

# Cambios de forma y tamaño en el cráneo humano: el efecto de las transiciones dietarias



Carolina Paschetta<sup>1</sup> y Rolando González-José<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Instituto Patagónico de Ciencias Sociales y Humanas-CONICET, Puerto Madryn, Chubut, Argentina.

<https://orcid.org/0000-0002-5869-3570>

Correo electrónico: paschetta@cenpat-conicet.gob.ar

<sup>2</sup> Instituto Patagónico de Ciencias Sociales y Humanas-CONICET, Puerto Madryn, Chubut, Argentina.

<https://orcid.org/0000-0002-8128-9381>

Correo electrónico: rolando@cenpat-conicet.gob.ar

Recibido:

1 de noviembre de 2021

Aceptado:

30 de marzo de 2022

doi: 10.34096/runa.v43i2.10668

## Resumen

Evaluamos el efecto de la consistencia de los alimentos en subregiones del cráneo, analizando tres transiciones económicas poblacionales (grupos que habitaron un mismo espacio geográfico y que incorporaron diferentes alimentos y tecnologías asociadas a su elaboración) y tres poblaciones no transicionales (que representan un tipo particular de dieta). Se digitalizaron *landmarks* en 3D en 459 cráneos provenientes de colecciones esqueléticas, se analizaron mediante morfometría geométrica y adicionalmente se estimó la fuerza de mordida. Nuestros resultados indicaron diferencias de tamaño y forma entre transiciones dietarias para la mayoría de las regiones craneales. Los cambios de forma se concentraron principalmente en la inserción de los músculos temporal y masetero, mientras que la estimación de la fuerza de mordida en general fue mayor en los grupos que representan las dietas más duras.

## Palabras clave

Morfometría geométrica;  
Variación de tamaño y forma;  
Transiciones económicas;  
Cráneo; Biomecánica

## Shape and size changes in the human skull: the effect of dietary transitions

### Abstract

We evaluated the effect of food consistency on cranial subregions, analyzed three population economic transitions (groups that inhabited the same geographic space and incorporated different foods and technologies associated with food processing) and three non-transitional populations (representing a particular type of diet). We digitized 3D landmarks in 459 skulls from skeletal collections, analyzed them by geometric morphometry and additionally

### Key Words

Geometric morphometry; Size and shape variation; Economic transitions; Skull; Biomechanics



estimated the bite force. Our results indicate differences in size and shape between dietary transitions for most cranial regions. Shape changes are mainly concentrated in the insertion of the temporalis and masseter muscles, while bite force is generally higher in the groups representing the hardest diets.

## Mudanças na forma e no tamanho do crânio humano: o efeito das transições dietéticas

### Resumo

#### Palavras-chave

Morfometria geométrica;  
Variação de tamanho e forma;  
transições econômicas; Crânio;  
Biomecânica

Avaliámos o efeito da consistência dos alimentos nas sub-regiões cranianas, analisámos três transições económicas populacionais (grupos que habitavam o mesmo espaço geográfico e incorporavam diferentes alimentos e tecnologias associadas ao processamento dos alimentos) e três populações não transicionais (representando um tipo particular de dieta). Digitalizámos *landmarks* 3D em 459 crânios de colecções esqueléticas, analisámos-los usando a morfometria geométrica e, adicionalmente, foi estimada a força de mordedura. Os nossos resultados indicam diferenças de tamanho e forma entre as transições de dieta para a maioria das regiões cranianas. As mudanças de forma concentram-se principalmente na inserção dos músculos temporais e masséteres, enquanto a força de mordida é geralmente maior nos grupos que representam as dietas mais duras.

### Introducción

Entre los diferentes y numerosos cambios culturales experimentados durante la dispersión y el asentamiento de los humanos modernos, algunos de los más importantes están asociados con el consumo de alimentos (Lieberman, 1997). Lieberman (2002) sostiene que las funciones mecánicas que involucran interacciones músculo-hueso, como la manipulación de objetos, la locomoción o la masticación, pueden afectar los procesos que ocurren durante el crecimiento y desarrollo, en especial en fases tardías, y promover cambios de tamaño y/o forma en las estructuras óseas que operan como soporte e inserción a los músculos involucrados. En este mismo sentido, varios autores concluyen que la evolución del rostro humano probablemente ha sido influenciada por una respuesta a las cargas masticatorias originadas en variaciones de dureza, tenacidad y tamaño de partícula de la dieta (*e.g.*, Corruccini y Handler, 1980; Beecher y Corruccini, 1981; Corruccini y Beecher, 1982, 1984; Beecher, Corruccini y Freeman, 1983; Corruccini, Henderson y Kaul, 1985; Ingervall y Bitsanis, 1987; Larsen, 1995, 1997; Ciochon, Nisbett y Corruccini, 1997; Corruccini, 1999; Lieberman, Krovitz, Yates, Devlin y Claire, 2004; González-José *et al.*, 2005; Lieberman, 2008; Paschetta *et al.*, 2010; Noback y Harvati, 2015).

El desarrollo y la incorporación de tecnologías (técnicas de cocción, herramientas, cerámica, etc.) posibilitaron el procesamiento de los alimentos con el consecuente cambio en sus características; se asume que este avance tecnológico permitió el consumo de alimentos más blandos y procesados (Lieberman *et al.*, 2004). Es probable que la disminución de las cargas masticatorias, originadas

con el surgimiento de dietas más blandas, haya desencadenado cambios en la relación entre la fuerza de trabajo muscular y el crecimiento óseo. El estrés mecánico impuesto por los músculos induce al crecimiento óseo especialmente a una edad temprana de vida (Pearson y Lieberman, 2004; Hallgrimson y Lieberman, 2008). Por ejemplo, masticar alimentos sólidos genera una gran tensión en la parte inferior de la cara, por lo tanto, una dieta poco procesada y más rígida debería promover un mayor crecimiento en la mandíbula, la porción inferior del maxilar y otras regiones del cráneo sometidas a grandes esfuerzos masticatorios (Wood y Lieberman, 2001; Eyquem, Kuzminsky, Aguilera, Astudillo y Toro-Ibacache, 2019). En este sentido, varios autores sostienen que la transición de un estilo de vida cazador-recolector a uno agrícola probablemente resulta en una reducción de la actividad masticatoria y una tendencia hacia la gracilización general del cráneo (Carlson, 1976; Carlson y Van Gerven, 1977; Brace, Rosenberg y Hunt, 1987; Hannam y Wood, 1989; Brace, Smith y Hunt, 1991; van Spronsen, Weijs, Valk, Prah-Andersen y van Ginkel, 1991; Kiliaridis, 1995; Larsen, 1995, 1997; Lieberman *et al.*, 2004; Sardi, Novellino y Pucciarelli, 2006; Pinhasi, Eshed y Shaw, 2008; Noback y Harvati, 2015).

El crecimiento facial se ve afectado por las cargas mecánicas provocadas por la masticación, como queda en evidencia en diversos estudios que han utilizado modelos animales para poner a prueba la relación entre las tensiones mecánicas masticatorias y el crecimiento óseo. Los resultados indican que la masticación genera un gradiente de tensiones en la cara que van disminuyendo desde el plano oclusal hacia la parte superior del rostro (Hylander y Johnson, 1992; Hylander, Picq y Johnson, 1991; Ross y Hylander, 1996; Ross, 2001; Lieberman *et al.*, 2004). Además, las regiones de origen e inserción muscular (arco cigomático, proceso coronoides) experimentan tensiones de gran magnitud (Hylander *et al.*, 1991; Hylander y Johnson, 1992; Lieberman *et al.*, 2004). En humanos, los trabajos experimentales se centraron en medir la actividad muscular de los músculos masetero y temporal mediante el uso de sensores adheridos en la piel, a través de los cuales se registró la actividad eléctrica de los músculos bajo condiciones de dieta rígida versus dieta blanda. En general, los resultados coinciden en que existe un incremento significativo de la actividad muscular bajo condiciones de dieta rígida (Peyron, Lassausay y Woda, 2002; Foster, Woda y Peyron, 2006; Iguchi *et al.*, 2015; van der Bilt y Abbink, 2017; Tonni *et al.*, 2020). Además de estos trabajos experimentales, existen otros que miden el efecto de las diferentes dietas en poblaciones naturales que han experimentado cambios en sus estrategias económicas. Estas investigaciones indican que el consumo de alimentos rígidos y/o no procesados se evidencia en una variedad de rasgos como el incremento en la robustez general (Larsen, 1995, 1997) o el tamaño del cráneo (Sardi *et al.*, 2006); incremento facial (Carlson y Van Gerven, 1977); aumento en el área del músculo temporal (Carlson, 1976; Carlson y Van Gerven, 1977; González-José *et al.*, 2005; Sardi *et al.*, 2006); incremento del tamaño de la articulación temporo-mandibular (Hinton y Carlson, 1979; Corruccini y Handler, 1980; Paschetta *et al.*, 2010); mayor espesor de los huesos de la bóveda craneana (Hylander, 1986; Lieberman, 1996); mayor tamaño de la mandíbula (von Cramon-Taubadel, 2011; Rando, Hillson y Antoine, 2014), y cambios en los patrones de integración y variación morfológica en estructuras directamente involucradas en la mecánica masticatoria (Paschetta *et al.*, 2016).

Los antecedentes parecerían indicar que existen relaciones causales entre el tamaño y/o la forma del cráneo y la actividad masticatoria. Sin embargo, esta relación está lejos de ser sencilla, y numerosos efectos ambientales y poblacionales deben ser tenidos en cuenta como potenciales fuentes de variación

craneofacial. Generalmente, el énfasis ha estado depositado en detectar cambios en tamaño y forma del cráneo o de estructuras intracraneales (*e.g.*, Hinton y Carlson, 1979; Corruccini y Handler, 1980; Larsen, 1995; 1997; Sardi *et al.*, 2006, entre otros), pero la verdadera ventaja mecánica reside en parámetros biomecánicos que, en principio, son independientes del tamaño y la forma, tales como la fuerza de mordida, los brazos de carga y palanca de los diferentes músculos implicados, etc. (Lieberman, 1997). Este refinamiento en la observación de las diferencias entre grupos sometidos a diferentes cargas masticatorias es necesario para comprender en su real dimensión el tipo y magnitud de cambio morfológico experimentado durante la transición tecnológica.

El objetivo de este trabajo es estimar diferencias en la morfología craneofacial en muestras correspondientes a grupos humanos con diferentes estrategias económicas y/o tecnológicas (cazadores-recolectores, agricultores, industrializados, etc.), tanto en la forma craneofacial global como en estructuras localizadas y funcionalmente relacionadas con la masticación. Además, evaluar las variaciones de tamaño y forma en diferentes niveles jerárquicos de agrupamiento (entre transiciones y entre estrategias económicas dentro de transiciones) en la forma global del cráneo, como así también en las diferentes regiones de este. Finalmente, se plantea estimar las fuerzas de mordida a nivel del segundo molar y de los incisivos centrales a partir del cálculo de las áreas transversales de los músculos temporal y masetero, y los correspondientes brazos de palanca y de carga, comparando los valores resultantes entre grupos de dieta blanda (DB) y dieta dura (DD).

## Materiales y métodos

Utilizamos una muestra de 459 cráneos de humanos modernos de ambos sexos procedentes de diferentes colecciones esqueléticas (Tabla 1). El sexo y la edad se estimaron siguiendo la metodología descrita por Buikstra y Ubelaker (1994). Para el análisis de forma y tamaño del centroide del cráneo se utilizaron técnicas de morfometría geométrica; en cada cráneo se registraron 90 coordenadas de *landmarks* tridimensionales homólogas (Tablas suplementarias 1 y 2, Figura suplementaria 1) utilizando un digitalizador Microscribe G2X. Del total de coordenadas, 64 corresponden a *landmarks* de tipo I y II, mientras que 26 se colocaron adaptando el método de Maddux y Franciscus (2009) para capturar con más detalle la forma del músculo temporal. Para esto se proyectó una cuadrícula de 6 × 6 celdas en el lateral del cráneo utilizando cuatro *landmarks* anatómicos: stephanion (punto superior), radicular anterior (punto inferior), entomion (punto posterior) y frontotemporal (punto anterior) como límites de la cuadrícula, y las intersecciones de las líneas verticales y horizontales se utilizaron para definir 24 puntos de referencia adicionales (Maddux y Franciscus, 2009). Ambas configuraciones se combinaron utilizando la rutina DVLR.msi (Reddy, 2012).

