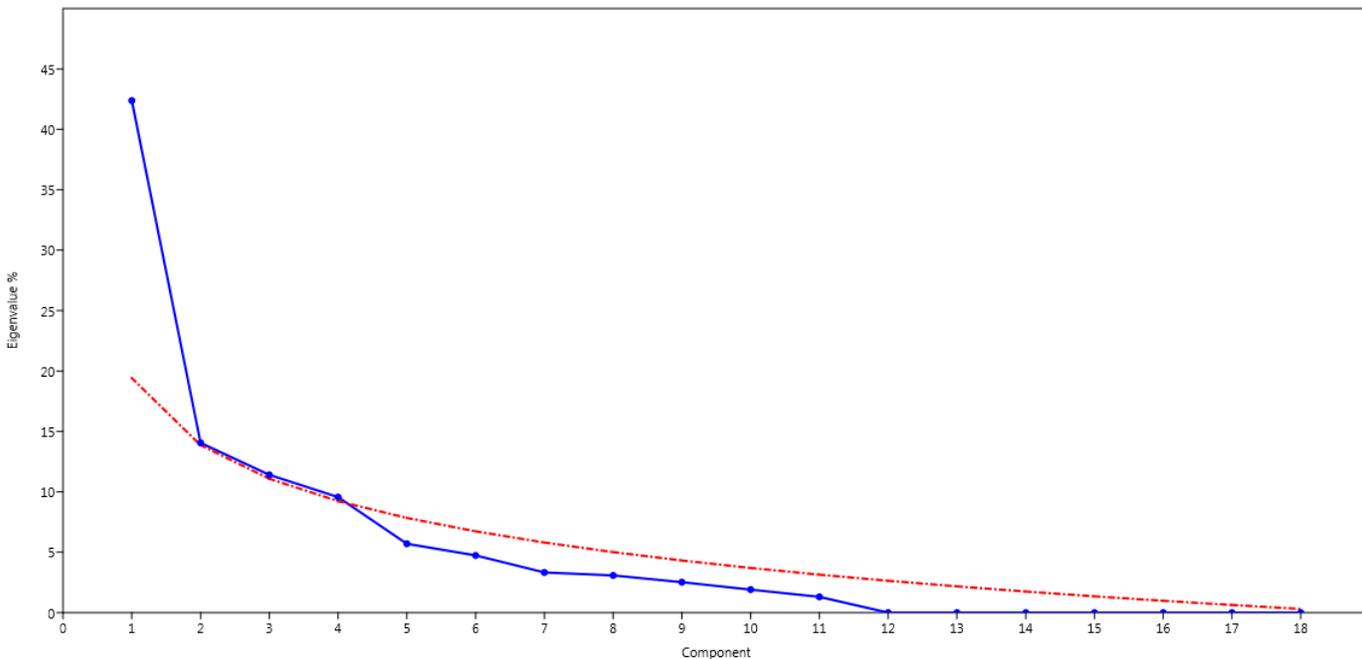
Incisivo Central UI1

En la **Tabla 16** se presentan los resultados del PCA para el grupo de hitos correspondiente al UI1. Se puede observar el valor propio y el porcentaje de la varianza que explica cada componente. En la **Figura 23** se muestran las funciones *Scree plot* y *Broken-stick model* para UI1. En el caso de este grupo de hitos homólogos, los primeros componentes que resultaron significativos fue solamente el PC1. Dicho componente explica un 42,38% de la varianza de la forma del incisivo central superior (**Tabla 16**).

Tabla 16:

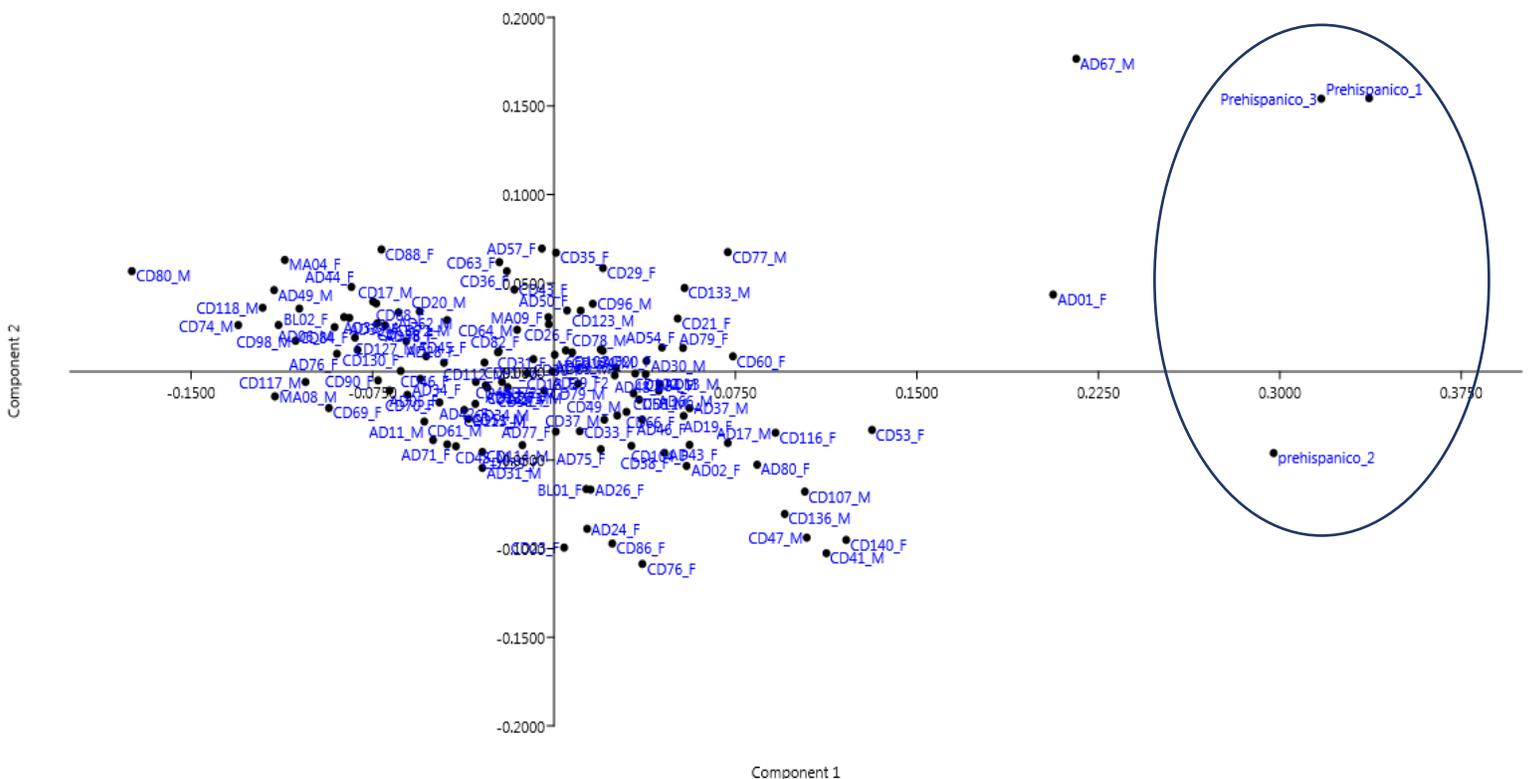
PC	Eigenvalor	% varianza
1	0,0068	42,38
2	0,0022	14,05
3	0,0018	11,40
4	0,0015	9,56
5	0,0009	5,70
6	0,0007	4,73
7	0,0005	3,32
8	0,0005	3,08
9	0,0004	2,52

Figura 23: *Scree plot con Broken-Stick Model* para de Componentes Principales de UI1



En la **figura 24** se puede observar el *Scatter Plot* o gráfico de dispersión de puntos para los componentes 1 y 2 de incisivo central superior. Se puede apreciar una distribución a lo largo del eje x (componente 1), el cual, según el *Scree plot con Broken-Stick Model* es el componente más significativo que mayor porcentaje de la variabilidad en la forma de los rasgos explica. Además, resalta la naturaleza de *outlier* de los sujetos Prehispánicos y de otros dos individuos (AD67_M y AD01_F), los cuales se corresponden con tener el rasgo de diente en pala muy marcado.

Figura 24: *Scatter Plot* de PC1 versus PC2 para UI1

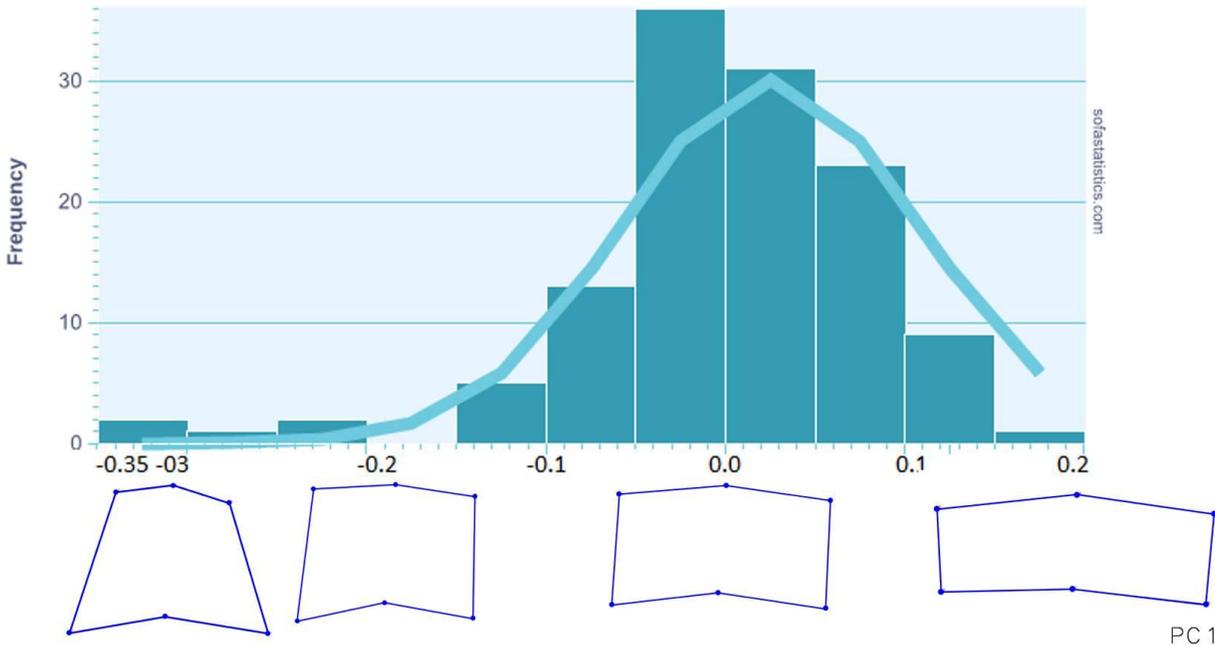


En la **figura 25** se muestra un histograma con la distribución del componente principal 1, con el cambio en la forma que se asocia a los diferentes valores de dicho componente. En el cambio de la forma a lo largo del eje x es posible apreciar la variabilidad del rasgo diente en pala, sin embargo, dentro de los componentes de la forma no fue posible encontrar uno que describiera la variabilidad del rasgo **Doble pala**.

Este diagrama (**figura 25**) resume de forma sencilla en qué forma varían los cambios que explican el mayor porcentaje de variabilidad en la muestra, el cual coincide con las diferencias observables del rasgo diente en pala. Se puede observar que las formas extremas de la distribución en el lado negativo coinciden con los sujetos prehispánicos,

quienes tienen un diente en pala muy marcado. En el otro extremo de la distribución se observa un mayor alargamiento y menor ancho de los rodetes laterales, lo cual coincide con una ausencia del rasgo de diente en pala. La vista de los dientes que se usó para hacer el diagrama es oclusal, es decir, los polígonos formados a partir de los hitos homólogos representan un diente visto desde el plano oclusal.

Figura 25: Diagrama de la distribución de los valores del PC1 para UI1, con el cambio de la forma del rasgo diente en pala a lo largo del eje x, según los diferentes valores del PC1.

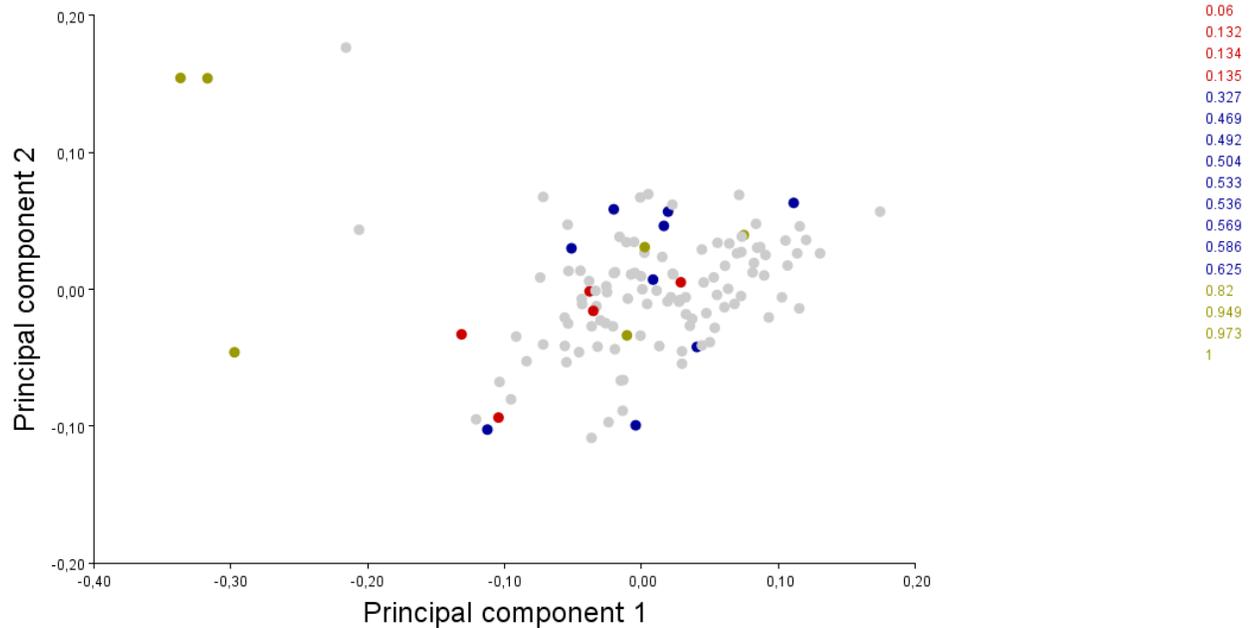


En la **figura 25** se puede observar que la forma con mayor frecuencia es la inmediatamente a la izquierda de la media y la media (valor 0,0 en los componentes principales), descendiendo drásticamente las frecuencias hacia los valores más extremos.

Finalmente, en la **figura 26**, se expone otra forma del gráfico de dispersión de los componentes de la forma 1 y 2 del incisivo central superior. En este gráfico se coloreó a los sujetos con AIMS según el índice de amerindicidad. Los sujetos cuyo dato genético mediante AIMS no es conocido fueron coloreados de gris.

De este modo se hace más clara aún la naturaleza de *outlier* de los individuos prehispánicos. Sin embargo, no es posible distinguir con claridad a los sujetos con bajo índice de amerindicidad de aquellos con uno alto o intermedio.