Tabla 1. Detalles de las muestras

Transición económica	Colección	n			Subsistencia	Cronología	Subtotal
		F	M	T			
Cuyo	Puelches	14	14	28	Cazadores-recolectores (dieta dura)	2040-1755 AP	
	Huarpes	7	5	12	Agricultores (dieta blanda)	500-800 AP	40
Valle Central de México	Tlatelolco/San Gregorio Atlapulco	25	23	48	Agricultores (dieta dura)	1200-1521 AP	
	San Andrés/ San José de los Naturales	71	63	134	Colonial (dieta blanda)	Siglos XVII, XVIII y XIX	
	Actuales	14	29	43	Moderna (dieta blanda)	Contemporánea	225
Valle del río Ohio	Indian Knoll Archaic	40	40	80	Cazadores-recolectores (dieta dura)	3200-2700 AP	
	Late Prehistory	1	11	12	Agricultores (dieta blanda)	1000-350 AP	92
Chubut	Chubut	9	26	35	Cazadores-recolectores (dieta dura)	2400-270 AP	35
Delta del río Paraná	Delta	7	10	17	Cazadores-recolectores (dieta dura)	700-800 AP	17
Doncellas	Doncellas	20	30	50	Agricultores (dieta blanda)	509-585 AP	50
Total		208	251	459			459

Nota: F= Femenino, M= Masculino, T=Total.

Posteriormente, la configuración total de los puntos de referencia se dividió en 11 subconjuntos de puntos anidados jerárquicamente. Todo el cráneo representa el primer orden jerárquico; las configuraciones de segundo orden representan tres estructuras diferentes: neurocráneo, cara y aparato masticatorio; el neurocráneo se dividió en bóveda y base, que representan regiones de tercer orden; la cara se separó en cara superior e inferior (subconfiguraciones de tercer orden); y la región masticatoria se dividió en las subconfiguraciones temporal, articulación temporo-mandibular y alveolar, las tres de tercer orden.

## Muestra

Analizamos una muestra (Tabla 1) compuesta por tres poblaciones en transición (Cuyo, Valle Central de México y Valle del río Ohio); es decir, grupos que habitaron un mismo espacio geográfico y que a lo largo del tiempo incorporaron diferentes tipos de alimentos y tecnologías asociadas a su elaboración. Este tipo de muestras que no han experimentado grandes cambios genéticos mediados por procesos como deriva, migración, etc., representan la posibilidad de asumir que el efecto estudiado se encuentra libre de las consecuencias que acarrearán los movimientos demográficos. Por otro lado, las tres poblaciones no transicionales (Chubut, delta del río Paraná y Doncellas) representan un tipo particular de dieta en un determinado momento.

### *Cuyo (Argentina)*

Los antiguos habitantes de la región pueden ser divididos en dos grupos de acuerdo con su estrategia económica y su ubicación geográfica: cazadores-recolectores (CR-CU) al sur del río Diamante y agricultores (A-CU) al norte del mismo río (Sardi *et al.*, 2006). El grupo de CR-CU fue asignado al período de 2040-1755 años AP por datación por radiocarbono (Novellino y Guichón, 1999), mientras que el grupo de A-CU es asignado al período Tardío (500-800 AP) debido a la presencia de alfarería y sistemas de riego (Gambier, 1993).

### *Valle Central (México)*

La serie del Valle Central de México consiste en una transición de agricultores precontacto (A-ME) (San Gregorio Atlapulco o Xochimilco y Tlatelolco) a un grupo colonial temprano (COL-ME) (San Andrés y San José de los Naturales), y finalmente a un grupo poscolonial contemporáneo (MOD-ME) (Colección UNAM) (Gómez-Valdés *et al.*, 2012). Todos los individuos pertenecen a sitios de la zona cercana a la Ciudad de México.

### *Valle del río Ohio (Estados Unidos)*

Esta serie se puede dividir en dos períodos. El período más temprano, conocido como Indian Knoll-Archaic (10000 a 3000 años AP) (Hill, 2003), ampliamente aceptado como un momento habitado por grupo de cazadores-recolectores nómadas (CR-OH) (Sciulli, 1998), y un período más reciente, el *Late Prehistory* (1500 a 500 años AP) (Hill, 2003), que representa una población de agricultura intensiva (A-OH).

### *Chubut (Argentina)*

La muestra proviene del valle inferior del río Chubut (Lehmann-Nitsche, 1910) y es asignada al Holoceno tardío (90-1600 AP) (Barrientos *et al.*, 2009). El contexto tecnológico, los análisis de arqueofauna y la evidencia de isótopos estables (C 13 y N 15) sugieren que los grupos humanos de esta región pueden definirse como cazadores-recolectores (CR-CHU). Los habitantes consumían recursos terrestres y marinos, principalmente guanacos y moluscos, aunque se subexplotaban peces, aves y otros mamíferos terrestres y acuáticos. Las plantas fueron un recurso importante, el análisis isotópico y los estudios de alfarería indican el consumo de plantas C3 (Gómez Otero, 2007).

### *Delta del río Paraná (Argentina)*

Los grupos humanos que habitaban esta región pueden ser considerados como cazadores-recolectores (CR-DEL), estrechamente vinculados a los recursos acuáticos (Bernal, Pérez, González, Sardi y Pucciarelli, 2010). De acuerdo con la datación por radiocarbono y el contexto arqueológico, esta muestra puede ser asignada al Holoceno tardío (700 a 800 AP) (Bernal *et al.*, 2010). Bonomo, Politis y Castro (2010) argumentan que estos grupos, estrechamente asociados a los recursos fluviales (peces, moluscos, mamíferos marinos) y terrestres (vegetales, mamíferos, aves), y el desarrollo de una tecnología específica para su uso (arpones, pesca redes, rompecocos) deben haber vivido en las llanuras aluviales de los ríos.

### *Doncellas (Argentina)*

Este sitio ubicado en la puna de Jujuy (Argentina) fue adscrito al período Tardío o Desarrollo Regional (Albeck, 2001), por datación radiocarbónica que indica una edad de 509-585 AP. La evidencia (arquitectura, artefactos de piedra) en el sitio y alrededores muestra que la población desarrolló una subsistencia campesina y pastoral (Alfaro de Lanzone, 1988). Albeck (2001) destaca que el componente agrícola alcanzó un gran desarrollo (A-DON). Existen evidencias de construcción de grandes terrazas agrícolas, complejas redes de riego, presas para almacenamiento de agua y la construcción de pozos subterráneos y silos para preservar los alimentos (semillas y tubérculos).

Para las comparaciones posteriores asumimos que CR-CU, A-ME y CR-OH representan casos de dieta más dura relativa dentro de cada transición, debido no solo al tipo de alimentos consumidos, sino también al menor grado de desarrollo tecnológico alcanzado; mientras que A-CU, COL-ME, MOD-ME y A-OH representan la contraparte de dietas más blandas, en parte por la incorporación de mayor proporción de tejido vegetal y el continuo desarrollo de técnicas utilizadas en la elaboración de alimentos. Siguiendo el mismo criterio, las muestras no transicionales (Chubut, Doncellas y delta del río Paraná) se clasificaron en dieta dura o dieta blanda; los CR-CHU y CR-DEL fueron incluidos en un grupo de dieta dura; mientras que A-DON, como grupo de dieta blanda.

### **Análisis estadístico**

Las configuraciones de *landmarks* se ajustaron mediante un análisis generalizado de Procrustes (AGP) (Rohlf y Slice, 1990; Goodall, 1991) utilizando el *software* Morpho-J (Klingenberg, 2011). El AGP elimina los efectos de traslación, rotación y escala (Rohlf y Slice, 1990) y permite separar la información de tamaño del centroide y forma: las coordenadas de Procrustes alineadas retienen solo la información de la forma (*shape*), mientras que el tamaño del centroide (*centroid size*, *cs*) representa un estimador de tamaño (Dryden y Mardia, 1998). De aquí en adelante utilizaremos la palabra tamaño para hacer referencia al tamaño del centroide o *centroid size* (*cs*).

Realizamos un ANOVA anidado en las variables de tamaño (*cs*) y forma (coordenadas alineadas), con el objetivo de evaluar el comportamiento de los factores transición y dieta, asumiendo que los cambios en la dieta son específicos de la población y, por lo tanto, se encuentran anidados dentro de cada transición. Además, calculamos un análisis discriminante canónico para evaluar las diferencias de forma general entre las transiciones y las dietas.

Se realizó la estimación de un cálculo biomecánico, la fuerza de mordida (FM) (Figura suplementaria 2), siguiendo la fórmula propuesta por Thomason (1991):  $FM = (T * BPt + M * BPm) / CM$  (M2 o I). Donde T y M son el tamaño, representado por el *cs* de los músculos temporal (T) y masetero (M) y representan una estimación de la fuerza transversal realizada por cada uno de los músculos; BPt y BPm son los brazos de palanca de los músculos temporal y masetero, los cuales fueron calculados como la distancia desde el centro de la articulación temporo-mandibular al centroide del área muscular; y CM es la carga muscular, o brazo de carga, calculada para la masticación bilateral (a nivel del segundo molar, M2) o la masticación unilateral incisiva (a nivel de los incisivos centrales, I), y está representada por la distancia desde el centro de la articulación temporo-mandibular al M2 o al prostion (I), respectivamente.

La FM fue calculada para los grupos transicionales y aquellos que representan una sola estrategia económica y para cada sexo por separado. Estadísticamente, las diferencias de FM entre los grupos fueron estimadas mediante un test de Student y ANOVA de una vía.

## Resultados

Los resultados del ANOVA anidado realizado para el tamaño se presentan en la Tabla 2 y son significativos en la mayoría de las regiones y niveles de análisis. El tamaño varía entre las transiciones para todas las regiones, a excepción de la región alveolar y temporal. Con respecto a las diferencias de tamaño debido a la dieta (anidadas en transición), todas las regiones difieren significativamente, excepto el área temporal. En términos de varianza explicada, el neurocráneo representa el 8,80% de la variación entre transiciones, seguido por la articulación témporo-mandibular (ATM) (8,04%) y la cara (7,99%). Por el contrario, las regiones que explican una mayor variación entre dietas (dentro de cada transición) son la cara inferior (7,62%), la cara (7,40%) y la alveolar (7,38%). Como era de esperar, la mayor contribución de la varianza se explica por el efecto error, que resume todas las variables no evaluadas en este trabajo.

Tabla 2. ANOVA anidado para el tamaño.

Efecto	Región craneal	% explicado	SC	gl	CM	f
Transición	Cráneo entero	6,17	6896,68	2	3448,34	12,29**
	Cara	7,99	1046,33	2	523,16	16,85**
	Cara superior	5,63	111,57	2	55,79	11,23**
	Cara inferior	3,80	341,94	2	170,97	7,67**
	Neurocráneo	8,80	2901,28	2	1450,64	18,32**
	Bóveda	4,00	1140,94	2	570,47	7,79**
	Basicráneo	4,26	218,83	2	109,42	8,19**
	Masticatorio	2,90	2731,87	2	1365,94	5,56**
	Alveolar	0,98	42,67	2	21,34	1,91
	ATM	8,04	176,86	2	88,43	16,24**
Temporal	1,45	809,12	2	404,56	2,69	
Dieta (Transición)	Cráneo entero	4,26	4764,63	4	1191,16	4,24**
	Cara	7,40	969,83	4	242,46	7,81**
	Cara superior	4,99	98,99	4	24,75	4,98**
	Cara inferior	7,62	684,59	4	171,15	7,68**
	Neurocráneo	5,45	1796,44	4	449,11	5,67**
	Bóveda	4,28	1220,11	4	305,03	4,16**
	Basicráneo	2,90	148,86	4	37,22	2,79*
	Masticatorio	4,10	3864,21	4	966,05	3,93**
	Alveolar	7,38	321,21	4	80,30	7,19**
	ATM	3,59	79,02	4	19,76	3,62*
Temporal	2,53	1415,46	4	353,87	2,35	

Efecto	Región craneal	% explicado	SC	gl	CM	f
Error	Cráneo entero	89,57	100187,67	357	280,64	
	Cara	84,61	11086,55	357	31,05	
	Cara superior	89,38	1772,95	357	4,97	
	Cara inferior	88,58	7960,21	357	22,30	
	Neurocráneo	85,75	28266,12	357	79,18	
	Bóveda	91,72	26152,05	357	73,26	
	Basicráneo	92,84	4770,12	357	13,36	
	Masticatorio	93,00	87652,82	357	245,53	
	Alveolar	91,64	3988,57	357	11,17	
	ATM	88,37	1944,40	357	5,45	
	Temporal	96,02	53699,40	357	150,42	

Nota: El tipo de dieta está anidado dentro de las transiciones. Los valores significativos (\*\* p <0,01; \* p <0,05) se encuentran negrita. % explicado: porcentaje de varianza explicado, SC: suma de cuadrados, gl: grados de libertad, CM: cuadrado medio.