Figura 26: PC1 versus PC2 para UI1 coloreado por valores de ancestría



Sujetos con alto porcentaje de ancestría amerindia (entre 1 y 0.82): Verde. Sujetos con porcentajes entre 0.625 y 0.327: Azul. Sujetos con ancestría amerindia muy baja (0.06 a 0.135): Rojo

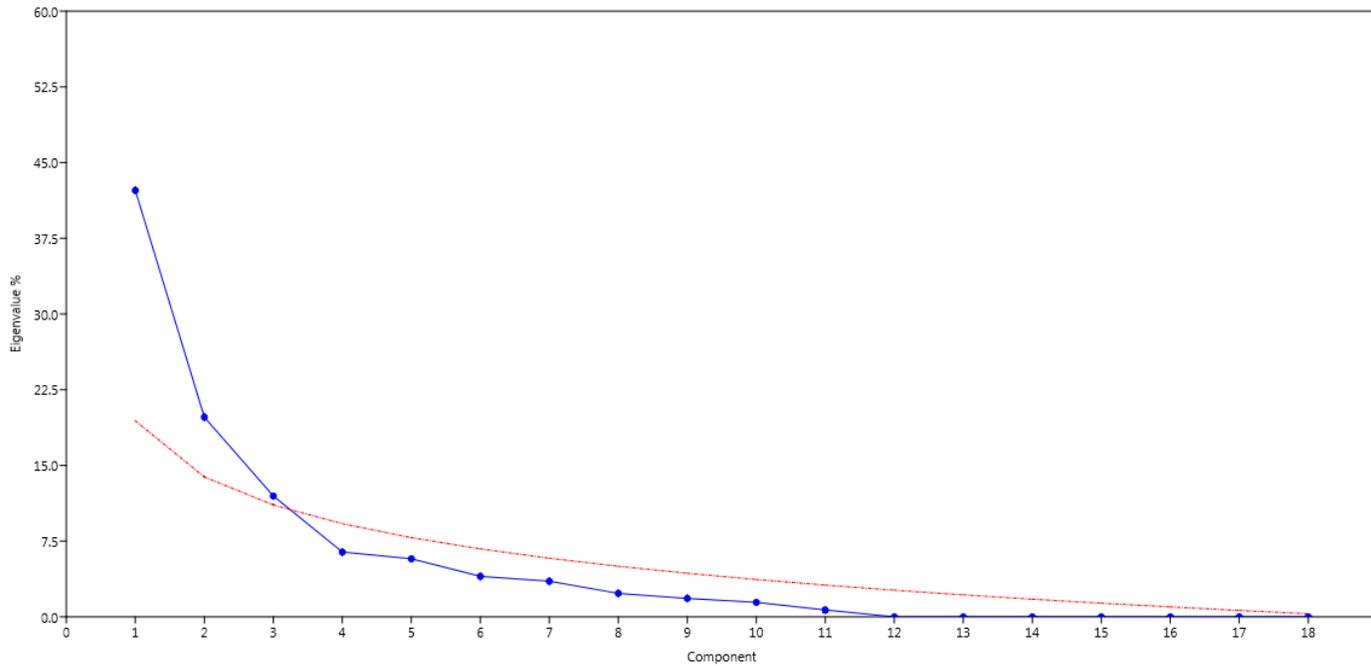
Incisivo Lateral Superior

En la **Tabla 17** se presentan los resultados del PCA para el grupo de hitos correspondiente al UI2. En la **Figura 27** se muestran las funciones *Scree plot* y *Broken-stick model* para UI2. En el caso de este grupo de hitos homólogos, los primeros componentes que resultaron significativos fueron el PC1 y el PC. En conjunto, los componentes 1, 2 y 3 explican un **74%** de la varianza de la forma del incisivo lateral superior (**Tabla 17**).

Tabla 17: Resultados PCA para UI2

PC	Eigenvalor	%varianza
1	0,00959371	42,248
2	0,00449262	19,784
3	0,00271896	11,973
4	0,00145815	6,4212
5	0,00130666	5,7541
6	0,00091155	4,0142

Figura 27: *Scree plot con Broken Stick model para UI2*



En la **figura 28** se puede observar el *Scatter Plot* o gráfico de dispersión de puntos para los componentes 1 y 2 de incisivo lateral superior. Se puede apreciar una distribución a lo largo del eje x (componente 1) y del eje y (componente 2), los cuales según el *Scree plot con Broken-Stick Model* son los componentes más significativos, que mayor porcentaje de la variabilidad en la forma de los rasgos explican. Además, nuevamente resalta la naturaleza de *outlier* de los sujetos Prehispánicos y de otros dos individuos y del sujeto AD67_M, los cuales como ya se mencionó anteriormente, se corresponden con tener el rasgo de diente en pala muy marcado. Entre los componentes 1, 2 y 3 tampoco fue posible encontrar una descripción de la forma del **rasgo de Doble Pala**.

Figura 29: Gráfico de dispersión de PC1 y PC2 de UI2, colores por ancestría con variación de la forma de diente en pala

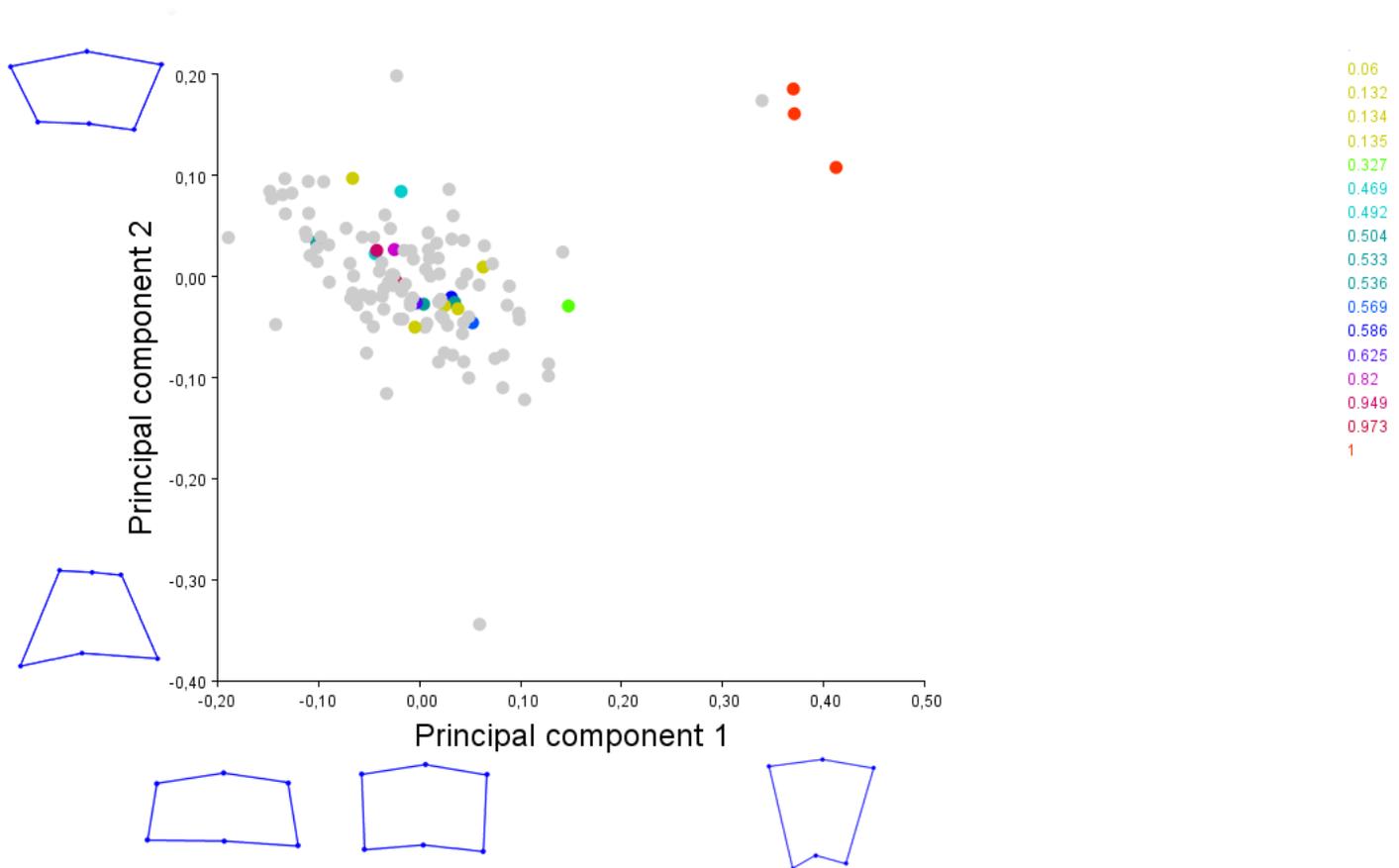
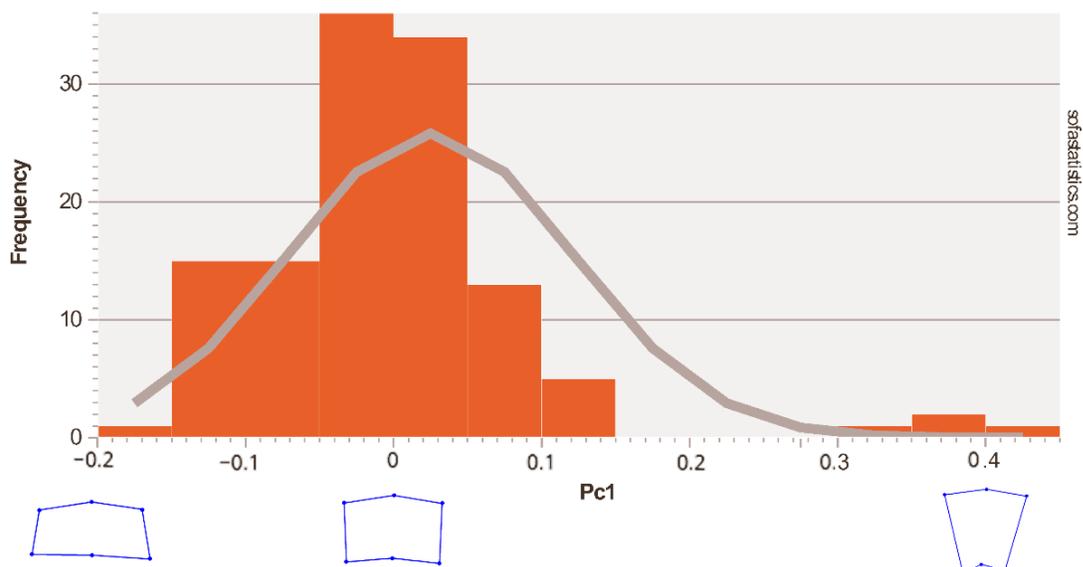


Gráfico de dispersión de PC1 y PC2 para UI1. Sujetos con alto porcentaje de ancestría amerindia (entre 1 y 0.82): **Rojo-magenta**. Sujetos con porcentajes entre 0.625 y 0.327: **Azul-celeste**. Sujetos con ancestría amerindia muy baja (0.06 a 0.135): **Amarillo-beige**.

Figura 30: Histograma de distribución del componente 1 para UI2 con cambio de la forma del rasgo diente en pala

Histograma PC1 UI2



En este histograma (**figura 30**) se puede observar una estructura similar a la de UI1, con una gran concentración en el punto 0.0 y unos pocos individuos como *outlier* en los extremos de la distribución. Además, la forma que mayor frecuencia alcanza es la cercana al punto 0.0.

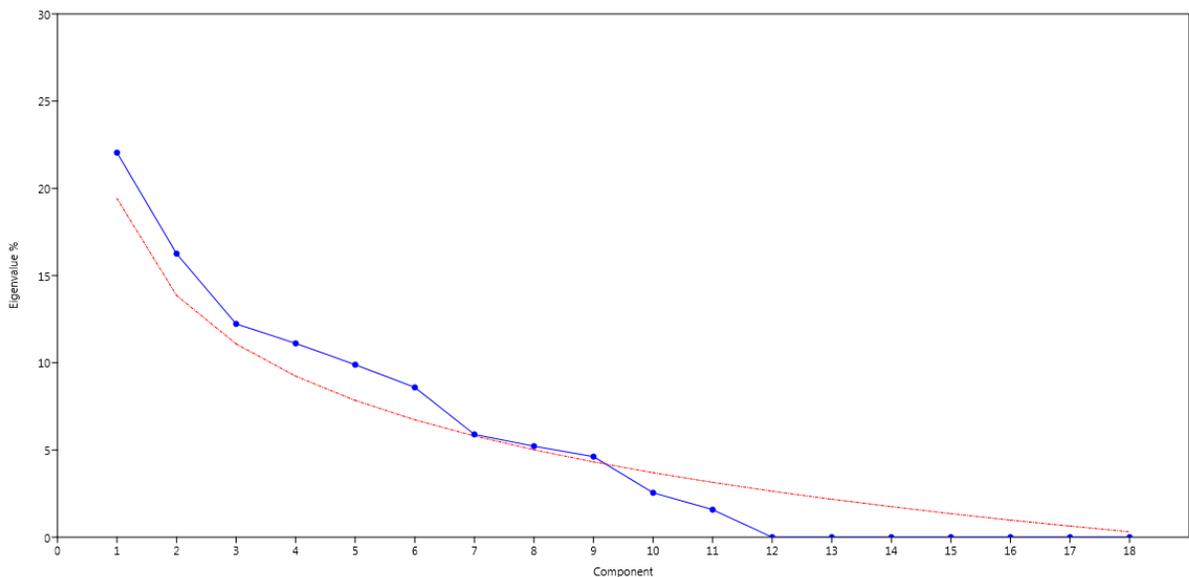
Primer Molar UM1

En la **Tabla 18** se presentan los resultados del PCA para el grupo de hitos correspondiente al UM1. En la **Figura 31** se muestran las funciones *Scree plot* y *Broken-stick model* para UM1. En el caso de este grupo de hitos homólogos, los primeros componentes que resultaron significativos fueron desde el PC1 al PC6. En conjunto, los componentes del 1 al 6 explican un 80,13 % de la varianza de la forma del primer molar superior (**Tabla 18**).

Tabla 18

PC	Eigenvalor	%varianza
1	0,0032	22,05
2	0,0023	16,25
3	0,0017	12,23
4	0,0016	11,11
5	0,0014	9,89
6	0,0012	8,59
7	0,0008	5,89
8	0,0007	5,21
9	0,0006	4,61
10	0,0003	2,55
11	0,0002	1,57

Figura 31: *Scree plot con Broken stick model* UM1



En la **figura 32** se puede observar el *Scatter Plot* o gráfico de dispersión de puntos para los componentes 1 y 2 de primer molar superior. Se puede apreciar una distribución no muy diferenciada a lo largo del eje x (componente 1) y del eje y (componente 2), siendo el eje x el con mayor dispersión. En este caso, no es posible diferenciar a los sujetos Prehispánicos del resto de la muestra, ni tampoco a los sujetos con índice de amerindicidad bajo, como se muestra en la **figura 33**.

Mediante la herramienta *Shape Changes* de los PCA, fue posible encontrar que el primer y el tercer componente tienden a describir la variabilidad del **rasgo de Carabelli**, sin embargo, no es tan claro como en el caso del diente en pala.