Las diferencias de forma son evidentes; la prueba del ANOVA anidado muestra diferencias significativas entre las transiciones estudiadas (Tabla 3) y entre las dietas dentro de cada transición, a excepción de la base del cráneo. En términos de varianza explicada, el cráneo completo (0,77%), el masticatorio (0,61%) y el temporal (0,44%) son las regiones que explican una mayor diversificación entre transiciones. Las mismas configuraciones craneales también son las que presentan mayor variación al analizar las diferencias entre las dietas. En conjunto, estos resultados sugieren que las variaciones de tamaño y forma que explican las diferencias entre dietas dentro de transiciones se concentran en las regiones más íntimamente relacionadas con la mecánica masticatoria.

Tabla 3. ANOVA anidado para la forma.

Efecto	Región craneal	$\eta^2$	$\lambda$	gl efecto	gl error	f
Transición	Cráneo entero	0,77	0,23	86	626,00	<b>7,89**</b>
	Cara	0,35	0,65	28	688,00	<b>5,93**</b>
	Cara superior	0,22	0,78	10	706,00	<b>9,24**</b>
	Cara inferior	0,28	0,72	20	694,00	<b>6,13**</b>
	Neurocráneo	0,35	0,65	28	688,00	<b>5,91**</b>
	Bóveda	0,28	0,72	18	698,00	<b>6,93**</b>
	Basicráneo	0,07	0,93	8	706,00	<b>3,48**</b>
	Masticatorio	0,61	0,39	60	654,00	<b>6,49**</b>
	Alveolar	0,10	0,90	14	702,00	<b>2,76**</b>
	ATM	0,10	0,90	6	710,00	<b>6,61**</b>
	Temporal	0,44	0,56	34	682,00	<b>6,70**</b>
Dieta (Transición)	Cráneo entero	0,80	0,20	172	1250,94	<b>3,59**</b>
	Cara	0,39	0,61	56	1340,26	<b>3,21**</b>
	Cara superior	0,20	0,80	20	1171,72	<b>3,98**</b>
	Cara inferior	0,21	0,79	40	1317,64	<b>2,11**</b>

Efecto	Región craneal	$\eta^2$	$\lambda$	gl efecto	gl error	f
	Neurocráneo	0,47	0,53	56	1340,26	<b>4,21**</b>
	Bóveda	0,39	0,61	36	1309,60	<b>5,20**</b>
	Basicráneo	0,06	0,94	16	1079,07	1,27
	Masticatorio	0,65	0,35	120	1302,51	<b>3,30**</b>
	Alveolar	0,13	0,87	28	1266,97	<b>1,73*</b>
	ATM	0,07	0,93	12	939,53	<b>2,18*</b>
	Temporal	0,59	0,41	68	1340,50	<b>5,09**</b>

Nota: El tipo de dieta está anidado dentro de las transiciones. Los valores significativos (\*\*  $p < 0,01$ ; \*  $p < 0,05$ ) se encuentran en negrita.  $\eta^2$ : eta al cuadrado,  $\lambda$ : lambda de Wilk, gl: grados de libertad.

Los resultados del análisis discriminante canónico (ADC) sobre las variables de forma, considerando tanto la transición como la dieta en tanto variables de agrupamiento (Tabla 4), muestran grandes diferencias entre las transiciones en casi todas las regiones del cráneo, con la excepción del basicráneo en la comparación Cuyo-México y Cuyo-Ohio. Dentro de las transiciones, las diferencias más notables se observan en la transición mexicana, en menor medida en Ohio, y finalmente, la transición de Cuyo exhibe las menores diferencias.

Tabla 4. Análisis discriminante canónico donde se consignan los valores de distancia de Mahalanobis y el porcentaje correcto de clasificación, para la comparación de a pares entre transiciones, y entre las economías dentro de cada transición.

Regiones craneales	Distancia de Mahalanobis			Porcentaje correcto de clasificación			
	Cuyo-Méx	Cuyo-Ohio	Méx-Ohio	Cuyo	México	Ohio	Total
Cráneo entero	<b>13,36**</b>	<b>17,95**</b>	<b>14,74**</b>	95	97	96	96
Cara	<b>3,18**</b>	<b>4,40**</b>	<b>3,02**</b>	33	92	69	80
Cara superior	<b>0,79**</b>	<b>3,42**</b>	<b>1,61**</b>	5	88	49	69
Cara inferior	<b>3,36**</b>	<b>2,79**</b>	<b>1,74**</b>	35	94	39	73
Neurocráneo	<b>4,51**</b>	<b>4,29**</b>	<b>1,91**</b>	48	90	54	76
Bóveda	<b>4,14**</b>	<b>3,96**</b>	<b>0,89**</b>	55	88	24	68
Basicráneo	0,28	0,25	<b>0,46**</b>	0	97	5	63
Masticatorio	<b>6,80**</b>	<b>8,36**</b>	<b>7,38**</b>	53	95	3	87
Alveolar	<b>0,90**</b>	<b>0,90**</b>	<b>0,86**</b>	13	93	24	67
ATM	<b>0,69**</b>	<b>1,07**</b>	<b>0,51**</b>	8	94	15	64
Temporal	<b>5,81**</b>	<b>3,91**</b>	<b>2,80**</b>	38	92	60	77
Cuyo		CR-CU/A-CU		CR-CU	A-CU		Total
Cráneo entero		53,73		100	100		100
Cara		<b>5,78*</b>		93	75		88
Cara superior		<b>2,31*</b>		89	67		83
Cara inferior		3,03		93	83		90
Neurocráneo		3,21		86	75		83
Bóveda		2,14		89	33		73
Basicráneo		0,22		96	0		69
Masticatorio		28,38		100	100		100
Alveolar		2,13		89	67		83
ATM		0,45		93	17		70
Temporal		<b>9,87*</b>		100	83		95

Regiones craneales	Distancia de Mahalanobis			Porcentaje correcto de clasificación			
	A-ME/COL-ME	A-ME/MOD-ME	COL-ME/MOD-ME	A-ME	COL-ME	MOD-ME	Total
<b>México</b>							
Cráneo entero	<b>7,10**</b>	<b>14,54**</b>	<b>6,58**</b>	83	92	84	89
Cara	<b>1,37**</b>	<b>2,75**</b>	<b>1,06**</b>	29	88	28	64
Cara superior	<b>0,75**</b>	<b>0,78**</b>	0,18	19	96	0	62
Cara inferior	<b>0,73**</b>	<b>1,14**</b>	0,24	15	96	7	62
Neurocráneo	<b>1,83**</b>	<b>5,17**</b>	<b>2,18**</b>	46	85	44	69
Bóveda	<b>1,66**</b>	<b>4,92**</b>	<b>1,52**</b>	46	84	33	67
Basicráneo	0,29*	0,37	0,04	0	99	0	60
Masticatorio	<b>4,29**</b>	<b>7,48**</b>	<b>3,98**</b>	69	87	60	78
Alveolar	0,25	0,62	0,30	0	98	9	61
ATM	<b>0,57**</b>	<b>0,44*</b>	0,16	17	98	2	63
Temporal	<b>3,66**</b>	<b>5,87**</b>	<b>2,95**</b>	65	87	53	76
<b>Ohio</b>		<b>CR-OH/A-OH</b>		<b>CR-OH</b>	<b>A-OH</b>		<b>Total</b>
Cráneo entero		<b>24,27**</b>		100	100		100
Cara		<b>3,01*</b>		99	58		94
Cara superior		<b>2,31**</b>		98	25		88
Cara inferior		1,78		99	25		89
Neurocráneo		<b>8,69**</b>		100	75		97
Bóveda		<b>4,36**</b>		99	58		94
Basicráneo		<b>1,11*</b>		100	25		90
Masticatorio		<b>9,20**</b>		100	83		98
Alveolar		0,75		99	17		88
ATM		0,19		100	0		87
Temporal		<b>8,76**</b>		99	75		96

Nota: En negrita se destacan los valores significativos (\*\* p < 0,01; \* p < 0,05).

Para explorar con más profundidad la variación de forma debido a los efectos de la dieta, replicamos el ADC incluyendo las tres muestras no transitorias (Chubut, Doncellas y delta del río Paraná). Los criterios de clasificación combinan la información de origen de la población/transición y la dureza de la dieta. La primera variable canónica (VC1) muestra la separación entre la transición mexicana (valores positivos) y a los grupos sudamericanos (Cuyo más los tres grupos aislados) ocupando la región negativa del primer eje. La transición de Ohio se posiciona de manera intermedia dentro del VC1, pero se diferencia claramente en el segundo eje canónico (Figura 1). Las diferencias de forma a lo largo del primer eje implican cambios generales que afectan a las regiones frontal y occipital. Más específicamente, los grupos ubicados hacia los valores positivos de VC1 (México) presentan una proyección antero-posterior del cráneo. El segundo eje canónico discrimina a los grupos sudamericanos y mexicanos (valores positivos) de los grupos de Ohio (valores negativos), pero también contribuye a una interesante discriminación dentro de cada transición, en la que los grupos de dietas duras ocupan los lugares más bajos (de menor valor dentro del eje 2) en la nube de su propia transición. Para refinar más el análisis, desarrollamos un ADC utilizando solo la subconfiguración masticatoria (Figura 2). Este análisis tiende a confirmar el patrón anterior de un cambio de formas dentro de la cada transición entre DD y DB. Particularmente, el VC1 discrimina entre poblaciones/transiciones, mientras que el CV2 es informativo de cambios de forma “internos” que involucran a grupos que pertenecen a la misma transición. Los cambios de forma relacionados con los valores positivos,

donde los grupos de dietas duras tienden a ubicarse dentro de su transición, involucran una inserción más posterior del músculo temporal orientado hacia atrás mientras que la porción anterior está orientada hacia adelante. El arco alveolar y el paladar muestran un cambio de forma pequeño o nulo en términos de proyección, pero más bien experimentan un cambio hacia una posición más medial. Además, los grupos de dieta dura se caracterizan por una ATM ubicada en una posición más basal y medial, mientras que el arco cigomático y la fosa temporal son más anchos. Los cambios opuestos se observan en los grupos de dieta blanda, ubicados en los valores negativos de VC2.

**Figura 1.** Análisis discriminante canónico del cráneo entero. Gráfico de dispersión de los dos primeros ejes canónicos (VC1 vs. VC2) y polígonos de deformación, en vista lateral izquierda y basal, de los valores extremos de cada VC. Las líneas punteadas representan la forma promedio, y las líneas continuas representan los valores extremos de cada VC. A) VC2 positivo; B) VC2 negativo; C) VC1 negativo; D) VC1 positivo. Cuadrados azules: DB México; cruces azules: DD México; cuadrados verdes: DB Ohio; cruces verdes: DD Ohio; cuadrados rojos: DB Cuyo; cruces rojas: DD Cuyo; cuadrados violetas: DB Doncellas; cruces celestes: DD Delta del Paraná; cruces rosas: DD Chubut.