Figura 32: Scatter plot PC1 versus PC2 para UM1

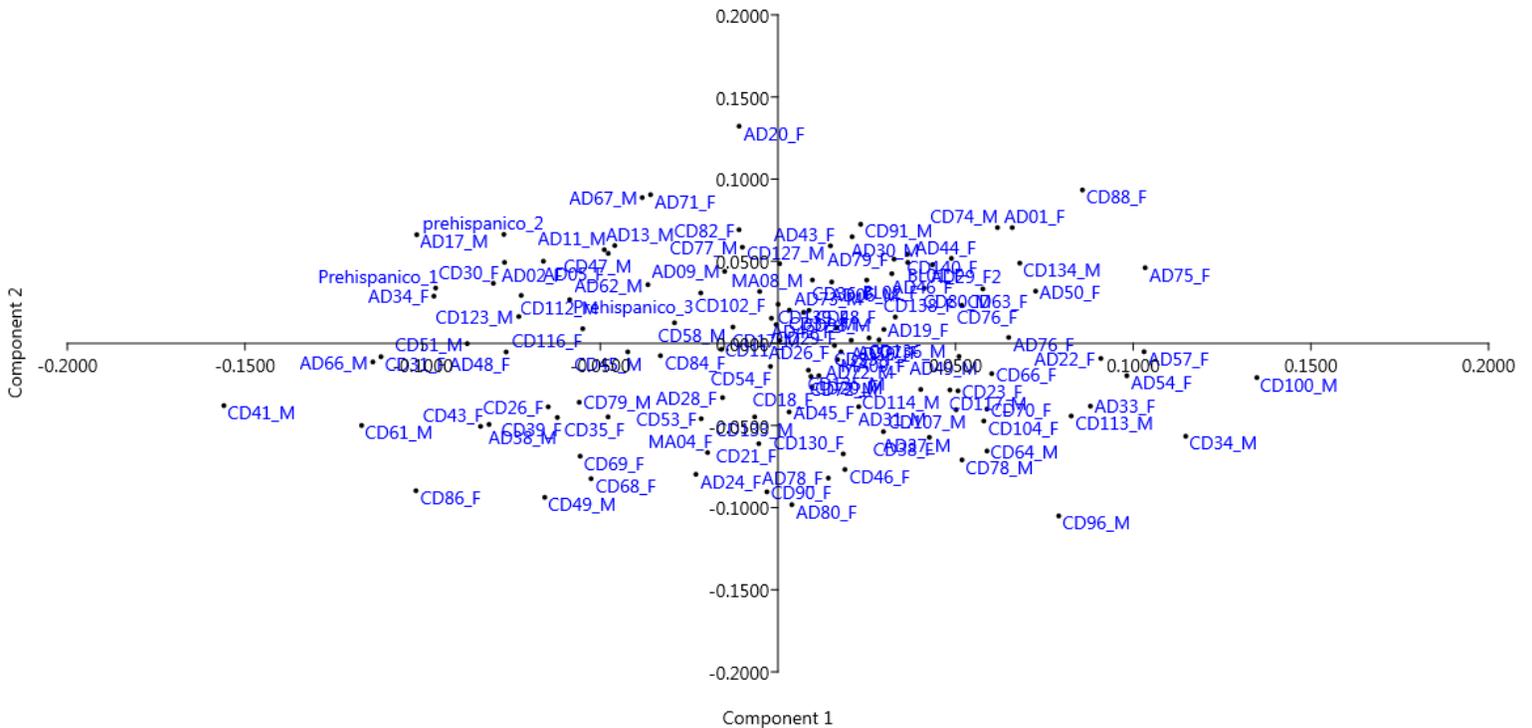


Figura 33: Gráfico de dispersión de PC1 y PC2 para UM1 con diagrama del cambio de forma a lo largo de ambos ejes, coloreado por índice de amerindicidad

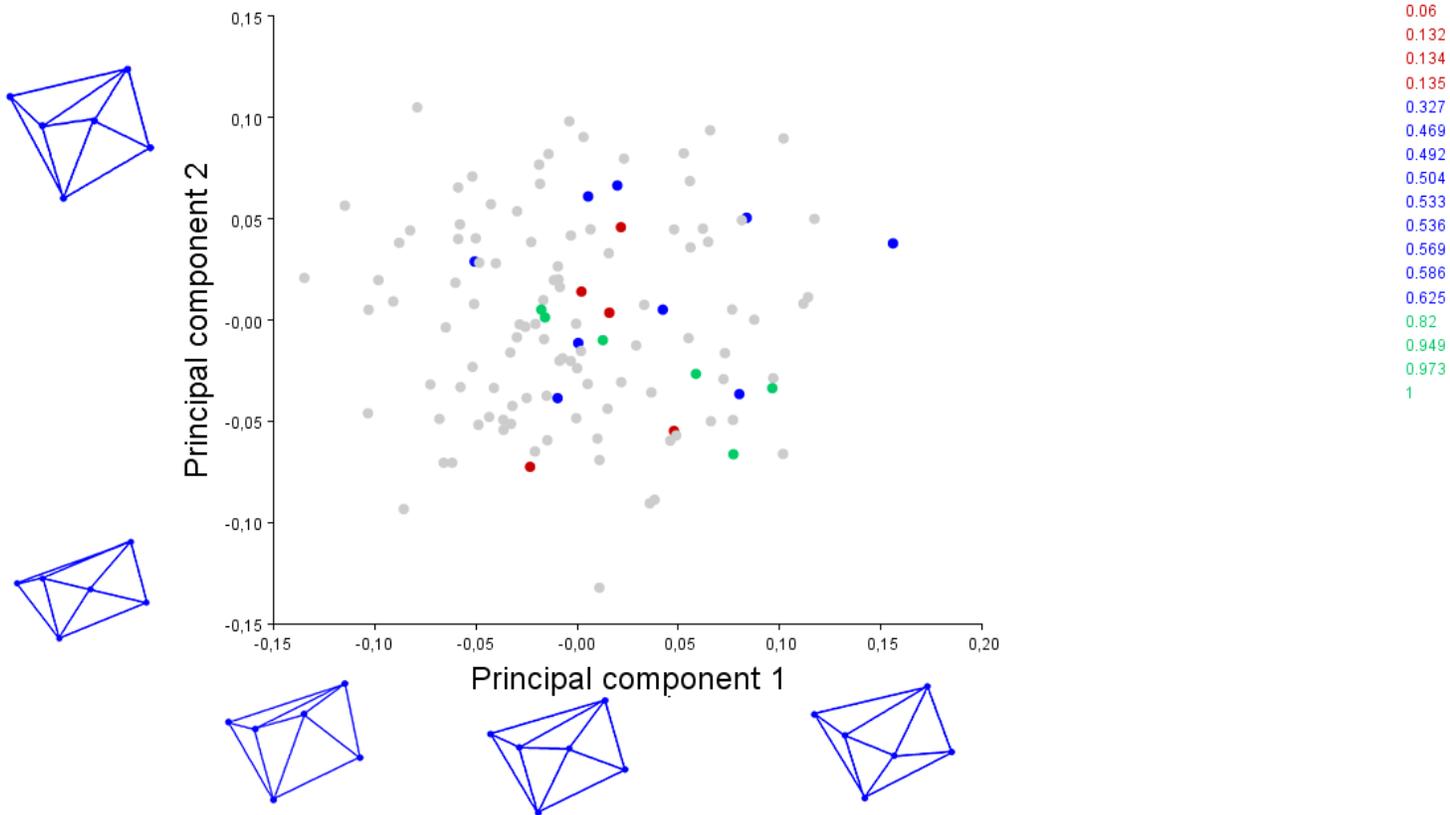


Gráfico de dispersión PC1 versus PC2 para UM1: Sujetos con alto porcentaje de ancestría amerindia (entre 1 y 0.82): Verde. Sujetos con porcentajes entre 0.625 y 0.327: Azul. Sujetos con ancestría amerindia muy baja (0.06 a 0.135): Rojo. Tanto el pc1 como el pc2 describen cambio en la forma y distancia del rasgo de Carabelli, siendo mejor el pc1. La dispersión de los datos es homogénea.

Figura 34: Gráfico de dispersión PC1 versus PC3, para UM1 coloreado según índice de amerindicidad, con cambio de la forma del rasgo Tubérculo de Carabelli.

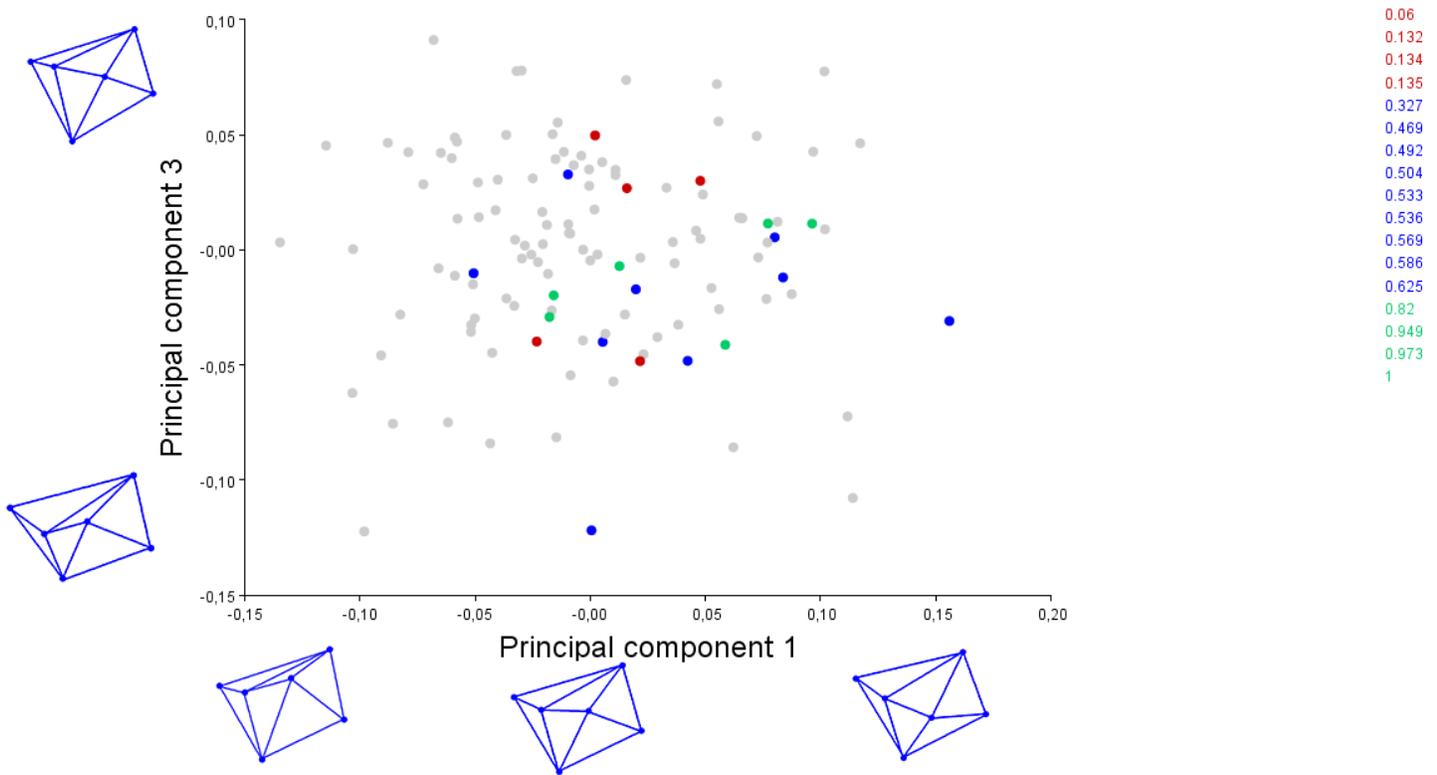


Gráfico de dispersión pc1 versus pc2 para UM1: Sujetos con alto porcentaje de ancestría amerindia (entre 1 y 0.82): Verde. Sujetos con porcentajes entre 0.625 y 0.327: Azul. Sujetos con ancestría amerindia muy baja (0.06 a 0.135): Rojo. El pc3 también da cuenta del cambio de la forma del rasgo de Carabelli, pero tampoco logra distinguir sujetos por su ancestría.

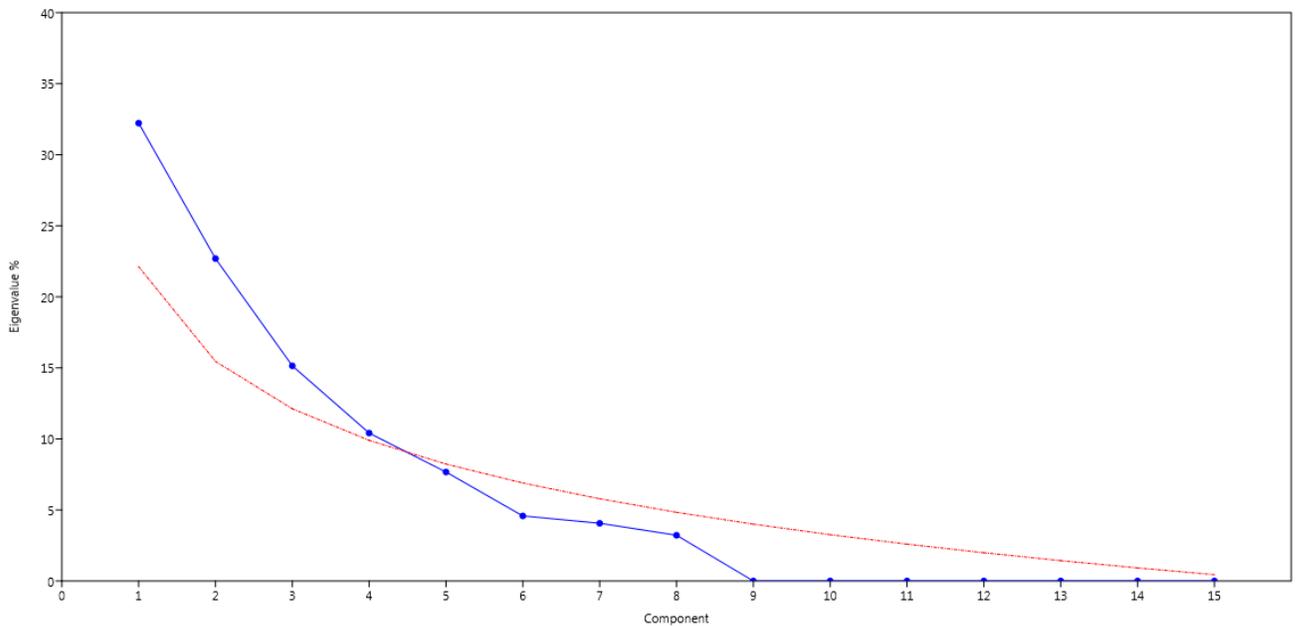
Segundo Molar UM2

En la **Tabla 19** se presentan los resultados del PCA para el grupo de hitos correspondiente al UM2. En la **Figura 35** se muestran las funciones *Scree plot* y *Broken-stick model* para UM2. En el caso de este grupo de hitos homólogos, los primeros componentes que resultaron significativos fueron el PC1, PC2 y el PC3. En conjunto, los componentes 1, 2 y 3 explican un 70,05% de la varianza de la forma del segundo molar superior (**Tabla 19**).

Tabla 19:

PC	Eigenvalor	% varianza
1	0,0102	32,22
2	0,0071	22,69
3	0,0048	15,14
4	0,0033	10,41
5	0,0024	7,67
6	0,0014	4,57
7	0,0012	4,06
8	0,0010	3,21

Figura 35: Scree plot con Broken stick model para UM2



Scree plot para UM2: Los primeros 3 componentes son significativos.

En la **figura 36** se puede observar el *Scatter Plot* o gráfico de dispersión de puntos para los componentes 1 y 2 de segundo molar superior. Se puede apreciar una distribución no muy diferenciada a lo largo del eje x (componente 1) y del eje y (componente 2), siendo el eje x el con mayor dispersión. En este caso, no es posible distinguir a los sujetos Prehispánicos del resto de la muestra, ni tampoco a los sujetos con índice de amerindicidad bajo. En la **figura 37**, el pc1 es el componente que mejor da cuenta de la reducción del hipocono, pero no es particularmente preciso ni distingue a los sujetos por ancestría.