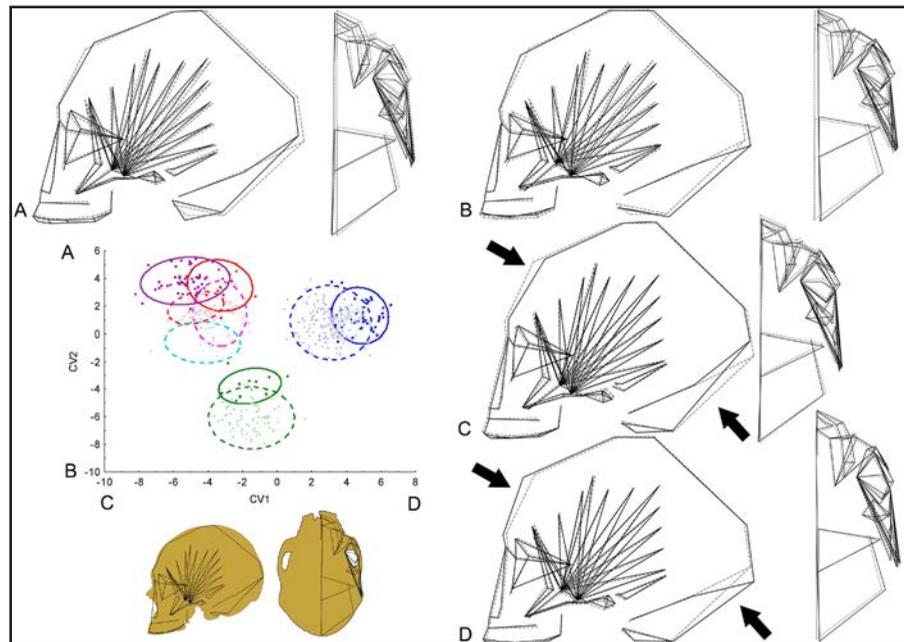
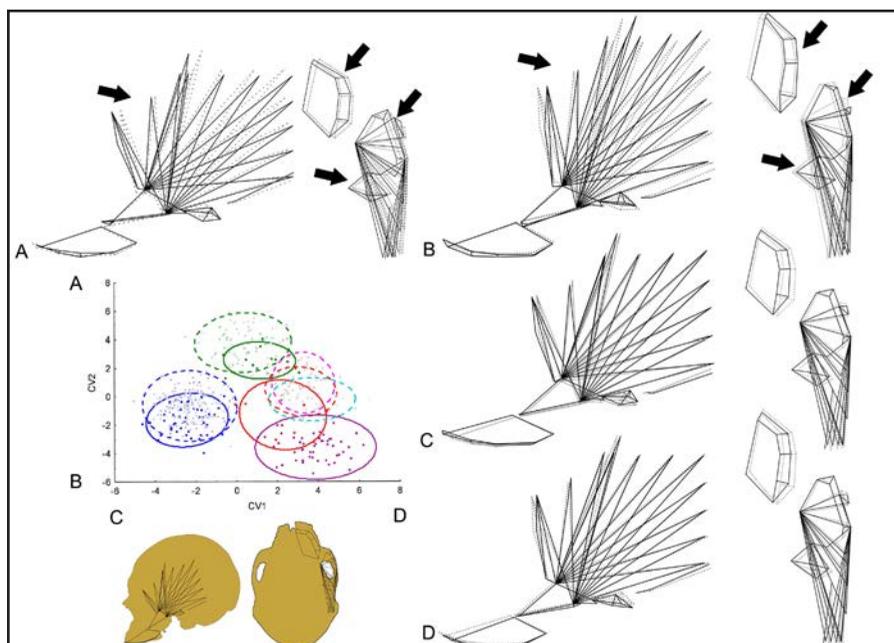
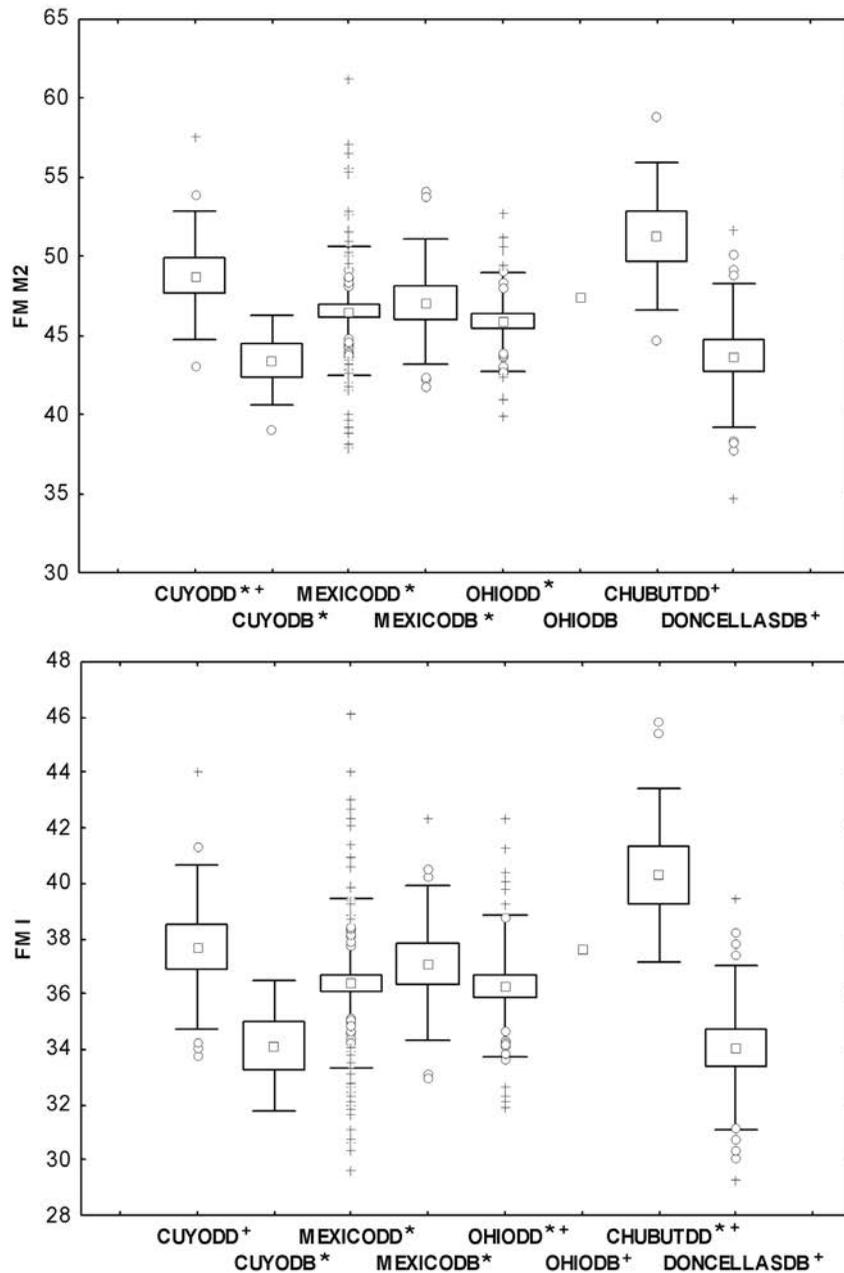


Figura 2. Análisis discriminante canónico de la región masticatoria. Gráfico de dispersión de los dos primeros ejes canónicos (VC1 vs. VC2) y polígonos de deformación, en vista lateral izquierda y basal, de los valores extremos de cada VC. Las líneas punteadas representan la forma promedio y las líneas continuas representan los valores extremos de cada VC. A) VC2 positivo; B) VC2 negativo; C) VC1 negativo; D) VC1 positivo. Cuadrados azules: DB México; cruces azules: DD México; cuadrados verdes: DB Ohio; cruces verdes: DD Ohio; cuadrados rojos: DB Cuyo; cruces rojas: DD Cuyo; cuadrados violetas: DB Doncellas; cruces celestes: DD Delta del Paraná; cruces rosas: DD Chubut.



La fuerza de mordida (FM) se calculó por separado para individuos femeninos y masculinos. Los resultados del ANOVA de una vía para los individuos femeninos indican que las diferencias son estadísticamente significativas (FM M2  $F=4,78$   $p<0,00$ ; FM I  $F=5,25$   $p<0,00$ ). La Figura 3 muestra que la FM a nivel del segundo molar (FM M2) y de los incisivos centrales (FM I) presenta el mismo comportamiento. El valor más alto lo presenta Chubut (DD), mientras que el más bajo lo presenta Doncellas (DB). El test *a posteriori* (Test de Scheffé) para la FM M2 indica que Chubut (DD) difiere significativamente de Cuyo (DB), México (DD y DB) y Ohio (DD); por el otro lado, Doncellas (DB) también difiere de Cuyo (DD) y Chubut (DD). Para la FM I, el test indica que Chubut (DD) difiere de Cuyo (DB), México (DD y DB) y Ohio (DD); y por el otro lado, Doncellas (DB) difiere de Cuyo (DD), Ohio (DD y DB) y Chubut (DD). Dentro de cada transición, el comportamiento de las FM se corresponden a lo esperado solo en Cuyo, donde el grupo de DD presenta valores más altos de FM que el grupo de DB. En México y Ohio ocurre lo contrario, el mayor valor de FM lo presentan los grupos de DB.

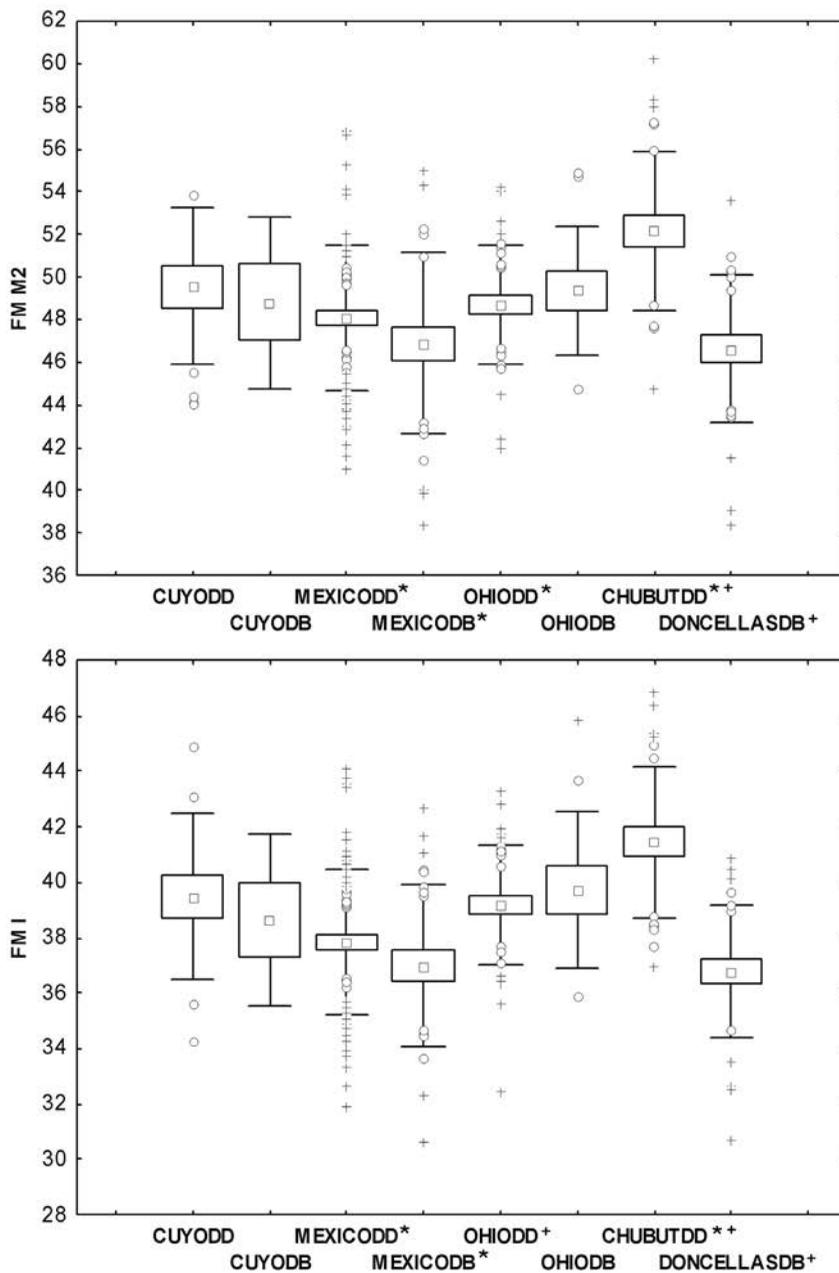
Figura 3. Gráficos de caja de individuos femeninos de cada población según su tipo de dieta (DD y DB). FM M2: fuerza de mordida a nivel del segundo molar, FM I: fuerza de mordida a nivel de los incisivos centrales, cruces: valores extremos; círculos: valores outliers; cuadrados: media; caja: media  $\pm$  error estándar; bigotes: media  $\pm$  desvío estándar. Los símbolos \*/+ indican cuáles son los grupos que difieren estadísticamente entre sí.



Para los individuos masculinos (Figura 4), ambas FM siguen el mismo patrón (FM M2  $F=6,80$   $p<0,00$ ; FM I  $F=9,70$   $p<0,00$ ). De manera coincidente con los resultados obtenidos para los individuos femeninos, los masculinos de Chubut (DD) muestran los valores más altos, mientras que los Doncellas (DB), los más bajos. El test de Scheffé (test *a posteriori*) para la FM M2 indica que los grupos de Chubut (DD) difieren significativamente respecto de ambos grupos de México (DD y DB) y de Ohio (DD), y por otro lado, Doncellas (DB) difiere de Chubut (DD). El mismo análisis pero para la FM I indica que Chubut (DD) difiere de

ambos grupos de México (DD y DB), y Doncellas (DB), de Ohio (DD) y Chubut (DD). Los resultados dentro de Cuyo y México concuerdan con lo esperado, ya que sus grupos de DD tienen valores más altos que los grupos de DB; esta tendencia se invierte en Ohio, donde la FM del grupo de DB es mayor.

Figura 4. Gráficos de caja de individuos masculinos de cada población según su tipo de dieta (DD y DB). FM M2: fuerza de mordida a nivel del segundo molar, FM I: fuerza de mordida a nivel de los incisivos centrales, cruces: valores extremos, círculos: valores outliers; cuadrados: media; caja: media ± error estándar; bigotes: media ± desvío estándar. Los símbolos \*/+ indican cuáles son los grupos que difieren estadísticamente entre sí.



## Discusión

El estudio de la mecánica masticatoria y su influencia en la morfología craneofacial ha sido abordado desde diferentes enfoques (*e.g.*, Carlson, 1979; Corruccini y Handler, 1980; Larsen, 1995, 1997; Sardi *et al.*, 2006, entre otros). La mayoría de los trabajos que han utilizado poblaciones naturales para evaluar este fenómeno están realizados sobre grupos que contrastan en su modo de subsistencia y que además provienen de diferentes regiones geográficas (Corruccini y Handler, 1980; Larsen, 1995; González-José *et al.*, 2005), por lo que las diferencias morfológicas no pueden ser atribuidas exclusivamente a la mecánica masticatoria. Es probable que una fracción desconocida de la variación se deba a diferencias en el acervo genético de las poblaciones analizadas. El escenario ideal para este tipo de análisis sería el experimental, en el cual se pueda tener controlada genética y ambientalmente a la población, saber exactamente cuál es la dureza de la dieta, calcular el trabajo muscular y luego medir el cambio morfológico, como es el caso del trabajo de Lieberman *et al.* (2004) con ejemplares del mamífero africano *Procavia capensis*. Sin embargo, resulta imposible de poner en práctica con poblaciones humanas del pasado. Una situación más cercana al ideal experimental es realizar estudios con grupos que muestren un continuo demográfico, eligiendo series poblacionales que cuenten con evidencia de haber experimentado una transición económica a lo largo de su historia evolutiva sin que haya mediado un cambio genético (por deriva, migración, etc.) de alta magnitud. Este tipo de series pueden ser vistas como “experimentos naturales”, de los cuales solo se han publicado pocos trabajos (*e.g.*, Carlson, 1976; Carlson y Van Gerven, 1977; Sardi *et al.*, 2006; Paschetta *et al.*, 2010, 2016).

Las evaluaciones del tamaño y la forma realizadas aquí indican que existen mayor cantidad de diferencias entre las transiciones, que entre las economías dentro de las transiciones. Estas diferencias poblacionales son la consecuencia del proceso de poblamiento que tuvo lugar en el continente americano (Neves y Pucciarelli, 1991; Merriwether, Rothhammer y Ferrel, 1995; González-José *et al.*, 2008). Las diferencias de tamaño se manifiestan en casi todas las regiones del cráneo; son excepciones las temporal y alveolar (Tabla 2), mientras que para la forma, las diferencias aparecen en todo el cráneo (Tabla 3). Cuando los cambios morfológicos son la consecuencia de un efecto ambiental particular (*e.g.*, masticación), se espera que estén puntualmente localizados sobre las estructuras implicadas en el proceso evaluado. En este sentido, varios autores (*e.g.* Carlson, 1976; Carlson y Van Gerven, 1977; Ingervall y Bitsanis, 1987; González-José *et al.*, 2005; Sardi *et al.*, 2006; Paschetta *et al.*, 2010) encontraron que, al comparar grupos de humanos con diferentes estrategias económicas, las estructuras masticatorias muestran mayor cantidad de diferencias relativas en la forma que el resto de las estructuras craneales, lo cual refleja así el potencial de plasticidad morfológica como respuesta a la dureza de la dieta. Asimismo, en un trabajo anterior, realizado con las mismas muestras transicionales analizadas aquí (Paschetta *et al.*, 2016), en el que se evaluó el grado de integración y variabilidad morfológica, los grupos caracterizados por DB ocuparon nuevas regiones en el morfoespacio a nivel del borde alveolar y la cara inferior. La transición hacia dietas blandas da lugar a la expresión de nuevos fenotipos; en otras palabras, se expresan novedades de formas que no se habían observado antes. Los resultados del trabajo de Eyquem y colaboradores (2019) también coinciden en que la variación encontrada en la región maxilar de las poblaciones modernas/urbanas –que representan las dietas más procesadas– es mayor debido a la reducción de las limitaciones funcionales impuestas por la dieta dura; es decir, el cambio en los cráneos

no es generalizado sino que está puntualmente localizado en las estructuras relacionadas con el proceso masticatorio.

El efecto de las DD y DB sobre el tamaño se hace evidente en prácticamente todas las regiones craneanas (Tabla 2). Entre las transiciones, el neurocráneo es la subregión que muestra el mayor porcentaje de variabilidad. Este resultado, a pesar de no haber sido reportado previamente, es coherente con el proceso biológico involucrado y la metodología utilizada en este trabajo, ya que parte de los *landmarks* ubicados sobre la región neurocraneana forman parte de la inserción del músculo temporal. Emerson y Bramble (1993) sostienen que, en mamíferos, la evolución del neurocráneo se encuentra estrechamente relacionada desde el punto de vista funcional con el esplancocráneo. Al evaluar el efecto de las dietas dentro de las transiciones, el mayor porcentaje de varianza se explica por las diferencias en la región facial inferior (Tabla 2). Este resultado es coincidente con los trabajos previos que la señalan como una de las zonas que mayor carga soporta durante la masticación (*e.g.*, Hylander *et al.*, 1991; Hylander y Johnson, 1992; Ross y Hylander, 1996; Ross, 2001; Lieberman, 2011). La única región que no se diferencia cuando se evalúan ambos efectos (transición y dieta) es la temporal. Mientras que en el resto del cráneo, el cambio hacia una DB se caracteriza por una disminución de tamaño, en dicha región no se cumple esta generalidad (Carlson, 1976; Carlson y Van Gerven, 1977; González-José *et al.*, 2005; Sardi *et al.*, 2006). Es importante tener en cuenta que el aumento o la disminución del tamaño de una estructura no necesariamente implican un cambio a nivel biomecánico (como mayor o menor fuerza de mordida). Pueden existir otras respuestas alternativas al mismo problema; por ejemplo, para procesar alimentos más duros se puede aumentar el número de ciclos masticatorios (Iguchi *et al.*, 2015). Las regiones temporal y masticatoria de las series analizadas representan las configuraciones con mayores porcentaje de variación, es decir, donde el efecto de las transiciones y las dietas sobre la forma del cráneo se hace más evidente, estos resultados coinciden con estudios previos (Carlson, 1976; Carlson y Van Gerven, 1977; González-José *et al.* 2005; Sardi *et al.* 2006; Paschetta *et al.* 2010).

Nuestros resultados también permitieron explorar los cambios de forma que definen los grupos de dieta dura versus blanda (Tabla 4, Figuras 1 y 2). Este análisis se complementó con la incorporación de tres grupos no transicionales: Chubut, delta del río Paraná y Doncellas, con el fin de verificar si el patrón observado entre las transiciones se cumple en grupos con diferentes estilos de vida. Como era esperado, el primer eje del análisis discriminante muestra la diferencia geográfica intergrupala, mientras que los cambios morfológicos a lo largo del segundo eje canónico representan las diferencias dentro de las transiciones. Ambos tipos de dietas mantienen la misma posición relativa dentro de cada transición, lo que sugiere que existe un patrón que define el cambio de DD a DB, más allá de las peculiaridades de los acervos genéticos y de la historia poblacional. Estos cambios de forma involucran al arco cigomático, que es más ancho y largo en los grupos de DD (Figura 2). La superficie inferior del arco es el área de inserción del músculo masetero, uno de los principales músculos involucrados en el cierre de la mandíbula (Testut y Latarjet, 1954; Latarjet y Ruiz Liard, 2007). La intensa actividad muscular por consumo de DD promovería el crecimiento de las regiones de inserción involucradas (Kennedy, 1989; Capasso, Kennedy y Wilczak, 1999; Weiss, 2010). Otro cambio detectado en los grupos de DD es el ensanchamiento de la fosa temporal (Figura 2), lo que implica indirectamente un mayor tamaño del músculo temporal que atraviesa la misma. Si bien el paladar, la arcada alveolar y la ATM no muestran grandes cambios de forma (Figura 2), sí dejan en evidencia un desplazamiento de los

mismos en su posición relativa con respecto a todo el cráneo. Es importante resaltar que la ATM actúa como una palanca de tercera clase (Latarjet y Ruiz Liard, 2007), en la que el punto de carga se ubica en un extremo (contactando con la comida), el punto de apoyo en el extremo opuesto (interacción cóndilo y fosa) y el esfuerzo que ejecuta el músculo se aplica en un punto intermedio entre la carga y el punto de apoyo. Una palanca estará en equilibrio cuando el brazo de fuerza y el brazo de carga sean equivalentes; es decir, cuando el producto entre la fuerza actuante (F) y su distancia al punto de apoyo (dF) sea igual al producto de la carga o resistencia (R) por su distancia al punto de apoyo (dR) (Latarjet y Ruiz Liard, 2007). Cuando se modifica cualquiera de estos cuatro términos, el resto debe ajustarse para restablecer el equilibrio. En este contexto, los cambios en la posición relativa del paladar, el arco alveolar y ATM hacia una posición más lateral en los grupos de DB aumentan la longitud del brazo de esfuerzo, lo que deriva en una disminución de la fuerza de mordida. Es importante señalar que la FM constituye un parámetro muy informativo que no puede ser analizado de manera aislada, ya que no se cuenta con datos sobre el número compensatorio de ciclos de masticación que pueden haber experimentado los grupos que consumieron DD. Coincidimos con el trabajo de Menéndez, Bernal, Novellino y Pérez (2014), que estiman la FM y su contribución al patrón de variación morfológica, destacando la compleja relación entre fenotipo y diversificación de la dieta.

Otro cambio importante de forma ocurre en la región craneal lateral, donde se inserta el músculo temporal. Tiene forma de abanico, cuya base se dirige hacia arriba y atrás, y su vértice se localiza en la apófisis coronoides de la mandíbula (Testut y Latarjet, 1954; Latarjet y Ruiz Liard, 2007). Los grupos de DB presentan una inserción anterior del músculo temporal desplazada hacia atrás, mientras que la región posterior está desplazada hacia delante. Este cambio produce una constricción anteroposterior y un área muscular más pequeña. En los grupos de DD, se registra en el sentido opuesto: la región anterior del músculo se mueve hacia delante y la región posterior hacia atrás, aumentando el área muscular (Figura 2). Estos cambios de forma son consistentes con trabajos previos (Carlson, 1976; Carlson y Van Gerven, 1977; González-José *et al.*, 2005; Sardi *et al.*, 2006; Paschetta *et al.*, 2010), lo que sugiere que el consumo de alimentos duros promueve un aumento en el área del músculo temporal. En general, todos los cambios morfológicos mencionados parecen responder a demandas funcionales relacionadas con modificaciones en las características de la dieta. Los cambios de posición (paladar, arco alveolar y ATM) y de extensión del músculo temporal son sutiles. Katz, Grote y Weaver (2017), en un estudio que abarca muestras de todo el mundo, sugirieron que las variaciones morfológicas no necesitan ser masivas para tener impacto funcional profundo. Los autores sostienen que las pequeñas magnitudes del efecto de la dieta son consistentes con los estudios que cuantifican los principales componentes de la varianza de la genética humana global y la diversidad craneal, donde la mayor parte de la variación se encuentra dentro de los grupos.