Figura 36: Scatter plot de PC1 versus PC2 para UM2

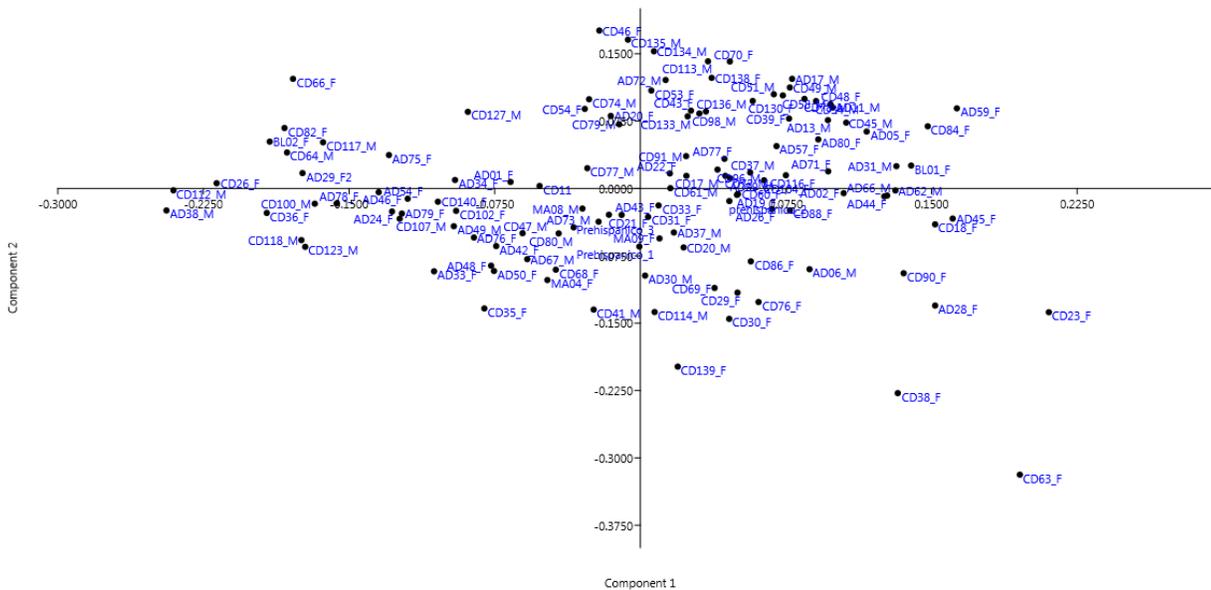


Figura 37: Gráfico de dispersión PC1 versus PC2 para UM2, con cambio de forma para el rasgo Hipocono, coloreado por ancestría.

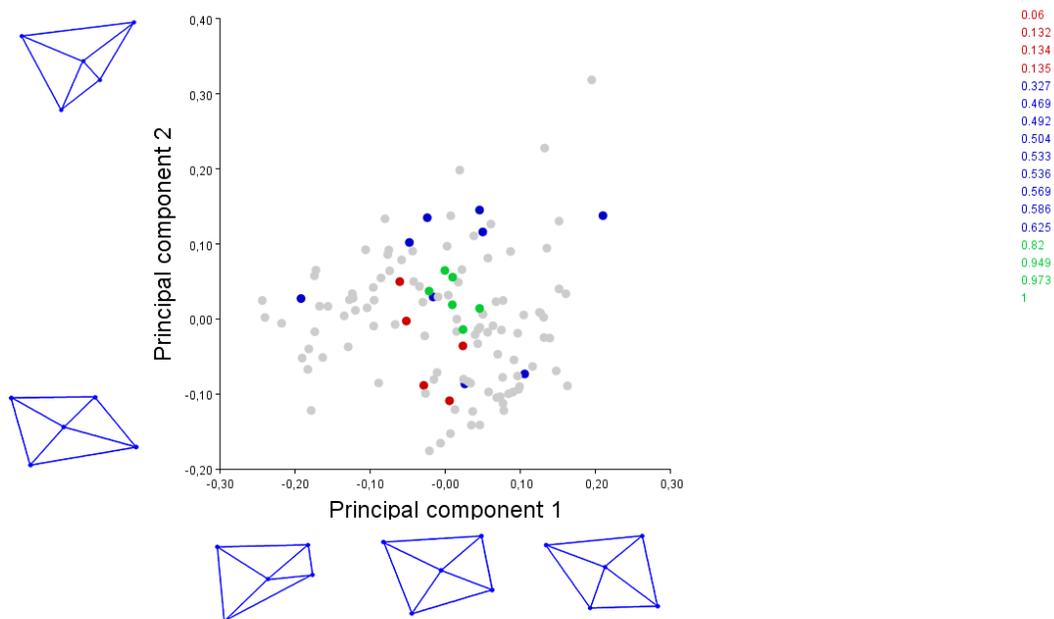


Gráfico de dispersión pc1 versus pc2 para UM2: Sujetos con alto porcentaje de ancestría amerindia (entre 1 y 0.82): Verde. Sujetos con porcentajes entre 0.625 y 0.327: Azul. Sujetos con ancestría amerindia muy baja (0.06 a 0.135): Rojo. El pc1 es que mejor da cuenta del cambio de la forma del rasgo de reducción del hipocono, pero tampoco logra distinguir sujetos por su ancestría. La distribución resulta bastante homogénea.

Figura 38: Gráfico de dispersión PC1 versus PC3 para UM2, con cambio de forma para el rasgo Hipocono, coloreado por ancestría.

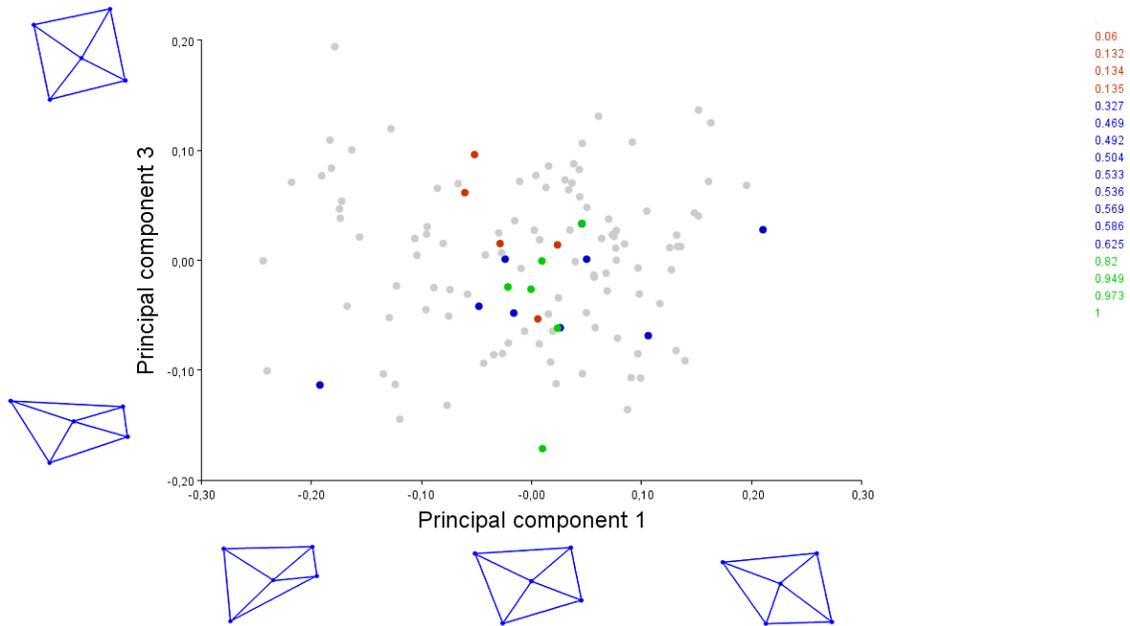
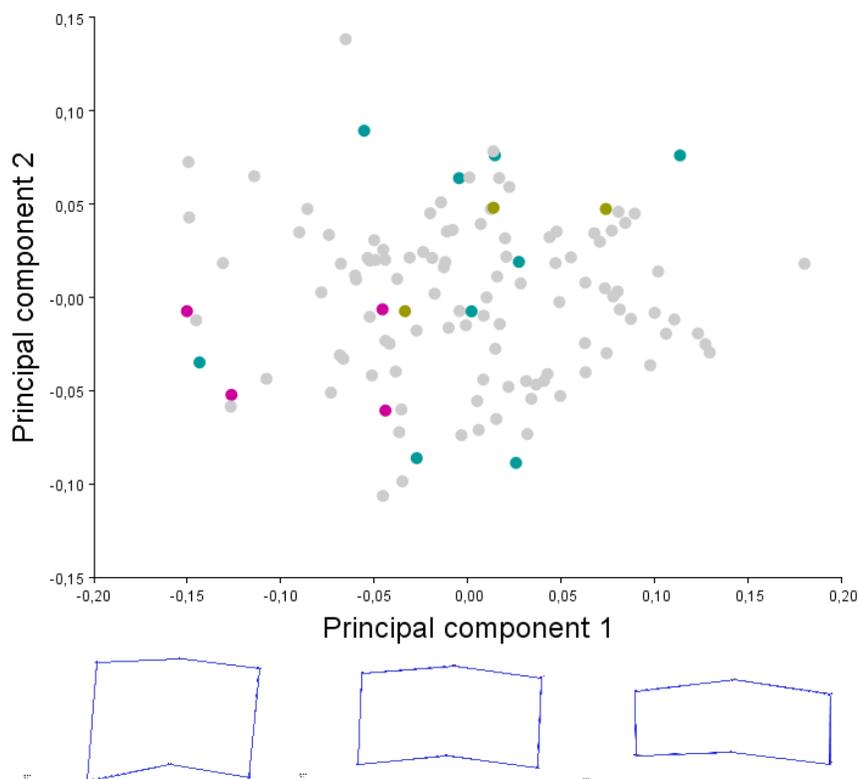


Gráfico de dispersión PC1 versus PC3 para UM2: Sujetos con alto porcentaje de ancestría amerindia (entre 1 y 0.82): Verde. Sujetos con porcentajes entre 0.625 y 0.327: Azul. Sujetos con ancestría amerindia muy baja (0.06 a 0.135): Rojo. cuenta del cambio en la reducción del hipocono, pero tampoco logra distinguir sujetos por su ancestría, siendo la distribución bastante homogénea, como en el gráfico de la **figura 37**.

Análisis de Componentes principales sin sujetos prehispánicos

Dado el comportamiento de *outlier* de los sujetos prehispánicos en la muestra, se decidió realizar nuevamente el PCA sin incluirlos, para observar cómo se comportaba dicha distribución.

Figura 39: Gráfico de dispersión PC1 versus PC2 para UI1, sin sujetos prehispánicos, coloreado por ancestría.

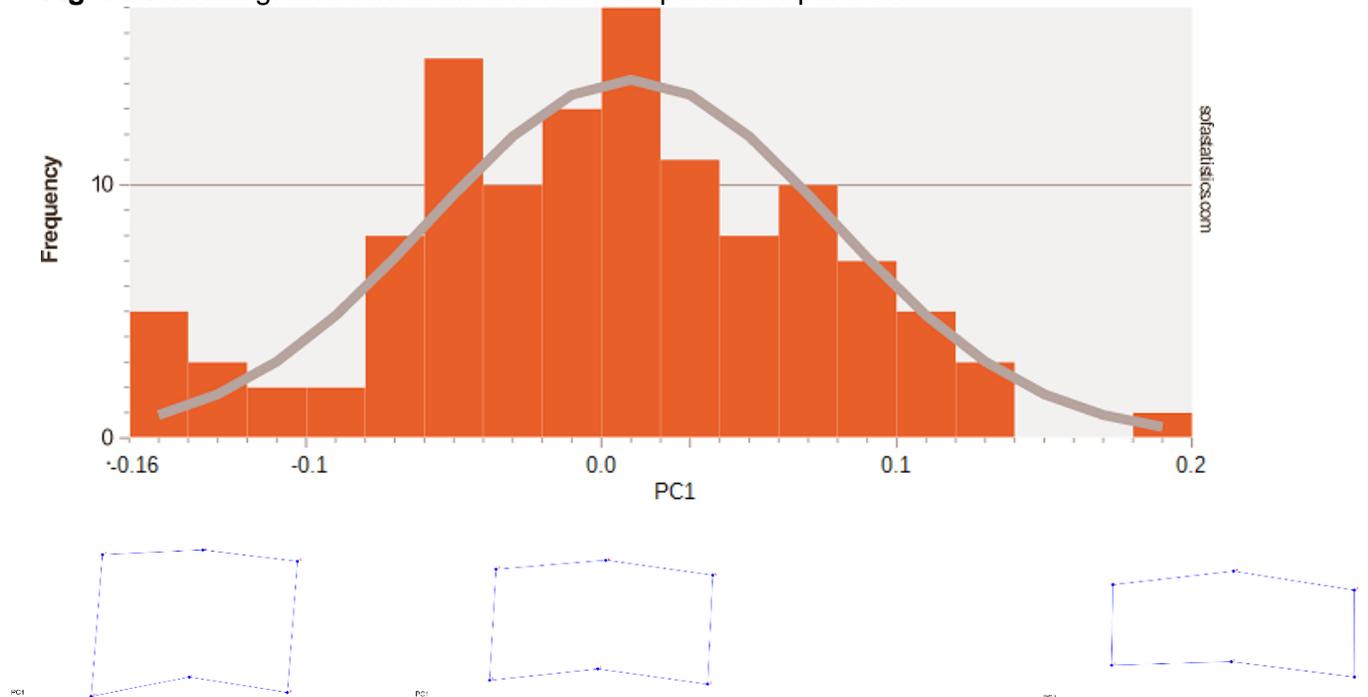


Como se observa en la **figura 39**, la dispersión de la muestra cambia, se normaliza (como se evidenció anteriormente en 4.1 análisis preliminares: Pruebas de Normalidad), y se insinúa una diferenciación más clara entre los sujetos de bajo índice de amerindicidad versus aquellos con un alto índice de amerindicidad. Cabe resaltar que se observa que **los sujetos con valores intermedios de amerindicidad se encuentran con igual o mayor dispersión que los sujetos de índices de amerindicidad más extremos.**

En la **figura 40**, se observa un histograma del componente 1 para UI1, donde se observa una distribución menos concentrada, pero con un rango menor de valores (-0,16 a 0,18), donde la forma que tiene mayor frecuencia se encuentra menos distribuida.

El cambio en la forma se evidencia tanto en la figura **39** como en la **40**, siendo más sutil que el cambio observado cuando se incluyen los sujetos prehispánicos en el análisis.

Figura 40: Histograma con distribución de Componente 1 para UI1



5.4 ANOVA

Para realizar el Análisis de la Varianza de la forma de Procrustes, se creó una base de datos con los individuos genotipificados (19) y los 3 sujetos prehispánicos, de modo de poder contar con el dato genético para poder estimar los grupos del ANOVA y observar la magnitud y significancia de las diferencias en la forma de los rasgos dentales entre estos grupos.

A los sujetos prehispánicos se les asignó un índice de Amerindicidad de 1. Los individuos con un índice de Amerindicidad (calculado mediante AIMS, ver sección 3, Materiales) entre 0.06 y 0.135 fueron clasificados como 'Europeos', aquellos que se encontraban entre 0.3 y 0.6 como 'Mestizos' y finalmente los que se encontraban entre 0.82 y 1 como 'Amerindios'.

Entonces, entre los 3 grupos de Amerindicidad estimada, se obtuvieron los resultados expuestos en las **Tablas 20 y 21**. En ésta, "SS" corresponde a la suma de cuadrados ("*Sum-of-squares*"), valor que identifica la variación total entre los grupos; "MS" corresponde a la media de cuadrados ("*Mean squares*"), calculada dividiendo la SS entre los grados de libertad ("df"); y los estadísticos "F" y "p" reflejan el radio y la significancia de las diferencias en las medias de cada grupo. Comúnmente, las diferencias significativas en las medias de los grupos se pueden interpretar a partir del valor de la suma de los cuadrados "SS", y de un

valor de $F > 4$ y de $p < 0.05$. La **Tabla 20** muestra estos valores correspondientes a UI1, junto con el tamaño del centroide y la **Tabla 21** para UI2.

Tabla 20: ANOVA para UI1

Centroid size:					
Effect	SS	MS	df	F	P(param.)
Individual	1.270.374	0,635187	2	1,83	0,194
Residual	5.214.828	0,347655	15		

Shape, Procrustes ANOVA:							
Effect	SS	MS	df (param.)	F	P (param.)	Pillai tr.	P
Individual	0,39908504	0,0181402289	22	6,17	<.0001	1,66	0,0413
Residual	0,48545270	0,0029421376	165				

Tabla 21: ANOVA para UI2

Centroid size:					
Effect	SS	MS	df	F	P (param.)
Individual	2,921168	0,973723	3	3,35	0,021
Residual	34,600696	0,290762	119		

Shape, Procrustes ANOVA:					
Effect	SS	MS	df	F	P (param.)
Individual	0,38952584	0,0118038134	33	6,57	<.0001
Residual	2,35140204	0,0017963346	1309		

En el caso de los molares, las diferencias o bien no fueron significativas o F resultó menor a 4. Para las diferencias de la forma en UM1, F resultó muy pequeño (1,71). Para UM2, el valor de p del tamaño del centroide= 0,2949 y el valor de p para la forma fue = 0,4365, de modo que las diferencias no resultaron significativas. De estos resultados, se puede interpretar que la forma del diente presentó diferencias significativas entre grupos sólo para el caso de los componentes de la forma de los incisivos superiores siendo $p < 0,0001$ y $F = 6,17$ y $6,57 (>4)$. En cambio, la diferencia entre los grupos según el tamaño del centroide resultó insignificante para UI1 y con un F muy pequeño para UI2 (3,35).

5.5 Intervalos de confianza de la distribución y análisis del componente mestizo

Cuando la muestra posee una distribución normal, suponemos que representa la distribución normal de la población. Según lo anterior, el híbrido debe "caer" con probabilidades decrecientes en la primera (1 sigma), segunda (2 sigma) y tercera (3 sigma) desviación estándar.

Se calculó la desviación estándar de la muestra y posteriormente se calculó el porcentaje de valores que cae dentro del rango de \pm una desviación estándar. Esos individuos son mestizos "esperados" con mayor probabilidad. Además, se calculó el intervalo de confianza

para la muestra al 95%. En la **tabla 22** se detallan la media y desviación estándar de la muestra. En la **tabla 23** se indican los resultados de los intervalos de confianza al 95 y al 68%.

Tabla 22: Resumen Distribución PC1

	PC1
N	123
Media	0
Desviación Estándar	0,08
Error Estándar	0,007

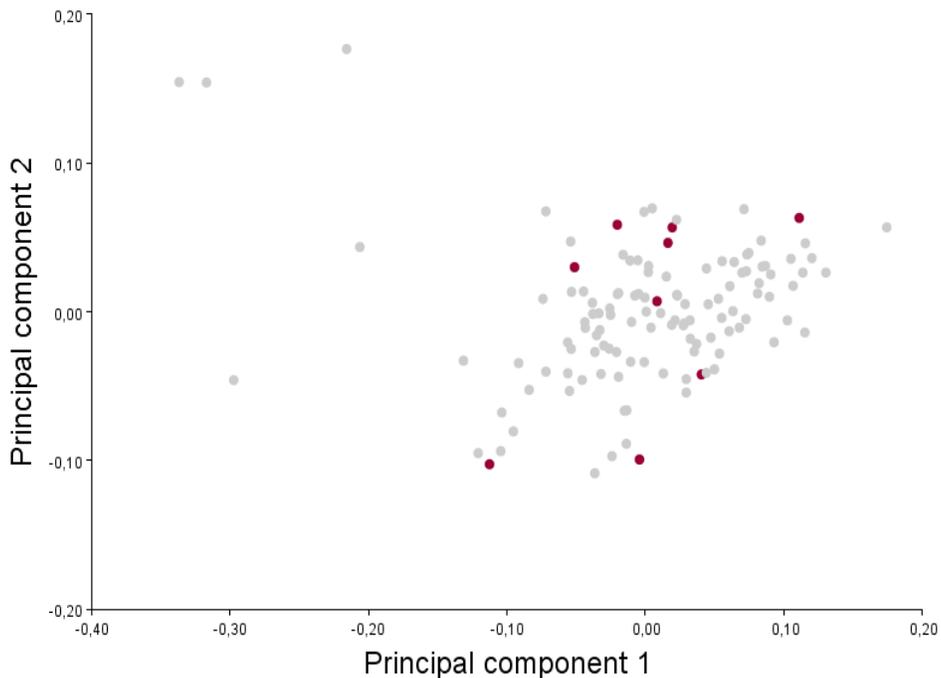
Tabla 23: Intervalos de Confianza PC1

Intervalos de confianza	Inferior	Superior
al 95%	-0,014	0,014
al 68%	-0,007	0,007

De los resultados obtenidos se puede señalar que el 68% de la distribución se encuentra entre los valores -0,007 y 0,007 del PC1, siendo este rango **menor** a una desviación estándar desde la media a cada lado de la distribución. Es más, el 95% de la distribución se encuentra entre -0,014 y 0,014, siendo este rango también menor a una desviación estándar de la media a cada lado de la distribución.

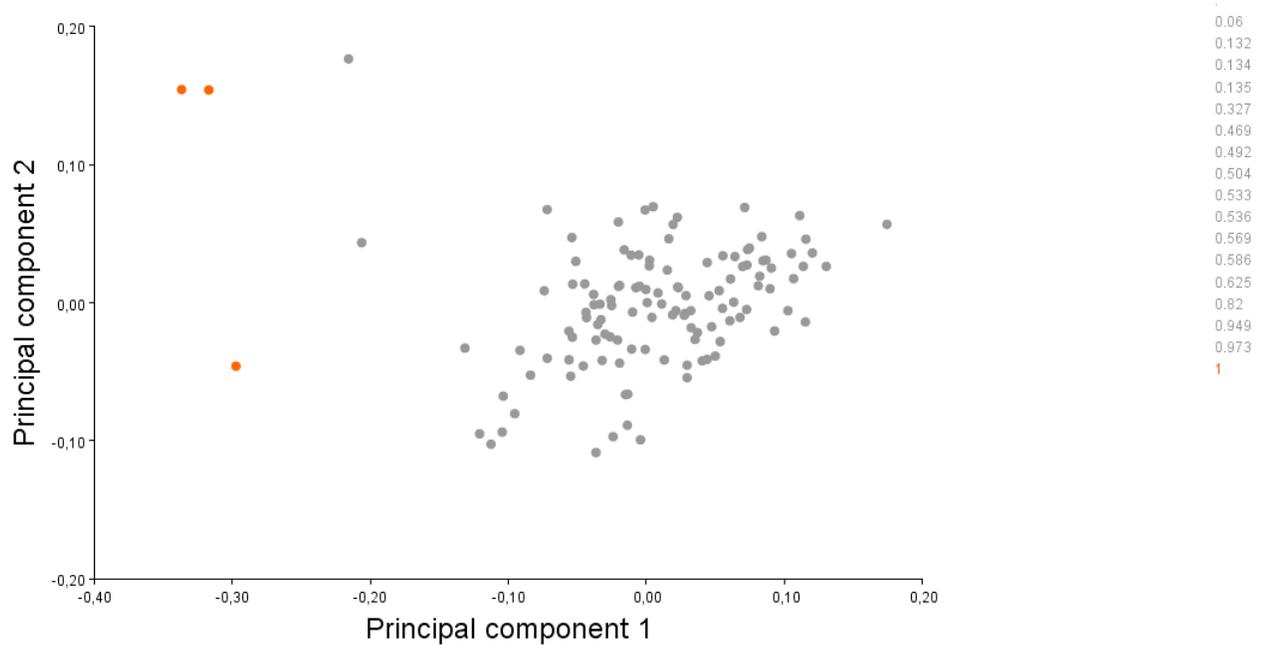
En la **figura 41**, se puede observar coloreados con rojo a los individuos mestizos determinados mediante AIMS. Los valores del PC1 entre los que se encuentran los mestizos con ancestría conocida son -0,112 y 0,111, lo cual es mayor a una desviación estándar de la media.

Figura 41: PC1 versus PC2 de UI1, coloreado en rojo a los sujetos mestizos.



En contraste, resalta la naturaleza de *outlier* de los individuos prehispánicos, estando mucho más allá del intervalo de confianza al 95%, como se puede observar en la **figura 42**, donde los sujetos prehispánicos se encuentran coloreados con naranja.

Figura 42: PC1 versus PC2, coloreado en naranja a los sujetos Prehispánicos



Finalmente, los individuos ‘europeos’ se encuentran entre -0,131 y -0,037 y los individuos amerindios se encuentran con la mayor dispersión si se incluye a los prehispánicos, entre 0,002 y -0,33. Si se excluye a los sujetos prehispánicos, la distribución de los individuos amerindios está entre el rango de 0,074 y -0,010

Intervalos de confianza para la distribución sin sujetos prehispánicos

Se encontró que la distribución sin sujetos prehispánicos posee media, desviación estándar e intervalos de confianza diferentes. En este caso, los intervalos se hicieron más pequeños (-+0,0061 para el 68% del total de la muestra), siendo aún más pequeños que la desviación estándar, como se puede observar en la **tabla 24** y la **tabla 25**.

Tabla 24: Resumen estadístico de la distribución de PC1 para UI1, sin sujetos prehispánicos.

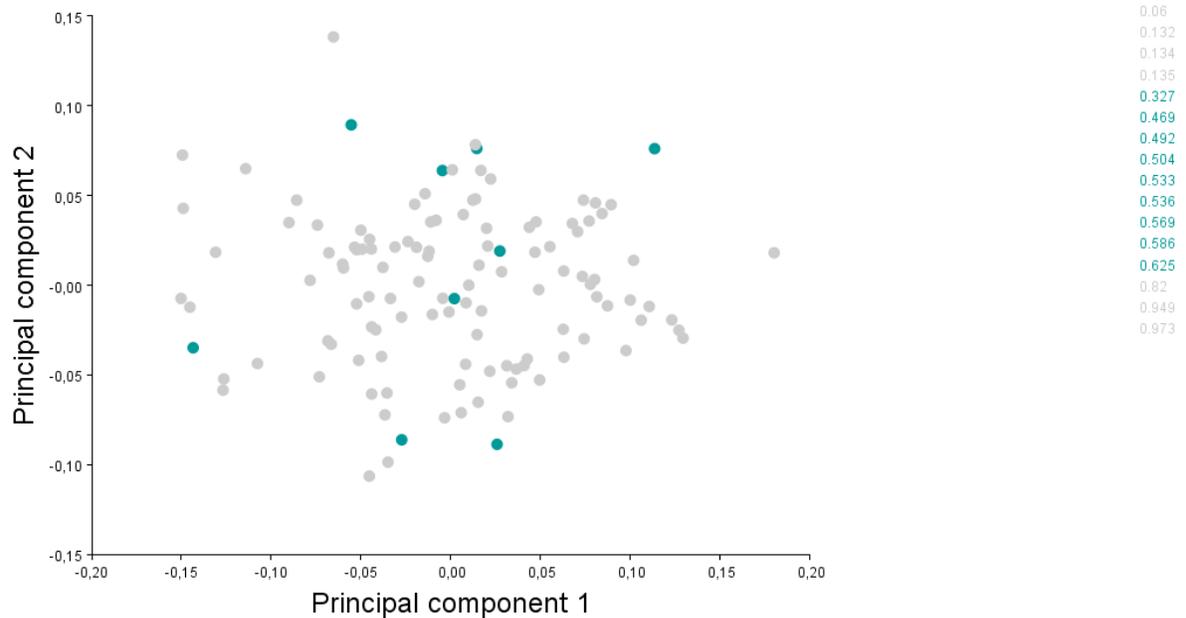
Column1	PC1
N	120
Min	-0,15
Max	0,18
Mean	1,09E-16
Std. error	0,006
Stand. dev	0,068

Tabla 25: Intervalos de confianza para distribución de PC1 de UI1 sin sujetos prehispánicos.

Confianza	Intervalo (+-)
Al 95%	0,012
Al 68%	0,006

Dentro de los sujetos con un índice de amerindicidad intermedio, **existen dos sujetos que caen más allá del 68% y más allá de una desviación estándar a cada lado de la media**, como se puede observar en la **figura 43**.

Figura 43: Gráfico de dispersión de PC1 v/s PC2 para UI1, con individuos de valores intermedios de índice de ancestría coloreados con turquesa.



6. Discusión

"We still carry the historical baggage of a Platonic heritage that seeks sharp essences and definite boundaries. (Thus, we hope to find an unambiguous "beginning of life" or "definition of death," although nature often comes to us as irreducible continua.) This Platonic heritage, with its emphasis in clear distinctions and separated immutable entities, leads us to view statistical measures of central tendency wrongly, indeed opposite to the appropriate interpretation in our actual world of variation, shadings, and continua. In short, we view means and medians as the hard "realities," and the variation that permits their calculation as a set of transient and imperfect measurements of this hidden essence. [...]"

But all evolutionary biologists know that variation itself is nature's only irreducible essence. Variation is the hard reality, not a set of imperfect measures for a central tendency. Means and medians are the abstractions"

Stephen Jay Gould
1985. "The Median Isn't the Message."

Cuando Stephen Jay Gould escribió esto, había sido diagnosticado de un cáncer cuya expectativa de vida tenía una mediana de 8 meses, si bien su argumento giraba alrededor de aquello, resulta importante destacar que aquello ciertamente implica una verdad irreductible de la naturaleza, que es la de la variabilidad.

Dicha variabilidad se encuentra con un problema epistémico muy importante al ser categorizada en entidades finitas (de herencia platónica, según Gould), pues se reduce brutalmente su complejidad y su relación con la realidad.

En el caso de la antropología biológica y muchas otras áreas humanas, reducir la variabilidad biológica y cultural humana resulta en graves consecuencias para las personas, ya sean clínicas, políticas o a nivel personal.

Evolución es historia natural, y en el caso de la especie humana y domésticas, microevolución es Historia, pues nuestra biología y nuestra historia como pueblos están inevitablemente imbricadas. La interpretación que hacemos de los hechos de esa historia y los hechos de nuestra biología es lo que podemos llamar microevolución y/o genética de poblaciones en humanos. Por lo anterior, resulta fundamental dar cuenta con la mayor fineza posible de la variabilidad de dicha historia, de modo de no reducir (e invisibilizar mediante dicha reducción) la realidad de muchas personas.

Si bien evolución no necesariamente significa cambios en la forma de los seres vivos a través del tiempo, la mayoría de las veces lo implica.

Es por esto que estudiamos dichos cambios para acercarnos a entender procesos micro evolutivos de la historia reciente de poblaciones como la nuestra, que es mestiza de una forma muy particular.