En conclusión, la evaluación de los cambios de tamaño y forma y el cálculo de un parámetro biomecánico (fuerza de mordida), evaluados dentro de un continuo poblacional (transiciones), brinda información valiosa proveniente de diferentes fuentes de variación. Ayuda a comprender con mayor profundidad los efectos del proceso masticatorio sobre la morfología craneofacial en su totalidad y en las subestructuras craneales, sobre todo en aquellas que sufren alto estrés masticatorio.

### *Agradecimientos*

Los autores agradecen a los siguientes curadores y personal por brindar acceso a las colecciones de esqueletos bajo su cuidado: Claudia Aranda y Karina Zuccala (Museo Etnográfico de Buenos Aires); Mariano Del Papa, Andrés Di Bastiano y a quien fuera jefe de la División Antropología del Museo de La Plata al momento de visitar las colecciones, Héctor Pucciarelli (Museo de La Plata); Miriam Ayala, Adolfo Gil y Gustavo Neme (Museo Municipal de Historia Natural de San Rafael); Albertina Ortega Palma, Carlos Karam (Escuela Nacional de Antropología e Historia de México); Arturo Talavera y Liliana González (Museo Nacional de Antropología e Historia de México); Gabriela Sánchez-Mejorada y Jorge Gómez-Valdés (Universidad Autónoma de México); y Nancy O'Malley y George Crothers (S. Webb Museum of Anthropology of Lexington). A los dos evaluadores anónimos, cuyos comentarios y sugerencias han contribuido a mejorar la calidad del trabajo. Los autores también agradecen a la Agencia Nacional para la Promoción Científica y Tecnológica (Argentina), al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (Argentina) y la Fundación Wenner-Gren para la Investigación Antropológica (EE. UU.)

### *Financiamiento*

Agencia Nacional para la Promoción Científica y Tecnológica, Argentina (PICT-2007-01585), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina (PIP-2850) y Wenner-Gren Foundation for Anthropological Research, Estados Unidos (GR-8223).

## Referencias bibliográficas

- » Albeck, M. E. (2001). La Puna Argentina en los períodos medio y tardío. En E. Berberian y A. Nielsen (Eds.). *Historia Argentina Prehispánica* (pp. 347-388). Córdoba: Brujas.
- » Alfaro de Lanzone, L. (1988). *Investigación en la Cuenca del Río Doncellas. Dpto. de Cochino, Provincia de Jujuy. Reconstrucción de una Cultura olvidada en la Puna Juneña*. Jujuy: Gobierno de la Provincia de Jujuy.
- » Barrientos, G., Pérez, S. I., Bernal, V., González, P. N., Béguelin, M. y Del Papa, M. (2008). El poblamiento holocénico del sudeste de la región pampeana: una discusión bioarqueológica. *Apuntes del CEAR*, 2, 97-111.
- » Beecher, R. M. y Corruccini, R. S. (1981). Effects of dietary consistency on maxillary arch breadth in macaques. *Journal of Dental Research*, 60(68). doi: 10.1177/00220345810600011301
- » Beecher, R. M., Corruccini, R. S. y Freeman, M. (1983). Craniofacial correlates of dietary consistency in a nonhuman primate. *Journal of Craniofacial Genetics and Developmental Biology*, 3, 193-202.
- » Bernal, V., Pérez, S. I., González, P. N., Sardi, M. y Pucciarelli, H. M. (2010). Spatial patterns and evolutionary processes in southern south America: A study of dental morphometric variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 142, 95-104. doi: 10.1002/ajpa.21206
- » Bonomo, M., Politis, G. y Castro, J. C. (2010). Primeros resultados de las investigaciones arqueológicas en el Delta Superior del Paraná y su contribución al atlas arqueológico de la provincia de Entre Ríos. *Folia Histórica del Nordeste*, 18, 33-58. doi: 10.30972/fhn.0183412
- » Brace, C. L., Rosenberg, K. y Hunt, K. D. (1987). Gradual change in human tooth size in the late Pleistocene and post-Pleistocene. *Evolution*, 41, 705-720. doi: 10.1111/j.1558-5646.1987.tb05847.x
- » Brace, C. L., Smith, S. L. y Hunt, K. D. (1991). What big teeth you had grandma! Human tooth size, past and present. En M. A. Kelley y C. S. Larsen (Eds.). *Advances in dental anthropology* (pp. 33-57). Nueva York: Wiley-Liss.
- » Buikstra, J. E. y Ubelaker, D. H. (1994). *Standards for data collection from human skeletal remains (Research Series, no. 44)*. Fayetteville: Arkansas Archeological Survey.
- » Capasso, L., Kennedy, K. A. R. y Wilczak, C. A. (1999). *Atlas of occupational markers on human remains*. Teramo: Edigrafital.
- » Carlson, D. S. (1976). Temporal variation in prehistoric Nubian crania. *American Journal of Physical Anthropology*, 45, 467-484. doi: 10.1002/ajpa.1330450308
- » Carlson, D. S. y Van Gerven, D. P. (1977). Masticatory function and post-Pleistocene evolution in Nubia. *American Journal of Physical Anthropology*, 46, 495-506. doi: 10.1002/ajpa.1330460316
- » Ciochon, R. L., Nisbett, R. A. y Corruccini, R. S. (1997). Dietary consistency and craniofacial development related to masticatory function in minipigs. *Journal of Craniofacial Genetics and Developmental Biology*, 17, 96-102.
- » Corruccini, R. S. (1999). *How anthropology informs the orthodontic diagnosis of malocclusion's causes*. Lewiston: The Edwin Meller Press.

- » Corruccini, R.S. y Beecher, R. M. (1982). Occlusal variation related to soft diet in a nonhuman primate. *Science*, 218, 74-76. doi: 10.1126/science.7123221
- » Corruccini, R. S. y Beecher, R. M. (1984). Occlusofacial morphological integration lowered in baboons raised on soft diet. *Journal of Craniofacial Genetics and Developmental Biology*, 4, 135-142.
- » Corruccini, R. S. y Handler, J. S. (1980). Temporomandibular joint size decrease in American Blacks: evidence from Barbados. *Journal of Dental Research*, 59, 1528. doi: 10.1177/00220345800590092001
- » Corruccini, R. S., Henderson, A. M. y Kaul, S. S. (1985). Bite-force variation related to occlusal variation in rural and urban Punjabis (North India). *Archives of Oral Biology*, 30, 65-69. doi: 10.1016/0003-9969(85)90026-3
- » Dryden, I. L. y Mardia, K. V. (1998). *Statistical shape analysis*. Chichester: John Wiley & Sons.
- » Emerson, S. B. y Bramble, D. M. (1993). Scaling, allometry and skull design. En J. Hanken y B. K. Hall (Eds.). *The skull*. Vol. 3. Chicago: The University of Chicago Press.
- » Eyquem, A. P., Kuzminsky, S. C., Aguilera, J., Astudillo, W. y Toro-Ibacache, V. (2019). Normal and altered masticatory load impact on the range of craniofacial shape variation: An analysis of pre-Hispanic and modern populations of the American Southern Cone. *PLoS ONE*, 14(12), e0225369. doi: 10.1371/journal.pone.0225369
- » Foster, K. D., Woda, A. y Peyron, M. A. (2006). Effect of texture of plastic and elastic model foods on the parameters of mastication. *Journal of Neurophysiology*, 95, 3469-3479. doi: 10.1152/jn.01003.2005
- » Gambier, M. (1993). *Prehistoria de San Juan, Argentina*. San Juan: Editorial Universidad Nacional de San Juan.
- » Gómez Otero, J. (2007). *Dieta, uso del espacio y evolución en poblaciones cazadoras recolectoras de la costa centro-septentrional de Patagonia durante el Holoceno medio y tardío* (tesis de doctorado). Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- » Gómez-Valdés, J. A., Quinto-Sánchez, M., Menéndez, A., Velemínska, J., Sánchez-Mejorada, G. y Bruzek, J. (2012). Comparison of methods to determine sex by evaluating the greater sciatic notch: Visual, angular and geometric morphometrics. *Forensic Science International*, 221, 156.e1-156.e7. doi: 10.1016/j.forsciint.2012.04.027
- » González-José, R., Bortolini, M. C., Santos, F. R. y Bonatto, S. L. (2008). The peopling of America: craniofacial shape variation on a continental scale and its interpretation from an interdisciplinary view. *American Journal of Physical Anthropology*, 137, 175-187.
- » González-José, R., Ramirez-Rozzi, F., Sardi, M., Martínez-Abadías, N., Hernández, M. y Pucciarelli, H. M. (2005). Functional-cranial approach to the influence of economic strategy on skull morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, 128, 757-771. doi: 10.1002/ajpa.20161
- » Goodall, C. R. (1991). Procrustes methods in the statistical analysis of shape (with discussion and rejoinder) *Journal of the Royal Statistical Society Series B*, 53, 285-339. doi: 10.1111/j.2517-6161.1991.tb01825.x
- » Hallgrímsson, B. y Lieberman, D. E. (2008). Mouse models and the evolutionary developmental biology of the skull. *Integrative and Comparative Biology*, 48, 373-384. doi: 10.1093/icb/icn076
- » Hannam, A. G. y Wood, W. W. (1989). Relationships between the size and spatial morphology of human masseter and medial pterygoid muscles, the craniofacial skeleton, and jaw biomechanics. *American Journal of Physical Anthropology*, 80, 429-445. doi: 10.1002/ajpa.1330800404

- » Hill, M. K. (2003). *Dental reduction and diet in the prehistoric Ohio River Valley* (tesis de doctorado). University of Indianapolis, United States.
- » Hinton, R. J. y Carlson, D. S. (1979). Temporal changes in human temporomandibular joint size and shape. *American Journal of Physical Anthropology*, 50, 325-333. doi: 10.1002/ajpa.1330500305
- » Hylander, W. L. (1986). In vivo bone strain as an indicator of masticatory force in *Macaca fascicularis*. *Archives of Oral Biology*, 31, 149-157. doi: 10.1016/0003-9969(86)90120-2
- » Hylander, W. L. y Johnson, K. R. (1992). Strain gradients in the craniofacial region of primates. En Z. Davidovitch (Ed.). *The biological mechanisms of tooth movement and craniofacial adaptation* (pp. 559-569). Columbus: Ohio State University College of Dentistry.
- » Hylander, W. L., Picq, P. G. y Johnson, K. R. (1991). Masticatory-stress hypotheses and the supraorbital region of primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 86, 1-36. doi: 10.1002/ajpa.1330860102
- » Iguchi, H., Magara, J., Nakamura, Y., Tsujimura, T., Ito, I. e Inoue, M. (2015). Changes in jaw muscle activity and the physical properties of foods with different textures during chewing behaviors. *Physiology & Behavior*, 152, 217-224. doi: 10.1016/j.physbeh.2015.10.004
- » Ingervall, B., y Bitsanis, E. (1987). A pilot study of the effect of masticatory muscle training on facial growth in long-face children. *European Journal of Orthodontics*, 9, 15-23. doi: 10.1093/ejo/9.1.15
- » Katz, C. D., Grote, M. N. y Weaver, T. D. (2017). Changes in human skull morphology across the agricultural transition are consistent with softer diets in preindustrial farming groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114 (34), 9050-9055. doi: 10.1073/pnas.1702586114
- » Kennedy, K. A. R. (1989). Skeletal markers of occupational stress. En M. Y. Iscan y K. A. R. Kennedy (Eds.). *Reconstruction of life from the skeleton* (pp: 129-160). Nueva York: Alan R. Liss.
- » Kiliaridis, S. (1995). Masticatory muscle influence on craniofacial growth. *Acta Odontologica Scandinavica*, 53, 196-202. doi: 10.3109/00016359509005972
- » Klingenberg, C. P. (2011). MORPHOJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11, 353-357. doi: 10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x
- » Larsen, C. (1995). Biological changes in human populations with agriculture. *Annual Review of Anthropology*, 24, 185-213. doi: 10.1146/annurev.an.24.100195.001153
- » Larsen, C. (1997). *Bioarchaeology: interpreting behavior from the human skeleton*. Cambridge: Cambridge University Press. doi: 10.1017/CBO9780511802676
- » Latarjet, M., y Ruiz Liard, Z. (2007). *Anatomía humana*. Buenos Aires: Médica Panamericana.
- » Lehmann-Nitsche, R. (1910). *Catálogo de la Sección Antropología del Museo de La Plata*. Buenos Aires: Coni Hnos.
- » Lieberman, D. E. (1996). How and why humans grow thin skulls: Experimental evidence for systemic cortical robusticity. *American Journal of Physical Anthropology*, 101, 217-236. doi: 10.1002/(SICI)1096-8644(199610)101:2<217::AID-AJPA7>3.0.CO;2-Z
- » Lieberman, D. E. (1997). Making behavioral and phylogenetic inferences from hominid fossils: Considering the developmental influence of mechanical forces. *Annu Rev Anthropol*, 26, 185-210.
- » Lieberman, D. E. (2002) Whither the evolution of human growth and development? *Evolutionary Anthropology*, 11, 246-248. doi: 10.1002/evan.10037