En esta memoria se estudió la variación en la forma de los dientes mediante un método cuantitativo e infinitesimal para entender y describir con mayor objetividad y riqueza esta historia y sus implicancias a nivel fenotípico.

Acercándonos más al estudio de la evolución humana de manera infinitesimal, Francis Galton (1885) propuso el modelo para explicar la variación continua en términos de distribución normal. Para comprender la ocurrencia de ciertas enfermedades bajo este esquema, Galton sugirió que existía un rasgo subyacente, ahora llamado rasgo de riesgo, que se distribuía normalmente. Según esta teoría, los individuos que se encuentran más allá de un umbral fijo desarrollarían una enfermedad, mientras que los individuos que se encuentran por debajo del umbral no lo harían. Este modelo es estrictamente fenotípico, pero el concepto puede asimilarse fácilmente en un marco genético cuantitativo suponiendo que el riesgo (o incluso la posición del umbral) es un rasgo genéticamente determinado por muchos genes de pequeño efecto.

Tal es el caso de los rasgos dentales como diente en pala, a pesar de que no sean patológicos, tienen un comportamiento similar en su distribución en una población mestiza, dado que el rasgo es dimórfico entre las poblaciones ancestrales.

Es posible conocer en más detalle la base genética del diente en pala a través del estudio de su distribución en una población mestiza considerando las amerindias y europea como las ancestrales, teniendo como referencia los fenotipos de dichas poblaciones ancestrales. Al conocer dónde se ubica el mestizo en la distribución se puede entender mejor la interacción de los genes que determinan este rasgo.

A continuación, se discuten los resultados de esta investigación.

A modo general, en esta investigación se encontró que el fenotipo morfológico dentario de una población mestiza se ajusta a lo esperado en una población distribuida normalmente. En el caso del rasgo diente en pala, cuando no se incluyen en el análisis a sujetos nativos americanos prehispánicos la distribución se normaliza. Dentro de la distribución, los sujetos actuales con diferentes niveles de ancestría amerindia, no se distinguen claramente entre sí. Es decir, es posible encontrar sujetos con un índice de ancestría alto muy cercano en la forma de sus dientes a un sujeto con un índice de ancestría bajo, a pesar de que el análisis de ANOVA sí es capaz de diferenciarlos. Esto nos permite inferir que, por un lado, el método infinitesimal de la morfometría geométrica tiene mayor potencia y precisión en el análisis que las categorías observables a ojo desnudo, por otro lado, que **cuando los fenotipos no son forzados a entrar en categorías discretas, se encuentra una mayor variabilidad que describe con precisión una mayor complejidad que la anteriormente descrita en la literatura. Es posible encontrar personas con ancestría amerindia alta, pero sin diente en forma de pala y viceversa.**

Entrando en detalle, se destaca que mediante el análisis de correlación de matrices **se encontró una correlación positiva entre UI1 y UI2**, es decir, los cambios en la forma de UI1 varían de forma similar con UI2, lo cual es consistente con la literatura, como se expuso en la sección de antecedentes. Según la teoría de campos morfogenéticos, la arcada dental se divide en clases dentales, las que operan como segmentos morfológicos, encontrándose

en primer lugar el grupo de los incisivos, luego el grupo de los caninos, posteriormente el de los premolares y finalmente el de los molares (Edgar y Lease, 2007, Townsend et al., 2009). Cada una de las estructuras que comparten un grupo presentan semejanzas entre ellas debido a la influencia del campo común y un diente clave o gradiente de este campo, **el cual guía la formación de las otras piezas dentales y es muy conservado y escasamente afectado por el ambiente**. En caso de los incisivos, **el incisivo central es el diente gradiente**, el canino es único, y para los molares, se ha indicado que el segundo molar es el que guía la configuración del grupo, estando la diferenciación de cada pieza dental dada por la posición que ocupa dentro de grupo o campo común (Townsend et al., 2009), determinándose con ello la cantidad de raíces, coronas, cúspides y la forma de estas en las piezas dentales. Es por esto que es consistente pensar en una correlación en la forma de diente en pala para UI1 y UI2, de modo que analizar solamente el UI1 puede ser suficiente para estudiar el rasgo de diente en pala.

Para conocer si existía alometría en los rasgos estudiados, se realizó una regresión lineal entre los componentes de la forma y el tamaño del centroide para cada rasgo. El tamaño del centroide funciona como un marcador del cambio en el tamaño, independientemente de la forma (Bookstein, 1991). Esta variable permite integrar al análisis dicho cambio. En el caso de los incisivos central y laterales no existe una correlación, por lo tanto, **no hay un efecto alométrico, lo cual permite inferir que la variabilidad observada en los componentes principales se debe principalmente al cambio en la forma y no en el tamaño**. Para los molares los resultados fueron a la inversa, es decir, sí existe un efecto alométrico en los componentes de la forma, por lo que una parte de la variabilidad observada en los Componentes Principales puede ser explicada por la influencia del cambio del tamaño en los rasgos dentales estudiados.

Lo anterior es inconsistente con lo encontrado por Park et al (2012), pues en ese estudio se asocia una variante asiática específica del gen EDAR (EDAR 370V/A) al aumento del tamaño mesiodistal y bucolingual de la corona dental de los incisivos. Para obtener esta asociación se usó morfometría lineal, **lo cual no puede descartar que aquella asociación encontrada tuviera más relación con el cambio en la forma del diente (es decir, diente en pala o doble pala), que con el cambio efectivo en el tamaño del diente**. Esto adquiere especial importancia, porque en la investigación de Parks et al (2012), se establece una relación entre la maloclusión y el efecto del genotipo EDAR en el aumento del tamaño de la corona de los dientes. Es posible que la reducción en la variabilidad con la consiguiente pérdida de información sutil en el cambio de la forma de los dientes (con independencia del tamaño) esté llevando a conclusiones equivocadas con impacto en la ortodoncia clínica.

Posteriormente, mediante el Análisis de Componentes Principales en los incisivos centrales (UI1) el **primer Componente fue el único significativo**, el cual explicaba un **42,3%** de la varianza total. Dicho componente, reflejó la forma rectangular de los incisivos en un extremo, versus un diente con rodetes laterales de gran ancho buco-palatino, es decir, diente en pala en el otro extremo del eje.

En la distribución de dicho componente se separan como **outlier los 3 sujetos prehispánicos** del resto de la muestra, quedando aquellos sujetos con un índice de amerindicidad alto bastante cerca y casi sobrelapados con los sujetos 'mestizos' y con aquellos con un índice de amerindicidad muy bajo. Cabe resaltar que el resto de los componentes si bien no son significativos, siguen diferenciando como outlier a los 3 sujetos prehispánicos. **Esto se debe a que el cambio en la forma de los individuos prehispánicos muestra una magnitud mucho más grande en relación al total de la**

muestra, mayor a aquellos individuos con un índice de amerindicidad muy alto. Las diferencias entre los sujetos actuales no son tan claras, cuando son comparados con los sujetos prehispánicos. Más aún, la distribución se encuentra muy concentrada en torno a la media (valor 0.0 del PC1). La naturaleza de *outlier* de los 3 sujetos prehispánicos, también se debe en parte al evidente problema de muestreo. Se espera que en estudios posteriores sea posible encontrar más individuos prehispánicos que se acerquen un poco más a los sujetos de alta ancestría amerindia.

En el caso del incisivo lateral, mediante el análisis de Componentes principales, se obtuvo que los primeros 3 componentes son significativos, de los cuales **solo el primero tendía a reflejar los cambios del rasgo diente en pala en los incisivos, el cual explica un 42,24%.** Nuevamente, en la distribución se observa que los sujetos prehispánicos se sitúan lejos del resto de la muestra como *outlier*, donde **no se diferencian claramente los sujetos de diferentes índices de amerindicidad.** También, como en el UI1, la distribución se concentró en torno a la media (valor 0.0 del PC1), donde los sujetos prehispánicos tienen los valores más extremos, expresando una mayor magnitud de cambio en la forma en relación a la muestra total.

Según Edgar (2016), los métodos de gradación para estimar rasgos dentales suelen sobreestimar la ancestría amerindia en una muestra mestiza hispanoamericana, como es el caso de la chilena. Eso podría explicar que con un método de análisis infinitesimal no sea tan evidente a priori las diferencias morfológicas dentro de los sujetos mestizos con diferentes valores de ancestría amerindia.

Entonces, resumiendo lo observado en los incisivos (que principalmente reflejan el cambio de la forma de pala), se encuentra que no existe una relación directa en el 100% de los casos entre el genotipo y el fenotipo, pues se encuentran sujetos con índice ancestría amerindia alta sin diente en pala y sujetos con índice ancestría amerindia baja con dientes similares a los mestizos. Esto puede tener varias explicaciones (efectos epigenéticos, por ejemplo), pero es inconsistente con un modelo de herencia mendeliano simple. Lo **observado en los datos es mejor explicado mediante un modelo de herencia cuantitativo**, es decir, con más de un par de alelos por locus.

En relación a la capacidad de la morfología dental para distinguir a sujetos prehispánicos del resto de la muestra, el caso de los molares es opuesto al de los incisivos, ya que los molares no son buenos indicadores de ancestría para esta población. En el primer molar superior resultaron significativos los 6 primeros componentes, donde los componentes 1, 2 y 3 tendieron a reflejar el rasgo analizado, pues se relaciona con la distancia entre las cúspides del molar y el hito asignado a la cúspide de Carabelli. En suma, estos componentes explican un 42,24%. Sin embargo, **en la distribución no es posible distinguir ni a los prehispánicos ni a los sujetos con diferentes índices de amerindicidad.** Además, la distribución está mucho más dispersa a lo largo del eje x.

El segundo molar superior obtuvo los primeros 3 componentes como significativos, de los cuales el primero tendió a reflejar los cambios en el rasgo morfológico dental analizado (consistía principalmente en la distancia entre el hito del hipocono y el resto de las cúspides del molar), explicando un 32,22% de la varianza. Sin embargo, **como en el primer molar superior no es posible distinguir ni a los sujetos prehispánicos del resto de la muestra,**

ni a los sujetos con diferentes valores del índice de amerindicidad. A su vez, se encuentra que la distribución es mucho menos concentrada que en los incisivos, sin *outliers* evidentes.

A partir del Análisis de la Varianza (ANOVA), se obtuvo que la variación en la forma de los rasgos dentales solo presenta diferencias estadísticamente significativas entre los grupos de Amerindicidad estimada mediante AIMS en los incisivos superiores (**F= 6,17 para UI1 y 6,57 para UI2, p <.0001**). Esto indica que, si bien no es posible distinguir a los sujetos actuales con diferentes índices de amerindicidad mediante la inspección visual de los gráficos de PCA, el análisis de los cambios en la forma sí puede distinguir cambios significativos en la forma del rasgo diente en pala entre 3 grupos de ancestría definidos mediante el índice de ancestría. Por otro lado, el tamaño del centroide no presentó diferencias significativas (**p = 0,19**) entre los grupos de diferente índice de ancestría, por lo que se puede concluir que no existen diferencias significativas respecto del tamaño de los rasgos entre los grupos de índice de ancestría amerindia. Por otro lado, **se confirma la incapacidad de distinguir en el análisis a los individuos de diferentes ancestrías de los rasgos molares.**

Aquella capacidad del análisis para diferencias grupos mediante el rasgo de diente en pala en el incisivo central habla de una gran magnitud de la expresión de dicho rasgo. **La magnitud de la expresión del diente en pala se ha observado reiteradas veces tanto en la literatura como en la estadística.** Esta gran capacidad de diferenciar entre poblaciones amerindias versus otras se puede deber a una **señal filogenética fuerte** de este rasgo producto de la genética subyacente a su expresión fenotípica, producto de la variante del gen EDAR (Kimura et al, 2009; Scott et al, 2016). La antigüedad de este gen ha permitido a diversos investigadores sugerir que posiblemente el rasgo de diente en pala en humanos modernos del este de Asia apareció después del Pleistoceno tardío (Tan et al., 2014). Resalta el hecho de que esta variante genética se haya mantenido por tanto tiempo, determinando hasta el día de hoy el fenotipo de poblaciones asiáticas. Esto indica que el gen que codifica para el rasgo diente en pala cuenta con una señal filogenética particularmente fuerte. La mantención de esta señal filogenética fuerte de estos rasgos es explicada por Scott et al. (2016) como **resultado de la deriva génica** producto de la migración humana temprana desde Asia y por el período significativo de aislamiento en Beringia hacia el Nuevo Mundo (aproximadamente 15.000 años, según Scott et al (2016)).

Bajo este modelo, se plantea que las poblaciones nativas de América poseen **una hiper-expresión del rasgo diente en pala (Scott et al, 2016)**, lo cual permite diferenciar esta población de otras del mundo. Los resultados del PCA indican y **confirman que existe una relación directa entre ancestría amerindia y magnitud de la expresión del rasgo diente en pala**, pues a mayor ancestría amerindia mayor magnitud de expresión de diente en pala. Al respecto, es consistente encontrar en los sujetos prehispánicos una expresión de mayor magnitud del rasgo en relación al resto de la muestra de sujetos actuales. Sin embargo, es interesante encontrar que los sujetos prehispánicos se comportan como *outliers* inclusive respecto de los sujetos de ancestría amerindia muy alta.

Frente a esto es importante considerar que **la población nativa americana prehispánica no era homogénea a la llegada de los españoles**, pues existía y existe un gradiente norte sur en las frecuencias alélicas en genes nucleares, así como en variantes de ADN mitocondrial (Berríos, 2016; de Saint Pierre et al, 2012; Manríquez et al 2011). La existencia

de una diferencia entre las poblaciones amerindias podría tener un efecto importante en la expresión del rasgo diente en pala entre las poblaciones de lo que actualmente es Chile, pues existen diferencias sustanciales en las frecuencias del haplogrupo B2, D1 y D1g entre poblaciones aymaras, mapuches y pehuenches (de Saint Pierre et al, 2012). Entonces, es plausible que los sujetos prehispánicos del Norte Grande (Valle de Azapa) tengan una mayor magnitud de expresión del rasgo diente en pala, (consistente con el modelo de Scott (2016) de la hiper-expresión del rasgo diente en pala) en comparación con las poblaciones más al sur. Dado que la población de Santiago es mestiza con poblaciones nativas americanas de la zona central, podría explicar la distancia entre los sujetos con alta ancestría amerindia y los sujetos prehispánicos del valle de Azapa. Sin embargo, el número de casos estudiados en esta memoria no son suficientes para respaldar dicha hipótesis, por lo que solo es posible aventurarla como interrogante para futuras investigaciones.

Con estas interrogantes es claro que es necesario que en el futuro se realicen otras investigaciones que cuente con una cantidad de muestras prehispánicas más representativas del territorio chileno en el pasado, de modo de poder conocer la variabilidad del rasgo diente en pala dentro del territorio y entre las comunidades que dieron origen a las poblaciones actuales. Aún más, sería interesante comparar el grado de expresión del rasgo diente en pala mediante un método infinitesimal a lo largo de Latinoamérica en el presente y en poblaciones prehispánicas, ya que lo largo del Holoceno, las poblaciones que llegaron al continente se trasladaron a nichos geográficamente diversos y relativamente aislados, acelerando la deriva genética, lo cual podría tener un impacto a modo de *cline* en la expresión del diente en pala de Norte a Sur, o de Oeste a Este, como se evidencia en los estudios de ADN mitocondrial y de cromosoma Y (Berríos, 2016). Frente a lo anterior, es importante considerar que los sujetos representantes de **las poblaciones arqueológicas deben ser intervenidos lo más mínimamente posible, y con dichas mínimas intervenciones es fundamental capturar el máximo de información para asegurar que futuras intervenciones no serán necesarias**. Debido a aquello, se subraya la propuesta del **uso de técnicas de antropología virtual para obtener una gran cantidad de información objetiva que puede ser utilizada infinitas veces de maneras diferentes sin perjudicar el estado de conservación de los sujetos arqueológicos**.