- » Lieberman, D. E. (2008). Speculations about the selective basis for modern human craniofacial form. *Evolutionary Anthropology*, 17, 55-68. doi: 10.1002/evan.20154
- » Lieberman, D. E. (2011). *You are how you eat: chewing and the head. The evolution of human head*. Londres: The Belknap Press of Harvard University Press.
- » Lieberman, D. E., Krovitz, G. E., Yates, F. W., Devlin, M. y St Claire, M. (2004). Effects of food processing on masticatory strain and craniofacial growth in a retrognathic face. *Journal of Human Evolution*, 46, 655-677. doi: 10.1016/j.jhevol.2004.03.005
- » Maddux, S. D., y Franciscus, R. G. (2009). Allometric scaling of infraorbital surface topography in *Homo*. *Journal of Human Evolution*, 56, 161-174. doi: 10.1016/j.jhevol.2008.10.003
- » Menéndez, L., Bernal, V., Novellino, P., y Perez, I. (2014). Effect of Bite Force and Diet Composition on Craniofacial Diversification of Southern South American Human Populations. *American Journal of Physical Anthropology*, 155, 114-127. doi: 10.1002/ajpa.22560
- » Merriwether, D. A., Rothhammer, F. y Ferrel, R. E. (1995). Distribution of the four founding lineage haplotypes in Native Americans suggests a single wave of migration for the New World. *American Journal of Physical Anthropology*, 98, 411-430.
- » Neves, W. A. y Pucciarelli, H. M. (1991). Morphological affinities of the first Americans: an exploratory analysis based on early South American human remains. *Journal of Human Evolution*, 21, 261-273.
- » Noback, M. L. y Harvati, K. (2015). The contribution of subsistence to global human cranial variation. *Journal of Human Evolution*, 80, 34-50. doi: 10.1016/j.jhevol.2014.11.005
- » Novellino, P.S., y Guichón, R. (1999). Formas de subsistencias e isótopos estables en el sur de Mendoza. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 2, 323-334.
- » Paschetta, C., de Azevedo, S., Castillo, L., Martínez-Abadías, N., Hernández, M., Lieberman, D. E. y González-José, R. (2010). The influence of masticatory loading on craniofacial morphology: A test case across technological transitions in the Ohio Valley. *American Journal of Physical Anthropology*, 141, 297-314. doi: 10.1002/ajpa.21151
- » Paschetta, C., de Azevedo, S., González, M., Quinto-Sánchez, M., Cintas, C., Varela, H., Gómez-Valdés, J., Sánchez-Mejorada, G. y González-José, R. (2016). Shifts in subsistence type and its impact on the human skull's morphological integration. *American Journal of Human Biology*, 28, 118-128. doi: 10.1002/ajhb.22746
- » Pearson, O. M. y Lieberman, D. E. (2004). The aging of Wolff's "law": Ontogeny and responses to mechanical loading in cortical bone. *American Journal of Physical Anthropology Suppl.*, 39, 63-99. doi: 10.1002/ajpa.20155
- » Peyron, M. A., Lassausay, C. y Woda, A. (2002). Effects of increased hardness on jaw movement and muscle activity during chewing of visco-elastic model foods. *Experimental Brain Research*, 142, 41-51. doi: 10.1007/s00221-001-0916-5
- » Pinhasi, R., Eshed, V. y Shaw, P. (2008). Evolutionary changes in the masticatory complex. Following the transition to farming in the Southern Levant. *American Journal of Physical Anthropology*, 135, 136-148. doi: 10.1002/ajpa.20715
- » Rando, C., Hillson, S. y Antoine, D. (2014). Changes in mandibular dimensions during the mediaeval to post-mediaeval transition in London: A possible response to decreased masticatory load. *Archives of Oral Biology*, 59, 73-81. doi: 10.1016/j.archoralbio.2013.10.001
- » Reddy, D. (2012). Dorsal-Ventral-Left-Right fitting. Publicado por: New York Consortium in Evolutionary Primatology (NYCEP). Recuperado de <http://pages.nycep.org/nmg/programs.html>
- » Rohlf, F. J. y Slice, D. E. (1990). Extensions of Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39, 40-59. doi: 10.2307/2992207

- » Ross, C. F. (2001). In vivo function of the craniofacial haft: the interorbital “pillar”. *American Journal of Physical Anthropology*, 116, 108-139. doi: 10.1002/ajpa.1106
- » Ross, C. F. y Hylander, W. L. (1996). In vivo and in vitro bone strain in the owl monkey circumorbital region and the function of the postorbital septum. *American Journal of Physical Anthropology*, 101, 183-215. doi: 10.1002/(SICI)1096-8644(199610)101:2<183::AID-AJPA6>3.0.CO;2-3
- » Sardi, M. L., Novellino, P. S. y Pucciarelli, H. M. (2006). Craniofacial morphology in the Argentine Center-West: consequences of the transition to food production. *American Journal of Physical Anthropology*, 130, 333-343. doi: 10.1002/ajpa.20379
- » Schwartz, J. H. (1995). *Skeleton keys. An introduction to human skeletal morphology, development and analysis*. Nueva York: Oxford University Press.
- » Sciulli, P. W. (1998). Evolution of dentition in prehistoric Ohio valley Native Americans: II. Morphology of the deciduous dentition. *American Journal of Physical Anthropology*, 106, 189-205. doi: 10.1002/(SICI)1096-8644(199806)106:2<189::AID-AJPA6>3.0.CO;2-L
- » Testut, L. y Latarjet, A. (1954). *Tratado de anatomía humana*. Barcelona: Salvat.
- » Thomason, J. J. (1991). Cranial strength in relation to estimated biting forces in some mammals. *Canadian Journal of Zoology*, 69, 2326-2333. doi: 10.1139/z91-327
- » Tonni, I., Ricciardi, G., Piancino, M. G., Stretti, C., Costantinides, F. y Paganelli, C. (2020). The influence of food hardness on the physiological parameters of mastication: A systematic review. *Archives of Oral Biology*, 120, 104903. doi: 10.1016/j.archoralbio.2020.104903
- » van der Bilt, A. y Abbink, J. H. (2017). The influence of food consistency on chewing rate and muscular work. *Archives of Oral Biology*, 83, 105-110. doi: 10.1016/j.archoralbio.2017.07.011
- » van Spronsen, P. H., Weijs, W. A., Valk, J., Prah-Andersen, B. y van Ginkel, F. C. (1991). Relationships between jaw muscle cross-sections and craniofacial morphology in normal adults, studied with magnetic resonance imaging. *European Journal of Orthodontics*, 13, 351-361. doi: 10.1093/ejo/13.5.351
- » von Cramon-Taubadel, N. (2011). Global human mandibular variation reflects differences in agricultural and hunter-gatherer subsistence strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(49), 19546-19551. doi: 10.1073/pnas.1113050108
- » Weiss, E. (2010). Cranial musculomarkers: A preliminary examination of size, sex, and age effects. *Homo*, 61, 48-58. doi: 10.1016/j.jchb.2009.11.001
- » Wood, B. y Lieberman, D. E. (2001). Craniodental variation in *Paranthropus boisei*: a developmental and functional perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 116, 13-25. doi: 10.1002/ajpa.1097

## Material suplementario

*Tabla Suplementaria 1.* Lista de *landmarks* y *semilandmarks*. Definiciones tomadas de Buikstra y Ubelaker (1994) y Schwartz (1995). Los puntos bilaterales fueron digitalizados sobre el lado izquierdo del cráneo. En negrita se encuentran resaltados los *landmarks* y *semilandmarks* definidos *de novo* en este trabajo. Los *landmarks* sagitales se encuentran en cursiva.

Nro	Landmark	Definición
1	<i>Prostion</i>	<i>Punto más anterior en el proceso alveolar de la maxila.</i>
2	<i>Subespinal</i>	<i>Punto más posterior en la concavidad entre la espina nasal anterior y el prostion.</i>
3	<i>Espina nasal anterior</i>	<i>Punto más anterior sobre la espina nasal.</i>
4	Narial	Punto más inferior en la apertura nasal.
5	Alar	Punto más lateral en el margen de la apertura nasal
6	<i>Nasion</i>	<i>Punto de intersección entre los dos huesos nasales y el frontal.</i>
7	Maxilofrontal	Punto de intersección de la cresta lacrimonasal anterior de la maxila con la sutura frontomaxilar
8	Cigo-orbital	Punto de intersección entre la sutura maxilo-frontal y el margen orbital
9	Fronto-malar orbital	Punto de intersección de la sutura fronto-cigomática en el margen orbital interno
10	Orbital superior	Punto más superior en el margen orbital
11	Canal óptico	Margen medio-superior del foramen interesfenoidal
12	Fronto-malar- temporal	Punto donde la sutura fronto-cigomática cruza la línea temporal
13	Fronto-temporal	Punto donde la línea temporal alcanza su posición más antero-medial sobre el frontal
14	Pterion	Es una región más que un punto, en la intersección del frontal, temporal, parietal y esfenoides, en el lado de la bóveda
15	Temporal superior	Línea temporal superior a nivel de la intersección coronal
16	Estefanion	Punto de intersección de la sutura coronal y la línea temporal
17	Eurion	Punto de mayor anchura del cerebro perpendicular al plano sagital. El punto es tomado en la eminencia parietal sobre el temporal
18	Asterion	Punto de intersección entre el lamboidal, parieto-mastoideo y occipito-mastoideo
19	Entomion	Punto de intersección entre el arco cigomático y la sutura ttemporo-parietal
20	Radicular	Punto sobre la arcada cigomática a nivel del porion
21	<b>Radicular anterior</b>	<b>Punto sobre la arcada cigomática a nivel del porion anterior</b>
22	Cigo-temporal superior	Punto superior sobre la sutura cigo-temporal
23	Yugal	Punto más profundo de la escotadura entre los procesos temporal y frontal del cigomático
24	Zygion	Punto externo más lateral en la superficie del arco cigomático
25	<i>Cigo-maxilar anterior</i>	<i>Punto más anterior sobre la sutura cigo-maxilar</i>
26	<i>Glabela</i>	<i>Punto más anterior sobre el hueso frontal, por arriba de la sutura frontonasal.</i>
27	<i>Metopion</i>	<i>Punto sobre el frontal, donde la elevación sobre la línea recta entre nasion y bregma es mayor.</i>
28	<i>Bregma</i>	<i>Punto de intersección de las suturas coronal y sagital.</i>
29	<i>Vertex</i>	<i>Punto superior cuando el cráneo se encuentra en el plano de Frankfurt.</i>
30	<i>Lambda</i>	<i>Punto de intersección de las suturas sagital y lámbdica.</i>
31	<i>Opistocráneo</i>	<i>Punto más posterior en línea recta de la glabella.</i>
32	<i>Opistion</i>	<i>Punto posterior en el margen del foramen magnum.</i>
33	<i>Basion</i>	<i>Punto anterior en el margen del foramen magnum.</i>
34	<i>Hormion</i>	<i>Punto más posterior sobre el vómer.</i>
35	<i>Palato</i>	<i>Intersección del palatino y los huesos maxilares.</i>
36	<i>Prostion interno</i>	<i>Punto más interno en el proceso alveolar de la maxila.</i>
37	IAM1	Punto en la superficie externa del margen alveolar de la maxila entre C y P3
38	AM1	Punto en la superficie interna del margen alveolar de la maxila entre C y P3
39	IAM2	Punto en la superficie externa del margen alveolar de la maxila entre P4 y M1
40	AM2	Punto en la superficie interna del margen alveolar de la maxila entre P4 y M1
41	IAM3	Punto en la superficie externa del margen alveolar de la maxila entre M2 y M3