Respecto del componente mestizo, al analizar la posición de los **sujetos mestizos en la distribución**, es posible observar calculando los intervalos de confianza, que **se encuentran a menos de una desviación estándar de la media**, es más, siendo la desviación estándar = $\pm 0,08$, el 68% de los sujetos se encuentra entre los valores $-0,014$ y $0,014$ y el 95% del total de la muestra se encuentra entre los valores $\pm 0,014$. Sin embargo, en la distribución **es posible observar sujetos con índice de amerindicidad intermedio que se encuentran a más de una desviación estándar de la media** e incluso en valores más alejados de la media que los sujetos con valores extremos de índice de amerindicidad. Resulta de particular interés que, en la distribución a partir del rasgo de diente en pala, **los sujetos mestizos quedan situados más cerca de los sujetos europeos actuales que de los sujetos prehispánicos**.

Una situación similar ocurre cuando se excluyen a los sujetos prehispánicos de la muestra en el análisis. La muestra de sujetos sin los individuos prehispánicos se distribuye normalmente, los intervalos se hacen más precisos, pero siguen existiendo dos sujetos “mestizos” que se

encuentran a más de una desviación estándar de la media. De todas maneras, estos sujetos no son suficientes para rechazar la hipótesis nula de distribución normal en los componentes del tamaño y la forma. **Frente a este escenario, se rechaza la hipótesis alternativa de la investigación**, pues los componentes de la forma y del tamaño de los rasgos dentales de la población mestiza no ocupan una posición más cercana a una de las poblaciones ancestrales.

Respecto de las limitaciones de este trabajo, resulta evidente la necesidad de incluir más muestras de los representantes de cada extremo de la distribución, es decir, más impresiones dentales de sujetos prehispánicos a lo largo de Chile, y más impresiones dentales de sujetos de ascendencia genética conocida representantes de los extremos amerindios y europeos en la actualidad.

En el caso de los molares, UM1 y UM2, se plantea que es posible que la configuración de hitos utilizada no sea suficiente para dar cuenta de la variabilidad del rasgo, o el rasgo tiene un origen no relacionado con la ascendencia, aunque pueda ser de carácter hereditario.

En caso del rasgo de Carabelli, según Marshall (2018) los análisis cuantitativos reflejaron que el rasgo no tiene una frecuencia significativamente mayor en individuos europeos que en individuos amerindios de la muestra de Santiago de Chile. Por otro lado, las frecuencias de presencia de este rasgo en poblaciones europeas son relativamente bajas (alrededor del 20% de presencia), por lo que es posible esperar que en una muestra mestiza no tenga un poder diferenciador muy alto. En la literatura se plantea que existe una dificultad para cuantificar el rasgo de Carabelli y que diversos estudios que se propusieron entender el comportamiento fenotípico de este rasgo usando métodos complejos, han discutido sobre su cuantificación, y sobre las posibles causas subyacentes a su expresión fenotípica (Marado y Campanacho, 2013; Paul, Astorino y Bailey, 2016). Una de las causas subyacentes a la variación fenotípica observada podría tener relación con la odontogénesis de las cúspides de los molares (Moorman et al, 2013).

Respecto del segundo molar, la ausencia de resultados significativos es consistente con el trabajo de Marshall (2018). Si bien es posible apreciar el rasgo de reducción del hipocono en la forma del diente con métodos de Morfometría Geométrica, en el trabajo antes mencionado la presencia del rasgo no se correlacionó de forma estadísticamente significativa con la amerindicidad estimada ni con la matriz de distancias obtenida mediante el sistema ASUDAS. Por lo tanto, resulta esperable que en este trabajo el rasgo de reducción del hipocono no fuera capaz de separar a ningún grupo actual o prehispánico de la muestra. Del mismo modo que con el rasgo de Carabelli, el hecho de que este rasgo relacionado a poblaciones europeas sea de baja frecuencia en poblaciones a nivel global, hace que la ausencia del rasgo no sea un buen indicador, o un indicador directo, de ascendencia asiática o menos aún nativa americana.

Como se mencionó anteriormente, en futuras investigaciones con muestras más representativas de las poblaciones ancestrales, se podrían obtener resultados aún más contundentes en el área de ascendencia y antropología dental. Además, es importante que dichas investigaciones se realicen mediante un método que capture la variación infinitesimal. También, sería muy interesante poner a prueba la relación entre el SNP del gen EDAR y la

hiper-expresión del diente en pala y doble pala (Kimura, 2009; Parks, 2012; Tan, 2014) con un método de morfometría geométrica y énfasis en una población mestiza como la chilena.

7. Conclusiones

Finalmente, en este trabajo fue posible analizar la magnitud de la expresión de los componentes de forma y tamaño del rasgo de diente en pala, describiendo su varianza y comparando su distribución con individuos de ancestría conocida en una muestra actual con 3 sujetos prehispánicos, de manera infinitesimal con énfasis en el sujeto mestizo. Se concluye que la hipótesis alternativa resultó rechazada para esta muestra, pues se ajusta a lo esperado bajo un supuesto de normalidad y herencia cuantitativa, por lo que se obtiene una distribución de la morfología dental donde el 68% de los sujetos no se encuentran a más de una desviación estándar de la media.

Mediante el presente trabajo se confirma que el rasgo de diente en pala sigue siendo el mejor marcador de ancestría amerindia dentro de los rasgos dentales, que no presenta dimorfismo sexual y no es afectado significativamente por la variación del tamaño coronal en la muestra. Además, se encuentran diferencias entre la magnitud de la expresión del rasgo diente en pala entre sujetos prehispánicos y sujetos actuales.

Se concluye que, al estudiar la morfología dental en poblaciones mestizas mediante Morfometría Geométrica, se aprecia con precisión y objetividad una mayor complejidad. Dicha complejidad posee mayor fidelidad con la realidad, fidelidad que se pierde cuando se restringe una naturaleza continua al estudio en categorías discretas. Por otro lado, cuando se estudian poblaciones arqueológicas es fundamental adquirir la mayor cantidad de información con el menor impacto en los sujetos de estudio, por lo que la utilización de técnicas infinitesimales de antropología virtual resultan muy adecuadas.

Por lo tanto, para investigaciones futuras, se propone replicar esta investigación con un mayor número de muestras de origen prehispánico, amerindio actual y europeo actual, de modo de poder esclarecer la relación entre el cambio en la forma del diente en pala de los sujetos prehispánicos y los sujetos actuales, ya que los resultados, a pesar de provenir de una muestra reducida, parecen indicar una diferencia importante en la magnitud de la expresión del rasgo diente en pala entre sujetos 'amerindios' actuales y prehispánicos. De esta forma es posible seguir aportando al estudio de poblaciones mestizas sin categorías

finitas o definidas a priori, de modo de poder describir y comprender con mayor alcance y riqueza la variabilidad y diversidad de las poblaciones humanas.

8. Bibliografía

Adams, D.C., Rohlf F.J., Slice D.E. (2004). Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution. *Italian Journal of Zoology*. vol 71(1): 5-16.

Adams, D. C., Rohlf, F. J., y Slice, D. E. (2013). A field comes of age: Geometric morphometrics in the 21 st century. *Hystrix*, 24(1). <http://doi.org/10.4404/hystrix-24.1-6283>

Adhikari, Kaustubh., Fuentes Guajardo, M., Quinto-Sánchez, M., Mendoza-Revilla, J., Chacón-Duque, J. C., Acuña-Alonzo, V. y Gómez-Valdés, J. (2016). A genome-wide association scan implicates DCHS2, RUNX2, GLI3, PAX1 and EDAR in human facial variation. *Nature communications*, 7, 11616.

Alt, K. W., Brace, C. L., y Turp, J. C. (1998). The history of dental anthropology. *Dental Anthropology: Fundamentals, Limits, and Prospects*, (1858), 15-39.

Bermúdez de Castro, J.M. (1989) The Carabelli trait in human prehistoric populations of the Canary Islands. *Human Biology* 61, 117-31.

Berríos, S. (2016). El ADN de los chilenos y sus orígenes genéticos. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

Bianchi, F.J., Franco de Oliviera, T., Borges Pereira Saito, C., Rocha Peres, R.C., Peres Line, S.R., (2007). Association between polymorphism in the promoter region (G/C-915) of PAX9 gene and third molar agenesis. *Journal of Applied Oral Science* 15 (5), 382e386.

- Bookstein, F. L. (1991). *Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Carayon, D., Adhikari, K., Monsarrat, P., Dumoncel, J., Braga, J., Duployer, B., ... Zanolli, C. (2018). A geometric morphometric approach to the study of variation of shovel-shaped incisors. *American Journal of Physical Anthropology*. doi:10.1002/ajpa.23709
- Candia B, Roberto, & Caiozzi A., Gianella. (2005). Intervalos de Confianza. *Revista médica de Chile*, 133(9), 1111-1115. <https://dx.doi.org/10.4067/S0034-98872005000900017>
- Cavalli-Sforza, L. y M. W. Feldman (2003). The application of molecular genetic approaches to the study of human evolution. *Nature Genetics* volume33, pages266–275
- Cifuentes, L. (2016) Capítulo 2: El Genoma Nuclear de los Chilenos. En: Berríos del Solar, S. (ed.) (2016) *El ADN de los chilenos y sus orígenes genéticos*. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.
- Comisión Verdad Histórica y Nuevo Trato. (2008). *Informe de la Comisión de Verdad Histórica y Nuevo Trato con los Pueblos Indígenas*, Santiago, Chile.
- Dahlberg A. A. (1963) *Analysis of the American Indian Dentition*. En: *Dental Anthropology* (Editado por Brothwell D. R.) Vol. 5, pp. 149-177. Pergamon Press, London.
- Davenport, C.B. (1919) *The Genetical Factor in Dental Research*. *The Journal of Dental Research* vol. i, no. 1. New York.
- Dillehay TD, Ocampo C, Saavedra J, Sawakuchi AO, Vega RM, Pino M, et al. (2015) New Archaeological Evidence for an Early Human Presence at Monte Verde, Chile. *PLoS ONE* 10(11): e0141923. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141923>
- Edgar, H; Lease, L. (2007). Correlations between deciduous and permanent tooth morphology in a european american sample. *American Journal of Physical Anthropology*, (133),726-734.
- Edgar, H; Ousley, S. (2016). Dominance in Dental Morphological Traits. *Biological Distance Analysis*, pp.109-133. DOI: 10.1016/B978-0-12-801966-5.00017-2.
- Eyheramendy, S., Martínez, F. I., Manevy, F., Vial, C., y Repetto, G. M. (2015). Genetic structure characterization of Chileans reflects historical immigration patterns. *Nature Communications*, 6, 6472. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1038/ncomms7472>
- Fallabela F., Uribe M., Sanhueza L., Aldunate C., Hidalgo J. (2016). *Prehistoria en Chile: Desde sus primeros habitantes hasta los incas*. Editorial Universitaria. 978-956-1125-13-1
- Faul, F., Erdfelder, E., Buchner, A., & Lang, A.-G. (2009). Statistical power analyses using G*Power 3.1: Tests for correlation and regression analyses. *Behavior Research Methods*, 41, 1149-1160.
- Fisher, R. A. (1936). THE USE OF MULTIPLE MEASUREMENTS IN TAXONOMIC PROBLEMS. *Annals of Eugenics*, 7: 179-188. doi:[10.1111/j.1469-1809.1936.tb02137.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1936.tb02137.x)

Fiorenza, L., Benazzi, S., y Kullmer, O. (2009). Do it yourself: Morphology, wear and 3D digital surface models: Materials and techniques to create high-resolution replicas of teeth. *Journal of Anthropological Sciences*, 87(February), 211-218.

Fuentes, M., Pulgar, I., Gallo, C., Bortolini, M.-C., Canizales-Quinteros, S., Bedoya, G., ... Rothhammer, F. (2014). Geografía génica de Chile: Distribución regional de los aportes genéticos americanos, europeos y africanos. *Revista Médica de Chile*, 142(3), 281-289. <http://doi.org/10.4067/S0034-98872014000300001>

Galton, F. (1885). On the Anthropometric Laboratory at the Late International Health Exhibition. *The Journal of the Anthropological Institute of Great Britain and Ireland* Vol. 14, pp. 205-221

Galton, F. (1888). Co-relations and their measurement, chiefly from anthropometric data. *Proceedings of the Royal Society*, 45. 135-145.

Galton F., (1889). *Natural Inheritance*. MacMillan, London.

Green, J. (2014). The origins and evolution of fixed orthodontic appliances. *Dental Nursing*, 10(9), 524-528.

Grine, F. (1986). Dental evidence for dietary differences in Australopithecus and Paranthropus: a quantitative analysis of permanent molar microwear. *Journal of Human Evolution*, Volume 15, Issue 8, Pages 783-822, ISSN 0047-2484, [https://doi.org/10.1016/S0047-2484\(86\)80010-0](https://doi.org/10.1016/S0047-2484(86)80010-0).

Goebel T, Waters MR, O'Rourke DH. (2008). The late Pleistocene dispersal of modern humans in the Americas. *Science*. 319(5869): 1497–502. pmid:18339930

González, T. (2013). Estructuración genética en Santiago de acuerdo al estrato socio-económico. Memoria para optar al título de Antropólogo Físico, Facultad de Ciencias Sociales, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

Guzmán, P. (2018). Frecuencia de rasgos no-métricos dentales según nivel socio-económico en población de Santiago de Chile. MEMORIA PARA OPTAR AL TÍTULO PROFESIONAL DE ANTROPÓLOGA FÍSICA, Facultad de Ciencias Sociales, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

Hanihara, K. (1966). Mongoloid dental complex in the deciduous dentition. *Journal Anthropological Society Nippon* 74:61-71

Hanihara, T. (1992). Dental and cranial affinities among populations of East Asia and the Pacific: The basic populations in East Asia, IV. *American Journal of Physical Anthropology*, 88(2), 163-182.

Harris, E.F., (2008). Statistical applications in dental anthropology. En: Irish, J.D., Nelson, G.C. (Eds.), *Technique and Application in Dental Anthropology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 35e67.

Higgins, D., Hughes, T.E., James, H., Townsend, G.C., (2009). Strong genetic influence on hypocone expression of permanent maxillary molars in South Australian twins. *Dental Anthropology* 22 (1), 1e7.