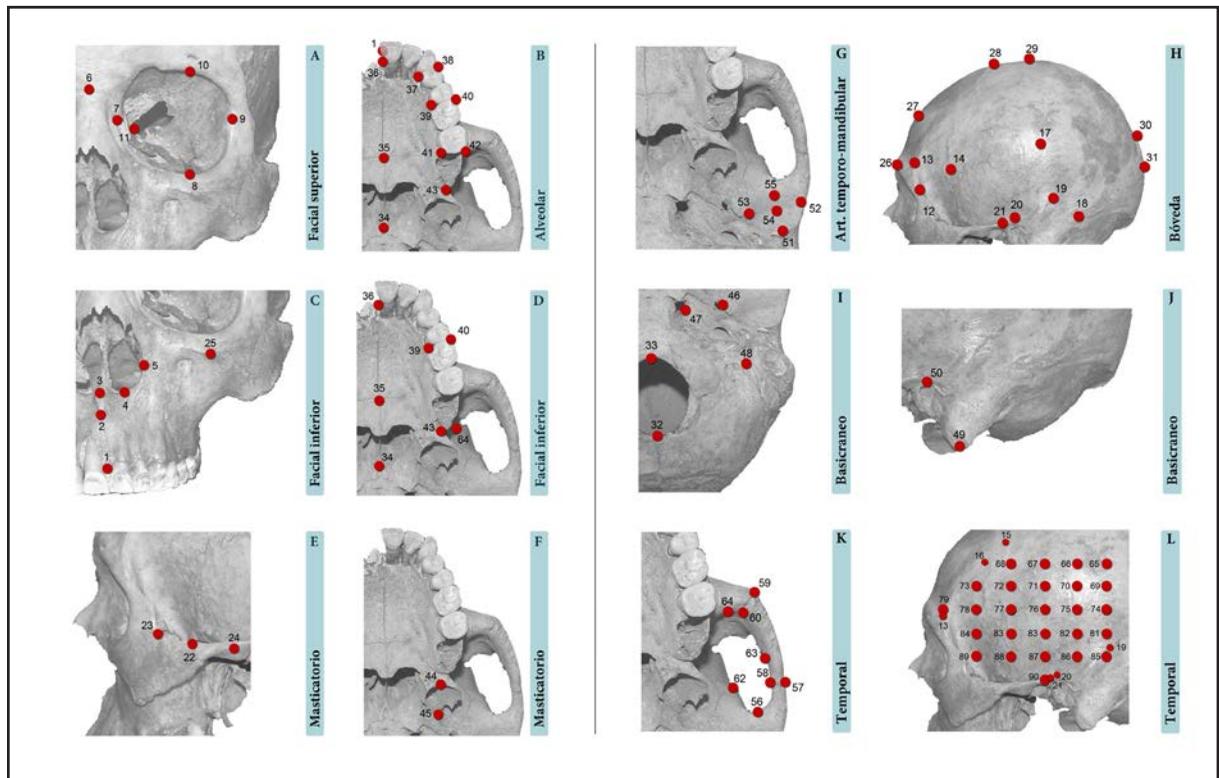
Nro	Landmark	Definición
42	AM <sub>3</sub>	Punto en la superficie interna del margen alveolar de la maxila entre M <sub>2</sub> y M <sub>3</sub>
43	Punto alveolar	Punto en la intersección de la arcada alveolar maxilar y la sutura pterigo-alveolar
44	<b>Pterigoides súpero-posterior</b>	<b>Punto más súpero-posterior en la fosa del pterigoides</b>
45	<b>Pterigoides ínfero-anterior</b>	<b>Punto más ínfero-anterior en la fosa del pterigoides, a nivel del pterigoides súpero-posterior</b>
46	Foramen oval	Punto más latero-superior en el margen del foramen oval
47	Petrus interno	Punto medio sobre el petrus interno
48	Foramen estilomastoideo	Foramen estilomastoideo
49	Mastoidal	Punto más inferior en el proceso mastoides
50	Porion	Punto más superior en el margen del meato auditivo externo
51	Fosa glenoidea	Punto más posterior sobre el borde de la cavidad glenoidea
52	Fosa glenoidea lateral	Punto más lateral sobre el borde de la cavidad glenoidea
53	Fosa glenoidea media	Punto más medial sobre el borde de la cavidad glenoidea
54	Fosa glenoidea inferior	Punto más profundo en la cavidad glenoidea
55	<b>Plano preglenoideo anterior</b>	<b>Punto más anterior en el plano preglenoideo</b>
56	<b>Fosa infratemporal posterior</b>	<b>Punto más posterior en la fosa infratemporal</b>
57	<b>Cigo-temporal lateral-inferior</b>	<b>Punto más lateral sobre la sutura cigo-temporal sobre el margen inferior del arco zigomático</b>
58	<b>Cigo-temporal medio-inferior</b>	<b>Punto más medial sobre la sutura cigo-temporal sobre el margen inferior del arco zigomático</b>
59	<b>Cigo-maxilar antero-inferior</b>	<b>Punto más anterior sobre la sutura cigo-maxilar sobre el margen inferior del arco zigomático</b>
60	<b>Cigo-maxilar postero-inferior</b>	<b>Punto más posterior sobre la sutura cigo-maxilar sobre el margen inferior del arco zigomático</b>
61	<b>Fosa infratemporal anterior</b>	<b>Punto más anterior en la fosa infratemporal</b>
62	MW <sub>1</sub>	Punto más posterior en la cresta eseno-temporal en el ala mayor del hueso esfenoides
63	Zigion interno	Punto interno más lateral en la superficie interna del arco cigomático
64	PMp	Punto más anterior en la lámina del ala mayor del esfenoides
65	L1-1	Punto 1 sobre línea 1
66	L1-2	Punto 2 sobre línea 1
67	L1-3	Punto 3 sobre línea 1
68	L1-4	Punto 4 sobre línea 1
69	L2-1	Punto 1 sobre línea 2
70	L2-2	Punto 2 sobre línea 2
71	L2-3	Punto 3 sobre línea 2
72	L2-4	Punto 4 sobre línea 2
73	L2-5	Punto 5 sobre línea 2
74	L3-1	Punto 1 sobre línea 3
75	L3-2	Punto 2 sobre línea 3
76	L3-3	Punto 3 sobre línea 3
77	L3-4	Punto 4 sobre línea 3
78	L3-5	Punto 5 sobre línea 3
79	L3-6	Punto 6 sobre línea 3
80	L4-1	Punto 1 sobre línea 4
81	L4-2	Punto 2 sobre línea 4
82	L4-3	Punto 3 sobre línea 4
83	L4-4	Punto 4 sobre línea 4
84	L4-5	Punto 5 sobre línea 4
85	L5-1	Punto 1 sobre línea 5
86	L5-2	Punto 2 sobre línea 5
87	L5-3	Punto 3 sobre línea 5
88	L5-4	Punto 4 sobre línea 5
89	L5-5	Punto 5 sobre línea 5
90	L6-3	Punto 3 sobre línea 6

Tabla suplementaria 2. Detalle de la configuración de *landmarks* y *semilandmarks* que forman parte de cada una de las regiones del cráneo. LMD: *landmark* o *semilandmark*, ENT: entero, F: facial, FSUP: facial superior, FINF: facial inferior, NC: neurocráneo, BA: basicráneo, BOV: bóveda, MAST: masticatorio ALV: alveolar ATM: articulación témporo mandibular, TEMP: temporal.

Nro	LMD	ENT	F	FSUP	FINF	NC	BA	BOV	MAST	ALV	ATM	TEMP
1	pr	X	x		x				x	x		
2	ss	X	x		x							
3	ans	X	x		x							
4	nar	X	x		x							
5	al	X	x		x							
6	n	X	x	x								
7	mf	X	x	x								
8	zyo	X	x	x								
9	fmo	X	x	x								
10	os	X	x	x								
11	oc	X	x	x								
12	fnt	X				x		x	x			
13	ft	X				x		x	x			x
14	pt	X				x		x	x			
15	ts	X							x			x
16	ste	X							x			x
17	eu	X				x		x				
18	ast	X				x		x				
19	ent	X				x		x	x			x
20	rad	X				x		x	x			x
21	rad ant	X				x		x	x			x
22	szt	X							x			
23	ju	X							x			
24	zy	X							x			
25	zma	X	x		x							
26	g	X				x		x				
27	mt	X				x		x				
28	b	X				x		x				
29	ve	X				x		x				
30	l	X				x		x				
31	op	X				x		x				
32	o	X				x	x					
33	ba	X				x	x					
34	ho	X	x		x							
35	pal	X	x		x				x	x		
36	ipr	X	x		x				x	x		
37	iam1	X							x	x		
38	am1	X							x	x		
39	iam2	X	x		x				x	x		
40	am2	X	x		x				x	x		
41	iam3	X							x	x		
42	am3	X							x	x		
43	alp	X	x		x				x	x		
44	spp	X							x			

Nro	LMD	ENT	F	FSUP	FINF	NC	BA	BOV	MAST	ALV	ATM	TEMP
45	iap	X							X			
46	fov	X				X	X					
47	ipe	X				X	X					
48	sty	X				X	X					
49	ms	X				X	X					
50	po	X				X	X					
51	gle	X							X		X	
52	lgle	X							X		X	
53	mgle	X							X		X	
54	dgle	X							X		X	
55	aglep	X							X		X	
56	pif	X							X			X
57	lzt	X							X			X
58	mzt	X							X			X
59	lzm	X							X			X
60	mzm	X							X			X
61	aif	X							X			X
62	mw1	X							X			X
63	izig	X							X			X
64	pmp	X	X		X							
65	lm1	X							X			X
66	lm2	X							X			X
67	lm3	X							X			X
68	lm4	X							X			X
69	lm5	X							X			X
70	lm6	X							X			X
71	lm7	X							X			X
72	lm8	X							X			X
73	lm9	X							X			X
74	lm10	X							X			X
75	lm11	X							X			X
76	lm12	X							X			X
77	lm13	X							X			X
78	lm14	X							X			X
79	lm15	X							X			X
80	lm16	X							X			X
81	lm17	X							X			X
82	lm18	X							X			X
83	lm19	X							X			X
84	lm20	X							X			X
85	lm21	X							X			X
86	lm22	X							X			X
87	lm23	X							X			X
88	lm24	X							X			X
89	lm25	X							X			X
90	lm26	X							X			X
TOTAL		90	19	6	13	21	7	14	62	10	5	40

*Figura suplementaria 1. Landmarks y semilandmarks digitalizados para cada configuración o región del cráneo (ver definición y configuración Tablas suplementarias 1 y 2). Se encuentran graficadas las configuraciones de tercer orden; las de segundo orden surgen de la suma de las de tercer orden y la configuración cráneo entero es la suma del total de landmarks y semilandmarks. Los landmarks 22, 23, 24, 44 y 45 son los únicos que pertenecen solo a una configuración de segundo orden (Masticatorio). A: Facial superior en vista frontal, B: Alveolar en vista basal, C y D: Facial inferior en vistas frontal y basal, E y F: Masticatorio en vistas lateral y basal, G: Articulación temporo-mandibular en vista basal, H: Bóveda en vista lateral, I y J): Basicráneo en vistas basal y lateral, K y L: Temporal en vistas basal y lateral.*



*Figura suplementaria 2.* Gráfico de las distancias utilizadas para el cálculo de la fuerza de mordida. A) a partir del músculo masetero, b) a partir del músculo temporal. M: tamaño del músculo masetero, BPm: brazo de palanca del músculo masetero T: tamaño del músculo temporal, BPt: brazo de palanca del músculo temporal, CMi: carga muscular o brazo de carga a nivel de los incisivos, CMm2: carga muscular o brazo de carga a nivel del segundo molar.