- Hillson, S. (1996). *Dental Anthropology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hrdlicka, A. (1911). Human dentition and teeth from the evolutionary and racial standpoint. *Dominion Dental Journal* 23:403-421.
- Hrdlicka, A. (1920). Shovel-shaped teeth. *American Journal of Physical Anthropology* 3:429-465.
- Irish, J. D., y Scott, G. R. (2013). *A companion to dental anthropology*. Chichester, UK; Malden, MA: Wiley Blackwell
- Irish, J. D. y Nelson, G. C. (Eds.). (2008). *Technique and application in dental anthropology* (Vol. 53). Cambridge University Press.
- Jackson, D. A. (1993). Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74, 2204–2214.
- Jernvall, J., Jung, H.-S., (2000). Genotype, phenotype, and developmental biology of molar tooth characters. *Yearbook of Physical Anthropology* 43, 171e190.
- Jernvall, J., (2000). Linking development with generation of novelty in mammalian teeth. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97, 2641e2645.
- Kimura, R., Yamaguchi, T., Takeda, M., Kondo, O., Toma, T., Haneji, K., ... & Osawa, M. (2009). A common variation in EDAR is a genetic determinant of shovel-shaped incisors. *The American Journal of Human Genetics*, 85(4), 528-535.
- Klingenberg, C. P. y G. S. McIntyre. (1998). Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods. *Evolution*, 52:1363–1375
- Klingenberg, C. P., Barluenga, M., & Meyer, A. (2002). Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*, 56(10), 1909-1920.
- Krauss, B.S. (1957). *The Aleut Dentition: A correlative study of dental characteristics in an Eskimoid people*. Harvard University Press, Cambridge
- Leiva, X. (2010). Efectos de las migraciones recientes en la composición genética de la población de Santiago de Chile. Memoria para optar al título de Antropóloga Física, Facultad de Ciencias Sociales, Universidad de Chile, Santiago, Chile
- Manríquez, G., A Díaz Muñoz, JC Salinas Castro, Nicolás Montalva y Sergio Flores Carrasco (2016) Análisis de covariación del fenotipo dentario con sus componentes genéticos de ancestría en una muestra de poblaciones mixtas. III Reunión Anual SOCHIAB, Museo Histórico Arqueológico de Quillota, Chile.
- Manríquez, G., F. Rodríguez, JC. Salinas (2015) Caracterización del fenotipo dentario dihíbrido en Chile con uso de modelos virtuales y herramientas de morfometría geométrica tridimensionales. XLVIII Reunión Anual de la Sociedad de Genética de Chile. Valdivia, Chile. (Octubre 22-24)´

Manríquez, Germán, Moraga, Mauricio, Santoro, Calogero, Aspillaga, Eugenio, Arriaza, Bernardo T, & Rothhammer, Francisco (2011). MORPHOMETRIC AND mtDNA ANALYSES OF ARCHAIC SKELETAL REMAINS FROM SOUTHWESTERN SOUTH AMERICA. *Chungará (Arica)*, 43(2), 283-292. <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-73562011000200009>

Marado, L.M. y Campanacho, V. (2013) Carabelli's trait: Definition and review of a commonly used dental nonmetric variable. *Cadernos do GEEvH* 2(1) 24-39

Marado, L.M. (2014) Characterization of the dental morphology of a Portuguese sample from the 19th and 20th centuries. (Tesis doctoral) Departamento de Ciências da Vida, Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra.

Marshall, P. (2018). Validación cuantitativa de ASUDAS como sistema de clasificación en poblaciones mestizas. Memoria para optar al título de Antropología, Mención Física. Departamento de Antropología, Facultad de Ciencias Sociales, Universidad de Chile. Santiago.

Mayhall, J.T., (1999). Dichotomy in human dental morphology: a plea for complexity. En: Mayhall, J.T., Heikkinen, T. (Eds.), *Dental Morphology* 98. Oulu University Press, Oulu, Finlandia, pp. 43e47.

Mellars, Paul (2006). Why did modern human populations disperse from Africa ca. 60,000 years ago? A new model. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103 (25) 9381-9386; DOI: 10.1073/pnas.0510792103

Mendel, Gregor. (1866). Versuche über Pflanzenhybriden. Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn, Bd. IV für das Jahr 1865, Abhandlungen, 3-4

Mitteroecker, P. y Gunz, P. (2009). Advances in Geometric morphometrics. *Evolutionary Biology*, 36(2), 235-247. <http://doi.org/10.1007/s11692-009-9055-x>

Moormann, S., Guatelli-Steinberg, D., Hunter, J., (2013). Metamerism, morphogenesis, and the expression of Carabelli and other dental traits in humans. *American Journal of Physical Anthropology* 150, 400e408.

MORAGA, MAURICIO, ASPILLAGA, EUGENIO, SANTORO, CALOGERO, STANDEN, VIVIEN, CARVALLO, PILAR, & ROTHHAMMER, FRANCISCO. (2001). Análisis de ADN mitocondrial en momias del norte de Chile avala hipótesis de origen amazónico de poblaciones andinas. *Revista chilena de historia natural*, 74(3), 719-726. <https://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2001000300018>

Neyman, J. (1937). Outline of a Theory of Statistical Estimation Based on the Classical Theory of Probability. *Philosophical Transactions of the Royal Society A*. 236 (767): 333–380. Bibcode:1937RSPTA.236..333N. doi:10.1098/rsta.1937.0005. JSTOR 91337

Nichol, C.R., (1989). Complex segregation analysis of dental morphological variants. *American Journal of Physical Anthropology* 78, 37e59.

Rodríguez, F. (2016). "Dimorfismo sexual del diente canino en población santiaguina actual a partir de Morfometría Geométrica". Memoria de Título, Carrera de Antropología, mención Antropología Física, Facultad de Ciencias Sociales, Universidad de Chile.

Observatorio Social, Ministerio de Desarrollo Social (2014). Reporte comunal: Independencia, Región Metropolitana. Serie Informes Comunales, N°1. [http://observatorio. m in isteriodesarrollosocial.gob.cl/i ndicadores/pdf/com u nal general/metr opolitana/Independencia 2013.pdf](http://observatorio.m in isteriodesarrollosocial.gob.cl/i ndicadores/pdf/com u nal general/metr opolitana/Independencia 2013.pdf)

Ovalle, I. M. (1980). Investigaciones arqueológicas en los túmulos funerarios del valle de Azapa (Arica). *Chungara: Revista de Antropología Chilena*, (6), 57-95.

Oxnard, C. & O'Higgins, P. (2009). Biology clearly needs morphometrics. Does morphometrics needs biology? *Biol Theory* 4: 84. <https://doi.org/10.1162/biot.2009.4.1.84>

Pacheco, A. (2010) BIOARQUEOLOGÍA DEL CONFLICTO: Lesiones esqueléticas en la Colección Pica 8 y su relación con situaciones de violencia interpersonal durante el Período Intermedio Tardío (Región de Tarapacá, CHILE). Memoria para obtener el Título de Antropólogo, Mención Antropología Física. Departamento de Antropología, Facultad de Ciencias Sociales, Universidad de Chile. Santiago

Pearson, K. LIII. (1901). On lines and planes of closest fit to systems of points in space. *Philosophical Magazine Series* 6, 2, 559-572. doi:10.1080/14786440109462720

Palomino, H., Chakraborty, R., y Rothhammer, F. (1977). Dental morphology and population diversity. *Human Biology*, 61-70.

Park, J. H., Yamaguchi, T., Watanabe, C., Kawaguchi, A., Haneji, K., Takeda, M., ... & Hanihara, T. (2012). Effects of an Asian-specific nonsynonymous EDAR variant on multiple dental traits. *Journal of human genetics*, 57(8), 508

Paul, K., Astorino, C.M. y Bailey, S.E. (2016) The Patterning Cascade Model and Carabelli's trait expression in metameres of the mixed human dentition: exploring a morphogenetic model. *American Journal of Physical Anthropology*: 162, 3-18

Quetelet, L. (1994), A Treatise on Man and the Development of His Faculties. *Obesity Research*, 2: 72-85. doi:10.1002/j.1550-8528.1994.tb00047.x

Rathmann, H., Reyes-Centeno, H., Ghirotto, S., Creanza, N., Hanihara, T., y Harvati, K. (2017). Reconstructing human population history from dental phenotypes. *Scientific Reports*, 7(1), 1-9. <http://do i . org/10.1038/s41598-017-12621-y>

Richtsmeier, J. T., DeLeon, V. B., y Lele, S. R. (2002). The promise of geometric morphometrics. *Yearbook of Physical Anthropology*, 45, 63-91. <http://doi.org/10.1002/ajpa.10174>

Rodríguez Cuenca, José Vicente (2003) Dientes y diversidad humana: avances de la antropología dental. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. ISBN 9583354813

Rohlf FJ. (2000). Statistical power comparisons among alternative morphometric methods. *Am J Phys Anthropol*. 2000;111:463-478. [PubMed]

Rosenberg, N.A., Pritchard, J.K., Weber, J.L., Cann, H.M., Kidd, K.K., Zhivotovsky, L.A., y Feldman, M.W. (2002). Genetic structure of human populations. *Science* 298: 2381-2385.

Rothhammer, F., y Dillehay, T. D. (2009). The Late Pleistocene Colonization of South America: An Interdisciplinary Perspective. *Annals of Human Genetics*, 73(5), 540-549. <http://doi.org/10.1111/j.1469-1809.2009.00537.x>

Rothhammer, F.; Lasserre, E.; Blanco, R.; Covarrubias, E. y Dixon, M. (1968). Microevolution in human Chilean populations: IV. Shovel shape, mesial-palatal version and other dental traits in Pewenche Indians. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, Vol. 60(2), 162-169.

Sabeti, P.C., Varilly, P., Fry, B., Lohmueller, J., Hostetter, E., Cotsapas, C., Xie, X., Byrne, E.H., McCarroll, S.A., Gaudet, R., et al., (2007). Genome-wide detection and characterization of positive selection in human populations. *Nature* 449, 913e918.

de Saint Pierre M, Bravi CM, Motti JMB, Fuku N, Tanaka M, et al. (2012) An Alternative Model for the Early Peopling of Southern South America Revealed by Analyses of Three Mitochondrial DNA Haplogroups. *PLoS ONE* 7(9): e43486. doi:10.1371/journal.pone.0043486

Santoro, C. (1980) Fase Azapa transición del arcaico al desarrollo agrario inicial en los valles bajos de Arica. *Chungara* 6: 45-56.

Schurr R.TG, Babb PL, Crawford MH (2003). Mitochondrial DNA variation and the origins of the Aleuts. *Hum Biol.*;75(6):809-35.

Scott, G.R. (1973). Dental Morphology: a Genetic Study of American White Families and Variation in Living Southwest Indians. PhD Dissertation, Department of Anthropology, Arizona State University, Tempe.

Scott, G. R., Schmitz, K., Heim, K. N., Paul, K. S., Schomberg, R., y Pilloud, M. A. (2018). Sinodonty, Sundadonty, and the Beringian Standstill model: Issues of timing and migrations into the New World. *Quaternary International*, 466, 233-246. <http://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.04.027>

Scott y Turner (1997). Dental Anthropology of modern human teeth. Dental morphology and its variation in recent human populations. Cambridge studies in Biological Anthropology. Cambridge, Cambridge University Press.

Scott, G.R., (2008). Dental morphology. In: Katzenberg, M.A., Saunders, S.R. (Eds.), *Biological Anthropology of the Human Skeleton*, second ed. John Wiley and Sons, New York, pp. 265e298

Sciulli, P. W. (1998), Evolution of the dentition in prehistoric Ohio Valley Native Americans: II. morphology of the deciduous dentition. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 106: 189-205. doi:10.1002/(SICI)1096-8644(199806)106:2<189::AID-AJPA6>3.0.CO;2-L

Serre, D. y Páábo, S. (2004). Evidence for Gradients of Human Genetic Diversity Within and Among Continents. Cold Spring Harbor Laboratory Press, 14:1679-1685.

Shapiro, S. S. y Wilk, M. B. (1965). An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52 (3-4): 591-611. doi:10.1093/biomet/52.3-4.591. JSTOR 2333709 MR 205384.

Smith, P. y Shegev, M. (1988) The dentition of Nubians from Wadi Halfa, Sudan: an evolutionary perspective. *Journal of Dental Association of South Africa* 43, 539-41

Sutter, Richard. (2000). Prehistoric Genetic and Culture Change: A Bioarchaeological Search for Pre-Inka Altiplano Colonies in the Coastal Valleys of Moquegua, Peru, and Azapa, Chile. *Latin American Antiquity*. 11. 43. 10.2307/1571670.

Tan, J.Z., Peng, Q.Q., Li, J.X., Guan, Y.Q., Zhang, L.P., Jiao, Y., Yang, Y.J., Wang, S.J., Jin, L., (2014). Characteristics of dental morphology in the Xinjiang Uyghur and correlation with the EDARV370A variant. *Science China Life Sciences* 57, 510e518. <http://dx.doi.org/10.1007/s11427-014-4654-x>.

Thesleff, I., (2006). The genetic basis of tooth development and dental defects. *American Journal of Medical Genetics* 140A, 2530e2535

Toro Ibacache, María Viviana, Manriquez Soto, Germán, & Suazo Galdames, Iván. (2010). Morfometría Geométrica y el Estudio de las Formas Biológicas: De la Morfología Descriptiva a la Morfología Cuantitativa. *International Journal of Morphology*, 28(4), 977-990. <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022010000400001>

Townsend, G.C., y Brown, T. (1981a). Morphogenetic fields within the dentition. *Australian Orthodontic Journal* 7, 3-12

Townsend, G.C, Martin N.G. (1992). Fitting genetic models to Carabelli trait data in South Australian twins. *Journal of Dental Research*. Vol 71, Issue 2, pp. 403 - 409. <https://doi.org/10.1177%2F00220345920710021001>

Townsend, G., Harris, E., Lesot, H., Clauss, F. y Brook, A. (2009). Morphogenetic fields within the human dentition: A new, clinically relevant synthesis of an old concept. *Archives of Oral Biology*, (54s): S34-S44.

Townsend, G.C., Bockmann, M., Hughes, T., Brook, A., (2012). Genetic, environmental and epigenetic influences on variation in human tooth number, size and shape. *Odontology* 100, 1e9.

Turner, C. G., (1983). Sinodonty and Sundadonty: A dental anthropological view of Mongoloid microevolution, origin, and dispersal into the Pacific Basin, Siberia, and the Americas. *Late Pleistocene and Early Holocene Cultural Connections of Asia and America*. 72-76.

Turner, C. G. (1987) Late Pleistocene and Holocene population history of East Asia based on dental variation. *American Journal of Physical Anthropology* 73, 305-21.

Turner, C.G. (1990) Major features of Sunadadonty and Sinodonty including suggestions about East Asian microevolution, population history, and the late Pleistocene relationship with Australian aboriginals. *American Journal of Physical Anthropology* 82, 295-317.

Turner CG II, Nichol CR, S. G. (1991). Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition : the Arizona State University dental anthropology system. *Advances in Dental Anthropology*, (JAN UARY 1991), 13-31.

Uribe, M., Agüero, C., Catalán, D., Herrera, M. J., & Santana-Sagredo, F. (2015). Nuevos fechados del sitio Tarapacá-40: recientes análisis y reflexiones sobre un cementerio clave del período Formativo del norte de Chile y Andes Centro Sur (1110 aC-660 dC). *Ñawpa Pacha*, 35(1), 57-89.

Valenzuela, C. y Harb, Z. (1977). Socioeconomic Assortative Mating in Santiago, Chile: A Demonstrating Using Stochastic Matrices of Mother-child Relationships Applied to ABO Blood Groups. *Society for the Study of Social Biology*, (24), 225-233.

Valenzuela, C. (1984). Marco de Referencia Sociogenético para los Estudios de Salud Pública en Chile. *Revista Chilena de Pediatría*, 55(2), 123–127

Viscosi, V. y Cardini, A. (2011). Leaf morphology, taxonomy and geometric morphometrics: a simplified protocol for beginners. *PLoS one*, 6(10), e25630.

Wright, S. (1934). An analysis of variability in number of digits in an inbred strain of guinea pigs. *Genetics*, 19(6), 506.

Wright, Sewall (1968). *Evolution and the Genetics of Populations*. The University of Chicago Press, Londres.

Xu, S., Jin, L., (2008). A genome-wide analysis of admixture in Uyghurs and a high-density admixture map for disease gene discovery. *American Journal of Human Genetics* 83 (3), 322e336..

Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., y Sheets, H. D. (2012). *A Practical Companion to Geometric Morphometrics for Biologists: Running analyses in freely-available software*, (1)